

INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL



CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

VARIABILIDAD DEL CRECIMIENTO DE LA SARDINA MONTERREY, *Sardinops*
caeruleus (PISCES: CLUPEIDAE) (GIRARD 1856) EN ISLA DE CEDROS, BAJA



TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

CON ESPECIALIDAD EN CIENCIAS PESQUERAS

PRESENTA

BIOL. PESQ. NAPOLEÓN GUDIÑO GONZALEZ

CENTRO INTERDISCIPLINARIO
CIENCIAS MARINAS
BIBLIOTECA
I.P.N.
DONATIVO

MAYO DE 2001

LA PAZ, B. C. S, MEXICO

INDICE

	Pagina
Glosario	I
Lista de Figuras	IV
Lista de Tablas	VI
Resumen	VII
Abstract	VIII
Introducción	1
Antecedentes	7
Justificación	11
Objetivo	12
Objetivo General	12
Objetivos Específicos	12
Materiales y Métodos	13
Resultados	18
Determinación de Edad	18
Mortalidad Dependiente de la Longitud	22
Efecto de la Abundancia Relativa de la Población en el Crecimiento	24
Crecimiento Compensatorio	25
Discusión	31
Conclusiones	39
Recomendaciones	40
Bibliografía	41

GLOSARIO

Abundancia relativa: Indicador de la disponibilidad del recurso en un momento dado.

Anillo o marca de crecimiento: Área de crecimiento en los otolitos compuesta por una zona opaca y una hialina.

Captura: Peso o número de organismos removidos de una población o stock como resultado de la operación de pesca (Ehrhart, 1981).

Clase anual: Grupo de peces que nacieron en un mismo año.

Crecimiento: Cambio que ocurre en el peso y/o tamaño de un pez a través del tiempo y es consecuencia del resultado neto del anabolismo y del catabolismo (Pauly, 1984; Pauly et al., 1992).

Crecimiento compensatorio: Correlación negativa entre el incremento en longitud y la longitud de los peces de una edad similar (Beacham, 1981).

CPUE: Captura en peso por unidad de esfuerzo (tiempo de arrastre, número de lances, número de embarcaciones, número de viajes, etc.). Se asume que es una cantidad proporcional a la abundancia relativa de los peces en el mar (Sparre et al., 1989).

Denso-dependencia: Efecto sobre algunos parámetros poblacionales que dependen directamente de la densidad de la población. Margalef (1980) la

define como “un efecto provocado por los cambios manifestados en una población, que dependen de algún modo, de la densidad de la misma”.

Intensidad de reclutamiento: Número de reclutas por unidad de tiempo (Sparre et al., 1989).

Muestra: Parte de la población de interés estadísticamente representativa (Daniel, 1989).

Otolito: Estructura calcárea de los peces que se encuentra dentro del oído medio en el interior de la cavidad craneal, y es utilizada para determinar su edad.

Pre-recluta: Pez en su edad previa a ser completamente vulnerable al arte de pesca (Sparre et al., 1989).

Recluta: Pez en su edad mas temprana a ser completamente vulnerable al arte de pesca (Sparre et al., 1989).

Reclutamiento: Número de reclutas (número de peces en edad t_r) (Sparre et al., 1989).

Regresión: Método estadístico que permite conocer la naturaleza de la relación que existe entre dos o más variables (Daniel, 1989).

Retrocálculo: Método para calcular la longitud a una edad pretérita de los peces, y en este estudio se utiliza la relación radio del otolito-longitud del pez (RO-LE).

Stock: Subconjunto de peces de una determinada especie, considerada generalmente como la unidad básica de administración, que poseen las mismas características de crecimiento, mortalidad y habitan un área geográfica particular (Sparre et al., 1989).

Validación: Asignación de una escala de tiempo a los incrementos de crecimiento observados en los otolitos.

Vulnerabilidad: Posibilidad de un pez a ser capturado, que depende de las características del arte de pesca y del comportamiento del stock. Matemáticamente está representada por la probabilidad que existe durante la operación de la unidad de pesca, de que un pez dentro del área de acción de la unidad de pesca sea capturado (Kesteven, 1971).

Zona de crecimiento: Área del otolito que puede ser opaca o hialina.

Zona hialina: Zona translúcida y delgada en el otolito.

Zona opaca: Zona blanca y amplia en el otolito.

LISTA DE FIGURAS

	Pagina
Figura 1. Costa occidental de la Península de Baja California y Golfo de California. Se presentan la zona de estudio y las principales zonas de pesca de la sardina Monterrey.	14
Figura 2. Diagrama de una sardina Monterrey mostrando la medición de la longitud estándar (LE).	15
Figura 3. Diagrama de un otolito de sardina Monterrey mostrando las diferentes mediciones que se realizaron (Yaremko, 1996).	17
Figura 4. Porcentaje estacional de otolitos con borde opaco de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986.	20
Figura 5. Relación entre el radio del otolito (RO) y longitud estándar (LE) de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986.	22
Figura 6. Relación entre la abundancia relativa de la población (CPUE) y la longitud estándar (LE) durante la etapa pre-recluta de sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. (A) LE a los seis meses, (B) LE al año, y (C) al año y medio de edad.	26
Figura 7. Relación entre la longitud estándar retrocalculada a cada zona de crecimiento y el incremento en longitud a la siguiente zona de crecimiento por clase anual, de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. Se presentan las líneas del ajuste lineal.	27

Figura 8. Relación entre la longitud estimada por retrocálculo y los incrementos semestrales en longitud, durante los primeros tres años de vida de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. (A) $LE_{0.5}$, (B) $LE_{1.0}$, (C) $LE_{1.5}$, (D) $LE_{2.0}$, y (E) $LE_{2.5}$.

LISTA DE TABLAS

Página

- Tabla 1. Tamaño mensual de la muestra biológica, intervalo de edad e intervalo de longitud de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. 19
- Tabla 2. Intervalo, promedio y desviación estándar del radio del otolito (mm) a cada marca de crecimiento de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. Promedio en negritas, desviación estándar en paréntesis y numero de peces (n). 21
- Tabla 3. Resultados de la comparación múltiple (ANOVA) de la longitud $LE_{0.5}$ y $LE_{1.0}$ retrocalculada a partir de diferentes edades. Las longitudes se estimaron a través de la relación RO-LE. 23
- Tabla 4. Promedio de la longitud (mm) durante la etapa pre-recluta (<2 años) de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. Las longitudes se estimaron a través la relación RO-LE. Desviación estándar en paréntesis. 25
- Tabla 5. Parámetros del ajuste lineal de la longitud estándar retrocalculada a cada zona de crecimiento y el incremento en longitud a la zona inmediata posterior por clase anual de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. 28

RESUMEN

Con la finalidad de evaluar los cambios en crecimiento durante la etapa pre-recluta por clase anual en la sardina Monterrey *Sardinops caeruleus*, se muestreó la captura comercial en Isla de Cedros, durante 1985-1986. La edad se determinó a través del número de marcas de crecimiento en los otolitos y se identificaron cinco grupos de edad (0-4). Las marcas de crecimiento estuvieron representadas por una zona opaca y una zona hialina, las cuales se depositaron en un año. Esta periodicidad se demostró en función al patrón estacional de la depositación de la zona opaca. La edad de los grupos identificados se asignó en años. La longitud se retrocalculó a edades pretéritas utilizando la relación radio del otolito-longitud del pez. Se detectaron cuatro clases anuales 1980-1983. Los resultados mostraron una mortalidad por pesca selectiva por longitud y un crecimiento dependiente de la abundancia relativa de la población, durante el primer año de vida de los peces. Las sardinas parcialmente reclutadas a la pesquería (<2 años de edad) presentaron mayores longitudes retrocalculadas a su primer año de vida que las sardinas completamente reclutadas (>2 años de edad). Se encontró que la clase anual 1980 creció más durante el primer año de vida que las clases anuales de 1981 a 1983; y las diferencias estuvieron asociadas significativamente a la abundancia relativa de la población. Se detectó un crecimiento compensatorio en la etapa pre-recluta, siendo mas intenso durante el primer año.

ABSTRACT

With the purpose of evaluating the changes in growth during the pre-recruit stage for year class in the Monterrey sardine *Sardinops caeruleus*, the commercial catch was sampled in Isla de Cedros, during 1985-1986. The age was determined counting the otolith growth marks number and five age-groups were identified (0-4). The growth marks were represented by an opaque zone and a hyaline zone, which were deposited in one year. The yearly deposition pattern of the growth marks was established in function to the seasonal pattern of the opaque zone formation, and then the age of the identified groups was assigned in years. The length was backcalculate to the age using the otolith radius-fish length relationship. Four year classes 1980-1983 were detected. The results showed a fishing mortality selective by length and a density-dependent growth, during the first year old of the fish. The sardines partially recruited to the fishery (< 2 years old) showed large backcalculated length during to the first year old that the totally recruited sardines (> 2 years old). It was found that the year class 1980 grew more during the first year old that the year classes 1981-1983; and the differences were associate significantly to the relative abundance population. A compensatory growth was detected in the pre-recruit stage, being more important during the first year old.

INTRODUCCIÓN

La sardina Monterrey *Sardinops caeruleus* (Girard 1856) se distribuye en el Océano Pacífico Nororiental, desde el sudeste de Alaska (57° N) hasta el sur del Golfo de California (23° N) (Parrish et al., 1989). Esta especie fue explotada comercialmente en las costas de California, EUA, obteniéndose la captura máxima de 800 mil t en 1936, y a partir de ese año se observó una rápida disminución de los rendimientos hasta que en 1967 la pesquería se cerró (Radovich, 1982). Murphy (1966), señaló que la presión de la pesca redujo el potencial reproductivo de la población a niveles en los que el colapso fue inevitable. Por otro lado, Iles (1973), analizando el crecimiento individual de los peces del grupo de edad cero de la sardina Monterrey del sur de California durante el periodo 1934 a 1955, sugirió que los cambios en longitud durante el primer año de vida pueden ser considerados como un indicador de los cambios en el reclutamiento. Además, comenta que esto sería una alternativa mas expedita que analizar datos de captura y esfuerzo para conocer el estado de la población (Murphy, 1966; Hampton y Majkowski, 1986).

La pesca de sardina Monterrey se ha realizado en la costa occidental de la Península de Baja California desde 1940, como consecuencia de la disminución de los rendimientos en la población de sardina del Sur de California. En sus inicios, la pesquería se desarrollaba entre Ensenada e Isla de Cedros, B.C. A principios de la década de los 70's la pesca ya incluía a Bahía Magdalena (Félix-Uraga et al., 1996) y al Golfo de California, en este último lugar es donde hasta la

fecha se obtienen los mayores rendimientos (Cisneros-Mata et al., 1995). Las capturas en la costa occidental de la Península de Baja California han variado, durante 1960 a 1967 la captura promedio anual fue de 21,000 t, y durante 1968 a 1984, la captura promedio anual disminuyó a 12,600 t, a causa de que la pesca de sardina Monterrey en Ensenada B. C. se suspendió, re-iniciandose hasta 1985. A la fecha, la captura promedio ha sido mayor a las 36,000 t (Schwartzlose et al., 1999). Los cambios en los rendimientos de la pesquería de sardina Monterrey en la costa occidental de la Península de Baja California hacen suponer que la abundancia relativa de la sardina se ha incrementado. Los aumentos han estado relacionados a importantes clases anuales que se han incorporado al stock explotado, por ejemplo las clases 1984, 1989 y 1993 (Félix-Uraga et al., 1996). Estas fuertes clases anuales fueron precedidas por eventos "El Niño".

Los patrones estacionales de las capturas en Ensenada, B.C., Isla de Cedros, B.C. y Bahía Magdalena, B.C.S. han permitido a Alvarado-Castillo et al. (1997) plantear hipótesis respecto a los desplazamientos estacionales de la sardina Monterrey en la costa occidental de la Península de Baja California, desplazándose hacia el norte durante el verano y hacia el sur durante el invierno y primavera (Félix-Uraga et al., 1996; Alvarado-Castillo et al., 1997). Los periodos de mayor disponibilidad de sardina están asociados con la temperatura, el máximo de las capturas ocurre en un patrón bi-modal a 17° y 20°C en Ensenada, a 17° y 21°C en Isla de Cedros, y a 19° y 24°C en Bahía Magdalena. Este patrón hizo suponer la posible existencia de hasta tres stocks de sardina Monterrey a lo largo

de la costa oeste de la Península de Baja California (Félix-Uraga et al., 1996; Alvarado-Castillo et al., 1997).

