



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

DEPARTAMENTO DE PESQUERÍAS Y BIOLOGÍA MARINA



ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA MORFOMETRÍA DE LA ANCHOVETA NORTEÑA

(*Engraulis mordax* GIRARD, 1856. CLUPEIFORMES: ENGRAULIDIDAE)

DE LA COSTA OCCIDENTAL DE BAJA CALIFORNIA Y

DEL GOLFO DE CALIFORNIA

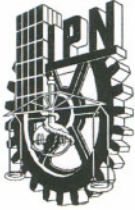
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
CON ESPECIALIDAD EN CIENCIAS MARINAS

P R E S E N T A

INDRA MARÍA ALVAREZ RAMÍREZ

La Paz, Baja California Sur, Noviembre del 2003



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 14:00 horas del día 14 del mes de Noviembre del 2003 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"ANALISIS COMPARATIVO DE LA MORFOMETRÍA DE LA ANCHOVETA NORTEÑA (*Engraulis mordax*, GIRARD, 1856. CLUPEIFORMES: ENGRAULIDIDAE) DE LA COSTA OCCIDENTAL DE BAJA CALIFORNIA Y DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

ALVAREZ

Apellido paterno

RAMÍREZ

materno

INDRA MARIA

nombre(s)

Con registro:

A	9	2	0	0	5	6
---	---	---	---	---	---	---

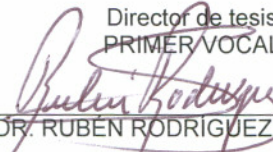
Aspirante al grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN CIENCIAS MARINAS

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

LA COMISION REVISORA

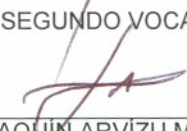
Director de tesis
PRIMER VOCAL


DR. RUBÉN RODRIGUEZ SÁNCHEZ

PRESIDENTE


DR. DANIEL LLUCH BELDA

SEGUNDO VOCAL


MC. JOAQUÍN ARVIZU MARTÍNEZ

SECRETARIO

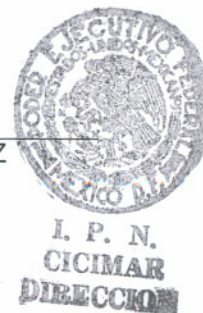

MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

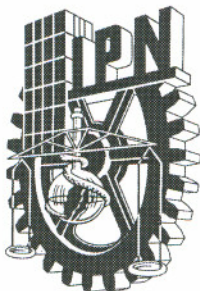
TERCER VOCAL


DRA. CELIA LÓPEZ GONZÁLEZ

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO


DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ





INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 14 del mes Noviembre del año 2003, el (la) que suscribe INDRA MARÍA ALVAREZ RAMÍREZ alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN CIENCIAS MARINAS con número de registro 920056 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DR. RUBÉN RODRÍGUEZ SÁNCHEZ y cede los derechos del trabajo titulado: "ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA MORFOMETRÍA DE LA ANCHOVETA NORTEÑA (*Engraulis mordax* GIRARD, 1856. CLUPEIFORMES: ENGRAULIDIDAE) DE LA COSTA OCCIDENTAL DE BAJA CALIFORNIA Y DEL GOLFO DE CALIFORNIA" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: ihorta@ipn.mx

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

INDRA MARIA ALVAREZ RAMIREZ

nombre y firma

AGRADECIMIENTOS

- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI) del Instituto Politécnico Nacional por las becas otorgadas. Este trabajo de tesis se realizó en el CICIMAR con apoyo del Proyecto CGPI-IPN No. 20031039.
- Al CICIMAR por permitir que mi sueño fuera una realidad, gracias a todos aquellos que laboran en este centro, que lo hacen vivo, por su solidaridad y fortaleza.
- Este trabajo se realizó con ejemplares depositados en diferentes colecciones ictiológicas de México y de los E.U.A., por lo que agradezco a sus responsables el facilitarme el acceso a ellas. En especial al Dr. L.T. Findley del Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey - campus Guaymas, Son., al Dr. R. Rossenblatt, H.J. Walker y C. Klepaddlo del Instituto Scripps de Oceanografía (S.I.O.) en La Jolla California y al personal del Museo de Historia Natural de Los Angeles, Cal. (LAMNH).
- Al Dr. Robert Owen del Depto. de Ciencias Biológicas de la Universidad Tecnológica de Texas (TTU) en Lubbock, por permitirme el uso de su laboratorio, así como al Dr. Richard E. Strauss por su asesoría imprescindible en el análisis morfométrico, su aportación fue pieza fundamental para la obtención de los resultados. Al Dr. Felipe Galván por el apoyo brindado durante mi estancia en la CIAT (La Jolla, Cal.) mientras revisaba muestras biológicas.
- Al Dr. Rubén Rodríguez por abrirme las puertas del CICIMAR, por aceptarme una vez y reaceptarme en varias veces, por el sustento brindado para la realización de las estancias y el desarrollo de esta tesis, por el acceso a su bibliografía y prestarme su computadora, por las eternas discusiones para conseguirme un lugar en donde trabajar. Por tu amistad. Porque sé que soy la estudiante que más trabajo te costó sacar adelante, pero también la que más gusto te da que haya terminado. Fue mucho tiempo, pero valió la pena.
- A mis revisores: Dr. Daniel Lluch y M.C. Joaquín Arvizu, por las correcciones y sugerencias que enriquecieron esta tesis. Al M.C. Gustavo de la Cruz por las apasionadas discusiones sobre poblaciones y el visto bueno a la metodología morfométrica, porque su ánimo respecto a esta investigación jamás decayó. A la Dra. Celia López por el respaldo y entusiasmo mostrado durante mi estancia en TTU y en las posteriores etapas de la investigación, por las ideas y explicaciones que contribuyeron al avance de este trabajo, por las revisiones del manuscrito y su ayuda en el abstract. Por tu amistad desde épocas de la Prehistoria.
- Al MC. Héctor Villalobos porque siempre tuvo la palabra exacta que hizo la pequeña-gran diferencia, porque los comentarios hacia esta investigación la mejoraron enormemente, por el apoyo recibido para la elaboración de gráficas y figuras así como el largo camino de la metodología transitado conjuntamente por las piedritas (matrices, LDA y CVA). Porque tu ingenio compartido, paciencia y aliento continuo me permitió concluir. Por asesorar y revisar las múltiples versiones del manuscrito. Porque juntos logramos lo que nadie creía y por apoyarme cuando todos parecían haberse rendido.
- A los profesores y compañeros del departamento de Pesquerías y Biología Marina que me animaron a continuar y concluir este esfuerzo: M.C. (jefe) Arturo Tripp, M.C. Mauricio Ramírez, Dr. Francisco Arreguín, Dr. Ernesto Chávez, M.C. José de la Cruz, Dra. Sofía Ortega, M.C. Ignacio Sánchez y M.C. Pedro González. En el Centro de Cómputo al Ing. Manuel Pacheco, al personal de la Biblioteca del CICIMAR especialmente a la Lic. Tere Barriga y en el laboratorio de pesquerías a la M.C. Minerva Torres y a la M.C. Reyna Alvarado (por hacerme sentir como en casa). Al M.C. Sergio Troyo y al M.C. Maclovio Obeso del departamento de Oceanología por la bibliografía sugerida. Al Dr. M.F. Lavin de Ensenada (CICESE) por sus explicaciones a través del internet sobre las surgencias.
- A los Sres. Enrique Calvillo, Ciro Arista y Pablo Simental por su esfuerzo en el trabajo de campo, pero también por su cariño y sus enseñanzas.
- Al Dr. Henri Poupon y Mme. Alice Poupon, porque nos expresaron una gran amistad que siempre fue más allá de las fronteras y los idiomas, estando seguros de que lo lograría.
- A los amigos que fueron mi nueva familia aquí en La Paz, porque compartimos muchas aventuras a la luz de la luna y bajo el sol resplandeciente... por las numerosas desveladas en las conversaciones, para intentar hacer mejor a nuestro país, a nuestra escuela o nuestra propia vida, por los momentos duros y

difíciles que nos ha tocado vivir y compartir, pero sobre todo porque aprendimos el valor de la amistad. Porque simplemente están cuando se les necesita, a cualquier hora y en cualquier lugar: Enrique Arcos (¡gracias por ayudarme con los últimos detalles!), Roberto Núñez, Elizabeth Olmos, Eduardo González, Tere Barriga, Alejandro Villa, Agustín Hernández, Enrique Morales y Verónica Zavala. A mis amigas que no me han abandonado aunque estemos separadas: Adelina Alameda, Cati Natali y Luz Elena Rizo. Por las idas al café sin canela pero principalmente por la fortaleza mostrada cuando cada una ha tenido que sacar la casta. Gracias por siempre.

- A mis amigos que dejé en la Cd. de México, porque me han demostrado que la amistad va más allá del tiempo y la distancia: Claudia Sierra, Javier Barba, Gloria Hernández, Ernesto Huerta, Mario Pineda, Lupita Mendoza, Arturo López, Heriberto Soto, Gerardo López, Pedro Macías y por supuesto a Blanca Isabel Castro, Alejandro Hernández, Alejandra Andalón y Mario Acuña.
- Al Dr. Oliver Chung, Dr. Zepeda, Dr. Hernández Lasaga, y Maestro Oscar Polaco por el aliento recibido para seguir adelante contra todo presagio y por ayudarme a encontrar el camino hacia lo verdaderamente importante.
- A mis compañeros del Colegio de Bachilleres de B.C.S. plantel 01, principalmente a la Dra. Alma Luz Barbosa Betancourt y a su grupo, porque con ellos descubrí el espíritu de la docencia, el sentirme útil y desafiar los retos de la vida laboral. A mis estudiantes porque retroalimentaron el gusto por la Biología básica y por enseñarme que debía regresar a mi idea original.
- A la familia Villalobos–Ortiz por aceptarme y respaldarme, especialmente a Don Gabriel Villalobos Z. y Oralia Ortiz porque confiaron en mí y me han revelado el sendero de la esperanza, el amor y la confianza en una familia. Al cariño de mis sobrinos (as).
- GRACIAS a la mujer que me dio la vida y me enseñó a luchar contracorriente: A mi Mamá Mary porque con su lucha personal, me mostró la senda para tratar de ser una persona honesta y recta, pero sobre todo feliz. Gracias por tu apoyo y amor aún a pesar de todo. Gracias mamá, te quiero mucho!.
- GRACIAS a mi tía Amelia. Eres el ejemplo de la mujer independiente que me permitió enfrentar muchos problemas y tomar las decisiones más acertadas. No hay palabras para retribuirte todo el amor y el sustento brindado desde siempre, gracias por considerarme como si fuera tu hija.
- A mis verdaderas y únicas hermanas porque con su propia cruzada me han enseñado que la firmeza de carácter se pone de manifiesto en los momentos más difíciles. Por su soporte y cariño en la distancia, por seguir luchando y tratando de alcanzar metas para uds. y sus hijos. Por los grandes recuerdos de la infancia. Gracias Lele y Gracias Camelia. A mi tío Javier y Alex Cisneros, figuras muy importantes desde mi infancia y juventud, por su afecto y palabras de ánimo en los momentos más difíciles.
- Porque han sido la pequeña luz de mi vida y porque me han dado muchas alegrías pero también grandes sobresaltos, tal vez por eso los quiero tanto.... porque sé que llegaron a este mundo para hacerlo diferente: Axel, Athziri y Chuchín.
- Al final, los reencuentros se dan. Por la nueva oportunidad para conocernos y por aceptarnos tal y como somos. Por tu apoyo sincero desde la distancia, gracias Fernando.

DEDICATORIA

- Dedico mi tesis a mi pequeña familia, porque juntos hemos definido nuestro propio equilibrio, enfrentando los avatares de la vida. Ahora sé que las palabras no son suficientes para agradecer todo el apoyo y el cariño recibido durante este tiempo. Por estar a mi lado en todos estos años que sé que han sido difíciles, por estar ahí en las migrañas, en las charlas esotéricas para reconciliarme con mi pasado, en los domingos tristes que se convirtieron en días soleados y por recordarme que tenemos más de cien razones para ... Porque todo inició como un divertido equipo de trabajo y se transformó en nuestro pequeño núcleo. Gracias querido Héctor ... te quiero mucho!.
- A ti, que me diste una fortaleza inesperada ... a ti que creciste y te alimentaste de mi ... porque contigo la naturaleza se alojó en mi y para siempre ... porque al verte crecer y jugar me demuestras que la esperanza renace todos los días. Porque eres el fruto de un gran amor. Querido bebe!, te dedico mi esfuerzo de mil años, en los que además de ciencia aprendí que hay muchas otras cosas que me dieron la conciencia del hacer y del dar... como el amor y la libertad... gracias por la vida misma que tu has llegado a crear!!!!

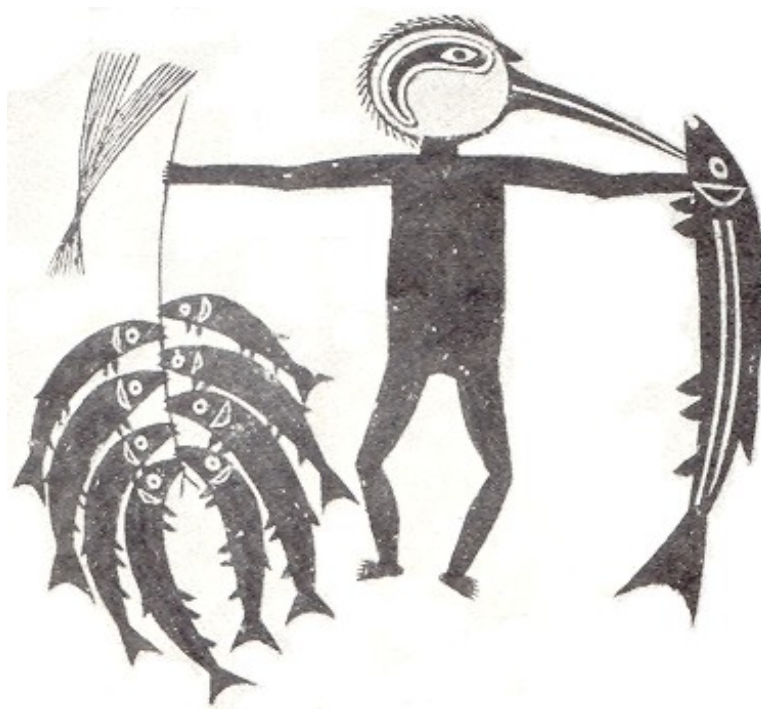
... te amo Gabriel Atl!!!!

- A la memoria de mi querida Mamá Carmelita (la mujer valiente y franca que me formó y educó). Tus palabras fuertes, llenas de verdad y de aliento continuamente me acompañan y me han hecho lo que soy. Si otras mas...
- Por supuesto, a mi querido padrino Don Roberto Lombardo, fuiste como un padre para mi... me enseñaste desde apreciar un buen vino, hasta volar un papalote. Te agradezco todo el tiempo compartido, saboreado y aprendido. Aunque no estés aquí físicamente para verlo hecho realidad, te dedico mi compromiso... sé que estarás satisfecho de éste resultado.
- Al cariñoso recuerdo de la Ing. Arq. Chelo Villalobos O. y a la amistad que me unió con mis amigos M.C. Luis Fernando Bautista Cortés y a la M.C. Reyna Alvarado.

"En las profundidades del invierno, finalmente aprendí que dentro de mí existe un verano invencible."
Albert Camus.

"A journey of a thousand miles begins with a single step"

Lao Tsu.



"El campo para investigaciones en el Golfo de California es casi ilimitado y es mi esperanza que en el futuro se dirijan más esfuerzos a la exploración científica de uno de los mares más fascinantes del Pacífico, el Golfo de California".

G. Roden (1940)

*Crédito de la imagen: Jett, S. C. y P. B. Moyle (1986). The exotic origins of fishes depicted on prehistoric mimbres pottery from New Mexico. *American Antiquity* **51**(4): 688-720.

INDICE

1. GLOSARIO.....	VI
2. LISTA DE FIGURAS Y TABLAS.....	VIII
3. RESUMEN	X
4. ABSTRACT	XII
5. INTRODUCCIÓN	1
6. ANTECEDENTES	6
6.1. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA.....	6
6.2. CAMBIOS DE ABUNDANCIA	8
6.3. MOVIMIENTO Y MIGRACIONES	9
6.4. REPRODUCCIÓN	10
6.5. MORFOMETRÍA	10
6.6. PROCESOS DE VARIACIÓN FENOTÍPICA	15
7. OBJETIVOS	18
8. MATERIALES Y MÉTODOS	19
8.1. FUENTE DEL MATERIAL BIOLÓGICO	19
8.2. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO	20
8.3. VARIABILIDAD AMBIENTAL	25
8.4. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA.....	26
9. RESULTADOS.....	27
9.1. MATERIAL BIOLÓGICO	27
9.2. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO	27
9.3. VARIABILIDAD AMBIENTAL	35
9.4. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA.....	38
10. DISCUSIÓN.....	40
11. CONCLUSIONES	56
12. RECOMENDACIONES Y SUGERENCIAS PARA TRABAJOS FUTUROS	57
13. BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	58
Anexo 1. Pasos de la corrección del efecto de la talla.....	67
Anexo 2. Rutinas en SAS para la corrección del efecto de la talla y CVA.....	70
Anexo 3. Matrices parciales obtenidas durante la corrección del efecto de la talla.....	81

1. GLOSARIO

ALOMETRÍA: El crecimiento alométrico resulta de un cambio en las proporciones de las estructuras morfológicas durante la ontogenia, lo que puede implicar diferencias substanciales en la forma del cuerpo entre juveniles y adultos (Strauss, 1984).

CARÁCTER MERÍSTICO: Son aquellos rasgos cuantificables que varían dentro y entre las especies y que pueden ser útiles para identificar o describir especies de peces, usualmente branquiespinas, escamas, radios de las aletas y vértebras (Strauss y Bond, 1990).

CARÁCTER MORFOMÉTRICO: Son aquellos rasgos de la forma de un organismo que pueden ser obtenidos mediante la medición sistemática del cuerpo o de sus estructuras morfológicas (Bookstein *et al.*, 1985).

ECOTIPO: Es un **fenotipo** determinado genéticamente, que se encuentra como una variante local asociada con ciertas condiciones ecológicas (Futuyma, 1986).

FENOTIPO: Es el conjunto de características morfológicas y funcionales de un individuo que son producto de la expresión de sus genes e interacción con el medio ambiente (Curtis, 1983).

HOMOLOGÍA BIOLÓGICA: Es la comparación de diferentes órganos con un mismo origen embrionario (Bookstein *et al.*, 1985).

LANDMARKS: Se traducen como marcas de reconocimiento, marcas o puntos de referencia. Las landmarks anatómicas son puntos homólogos identificados por alguna característica consistente de la morfología de los ejemplares en estudio. Estos puntos específicos localizados sobre especímenes son replicables e identificables a través de la filogenia o la ontogenia. Se identifican sobre las características morfológicas propias y son elegidas para dividir al cuerpo del espécimen en unidades funcionales (Bookstein *et al.*, 1985).

MORFOMETRÍA CLÁSICA: Se refiere al conjunto de técnicas disponibles para el análisis estadístico de la forma del cuerpo que fueron ampliamente aplicadas durante los 1960s, 1970s y 1980s (Marcus, 1990); sin embargo los **caracteres morfométricos** utilizados en estas técnicas fueron tomados sin consideración de la **alometría** o de las variaciones entre poblaciones o estados de crecimiento (Strauss y Bookstein, 1982).

MORFOMETRÍA: Es el análisis estadístico de la **homología biológica** y que es tratada como una deformación geométrica (Bookstein *et al.*, 1985).

PLASTICIDAD FENOTÍPICA: Es la capacidad de un genotipo para producir un fenotipo diferente en respuesta a un cambio en el ambiente (Schlichting y Pigliucci, 1998).

POBLACION: Grupo de organismos conespecíficos que ocupan una región más o menos bien definida y que exhiben una continuidad reproductiva de generación en generación. Generalmente se presume que las interacciones ecológicas y reproductivas son más frecuentes entre estos individuos que con miembros de otras poblaciones de la misma especie (Futuyma, 1986).

SUBPOBLACION: Es la fracción de una población que por ella misma se autosustenta genéticamente (Marr, 1957). También es definida como la unidad natural más pequeña que se autoperpetúa y es un sinónimo con el término “deme” que es usado por los sistemáticos. Aunque las diferencias entre subpoblaciones pueden ser pequeñas, estas son heredables.

TRUSS NETWORK: Traducido como marco reticular, está definido por un conjunto de marcas y medidas del cuerpo que deben ser homólogas de forma a forma y además partir de coordenadas. El patrón garantiza una cobertura balanceada a través de la forma del organismo y se puede reconstruir la forma original del pez (lo cual sirve para estimar y compensar los errores de medición). Mejora la discriminación de la forma mediante la imposición del uso de mediciones cruzadas frecuentemente no consideradas (Strauss y Bookstein, 1982). Uno de los usos básicos de estas técnicas cuantitativas es la descripción de patrones de variación morfológica entre poblaciones o especies (Strauss, 1985; Winans, 1984).

2. LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

- Figura 1. Mapa de la distribución total de anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) mostrando las tres poblaciones históricamente reconocidas a lo largo de la Corriente de California y el grupo más reciente en el Golfo de California. Los puntos indican las localidades de colecta de las muestras utilizadas en este trabajo (modificado de Vrooman *et al.* 1981 y de Olguín *et al.* 1982). 7
- Figura 2. Representación esquemática de mediciones realizadas en ejemplares de *E. mordax* de acuerdo al método del Truss Network. Cada letra representa una medición de acuerdo a la nomenclatura de la tabla 2. 21
- Figura 3. Coeficientes alométricos superpuestos en diagramas Truss Network para los dos grupos de *E. mordax*, así como sus diferencias. a) Costa occidental de la península de Baja California. b) Golfo de California. c) Diferencias entre los coeficientes de ambas áreas. d) Representación esquemática de las mediciones en *E. mordax* de acuerdo con el método del Truss Network. 28
- Figura 4. a) Histogramas de distribución de frecuencias de la posición relativa de los organismos de cada grupo de *E. mordax* en la función lineal discriminante. También se muestran los centroides de cada área y el punto de corte. b) Individuos proyectados en el espacio de variación canónica junto con los polígonos que engloban a cada grupo y sus centroides correspondientes. En ambas figuras, CO: costa occidental de la península de Baja California, y GC: Golfo de California. 32
- Figura 5. Representación gráfica de la importancia de cada variable en la discriminación de los grupos de *E. mordax* de la costa occidental de la península de Baja California y del Golfo de California de acuerdo a la correlación de las variables con el primer vector canónico. La magnitud de los vectores solo se interpreta en relación con el CV1. 34
- Figura 6. Representación esquemática de las variables morfométricas más importantes que discriminan a los grupos de *E. mordax* del Golfo de California y de la costa occidental de la península de Baja California. 35
- Figura 7. Ciclos anuales promedio de la temperatura superficial del mar (línea continua) y a 33 m de profundidad (línea punteada) en cinco cuadrantes de 1° latitud-longitud del noroeste de México (digitalizadas de Robinson, 1973). A) Ciclo de temperatura representativa del área de reproducción y crecimiento de la población central de *E. mordax*. B) y C) Ciclo de temperatura representativa del área de reproducción y crecimiento de la población sur de *E. mordax*. D) y E) Ciclo de temperatura representativa del área de reproducción y crecimiento de *E. mordax* en el Golfo de California. 36
- Figura 8. Anomalías anuales de la temperatura superficial del mar (TSM) en la Corriente de California de 1980 a 1996 (digitalizadas de Rodríguez-Sánchez, 2002). 37
- Figura 9. Mapas de distribución anual de la abundancia relativa (captura en “scoops” por días de búsqueda) de *E. mordax* en cuadrantes de 1 grado de latitud-longitud, obtenidos a partir de los

registros de captura de carnada viva por la flota varera que operó en el noroeste de México de 1980 a 1997. Información proporcionada por la CIAT.....	39
Tabla 1. Relación de muestras de <i>E. mordax</i> por localidad de colecta (ordenadas de norte a sur dentro de cada región) y fecha de muestreo. Para cada muestra se indica el número de ejemplares seleccionados para el análisis morfométrico.	19
Tabla 2. Relación de medidas en <i>E. mordax</i> siguiendo el protocolo Truss Network.	20
Tabla 3. Estadísticos obtenidos del Análisis de Discriminación Lineal para los grupos de <i>E. mordax</i> comparados.....	29
Tabla 4. Importancia relativa o porcentaje de contribución de cada variable a la Distancia Total Multivariada de acuerdo con el Análisis de Discriminación Lineal.	30
Tabla 5. Matriz de Clasificación de los especímenes de <i>E. mordax</i> de la costa occidental de Baja California (CO) y del Golfo de California (GC), obtenida del Análisis de Discriminación Lineal.	31

3. RESUMEN

Hasta finales de los 1980s la distribución geográfica de la anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) era conocida desde las Islas Queen Charlotte, Canadá, hasta Cabo San Lucas, México. A lo largo de esa distribución se reconocían tres poblaciones: la norteña, distribuida desde las Islas Queen Charlotte hasta Punta Concepción, California; la población central, localizada entre Punta Concepción y Punta Blanca, Baja California y la sureña, desde Punta Blanca hasta Cabo San Lucas, Baja California Sur. La presencia masiva de esta especie dentro del Golfo de California se reportó por primera vez en el año de 1986, formulándose la hipótesis de que los organismos provenían de la costa occidental de Baja California y que ingresaron favorecidos por las condiciones oceanográficas extremas durante el evento La Niña de 1986. Sin embargo, un escenario diferente resulta de los estudios de depósitos de escamas en sedimentos laminados en la cuenca de Guaymas, en los que se reporta su existencia dentro del Golfo al menos durante los últimos 200 años.

Con el fin de aportar elementos para discernir entre estas hipótesis se efectuó la comparación morfométrica de organismos capturados en el Golfo de California en 1987-1988 con aquellos del grupo del cual debieron proceder (la población sureña), bajo el supuesto de que si los organismos ingresaron recientemente al Golfo, no debieran presentar diferencias morfométricas significativas con los de la costa occidental de la península de Baja California.

Se analizaron 18 características, 3 de ellas similares a las utilizadas por los autores que reportaron la existencia de tres poblaciones en el Pacífico Nororiental. Mediante el análisis de variación canónica (CVA) y análisis de discriminación lineal (LDA), los resultados muestran que seis de las variables estudiadas permiten discriminar significativamente a los grupos examinados ($F= 13.8001$, $p < 0.000001$).