En Isla de Cedros, los rendimientos de sardina Monterrey se incrementaron de aproximadamente 27 t de CPUE, con un esfuerzo de 300 viajes de pesca en 1960, a niveles máximos en 1967, registrándose 65.5 t de CPUE, con 50 viajes de pesca. Los rendimientos se mantuvieron desde entonces en 25 t de CPUE con un esfuerzo de 120 viajes, hasta que a fines de 1994 la planta procesadora en la isla se cerró por problemas operativos más no por la disponibilidad del recurso.

La sardina Monterrey se recluta completamente a la pesquería a los 2 años de edad (Félix-Uraga, 1992), y la pesca obtendrá una muestra sesgada de peces del grupo 0 y grupo 1 de edad, siendo los peces más grandes de esas edades susceptibles a la pesca. Por lo tanto, un estudio que aborde los cambios en longitud durante la etapa pre-recluta de la sardina Monterrey, deberá considerar la estimación de la longitud a partir de una ecuación que relacione la longitud del pez con alguna estructura del cuerpo. Además, si existe algún efecto de mortalidad por pesca relacionado con la longitud del pez, el retrocálculo de la longitud durante la etapa pre-recluta dependerá de la edad del pez sobre el cual se hicieron las estimaciones (Iles, 1968). Por lo tanto, un análisis del crecimiento a la edad y su variabilidad deberá considerar el potencial efecto de la mortalidad en función de la longitud del pez.

En peces como la sardina Monterrey, se presenta un rápido crecimiento durante su primer año de vida (Félix-Uraga, 1990) lo cual genera una

incorporación diferencial en función a la talla al stock adulto. Este comportamiento de rápido crecimiento durante los primeros estadios del desarrollo a sido asociado a reducir el tiempo de alta vulnerabilidad a la depredación natural y generalmente se asume que una mayor tasa de crecimiento se relaciona ha una menor mortalidad (Chambers y Leggett, 1987; Houde, 1987; Fortier y Quiñonez-Velázquez, 1998; Quiñonez-Velazquez et al., 2000).

No obstante que se ha reconocido la importancia del crecimiento y su potencial efecto en la dinámica de población (Iles, 1968; Rosemberg y Haugen, 1982), pocos estudios han evaluado la consecuencia de la variación en la tasa de crecimiento de los peces en las etapas tempranas de su desarrollo (Iles, 1973; Francis, 1993; Quiñonez-Velazquez et al., 1998). La evaluación de los cambios en crecimiento, durante las etapas tempranas del desarrollo, de las especies sujetas a explotación ha sido señalada como importante para la comprensión de la relación entre la tasa de crecimiento y el reclutamiento (Iles, 1973; Houde, 1987; Quiñonez-Velázquez, 1998).

Rosemberg y Haugen (1982) comentan que durante las etapas de larva y juvenil, los peces experimentarán una favorable o desfavorable supervivencia dependiendo de la tasa de crecimiento, lo que significa que presentaran una longitud a la edad positiva o negativa con respecto a la mortalidad (Houde, 1987; Fortier y Quiñonez-Velázquez, 1998). Evidencias limitadas sugieren que un rápido crecimiento puede ser ventajoso para la supervivencia durante las primeras etapas del desarrollo en los peces (Anderson, 1988). Además, es posible que un

rápido crecimiento individual propicie una madurez temprana, y/o se observen grandes tallas y altas tasas de fecundidad y reproducción (Smith, 1987; Travis et al., 1987; Semlitsch et al., 1988). Este comportamiento también se reflejará en el reclutamiento parcial de los peces con un crecimiento mas rápido al stock explotado, que los peces de la misma edad con menor crecimiento y tendrá un efecto en la sobre-estimación de la talla promedio de la clase anual parcialmente reclutada a la población.

En este trabajo se examina, durante la etapa pre-recluta de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, B. C., la potencial existencia de mortalidad por pesca dependiente de la longitud, la relación entre el crecimiento individual y la abundancia relativa de la población, y la existencia de un crecimiento compensatorio previo al reclutamiento. De acuerdo a Beacham (1981), el crecimiento compensatorio se evidenciará cuando se presente una correlación negativa entre el incremento en longitud y la longitud de los peces de una edad similar. El crecimiento compensatorio indica que peces de talla pequeña de una clase anual, son capturados junto con peces de talla grande de la misma edad. También Atchley (1984) define crecimiento compensatorio como: cualquier tipo de crecimiento que reduce la varianza en talla en sucesivos periodos de crecimiento, o más precisamente cuando el crecimiento sobre un intervalo de tiempo dado es correlacionado negativamente con la talla al principio del intervalo.

Las diferencias en talla a la edad es un rasgo común en los peces pelágicos (Parrish et al., 1985; Félix-Uraga, 1990) y estas diferencias pueden ser el

resultado de mecanismos denso-dependientes de la población (Iles, 1968). El crecimiento denso-dependiente durante alguna etapa de la vida de los peces puede ser manifestado a través un crecimiento compensatorio cuando la presión de la densidad de la población disminuye o deja de tener efecto, esto a sido documentado en especies de peces pelágicos (Iles 1968, 1973; Lett y Kohler, 1976) y en especies demersales (Raitt, 1939; Doubleday et al., 1976).

Nicieza et al. (1991) reporta crecimiento compensatorio en el Salmón del Atlántico, *Salmo salar*, en los ríos Esva y Narcea, España. Comenta que al analizar el crecimiento de los juveniles de salmón del grupo 1+, comprobó que los peces de menor tamaño al final del primer periodo de crecimiento, presentaron posteriormente el mayor incremento en longitud hasta la fase de migración hacia el mar. Este hecho se puede interpretar como un resultado particular de la hipótesis general que sostiene que la edad de primera maduración depende de las tasa de crecimiento durante las primeras fases del desarrollo (Smith, 1987; Travis et al., 1987; Semlitsch et al., 1988).

El crecimiento compensatorio ha sido relacionado al logro de "tallas objetivo", tal como la talla de maduración sexual (Monteiro y Falconer, 1966; Atchley, 1984; Dempson et al., 1986). La expresión de talla objetivo en peces (Chambers et al., 1988) y en otros animales, se asocian a tallas relacionadas a períodos clave durante el desarrollo de los organismos (Atchley, 1984).

Cuando existe una amplia variación de la talla entre los individuos de un grupo de edad (Parrish et al., 1985; Félix-Uraga, 1990), esto puede dar como

resultado una fuerte dependencia de la talla con una mortalidad diferencial o sucesos reproductivos. A la fecha, el crecimiento compensatorio se ha documentado en peces marinos y de agua dulce, sin embargo las bases fisiológicas de la compensación de las tasas de crecimiento apenas han sido exploradas (Miglav y Jobling, 1989; Quinton y Blake, 1990), no obstante las múltiples implicaciones que se han señalado en el éxito reproductivo en los individuos al alcanzar la madurez sexual (Keenleyside y Dupuis, 1988; Van Den Berghe y Gross, 1989; Hutchings, 1991; Gross, 1991). Se ha sugerido que la compensación en el crecimiento individual podría estar relacionada con una mayor eficiencia o mayor actividad de alimentación por parte de los individuos que comienzan un nuevo período de crecimiento con un balance energético mas favorable (Dill y Fraser, 1984; Magnhagen, 1988; Gotceitas y Godin, 1991).

ANTECEDENTES

La sardina Monterrey (*Sardinops caeruleus*) ha representado a lo largo de varias décadas un recurso importante en la economía del sector pesquero dedicado a su explotación (Huato-Soberanis, 1988). Desde los inicios de la pesquería de la sardina Monterrey se han observado fluctuaciones de mayor o menor magnitud en la abundancia del recurso (Lluch-Belda et al., 1989). Se ha establecido que tanto factores bióticos como abióticos son responsables de dichas fluctuaciones. De entre los factores biológicos se han señalado a la reproducción, el crecimiento, el reclutamiento, la competencia intra e Inter específica, y a la mortalidad natural y por pesca como los que más influyen en estos cambios en

abundancia de la sardina Monterrey (MacCall, 1979). Entre los factores abióticos se han señalado principalmente a la pesca y a la temperatura superficial del mar (Schwarltzose et al., 1999).

Las capturas de sardina Monterrey en aguas de la corriente de California presentan un patrón de extremos e inesperados cambios. A principios de la década de los 90's, el stock norteño de sardina ha comenzado una amplia recuperación desde su cercana extinción en los 70's, y actualmente está soportando una captura de mas de 100,000 t por año en California (Schwarltzose et al., 1999). El stock también ha recolonizado la porción norte de su área de distribución comprendida entre Oregon, EUA y Vancouver, Can., donde estuvo comercialmente extinta por mas de 50 años (Hargreaves et al., 1994).

Estudios realizados indican que las sardinas de 4 años o más se mueven mas al norte que las sardinas menores (Clark y Janssen, 1945). Durante el periodo de 1950 a 1980, el stock estuvo representado con tallas menores y en promedio coincidió con temperaturas frías, la sardina estuvo virtualmente ausente desde la región de Oregon hasta la parte central de California. Sardinas jóvenes fueron encontradas en la región central de California en 1992 por primera vez desde la temporada 1957-1958. El rápido crecimiento de la población durante los 90's y las temperaturas cálidas en la superficie del mar dieron como resultado que el stock recuperara las áreas de alimentación desde Columbia Británica hasta California. Esta expansión fue asociada con un movimiento hacia el Norte y hacia

fuera de la costa desde las principales áreas de desove de Baja California hacia la región de Punta Concepción (35° N) (Schwartzlose et al., 1999).

Dos sub-poblaciones de sardina habitan la corriente de California. Un stock norteño (norte de Baja California hasta Alaska) y el stock sureño (centro y sur de Baja California). La sardina Monterrey en el stock norteño tiene una considerable variación regional de Norte a Sur en las tasas de crecimiento a la edad (Phillips, 1948). Sin embargo la talla a la edad en peces jóvenes no es marcadamente diferente. Una tercera sub-población se localiza en el Golfo de California (Vrooman, 1964). Análisis genéticos bioquímicos y estudios morfológicos muestran variaciones genéticas extremadamente pequeñas entre las sardinas en la costa del Pacífico de la Península de Baja California y Golfo de California, y sugieren que las sardinas en esas áreas forman stocks separados, pero no poblaciones diferentes (Hedgecock et al., 1989).

En México, la sardina Monterrey representa en promedio >70 % de la captura total de pelágicos menores. La captura máxima de sardina Monterrey fue de 380,000 t en 1997. En el Golfo de California se obtienen los mayores rendimientos de la sardina Monterrey y han representado en promedio 53% de la captura total durante 1970-1982 (Cisneros-Mata et al., 1987; Félix-Uraga et al., 1996; Schwartzlose et al., 1999), ascendiendo a cerca del 90% durante 1983-1989, y posterior a su drástico descenso en 1992 cuando represento el 7% de la captura total de sardina Monterrey, a la fecha su importancia no ha superado el 50% de la captura total. Esta disminución del Golfo de California en la importancia

relativa de la captura total a sido resultado de los incrementos en las capturas en Ensenada, B.C. (García-Franco et al., 2000) y Bahía Magdalena B.C.S. (Alvarado-Castillo et al., 1997; 1998; 2000; Félix-Uraga et al., 1999).

La sardina Monterrey es un desovador parcial y existe poca información concerniente a la variación de la fecundidad con respecto a la edad (Schwartzlose et al., 1999). Basándose en comparaciones entre stocks de sardina en las costas de Sud-Africa, Butler et al. (1996) estimaron que la sardinas de 2 años de edad, desovan en promedio 6 veces por año y los peces con mayor edad (>2 años) desovan hasta 40 veces al año. Torres-Villegas et al. (1995) comentan que la sardina Monterrey en Bahía Magdalena presenta actividad reproductora de diciembre a julio, con un máximo entre enero-febrero. También, que las hembras con intensa actividad reproductora midieron entre 160 y 210 mm LE, de acuerdo a Félix-Uraga (1990) sardinas con esas tallas tendrán >2 años de edad. Tanto huevos y larvas de sardina Monterrey son encontrados muy cerca de la superficie y la principal zona de desove en la costa occidental de Baja California se localiza en la región de Punta Eugenia (Moser et al., 1993). Lluch-Belda et al. (1991b) analizando la actividad reproductora de la sardina Monterrey comentan que en la costa occidental de Baja California los huevos de sardina son más abundantes en aguas con temperatura entre 22° y 25°C, entre 17° y 21°C en el Golfo de California, y entre los 14° y 16°C en el sur de California.

JUSTIFICACIÓN

La comprensión de los procesos y mecanismos responsables de las variaciones interanuales del reclutamiento es una de las metas más importantes de la Ciencia Pesquera. Se ha establecido que la respuesta a las variaciones en abundancia de las poblaciones de peces está en las fases tempranas del desarrollo de los organismos (Hjort, 1914; Gulland, 1965; Houde, 1987; Sogard 1997). De entre las hipótesis planteadas para explicar los cambios en abundancia de las poblaciones de peces marinos durante los últimos 30 años, destaca la hipótesis de crecimiento-mortalidad (Shepherd y Cushing, 1980). Esta hipótesis establece que el reclutamiento esta en función de la tasa de crecimiento y esta última estará en función a la disponibilidad de alimento y de la temperatura.

El desove de la sardina Monterrey en la costa occidental de Baja California ocurre durante casi todo el año (Hernández-Vázquez, 1994). A causa de este prolongado periodo de desove, las larvas nacen en diferentes condiciones ambientales y de alimentación, lo que influye en la tasa de crecimiento durante la etapa juvenil. La determinación de la edad usando los otolitos nos permite retrocalcular la longitud de juveniles a través de la relación entre el radio del otolito y la longitud de la sardina.

También se ha planteado que el crecimiento individual durante el primer año de vida es afectado por la abundancia de la población (Iles, 1968; 1973; Overholtz, 1989). Si la longitud, durante esta etapa del desarrollo, fuera dependiente de la abundancia poblacional, un análisis de la variabilidad de la

longitud pre-recluta podría ser de utilidad en la estimación relativa del tamaño de la población, lo cual es una de las principales características para establecer una estrategia de explotación del recurso (Cushing y Harris, 1973; Overholtz et al., 1991).

OBJETIVO

Objetivo General

Analizar la variabilidad del crecimiento durante la etapa pre-recluta de la sardina Monterrey *Sardinops caeruleus* en Isla de Cedros, B.C.

Objetivos específicos

- 1) Establecer la relación radio del otolito (RO) con la longitud del pez (longitud estándar, LE).
- 2) Analizar los cambios en el crecimiento de la sardina a través del retrocálculo de la longitud a la edad utilizando la relación RO-LE.
- 3) Evaluar la mortalidad por pesca dependiente de la longitud individual durante la etapa pre-recluta.
- 4) Analizar la densidad-dependencia del crecimiento individual.
- 5) Analizar el crecimiento compensatorio previo al reclutamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

La pesca comercial de la sardina Monterrey en la periferia de Isla de Cedros, B. C. se realizó desde la década de los años 40's. No obstante, se cuenta con datos de captura y esfuerzo desde 1960 los cuales se obtuvieron de los registros de la planta procesadora en la isla.

La información biológica para el presente trabajo de tesis se obtuvo de muestreos de la descarga comercial en Isla de Cedros, durante 1985 y 1986 (Fig. 1). Mensualmente se tomaron dos tipos de muestras: una masiva y otra biológica. La primera consistió en tomar hasta 10 kg de sardina de la captura por barco, y se midieron y se agruparon los individuos en intervalos de 5 mm de longitud estándar (LE). La muestra biológica la constituyeron cinco peces tomados al azar de cada intervalo de longitud de la muestra masiva, este tipo de muestreo garantiza la inclusión de peces representantes de toda la estructura de longitud del grupo poblacional explotado.

En el laboratorio los peces de la muestra biológica fueron pesados (peso total ± 1 g), se les midió la longitud estándar (± 1 mm), desde la punta del hocico hasta el inicio del notocordio o placa hypural (Fig. 2), y se les extrajeron los otolitos (*sagittae*), los cuales se guardaron, en seco, en cápsulas de celulosa para posteriormente determinar la edad. El tratamiento de los otolitos previo a la lectura

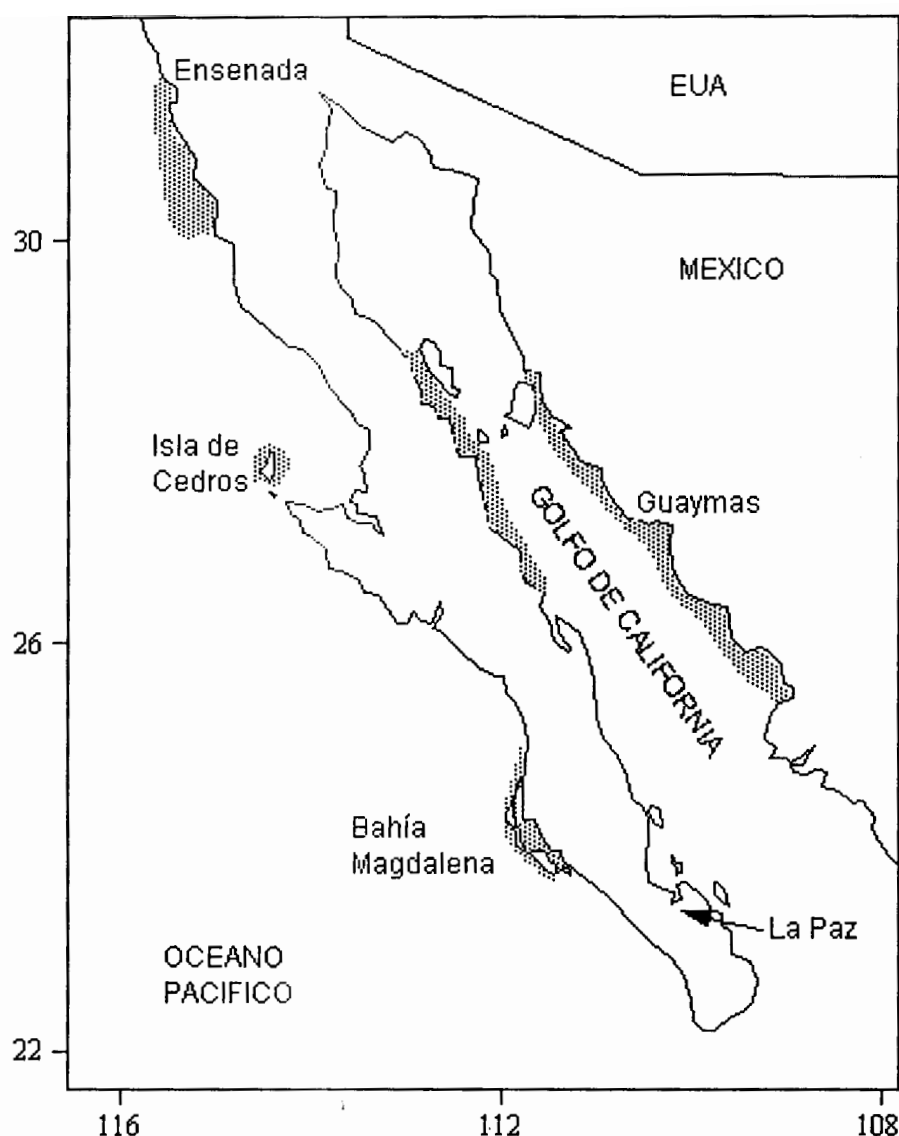


Figura 1. Costa occidental de la Península de Baja California y Golfo de California. Se presentan la zona de estudio y las principales zonas de pesca de la sardina Monterrey.

de los anillos de crecimiento consistió en lavarlos con agua y jabón, y montarlos sobre porta-objetos usando resina sintética (Protex), dejándose secar durante 24 hrs. La lectura de las marcas de crecimiento fue hecha por Alvarado-Castillo y Félix-Uraga, (1996) con la ayuda de un microscopio estereoscópico de baja

resolución (16x-40x) con luz reflejada, sobre un fondo oscuro. Bajo estas condiciones se observaron zonas blancas (opacas) y oscuras (hialinas).

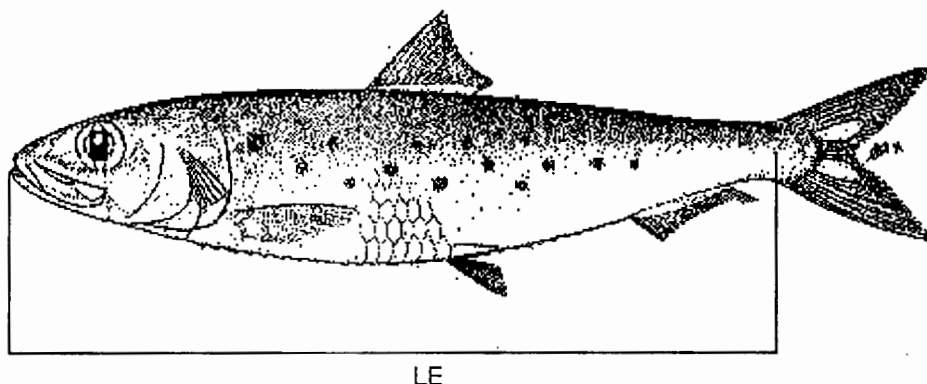


Figura 2. Diagrama de una sardina Monterrey mostrando la medición de la longitud estándar (LE).

Alvarado-Castillo y Félix-Uraga (1996) determinaron la edad contando el número de marcas de crecimiento en los otolitos, representadas por una zona opaca y una zona hialina, de acuerdo a los criterios establecidos por Fitch (1951), Félix-Uraga y Ramírez-Rodríguez (1989). Para validar la naturaleza temporal de la formación de las marcas de crecimiento, se gráfico por estación del año el porcentaje de otolitos con borde opaco.

Para demostrar la proporcionalidad del crecimiento somático y del otolito se ajustó una regresión funcional (Ricker, 1973) a los datos radio del otolito-longitud del pez (RO-LE):

$$LE = a + RO * b$$

Esta ecuación describe la relación entre el radio del otolito (RO) y la longitud estándar (LE), asumiendo que no existe desviación de las mediciones individuales respecto a la línea de regresión. Donde a y b son los parámetros de la regresión.

Para explorar la relación entre el crecimiento durante la etapa pre-recluta y la abundancia relativa de la población de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, se seleccionaron al azar, de la muestra biológica por mes, hasta 5 peces por grupo de edad y como índice de abundancia relativa de la sardina se utilizó la CPUE, utilizando el viaje como unidad de esfuerzo. A los otolitos seleccionados se les midió el radio total ($RO \pm 1 \mu m$) desde el núcleo al margen posterior, y el radio a cada zona de crecimiento ($R_i \pm 1 \mu m$) (Fig. 3).

Las mediciones se efectuaron con la ayuda de un sistema video-digitalizador, utilizando el programa de computadora SigmaScan Pro (Jandel Scientific). El sistema video-digitalizador consiste en una cámara de video fijada a un microscopio estereoscópico y conectada a un monitor de alta resolución, el cual a su vez está conectado a una computadora PC.

Para fines de retrocálculo de la LE a cada zona de crecimiento (R_i), la regresión (RO-LE) se modificó de acuerdo al procedimiento de Fraser-Lee (Carlander, 1981), para incorporar las diferencias de cada pez respecto a la línea de regresión:

$$LE_i = a + R_i * (LE - a) / RO$$

donde R_i es el radio del otolito a una edad i , LE_i es la longitud estimada por retrocálculo a la edad i , LE y RO son la longitud del pez y radio del otolito al momento de la captura.