A partir de estos resultados y junto con los antecedentes bibliográficos de las temperaturas superficiales del mar registradas en las áreas de desove de la especie en la costa occidental de la península y en el Golfo de California, se concluye que las diferencias morfológicas encontradas sugieren la manifestación de dos ecofenotipos, que podrían ser resultado de las distintas temperaturas que afectan las etapas tempranas de la ontogenia en cada región. Además, sobre la

base del análisis de registros de capturas de *E. mordax* alrededor del extremo sur de la península de Baja California en el periodo 1980-1997, así como el conocimiento documentado de la variabilidad natural del tamaño de las poblaciones de *Engraulis* en diferentes ecosistemas del mundo, se infiere que su reciente detección dentro del Golfo pudiera deberse al incremento de la biomasa de la población de anchoveta en esta región a mediados de los 1980s y no debida a una inmigración.

4. ABSTRACT

Until the late 1980s the known geographic distribution of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) ranged from Queen Charlotte Island, Canada, to Cabo San Lucas, Mexico. Three populations were recognized; the northern, distributed from Queen Charlotte Island to Point Conception, California; the central, occurring between Point Conception to Punta Blanca, Baja California; and the southern, from Punta Blanca to Cabo San Lucas, Baja California Sur. The massive presence of this species inside the Gulf of California was first reported in 1986. The hypothesis was that these organisms had migrated from the west coast of Baja California, and the migration had been favored by the extreme oceanographic conditions created by La Niña of 1986. However, geological studies of scale deposits in anaerobic sediments in the Guaymas basin have shown the existence of this species inside the Gulf of California at least for the last 200 years, which then yields an alternative scenario.

To discern between these hypotheses, a morphometric comparison was made between anchovy captured in 1987-1988 inside the Gulf of California, and those from the southern population from which they presumably originated. If the Gulf anchovy are recent immigrants, they should not show significant morphometric differences from those from the west coast of Baja California.

Eighteen characteristics were analyzed, including some of those previously used to describe the existence of three populations along the Pacific Northwest by other authors. Results from canonical variation analysis (CVA) and Linear Discriminant Analysis (LDA) showed that six variables can significantly discriminate between groups ($F = 13.8001$; $p < 0.000001$).

Morphological differences between both populations, plus the surface temperatures in the spawning areas which differ between the western coast and the Gulf of California, suggest the existence of two ecophenotypes, which could be caused by different temperatures affecting the early ontogenetic stages of anchovy in each area. Moreover, on the basis of catch records of *E. mordax* in the interphase Gulf of California - Pacific from 1980-1997, and the known natural variability of the population size of different *Engraulis* species in different ecosystems, we infer that

the recent detection of northern anchovy inside the Gulf of California could be caused by the increase of the biomass level of this population in the middle 1980s and not by immigration.

5. INTRODUCCIÓN

El grupo de pelágicos menores, en el que se incluyen las sardinas (Familia Clupeidae) y las anchovetas (Familia Engraulidae), tiene gran importancia a escala mundial en la industria pesquera. Tan sólo de anchovetas se han llegado a capturar 4,046,105 ton en 1982, es decir el 21.4% del total de la captura mundial de Clupeoideos (Whitehead, 1985) y cerca del 6% de la captura mundial total (Whitehead, 1985; Whitehead *et al.*, 1988).

Los bordes orientales de las principales regiones oceánicas del mundo (Corriente de California, Corriente de Humboldt, Corriente de las Canarias y Corriente de Benguela), además de la Corriente de Kuroshio, presentan congregaciones similares de especies pelágicas (sardinas y anchovetas), así como dinámicas ambientales similares (Parrish *et al.*, 1983).

Una característica común de las poblaciones de sardina y anchoveta son los amplios cambios en la abundancia que se han presentado en las cinco regiones donde habitan y han sido pescadas intensivamente (Lluch-Belda *et al.*, 1989).

En la Corriente de California, el mayor esfuerzo de investigación para el manejo de la anchoveta nortea (*Engraulis mordax*) se ha realizado frente a California, EUA. La estimación más reciente de biomasa para esta especie en esa zona (Jacobson *et al.*, 1995 citado por Schwartzlose *et al.*, 1999) mostró un máximo de 1.6 millones ton en 1973. En cuanto a su pesquería, Schwartzlose *et al.* (1999) comentan que las capturas de la población central de *E. mordax* promediaron más de 200,000 ton a mediados de los años 1970s e inicios de los 1980s, con un máximo en 1981 de 310,211 ton. Sin embargo en 1983 la pesquería declinó en un 70%. Esta pesquería disminuyó nuevamente en 1990 y ha permanecido a un nivel bajo.

En nuestro país la pesquería de anchoveta se ha desarrollado principalmente alrededor de Ensenada B.C., aunque también se han registrado pequeñas capturas en la parte central y sur de la península de Baja California (Schwartzlose *et al.*, 1999). De acuerdo con las estadísticas¹ de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO, por sus siglas en inglés), los primeros registros de producción de anchoveta en México datan de 1958, con capturas

¹ FAO Fisheries Department, Fishery Information, Data and Statistics Unit. FISHSTAT Plus: Universal software for fishery statistical time series. Version 2.3. 2000. Dataset: Total Production 1950-2000.

inferiores a una tonelada e incrementándose lentamente hasta 1973. Después de este primer periodo en que las capturas promediaron 6,000 ton anuales se presentó un periodo de crecimiento intensivo de la pesquería pasando de 42,000 ton en 1974 a 364,000 ton en 1981, pero en 1983 el volumen de captura disminuyó drásticamente a 98,000 ton. Posteriormente de 1984 a 1989 el promedio anual de capturas se mantuvo alrededor de las 128,000 ton. Sin embargo en 1990 se presentó otra disminución drástica en las capturas hasta 61 ton. De manera general, durante el periodo de 1991 a 2001 la captura fluctuó entre 24,000 y 195 ton promediando 6,000 ton anuales.

El descenso brusco en las capturas anuales ocurrido a partir de 1982 fue atribuido a los efectos de anomalías térmicas positivas ocurridas en el área de la pesquería de la anchoveta (Polanco *et al.*, 1988). A pesar de esas fluctuaciones, la anchoveta norteña ha ocupado un lugar preponderante en la economía pesquera nacional, debido a que al ser reducida a harina de pescado, es utilizada para producir alimento para aves y ganado, sustituyendo al alimento tradicional de cereales. En 1997, según el Anuario Estadístico de Pesca de México, la anchoveta industrial (principalmente *E. mordax*) ocupó el 3er lugar después de la sardina industrial (esencialmente *Sardinops caeruleus*) y del grupo de especies designadas como fauna de acompañamiento.

Antes de que Hammann y Cisneros (1989) reportaran por primera vez la presencia masiva de *Engraulis mordax* dentro del Golfo de California en 1986, la distribución geográfica de esta especie en la costa del Pacífico Nor-oriental abarcaba desde las islas Queen Charlotte, Canadá, hasta Cabo San Lucas, B.C.S. México, a lo largo de la cual se reconocían tres grupos o poblaciones: la norteña, desde las Islas Queen Charlotte hasta Punta Concepción, California; la población central, localizada entre Punta Concepción y Punta Blanca, Baja California y la sureña, desde Punta Blanca hasta Cabo San Lucas, Baja California Sur (McHugh, 1951; Vrooman y Smith, 1971; Spratt, 1972).

Aún cuando la pesquería mexicana de sardina en el Golfo de California inició en 1967 y en 1970 comenzaron las investigaciones sistemáticas de peces pelágicos dentro del Golfo de California (Sokolov y Wong-Rios, 1972), la captura de volúmenes comerciales de anchoveta no había sido documentada ni validada con especímenes correctamente identificados antes del reporte de Hammann y Cisneros (1989).

A partir de este primer registro, la importancia de las capturas de esta especie se hizo notar. En el periodo de 1989/1990, la captura de anchoveta en el Golfo alcanzó 18,000 ton (Cisneros *et al.*, 1995), mientras que en 1991, la biomasa de desovantes fue estimada en 110, 000 ton (Cotero-Altamirano y Green-Ruiz, 1997). En los siguientes años las capturas disminuyeron notoriamente hasta cero durante la temporada 1996/1997. En opinión de Rodríguez-Sánchez *et al.* (1996) esto, más que reflejar una disminución de la disponibilidad de anchoveta, pudo ser causado por la recuperación de la disponibilidad de sardina monterrey en la zona, lo que desvió el interés de la flota hacia esa especie nuevamente.

Otro tipo de estudios, como los de análisis de las tasas de deposición de escamas en sedimentos anaeróbicos en la Cuenca de Guaymas, sugieren la existencia de anchoveta dentro del Golfo de California al menos durante los últimos 200 años (Holmgren-Urba y Baumgartner, 1993). Esos autores reportan que la abundancia de la anchoveta presentó una correlación negativa con la sardina, resultando dominante durante el siglo diecinueve. Tales resultados contrastan con la hipótesis expresada por Hammann y Cisneros (1989) que supone que la anchoveta norteña entró por primera vez al Golfo en 1986.

Considerando lo anterior, el cuestionamiento que da origen a este trabajo es saber si la anchoveta presente en el Golfo de California es una extensión de la población sureña del Pacífico Oriental, o por el contrario, si su detección dentro del Golfo obedeció a los cambios de abundancia similares a los que han sido observados en otros ecosistemas donde el par de especies sardina-anchoveta está presente (Lluch-Belda *et al.*, 1989).

El propósito de este trabajo es discernir entre ambas hipótesis mediante la comparación morfométrica de algunos de los primeros ejemplares capturados en el Golfo de California (en 1987 y 1988) con respecto a organismos de la población sureña, bajo el supuesto de que los individuos de la población sureña son los que tendrían mayor probabilidad de penetrar al Golfo. La expectativa es que si la presencia de anchoveta dentro del Golfo constituyera una extensión reciente de la primera, entonces no deberían existir diferencias morfológicas significativas entre ellas.

Históricamente, la morfología ha sido la fuente primaria de información en la investigación taxonómica y evolutiva. A pesar del valor y la disponibilidad de métodos genéticos, fisiológicos,

ecológicos y etológicos, los ictiólogos sistemáticos continúan dependiendo fuertemente de la morfología para definir los caracteres taxonómicos de utilidad para detectar diferencias entre poblaciones (Strauss y Bond, 1990). En parte, esto es debido a las ventajas que presenta respecto a otras técnicas. Por ejemplo, permiten trabajar con organismos preservados y resguardados en colecciones científicas y su costo es relativamente bajo comparado con otras técnicas, además de que, bajo los supuestos de cada análisis estadístico, se generan resultados inmediatos.

Los estudios morfométricos proveen la información necesaria para el conocimiento del recurso en estudio, incluyendo el análisis de la forma del cuerpo relacionada con el crecimiento del organismo, la variación dentro y entre los taxa y la relación de la forma con el ambiente y su hábitat (Marcus, 1990). Uno de los usos básicos de estas técnicas cuantitativas es la descripción de patrones de variación morfológica entre poblaciones o especies al describir y cuantificar los gradientes de crecimiento alométrico (Strauss, 1985; Winans, 1984), lo que puede ser usado para caracterizar los cambios de forma que tienen lugar a partir de su desarrollo larval (Strauss y Fuiman, 1985 citados por Strauss y Bond, 1990). Así, las diferencias morfológicas entre poblaciones o especies son usualmente descritas mediante la comparación de la forma completa del cuerpo o con base en características anatómicas particulares (Strauss y Bond, 1990).

Con el propósito de contar con elementos para discutir el efecto del medio ambiente en las posibles diferencias morfológicas de los organismos, en este trabajo, además de la comparación morfométrica, se presenta un análisis de los ciclos anuales promedio de la temperatura superficial del mar y a 33 m (100 pies) de profundidad en las áreas donde ocurren la reproducción y el crecimiento de las anchovetas durante sus primeras etapas de vida en las dos zonas de estudio. Esto, sobre la base de que la temperatura de la capa superficial del mar puede afectar las etapas iniciales de la ontogenia de las especies (Butler *et al.*, 1993; Gerking, 1994; Hubbs, 1922, 1925; Jobling, 1995; Koumoundouros *et al.*, 2001; Lasker, 1964).

Por último, para apoyar las conclusiones obtenidas de la comparación morfométrica, además del efecto de la temperatura sobre la morfología de los organismos, también en este trabajo se presenta un análisis de los registros de captura de anchoveta alrededor del extremo sur de la península de Baja California en el periodo de 1980-1997. Los registros fueron obtenidos de la

flota atunera que pesca con vara y utiliza a la anchoveta como carnada viva. Estos registros se analizan junto con las anomalías de la temperatura superficial del mar de la Corriente de California para el mismo periodo con la finalidad de discutir sobre la movilidad de la anchoveta entre las dos zonas de estudio.

6. ANTECEDENTES

Los antecedentes relativos a la biología y ecología de *E. mordax* son muy amplios y diversos, por lo que en esta sección del trabajo sólo se hace referencia a aquellos que son relevantes y útiles para el propósito de esta tesis.

6.1. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Hasta antes del reporte de la presencia de *E. mordax* en el Golfo de California (Hammann y Cisneros, 1989), la distribución geográfica reconocida de esta especie abarcaba desde las Islas Queen Charlotte, Canadá, hasta Cabo San Lucas, BCS, México. A lo largo de su distribución, las mayores concentraciones de la especie fueron registradas entre las latitudes de San Francisco, California y Bahía Magdalena, B.C.S. (Messersmith *et al.*, 1969).

Dentro de esa distribución total, McHugh (1951) estudió las variaciones de cinco caracteres merísticos de *E. mordax* y, con base en los valores promedio, concluyó que existían tres poblaciones geográficamente separadas; a la primera la ubicó desde la Columbia Británica, Canadá, hasta el norte de California, E.U., a la segunda entre el sur de California y el norte de Baja California, México y a la última en la zona centro y sur de la península de Baja California, México (Figura 1).

Posteriormente, con base en diferencias merísticas, morfométricas y bioquímicas, Vrooman y Smith (1971), así como Spratt (1972), coincidieron en reconocer tres grupos o poblaciones de *E. mordax*, aunque para ellos sus límites no estaban claramente definidos y parecían variar estacionalmente, existiendo cierta proporción de solapamiento entre poblaciones adyacentes. Estas conclusiones fueron a su vez apoyadas por Vrooman *et al.* (1981), quienes además de estudios morfométricos y merísticos, realizaron análisis genéticos de la transferina en organismos adultos de anchoveta.

Como se mencionó en la introducción de este trabajo, a fines de los 1980s se reportó la presencia masiva de *E. mordax* dentro del Golfo de California, al capturarse en la costa de Sonora en las inmediaciones de los puertos de Guaymas, Bahía de San Carlos y Bahía Tobari, así como en la parte occidental del Golfo en la Bahía de San Rafael. La validación de ese reporte se realizó a través de la identificación específica de los ejemplares capturados (27 individuos, 103.5-120.5 mm de

longitud patrón) contrastando las observaciones de su anatomía y proporciones corporales contra las características diagnósticas de la especie y cotejándose con ejemplares tipo de la especie (Hammann y Cisneros, 1989).



Figura 1. Mapa de la distribución total de anchoveta nortea (*Engraulis mordax*) mostrando las tres poblaciones históricamente reconocidas a lo largo de la Corriente de California y el grupo más reciente en el Golfo de California. Los puntos indican las localidades de colecta de las muestras utilizadas en este trabajo (modificado de Vrooman *et al.*, 1981 y de Olguín *et al.*, 1982).

En el mismo trabajo, Hammann y Cisneros (1989) hicieron una revisión de todos los casos en los que entre 1932 y 1969 se registró esta especie dentro del Golfo de California. Estos autores indicaron que tales reportes no estuvieron respaldados con especímenes preservados en colecciones científicas que permitieran su verificación y que en otros casos su identificación podría ser cuestionable.

Hammann y Cisneros (1989) sustentaron la hipótesis de que la anchoveta pudo haber entrado recientemente al Golfo de California durante períodos anormalmente fríos, cuando la temperatura del agua fue por lo menos 2°C más baja que el promedio, señalando que esto ocurre frecuentemente durante el periodo de recuperación posterior a un evento El Niño Oscilación del Sur (ENOS) fuerte. Bajo esas condiciones extremas, los autores suponen que las aguas frías de la Corriente de California podrían entrar al Golfo de California (Roden 1958, Robles y Marinone 1987 citados por Hammann y Cisneros, 1989), permitiendo el movimiento de especies que normalmente se limitan hasta Cabo San Lucas. Sin embargo, Holmgren-Urba y Baumgartner (1993) apuntan la existencia de anchoveta dentro del Golfo de California al menos durante los últimos 200 años, hipótesis que se desprende de los registros de escamas en sedimentos anóxicos en la Cuenca de Guaymas. Estos autores mencionan la presencia casi continua de escamas de anchoveta en el Golfo Central, desde el comienzo del registro (aproximadamente 1730) hasta el comienzo del siglo veinte, mostrando un máximo en la tasa de deposición de escamas cerca del año 1875. Además, observaron que la abundancia de la anchoveta presentó una relación negativa con la sardina, asimismo que la anchoveta resultó dominante durante el siglo diecinueve.

Después de la detección masiva de anchoveta en el Golfo y su incremento en las capturas comerciales, los desembarcos de anchoveta disminuyeron y, aparentemente, sólo quedó accesible en el área del Canal de Ballenas (Rodríguez-Sánchez *et al.*, 1996).

6.2. CAMBIOS DE ABUNDANCIA

Se ha reportado que existen cambios masivos sincrónicos en la abundancia de peces pelágicos menores con relación a manifestaciones ambientales de escala global. Un régimen de alta abundancia de sardina (*Sardinops spp.* y *Sardina pilchardus*) ha alternado con uno de alta

abundancia de anchoveta (*Engraulis spp*) en las áreas donde coexisten. Cuando un taxón ha sido abundante, el otro usualmente se reduce en su nivel de abundancia y viceversa (Lluch-Belda *et al.*, 1992).

En el Océano Pacífico las sardinas tienden a ser abundantes durante un régimen global de incremento de temperatura, mientras que las anchovetas son abundantes durante el régimen global de disminución de la temperatura (Lluch-Belda *et al.*, 1992).

6.3. MOVIMIENTO Y MIGRACIONES

El mejor método para investigar los intercambios y relaciones que existen entre las diferentes poblaciones de una especie es el marcaje y la liberación de individuos (Berdegú, 1958); sin embargo, los estudios de este tipo en *Engraulis mordax* son escasos. Haugen *et al.* (1969) mostraron que la mezcla de organismos entre las poblaciones norteña y central de esta especie era mínima y Messersmith *et al.* (1969) concluyeron que en la población central, las anchovetas presentaban una movilidad reducida y muy localizada. En un estudio más completo, Chávez *et al.* (1977) coincidieron con lo reportado por Messersmith *et al.* (1969), e indicaron que el movimiento de *E. mordax* se daba en dirección norte y sur entre California y Baja California pero dentro de la misma población central.

Otro tipo de movimiento fue descrito sobre la base del análisis de información de capturas de anchoveta y otras especies utilizadas como carnada viva para capturar atún por la flota varera (Rodríguez-Sánchez *et al.*, 2001); sin embargo, éste movimiento se sitúa a una escala geográfica y temporal muy amplia en comparación al que se deduce con los estudios de marcado y recaptura.

Para otras especies del género *Engraulis* también existe carencia en el conocimiento de sus movimientos migratorios. Por ejemplo, para *E. japonicus* sólo se tienen revisiones con información fragmentada (Hayasi, 1967) y para *E. anchoita* se determinó que la migración tenía un carácter trófico y reproductivo (Ciechomski, 1967).

6.4. REPRODUCCIÓN

La talla de primera madurez de *E. mordax* es entre los 90 y los 100 mm de longitud patrón (LP) y la alcanzan al final de su primer año de vida (Messersmith *et al.*, 1969).

Con relación a la época de reproducción, Hernández-Vázquez (1994) hizo una recapitulación de la estacionalidad del desove de la anchoveta en la Corriente de California, concluyendo que ocurre de diciembre hasta abril y que este patrón no variaba geográficamente desde Punta Concepción, California, hasta Bahía Magdalena, B.C.S. El máximo de huevos y larvas se observó en el sur de California, aunque un área secundaria de desove se detectó cerca de Punta Eugenia, B.C.S. Lluch-Belda *et al.* (1991) señalaron que en la costa occidental de la península de Baja California el desove de la especie ocurría a los 14° C. Por su parte Green-Ruiz e Hinojosa-Corona (1997) reportaron un intervalo de 11.5 a 17 °C en la misma zona, mientras que en el Golfo de California mencionan que dichos desoves tenían lugar en febrero a temperaturas entre 15 y 17° C, aunque en 1992 encontraron huevos a temperaturas de 18°C.

En el Golfo de California, Green-Ruiz e Hinojosa-Corona (1997) encontraron un alta concentración de huevos en la región de las grandes islas, también concluyeron que algunos procesos físicos (como la temperatura superficial del mar) y biológicos en esa zona crean condiciones favorables para el desove y la retención de los mismos.

6.5. MORFOMETRÍA

6.5.1. MORFOMETRÍA CLÁSICA

Los estudios tradicionales de morfometría proporcionan un esquema general sobre la forma del individuo. La metodología creada por Hubbs y Lagler (1964) opera con mediciones establecidas para organismos con simetría e involucra medidas de distancias elegidas por "convención" de acuerdo a nociones de valor taxonómico (Schaefer, 1991).

Los trabajos mencionados previamente en la sección 6.1 en los que se definieron unidades poblacionales de *E. mordax* en la Corriente de California, utilizaron mediciones de la morfometría clásica (Vrooman *et al.*, 1981). Sin embargo, se ha observado que este tipo de metodología presenta algunas desventajas.

Las mediciones convencionales de morfometría tienden a estar alineadas con un solo eje (comúnmente el eje longitudinal). Esto provoca un escaso muestreo de la profundidad y del ancho del organismo resultando en una cobertura desigual de la forma del cuerpo por región y por orientación (Strauss y Bookstein, 1982). La elección de características morfológicas clásicas tales como la punta del rostro y el extremo posterior de la columna vertebral, son usadas repetidamente y cualquier error en la posición de estas será propagado a través de toda la serie de mediciones. Así mismo, muchos caracteres morfológicos clásicos son posiciones extremas más que anatómicas y están definidos en términos de distancias máximas o mínimas (e.g., la altura máxima del cuerpo) por lo que su ubicación podría no ser homóloga de forma a forma. Por último, sabemos que por repetición las mediciones individuales pueden ser revisadas, pero no se puede determinar si la medición podría haber sido diferente si el espécimen se preservó de manera diferente (Bookstein, 1982).

Bookstein *et al.* (1985) presentaron algunos ejemplos de las fallas de los caracteres clásicos al producir mínimos contrastes entre las formas. Por ejemplo, cuando modelaron los patrones del cambio de la forma del cuerpo durante el crecimiento de dos especies de aterínidos, sus resultados indicaron que las principales direcciones de crecimiento estaban orientadas hacia ángulos oblicuos relativos al eje longitudinal del cuerpo. Estas direcciones no son representadas mediante mediciones convencionales o clásicas.

Por último, en el caso de los peces, Strauss y Bookstein (1982) advierten que los datos morfométricos clásicos son tomados a veces sin consideración de la alometría, de las variaciones entre poblaciones o de los estados de crecimiento.

6.5.2. MÉTODO DEL TRUSS NETWORK

La meta específica de este tipo de enfoques o metodologías es la descripción de la forma. Muchas aplicaciones del protocolo del Truss Network han buscado contrastar las clases de objetos para lograr la discriminación entre las formas individuales, ya sean organismos, especies, poblaciones o comunidades (Schaefer, 1991).

El Truss Network es un conjunto de marcas y medidas que deben ser homólogas de forma a forma y además partir de ciertas coordenadas. Este protocolo representa grandes ventajas con

respecto a otros métodos; por ejemplo, el patrón resultante garantiza una cobertura balanceada a través de la forma y se puede reconstruir la forma original del pez (Carpenter *et al.*, 1996; Strauss y Bookstein, 1982). El método además permite detectar sistemáticamente la diferencia de formas en direcciones oblicuas, verticales y horizontales; asegurar una cobertura uniforme con la configuración de marcas de referencia (landmarks); archivar la configuración de landmarks de tal suerte que la forma pueda ser reconstruida (mapeada) a partir del grupo de distancias entre dichas marcas; reconocer y compensar el error de medición aleatorio; promediar las formas de una muestra de individuos, permitiendo mostrar y calcular formas multivariadas promedio; caracterizar de manera breve la tendencia de crecimiento y la alometría dentro de las poblaciones y estandarizar formas para la comparación intergrupar, particularmente mediante el análisis de diferencias en forma (Strauss y Bookstein, 1982).

El método del Truss Network provee una mejor discriminación entre dos poblaciones mediante el uso de mediciones cruzadas, frecuentemente no consideradas en otros métodos convencionales (Strauss y Bookstein, 1982).

Más recientemente, se han desarrollado nuevos métodos que en su conjunto integran la denominada “morfometría geométrica” (Marcus y Corti, 1996) y que se basan en las coordenadas cartesianas de las landmarks (en dos o tres dimensiones) y no en las distancias entre ellas (*e.g.*, análisis procrustes (Goodall, 1991), el “Thin plate splines” y “Relative warps” (Bookstein, 1989, 1991). Estos métodos han proporcionado nuevas perspectivas sobre el como analizar la forma de los organismos.

Es importante resaltar que los datos de distancias entre landmarks obtenidos mediante el método del Truss Network son susceptibles de ser convertidos de manera exacta en datos de coordenadas (Marcus, 1990). Esta transformación de datos permitiría ensayar posteriormente otro tipo de metodologías más vanguardistas.

6.5.3. EFECTO DE LA TALLA DE LOS PECES SOBRE LA DISCRIMINACIÓN DE GRUPOS

Al analizar la variación morfológica entre grupos de organismos, normalmente se usan individuos dentro de un intervalo de tallas dado. La talla de muchos organismos es afectada, mas que su forma, por fluctuaciones del ambiente externo (Jolicoeur y Mossiman, 1960), lo cual puede ser particularmente importante en organismos con crecimiento indeterminado, es decir aquellos que continúan creciendo después de alcanzar la madurez sexual, como los peces (Okuda *et al.*, 1998; Strauss, 1985). Es por ello que la talla puede ser un componente muy significativo en las diferencias entre grupos (Humphries *et al.*, 1981) resultando necesario distinguir las diferencias debido a la talla de las discrepancias en forma para comparaciones como las que nos interesan.

Las descripciones diagnósticas de la mayoría de los taxa han sido sobre la base de la pigmentación y de las diferencias en las mediciones del cuerpo expresadas en razones (cocientes o proporciones), las cuales frecuentemente son variables dentro y entre las poblaciones conespecíficas. Las razones de los caracteres con respecto a la longitud patrón son frecuentemente usadas como mediciones “libres del efecto de la talla” para comparaciones específicas (Nijssen, 1970). Sin embargo, estas razones se incrementan con la longitud del cuerpo para algunos caracteres y decrecen para otros indicando un cambio sistemático en la forma del cuerpo con el incremento de la talla (Strauss, 1985). Las proporciones tienen frecuentemente amplios intervalos de variación, especialmente en localidades muy separadas y varían sistemáticamente debido al crecimiento alométrico (Nijssen, 1970). Las razones o proporciones no remueven el efecto de la talla de un grupo de datos y por el contrario, a su uso como descriptores “sin dimensión” de la forma se asocian muchos problemas biológicos y estadísticos (Albrecht, 1978; Atchley *et al.*, 1976; Bookstein *et al.*, 1985). Strauss y Bond (1990) enumeran diversos de estos problemas, señalando por ejemplo, que las razones generalmente tienen errores de muestreo más grandes que las mediciones originales, además de que sus distribuciones de frecuencias son no-normales por lo que violan las suposiciones de las pruebas estadísticas estándar. Se ha concluido que las razones, al estar fuertemente relacionadas con la talla, no son por sí mismas útiles como caracteres taxonómicos (Strauss, 1985).

Otro mecanismo para intentar remover la variación debida al efecto de la talla ha sido mediante una regresión bivariada, pero presenta la desventaja de que los residuales no concuerdan necesariamente con las tendencias de variación del carácter original (Humphries *et al.*, 1981). Por consiguiente, para eliminar el factor talla de los datos se han propuesto diversas soluciones, tales como el método de análisis de componentes principales para grupos múltiples (MPGA) (Thorpe, 1988), el método de funciones invariantes a la talla (size-invariant functions) de Burnaby (1966), el análisis de componentes principales corregido (sheared principal components) de Humphries *et al.* (1981) y el análisis de variación canónica libre del efecto de la talla (Size free-CVA de Strauss, 1985).

Sólo hasta que se ha removido el efecto de la talla en los datos originales es posible aplicar razonablemente al análisis de discriminación, cualquiera que éste sea. Sin esto, los resultados obtenidos podrían tener sesgos importantes (Dos Reis *et al.*, 1990).

6.5.4. DISCRIMINACIÓN DE GRUPOS

Una técnica exploratoria para conocer cuales serían los posibles grupos presentes en una serie de datos y poder efectuar un análisis de discriminación, es el análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés). Díaz-Avalos (1993) menciona que el PCA tiene mucho de artesanal y que puede no ser tan objetivo como otras técnicas, por lo que algunos autores se muestran escépticos sobre su valor. Este autor agrega que sin embargo, dentro del análisis exploratorio de los datos es muy útil como técnica descriptiva y resulta de gran ayuda para la explicación de otras técnicas analíticas.

El análisis de funciones discriminantes es un procedimiento útil para clasificar individuos dentro de grupos conocidos y determinar cuáles caracteres diferencian mejor a éstos, además de calcular la combinación de caracteres originales que separen de manera óptima a los grupos conocidos. (Fisher, 1936; Albrecht, 1980, citados por Strauss y Bond, 1990). No obstante, sin la corrección del efecto de la talla este método podría presentar al menos dos problemas. Primero, la técnica es sensible a las diferencias de talla entre grupos, esto es, si los grupos difieren en la talla promedio, la función discriminante resultante separa, por lo menos en parte, sobre la base de esa

diferencia de talla, aunque sea pequeña. El segundo problema es que los coeficientes de los caracteres producidos por el análisis discriminante no siempre son interpretables biológicamente con respecto a las diferencias de forma (Bookstein *et al.*, 1985).

Cuando la discriminación se hace entre dos grupos, este análisis se denomina análisis de discriminación lineal (LDA). Es una herramienta útil para la detección de variables que permiten discriminar entre grupos definidos a priori y para la clasificación de casos dentro de diferentes grupos (StatSoft Inc., 1995). El programa *LINDA* (Linear Discriminant Analysis; Cavalcanti, 1995) incluye este procedimiento estadístico que brinda las ventajas mencionadas.

Otra herramienta es el análisis de variación canónica (CVA por sus siglas en inglés) libre del efecto de la talla. Es un procedimiento estadístico multivariado empleado en biología evolutiva y sistemática (Campbell y Atchley, 1981; Neff y Marcus, 1980). Este análisis es usado en estudios de diferenciación geográfica y en el análisis de diferenciación de especies y macroevolución (Thorpe, 1988; Lessa y Patton, 1989; Patton y Smith, 1989, citados por Dos Reis *et al.*, 1990.) El CVA también proporciona información sobre los caracteres que más contribuyen a la discriminación entre poblaciones (Neff y Marcus, 1980; Pimentel, 1979).

6.6. PROCESOS DE VARIACIÓN FENOTÍPICA

La capacidad de un genotipo para producir un fenotipo diferente en respuesta a un cambio en el ambiente se conoce como plasticidad fenotípica (Schlichting y Pigliucci, 1998). Estas respuestas pueden ser de tipo fisiológico, morfológico o de comportamiento. La variación en las tasas de crecimiento, fecundidad, edad y talla de madurez son ejemplos de respuestas debidas a condiciones de temperatura diferentes y al abastecimiento de alimento que se han observado en diferentes especies de peces (Miller, 1979; Nelson y Soule, 1987, citados por Nelson, 1993). El análisis de estas respuestas se puede realizar desde la perspectiva de la variación individual dentro de una misma población o de una generación, hasta la variación entre poblaciones diferentes.

Así, el estudio de la plasticidad fenotípica puede ser una medida de la variación de los atributos (*e.g.*, caracteres morfológicos) estimados en un tiempo particular de los individuos en

consideración. Esta variación también puede medirse siguiendo a los individuos a través del tiempo en condiciones ambientales diferentes (Lewontin, 1992).

Además de la plasticidad fenotípica, las diferencias entre poblaciones pueden deberse también a la especiación por aislamiento geográfico. La selección natural (relacionada con cambios en la frecuencia génica) (Steams, 1982, citado por Lewontin, 1992) actuando durante periodos relativamente largos de aislamiento entre dos o más poblaciones, produciría diferencias en el genoma de éstas (Mayr, 1942).

Dado que ambos procesos pueden producir patrones de variación similares, no es sencillo atribuir a uno de ellos las posibles diferencias que se observan cuando se comparan grupos de organismos utilizando solamente características morfológicas, sin embargo los resultados reportados en otros estudios pueden aportar elementos de apoyo en uno u otro sentido.

Por ejemplo para el caso de la sardina monterrey (*Sardinops caeruleus*), estudios sobre crecimiento (Philips, 1948), distribución espacio-temporal del desove (Ahlstrom, 1954), así como estudios morfométricos y merísticos (Clark, 1947; Hubbs, 1925; McHugh, 1950) realizados a lo largo de la distribución latitudinal de la especie indicaron diferencias que sugirieron la existencia de dos o más poblaciones diferentes de sardina. Sin embargo, estudios de genética mostraron que estas poblaciones son virtualmente idénticas para los loci y genes examinados (Hedgecock *et al.*, 1989).

En cuanto a *E. mordax*, a partir del análisis electroforético de diferentes aloenzimas en la población central, Hedgecock *et al.* (1989) reportaron que los niveles de variación genética encontrados parecen ser típicos a los obtenidos en otros clupleoideos marinos. Asimismo, concluyeron que la variación genética encontrada refleja diferenciación y subdivisión poblacional resultado de procesos ecológicos más que históricos. Sin embargo es importante señalar que todavía no se cuenta con estudios genéticos comparativos entre la anchoveta norteña de la Corriente de California con la del Golfo de California.

Por otra parte, Nelson *et al.* (1994) realizaron comparaciones morfológicas entre anchovetas en etapas similares de desarrollo de las poblaciones central y sureña, sugiriendo que

las diferencias encontradas podrían deberse a la heterogeneidad del ambiente que los peces encuentran a una edad temprana.

7. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

Comparar la morfología de la anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) del Golfo de California y de la costa occidental de Baja California, con el fin de evaluar las diferencias o afinidades entre estas unidades poblacionales o grupos geográficos.

OBJETIVOS PARTICULARES:

- a) Calcular los coeficientes alométricos para las diferentes mediciones de *E. mordax* para cada área geográfica.
- b) Comparar la morfometría de los dos grupos.
- c) Establecer cuáles son las variables morfométricas que discriminan a los dos grupos.
- d) Inferir, a partir de la variación morfométrica entre grupos, si la anchoveta en el Golfo de California correspondería a la hipótesis de ingreso reciente o por el contrario a un grupo residente dentro del Golfo que se manifiesta como un ecofenotipo diferente al de la costa occidental de Baja California.
- e) Inferir si la variación morfométrica encontrada entre grupos pudiera corresponder al efecto de las diferentes temperaturas del mar que existen en las dos áreas de estudio, principalmente las que los afectan durante las etapas tempranas de su desarrollo.
- f) Revisar la hipótesis que supone el ingreso reciente de *E. mordax* al Golfo de California en 1986 como resultado de un periodo con condiciones anómalamente frías, mediante el análisis de mapas de distribución anual de registros de captura de anchoveta norteña alrededor del extremo sur de la península de Baja California y la variación interanual de las anomalías de la temperatura superficial del mar en el periodo 1980-1997.

8. MATERIALES Y MÉTODOS

8.1. FUENTE DEL MATERIAL BIOLÓGICO

Se analizaron ejemplares de *Engraulis mordax* de la costa occidental de Baja California y del Golfo de California que se encuentran preservados en las colecciones científicas de peces del Instituto Scripps de Oceanografía (SIO), del Museo de Historia Natural de Los Angeles (LAMNH) y del Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey (ITESM) campus Guaymas. Los especímenes revisados del Golfo de California pertenecen a las primeras colectas catalogadas de esta región (1987 y 1988). Respecto a la costa occidental de Baja California, se emplearon ejemplares colectados entre 1950 y 1971, lo que permite suponer que la posible variabilidad morfológica debida a la variabilidad ambiental interanual está siendo considerada. Se seleccionaron 2 muestras del Golfo de California que sumaron un total de 100 organismos y 10 muestras de la costa occidental de la península con un total de 98 ejemplares (Tabla 1), tratando de que los intervalos de talla de ambas zonas fueran semejantes. La identificación específica de los organismos se verificó utilizando las claves de Whitehead *et al.* (1988).

Tabla 1. Relación de muestras de *E. mordax* por localidad de colecta (ordenadas de norte a sur dentro de cada región) y fecha de muestreo. Para cada muestra se indica el número de ejemplares seleccionados para el análisis morfométrico.

No. Catálogo	Localidad	Fecha de muestreo	Ejemplares seleccionados
Golfo de California			
ITESM 88-12	Estero San José, Son	16-Dic-1988	41
ITESM 87-17	Bahía San Rafael, BC	29-Sep-1987	59
Costa occidental de la península de Baja California			
SIO 60-394	Bahía Vizcaíno, BC	19-Ago-1960	10
SIO 59-71	Isla de Cedros, BC	07-Jul-1958	2
LACMNH 32064	Punta Rompiente, BCS	22-Oct-1971	6
LACMNH 3598	Bahía Tortugas, BCS	03-Ago-1956	16
SIO 60-337	Bahía Tórtolo, BCS	29-Nov-1950	3
LACMNH 3626	Bahía Asunción, BCS	24-Sep-1957	1
SIO 59-72	Bahía Asunción, BCS	08-Jul-1958	13
LACMNH 33087-1	Bahía San Hipólito, BCS	19-Ago-1959	19
UCLA W56-368	Bahía Ballenas, BCS	10-Ago-1956	17
LACMNH 33093-1	Bahía Magdalena, BCS	1956	11

8.2. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

El estudio morfométrico de los ejemplares incluyó la medición de los organismos utilizando el protocolo Truss Network, análisis multivariado de las alometrías, la corrección del efecto de la talla de los ejemplares y la comparación morfométrica entre ejemplares de ambas áreas a través del análisis de discriminación lineal (LDA) y del análisis de variación canónica (CVA). Estos análisis estadísticos se efectuaron en una computadora PC compatible, mediante los programas de cómputo *Quattro Pro* (Corel Corporation, 1998), *Statistica* (StatSoft Inc., 1995), *LINDA* (Cavalcanti, 1995) y *SAS* (Statistical Analysis System, 1985-1991).

8.2.1 MEDICIÓN DE LOS ORGANISMOS

Los caracteres morfométricos utilizados para comparar la forma y estructura externa de los ejemplares de ambas regiones se obtuvieron siguiendo el protocolo de medición denominado Truss Network (Strauss y Bookstein, 1982). Para ello se seleccionaron 9 marcas anatómicas, tomando en cuenta que fueran las más evidentes, relevantes y que puedan ser consistentemente usadas en el cuerpo de *E. mordax* (Fig. 2). Además de la longitud patrón (LP), las distancias entre ellas se midieron con un vernier de precisión de 0.05 mm. Las mediciones realizadas en cada ejemplar se enlistan en la Tabla 2. En lo sucesivo estas variables se citarán por medio de su letra código, dado que nombrarlas por su definición completa es poco práctico, por ello se invita al lector a referirse a esta tabla y la figura que le sigue para situar cada variable con facilidad.

Tabla 2. Relación de medidas en *E. mordax* siguiendo el protocolo Truss Network.

CODIGO	CARACTERES ANATÓMICOS ENTRE LOS QUE SE EFECTUÓ LA MEDICIÓN
A	Punta del rostro a la extensión posterodorsal del neurocráneo (nuca)
B	Punta del rostro al punto más distal de la maxila
C	Nuca a la punta más distal de la maxila
I	Nuca al origen de la aleta dorsal
J	Nuca al origen de la aleta pélvica
K	Origen de la aleta dorsal al origen de la aleta pélvica
L	Punto más distal de la maxila al origen de la aleta dorsal

M	Punto más distal de la maxila al origen de la aleta pélvica
N	Longitud de la base de la aleta dorsal
Ñ	Origen de la aleta dorsal al origen de la aleta anal
O	Inserción del último radio de la aleta dorsal al origen de la aleta anal
P	Origen de la aleta pélvica a la inserción del último radio de la aleta dorsal
Q	Origen de la aleta pélvica al origen de la aleta anal
R	Inserción del último radio de la aleta dorsal a la inserción dorsal de la aleta caudal
S	Inserción del último radio de la aleta dorsal a la inserción ventral de la aleta caudal
T	Inserción dorsal de la aleta caudal a la inserción ventral de la aleta caudal
U	Origen de la aleta anal a la inserción dorsal de la aleta caudal
V	Origen de la aleta anal a la inserción ventral de la aleta caudal

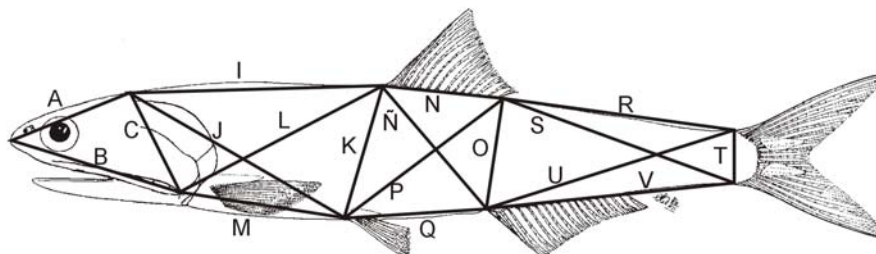


Figura 2. Representación esquemática de mediciones realizadas en ejemplares de *E. mordax* de acuerdo al método del Truss Network. Cada letra representa una medición de acuerdo a la nomenclatura de la tabla 2.

8.2.2 COEFICIENTES ALOMÉTRICOS

Debido a que las tendencias alométricas afectan de manera importante la discriminación de grupos así como la identificación y comprensión de adaptaciones funcionales específicas (Strauss, 1984), se calcularon de manera independiente para cada región los coeficientes alométricos para las diferentes mediciones de los ejemplares. Para lograrlo, con los datos transformados logarítmicamente se calculó la matriz de covariancia de cada zona y se realizó el análisis de componentes principales. El primer componente resultante (PC1) se interpreta como un vector de coeficientes alométricos (Jolicoeur, 1963) que representan la covariancia relativa de cada medición al cambiar con la talla del pez (Humphries *et al.*, 1981) y pueden reflejar diferencias en la forma de los organismos (Marcus, 1990).

Para facilitar la explicación de los coeficientes obtenidos del primer componente principal, éstos se multiplicaron por la raíz cuadrada del número de variables. Los valores resultantes pueden ser interpretados como coeficientes habituales de alometría bivariada de Huxley (Klingenberg, 1996) y se representan en diagramas del Truss Network para cada región. Para la discusión de éstos coeficientes, se dividió el Truss Network en las celdas que lo componen: el triángulo de la región cefálica es descrito por las variables **A**, **B** y **C**, igualmente los cuadriláteros siguientes son numerados del 1 al 3 comenzando con el adyacente al área cefálica y finalizando con el de la región caudal. El primer cuadrilátero está definido por **I**, **C**, **M** y **K**; el segundo cuadrilátero por **N**, **K**, **Q** y **O**; y el tercer cuadrilátero se describe por las variables **R**, **O**, **V** y **T** (Figura 3). Además se calcularon las diferencias entre los coeficientes de cada grupo y también se representaron en un diagrama del Truss Network. Esta representación de las diferencias habitualmente ayuda a identificar las variables con los mayores contrastes en cuanto a su patrón de crecimiento alométrico (Bookstein *et al.*, 1985). En el contexto de este análisis, una variable es isométrica si el coeficiente alométrico es igual a 1, la alometría positiva está dada para valores mayores de 1, mientras que la alometría negativa por valores menores de 1.

8.2.3 CORRECCIÓN DEL EFECTO DE LA TALLA

El estudio de la alometría tiene una aplicación importante en la corrección del efecto debido a la talla para la comparación morfométrica entre grupos de organismos (Klingenberg, 1996). La manera de corregir la variación debida a los cambios ontogénicos es removiendo estadísticamente el efecto de la talla presente dentro de los ejemplares de cada grupo (Dos Reis *et al.*, 1990; Humphries *et al.*, 1981; Thorpe, 1988). Sólo después de ajustar las diferencias debidas a la talla se pueden aplicar las técnicas de discriminación de grupos como el análisis de discriminación lineal y el análisis de variación canónica (Dos Reis *et al.*, 1990).

En este trabajo, la corrección se realizó mediante la regresión lineal de cada carácter con respecto al primer componente principal (PC1) (Strauss, 1985, citado por Dos Reis *et al.*, 1990). Los residuales resultantes expresan principalmente la variación debida a la forma de los organismos. Los pasos detallados de esta corrección se presentan en el **Anexo 1**.

8.2.4 DISCRIMINACIÓN DE GRUPOS.

ANÁLISIS DE DISCRIMINACIÓN LINEAL (LDA)

El análisis de discriminación lineal tiene como objetivo clasificar a los individuos dentro cada grupo, adicionalmente es útil para detectar las variables morfológicas que mejor discriminan a los dos grupos geográficos en estudio, en este caso la anchoveta del Golfo de California y de la costa occidental de la península de Baja California.

En el análisis se emplearon los residuales libres del efecto de la talla calculados en el punto 8.2.3, utilizando el programa *LINDA* (*Linear Discriminant Analysis*, Cavalcanti, 1995). Durante el proceso se tuvo que eliminar a la variable **S** (ver tabla 2) debido a la alta correlación que presenta con la variable **R**, lo que producía una matriz singular e impedía el examen.

Los estadísticos obtenidos de este estudio son la distancia de Mahalanobis (D^2) entre las medias multivariadas (centroides) de los dos grupos, la T^2 de Hotelling y la lambda (λ) de Wilks. La T^2 de Hotelling provee una generalización multivariada de la prueba t de Student, en la que un valor alto indica que los vectores de las medias son diferentes para las dos poblaciones muestreadas (Manly, 1994). Por su parte, la λ de Wilks es una medida multivariada que indica la cantidad de

discriminación contenida en las variables. Dado que λ es una medida inversa, cuando los valores de ésta son cercanos a cero denotan una alta discriminación, es decir, los centroides están ampliamente separados (Klecka, 1980).

Además de estos estadísticos, se calcularon los coeficientes de la función discriminante, los porcentajes de contribución de cada variable, la posición relativa de cada organismo en la función lineal discriminante y la matriz de clasificación de los ejemplares, que presenta el número de organismos asignados a cada grupo con base en la función discriminante previamente calculada. La proporción de ejemplares correctamente clasificados confirma indirectamente el grado de separación de los grupos, pues es una medida adicional a las diferencias de grupo y permite definir cuándo los errores de clasificación ocurren más frecuentemente (Klecka, *op.cit.*).

Por último, se obtuvo el punto medio entre los centroides que puede ser usado como punto de corte para asignar a los individuos al grupo al que más se asemejan en función de su posición relativa en la función discriminante.

Los centroides de cada grupo, el punto de corte y los histogramas de la distribución de frecuencias de la posición relativa de los individuos se presentan simultáneamente con el fin de ilustrar el nivel de separación de los grupos de acuerdo con este análisis.

ANÁLISIS DE VARIACIÓN CANÓNICA (CVA)

De manera complementaria se realizó un análisis de variación canónica a través de un programa escrito en el lenguaje de programación del paquete SAS (*Statistical Anaysis System*, 1985-1991) (**Anexo 2:** Rutinas en SAS para la corrección del efecto de la talla y análisis de variación canónica). Dentro de este programa está incorporada la corrección del efecto de la talla, por lo que se alimenta con la matriz original de datos. El CVA permite comparar el nivel de variabilidad existente entre los dos grupos con respecto al que se presenta dentro de cada uno de ellos (Morrison, 1976; Chatfield y Collins, 1980, citados por Dos Reis *et al.*, 1990). Este tipo de análisis puede considerarse como un análisis de discriminación generalizado que puede usarse para más de dos grupos y cuyo propósito principal es la reducción de dimensiones (Neff y Marcus, 1980).

Como resultado de esta reducción de dimensiones sólomente se puede extraer un vector canónico cuando se tienen dos grupos. Sin embargo, para fines de representación gráfica se calcula un segundo vector canónico, el cual no debe ser interpretado (ver **Anexo 2**).

Cada grupo se describe gráficamente por el polígono que circunda a los valores que representan a los ejemplares proyectados en el espacio de vectores canónicos y el centroide correspondiente a cada grupo. Asimismo, la contribución de cada variable se representa mediante vectores en el mismo espacio, donde la longitud del vector es proporcional a la contribución de la variable correspondiente solamente en relación con el primer vector canónico.

Debido a la gran similitud existente entre el LDA y el CVA, los estadísticos de prueba calculados en este último también son la D^2 de Mahalanobis y la λ de Wilks.

8.3. VARIABILIDAD AMBIENTAL

Con el propósito de analizar la posible influencia de la variabilidad ambiental en la variación morfométrica y en el eventual intercambio geográfico de la anchoveta, se consideró a la temperatura del mar como la variable a examinar, para lo cual se obtuvo información de dos fuentes:

a) Para inferir el posible efecto de la temperatura durante las primeras etapas de la vida de esta especie se obtuvieron los ciclos anuales promedio de la temperatura superficial del mar (TSM) y a 33 m (100 pies) de profundidad, donde de acuerdo a la bibliografía se conoce que ocurren los desoves y crecen los juveniles de esta especie (costa occidental de Baja California: Bakun, 1996; Golfo de California: Green-Ruiz *et al.*, 1992; Green-Ruiz y Aguirre-Medina, 1989). Los ciclos se obtuvieron a partir de la digitalización de las figuras del trabajo de Robinson (1973). Debido a que cada figura es representativa de cuadrantes de 1° de latitud-longitud, se utilizó la información de cinco áreas dentro de la distribución de anchoveta. Para la digitalización de las figuras se utilizó el programa *WinDig* versión 2.5 (Lovy, 1994-1996). Los valores promedio de las temperaturas durante los meses de reproducción y desarrollo larval en cada área se contrastaron entre sí y se discutió su posible influencia en la morfología.

b) A través de la digitalización del trabajo de Rodríguez-Sánchez (2002), se obtuvieron los valores de las anomalías de la TSM de la región costera de la Corriente de California para el periodo de 1980 a 1996. Esta información se analizó en conjunto con los mapas anuales de distribución de anchoveta que se describen en la siguiente sección (8.4) con el propósito de discutir la hipótesis que supone el ingreso reciente de la anchoveta al Golfo de California favorecida por condiciones oceanográficas extremas del evento La Niña de 1986.

8.4. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Se elaboraron los mapas de distribución anual de la anchoveta en el periodo 1980-1997 utilizando los registros de captura de las especies de clupeoideos usados como carnada viva para la pesca del atún por la flota varera que opera en el Pacífico Central Oriental (Rodríguez-Sánchez, 2002; Rodríguez-Sánchez *et al.*, 2001). Los registros fueron compilados y facilitados por la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT).

Para este periodo se contó con registros mensuales de captura de anchoveta en “scoops” (un “scoop” ~ 4.5 a 6.8 kg) y el esfuerzo estandarizado asociado (en días de búsqueda) para cuadrantes de 1° de latitud-longitud. Para cada año se calculó la suma total de la captura de anchoveta y la suma total del esfuerzo por cuadrante, asimismo al dividir las se obtuvo la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) anual, expresada en kg por días de búsqueda.

Posteriormente, con ayuda del programa *Surfer* (Golden Software Inc, 1993-1996) los valores de CPUE anual por cuadrante se utilizaron para construir los mapas de distribución anual desde el sur de California hasta Cabo Corrientes, Jalisco y dentro del Golfo de California. En los mapas resultantes se procedió a reconocer los años en los que hubo capturas de anchoveta alrededor del extremo sur de la península de Baja California.

9. RESULTADOS

9.1. MATERIAL BIOLÓGICO

Del total de organismos analizados, 98 de la costa occidental de la península (CO) y 100 del Golfo de California (GC), se eliminaron 19 del Golfo de California, debido a su mal estado de conservación. En algunos casos estaban encorvados y otros tenían la región abdominal deteriorada, lo que restaba confiabilidad a la medición o la impedía completamente para algunos de los caracteres descritos en la sección 9.2.1. El intervalo de LP para la muestra del Golfo de California fue de 81.4 – 125.6 mm mientras que para la costa occidental de la península fue de 75.2 – 130 mm.

9.2. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Se construyó una matriz de 179 renglones (individuos) por 18 columnas (variables) conteniendo los datos crudos a partir de los cuales se realizaron los análisis subsecuentes.

En el **Anexo 3** se presentan de manera resumida las matrices parciales, calculadas durante el procedimiento de corrección del efecto de la talla hasta la obtención de los residuales utilizados en el LDA y el CVA.

9.2.1. ANÁLISIS MULTIVARIADO DE LA ALOMETRÍA

En la figura 3 se presentan los coeficientes alométricos por área (redondeados a dos decimales) y sus diferencias correspondientes en diagramas de Truss Network. Los coeficientes igual a 1 representan isometría, mientras que los coeficientes menores de 1 representan alometría negativa y los mayores de 1 alometría positiva.