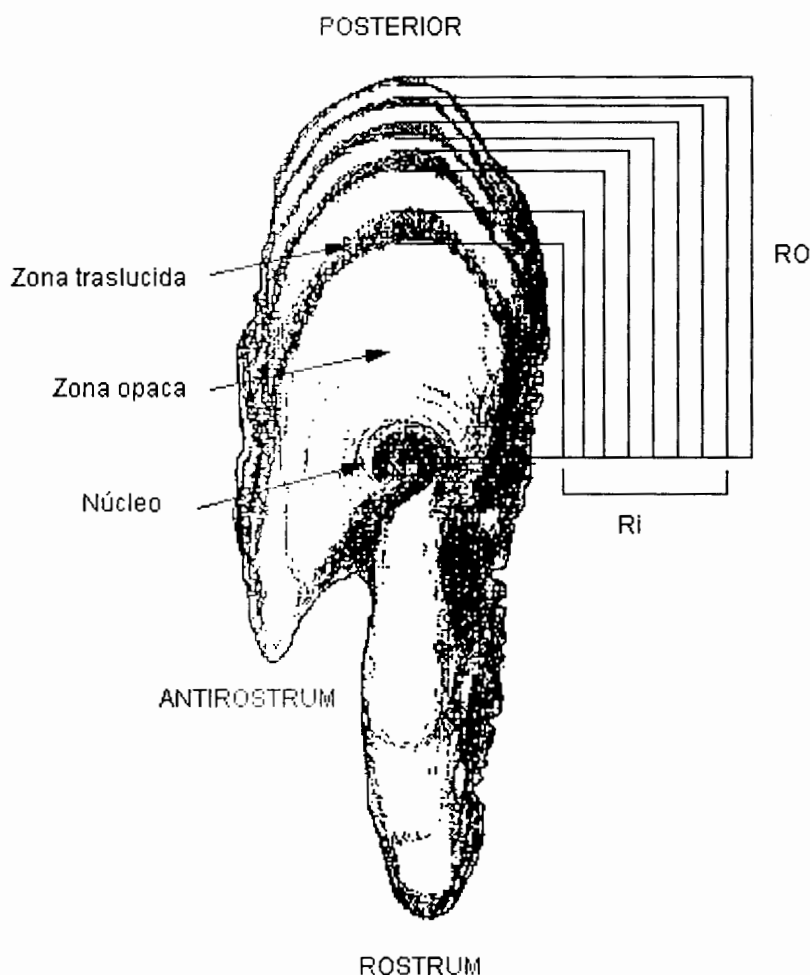


Figura 3. Diagrama de un otolito de sardina Monterrey mostrando las diferentes mediciones que se realizaron (Yaremko, 1996).

Para el análisis del crecimiento compensatorio, primeramente las clases anuales se evaluaron a través de una regresión lineal entre la LE retrocalculada a cada zona de crecimiento en los otolitos (R_i) y el incremento en longitud de la zona

de crecimiento siguiente (R_{i+1}). Con base en lo significativo de la relación lineal, se seleccionó a las clases anuales y edades para un análisis combinado del crecimiento compensatorio por generación.

RESULTADOS

Determinación de la edad

Para la determinación de la edad se colectaron los otolitos de 865 peces ($n = 474$ en 1985 y $n = 391$ en 1986). Se identificaron cinco grupos de edad, 0+ a 4+ con tallas entre 134 a 242 mm de LE (Tabla 1). En la Tabla 1 son evidentes los meses en los cuales no se tiene información, eso refleja la actividad de la planta procesadora y/o de la pesca en Isla de Cedros más que deficiencias del muestreo, puesto que de existir desembarques, el personal del laboratorio de control de calidad de la empresa se aseguraba de obtener la muestra y mantenerla congelada. El porcentaje de otolitos con borde opaco se agrupó por estación del año, la variación entre años fue semejante ($F = 0.28$, $P = 0.62$) y la tendencia sugiere que se forma una marca de crecimiento en el transcurso de un año (Fig. 4). El porcentaje de otolitos con borde opaco fue bajo durante otoño-invierno y máximo en primavera-verano ($F = 116$, $P < 0.001$), sugiriendo que durante el invierno se deposita la zona hialina y se completa una marca de crecimiento. Además, que cada una de las zonas de crecimiento (opaca o hialina) se deposita aproximadamente en un periodo de seis meses, y en consecuencia la asignación

Tabla 1. Tamaño mensual de la muestra biológica, intervalo de edad e intervalo de longitud de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986.

Año/mes	Tamaño de muestra (n)	Intervalo de edad (años)	Intervalo de LE (mm)
1985			
Enero	127	0-4	164-221
Febrero	169	0-3	140-223
Marzo	23	1-4	155-195
Abril	50	1-3	154-206
Mayo			
Junio	45	1-2	134-189
Julio	15	1-2	169-185
Agosto			
Septiembre			
Octubre	45	0-3	147-203
Noviembre			
Diciembre			
1986			
Enero	133	1-4	167-231
Febrero	115	0-4	159-242
Marzo	57	0-4	160-223
Abril			
Mayo			
Junio	17	1-4	188-207
Julio			
Agosto			
Septiembre			
Octubre	19	1-4	187-222
Noviembre	23	1-4	194-228
Diciembre	27	0-2	178-220

de edad fue en años y correspondió al número de marcas de crecimiento completamente depositadas en los otolitos.

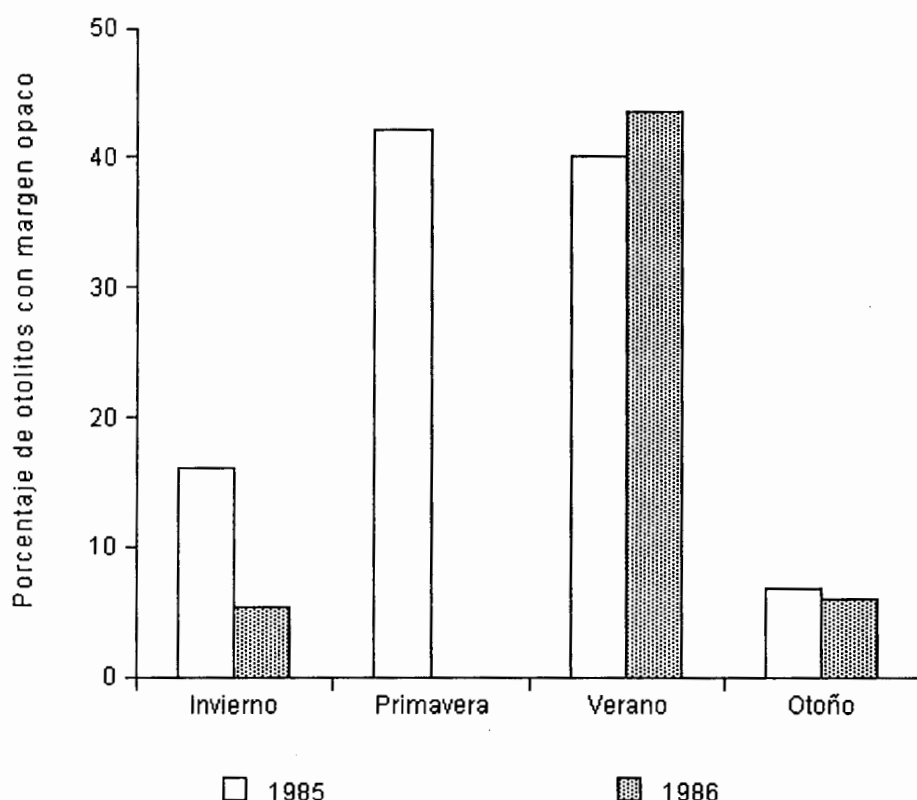


Figura 4. Porcentaje estacional de otolitos con margen opaco de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986.

Una justificación complementaria para la utilización de los otolitos en la determinación de la edad y describir el crecimiento de la sardina Monterrey es el constante incremento de la distancia desde el núcleo del otolito a cada marca de crecimiento de los peces de todas las edades (Tabla 2) y la significativa relación entre el RO y la LE [$LE = 1.58 + RO * 123.98$ ($R = 0.69$, $n = 170$, $P < 0.001$)] (Fig. 5). Estos peces corresponden a la sub-muestra seleccionada al azar desde la

muestra biológica para explorar la relación entre el crecimiento durante la etapa pre-recluta y la abundancia relativa de la población (ver Materiales y Métodos).

Tabla 2. Intervalo, promedio y desviación estándar del radio del otolito (mm) a cada marca de crecimiento de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. Promedio en negritas, desviación estándar en paréntesis y numero de peces (n).

Edad a la captura	n	Edad (años)				
		0	1	2	3	4
0	14	1.02-1.41 1.2 (0.11)				
1	52	0.70-1.51 1.1 (0.16)	1.11-1.72 1.4 (0.12)			
2	53	0.66-1.35 1.0 (0.20)	1.03-1.61 1.3 (0.13)	1.28-1.77 1.5 (0.11)		
3	39	0.62-1.36 1.0 (0.17)	1.02-1.58 1.2 (0.14)	1.19-1.68 1.4 (0.12)	1.28-1.85 1.5 (0.12)	
4	12	0.70-1.41 1.1 (0.23)	0.97-1.59 1.3 (0.18)	1.11-1.72 1.5 (0.17)	1.25-1.78 1.6 (0.15)	1.42-1.90 1.7 (0.13)

Con esta ecuación se estimó la LE promedio asumiendo que no existe desviación respecto a la línea de regresión. Para el análisis de la variación del crecimiento individual, la ecuación se modificó para incorporar las diferencias de cada pez con respecto a la línea de regresión, resultando la siguiente ecuación: $LE_i = 1.58 + R_i * (LE - 1.58) / RO$. En los análisis posteriores, se usó esta ecuación para retrocalcular la LE a la edad.

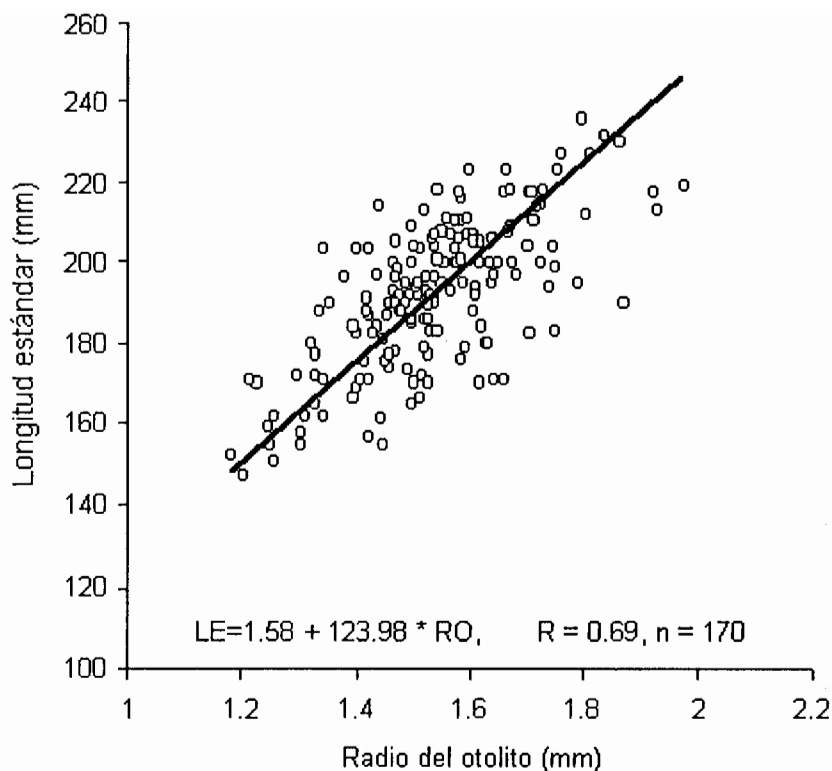


Figura 5. Relación entre el radio del otolito (RO) y longitud estándar (LE) de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986.

Mortalidad Dependiente de la Longitud

Comparando la longitud retrocalculada a los seis meses y al año de vida, $LE_{0.5}$ primer zona opaca y LE_1 primer zona hialina respectivamente, a partir de peces de diferentes edades, fue posible identificar la presencia de mortalidad relacionada con la longitud.