Las variables que presentaron alometría negativa en la forma del Golfo de California son: **A**, **B**, **C**, **M**, **N**, **T**, **U** y **V**, siendo **A** la que presentó la mayor alometría negativa (0.60). En cuanto a las variables con alometría positiva destaca **K** con el valor más alto (1.36) además de **I**, **L**, **Ñ**, **O**, **P** y **Q**. En lo que respecta a la forma de la costa occidental, las variables alométricas negativas fueron **A**, **B**, **C**, **T**, **U** y **V** siendo nuevamente **A** la que presentó el mayor valor (0.69). Las variables que

presentaron alometría positiva fueron **I, K, L, M, N, Ñ, O, P y Q**; siendo **O y Q** las que presentaron el valor más alto (1.16). Finalmente en ambas formas las variables isométricas fueron **J, R y S**.

Las mayores discrepancias entre los coeficientes de ambas áreas se observaron para las variables (citadas en orden alfabético): **K, M, Q, P, y N**.

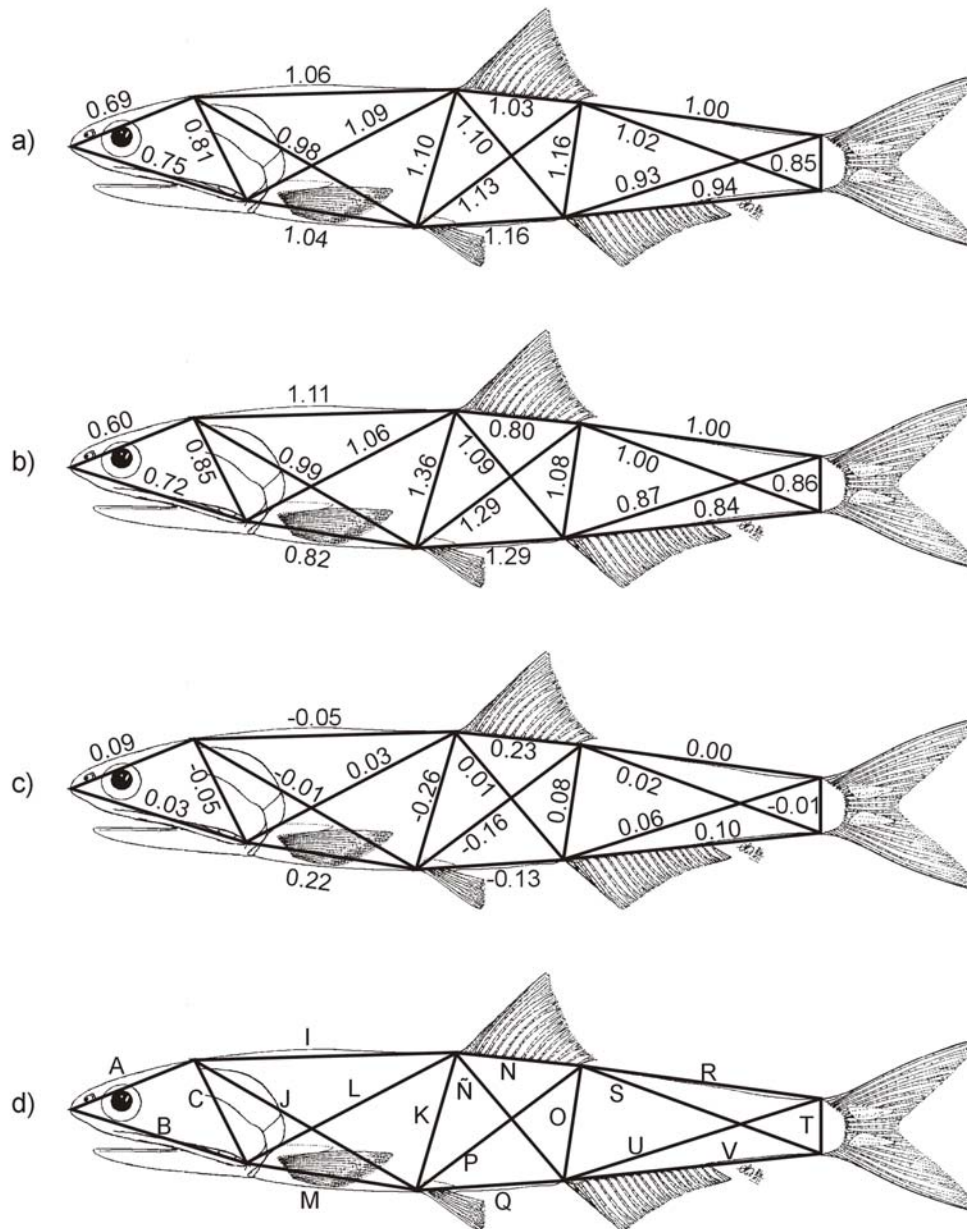


Figura 3. Coeficientes alométricos superpuestos en diagramas Truss Network para los dos grupos de *E. mordax*, así como sus diferencias. a) Costa occidental de la península de Baja California. b) Golfo de California. c) Diferencias entre los coeficientes de ambas áreas. d) Representación esquemática de las mediciones en *E. mordax* de acuerdo con el método del Truss Network.

9.2.2 DISCRIMINACIÓN DE GRUPOS

ANÁLISIS DE DISCRIMINACIÓN LINEAL (LDA)

En la tabla 3 se muestran los estadísticos obtenidos del LDA libre del efecto de la talla. La D^2 de Mahalanobis, la T^2 de Hotelling y la λ de Wilks apuntan hacia la separación entre los dos grupos comparados. En los tres casos, los valores de probabilidad asociados a las pruebas de F son muy pequeños (<0.000001).

Tabla 3. Estadísticos obtenidos del Análisis de Discriminación Lineal para los grupos de *E. mordax* comparados.

Estadístico	Valor	F	Probabilidad	Grados de libertad (No.variables-1 / No.indvs.-No.variables)
Distancia de Mahalanobis (D^2)	5.81	13.8001	<0.000001	17/161
T^2 de Hotelling	257.934	13.8001	<0.000001	17/161
λ de Wilks	0.40696	13.8001	<0.000001	17/161

Los coeficientes de la función discriminante utilizados para calcular la posición relativa de cada organismo en dicha función se enlistan a continuación:

A = -17.970
 B = 153.264
 C = 36.366
 I = -23.694
 J = 108.718
 K = 54.386
 L = 59.464
 M = 94.959
 N = 49.029
 Ñ = 47.320
 O = 77.570
 P = 92.677
 Q = 41.593
 R = 106.068
 T = 64.814
 U = -37.644
 V = 91.716

De entre los coeficientes, los que presentaron valores positivos tendieron a “jalar” a los datos hacia la derecha, mientras que aquellos con valores negativos lo hicieron hacia la izquierda. Sin

embargo, al ser una combinación lineal, la posición final de un organismo determinado en la función discriminante dependió también de la magnitud de sus variables. De igual manera, el hecho de que el valor de un coeficiente fuera grande no implicó necesariamente que su contribución a la distancia multivariada (D^2) fuera mayor, pues dicha contribución dependió también de la magnitud de la diferencia entre las medias de ambos grupos.

El porcentaje que cada variable aportó a la discriminación de los grupos se muestra en la Tabla 4, notándose que las variables que más contribuyeron en orden de importancia fueron **M**, **B** y **J**. Si el porcentaje en que contribuyeron fue negativo, significa que se incluyó a una variable discriminante “debil” que puede disminuir la fuerza del análisis (Ludwig y Reynolds, 1988).

Tabla 4. Importancia relativa o porcentaje de contribución de cada variable a la Distancia Total Multivariada de acuerdo con el Análisis de Discriminación Lineal.

VARIABLE	PORCENTAJE DE CONTRIBUCION (%)
Log (A)	-2.9
Log (B)	40.8
Log (C)	2.9
Log (I)	5.4
Log (J)	31.6
Log (K)	-13.8
Log (L)	- 4.3
Log (M)	72.4
Log (N)	5.7
Log (Ñ)	0.9
Log (O)	5.7
Log (P)	-18.4
Log (Q)	- 15.4
Log (R)	- 7.3
Log (T)	-0.4
Log (U)	3.6
Log (V)	- 6.6

La matriz de clasificación de los organismos en cada grupo se presenta en la tabla 5, donde la primera columna indica el número total de organismos por cada grupo y en la segunda y tercera columnas se presentan estos organismos clasificados por grupo de acuerdo con la función lineal discriminante. En esas dos columnas, los números subrayados representan a los organismos clasificados correctamente. La cuarta columna contiene el porcentaje de organismos clasificados correctamente por grupo. Como puede observarse, de los 98 organismos del grupo de la costa

occidental de la península 89 fueron correctamente clasificados, mientras que para el grupo del Golfo de un total de 81 organismos 67 fueron clasificados adecuadamente.

Tabla 5. Matriz de Clasificación de los especímenes de *E. mordax* de la costa occidental de Baja California (CO) y del Golfo de California (GC), obtenida del Análisis de Discriminación Lineal.

Clasificación Total de indiv. por grupo	CO P=0.54749	GC p=0.45251	Clasificación Correcta (%)
98 de CO	<u>89</u>	9	90.81633
81 de GC	14	<u>67</u>	82.71605
Total	103	76	87.15084

Los histogramas de distribución de frecuencias de la posición relativa de cada organismo en la función lineal discriminante, así como los centroides de cada área y el punto de corte se presentan en la figura 4a. Para facilitar su comparación con la figura 4b estos valores se multiplicaron por -1 . De esta figura destaca observar la alta proporción de los organismos que fueron clasificados correctamente por la función discriminante, así como aquellos pocos que fueron clasificados en el otro grupo. Esta figura se complementa con la matriz de clasificación (Tabla 5).

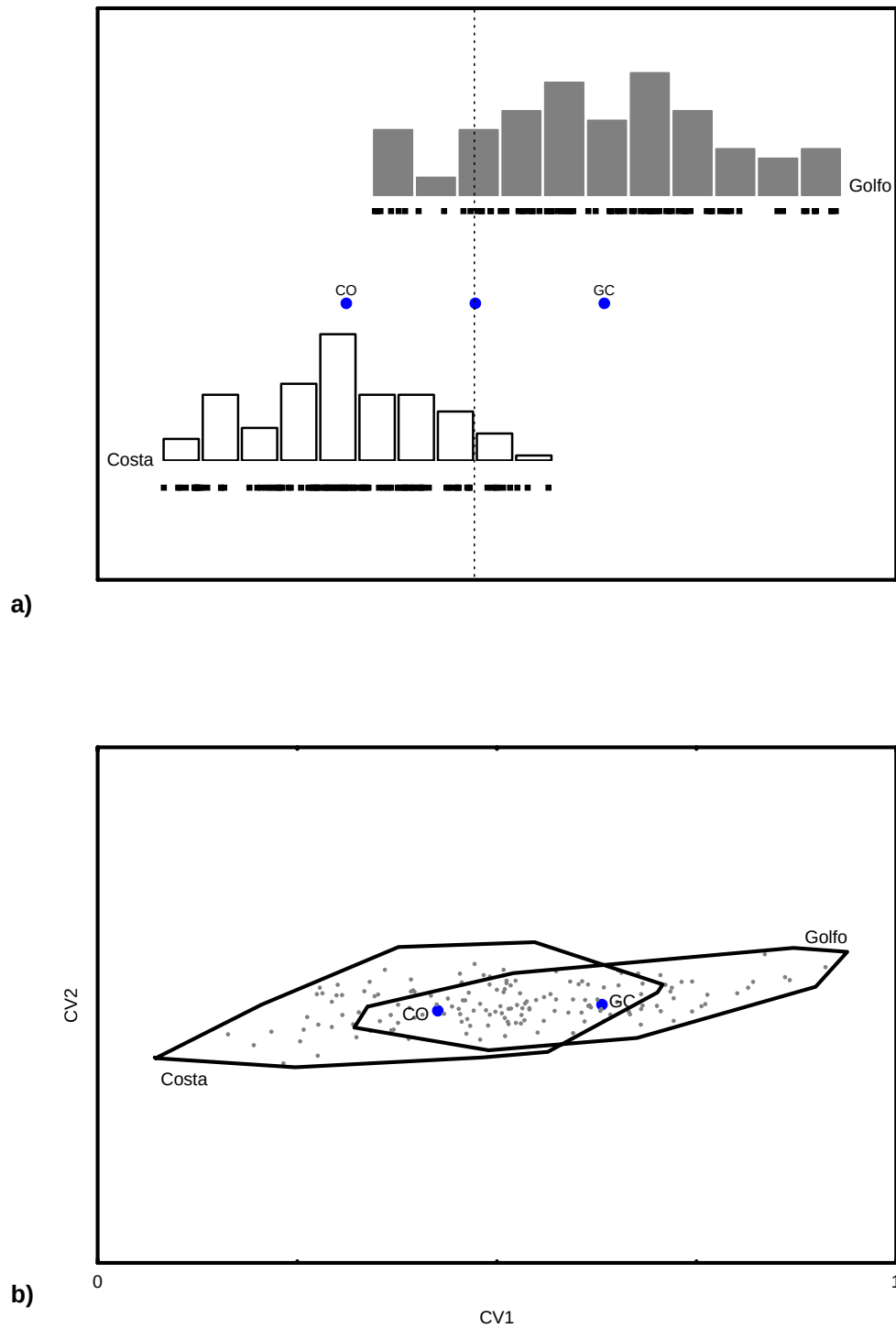


Figura 4. a) Histogramas de distribución de frecuencias de la posición relativa de los organismos de cada grupo de *E. mordax* en la función lineal discriminante. También se muestran los centroides de cada área y el punto de corte. b) Individuos proyectados en el espacio de variación canónica junto con los polígonos que engloban a cada grupo y sus centroides correspondientes. En ambas figuras, CO: costa occidental de la península de Baja California, y GC: Golfo de California.

ANÁLISIS DE VARIACIÓN CANÓNICA (CVA)

En la figura 4b se representan los individuos proyectados en el espacio de variación canónica, junto con los polígonos que engloban a cada grupo y los centroides correspondientes. Aparentemente en la figura se observa un alto nivel de solapamiento entre los dos grupos, aunque cabe aclarar que los dominios en el espacio son distintos, además de recordar que el CV2 se calculó solo para los fines de la representación gráfica, por lo que no debe ser interpretado.

El biplot que representa gráficamente la importancia de cada variable en la discriminación de los dos grupos se muestra en la figura 5. Entre mayor es el vector, mayor es la contribución de la variable correspondiente a la separación de los grupos, asimismo su orientación indica la dirección de la influencia en cada grupo. Al igual que en la figura 4b, la magnitud de los vectores solo se interpreta en relación con el CV1. Para el grupo del Golfo de California, las variables más importantes fueron **M**, **J** y **B**, por lo que en los organismos de esta área el valor promedio de esas variables es mayor que en los organismos del otro grupo. Para los ejemplares de la costa occidental, las variables **Q**, **I** y **K** fueron las más importantes, lo que significa variables con valores promedio más altos comparados con los organismos del Golfo. Las variables **J**, **K**, **M** y **Q** están relacionadas con la inserción de las aletas pélvicas y anal; por su parte, las variables **K** e **I** corresponden con la zona de inserción de la aleta dorsal. Este análisis resaltó también como importante a la variable **A** que no había sido valorada como significativa anteriormente, además de que al orientarse hacia el lado derecho del CV1 señala que ésta variable en promedio será mayor en los organismos del Golfo. Las variables **A** y **B** están relacionadas con el área cefálica.

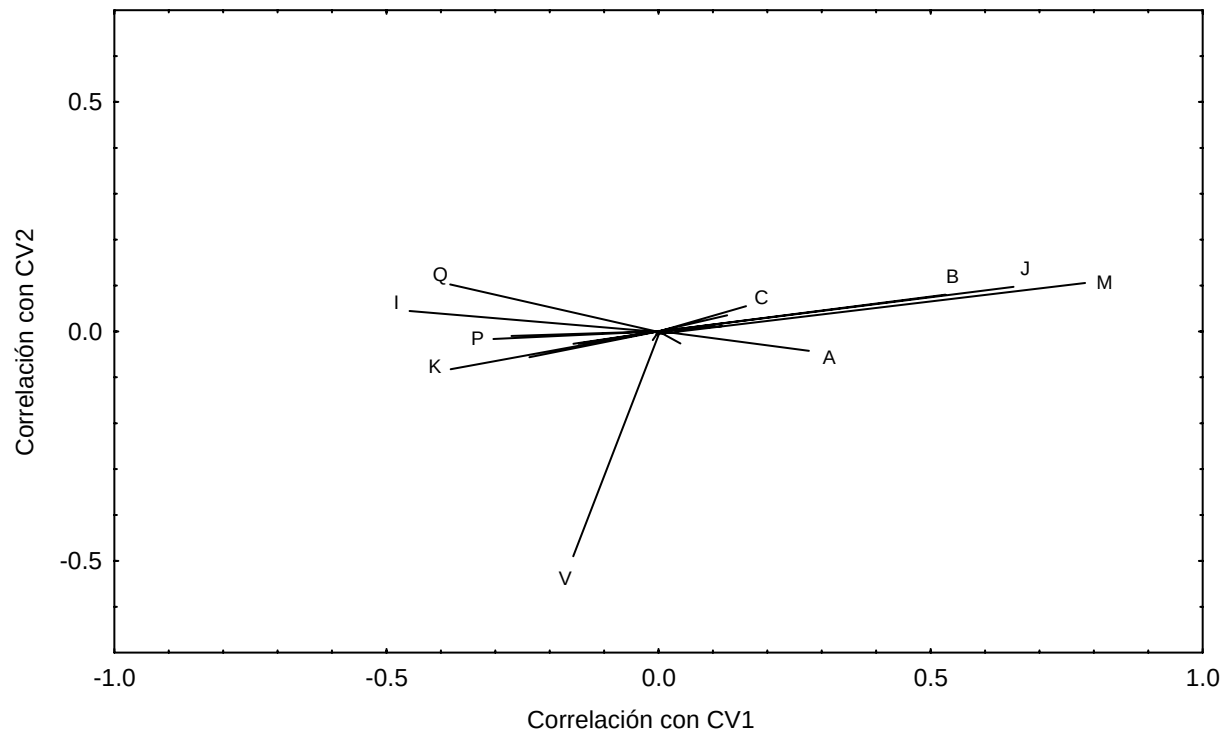


Figura 5. Representación gráfica de la importancia de cada variable en la discriminación de los grupos de *E. mordax* de la costa occidental de la península de Baja California y del Golfo de California de acuerdo a la correlación de las variables con el primer vector canónico. La magnitud de los vectores solo se interpreta en relación con el CV1.

Un esquema que sintetiza a las variables (excepto K) que más influyen en la discriminación de los grupos del Golfo y de la costa se presenta en la figura 6. En la representación se hace énfasis en la posición de la aleta pélvica y en el tamaño relativo de la región cefálica.

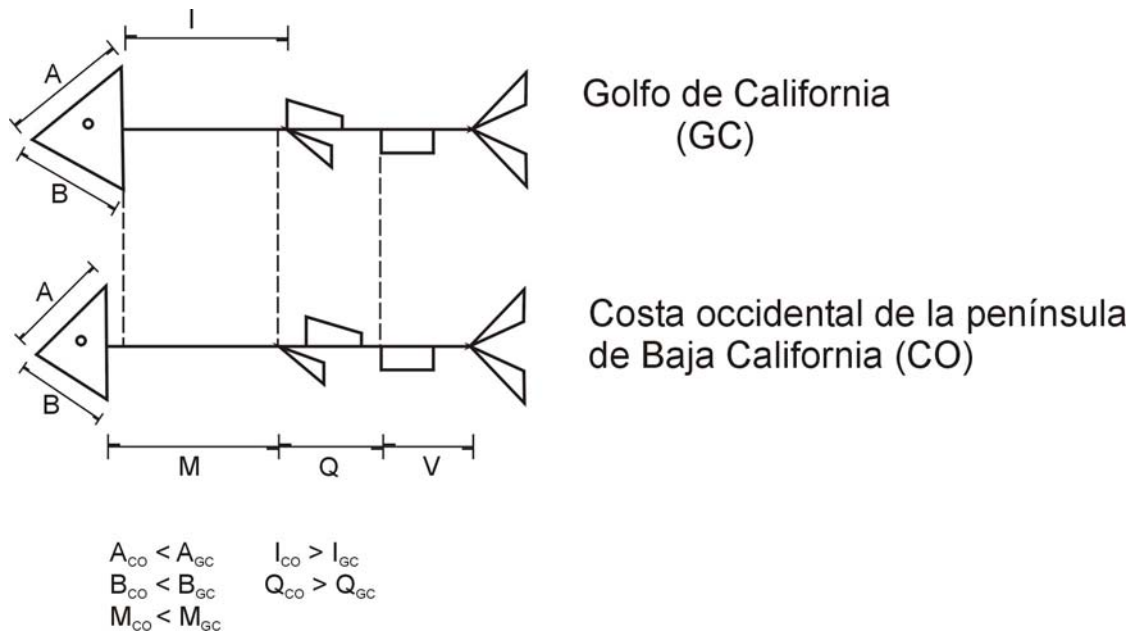


Figura 6. Representación esquemática de las variables morfométricas más importantes que discriminan a los grupos de *E. mordax* del Golfo de California y de la costa occidental de la península de Baja California.

9.3. VARIABILIDAD AMBIENTAL

En la figura 7 se muestran los ciclos anuales promedio de la temperatura superficial del mar y a 33 m (100 pies) de profundidad para las áreas donde se conoce que ocurren los desoves y crecen los juveniles de *E. mordax* en la costa occidental de Baja California y en el Golfo de California. Los ciclos representativos de tres áreas de la costa occidental de Baja California (A, B y C) muestran de manera general que durante el verano la temperatura del mar es más fría (entre 18 y 26°C) en comparación al Golfo de California (ciclos D y E) con temperaturas en el verano más cálidas (hasta 30°C).

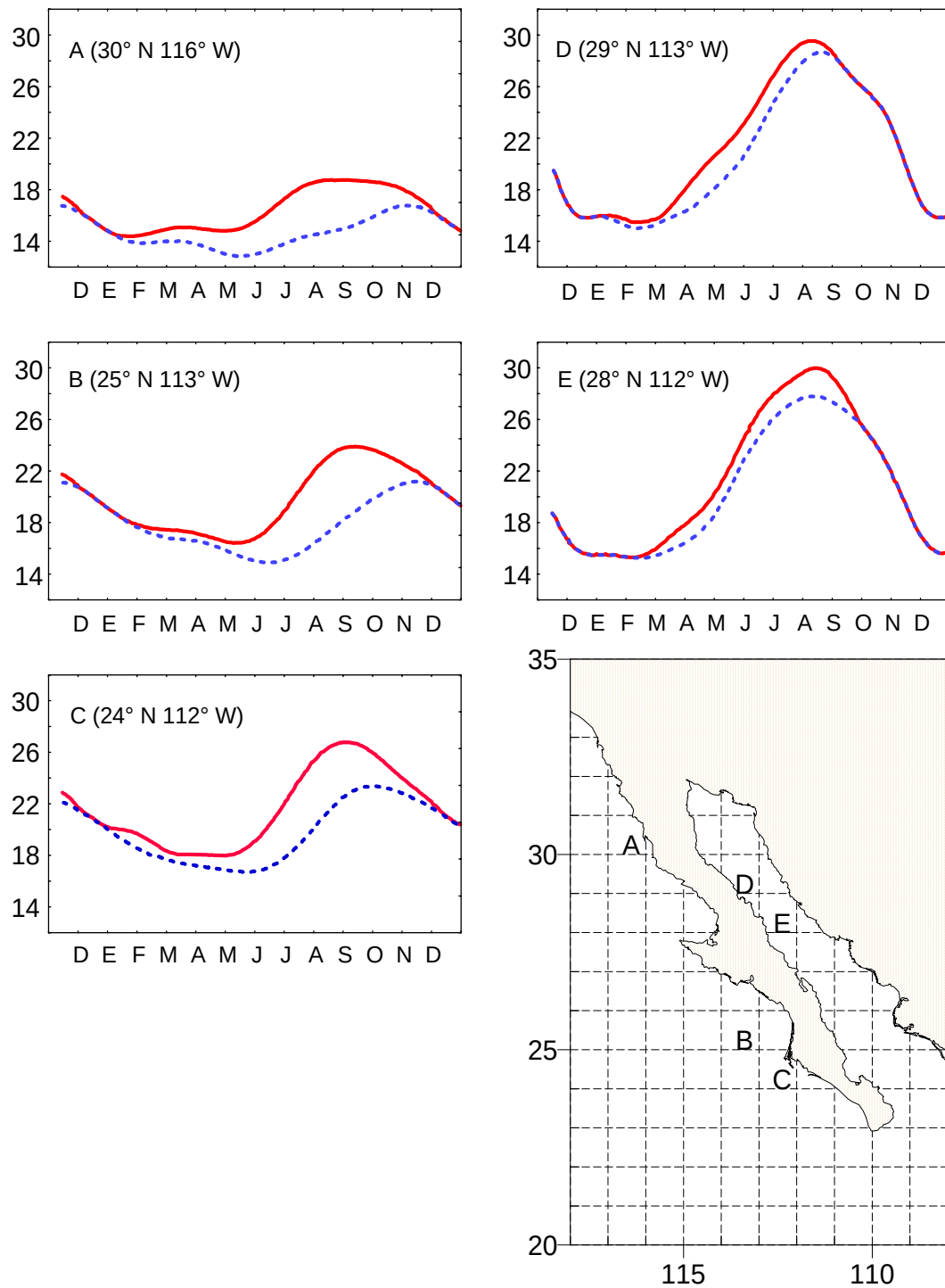


Figura 7. Ciclos anuales promedio de la temperatura superficial del mar (línea continua) y a 33 m de profundidad (línea punteada) en cinco cuadrantes de 1° latitud-longitud del noroeste de México (digitalizadas de Robinson, 1973). A) Ciclo de temperatura representativa del área de reproducción y crecimiento de la población central de *E. mordax*. B) y C) Ciclo de temperatura representativa del área de reproducción y crecimiento de la población sur de *E. mordax*. D) y E) Ciclo de temperatura representativa del área de reproducción y crecimiento de *E. mordax* en el Golfo de California.

Las anomalías anuales de la temperatura superficial del mar de la Corriente de California que se presentan en la figura 8 para el periodo de 1980 a 1996, fueron calculadas con respecto al promedio del periodo 1900-1996 en el trabajo original del cual se digitalizaron (Rodríguez-Sánchez, 2002). Se observan en la figura anomalías positivas en los años de 1983 y 1992 asociadas a eventos El Niño, mientras que en 1985, 1988 y 1991 se observan las anomalías con los valores más bajos, particularmente 1988 considerado un año frío La Niña (Rodríguez-Sánchez, *op. cit.*).

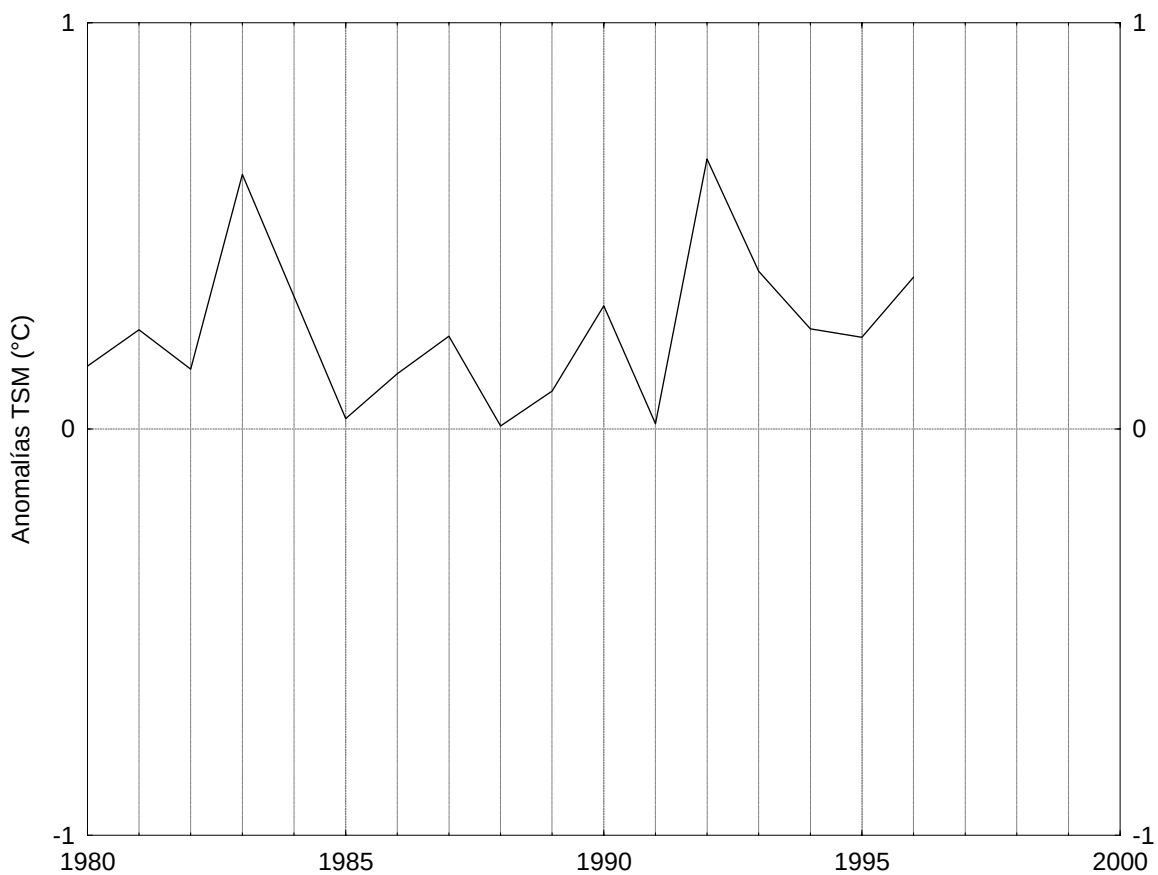


Figura 8. Anomalías anuales de la temperatura superficial del mar (TSM) en la Corriente de California de 1980 a 1996 (digitalizadas de Rodríguez-Sánchez, 2002).

9.4. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

En la figura 9 se presentan los mapas de distribución de la abundancia relativa anual (CPUE) de la anchoveta en el noroeste de México durante el periodo de 1980 a 1997, obtenidos a partir de la base de datos de capturas de carnada viva de la CIAT.

De los 18 años analizados, en los años de 1980, 1981, 1985, 1986, 1988 y 1994 se capturó *E. mordax* en la boca del Golfo, pero en particular en los años 1984, 1985, 1989, 1991, y 1997 se registraron capturas de anchoveta dentro del Golfo de California.

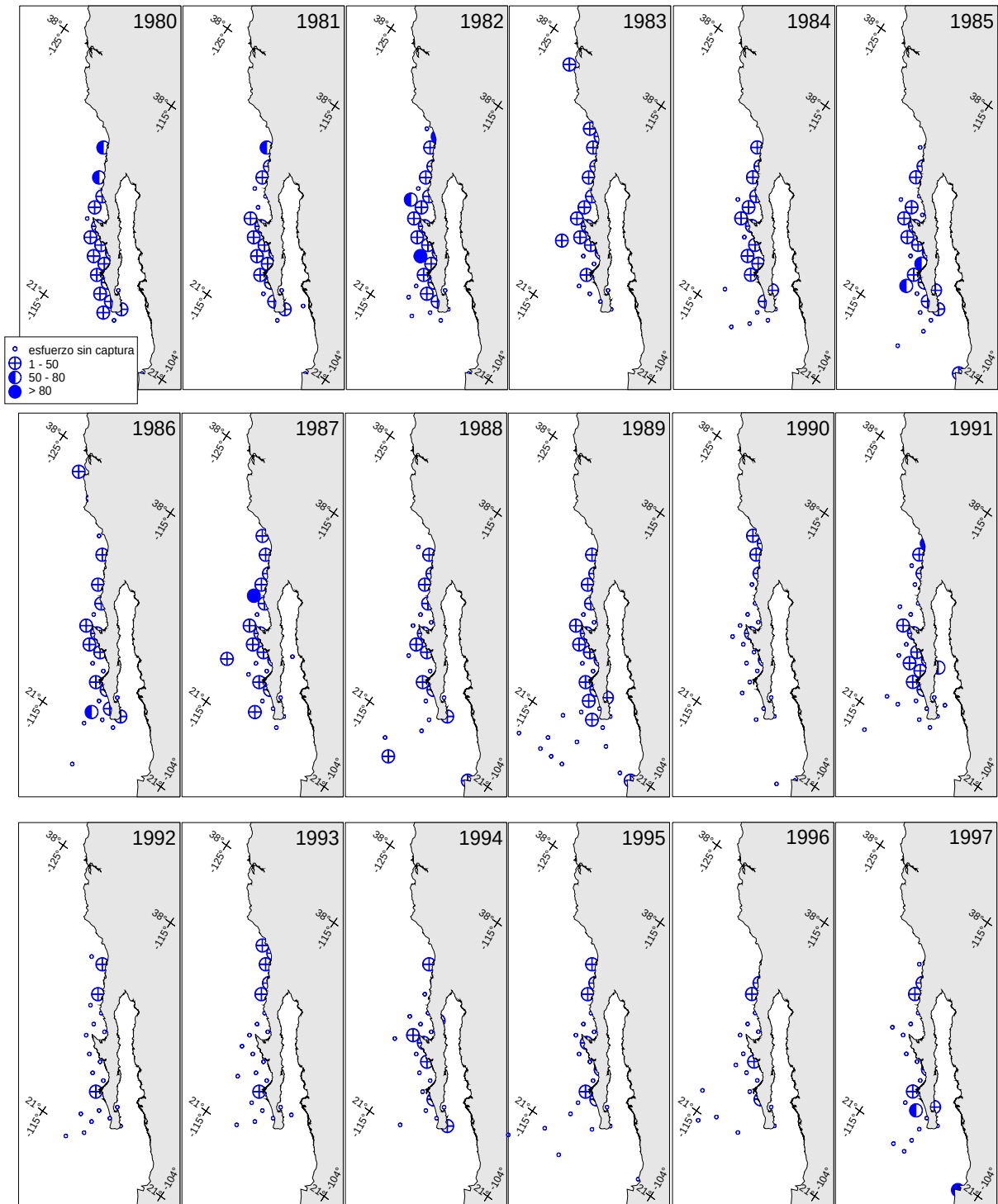


Figura 9. Mapas de distribución anual de la abundancia relativa (captura en "scoops" por días de búsqueda) de *E. mordax* en cuadrantes de 1 grado de latitud-longitud, obtenidos a partir de los registros de captura de carnada viva por la flota varera que operó en el noroeste de México de 1980 a 1997. Información proporcionada por la CIAT.

10. DISCUSIÓN

FUENTE DEL MATERIAL BIOLÓGICO

Geográficamente, las muestras representativas de la población sureña de anchoveta en la costa occidental de Baja California fueron colectadas entre Bahía Vizcaíno, B.C. y Bahía Magdalena, B.C.S. (Tabla 1). En cuanto a la cobertura temporal, las muestras fueron colectadas entre 1950 y 1988, años en los que la variabilidad interanual de la temperatura superficial del mar afectó notablemente al tamaño de la población de anchoveta (Rodríguez-Sánchez, 2002; Rodríguez-Sánchez *et al.*, 2001). Esta amplia cobertura espacial y temporal permite suponer que en las muestras analizadas se contó con una representación adecuada en cuanto a la posible variación morfométrica que pudiera expresar la población sureña a la variabilidad ambiental y latitudinal.

Las muestras del Golfo de California fueron más escasas y en algunos casos se encontraron en mal estado de conservación, lo que impidió utilizar todos los ejemplares disponibles para el análisis. Esto sucedió con la muestra de los desembarques de 1986 que originalmente se usó en el reporte de Hammann y Cisneros (1989). Sin embargo, en este trabajo se utilizaron muestras adicionales obtenidas durante 1987 y 1988, que representarían inmigrantes recientes de acuerdo con la hipótesis que sugiere la entrada de esta especie al Golfo de California en 1986 (Hammann y Cisneros, *op. cit.*), por lo que se esperaba que no existieran diferencias morfométricas significativas entre éstos ejemplares y los de la población sureña. Otra posibilidad, acorde a la misma hipótesis de Hamman y Cisneros (*op. cit.*), sería esperar que las características morfométricas de las muestras del Golfo de California correspondieran a una parte de la variabilidad morfológica de la población sureña y por lo mismo tales características estuvieran incluidas dentro del intervalo total de variación de la población de la cual emigraron.

ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS

ANÁLISIS MULTIVARIADO DE LA ALOMETRÍA

Los estudios de alometría se usan frecuentemente para analizar las consecuencias del cambio de las proporciones entre estructuras morfológicas durante la ontogenia en relación a

variables ecológicas o fisiológicas. Por ejemplo, Futuyma (1986) comenta el valor adaptativo de algunas relaciones alométricas como el crecimiento del intestino en relación con la masa corporal. A su vez Pauly (1981) señala que una de las consecuencias del crecimiento alométrico negativo de la superficie branquial en peces es que limita el crecimiento corporal, mientras que Emerson (1994) analiza las consecuencias funcionales de la alometría de algunas variables relacionadas con aspectos tróficos. No obstante, en este trabajo sólo se discute la alometría de las diferentes variables usadas desde la perspectiva de cómo influye en la caracterización de la forma de los dos grupos comparados.

Las variables asociadas a la región cefálica (**A**, **B** y **C**) tienen crecimiento alométrico negativo (Fig. 3), condición que indica que un organismo adulto tendrá la cabeza más pequeña que uno juvenil en términos relativos al resto del cuerpo, fenómeno que se ha observado en varias especies de aterínidos (*Atherinella spp.*, Bookstein *et al.*, 1985; *Menidia beryllina*, Chernoff, 1982).

Otra región del cuerpo en que se presenta crecimiento alométrico negativo es en el tercer cuadrilátero, particularmente en algunas de las variables que tienen que ver con la inserción de la aleta anal (**U** y **V**) y la altura del pedúnculo caudal (**T**).

En general, los cuadriláteros 1 y 2 presentan crecimiento alométrico positivo, excepto en la forma del Golfo en que las variables **M** y **N** tienen coeficientes alométricos negativos (0.82 y 0.80, respectivamente). Es justamente en esta región donde se presentan las diferencias más grandes entre los coeficientes de ambas áreas. Destacan las variables que convergen en la inserción de las aletas pélvicas (**K**, **M**, **P** y **Q**), así como aquellas que de manera indirecta se relacionan con la inserción y amplitud de la base de la aleta dorsal (**K**, **N** y **P**). Aparentemente existe un efecto compensatorio que mantiene la estabilidad de la forma, expresada principalmente en la posición de las aletas pélvicas. Por ejemplo, en los organismos del Golfo el coeficiente alométrico negativo en **M** se compensa con la fuerte alometría positiva de **K**, **P** y **Q**.

Por otro lado la variable **K**, que representa la altura del cuerpo al nivel de las inserciones de las aletas pélvicas y dorsal, presenta una alometría positiva (1.36) en el Golfo comparada con el de la costa occidental (1.10).

Es evidente que estas diferencias afectan la discriminación de los grupos como se ha señalado con anterioridad (Bookstein *et al.*, 1985; Klingenberg, 1996), pero no invalidan la obtención del vector común de coeficientes alométricos para los dos grupos (**anexo 1**), a partir del cual se hizo la corrección debido al efecto de la talla descrito en la metodología. La discusión del efecto de estas diferencias en la discriminación de los dos grupos se retomará después de considerar el análisis del LDA y del CVA.

DISCRIMINACIÓN DE GRUPOS POR LDA y CVA

Dado que algunos autores (Neff y Marcus, 1980) consideran al LDA y al CVA como análisis que podrían ser equivalentes sólo cuando se trabaja en la discriminación de dos grupos, la discusión de estos análisis se hará de manera conjunta, ya que además sus gráficos se complementaron para la presentación de resultados (Figs. 4a y 4b).

Los resultados del LDA y CVA mostraron concordancias importantes. Dada la similitud entre ambos análisis, los estadísticos de prueba calculados fueron los mismos, igualmente en todos los casos resultaron significativos ($F=13.8001$ con 17/161 g.l.; $p < 0.000001$). La λ de Wilks ($\lambda=0.40696$) indicó que la distancia entre los centroides ($D^2=5.81$) fue suficiente para separar a los grupos, mientras que la T^2 de Hotelling ($T^2=257.934$) señaló la existencia de diferencias entre las medias de los grupos.

Estas diferencias se hicieron evidentes en la figura 4, donde se representó de dos formas complementarias la comparación de la anchoveta del Golfo de California y de la costa occidental de la península de Baja California. Aunque en el espacio de vectores canónicos aparentemente existió una considerable región de solapamiento, no es correcto asegurar que en esta área estuvieran mezclados individuos de ambos grupos, dado que sus respectivos dominios en el espacio no son idénticos (Klecka, 1980). Esto último fue más evidente en los histogramas de frecuencias de la posición relativa de cada organismo en la función lineal discriminante, pues la proporción de organismos de cada grupo clasificados de manera incorrecta es baja comparada con aquellos que fueron correctamente clasificados. Aunque en ejemplos típicos de análisis de discriminación lineal se suele representar a los organismos y sus centroides justamente sobre una

línea recta (Davis, 1973), en la figura 4a se representó cada grupo en un nivel diferente y los centroides y punto de corte en otro, esto con el propósito de destacar las diferencias entre ambos grupos y contrastarla con la representación obtenida del CVA.

En este punto resulta útil la revisión de la matriz de clasificación (Tabla 5), que muestra que más del 87% del total de organismos fueron clasificados correctamente por la función discriminante, específicamente en la costa occidental de la península fue mayor (90.8%) que en el Golfo de California (82.7%).

En la literatura se reportan trabajos que han utilizado métodos de discriminación similares en diversos grupos de peces, principalmente con la finalidad de buscar diferenciación a nivel de especies. Por ejemplo, variaciones alométricas en diferentes especies del género *Corydoras* (Strauss, 1985), diferencias entre especies de cótidos (familia Cottidae) (Strauss y Fuiman, 1985) y de aterínidos (familia Atherinidae) (Creech, 1992), diferenciación morfológica de *Acipenser fulvescens* (Guénette *et al.*, 1992), formas ecológicas diferentes de *Salvelinus alpinus* (Gardner *et al.*, 1988), variabilidad morfométrica multivariada en salmón del Pacífico (familia Salmonidae) (Winans, 1984), así como algunos trabajos sobre morfotipos de coregónidos (familia Salmonidae) (Bronte *et al.*, 1999). También existen trabajos de discriminación similares en otros grupos de vertebrados, como variación geográfica en salamandras (Tumilson *et al.*, 1990), tortugas (Jolicoeur y Mossiman, 1960), roedores (Dos Reis *et al.*, 1990) y delfines (Douglas *et al.*, 1992).

De acuerdo con el CVA las variables que mejor discriminaron a los dos grupos en orden de importancia fueron **M**, **J**, **B**, **I**, **Q**, y **K**. En la figura 5 se observa que **M**, **J**, y **B** tienen un efecto positivo en el grupo del Golfo de California describiendo la dispersión de los puntos de éste grupo hacia la derecha (Fig. 4b). Por otro lado **I**, **Q**, y **K** tienen mayor importancia en el grupo de la costa occidental afectando su polígono hacia la izquierda. Los resultados del LDA confirmaron en parte lo anterior. Por ejemplo, se obtuvo que la variable **M** contribuyó con un 72.4% a la distancia total multivariada entre los grupos, seguida de **B** (40.8%) y de **J** (31.6%). El hecho de que estos porcentajes sumen más de 100% se explica porque algunas de las variables resultaron con porcentajes de contribución negativos, lo cual aparentemente fue consecuencia de haber incluido

una o más variables discriminantes “debiles” en el análisis (Ludwig y Reynolds, 1988). No obstante lo anterior, en este trabajo se usaron todas las variables (excepto S que impedía el análisis dada su alta correlación con R) para fines comparativos con el CVA.

Las diferencias en los coeficientes alométricos detectadas entre ambos grupos y las variables que resultaron importantes para la discriminación de acuerdo con ambos análisis reflejan diferencias en la morfología de los organismos, principalmente a nivel de la posición de las aletas pélvicas, del tamaño de la cabeza y la altura del cuerpo. Estas diferencias se integran y discuten a continuación.

POSICIÓN DE LAS ALETAS

Las variables asociadas con la inserción de las aletas pélvicas presentaron las mayores diferencias a nivel de su coeficiente alométrico, asimismo algunas de ellas influyeron significativamente en la discriminación de ambos grupos. La variable **M** resultó ser una de las que más contribuyó a la distancia multivariada que separó a los dos grupos, repercutiendo positivamente en el grupo del Golfo y negativamente en el grupo de la costa occidental, mientras que **Q** presentó el comportamiento opuesto en los mismos grupos. El efecto combinado de estas diferencias indica que la posición de las aletas pélvicas es afectada de manera diferente en cada área. En las anchovetas del Golfo de California las aletas pélvicas están relativamente más distantes con respecto a la región cefálica, que en los organismos de la costa occidental de Baja California, pues en los primeros se observaron valores mayores en **M** y menores en **Q**. Es importante destacar que los coeficientes alométricos difieren en sentido opuesto, es decir, en el Golfo **M** presentó alometría negativa, mientras que **Q** tuvo una fuerte alometría positiva, a diferencia del grupo de la costa occidental en que **M** estuvo muy cercano a la isometría y el coeficiente de **Q**, aunque también presentó alometría positiva, fue menos fuerte que en el Golfo.

En lo referente al significado funcional de la posición de las aletas pélvicas, Lauder (1983) menciona que podría tener relación con los procesos de alimentación para algunas especies. Asimismo, se sabe que las aletas pares son particularmente importantes en el control de la inclinación y durante el proceso de frenado de la natación (Jobling, 1995). Sin embargo, la

información obtenida del análisis morfométrico resulta insuficiente para extender las explicaciones de las diferencias en la posición de las aletas pélvicas entre estos dos grupos de *E. mordax*, más allá del ámbito ya discutido.

Por otro lado, las variables **I** y **K** están directamente relacionadas con la posición de la aleta dorsal. La inserción de la aleta dorsal de los organismos de la costa occidental está relativamente más distante de la región cefálica que en los organismos del Golfo de California.

Según Jobling (1995), en otras especies las aletas impares generan el poder de natación hacia delante, pero aquí tampoco tenemos elementos para explicar el significado de la diferencia en la posición de la aleta dorsal entre los grupos de anchoveta comparados.

TAMAÑO DE LA CABEZA

La dirección en que contribuyen las variables relacionadas con el área cefálica del pez (**A** y **B**) en el primer vector canónico sugiere que los organismos del Golfo de California tendrán una cabeza relativamente mayor que los de la costa occidental (Fig. 6). En cuanto a los coeficientes alométricos, fue en **A** en el que se presentó la diferencia más grande de las tres variables de la región cefálica (0.09).

Un resultado similar fue obtenido durante la comparación de las tres poblaciones de anchoveta en la Corriente de California, utilizando métodos de morfometría clásica. Se observó una cabeza más larga en la población sureña en comparación con las poblaciones central y norteña, mientras que la altura de la cabeza fue ligeramente mayor en las poblaciones norte y sur (Vrooman *et al.*, 1981).

Por otro lado, Hubbs (1925) reportó que la anchoveta de la Bahía de San Francisco presentaba la longitud de la cabeza más grande (31.9 % respecto a LP) que las anchovetas de mar abierto (18.1 % respecto a LP).

Las ventajas o desventajas de presentar diferencias en la región cefálica permanecen desconocidas. Es posible que se relacionen con los mecanismos de alimentación, pues se ha observado que la maxila y el opérculo elongado en engraulidos están asociados con la manera de filtrar su alimento, pues las cámaras bucales y faríngeas se expanden ampliamente durante este

proceso (Leong y O'Connell, 1969). Por otra parte, Nelson *et al.* (1994) también han mencionado que la longitud de la mandíbula, entre otras características, podría estar relacionada con aspectos tróficos.

ALTURA DEL CUERPO

Otra diferencia importante se presenta en la altura del cuerpo, representada por la variable **K**. Esta característica resultó mayor en organismos de la costa occidental que en los del Golfo, además de que presentó la mayor diferencia entre sus coeficientes alométricos, al tener una fuerte alometría positiva en el Golfo.

En la comparación morfométrica realizada por Vrooman *et al.* (1981) se detectó que la población norteña de *E. mordax* presentaba una altura del cuerpo mayor que en las poblaciones central y sur.

Con la finalidad de resumir los resultados obtenidos del LDA y del CVA, particularmente los presentados en las figuras 4b y 5, se construyó un esquema general (Fig. 6) para destacar las variables más importantes que separan a los grupos estudiados. En el esquema se muestran las variables del área cefálica (**A** y **B**), las variables relacionadas con la inserción de la aleta pélvica (**M** y **Q**) y de la aleta dorsal (**I**). Las anchovetas de la costa occidental de Baja California con respecto a las anchovetas del Golfo de California poseen una región cefálica menor, la distancia de la nuca a la inserción de la aleta dorsal (**I**) es mayor, la distancia de la maxila a la aleta pélvica es menor (**M**), pero la distancia del origen de la aleta pélvica a la aleta anal (**Q**) es mayor. Las variables **J** y **K** que también son importantes para separar a los grupos y que están relacionadas con las aletas pélvicas, no fueron esquematizadas en dicha figura, ya que sólo se muestran aquellas variables que sobre el eje longitudinal del cuerpo exhibieron la mayor importancia en la discriminación entre grupos.

No es sencillo hacer inferencias sobre la funcionalidad o el por qué y para qué de las diferencias encontradas entre los grupos estudiados y se debe decir también que existe la posibilidad de que las discrepancias halladas no tengan valor adaptativo alguno. Sin embargo, en cuanto a la primera posibilidad, existen estudios sobre la relación entre los patrones de locomoción

y el comportamiento alimentario. Por ejemplo, Lauder (1983) mencionó que probablemente exista una relación funcional entre la captura de la presa por succión a alta velocidad y la posición de la aleta pectoral en peces.

Por su parte, Felley (1984) aplicó la morfometría multivariada para estudiar la posible asociación entre morfología y las preferencias de hábitat de ciprínidos del sur y centro de Estados Unidos. Este autor observó que el tamaño de las aletas pectorales y pélvicas y de la vejiga natatoria estuvo asociado con la profundidad preferida en la columna de agua. El tamaño del ojo, la longitud y número de branquiespinas, la longitud del intestino y el tamaño del cerebelo fueron asociados con hábitos alimenticios. Sin embargo, Felley (*op.cit.*) recomienda que se tenga precaución al extrapolar las relaciones ecomorfológicas hacia otras especies.

El desarrollo de características tales como la forma del cuerpo, las aletas y la pigmentación están relacionados con la alimentación y el comportamiento de locomoción de las larvas de peces (Koumoundouros *et al.*, 1999).

Para poder definir qué factores influyen en la variación morfométrica encontrada en las anchovetas harían falta otro tipo de estudios. No obstante, a continuación se discute uno de los factores que pudiera ser significativo en la variación morfométrica hallada.

TEMPERATURA

La temperatura ha sido estudiada intensivamente con respecto a su efecto en la ontogenia de peces, principalmente en cuanto a las tasas de crecimiento. Se ha detectado que la temperatura puede alterar la talla a la que ocurren eventos ontogénicos, tales como la etapa larval de terminación del saco vitelino, la formación de las aletas, la metamorfosis y el desove (Koumoundouros *et al.*, 2001). Estos autores mencionaron que la ontogenia de los peces no es un proceso estable y la forma del cuerpo depende fuertemente de las condiciones ambientales.

Para la anchoveta se tiene evidencia de que la temperatura determina la duración de los estadios de huevo y de saco vitelino, así como la tasa a la cual los pre-reclutas maduran (Butler *et al.*, 1993).

Diferentes autores han postulado los mecanismos ambientales que podrían explicar la distribución y la regulación del tiempo de desove de la sardina y la anchoveta en la Corriente de California. Por ejemplo, Parrish *et al.* (1983) sugieren una fuerte relación entre la temperatura superficial del agua, la turbulencia y el transporte con el proceso reproductivo.

Hernández-Vázquez (1994) reporta que la temporada de reproducción de la anchoveta en la Corriente de California no varía latitudinalmente desde Punta Concepción, California hasta Bahía Magdalena, B.C.S. y puede extenderse a todo el año, aunque parece ser más intensa de diciembre a abril. Se ha reportado la presencia de huevos en aguas con temperaturas tan bajas como 11°C y hasta los 18.9°C, aunque la mayoría de los autores coinciden en un intervalo de 11.5 a 17°C (Ahlstrom, 1959; Fiedler, 1983; Green-Ruiz e Hinojosa-Corona, 1997; Lasker, 1964; Lasker *et al.*, 1981; Lluch-Belda *et al.*, 1991; Messersmith, 1969). La presencia de larvas en las costas de California y Baja California ha sido reportada a temperaturas entre 14 y 17.4°C (Ahlstrom, 1959). Para el Golfo de California la información es más escasa. Sin embargo, se ha detectado que la principal área de desove de la anchoveta es entre la punta norte de la Isla Angel de la Guarda y aproximadamente 30 millas al sur de Isla Tiburón. En esa área las anchovetas desovan entre los 15 y 17° C y se ha observado que ocurre durante el mes de Febrero (Green-Ruiz e Hinojosa-Corona, 1997). González-Armas *et al.* (1997) han reportado larvas en la parte sur del Golfo de California a temperaturas entre los 21.7-25° C en la zona de El Bajo Espíritu Santo (24°42' N, 110°18' W).