Tabla 3. Resultados de la comparación múltiple (ANOVA) de la longitud $LE_{0.5}$ y $LE_{1.0}$ retrocalculada a partir de diferentes edades. Las longitudes se estimaron a través de la relación RO-LE.

Edad	$L_{0.5}$		
	n	Valor F	Probabilidad
0 vs 1	65	9.50	**
0 vs 2	66	19.24	**
0 vs 3	52	20.14	**
0 vs 4	25	9.39	**
1 vs 2	104	5.98	*
1 vs 3	90	5.04	*
1 vs 4	63	0.20	n.s
2 vs 3	91	0.01	n.s
2 vs 4	64	1.07	n.s
3 vs 4	50	1.00	n.s
	$L_{1.0}$		
	n	Valor F	Probabilidad
1 vs 2	104	10.42	**
1 vs 3	90	10.08	**
1 vs 4	63	1.61	n.s
2 vs 3	91	0.01	n.s
2 vs 4	64	0.56	n.s
3 vs 4	50	0.67	n.s

* ($p < 0.05$), ** ($p < 0.01$), n.s. (no significativo)

hubo diferencia significativa entre los individuos de edad de 2+ a 4+ años ($P > 0.05$). Sin embargo, la diferencia fue significativa entre los individuos de edad 0+ y 1+ años ($P < 0.05$). Esto indica que para fines de describir el crecimiento individual durante la etapa pre-recluta de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, se deben considerar los peces completamente reclutados a la pesquería. Esto es debido a que las tallas de los peces <2 años de edad en la captura, están parcialmente representadas y sesgadas hacia las tallas mayores de su generación.

Efecto de la Abundancia Relativa de la Población en el Crecimiento

Para el retrocálculo de la longitud a la edad, los peces >2 años se agruparon para incrementar el tamaño de la muestra y obtener estimaciones de LE mas precisas (Tabla 4). Comparando el promedio de la longitud retrocalculada a la edad, por generación, se observa que la sardina Monterrey de la generación 1980 presentó un mayor crecimiento durante los primeros seis meses ($LE_{0.5}$) que las generaciones posteriores. Sin embargo, a un año de edad ($LE_{1.0}$) las diferencias en longitud se invirtieron y se detectó una fuerte relación entre el promedio de la talla $LE_{1.5}$ y el promedio de la longitud a la edad de reclutamiento LE_2 ($r^2 = 0.98$).

Para evaluar el efecto de la abundancia relativa de la población (CPUE) en el crecimiento de la sardina Monterrey durante su etapa pre-recluta, se aplicó una regresión lineal a los datos de CPUE anual (1980-1983) contra las longitudes $LE_{0.5}$, LE_1 y $LE_{1.5}$ por generación (Fig. 6a, b, c). La evidencia estadística sugiere que la longitud a los seis meses y al año y medio de vida (Fig. 6a, b) de una generación son independientes de la abundancia relativa de la población, $P = 0.32$

y $P = 0.22$ respectivamente. Sin embargo, la longitud al año de edad (LE_1) está fuertemente influenciada por la abundancia relativa, $P = 0.01$. Se observa que los valores mayores de LE_1 se asocian a valores relativamente bajos de la población (Fig. 6b).

Tabla 4. Promedio de la longitud (mm) durante la etapa pre-recluta (<2 años) de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. Las longitudes se estimaron a través la relación RO-LE. Desviación estándar en paréntesis.

Clase Anual	$LE_{0.5}$	LE_1	$LE_{1.5}$	LE_2
1980	129.51(14.53)	137.23(14.48)	147.34(15.31)	157.61(17.95)
1981	119.79(23.12)	130.64(21.10)	151.08(13.75)	160.09(12.55)
1982	124.91(25.22)	139.25(25.08)	157.94(18.30)	167.74(17.41)
1983	128.89(22.01)	141.84(22.01)	168.07(14.46)	180.23(11.99)

Crecimiento Compensatorio

Cada clase anual fue inicialmente separada para un primer análisis del crecimiento compensatorio (Fig. 7, Tabla 5). Los datos indican que el crecimiento de la sardina Monterrey varió considerablemente durante su primer año de crecimiento ($s = 15.9$ mm) y disminuyó durante el segundo y tercer año ($s = 5.5$ mm). La tendencia de la relación entre la LE retrocalculada a cada zona de

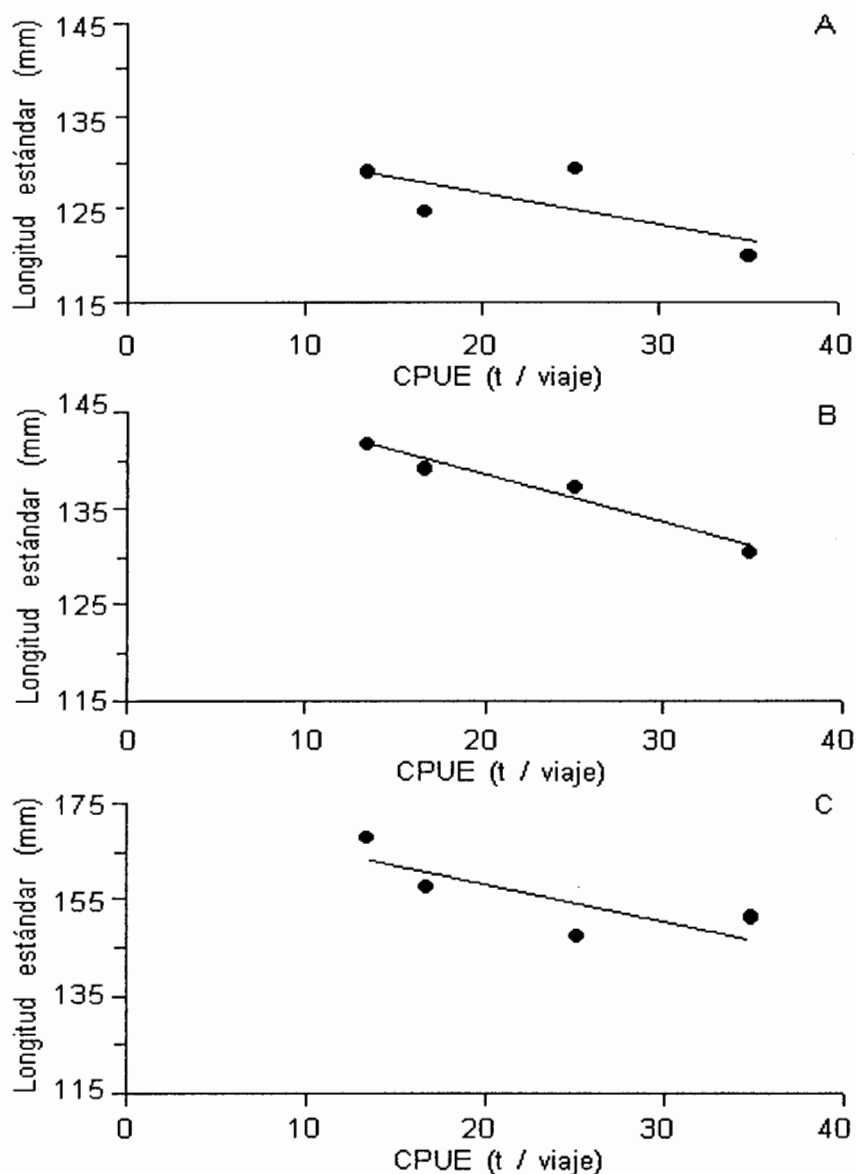


Figura 6. Relación entre la abundancia relativa de la población (CPUE) y la longitud estándar (LE) durante la etapa pre-recluta de sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. (A) LE a los seis meses, (B) LE al año, y (C) al año y medio de edad.

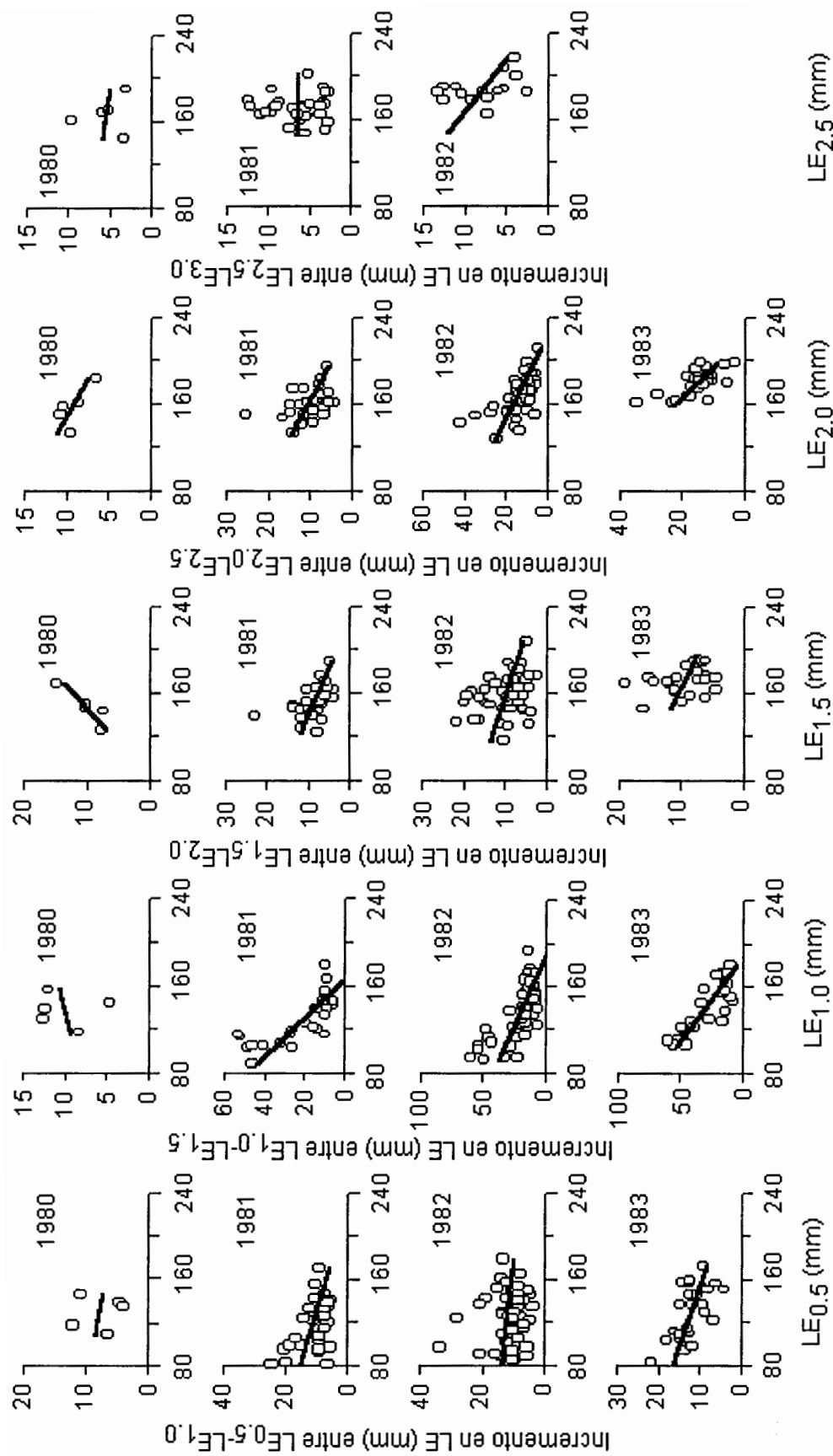


Figura 7. Relación entre la longitud estándar retrocalculada a cada zona de crecimiento y el incremento en longitud a la siguiente zona de crecimiento por clase anual, de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. Se presentan las líneas del ajuste lineal.

Tabla 5. Parámetros del ajuste lineal de la longitud estándar retrocalculada a cada zona de crecimiento y el incremento en longitud a la zona inmediata posterior por clase anual de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986.