Sobre la base del ciclo anual promedio de la temperatura superficial del mar y a 33 m de profundidad en las áreas donde ocurre el desove de anchoveta en la costa occidental de la península de Baja California y en la parte central del Golfo de California (Fig. 7), se observa que si el desove de la anchoveta en la costa occidental de Baja California ocurre de diciembre a abril (Hernández-Vázquez, 1994), las temperaturas que prevalecen en esos meses van de 14.4 a 17.5°C con un promedio de 15.2°C en el área A, lo que coincide con los intervalos reportados por diversos autores para la población central (Fiedler, 1983; Green-Ruiz e Hinojosa-Corona, 1997; Lluch-Belda *et al.*, 1991). En la zona sur (áreas B y C) prevalecen temperaturas entre 17.1 y 22.9°C, con un promedio de 19.3°C. Por otro lado, en la parte central del Golfo de California (áreas

D y E) durante el mes de febrero predominan temperaturas entre 15.3 y 16°C, intervalo similar al reportado por Green-Ruiz *et al.* (1992) para el desove de anchoveta en esa área.

La etapa de larva temprana tiene una duración de entre 8 y 23 días (con una media de 12 días). Según Butler *et al.* (1993), parece que la larva temprana (talla de 4 a 10 mm) es la más sensible a la temperatura en cuanto a variaciones en crecimiento y supervivencia se refiere. Al término de esa etapa inicia el desarrollo de las aletas, lo que probablemente será afectado por las temperaturas a las que los individuos crecen. De acuerdo con Matarese *et al.* (1989) el orden de aparición de las aletas es dorsal, pélvicas, pectorales y caudal. En este trabajo se ha mostrado que las diferencias morfométricas más importantes fueron encontradas precisamente en las zonas de inserción de las aletas dorsal y pélvica, regiones del cuerpo que seguramente fueron afectadas por las condiciones ambientales desiguales que se presentan entre la costa occidental y el Golfo de California. Según Jobling (1995), las tasas de desarrollo se incrementan con el incremento de las temperaturas.

Después de la etapa de larva temprana la anchoveta empieza su transición a larva tardía (duración de 35 a 71 días). Durante esta etapa del desarrollo las larvas están sometidas a temperaturas diferentes en cada zona, lo cual probablemente se refleja en su morfología, sabiendo que la metamorfosis también es dependiente de la temperatura (Gerking, 1994).

Así, un aspecto importante que se observa en los ciclos de temperatura promedio donde se desarrollan los productos del desove de las diferentes poblaciones de anchoveta, es que la variación mensual es menor en el área representativa de la población central, mientras que para la población sureña las diferencias entre las temperaturas invernales y de verano son de casi 8°C. En el Golfo de California esta diferencia es de alrededor de 14°C. Esto último implicaría que el desarrollo de los huevos y larvas en cada área ocurre a temperaturas diferentes. Las diferentes condiciones sin duda afectarán el desarrollo de las larvas tempranas y tardías de esta especie, manifestándose en ecofenotipos diferentes.

La diferencia de temperaturas observadas entre la costa occidental de la península de Baja California y las del Golfo de California es sólo una muestra de las condiciones oceanográficas

diferentes entre estas zonas (Lavin *et al.*, 1997) y puede implicar no sólo diferencias morfométricas sino también que se registren diferentes tasas de mortalidad en huevos o larvas.

Son varios los procesos que pueden tener un impacto en los estadios tempranos de la vida de esta especie (Parrish *et al.*, 1983). Cuando los valores de temperatura, salinidad, turbulencia, densidad y de concentración de oxígeno disuelto son diferentes, afectan directamente a las diversas etapas del ciclo de vida de los organismos, las condiciones de desove y las diferentes etapas larvales, incluyendo el momento en que se presenta la primera alimentación después de la absorción del saco vitelino (Lasker, 1964).

Autores como Green-Ruiz e Hinojosa-Corona, (1997) mostraron que la región de las grandes islas en el Golfo de California es una área de alta concentración de huevos de anchoveta, porque las temperaturas y los procesos oceanográficos tales como frentes, plumas y eddies se conjugan en la retención y transporte de éstos (Parrish *et al.*, 1983). Además, existen mecanismos como el que propone Cushing (1968, citado por Green-Ruiz e Hinojosa-Corona, 1997) en el que un grupo de peces puede hacer uso de las corrientes y de las mareas de muy diversas maneras y en diferentes estaciones, de tal forma que queden retenidos dentro de una región determinada. Algunos autores como Parrish *et al.* (1983) y Bakun (1990) indican que los afloramientos costeros pueden ser favorables si se presentan con un retraso apropiado, pero que son perjudiciales si coinciden en espacio y tiempo con el desove, además de que su intensidad puede afectar la distribución y la dinámica de los grupos de peces. Cuando los huevos o larvas queden retenidos en esas zonas estarán expuestos a diversas condiciones ambientales, de tal suerte que serán afectados irremediablemente.

La existencia de diferencias en las condiciones ambientales en que se da el desove y el desarrollo de las etapas larvales y juveniles de anchoveta en una y otra área seguramente tiene un impacto en mayor o menor medida sobre estas poblaciones, las que podrán responder con cambios en su morfología, su fisiología o su comportamiento. Las temperaturas altas pueden repercutir además en un aumento de la incidencia de malformaciones y anomalías en el embrión o en la muerte de los huevos (Jobling, 1995).

LA POSIBLE CONSECUENCIA: PRESENCIA DE ECOFENOTIPOS

Es bien sabido que una especie puede tener varias poblaciones morfológicamente diferentes y que estas diferencias pueden ser el resultado de cambios en las condiciones del medio ambiente durante el periodo crítico del desarrollo embrionario, o bien pueden ser debidas a diferencias en el genoma producidas por la selección natural actuando durante largos períodos de aislamiento geográfico (Howard, 1954; Hubbs, 1922, 1925; McHugh, 1954).

Las especies de gran extensión geográfica desarrollan casi siempre poblaciones localmente adaptadas (designadas como ecotipos) y poseen grados óptimos y límites de tolerancia adaptados a las condiciones del lugar (Odum, 1973). La forma en los peces óseos puede ser alterada fuertemente durante el crecimiento por cambios en algunas condiciones ambientales, tales como la temperatura y la salinidad (Barlow, 1961; Holliday, 1988). Estas expresiones son generalmente conocidas como ecofenotipos (Mayr, 1963).

Los diferentes patrones de crecimiento entre poblaciones de una misma especie existentes en diversos hábitats conduce a diferencias notables en la forma del cuerpo. Por ejemplo, poblaciones de lagos y de ríos de la misma especie pueden diferir marcadamente en caracteres morfométricos y merísticos (Hubbs, 1941). La problemática de los ecofenotipos se denotó en un trabajo con muestras de *Dicentrarchus labrax* (familia Moronidae) criados en dos diferentes salinidades (marina y dulceacuícola). El trabajo se realizó con el fin de mostrar cambios en la forma y probar estadísticamente las diferencias morfológicas, usando la morfometría geométrica (thin plate splines en inglés) desarrollada en años recientes (Loy *et al.*, 1996). Sobre la base de las diferencias observadas los autores se cuestionaron si tales modificaciones reflejaban restricciones metabólicas, diferentes estrategias de alimentación o diferentes estrategias de natación requeridas en agua dulce. Los autores concluyeron que los cambios en forma fueron un puro efecto ecofenotípico relacionado con la salinidad y cuestionaron si puede haber un efecto confuso del ecofenotipismo acerca de los caracteres morfométricos normalmente usados en la taxonomía de peces, tales como por ejemplo la longitud de la cabeza y la altura del cuerpo, que necesita ser explicado antes de ofrecer cualquier inferencia (Loy *et al.*, 1996).

En otra especie (*Dentex dentex*, familia Sparidae) se trabajó con dos poblaciones desarrolladas en condiciones de cultivo. Se detectó que siguieron un desarrollo similar en la pigmentación y el comportamiento, pero presentaron una alta plasticidad de desarrollo donde el crecimiento alométrico estaba involucrado (Koumoundouros, *et al.*, 1999).

Si efectivamente los organismos de *E. mordax* están respondiendo a ambientes diferentes, las diferencias morfológicas encontradas en este trabajo indicarían la manifestación de plasticidad fenotípica, por lo que se estarían observando dos ecofenotipos. Los resultados de este trabajo mostraron diferencias morfológicas significativas, las cuales se supone que son producto de las diferentes temperaturas donde se da la reproducción y los eventos ontogénicos subsiguientes en cada una de las zonas estudiadas, lo que de manera similar ha sido reportado entre las 3 poblaciones de *E. mordax* distribuidas a lo largo de la Corriente de California (Vrooman y Smith, 1971; Vrooman *et al.*, 1981).

Para reforzar la conclusión alcanzada sobre la base de las diferencias morfológicas y los datos de temperatura encontrados en este trabajo, a continuación se aportan y discuten elementos de la dinámica de las poblaciones de anchoveta que en su conjunto se contraponen a la hipótesis del ingreso reciente de la anchoveta al Golfo de California.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La península de Baja California y las condiciones oceanográficas de la Boca del Golfo han sido en parte consideradas como las características responsables de que la fauna del Golfo de California sea distinta a la de otras zonas del Pacífico (Walker, 1960). No obstante, las diferencias han sido enfatizadas por la suposición empírica de que el libre flujo de organismos entre el Golfo de California y la costa occidental de la península de Baja California está limitada por tales características fungiendo como barreras físicas. Sobre la base de esta suposición se planteó la posibilidad de que la anchoveta hubiese entrado por primera vez al Golfo de California durante condiciones oceanográficas extremas (Hammann y Cisneros, 1989).

Sobre la base de los registros de captura de la flota varera, la presencia de *E. mordax* en la región cercana a la boca del Golfo resultó ser frecuente. Los mapas de la figura 9 muestran la

posibilidad de intercambio de individuos entre ambas áreas en diez de los 18 años analizados, incluyendo años previos al reporte de 1986. En los años 1980, 1981, 1985, 1986, 1988 y 1994 se detectó la presencia de *E. mordax* en la boca del Golfo, también durante los años 1984, 1985, 1989, 1991, y 1997 se observaron capturas de anchoveta dentro del Golfo de California.

De las anomalías de la temperatura superficial del mar que se muestran en la figura 8, destaca señalar que solamente los años de 1985, 1988 y 1991 correspondieron a años fríos, especialmente 1988 que fue catalogado como año La Niña (Rodríguez-Sánchez, 2002). En consecuencia, es difícil explicar la presencia de anchoveta en la boca del Golfo durante los otros siete años solamente en función de temperaturas frías. Esto sugiere que el intercambio de la anchoveta entre el Golfo y la costa occidental de la península es más frecuente y no se limita a años con condiciones oceanográficas extremas como años La Niña, tal y como ha sido propuesto por Hammann y Cisneros (1989).

ESTUDIOS CRONOLÓGICOS

En el estudio paleoecológico de Holmgren-Urba y Baumgartner (1993) en la cuenca de Guaymas en el Golfo de California, se reportó la deposición de escamas de sardina y anchoveta en sedimentos laminados. Ese resultado ofrece la perspectiva de que han existido fluctuaciones naturales en la biomasa de esas poblaciones dentro del Golfo independientes de los efectos de la pesca. Además, destaca la presencia casi continua de registros de anchoveta en la parte central del Golfo, desde el comienzo del estrato (aproximadamente 1730) hasta los inicios del siglo XX, mostrando un máximo en la tasa de deposición de escamas cerca del año 1875.

Por su parte, Lluch-Belda *et al.* (1992) documentaron que los regímenes de alta abundancia de sardina (*Sardinops spp.* y *Sardina pilchardus*) han alternado con regímenes de alta abundancia de anchoveta (*Engraulis spp.*) en cada una de las regiones del mundo donde los taxa co-ocurren (sistemas de corrientes de las Canarias, California, Humbolt, Benguela y Kuroshio). Los mismos autores señalaron que los sistemas parecen estar en un estado de flujo desde los años 1980s y que el incremento de la abundancia del taxón subdominante es frecuentemente uno de los primeros signos de cambio de régimen.

Además de esta variación de las abundancias de las poblaciones de peces pelágicos menores en el tiempo, Rodríguez- Sánchez *et al.* (2001) consideraron en su estudio el efecto de la variación geográfica de las poblaciones de sardina y anchoveta en la corriente de California. Estos autores señalaron la posibilidad de que la abundancia de la sardina sea deletérea para la anchoveta, pues esta última coloniza y aumenta su abundancia donde el nivel de la población de sardina es bajo o está ausente.

Parece ser que en el Golfo de California se observó recientemente un ejemplo de este tipo de fluctuaciones entre la sardina y la anchoveta. Allí, los desembarcos de sardina disminuyeron rápidamente de 294,095 t durante 1988-1989 a 6,431 t durante 1991-1992, mientras que en 1985-1986 se registró por primera vez anchoveta norteña dentro del Golfo y se empezó a capturar comercialmente. Los desembarcos de anchoveta aumentaron de 39 t en 1986-1987 a 18,493 t en 1989-1990 (Cisneros *et al.*, 1995). Posteriormente los desembarcos de sardina se recuperaron y recientemente casi no hay ningún desembarco de anchoveta. Además, la distribución de la anchoveta se ha restringido alrededor de las grandes islas.

Para el caso de las poblaciones de sardina, Lluch-Belda *et al.* (1992) propusieron la existencia de áreas de refugio donde las poblaciones restringen su distribución cuando su abundancia es baja durante condiciones ambientales no favorables. En particular la población de sardina monterrey en la Corriente de California, la ubican en la parte central de la costa occidental de la península de Baja California, donde las condiciones oceanográficas permiten el desove de esa especie durante la mayor parte del año. Para el caso de la *E. mordax*, Rodríguez-Sánchez (2002) basado en los cambios interanuales de distribución y abundancia en dos de las tres poblaciones en la Corriente de California, propuso la ubicación de las zonas de refugio en ellas y extendió sus conclusiones para la población en el Golfo de California. Este autor señaló que la interacción de las corrientes de marea con las grandes islas en la parte central del Golfo de California, principalmente en lugares con restricciones batimétricas y umbrales como el caso del Canal de Ballenas, propicia mezclas y otros procesos físicos que incrementan la disponibilidad de nutrientes, favoreciendo una producción biológica alta durante todo el año en esa zona comparada con otras regiones del Golfo, además de ser un área única de agua fría permanente en el Golfo.

Estas condiciones, aparentemente son favorables como área de refugio para la que la anchoveta permanezca en esa parte del Golfo de California con niveles de abundancia bajos durante periodos de condiciones no favorables (Rodríguez-Sánchez, 2002). Esto último coincidiría con el reporte de que los pescadores locales creen que la anchoveta siempre ha estado presente en el Golfo, aunque en abundancias más bajas que lo observado a finales de los 1980s (Velarde *et al.* 1994).

Si como lo sugiere el análisis de la distribución espacial de la anchoveta presentado en este trabajo, el ingreso de organismos provenientes de la costa occidental no se limita a años fríos, entonces es posible que los volúmenes de interés comercial observados a mediados de los 1980's no se debieran al ingreso de organismos durante el año La Niña de 1986. Estos resultados, los antecedentes documentados de la variabilidad natural de las poblaciones de anchoveta, así como las diferencias morfológicas encontradas entre ambos grupos que pudieran resultar de las distintas condiciones oceanográficas en las que se desarrollan en cada área, en su conjunto apoyarían la hipótesis de que ha existido una población residente de *E. mordax* dentro del Golfo de California cuyo desarrollo fue favorecido a mediados de los 1980s hasta niveles en que pudo ser detectada y capturada comercialmente.

Sin embargo, éste es sólo el inicio de una investigación en la que se deberá aportar mayores elementos para detectar que es lo que está ocurriendo en esos ecosistemas, ya que como lo mencionan Fiedler *et al.* (1986) y Nelson *et al.* (1994), "el mecanismo mediante el cual, la morfología de la anchoveta nortea y sus fases de vida responden a cambios espaciales y temporales en el medio persiste aún como un misterio".

11. CONCLUSIONES

- Se encontraron diferencias morfométricas estadísticamente significativas entre *E. mordax* del Golfo de California (GC) y de la costa occidental de Baja California (CO).
- Las diferencias entre los coeficientes alométricos de ambos grupos se centran en la región cefálica del pez así como en la región de las aletas pélvicas. Resultado del LDA y del CVA las diferencias más importantes se observaron a nivel de la posición de las aletas pélvicas (**J**, **K**, **M** y **Q**), en la inserción de la aleta dorsal (**I** y **K**), el tamaño de la cabeza (**A** y **B**) y en la altura del cuerpo (**K**).
- En las anchovetas del Golfo de California las aletas pélvicas están relativamente más distantes respecto a la región cefálica que en los organismos de la costa occidental de la península. La región cefálica es mayor también en los organismos del Golfo de California. La inserción de la aleta dorsal en los organismos de la costa occidental está relativamente más distante de la nuca que en los organismos del Golfo. Respecto a la altura del cuerpo, ésta resultó ser mayor en las anchovetas de la costa occidental que en las del Golfo.
- Estas diferencias podrían deberse a una respuesta diferencial de los organismos a ambientes distintos, particularmente a la temperatura en que suceden los eventos de reproducción y ontogenia en cada área dando como resultado dos ecofenotipos de *E. mordax*.
- La frecuente presencia de anchoveta en la zona de la boca del Golfo de California sugiere que el flujo de esta especie entre ambas áreas no se restringe solamente a años con condiciones frías extremas.

12. RECOMENDACIONES Y SUGERENCIAS PARA TRABAJOS FUTUROS

Obviamente, los análisis cuantitativos de variación morfológica intraespecífica son sólo una de las aproximaciones usadas en estudios de biología evolutiva y sistemática. Otros análisis incluyen estudios de la variación citogenética y la variación de aloenzimas y molecular (Dos Reis *et al.*, 1990). Se sugiere se realicen este último tipo de estudios que permitan detectar diferencias genéticas entre estos dos grupos geográficos para ayudar a construir un conocimiento básico más sólido sobre las poblaciones de *Engraulis mordax* en nuestro país.

No obstante, se recomienda el uso de estudios morfométricos aplicando la metodología del Truss Network como una primera aproximación para la discriminación entre poblaciones, grupos, o especies. Ya no es válido trabajar sólo con mediciones o con metodologías tradicionales (como la triangulación o mediciones a lo largo del eje mayor del cuerpo) para detectar diferencias entre grupos, ya que se han demostrado deficiencias y sesgos en los resultados obtenidos.

13. BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Ahlstrom, E.H. 1954. Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine. Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service, **56**: 83-139.
- Ahlstrom, E. H. 1959. Vertical distribution of pelagic fish eggs and larvae of California and Baja California. Fishery Bulletin, **60**: 107-146.
- Albrecht, G.H. 1978. Some comments on the use of ratios. Systematic Zoology **27**(1): 67-71.
- Atchley, W.R., C.T. Gaskins, y D. Anderson. 1976. Statistical properties of ratios. I. Empirical results. Systematic Zoology, **25**: 137-148.
- Bakun, A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. Science, **247**: 198-201.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant- CIBNOR. La Paz, B.C. S. México. 323 p.
- Barlow. 1961. Causes and significances of morphological variations in fishes. Systematic Zoology, **10**: 105-107.
- Baumgartner, T., A. Soutar, y V. Ferreira. 1992. Reconstruction of the history of Pacific sardine and northern anchovy populations over the past two millenia from sediments of the Santa Barbara Basin, California. CalCOFI Reports, **33**: 24-40.
- Berdegúe, J. 1958. Biometric comparison of the anchoveta *Cetengraulis mysticetus* Günther from ten localities of the Eastern Tropical Pacific Ocean. Inter-american Tropical Tuna Commission, **3**(1): 3-53.
- Bookstein, F.L. 1982. Foundations of morphometrics. Annual Review of Ecology and Systematics, **13**: 451-470.
- Bookstein, F.L. 1989. Size and shape: A comment on semantics. Systematic Zoology, **38**(2): 173-180.
- Bookstein, F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press. New York. 435 p.
- Bookstein, F.L., B. Chernoff, R. Elder, J. Humphries, G. Smith, y R. Strauss. 1985. Morphometrics in evolutionary biology. Spec. Publs. Acad. Nat. Sci. Philad. 277 p.
- Bronte, C.R., G.W. Fleischer, S.G. Maistrenko y N.M. Pronins. 1999. Stock structure of Lake Baikal omul as determined by whole-body morphology. Journal of Fish Biology, **54**: 787-798.
- Burnaby, T.P. 1966. Growth-invariant discriminant function and generalized distances. Biometrics, **22**(1): 96-110.
- Butler, J.L., P.E. Smith y N. Chyan-Hei Lo. 1993. The effect of natural variability of life -history parameters on anchovy and sardine population growth. CalCOFI Reports, **34**: 104-111.
- Campbell, N.A. y W.R. Atchley. 1981. The geometry of canonical variate analysis. Systematic Zoology, **30**(3): 268-280.

- Carpenter, K.E., H.J.S. Sommer, y L.F. Marcus. 1996. Converting truss interlandmark distances to cartesian coordinates. p. 103-111. En: L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G.J.P. Naylor y D.E. Slice (eds.) 1996. Advances in Morphometrics. NATO ASI Series A: Life Sciences vol. 284. Plenum: New York. 587 p.
- Cavalcanti, M.J. 1995 -1998. LINDA - Linear Discriminant Analysis and Hotelling's T-Squared with Randomization Tests. Versión 5.02. Departamento de Biologia Geral. Universidade Santa Úrsula. Rio de Janeiro, BRASIL.
- Chávez, H., S. Silva, y J. Sunada. 1977. The fishery for northern anchovy *Engraulis mordax*, off California and Baja California in 1975. CalCOFI Reports, **19**: 147-165.
- Chernoff, B. 1982. Character variation among populations and the analysis of biogeography. American Zoologist, **22**: 425-439.
- Ciechomski, J.D. 1967. Present state of the investigations on the argentine anchovy *Engraulis anchoita* Hubbs. CalCOFI Reports, **11**: 58-66.
- Cisneros Mata, M.A., M.O. Nevarez-Martínez y M.G. Hammann. 1995. The rise and fall of the Pacific sardine *Sardinops sagax caeruleus* Girard, in the Gulf of California, Mexico. CalCOFI Reports, **36**: 136-143.
- Clark, F.N. 1947. Analysis of populations of the pacific sardine on the basis of vertebral counts. California Division of Fish and Game, Fish Bulletin, 65: 1-26.
- Clark, F.N. y J.F. Janseen. 1945. Movements and abundance of the sardine as measured by tag returns. California Division of Fish and Game, Fish Bulletin, 61: 7-42.
- Cotero-Altamirano, C.E. y Y. Green-Ruiz 1997. Spawning biomass of the northern anchovy *Engraulis mordax* in the Gulf of California during 1991. CalCOFI Reports, **38**: 171-179.
- Creech, S. 1992. A multivariate morphometric investigation of *Atherina boyeri* Risso, 1810 and *A. presbyter* Cuvier, 1829 Teleostei: Atherinidae: morphometric evidence in support of the two species. Journal of Fish Biology, **41**(3): 341-353.
- Curtis, H. 1983. Biology. 4th ed. Worth Publishers. New York, N.Y. xxvi: 1159 p.
- Davis, J.C. 1973. Statistics and data analysis in Geology. New York, John Wiley & Sons. 550 p.
- Díaz-Avalos, C. 1993. Técnicas Estadísticas Multivariadas en Ecología. Curso corto. II Reunión de Estadística y Medio Ambiente, Unison, Hermosillo, Sonora. 17 p.
- Dos Reis, S.F., L.M. Pessoa y R. Strauss. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. Rev. Brazil. Genet., **13**(3): 509-520.
- Douglas, M.E., G.D. Schnell, D.J. Hough y W.F. Perrin. 1992. Geographic variation in cranial morphology of spinner dolphins *Stenella longirostris* in the eastern tropical Pacific Ocean. Fishery Bulletin, 90: 54-76.
- Emerson, S.B., H.W. Greene y E.L. Charnov. 1994. Allometric aspects of predatory-prey interactions. p. 123-139. En: P. C. Wainwright y S. M. Reilly (eds.) 1994. Ecological morphology. Integrative organismal biology. Chicago, The University of Chicago Press: 367 p.

- Felley, J.D. 1984. Multivariate identification of morphological environmental relationships within the Cyprinidae Pisces. Copeia, **1984**: 442-455.
- Fiedler, P.C. 1983. Satellite remote sensing of the habitat of spawning anchovy in the Southern California Bight. CalCOFI Reports, **24**: 202-209.
- Fiedler, P.C., R.D. Methot y R.P. Hewitt. 1986. Effects of the California El Niño 1982-1984 on the northern anchovy. Journal of Marine Research, **44**: 317-338.
- Fisher, R.A. 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems. Annals of Eugenics, **7**: 179-188.
- Futuyma, D. J. 1986. Evolutionary biology. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. 763 p.
- Gardner, A.S., A.F. Walker, R.B. Greer. 1988. Morphometric analysis of two ecologically distinct forms of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* in Loch Rannoch, Scotland. Journal of Fish Biology, **32**: 901-910.
- Gerking, S.D. 1994. Feeding ecology of fish. San Diego, California, Academic Press, Inc. 416 p.
- González-Armas, R., A. Muhlia y R. Funes. 1997. Abundance of small pelagic fish larvae on a seamount in the southern of the Gulf of California. Abstracts CalCOFI Annual Conference 1997, UCLA Lake Arrowhead Conference.
- Goodall, C. 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. Journal of the Royal Statistical Society, **53**: 285-339.
- Green-Ruiz, Y.A. y G. Aguirre-Medina. 1989. Larvas de *Engraulis mordax* (Girard, 1856) en el Golfo de California. IV Reunion Nacional, Sociedad mexicana de planctología, A.C., La Paz, B.C.S. 27, 28 y 29 de Abril de 1989.
- Green-Ruiz, Y. A. y A. Hinojosa-Corona. 1997. Study of the spawning area of the northern anchovy in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. Journal of Plankton Research, **19**(8): 957-968.
- Green-Ruiz, Y., M.A. Valdez-Ornelas, M. Jacob-Cervantes y G. Valdez-Tirado. 1992. Huevos y larvas de anchoveta nortea en el Golfo de California y su relación con la temperatura. I Taller de pelágicos menores. Guaymas, Sonora. Secretaria de Pesca. Instituto Nacional de la Pesca.
- Guénette, S., E. Rassart y R. Fortin. 1992. Morphological differentiation of Lake Sturgeon (*Acipenser fulvescens*) from the St. Lawrence river and Lac des Deux Montagnes (Quebec, Canada). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, **49**: 1959-1965.
- Hammann, M.G. y M.A. Cisneros Mata. 1989. Range extension and commercial capture of the northern anchovy, *Engraulis mordax* Girard, in the Gulf of California, Mexico. California Fish and Game, **75**(1): 49-53.
- Haugen, C.W., J.D. Messersmith, y R.H. Wickwire. 1969. Progress report on anchovy tagging off California and Baja California, March 1966 through May 1966. Fish Bulletin, **147**: 75-86.
- Hayasi, S. 1967. A note on the biology and fishery of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* Houttuyn. CalCOFI Reports, **11**: 44-57.