Clase anual	Parámetros de regresión	LE _{0.5}	LE _{1.0}	LE _{1.5}	LE _{2.0}	LE _{2.5}
		vs LE _(t0.5-t1.0)	vs LE _(t1.0-t1.5)	vs LE _(t1.5-t2.0)	vs LE _(t2.0-t2.5)	vs LE _(t2.5-t3.0)
1980	a	12.25	6.07	-14.49	21.12	9.36
	b	-0.03	0.03	0.17	-0.07	-0.02
	r ²	0.02	0.01	0.75	0.54	0.02
	n	5	5	5	5	5
	F	0.06	0.04	9.02	3.57	0.06
	P	0.82	0.84	0.06	0.16	0.82
1981	a	23.65	92.44	26.93	31.62	171.23
	b	-0.11	-0.55	-0.12	-0.13	-0.09
	r ²	0.24	0.57	0.20	0.15	<0.001
	n	31	31	31	31	31
	F	9.39	39.45	7.30	5.28	0.01
	P	0.005	<0.001	0.01	0.03	0.91
1982	a	15.87	76.34	23.1	58.21	28.33
	b	-0.03	-0.40	-0.08	-0.26	-0.11
	r ²	0.02	0.48	0.09	0.35	0.16
	n	43	43	43	43	15
	F	0.86	37.88	4.36	22.79	2.45
	P	0.35	<0.001	0.043	<0.001	0.14
1983	a	24.23	118.64	25.42	81.26	
	b	-0.09	-0.62	-0.09	-0.36	
	r ²	0.36	0.71	0.09	0.39	
	n	25	25	25	25	
	F	12.86	56.43	2.328	16.7	
	P	0.0016	<0.001	0.141	<0.001	

crecimiento (R_i) y el incremento en longitud a la siguiente zona de crecimiento (R_{i+1}) fue negativa evidenciando la presencia de crecimiento compensatorio para todas las clases anuales y para todas las edades, excepto para la clase anual de 1980. Posiblemente, esto último sea el resultado del reducido número de datos para la clase 1980.

Para determinar la dependencia del incremento en longitud a la edad R_{i+1} a la longitud del pez a la edad R_i , se desarrolló una regresión lineal combinando las clases anuales por edad (Fig. 8). Hubo una gran dispersión de los valores respecto a la línea de regresión, pero la tendencia general fue que los peces pequeños tuvieron mayores incrementos absolutos en longitud que los peces más grandes de la misma edad. La evidencia de crecimiento compensatorio fue significativa hasta el segundo año de vida de la sardina Monterrey (Fig. 8a-d). La dependencia fue más intensa después del primer año de vida ($LE_{1,0}$ - $IncLE_{1,0-1.5}$, $P < 0.0001$) (Fig. 8b), la regresión explicó el 47% de la variación del incremento en LE. Después del reclutamiento a la pesquería (2 años de edad) el incremento en longitud fue independiente de la longitud de la sardina ($P = 0.99$) (Fig. 8e).

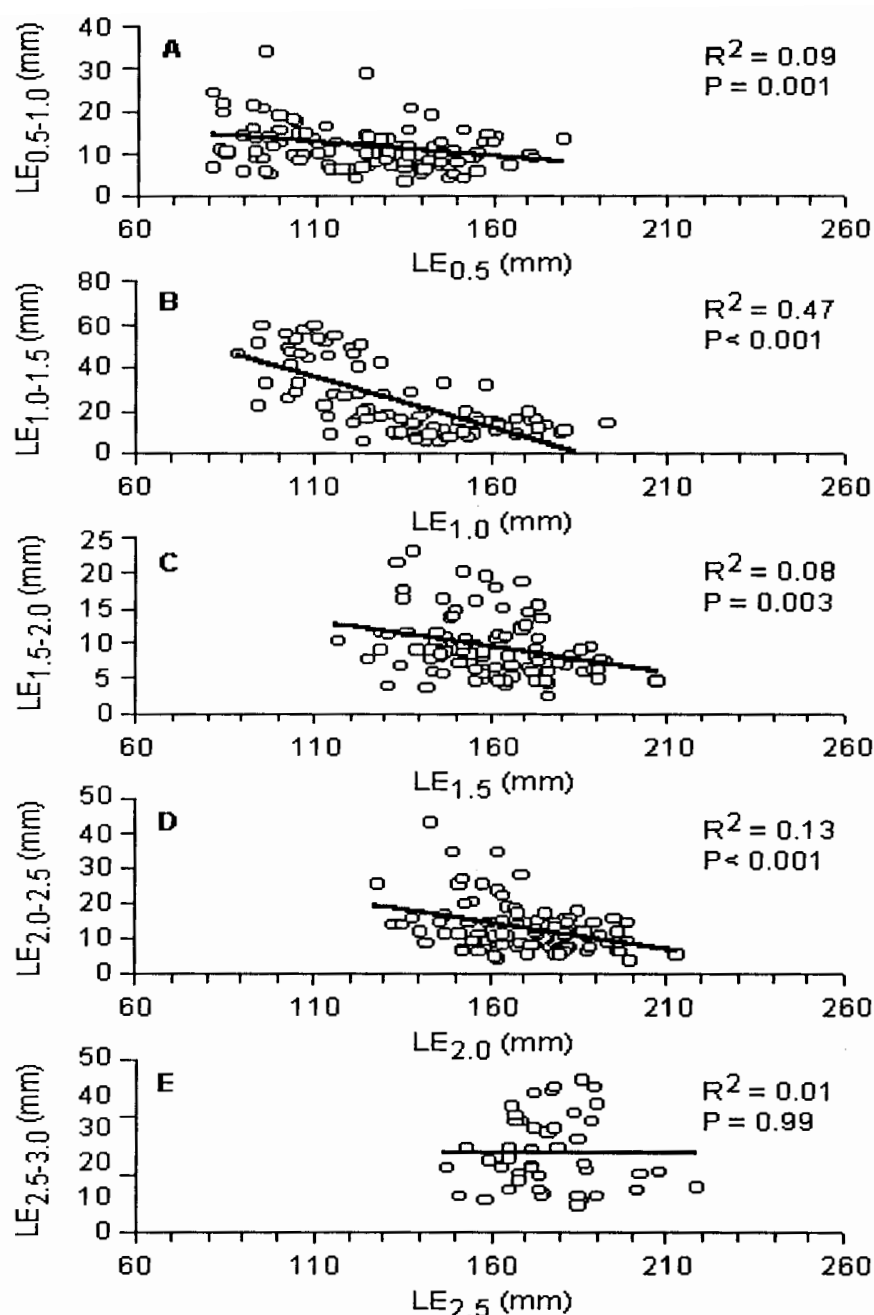


Figura 8. Relación entre la longitud estimada por retrocálculo y los incrementos semestrales en longitud, durante los primeros tres años de vida de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, durante 1985-1986. (A) $LE_{0.5}$, (B) $LE_{1.0}$, (C) $LE_{1.5}$, (D) $LE_{2.0}$, y (E) $LE_{2.5}$.

DISCUSIÓN

La sardina Monterrey (*Sardinops caeruleus*) de Isla de Cedros, deposita cada año una zona opaca y una zona hialina en los otolitos. Este patrón estacional ha sido validado en la sardina Monterrey del sur de California (Barnes y Foreman, 1994), en la macarela (*Scomber japonicus*) (Gluyas-Millán y Félix-Uraga, 1990) y en el charrito (*Trachurus symmetricus*) (Knaggs y Sunada, 1973). Las zonas opacas reflejan periodos de rápido crecimiento y coinciden con los meses de primavera-verano cuando el alimento es abundante; y las zonas hialinas a periodos de lento crecimiento en los meses de otoño-invierno cuando el metabolismo y la disponibilidad de alimento se reduce a causa de la ruptura de la estratificación de la columna de agua y un descenso de la temperatura (Beckman y Wilson, 1995; Yaremko, 1996). Alvarado-Castillo y Félix-Uraga (1996) comentan que no fue posible validar la temporalidad de la depositación de las marcas de crecimiento en los otolitos de la sardina Monterrey en Isla de Cedros, a causa de no tener completa la serie mensual de otolitos con borde opaco. Este impedimento, fue superado en el presente trabajo a través de la estimación estacional del porcentaje de otolitos con margen opaco. Nuestros resultados sobre la temporalidad anual de las marcas de crecimiento son congruentes con lo señalado por Alvarado-Castillo y Félix-Uraga (1996), quienes asumieron esa temporalidad siguiendo el grupo de edad (2 años) más abundante en la captura de 1985 y continuó dominando en 1986.

Nuestros resultados señalan que el tamaño de la población de la sardina Monterrey en Isla de Cedros afecta al crecimiento del pez durante la etapa pre-recluta, y este efecto se manifiesta a través de mecanismos compensatorios. Overholtz et al. (1991) recomiendan considerar los cambios compensatorios, producidos por los cambios en la abundancia del stock, en el diseño del plan de explotación de la macarela (*Scomber scombrus*) en el noroeste del Atlántico. Existen evidencias que la macarela presenta crecimiento denso-dependiente (McKay, 1979; Lett, 1980; Overholtz, 1989), de manera similar al detectado en la sardina Monterrey en Bahía Magdalena (Quiñonez-Velázquez et al., 1998) y en Isla de Cedros en la costa occidental de la Península de Baja California. Los resultados del presente trabajo sugieren que el tamaño de la población afecta de manera directa al crecimiento individual de la sardina Monterrey, y este efecto fue mayor durante el primer año de vida (LE_1). Overholtz (1989) comenta que la presión de la depredación también puede generar efectos compensatorios. No obstante que la evaluación de la predación en el crecimiento compensatorio esta fuera del alcance del presente trabajo, la sardina al igual que la macarela, es una especie importante en la dinámica trófica del ecosistema pelágico y soporta poblaciones de predadores que varían desde pelágicos mayores, aves y mamíferos marinos (Paulik, 1971; Abitia-Cardenas et al., 1997).

Cuando una población de peces es explotada, los peces con rápido crecimiento serán vulnerables a la pesca antes que los peces con lento crecimiento de una misma cohorte (Carlander, 1981). Esta mortalidad a causa de diferencias en la longitud es conocida como el fenómeno de Lee (Carlander,

1981), y usualmente se manifiesta como un sesgo sistemático que ocurre cuando se estiman las longitudes (l_1 , l_2 , etc.) de los peces en sus primeras etapas de crecimiento a partir de datos de edad-talla (Iles, 1973; Félix-Uraga, 1990; Alvarado-Castillo y Félix-Uraga, 1996) y también ocurre en la estimación de índices de crecimiento. Se ha intentado demostrar que no todos los cambios en crecimiento son resultado del fenómeno de Lee, también los cambios en longitud pueden revelar efectos de la densidad o de la presión del medio ambiente (Iles, 1973). Iles (1973) comenta que esto no pretende disminuir la importancia del fenómeno de Lee en los cambios del crecimiento, pero que las fuentes del cambio en el crecimiento son muy diversas y que las respuestas de los peces dependen del estado de las poblaciones. Existen opiniones en el sentido de que este efecto pudiera estar relacionado con la selectividad del arte de pesca (Clarke y King, 1986; Jensen y Hesthagen, 1996).

Beacham (1981) reporta que cuando existe mortalidad selectiva por talla y se desarrolla un intenso muestreo de la captura comercial, las clases anuales representadas por peces jóvenes necesariamente presentarán tallas grandes en comparación con aquellas clases anuales donde el muestreo estuvo concentrado en peces viejos. Este comportamiento se observó en el presente trabajo para las sardinas < 2 años de edad, que generaron tallas retrocalculadas mayores ($LE_{0.5}$, $LE_{1.0}$) que las sardinas > 2 años de la misma clase anual a causa de un reclutamiento diferido al arte de pesca resultado de las diferencias en longitud. Esto ocurre porque la pesca atrapa solamente a los peces de mayor talla, y se puede confundir un rápido crecimiento con la selectividad de la red. Las tallas

calculadas de peces parcialmente reclutados a la pesquería tienden a sobrestimar las tasas de crecimiento para los peces de edades tempranas (Beacham, 1981). La mortalidad selectiva por talla quizá ocurra en algunas poblaciones de peces por dos razones: una puede ser, por selección natural en aquellos peces que están creciendo rápidamente y tienden a una madurez y muerte más temprana que aquellos que están creciendo lentamente y pertenecen a la misma clase anual (Gerking, 1957); y otra razón es, cuando un stock es explotado comercialmente los peces que están creciendo más rápidamente son vulnerables tempranamente a la pesca que aquellos miembros de la misma clase anual que crecen más lentamente (Beacham, 1981).

A causa de un reclutamiento parcial, los retrocálculos de $LE_{0.5}$ y LE_1 de las sardinas <2 años de edad, en el presente trabajo, mostraron un sesgo positivo respecto a los retrocálculos de longitud con sardinas >2 años de edad. En el análisis de la longitud estimada por retrocálculo a la edad por clase anual, ese sesgo se redujo excluyendo los peces de edades 0+ y 1+. Lo anterior también fue evidenciado por Iles (1968) en el grupo-0 del arenque *Clupea harengus* en el mar del Norte, cuando se muestrearon peces parcialmente reclutados a la pesquería, y por Beacham (1981) para el bacalao *Gadus morhua* durante los primeros tres años de vida en el Sur del Golfo de St. Lawrence. Estas diferencias en el crecimiento de la sardina Monterrey fueron atribuidas al tamaño relativo de la población. Los resultados muestran que la LE_1 está significativamente influenciada por el tamaño de la población. Overholtz (1989) presenta para la macarela del Atlántico *Scomber scombrus*, evidencias de un crecimiento denso-dependiente, y

afirma que la dinámica del stock no está influenciada únicamente por la pesca, sino también por una combinación de la predación y mecanismos compensatorios intraespecíficos, que probablemente influyen en los rendimientos de la pesquería a corto y largo plazo. Por otra parte, grandes diferencias en el patrón crecimiento en las etapas tempranas del desarrollo sugieren que el tamaño de las clases anuales podrían estar influyendo parcialmente sobre el crecimiento durante la etapa pre-recluta de las cohortes. Este efecto fue analizado por Quiñonez-Velázquez et al., (1998) en la sardina Monterrey de Bahía Magdalena, y comentan que el tamaño de la clase anual afecta la talla durante la etapa pre-recluta. En el presente trabajo no fue posible analizar esta causa debido al reducido periodo analizado (1985-86) que incluyo únicamente a cuatro clases anuales (1980-83). El tamaño del stock adulto probablemente continuará teniendo un papel importante en la regulación del crecimiento después del reclutamiento total de la clase anual a la población y este efecto se manifieste en la fecundidad de los peces (Overholtz, 1989).

Marr (1960) analizando los datos de la sardina Monterrey del Sur de California, E.U.A., para el periodo 1934-55, encontró una relación inversa entre la talla al primer año de vida y el tamaño de la generación. Iles (1973), reanalizando la misma información, concluyó que los mayores promedios en longitud al primer año de vida de las generaciones posteriores a la de 1943, fueron el resultado de la reducción por pesca de la población adulta y que el colapso de la pesquería fue evidente desde 1945. Kawasaki y Omori (1995) presentan evidencia del efecto de la densidad poblacional en la talla de la sardina de Japón (*S. malanostictus*). Los

fuertes reclutamientos de las clases anuales al inicio de 1980 ocasionaron una reducción significativa en la longitud de los reclutas a los tres años de edad en comparación a la talla de los reclutas de las clases anuales anteriores y posteriores.

Los resultados del presente trabajo muestran que la sardina Monterrey presenta crecimiento compensatorio durante los dos primeros años de vida, y que la compensación fue mas intensa al finalizar su primer año. Esto podría estar asociado a la talla mínima de madurez. Al respecto, Torres-Villegas et al. (1995) señalan, para Bahía Magdalena, que la mínima talla del stock reproductor fue de 140 mm LE para el periodo 1982-1992, esta longitud coincide con el retrocalculo de la talla promedio para las sardinas de 1 año de edad de la clase anual de 1983 y también fue en esta clase anual que se observo el mayor incremento en longitud durante el primer año. Este mayor crecimiento compensatorio podría ser la causa de un incremento en la fecundidad y estar asociada con la fuerte clase anual detectada en 1984 (Félix-Uraga et al., 1996). Esta relación también ha sido señalada en otros grupos de animales (Monteiro y Falconer, 1966; Atchley, 1984) que requieren alcanzar una talla determinada para tener posibilidades de reproducirse. Estos efectos a su vez producen otros mecanismos compensatorios que modifican el crecimiento individual, repercutiendo en la fecundidad y en la dinámica poblacional de la especie. Ricker (1975) discute la ocurrencia de esta compensación en peces adultos, y comenta que en ocasiones, los peces jóvenes tienden a ser capturados junto con los peces adultos, debido a su similitud en tallas. Se ha documentado que el crecimiento compensatorio no es exclusivo de

las primeras etapas del desarrollo de los organismos, sino también se presenta en etapas mas avanzadas (Beverton y Holt, 1957; Ricker, 1975). Metcalfe (1998) comenta que el crecimiento compensatorio es el resultado de la evolución de la interacción entre los organismos y su suministro de alimento, afectando las estrategias de alimentación, crecimiento y dirección de la energía entre la reproducción e incremento somático.

La existencia de crecimiento compensatorio está ampliamente documentada para varias especies de salmónidos (Bilton y Robins, 1973; Smith, 1981; Weatherley y Gill, 1981; Dobson y Holmes, 1984; Kindschi, 1988). Nicieza et al. (1991) observó crecimiento compensatorio en el Salmón del Atlántico, *Salmo salar*, en los ríos Esva y Narcea en España. Comenta que al final del primer periodo de crecimiento definida por la migración al mar ("esguinaje") durante el invierno, la talla de los peces en ambos ríos fue similar, a pesar de haber presentado tallas muy diferentes en primavera. Asume, que la causa de esta diferencia en talla se debe a que parte de la población de juveniles migra al final del invierno (grupo 0+), y los restantes migran al segundo periodo de crecimiento (grupo 1+). Analizando los juveniles del grupo 1+, Nicieza et al. (1991) comprobó que los salmones de menor tamaño al final del primer periodo de crecimiento, crecieron más en longitud hasta su migración al mar. Estos resultados coinciden con los descritos por Dempson et al. (1986) y Skilbrei (1989), quienes reportan una correlación negativa entre el incremento en longitud durante el primer período de crecimiento en el medio marino y la longitud inicial del salmón.

Estos resultados y los obtenidos para la sardina Monterrey sugieren que esta compensación en el crecimiento individual de los peces puede estar relacionada a la evolución de la interacción entre los organismos y su suministro de alimento durante la etapa pre-recluta (Iles, 1973; Nicieza et al., 1991; Kawasaki y Omori, 1995, Quiñonez-Velázquez et al., 1998) y a la dirección de la energía entre la reproducción y el crecimiento somático en la etapa adulta de los peces (Metcalf, 1998).

CONCLUSIONES

1. La comparación de las longitudes retrocalculadas, para las sardinas de 6 meses y un año de vida muestra que no hay diferencia significativa cuando se estiman a partir de sardinas >2 años de edad. La longitud retrocalculada a partir de sardinas <2 años de edad fueron significativamente mayores.
2. En la descripción del crecimiento individual de la sardina Monterrey se deberá estimar, por retrocalculo, las longitudes por edad considerando los peces completamente reclutados a la pesquería (2 años).
3. La longitud de la sardina Monterrey a los seis meses de vida, es independiente de la abundancia relativa de la población, pero la longitud al año de edad presentó una fuerte denso-dependencia.
4. Se identificó un crecimiento compensatorio en la sardina Monterrey hasta los dos años de edad, y este fue mas intenso durante el primer año.

RECOMENDACIONES

Los resultados del presente trabajo muestran que la longitud a la edad, de la sardina Monterrey, está fuertemente influenciada por el tamaño de la población, esto a su vez puede afectar la fecundidad repercutiendo en la dinámica poblacional. Se recomienda abordar este potencial efecto analizando los cambios interanuales de la talla promedio a la primera madurez y la fecundidad resultante. Esto ayudaría a evaluar con mayor precisión los efectos denso-dependientes y de la pesca.

Se recomienda continuar fortaleciendo los métodos directos para estimar la edad en peces, incorporando los avances en equipo y "software" en el análisis de imágenes. Esto permitirá estimar con mayor precisión algunas características poblacionales tales como: a) La longevidad de las especies de interés, b) Identificar y seguir las clases anuales que componen al stock; c) Analizar la dinámica de los peces previo al reclutamiento, entre otros.

LITERATURA CITADA

- Abitia-Cardenas, L. A., F. Galvan-Magaña, & J. Rodriguez-Romero. 1997. Food habits and energy values of prey of striped marlin, *Tetrapturus audax*, off the coast of Mexico. Fish. Bull. 95: 360-368.
- Alvarado-Castillo, R.M. & R. Félix-Uraga. 1996. Edad y crecimiento de la Sardina Monterrey, *Sardinops caeruleus* (Pisces: Clupeidae) en isla de Cedros, Baja California, México, durante 1985-1986. Bol. Invest. Mar. Cost., 25: 77-86.
- Alvarado-Castillo, R. M., C. Quiñónez-Velázquez & R. Félix-Uraga. 2000. La pesca de sardina Monterrey en Bahía Magdalena, B. C. S. Resumen del VIII taller de Pelágicos Menores, efectuado en Ensenada, B. C. del 14 al 16 de Junio del 2000. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Centro Regional de Investigación Pesquera de Ensenada.
- Alvarado-Castillo, R. M., R. Félix-Uraga & R. Carmona Piña. 1997. Modelo de distribución anual de la sardina Monterrey *Sardinops caeruleus* en la costa oeste de la Península de Baja California. Memorias del taller Pelágicos Menores, La Paz, B. C. S., noviembre 1995.
- Alvarado-Castillo, R. M., W. García-Franco, C. Quiñónez-Velázquez & R. Félix-Uraga. 1998. Estimaciones de Abundancia de sardina Monterrey en la costa oeste de la Península de Baja California. Resumen del VI taller de Pelágicos Menores, efectuado en el Centro Regional de Investigación Pesquera de

Mazatlán, Sinaloa del 20 al 22 de Mayo de 1998. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Instituto Nacional de la Pesca.

Anderson, J. T. 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. J. Northw. Atl. Fish. Sci., 8: 55-66.

Atchley, W. R. 1984. Ontogeny, timing of development, and genetic variance-covariance structure. Am. Nat. 123: 519-540.

Barnes, J. T. & T. J. Foreman. 1994. Recent evidence for the formation of annual growth increments in the otoliths of young Pacific sardines (*Sardinops sagax*). California Fish and Game. 80: 29-35.

Beacham, T. D. 1981. Variability in growth during the first 3 years of life of cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. Can. J. Zool., 59:614-620.

Beckman, D. W. & C. A. Wilson. 1995. Seasonal timing of opaque zone formation in fish otoliths. En: Secor, DH, JM Dean y SE Campana (eds), Recent developments in fish otolith research, p 27-43. University of South Carolina Press.

Beverton, R. H. J. & S. J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fish. Invest. Minist. Agric. Fish. Food G. B. (2 Sea Fish.), 19: 533 p.