- Hedgecock, D., E.S. Hutchinson, G. Li, F.L. Sly y K. Nelson. 1989. Genetic and morphometric variation in the Pacific sardine, *Sardinops sagax caerulea*: Comparasions and contrast with historical data and with variability in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fishery Bulletin, **87** (3): 653-671.
- Hernández-Vázquez, S. 1994. Distribution of eggs and larvae from sardine and anchovy off California and Baja California, 1951-1989. CalCOFI Reports, **35**: 94-107.
- Holliday, F.G.T. 1988. The effects of salinity on the eggs and larvae of teleosts. p. 293-311. En: W. S. Hoar y D. J. Randall. The physiology of developing fish. Vol. I. New York, Academic Press. 465 p.
- Holmgren-Urba, D. y T.R. Baumgartner 1993. A 250 year history of pelagic fish abundances from the anaerobic sediments of the central Gulf of California. CalCOFI Reports, **34**: 60-68.
- Howard, G.V. 1954. A study of populations of anchoveta *Cetengraulis mysticetus*, based on meristic characters. Inter-American. Tuna Tropical Commission Bulletin, **1**(1): 1-24.
- Hubbs, C.L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. The American Naturalist, **56**: 359-372.
- Hubbs, C.L. 1925. Racial and seasonal variation in the Pacific herring, California sardine and California anchovy. Fish Bulletin, **8**: 1-23.
- Hubbs, C.L. 1941. The relation of hydrological conditions to speciation in fishes. A symposium on Hidrobiology. Madison, University of Wisconsin Press: 182-195.
- Hubbs, C.L. y K.F. Lagler. 1964. Fishes of the Great Lakes Region. Ann Arbor. Michigan, Univ. Mich. Press. 213 p.
- Humphries, J.M., F.L. Bookstein, B. Chernoff, G.R. Smith, R.L. Elder y S.G. Poss. 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. Systematic Zoology, **30**(3): 291-308.
- Jobling, M. 1995. Environmental Biology of Fishes, Chapman & Hall. 383 p.
- Jolicoeur, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. Biometrics, **19**: 497-499.
- Jolicoeur, P. y J.E. Mosimann. 1960. Size and shape variation in the painted turtle a principal component analysis. Growth, **24**: 339-354.
- Klecka, W.R. 1980. Discriminant analysis. Beverly Hills, California. Sara Miller McCune, Sage Publications, Inc. 71 p.
- Klingenberg, C.P. 1996. Multivariate allometry. p. 23-49. En: L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G.J.P. Naylor y D.E. Slice (eds.) 1996. Advances in Morphometrics. NATO ASI Series A: Life Sciences vol. 284. Plenum: New York. 587 p.
- Koumoundouros, G., P. Divanach, L. Anezaki y M. Kentouri. 1999. Ontogeny and allometric plasticity of *Dentex dentex* Osteichthyes: Sparidae in rearing conditions. Marine Biology, **135**: 561-572.

- Koumoundouros, G., P. Divanach y M. Kentouri. 2001. Temperature-induced ontogenetic plasticity in sea bass *Dicentrarchus labrax*. Marine Biology, **139**: 817-830.
- Lasker, R. 1964. An experimental study of the effect of temperature on the incubation time development, and growth of Pacific sardine embryos and larvae. Copeia, **1964**: 399-405.
- Lasker, R., J. Pelaez y M. Laurs. 1981. The use of satellite infrared imagery for describing ocean processes in relation to spawning of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Remote Sens. Environ., **11**(6): 439-453.
- Lauder, G.V. 1983. Food capture. p. 280-311. En: P.W. Webb y D. Weihs (eds.) 1983. Fish Biomechanics. New York. Praeger Publishers. 398 p.
- Lavin, M.F., E. Beier y A. Badan. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: escalas estacional e interanual. p. 141-171. En: M. F. Lavin. (ed.) 1997. Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía no. 3. Unión Geofísica Mexicana.
- Leong, R.J.H. y C.P. O'Connell. 1969. A laboratory study of particulate and filter feeding of the northern anchovy *Engraulis mordax*. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, **26**(3): 557-582.
- Lewontin, R. 1992. Genotype and phenotype. p. 137-144. En: E.F. Keller y E. Lloyd (eds.) 1992. Keywords in evolutionary biology. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. 414 p.
- Lluch-Belda, D., R.J. Crawford, T. Kawasaki, A.D. MacCall, R.H. Parrish, R.A. Schwartzlose y P.E. Smith. 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. South African Journal of Marine Science, **8**: 195-205.
- Lluch-Belda, D., D.B. Lluch-Cota, S. Hernández, C.A. Salinas-Zavala y R.A. Schwartzlose. 1991. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California current system. CalCOFI Reports, **32**: 105-111.
- Lluch-Belda, D., R.A. Schwartzlose, R. Serra, R.H. Parrish, T. Kawasaki, D. Hedgecock y R.J.M. Crawford. 1992. Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. Fisheries Oceanography, **1**(4): 339-347.
- Loy, A., S. Cataudella y M. Corti. 1996. Shape changes during the growth of the sea bass *Dicentrarchus labrax* Teleostea: Perciformes, in relation to different rearing conditions. An application of thin-plate spline regression analysis. p. 399-405. En: L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G.J.P. Naylor y D.E. Slice (eds.) 1996. Advances in Morphometrics. NATO ASI Series A: Life Sciences vol. 284. Plenum: New York. 587 p.
- Lovy, D. 1994-1996. WinDIG 2.5, free data digitizer. University of Geneve, Switzerland.
- Ludwig, J.A. y J.F. Reynolds. 1988. Statistical ecology: A primer on methods and computing. John Wiley & Sons, New York, 337 p.
- Manly, B. 1994. Multivariate statistical methods. A Primer, Chapman & Hall. 215 p.

- Marcus, L.F. 1990. Traditional morphometrics. En: F. J. Rohlf y F. L. Bookstein (eds). Proceedings of the Michigan morphometrics workshop. Ann Arbor, Michigan, The University of Michigan Museum of Zoology. Special publication No. 2. 380 p.
- Marcus, L.F. y M. Corti. 1996. Overview of the new, or geometric morphometrics. p. 1-13. En: L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G.J.P. Naylor y D.E. Slice (eds.) 1996. Advances in Morphometrics. NATO ASI Series A: Life Sciences vol. 284. Plenum: New York. 587 p.
- Marr, J.C. 1957. The problem of defining and recognizing subpopulations of fishes. Contributions to the study of subpopulations of fishes. U.S. Fish and Wildlife Service. Special Scientific Report: Fisheries, num. 208. Department of the interior fish and wildlife service. Washington, D.C. 129 p.
- Matarese, A., A. Kendall, D. Blood y B. Vinter. 1989. Laboratory guide to early life history stages of Northeast Pacific Fishes., U.S. Department of Commerce NOAA Technical Report NMFS, 80. 652 p.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of the species. Columbia University Press. New York. 334 p.
- Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Cambridge, Massachusetts, Belknap Press of Harvard University Press. 797 p.
- McHugh, J.L. 1950. Variations and populations in the clupeoid fishes of the North Pacific. Tesis Doctoral, University of California. Los Angeles. 152 p.
- McHugh, J.L. 1951. Meristic variations and populations of norther anchovy *Engraulis mordax mordax*. Bulletin of the Scripps Institution Oceanography, **6**(3): 123-160.
- McHugh, J.L. 1954. Geographic variation in the Pacific herring. Copeia, **1954**, 139-150.
- Messersmith, J.D., J.L. Baxter y P.M. Roedel. 1969. The anchovy resources of the California Current Region off California and Baja California. CalCOFI Reports, **13**: 32-38.
- Neff, N.A. y L.F. Marcus. 1980. A survey of multivariate methods for systematics. New York, American Museum of Natural History. 243 p.
- Nelson, K. 1993. Individual variation in acquisition/allocation reaction norms. p. 91-106. En: T. K. Stokes, J. M. McGlade y R. Law (eds). 1993. The exploitation of evolving resources. Springer-Verlag: 264 p.
- Nelson, K., E.S. Hutchinson, L. Gang, F.L. Sly y D. Hedgecock. 1994. Variation in life history and morphology in northern anchovies *Engraulis mordax*. CalCOFI Reports, **35**: 108-120.
- Nijssen, H. 1970. Revision of the Surinam catfishes of the genus *Corydoras* Lacepede, 1803 Pisces: Siluriformes, Callichthyidae. Beaufortia, **18**: 1-75.
- Odum, E.P. 1973. Ecología. Interamericana. 574 p.
- Okuda N., I. Tayasu, y Y. Yanagisawa. 1998. Determinate growth in a paternal mouthbrooding fish whose reproductive success is limited by buccal capacity. Evolutionary Ecology, **12**: 681-699.

- Olguín, O. E., M.I. Wong, L. Ojeda, A. Lozano, F. Páez, D. Molina, O. Pedrin y S. Hernández. 1982. Análisis de la pesquería de la anchoveta y sardina. Reunión Nacional de Investigación Científica, Exploración y Desarrollo Pesquero. Cocoyoc, Morelos. 293 p.
- 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. FAO Fisheries Report, **291**(3): 731- 778.
- Pauly, D. 1981. The relationship between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. Meeresforschung/Reports on Marine Research, **28**(4): 251-282.
- Phillips, J.B. 1948. Growth of the sardine *Sardinops caerulea* 1941-42 through 1946-47. Fish Bulletin, 71: 1-33.
- Pimentel, R.A. 1979. Morphometrics, the multivariate analysis of biological data. Kendall/Hunt Pub. Company. Dubuque, Iowa. 276 p.
- Polanco, E., R. Mimbela, L. Belendez, M.A. Flores y A.L Reynoso. 1988. Situación actual de las principales pesquerías mexicanas. Secretaria de Pesca. 477 p.
- Robinson, M. K. 1973. Atlas of monthly mean sea surface and subsurface temperatures in the Gulf of California, Mexico. Scripps Institution of Oceanography. 78 p.
- Rodríguez-Sánchez, R., S. Hernández-Vazquez, D. Lluch-Belda, R. Félix Uruga, S. Ortega-García, A. Villa-Arce, G. Ponce-Díaz y D. Lluch-Cota. 1996. Pesquería de pelágicos menores. Sardinas y anchovetas. p. 317-350. En: Casas Valdez, M. y Ponce Díaz, G. (eds). 1996. Estudio del Potencial Pesquero y Acuícola de Baja California Sur. La Paz, B.C.S., Secretaria del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca SEMARNAP, Gobierno del Estado de Baja California Sur, FAO, UABCS, CIB, CICIMAR, CRIP, CET del Mar. Vol. I.
- Rodríguez-Sánchez, R., D. Lluch-Belda, H. Villalobos-Ortiz y S. Ortega-García. 2001. Large-scale long-term variability of small pelagic fish in the California Current system. p. 447-462. En: G. H. Kruse, N. Bez, A. Booth, M. W. Dorn, S. Hills, R. N. Lipcius, D. Pelletier, C. Roy, S. J. Smith, D. Witherell (eds). Spatial processes and management of marine populations. Anchorage, Alaska, University of Alaska Sea Grant College Program. Report No. AK-SG-01-02: 720 p.
- Rodríguez-Sánchez, R. 2002. Ecología pesquera de la sardina monterrey *S. caeruleus* en el Sistema de la corriente de California. Tesis Doctoral. Universidad de Colima. Programa Interinstitucional en Ciencias Pecuarias. Colima, Col., México. 96 p.
- Schaefer, S.A. 1991. Morphometric investigations in cyprinid biology. p. 55-82. En: I.J. Winfield y S. J. Nelson (eds). 1991. Cyprinid Fishes. Systematics, biology and exploitation. Chapman & Hall. 667 p.
- Schlichting, C.D. y M. Pigliucci. 1998. Phenotypic evolution: A reaction norm perspective. Sinauer Associates Inc. Sunderland. Massachusetts. 387 p.
- Schwartzlose, R. A., J. Alheit, A. Bakun, T.R. Baumgartner, R. Cloete, R.J.M. Crawford, W.J. Fletcher, Y. Green-Ruiz, E. Hagen, T. Kawasaki, D. Lluch-Belda, S.E. Lluch-Cota, A.D.

- MacCall, Y. Matsuura, M.O. Nevarez- Martínez, R.H. Parrish, C. Roy, R. Serra, K.V. Shust, M.N. Ward y J.Z. Zuzunaga. 1999. Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. South African Journal of Marine Science, 21: 289-347.
- Sokolov, V.A. y M. Wong-Rios. 1972. Informe científico de las investigaciones sobre los peces pelágicos del Golfo de California sardina crinuda y anchoveta en 1970. Instituto Nacional de Pesca/FAO. 32 p.
- Spratt, J.D. 1972. The use of otoliths to separate groups of northern anchovies. Marine Resources Technical Report 1. 25 p.
- StatSoft, Inc. 1995. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa.
- Strauss, R.E. 1984. Allometry and functional feeding morphology in Haplochromine Cichlids. p. 217-219. En: Echelle A.A. y I. Kornfield (eds). 1984. Evolution of Fish Species Flocks. University of Maine at Orond Press, Orond. 257 p.
- Strauss, R.E. 1985. Evolutionary allometry and variation in body form in the south american catfish genus *Corydoras* Callichthyidae. Systematic Zoology, 34(4): 381-396.
- Strauss, R.E. y C.E. Bond. 1990. Taxonomic methods: Morphology. 109-140. En: C.B. Shreck y P. B. Moyle (eds). 1990. Methods for fish biology. Bethesda, Maryland. American Fisheries Society. 684 p.
- Strauss, R.E. y F.L. Bookstein. 1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. Systematic Zoology, 3(2): 113-135.
- Strauss, R.E. y L.A. Fuiman. 1985. Quantitative comparisons of the body form and allometry in larval and adult Pacific sculpins Teleostei: Cottidae. Canadian Journal of Zoology, 63: 1582-1589.
- Thorpe, R.S. 1988. Multiple group principal component analysis and population differentiation. J. Zool. Lond., 216: 37-40.
- Tumilson, R., G.R. Cline y P. Zwank. 1990. Morphological discrimination between the oaklahoma salamander *Eurycea tynnerensis* and the graybelly salamander *Eurycea multiplicata griseogaster*. Copeia, 1990, 242-246.
- Velarde, E., M.S. Tordesillas, L. Vieyra y R. Esquivel. 1994. Seabirds as indicators of important fish populations in the Gulf of California. CalCOFI Reports, 35: 137-143.
- Vrooman, A.M., P.A. Paloma y J.R. Zweifel. 1981. Electrophoretic, morphometric, and meristic studies of subpopulations of northern anchovy, *Engraulis mordax*. California Fish and Game, 67(1): 39-51.
- Vrooman, A.M. y P.E. Smith. 1971. Biomass of the mass of the subpopulations of northern anchovy *Engraulis mordax*. CalCOFI Reports, 15: 49-51.
- Walker, B.W. 1960. The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. Systematic Zoology, 9(3-4): 123-133.
- Whitehead, P.J.P. 1985. FAO species catalogue. Vol.7. Clupeoid fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and

wolfherrings. Part 1 - Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. FAO Fisheries Synopsis, **7**(125): 1-303.

Whitehead, P.J.P., G.J. Nelson y T. Wongratana. 1988. FAO species catalogue. Vol.7. Clupeoid fishes of the world Suborder Clupecoidei. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, anchovies and wolf-herrings. Part 2 - Engraulididae. FAO Fisheries Synopsis, **7**(125): 305-579.

Winans, G.A. 1984. Multivariate morphometric variability in Pacific salmon: technical demonstration. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, **41**(8): 1150-1159.

Anexo 1. Pasos de la corrección del efecto de la talla.

A partir de las mediciones (A, B, C,.....,V) realizadas para cada ejemplar según el protocolo truss network, se construye una matriz en la que los ejemplares corresponden a los renglones y las variables a las columnas. De esta manera resultó una matriz [A] de 179 renglones por 18 columnas, donde los primeros 98 renglones corresponden a los ejemplares de la costa occidental de la península de Baja California (CO) y los siguientes 81 corresponden a los del Golfo de California (GC).

Esta matriz de datos crudos ([A]) fue transformada para obtener los residuales libres del efecto de la talla sobre los que se aplicó el LDA y el CVA. Los pasos detallados de esta corrección son los siguientes:

1. Transformación logarítmica. La matriz original [A] se transforma en logaritmos base 10 con la finalidad de homogenizar las variancias (Jolicoeur, 1963), y se denomina Matriz [B]. En esta matriz las columnas ahora corresponden a: $\log A$, $\log B$, $\log C$,....., $\log V$.

2. Centrar por grupos. Para los dos grupos (CO, GC) se calcula la media de cada variable (es decir 18 por grupo, resultando 36 medias en total). A cada elemento de la matriz [B] se le resta la media correspondiente, de tal forma que ahora todas las variables de ambos grupos tienen media cero. Esta matriz centrada se denomina Matriz [Z].

3. Covariancia. A partir de la matriz [Z], se calcula la matriz de covariancia, denominada matriz [Q]. En esta matriz simétrica, los elementos diagonales son las variancias de cada variable, mientras que los elementos por arriba y por debajo de la diagonal son las covariancias correspondientes.

4. Análisis de componentes principales. Con la matriz [Q] se efectúa un análisis de componentes principales, del que se extrae solamente el primer eigenvector [e_1].

5. Estimación del patrón alométrico común. A partir de $[e_1]$ y $[Z]$ se calcula el vector de crecimiento que representa el patrón alométrico común para ambos grupos. Este vector ($[S_w]$) se denomina “vector talla dentro del grupo” (Bookstein *et al.*, 1985).

$$[S_w] = [Z] \cdot [e_1]$$

6. Restaurar medias. Se restauran las medias de las variables de cada grupo, multiplicando $[e_1]$ por la matriz $[B]$, obteniéndose el “vector talla entre los grupos” ($[S_a]$).

$$[S_a] = [B] \cdot [e_1]$$

7. Regresiones lineales. Se realiza una serie de regresiones entre cada una de las variables transformadas logarítmicamente (columnas de $[B]$) y el vector $[S_w]$. El modelo de regresión utilizado es un modelo lineal con ordenada al origen: $y = b \cdot x$

$$[\log A] = \alpha_A \cdot [S_w]$$

$$[\log B] = \alpha_B \cdot [S_w]$$

$$\cdot \quad \cdot \quad \cdot$$

$$\cdot \quad \cdot \quad \cdot$$

$$[\log V] = \alpha_V \cdot [S_w]$$

donde α_i es un escalar que corresponde a la pendiente de la regresión. Todas las pendientes se pueden arreglar en un vector renglón $[\alpha]$.

8. Calcular valores predichos por la regresión. Se calcula la matriz de valores predichos por el vector $[S_a]$, multiplicando este vector por el vector de pendientes $[\alpha]$ obtenido en el punto 7.

$$[B]_{(pred)} = [S_a] [\alpha]$$

9. Calcular residuales. Se calculan los residuales restando a los valores observados ($[B]$), los valores predichos ($[B]_{(pred)}$) calculados en el paso anterior.

$$[B] - [B]_{(pred)} = [R]$$

10. Centrar los residuales. Finalmente, la matriz de residuales es centrada con respecto a su gran media. Esta matriz de residuales centrados representa las nuevas variables libres del efecto de la talla con las cuales es posible aplicar las técnicas del LDA y del CVA.

Anexo 2. Rutinas en SAS para la corrección del efecto de la talla y posterior análisis de variación canónica.

```

/*****
/* SIZEFREE.SAS                                */
/* <<< Biplot of a Size-invariant Canonical Variate Analysis >>> */
/*                                */
/* Performs a 'size-invariant' CVA by (1) finding either a pooled */
/* within-group principal component or an among-group principal component */
/* (user's choice) from a subset of the data (deleting the single least */
/* size-correlated variable from the dataset to avoid a singular residual */
/* matrix, (2) regressing the PC from each character independently, and */
/* (3) using the residuals in a CVA.                                */
/* From the output of PROC CANDISC, uses annotated SAS/GRAPH to produce CVA */
/* scatterplots with hulls & centroids and vector plots of loadings. */
/*                                */
/* All information supplied by the user is contained within the section */
/* called "Define Libraries, Datasets, and Variables". A DATA step is */
/* optional here; a permanent dataset can be used if it was previously */
/* created and exists within the PERM library. The command file from the */
/* "Define Macros" section onward should not be altered.            */
/*                                */
/* RE Strauss, May 1992      Current version: 19 June 1994 */
/*                                */
/* Need to fix the following bug: all CVs must be computed in the CANDISC */
/* step so that the percentage variances will be correctly computed; but */
/* then when there are only two groups, only a single CV is computed. */
/* Need to specify (k-1) or 2 CVs, whichever is greater. Find the point */
/* at which the number of groups is identified, and create a macro */
/* variable specifying the proper number of CVs.                    */
/* Meanwhile, there is an extra "commented" CANDISC statement in the */
/* command file that can be used to force 2 CVs for 2 groups.      */
*****/
options linesize=79 pagesize=54;

/* ----- DEFINE LIBRARIES, DATASETS, AND VARIABLES ----- */
*libname user 'C:\CLG\INDRA';
*libname perm 'C:\CLG\INDRA';
libname user 'e:\temp';
libname perm 'e:\temp';

*data peces; infile 'b:\combin.dat';
data peces; infile 'e:\temp\combin.dat';
input #1 Loc $ Num ch1 ch2 ch3 ch4 ch5
#2 ch6 ch7 ch8 ch9 ch10 ch11
#3 ch12 ch13 ch14 ch15 ch16 ch17
#4 ch18 ch19 ch20 ch21 ch22 ch23
#5 ch24 ch25 ch26 ch27 ch28 ch29;
array tr{29} ch1-ch29;
array lch{29} lch1-lch29;
do l=1 to 29;
if tr{l}='.' then delete;
lch{l}=log(tr{l});
end;

```

```

%let group = loc;          /* Variable identifying groups */
%let title = Size-Free CVA by locality;
%let datafile = peces;
%let vars = lch7 lch8 lch9 lch15 lch16 lch17
lch18 lch19 lch20 lch21 lch22 lch23
lch24 lch25 lch26 lch27 lch28 lch29;
          /* Vars included (no hyphenated series) */
%let sizekind = 'within';  /* Kind of size vector (within/among) */

%let x_cv = 1;             /* Canonical variates to be plotted */
%let y_cv = 2;             /* (e.g., 2 vs 1, 3 vs 2, etc.) */

%let scatter = 'yes';      /* Produce scatter plot with polygons? (yes/no) */
%let polygon = 'yes';      /* Produce polygon plot with centroids? (yes/no) */
%let vector = 'yes';       /* Produce vector plot? (yes/no) */

%let labels = 'no';        /* Label groups and variables on plots? (yes/no) */
%let datetime = 'no';      /* Print date and time on plots? (yes/no) */

/* --- IMPORTANT: DON'T CHANGE ANYTHING FROM HERE TO THE END OF THE FILE --- */

/* ----- DEFINE MACROS ----- */

options device=win target=winprtm rotate ftext=swiss;

%let out =scores;          /* CANDISC out= dataset */
%let outstat =cancorr;     /* CANDISC outstat= dataset */

/* Define title macro */
%macro DO_TITLE;
%if &datetime = 'yes' %then %do;
title1 height=0.7cm " ";
title2 height=0.6cm justify=center "&title"
height=0.4cm justify=left "&sysdate &systime";
%end;
%else %do;
title1 height=0.7cm " ";
title2 height=0.7cm justify=center "&title";
%end;
%mend DO_TITLE;

/* Define gplot macro */
%macro DO_GPLOT;
%if &doplot = 'yes' %then %do;
proc gplot data=&data;
plot CV&y_cv * CV&x_cv /
vaxis=axis1 haxis=axis2 frame annotate=&annotate;
run;
%end;
%mend DO_GPLOT;

/* ----- BEGIN EXECUTION ----- */

/* Sweep the size vector from the data matrix, giving residuals */

```



```

PROC IML;
* ----- MODULE DEFINITIONS ----- ;
* Module: Zero-center a set of variables;
start ZCENTER (X,Z);
  Z = X - j(nrow(X),1,1)*X[:,,];
finish ZCENTER ;

* Module: Center all variables by group, maintaining same variance;
start CNTRGRPS (X,grps,Xc);
  G = design(grps);
  mean_w = inv(G`*G)*G`*X;
  Xc = X - G*mean_w;
finish CNTRGRPS;

* Module: Covariance matrix;
start COVAR (X,cov);
  n = nrow(X);
  Z = X - j(n,1,1)*X[:,,];
  cov = (1/(n-1)) * Z`*Z;
finish COVAR;

* Module: PCA of covariance matrix;
start PCA_COV (X,evalues,eectors);
  run COVAR (X,cov);
  call eigen (evalues,eectors,cov);
finish PCA_COV;

* Module: Unstandardized PC scores on a subset of eigenvectors;
start PCA_SCRS (X,eectors,npcs,scores);
  scores = X*eectors[,1:npcs];
finish PCA_SCRS;

* Module: Predictive multiple regression;
start REGR (Y,X,B,pred,resid);
  Xaug = X || j(nrow(X),1,1);
  B = inv(Xaug`*Xaug) * Xaug`*Y;
  pred = Xaug * B;
  resid = Y - pred;
finish REGR ;
* ----- END OF MODULE DEFINITIONS ----- ;

/* Get data */
use &datafile;
read all var{&vars} into X [colname=varnames];
read all var{&group} into groups;
p = ncol(X);

if &sizekind = 'within' then do; /* Pooled within-group size vector */
  run CNTRGRPS (X,groups,Z); /* Grp-center all vars */
  run PCA_COV (Z,evalues,eectors); /* PCA of within-grp covar matrix */
  run PCA_SCRS (Z,eectors,1,size); /* PC scores on S_z */
  slopes = j(1,p);
  do i=1 to p;
    run REGR (Z[,i],size,B,pred,res); /* Calc regr slopes on size vector */
    slopes[i] = B[1]; /* Save slope for current var */
  end;
end;

```

```

end;
run PCA_SCRS (X,eectors,1,S);    /* Among-grp size scores S */
pred = S * slopes;    /* Pred values based on within-grp slope */
r = X - pred;    /* Size-invariant residuals, */
run ZCENTER(r,resid);    /* centered on grand mean */
end;

else do;    /* Among-group size vector */
run PCA_COV (X,evalues,eectors);    /* PCA of among-grp covar matrix */
run PCA_SCRS (X,eectors,1,S);    /* PC scores on S */
slopes = j(1,p);
do i=1 to p;
run REGR (X[,i],S,B,pred,res);    /* Calc regr slopes on size vector */
slopes[i] = B[1];    /* Save slope for current var */
end;
pred = S * slopes;    /* Pred values based on among-grp slope */
r = X - pred;    /* Size-invariant residuals, */
run ZCENTER(r,resid);    /* centered on grand mean */
end;

create RESID from resid [colname=varnames];
append from resid;
close RESID;

quit; /* End IML */

data mergedat;
merge &datafile resid;
run;

/* Execute CVA on residuals */
title1 "&title";
proc candisc ncan=&y_cv distance data=mergedat outstat=&outstat;
*proc candisc distance data=mergedat outstat=&outstat;
class &group;
var &vars;
run;

/* Prepare dataset containing CV loadings */
data temp;
set &outstat;
where _type_ = 'STRUCTUR';
drop _type_;    /* Debug */
run;

/* Debug */
proc print data=temp;
run;
/* Debug */

proc transpose data=temp out=t_loads;
run;

data t_loads;
set t_loads;
newname = translate( _name_,    /* Translate var name to lowercase */

```

```

"abcdefghijklmnpqrstuvwxyz", "ABCDEFGHIJKLMNOPQRSTUVWXYZ" );
rename CAN&x_cv=CV&x_cv CAN&y_cv=CV&y_cv;    /* Rename components */
keep newname CAN&x_cv CAN&y_cv;    /* Keep only var names and */
run;    /* CV loadings to be plotted */

/* Prepare dataset containing CV scores */
PROC IML;
reset fuzz;
* ----- MODULE DEFINITIONS ----- ;
* Module: Unstandardized PC scores on a subset of eigenvectors;
start PCA_SCRS (X,eectors,npcs,scores);
  scores = X*eectors[,1:npcs];
finish PCA_SCRS;
* ----- END OF MODULE DEFINITIONS ----- ;

/* Get data */
use &datafile;
read all var{&vars} into X;
read all var{&group} into groups;

/* Get loadings */
use t_loads;
read all var{CV&x_cv CV&y_cv} into eectors [colname=varnames];
close t_loads;

/* Calculate scores */
run PCA_SCRS (X,eectors,2,scores);

/* Output group identifiers and scores */
create t_grps from groups [colname={&group}];
append from groups;
close t_grps;

create t_scores from scores [colname=varnames];
append from scores;
close t_scores;

quit; /* End IML */

data &out;
merge t_grps t_scores;
run;

/* Calculate and save CV variance percentages from canonical correlations */
data t_cancor;
set &outstat;
where _type_ = 'CANCORR';
run;

proc IML;
/* Save CV-variance percentages from canonical correlations */
/* (eigenvalue = CanRs/(1-CanRs)) */
use t_cancor;
read all var {&vars} into cancorr;
close t_cancor;

```

```

/* For two groups (1 CV), set the second CanCorr to zero */
ncans = nrow(cancorr);
if ncans=1 then do;
  c = cancorr[1,1];
  cancorr = j(2,2);
  cancorr[1,1] = c;
end;

eigenval = j(ncans,1);
do can=1 to ncans;
  rsq = cancorr[can,1] * cancorr[can,1];
  eigenval[can] = rsq / (1-rsq);
end;

percx = round(100*eigenval[&x_cv]/sum(eigenval),.1); /* Calc percent-var */
percy = round(100*eigenval[&y_cv]/sum(eigenval),.1);

if percx = 100.0 then
  px = char(percx,5,1);
else
  do;
    if percx < 10 then
      px = char(percx,3,1);
    else
      px = char(percx,4,1);
    end;

if percy = 100.0 then
  py = char(percy,5,1);
else
  do;
    if percy < 10 then
      py = char(percy,3,1);
    else
      py = char(percy,4,1);
    end;

call symput('percx', px);          /* Save as macro vars */
call symput('percy', py);

quit; /* End IML */

/* Annotate convex hulls for groups and vectors for variables */
PROC IML;
function = 'label';          /* Initialize 'annotate' variables */
style = 'swiss';
color = 'black';
text = 'xxxxxxx';
hsys = '3';          /* '3' indicates percent graphics output area */
xsys = '2';          /* '2' indicates data values */
ysys = '2';
x = 0;
y = 0;
position = '6';
size = 0.12;          /* Line width */

```

```

line = 1;

* ----- MODULE DEFINITIONS -----;

* Module: Calculate and store CV-score axis limits;
start SCORELIM;
min = j(1,2); max = j(1,2);
do i=1 to 2;          /* Min & max of individual axes */
  min[i] = min(scores[,i]);
  max[i] = max(scores[,i]);
end;
range = max - min;          /* Individual ranges */
d = 0.5*(max(range)+(0.05*max(range))) + 0.05; /* Larger half-range + 5% */
dev = repeat(d,1,2);
mid = 0.5#range + min;      /* Individual midpoints */
min = mid - dev;            /* New individual bounds */
max = mid + dev;
minx = char(round(min[1],.1),5,1); /* Round to 1 decimal position */
maxx = char(round(max[1],.1),5,1);
miny = char(round(min[2],.1),5,1);
maxy = char(round(max[2],.1),5,1);
call symput('minx', minx);    /* Save as macro variables */
call symput('maxx', maxx);
call symput('miny', miny);    /* Save as macro variables */
call symput('maxy', maxy);
finish SCORELIM;

* Module: write to hull dataset;
start ANNOHULL;
crd = j(gsize[grp],2);      /* Create crd matrix */
j=0;
do i=1 to nob;              /* Pull out crds for group */
  if G[i,grp]=1 then do;
    j=j+1;
    crd[j,]=scores[i,];
  end;
end;
z = cvexhull(crd);          /* Get convex hull */
ch = z[loc(z>0),];
npts = nrow(ch);            /* Number of hull pts */

size = 0.12;
function = 'move ';         /* Move to first hull point */
lab_x = 0;                  /* Initialize search for label position */
lab_y = -100000;            /* to be at top of hull */
do pt = 1 to npts;          /* Cycle thru hull points */
  i = ch[pt];               /* Index to point */
  x = crd[i,1];             /* Get point coordinates */
  y = crd[i,2];
  append;                   /* Write to dataset */
  if y > lab_y then do;
    lab_x = x;
    lab_y = y;
  end;
function = 'draw ';         /* Draw to next hull point */
end;

```

```

x = crd[ch[1],1];          /* Close polygon */
y = crd[ch[1],2];
append;

if &labels = 'yes' then do;  /* Write grp label if requested */
  function='label';
*   size = 3;
  size = 2;
  style='swiss';
  position='B';
  text=index[grp];
  x = lab_x;
  y = lab_y;
  append;
end;
finish ANNOHULL;

* Module: Position char name with respect to vector;
start POSNAME;
if y > 0 then
  position = 'B';
else
  position = 'E';
if x > 0.2 then position = 'C';
if x < -0.2 then position = 'A';
finish POSNAME;

* Module: Write to vector dataset;
start ANNOVECT;
text = vars[var];          /* Variable name */

size = 0.12;
function = 'move ';        /* Move to origin */
x = 0; y = 0;
append;
function = 'draw ';        /* Draw to end of vector */
x = loadings[var,1];
y = loadings[var,2];
append;

if &labels = 'yes' then do;  /* Print var name if requested */
  function = 'label';
  size = 2;
  run POSNAME;             /* Position string with respect to vector */
  append;
end;
finish ANNOVECT;

* ----- END OF MODULE DEFINITIONS -----;

/* Get CV scores and corresponding statistics */
use &out;
read all var {&group} into groups;
read all var {CV&x_cv CV&y_cv} into scores;
close &out;

```

```

nobs = nrow(scores);          /* Number of observations */
index = unique(groups);       /* Symbols for groups */
ngrps = ncol(index);          /* Number of groups */
G = design(groups);           /* Design matrix */
gsize = G[+,];                /* Group sample sizes */
centroid = inv(G`G)*G`scores; /* Within-group centroids */

run SCORELIM;                 /* Calculate and save limits of CV-score axes */

/* Annotate convex hulls */
text = 'xxxxxxx';             /* Establish text length */
create HULL var { function style color text
                  hsys xsys ysys x y position size line };
do grp=1 to ngrps;             /* Cycle thru groups for hulls */
  run ANNOHULL;                /* Write hull to dataset */
end;
close HULL;

/* Annotate convex hulls plus group centroids */
text = 'xxxxxxx';             /* Establish text length */
create VOIDHULL var { function style color text
                     hsys xsys ysys x y position size line };
do grp=1 to ngrps;             /* Cycle thru groups for hulls */
  run ANNOHULL;                /* Write hull to dataset */
end;

function='label';             /* Create setup for centroid symbol */
* size = 3;
size = 2;

if &labels = 'no' then do; /* Print asterisk if labels not requested */
  style='special';
  text='m';
  position='5';
end;

do grp=1 to ngrps;             /* Cycle thru groups for centroids */
  if &labels = 'yes' then do; /* Print group label if requested */
    style='swiss';
    position='5';
    text=index[grp];
  end;
  x = centroid[grp,1];
  y = centroid[grp,2];
  append;
end;
close VOIDHULL;

/* Get loadings and annotate vectors for variables */
use t_loads;
read all var {newname} into vars;
read all var{CV&x_cv CV&y_cv} into loadings;
close t_loads;

nvars = nrow(vars);           /* Number of variables */
text = 'xxxxxxx';             /* Establish text length */

```

```

create VECTOR var { function style color text /* Open 'annotate' dataset */
    hsys xsys ysys x y position size line };
style = 'swiss';
do var=1 to nvars;          /* Cycle thru variables */
    run ANNOVECT;          /* Output vector and var name */
end;
close VECTOR;

quit; /* End IML */

/* Produce plot of CV scores with convex hulls */
%DO_TITLE
symbol value=dot
    height=0.13cm
    width=4;
axis1 label=(angle=90 height=0.55cm "CV&y_cv (&percy %)")
    value=(height=0.40cm)
    order=(&miny &maxy)
    major=(height=.15cm width=3)
    minor=none
    length=5.5in
    width=4;
axis2 label=(height=0.55cm "CV&x_cv (&percx %)")
    value=(height=0.40cm)
    order=(&minx &maxx)
    major=(height=.15cm width=3)
    minor=none
    length=5.5in
    width=4;

%let data = &out;
%let annotate = hull;
%let doplot = &scatter;
%DO_GPLOT

/* Produce plot of empty hulls */
symbol value=none;
axis1 label=(angle=90 height=0.55cm "CV&y_cv (&percy %)")
    value=(height=0.40cm)
    order=(&miny &maxy)
    major=(height=.15cm width=3)
    minor=none
    length=5.5 in
    width=4;
axis2 label=(height=0.55cm "CV&x_cv (&percx %)")
    value=(height=0.40cm)
    order=(&minx &maxx)
    major=(height=.15cm width=3)
    minor=none
    length=5.5in
    width=4;

%let data = &out;
%let annotate = voidhull;
%let doplot = &polygon;
%DO_GPLOT

```



```
/* Produce vector plot */
symbol value=none;
axis1 label=(angle=90 height=0.55cm "Correlation with CV&y_cv")
      value=(height=0.40cm)
      order=(-1 to 1 by 0.5)
      major=(height=.15cm width=3)
      minor=(number=4 height=.09cm width=3)
      length=5.5 in
      width=4;
axis2 label=(height=0.55cm "Correlation with CV&x_cv")
      value=(height=0.40cm)
      order=(-1 to 1 by 0.5)
      major=(height=.15cm width=3)
      minor=(number=4 height=.09cm width=3)
      length=5.5 in
      width=4;

%let data = t_loads;
%let annotate = vector;
%let doplot = &vector;
%DO_GPLOT

quit;
```

Anexo 3. Matrices parciales obtenidas durante la corrección del efecto de la talla.

En este anexo se muestran secciones de las matrices parciales que se obtuvieron en el proceso de corrección del efecto de la talla (Anexo 1), hasta la obtención de los residuales que fueron utilizados como nuevas variables en el LDA y en el CVA. En el caso del CVA, no fue necesario hacer previamente la corrección, pues esta se realizó dentro de la propia rutina incluida en el anexo 2.

En la matriz inicial de datos crudos (Matriz [A]) y en las transformaciones subsecuentes las partes de las matrices que se ejemplifican son para 20 organismos y 10 variables.

MATRIZ ORIGINAL DE MEDICIONES (MATRIZ [A])

Num	Loc	A	B	C	I	J	K	L	M											V
1	c	15.9	24.1	15.25	34.8	35.2	14.15	28.75	22.9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	c	14.95	26.35	17.9	37.35	37.6	15.5	30.95	27.25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	c	15.5	27	16.5	36.15	36.45	15.55	29.2	26.5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	c	15.85	26.65	17.7	40.35	41.45	17.95	34.4	29.25	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	c	15.9	26.7	16.85	40.4	38.6	17.75	36.2	27.65	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	c	15.6	25.65	17.2	39.1	40.65	15.7	32.95	26.35	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	c	16.8	25.75	15	37.45	35.75	16.65	34.15	25.9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	c	16.9	26.7	16.65	40.65	39.85	17.6	34.45	28.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	c	17.15	26.5	16.15	38.6	39.7	15.5	35.6	30.3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
10	c	17.55	27.95	17.45	38.8	37.1	16.95	37.55	26.45	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	c	14.45	22.2	15.7	34.6	34.3	16	28.85	21.85	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
12	c	15.75	23.7	15.15	34.35	36.5	16.15	31.6	27.7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	c	12.75	21.35	13.65	28.7	29.45	12.4	23.95	20	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14	c	13.15	22.7	14.6	31.45	31	12.15	25	19.7	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
15	c	13.95	23	14.8	31.2	33.05	13.15	24.55	22.15	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
16	c	14.5	23.8	15.55	35.35	32.75	14.05	28.4	21.15	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
17	c	15.4	24.15	15.5	33.25	33.7	12.95	27.3	24.05	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
18	c	16.3	25.4	15	36.2	33.8	14.4	29.1	23.15	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
19	c	15	24.6	16.7	37.2	37.65	18.6	31	24.35	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
20	c	16.6	27.35	18.5	45.15	42.6	19.15	37.95	27.6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
179	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

1. Transformación logarítmica

(Matriz [B])

Num	Loc	log.A	log.B	log.C	log.I	log.J	log.K	log.L	log.M
1	c	1.201	1.382	1.183	1.542	1.547	1.151	1.459	1.36
2	c	1.175	1.421	1.253	1.572	1.575	1.19	1.491	1.435
3	c	1.19	1.431	1.217	1.558	1.562	1.192	1.465	1.423
4	c	1.2	1.426	1.248	1.606	1.618	1.254	1.537	1.466
5	c	1.201	1.427	1.227	1.606	1.587	1.249	1.559	1.442
6	c	1.193	1.409	1.236	1.592	1.609	1.196	1.518	1.421
7	c	1.225	1.411	1.176	1.573	1.553	1.221	1.533	1.413
8	c	1.228	1.427	1.221	1.609	1.6	1.246	1.537	1.45
9	c	1.234	1.423	1.208	1.587	1.599	1.19	1.551	1.481
10	c	1.244	1.446	1.242	1.589	1.569	1.229	1.575	1.422
11	c	1.16	1.346	1.196	1.539	1.535	1.204	1.46	1.339
12	c	1.197	1.375	1.18	1.536	1.562	1.208	1.5	1.442
13	c	1.106	1.329	1.135	1.458	1.469	1.093	1.379	1.301
14	c	1.119	1.356	1.164	1.498	1.491	1.085	1.398	1.294
15	c	1.145	1.362	1.17	1.494	1.519	1.119	1.39	1.345
16	c	1.161	1.377	1.192	1.548	1.515	1.148	1.453	1.325
17	c	1.188	1.383	1.19	1.522	1.528	1.112	1.436	1.381
18	c	1.212	1.405	1.176	1.559	1.529	1.158	1.464	1.365
19	c	1.176	1.391	1.223	1.571	1.576	1.27	1.491	1.386
20	c	1.22	1.437	1.267	1.655	1.629	1.282	1.579	1.441

2. Centrado por grupos

Medias por grupo

Loc	log.A	log.B	log.C	log.I	log.J	log.K	log.L	log.M
Costa	1.18	1.394	1.212	1.573	1.573	1.245	1.509	1.407
Golfo	1.204	1.425	1.234	1.583	1.61	1.254	1.528	1.471

Matriz centrada (Matriz [Z])

Num	Loc	log.A	log.B	log.C	log.I	log.J	log.K	log.L	log.M
1	c	0.021	-0.012	-0.029	-0.032	-0.026	-0.094	-0.05	-0.047
2	c	-0.006	0.026	0.041	-0.001	0.003	-0.055	-0.018	0.029
3	c	0.01	0.037	0.006	-0.015	-0.011	-0.053	-0.044	0.017
4	c	0.02	0.031	0.036	0.033	0.045	0.009	0.027	0.059
5	c	0.021	0.032	0.015	0.033	0.014	0.004	0.05	0.035
6	c	0.013	0.015	0.024	0.019	0.037	-0.049	0.009	0.014
7	c	0.045	0.016	-0.036	0	-0.019	-0.024	0.024	0.007
8	c	0.047	0.032	0.01	0.036	0.028	0	0.028	0.044
9	c	0.054	0.029	-0.004	0.013	0.026	-0.055	0.042	0.075
10	c	0.064	0.052	0.03	0.016	-0.003	-0.016	0.065	0.016
11	c	-0.021	-0.048	-0.016	-0.034	-0.037	-0.041	-0.049	-0.067
12	c	0.017	-0.02	-0.031	-0.037	-0.01	-0.037	-0.009	0.036
13	c	-0.075	-0.065	-0.077	-0.115	-0.103	-0.152	-0.13	-0.106
14	c	-0.061	-0.038	-0.048	-0.076	-0.081	-0.161	-0.111	-0.112
15	c	-0.036	-0.033	-0.042	-0.079	-0.053	-0.126	-0.119	-0.061
16	c	-0.019	-0.018	-0.02	-0.025	-0.057	-0.097	-0.056	-0.081
17	c	0.007	-0.012	-0.022	-0.052	-0.045	-0.133	-0.073	-0.026
18	c	0.032	0.01	-0.036	-0.015	-0.044	-0.087	-0.045	-0.042
19	c	-0.004	-0.004	0.011	-0.003	0.003	0.024	-0.018	-0.02
20	c	0.04	0.042	0.055	0.081	0.057	0.037	0.07	0.034

3. Covariancia

Matriz de covariancia de [Z] (Matriz [Q])

	log.A	Log.B	log.C	log.I	log.J	log.K	log.L	log.M
log.A	0.0018	0.0018	0.0017	0.0022	0.002	0.0022	0.0022	0.0021
log.B	0.0018	0.002	0.002	0.0025	0.0023	0.0025	0.0024	0.0023
log.C	0.0017	0.002	0.0024	0.0028	0.0026	0.0028	0.0027	0.0024
log.I	0.0022	0.0025	0.0028	0.0038	0.0033	0.0038	0.0037	0.0032
log.J	0.002	0.0023	0.0026	0.0033	0.0032	0.0034	0.0033	0.0032
log.K	0.0022	0.0025	0.0028	0.0038	0.0034	0.0047	0.0038	0.0032
log.L	0.0022	0.0024	0.0027	0.0037	0.0033	0.0038	0.0039	0.0034
log.M	0.0021	0.0023	0.0024	0.0032	0.0032	0.0032	0.0034	0.0039

4. Análisis de componentes principales

Primer eigenvector

[e₁]

log.A	0.156946
log.B	0.175627
log.C	0.192787
log.I	0.252324
log.J	0.232692
log.K	0.273124
log.L	0.25624
log.M	0.2334
.	.
.	.
.	.
Log.V	0.217132

5. Estimación del patrón alométrico común.

Vector talla dentro del grupo

[S_w]

-0.152
-0.0675
-0.0434
0.0888
0.0952
-0.0303
0.0098
0.0982
0.0657
0.1181
-0.1895
-0.1295
-0.4669
-0.4224
-0.3133
-0.2982
-0.2535
-0.1815
0.0801
0.2232

6. Restaurado de medias

Vector talla entre grupos

[S _a]
5.492
5.577
5.601
5.733
5.739
5.614
5.654
5.742
5.71
5.762
5.455
5.515
5.177
5.222
5.331
5.346
5.39
5.463
5.724
5.868

7. Regresiones lineales

Pendientes

α_A	α_B	α_C	α_I	α_J	α_K	α_L	α_M
0.157	0.176	0.193	0.252	0.233	0.273	0.256	0.233

8. Cálculo de valores predichos por la regresión.

Matriz [B]_(pred)

Num	Loc	log_A	log_B	log_C	log_I	log_J	log_K	log_L	log_M
1	C	0.8577	0.9632	1.0611	1.3882	1.2788	1.5126	1.4061	1.2718
2	C	0.8709	0.9779	1.0773	1.4095	1.2984	1.5359	1.4277	1.2913
3	C	0.8747	0.9822	1.082	1.4157	1.304	1.5425	1.4339	1.2969
4	C	0.8953	1.0054	1.1076	1.4491	1.3348	1.5789	1.4678	1.3275
5	C	0.8963	1.0065	1.1088	1.4507	1.3363	1.5807	1.4694	1.329
6	C	0.8767	0.9845	1.0846	1.419	1.3071	1.5461	1.4373	1.2999
7	C	0.883	0.9915	1.0923	1.4292	1.3165	1.5572	1.4476	1.3092
8	C	0.8968	1.007	1.1094	1.4514	1.337	1.5815	1.4702	1.3297
9	C	0.8917	1.0013	1.1031	1.4432	1.3294	1.5726	1.4618	1.3221
10	C	0.8999	1.0105	1.1132	1.4565	1.3416	1.587	1.4753	1.3343
11	C	0.8519	0.9566	1.0539	1.3788	1.2701	1.5024	1.3966	1.2631
12	C	0.8612	0.9671	1.0654	1.3939	1.284	1.5188	1.4119	1.2769
13	C	0.8085	0.9079	1.0002	1.3086	1.2054	1.4259	1.3255	1.1988
14	C	0.8155	0.9157	1.0088	1.3199	1.2158	1.4382	1.3369	1.2091
15	C	0.8325	0.9349	1.0299	1.3474	1.2412	1.4682	1.3648	1.2344
16	C	0.8349	0.9375	1.0328	1.3513	1.2447	1.4724	1.3687	1.2379
17	C	0.8418	0.9453	1.0414	1.3625	1.2551	1.4846	1.3801	1.2482
18	C	0.8531	0.9579	1.0553	1.3807	1.2718	1.5044	1.3985	1.2649
19	C	0.894	1.0039	1.1059	1.4469	1.3328	1.5766	1.4656	1.3255
20	C	0.9163	1.029	1.1336	1.4831	1.3661	1.616	1.5022	1.3587

9. Cálculo de Residuales

Matriz [R]

Num	Loc	log_A	log_B	log_C	log_I	log_J	log_K	log_L	log_M
1	C	0.3437	0.4189	0.1222	0.1533	0.2678	-0.3619	0.0525	0.0881
2	C	0.3038	0.4428	0.1755	0.1627	0.2768	-0.3455	0.0629	0.1441
3	C	0.3157	0.4492	0.1355	0.1425	0.2577	-0.3508	0.0315	0.1264
4	C	0.3047	0.4203	0.1404	0.1568	0.2827	-0.3249	0.0688	0.1386
5	C	0.3051	0.42	0.1178	0.1557	0.2503	-0.3315	0.0893	0.1127
6	C	0.3164	0.4246	0.151	0.1732	0.302	-0.3502	0.0806	0.1209
7	C	0.3423	0.4192	0.0838	0.1443	0.2368	-0.3358	0.0858	0.1041
8	C	0.3311	0.4195	0.112	0.1576	0.2634	-0.336	0.067	0.1206
9	C	0.3426	0.4219	0.1051	0.1434	0.2694	-0.3822	0.0896	0.1593
10	C	0.3444	0.4359	0.1286	0.1324	0.2278	-0.3578	0.0993	0.0882
11	c	0.308	0.3897	0.142	0.1602	0.2652	-0.2983	0.0635	0.0763
12	c	0.3361	0.4077	0.115	0.142	0.2783	-0.3106	0.0878	0.1655
13	c	0.297	0.4215	0.1349	0.1493	0.2637	-0.3325	0.0538	0.1022
14	c	0.3034	0.4403	0.1555	0.1777	0.2756	-0.3536	0.061	0.0853
15	c	0.3121	0.4269	0.1404	0.1467	0.278	-0.3492	0.0252	0.111
16	c	0.3265	0.439	0.1589	0.1971	0.2705	-0.3247	0.0846	0.0874
17	c	0.3457	0.4376	0.1489	0.1593	0.2726	-0.3723	0.0561	0.1329
18	c	0.3591	0.4469	0.1208	0.178	0.2571	-0.3461	0.0654	0.0997
19	c	0.2821	0.3871	0.1168	0.1236	0.243	-0.3071	0.0258	0.061
20	c	0.3038	0.408	0.1336	0.1716	0.2633	-0.3338	0.077	0.0823

10. Centrado de residuales

Residuales libres del efecto de la talla centrados

Num	Loc	log_A	log_B	log_C	log_I	log_J	log_K	log_L	log_M
1	C	0.3186	0.3938	0.0971	0.1283	0.2427	-0.387	0.0274	0.063
2	C	0.2787	0.4177	0.1504	0.1377	0.2517	-0.3706	0.0378	0.119
3	C	0.2906	0.4241	0.1104	0.1174	0.2326	-0.3759	0.0064	0.1013
4	c	0.2796	0.3952	0.1153	0.1317	0.2576	-0.3499	0.0437	0.1136
5	c	0.28	0.3949	0.0927	0.1306	0.2252	-0.3566	0.0642	0.0876
6	c	0.2913	0.3995	0.1259	0.1481	0.2769	-0.3753	0.0555	0.0958
7	c	0.3172	0.3941	0.0587	0.1192	0.2117	-0.3609	0.0607	0.079
8	c	0.306	0.3944	0.087	0.1325	0.2384	-0.3611	0.0419	0.0955
9	c	0.3175	0.3968	0.08	0.1183	0.2443	-0.4073	0.0645	0.1342
10	c	0.3193	0.4108	0.1035	0.1073	0.2027	-0.3829	0.0743	0.0631
11	c	0.2829	0.3646	0.1169	0.1352	0.2401	-0.3234	0.0384	0.0512
12	c	0.311	0.3826	0.0899	0.1169	0.2532	-0.3357	0.0627	0.1405
13	c	0.2719	0.3964	0.1098	0.1242	0.2386	-0.3576	0.0287	0.0771
14	c	0.2784	0.4152	0.1305	0.1527	0.2505	-0.3787	0.0359	0.0602
15	c	0.287	0.4018	0.1153	0.1216	0.2529	-0.3743	0.0002	0.0859
16	c	0.3014	0.414	0.1338	0.172	0.2454	-0.3498	0.0595	0.0623
17	c	0.3206	0.4125	0.1239	0.1342	0.2475	-0.3974	0.031	0.1078
18	c	0.334	0.4218	0.0957	0.1529	0.232	-0.3712	0.0403	0.0746
19	c	0.257	0.362	0.0917	0.0985	0.2179	-0.3321	0.0007	0.0359
20	c	0.2787	0.3829	0.1085	0.1465	0.2382	-0.3589	0.0519	0.0572