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE
CIENCIAS MARINAS
BIBLIOTECA
I.P.N.
DONATIVO

- Bilton, H. T. & G. L. Robins. 1973. The effects of starvation and subsequent feeding on survival and growth of Fulton channel sockeye salmon fry (*Oncorhynchus merka*). J. Fish. Res. Board Can., 30: 1-5.
- Butler J. L., M.L. Granados, J.T. Barnes, M. Yaremko & B.J. Macewics. 1996. Age composition, growth, and maturatuuin of the pacific sardine (*Sardinops sagax*) during 1994. CalCOFI Rep. 37: 152-157.
- Carlander, K. D. 1981. Caution on the use of the regression method of backcalculating lengths from scale measurements. Journal Paper No. J-9800. Iowa State University. Fisheries, 6(1): 2-4.
- Cisneros-Mata, M. A., J. P. Santos-Molina, J. A. De Anda-Marínez, A. Sánchez-Palafox & J. Estrada-García. 1987. Pesquería de sardina en el noroeste de México (1985/86). Secretaría de Pesca. Instituto Nacional de la Pesca (Centro Regional de Investigación Pesquera. Calle 20 No. 605 Sur, Guaymas, Sonora, México. 79 p.
- Cisneros-Mata, M. A., M. O. Nevárez-Martínez & M.G. Hammann. 1995. The rise and fall of the Pacific sardine, *Sardinops sagax caeruleus* GIRARD, in the Gulf of California, México. CalCOFI Rep., 36:136-142.
- Clark, F. N. & J. F. Janssen. 1945. Movements and abundance of the sardine as measured by tag returns. Fish. Bull. Calif., 6: 7-42.
- Clarke, D. R. & P. E. King. 1986. The estimation of gillnet selection curves for

- Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) using length/girth relations. J. Cons. int. Explor., Mer 43: 77-82.
- Cushing, D. H. & J. G. K. Harris. 1973. Stock and recruitment and the problem of density dependence. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer., 164:142-155.
- Chambers, R. C. & Leggett, W. C. 1987. Size and age at metamorphosis in marine fishes: an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 44: 1936-1947.
- Chambers, R. C., Leggett, W. C. & Brown, J. A. 1988. Variation in and among early life history traits of laboratory-reared winter flounder *Pseudopleuronectes americanus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 47: 1-15.
- Daniel, W. W. 1989. Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud. Editorial LIMUSA. México, 878 p.
- Dempson, S. H., R. A. Myers, & D. G. Reddin. 1986. Age at first maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*), influences of the marine environment, pp. 79-89, en Salmonid age at maturity, D. J. Meerburg (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 89

- Dill, L. M. & Frazer, D. F. 1984. Risk of predation and the feeding behavior of juvenile coho salmón (*Oncorhynchus kisutch*). Behav. Ecol. Sociobiol., 16: 65-71.
- Dobson, S. H. & R. M. Holmes. 1984. Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. J. Fish. Biol. 25: 649-656.
- Doubleday, W. G., J. J. Hunt, & R. G. Halliday. 1976. The 4VWX silver hake fishery. Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Doc. 76/59. Dartmouth, N. S.
- Ehrhart, N. M. 1981. Métodos de análisis de las estadísticas de captura y esfuerzo de pesca y su aplicación en modelos globales de pesquerías. Curso de evaluación de recursos y dinámica de poblaciones. La Paz, B.C.S.
- Félix-Uraga, R. 1990. Crecimiento de *Sardinops sagax caeruleus* en Bahía Magdalena, México. Inv. Mar. CICIMAR. 5(1): 27-31.
- Félix-Uraga, R. 1992. Composición por edades de la sardina monterrey *Sardinops caeruleus* capturada en Bahía Magdalena, B. C. S., México, de 1981 a 1991. Investigaciones Marinas CICIMAR. 7(1):9-13.
- Félix-Uraga, R. & E. M. Ramírez-Rodríguez. 1989. Verificación en las determinaciones de edad de *Sardinops sagax caerulea* basadas en la lectura de otolitos. Inv. Mar. CICIMAR. Vol. 4. (1): 59-64.

- Félix-Uraga, R. & R. M. Alvarado-Castillo & R. Carmona-Piña. 1996. The sardine fishery along the western coast of Baja California, 1981 to 1994. *CalCOFI Rep.*, 37: 188-192.
- Félix-Uraga, R., R. M. Alvarado-Castillo & C. Quiñónez-Velázquez. 1999. Estado actual de la pesquería de sardina Monterrey en Bahía Magdalena, B. C. S. Resumen del VII taller de Pelágicos menores, efectuado del 24 al 25 de Mayo de 1999 en Hermosillo, Sonora. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Instituto Nacional de la Pesca. Centro Regional de Investigación Pesquera de Guaymas, Sonora.
- Fitch, J. E. 1951. Age composition of the southern California catch of Pacific mackerel 1939-40 through 1950-51. California Department of Fish and Game, Fish Bull., 83:1-73.
- Fortier, L., & C. Quiñónez-Velázquez. 1998. Dependence of survival on growth in larval pollock *Pollachius virens* and haddock *Melanogrammus aeglefinus*: a field study based on individual hatchdates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174: 1-12.
- Francis, M. P. 1993. Does water temperature determine year class strength in New Zealand snapper (*Pagrus auratus*, Sparidae)? *Fish. Oceanogr.* 2(2): 65-72.
- García-Franco, W., A. Cota-Villavicencio & F. J. Sánchez-Ruiz. 2000. Diagnostico de la pesquería de pelágicos menores en la costa occidental de Baja California. VIII taller de Pelágicos Menores. Secretaría de Medio Ambiente,

Recursos Naturales y Pesca. Centro Regional de Investigación Pesquera.

Del 14 al 16 de Junio del 2000 en Ensenada, B. C.

Gerking, S. D. 1957. Evidence of ageing in natural populations of fishes.

Gerontologia. 1: 287-305.

Gluyas-Millán, M. G. & R. Felix-Uraga. 1990. Periodicidad de las bandas de

crecimiento en otolitos de la macarela *Scomber japonicus* de Bahía

Vizcaíno, México. Investigaciones Marinas. CICIMAR. 5(1):33-36.

Gotceitas, V. & Godin, J. G. 1991. Foraging under the risk of predation in juvenile

Atlantic salmón (*Salmo salar* L.): affects of social status and hunger. Behav.

Ecol. Sociobiol., 29: 255-261.

Gross, M. R. 1991. Salmon breeding behavior and life history evolution and

changing environment. Ecology, 72: 1180-1186.

Gulland, J. A. 1965. Survival of the youngest stages of fish, and its relation to year

class strength. ICNAF Spec. Bull., 6: 363-371.

Hampton, J. & J. Majkowski. 1986. Scientists fear SBT problems worsening. Austr.

Fish., 45(12): 6-9.

Hargreaves, N. B., D. M. Ware & G. A. McFarlane. 1994. Return of Pacific sardine

(*Sardinops sagax*) to the Brithish Columbia coast in 1992. Can. J. Fish.

Aquat. Sci., 51: 460-463.

- Hedgecock, D., Hutchinson, E. S., Li, G., Sly, F. L. & K. Nelson. 1989. Genetic and morfometric variation in the Pacific sardine, *Sardinops sagax caeruleus* comparisons and contrasts with historical data and with variability in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fishery Bull. Wash., 87: 653-671.
- Hernández-Vázquez, S. 1994. Distribution of eggs and larvae from sardine and anchovy off California and Baja California, 1951-1989. CalCOFI Rep. 35: 94-107.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer., 20: 1-228.
- Houde, E. D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. Am. Fish. Soc. Symp., 2: 17-29.
- Huato-Soberanis, L. 1988. Fluctuaciones espacio-temporales en la estructura de tallas de *Sardinops sagax* en el Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B. C. S., 64 pags.
- Hutchings, J. A. 1991. Fitness consequences of variation in egg size and food abundance in brook trout *Salvelinus fontinalis*. Evolution, 45: 1162-1168.
- Iles, T. D. 1968. Growth studies on North Sea herring II. 0-group growth of east anglan herring. J. Cons. perm. Explor. Mer., 32(1):98-116.

- Iles, T. D. 1973. Interaction of environment and parent stock size in determining recruitment in the Pacific sardine revealed by analysis of density-dependent 0-group growth. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer., 164:228-240.
- Jensen, J. W. & T. Hesthagen. 1996. Direct estimates of selectivity of multimesh and a series of single gillnets for brown trout. J. Fish Biol. 49: 33-40.
- Kawasaki, T. & M. Omori. 1995. Possible mechanisms underlying fluctuations in the Far Eastern sardine population inferred from time series of two biological traits. Fish. Oceanogr., 4:3. 238-242.
- Keenleyside, M. H. A. & Dupuis, H. M. C. 1988. Courtship and spawning competition in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). Can. J. Zool., 66: 262-265.
- Kesteven, G. L. 1971. Manual of fisheries science. Part 1. An introduction to fisheries science. FAO. Fish. Tech. Paper, 118: 42 p.
- Kindschi, G. A. 1988. Effect of intermittent feeding on growth of rainbow trout *Oncorhynchus gairdneri* Richardson. Aquaculture and fisheries Management, 19: 213-215.
- Knaggs, E. H. & J. S. Sunada. 1973. Validity of otolith age determinations for jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, from the southern California bight area. California Fish and Game, Marine Resources. Tech. Rep., 21:1-11.

- Lett, P. F. & A. C. Kohler. 1976. Recruitment: problem of multispecies interaction and environmental perturbations, with special reference to Gulf of St. Lawrence Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). J. Fish. Res. Board Can., 33: 1353-1371.
- Lett, P. F. 1980. A comparative study of the recruitment mechanisms of cod and mackerel, their interaction, and its implication for dual stock assessment. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 988, 45p.
- Lluch-Belda, D., Crawford, R. J. M., Kawasaki, T., MacCall, A. D., Parrish, R. H., Schwartzlose, R. A. & P. E. Smith. 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. S. Afr. J. mar. Sci. 8: 195-205.
- Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B., Hernández-Vázquez, S., Salinas-Zavala, C. A. & R. A. Schwarlotzlose. 1991. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current System. Rep. Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. 32: 105-111.
- MacCall, A.D. 1979. Population estimates for the waning years of the pacific sardine fishery. CalCOFI Rep. 20: 72-82.
- Magnhagen, C. 1988. Predation risk and foraging in juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*Oncorhynchus keta*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45: 592-596.

- Margalef, R. 1980. Ecologia, Universidad de Barcelona, España. Ediciones Omega 951 p.
- Marr, J. C. 1960. The causes of major variations in the catch of the Pacific sardine *Sardinops caerulea*. Proc. World Scientific meeting of the Biology of Sardines and Related Species, 3:667-791, FAO, Rome.
- Mckay, K. T. 1979. Synopsis of biological data of the northern population of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). Can. Fish. Mar. Serv. Tech. Rep. 885, 26 p.
- Metcalfe, N. B. 1998. The interaction between behavior and physiology in determining life history patterns in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55(Suppl. 1): 93-103.
- Miglavs, L. & Jobling, M. 1989. Effects of feeding regime on food compsumtion, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile artic charr, *Salvelinus alpinus*, with particular respect to compensatory growth. J. Fish. Biol., 34: 947-957.
- Monteiro, L. S. & D. S. Falconer. 1966. Compensatory growth and sexual maturity in mice. Anim. Prod., 8: 179-192.
- Moser, H. G., R. I. Charter, P. E. Smith, D. A. Ambrose, S. R. Charter, C. A. Myer, E. M. Sandknop & W. Watson. 1993. Distributional atlas of fish larvae and

eggs in the California Current region: taxa with 1000 or more total larvae, 1951 through 1984. CalCOFI Atlas 31, 253 p.

Murphy G. I. 1966. Population biology of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). Proceedings California Academy of Sciences and Scripps Institution of Oceanography. Ser. 4, 34(1): 1-84

Nicieza, A. G., Braña, F. & M. M. Toledo. 1991. Development of length-bimodality and smolting in wild stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under different growth conditions. J. Fish. Biol., 38: 509-523.

Overholtz, W. J. 1989. Density dependent growth in the northwest Atlantic stock of Atlantic mackerel. J. Northwest. Atl. Fish. Sci. 9: 127-135.

Overholtz, W. J., S. A. Murawski & W. L. Michaels. 1991. Impact of compensatory responses on assessment advice for Northwest Atlantic mackerel stock. Fish. Bull. U.S., 89:117-128.

Parrish, R. H., D. L. Mallicoate & K. F. Mais. 1985. Regional variations in the growth and age composition of northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull. 83(4): 483-496.

Parrish, R. H., R. Serra & W. S. Grant. 1989. The monotypic sardines, *Sardina* and *Sardinops*: Their taxonomy, distribution, stock structure, and zoogeography. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 46:2019-2036.

- Paulik, G. J. 1971. Anchovies, birds, and fishermen in the Peru Current. *In*: W.W. Murdock (ed.). Environment, Resources, Pollution and Society, pp. 156-185. Sinauer Press, Stamford, Conn.
- Pauly, D. 1984. Fish populations dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. ICLARM Stud. Rev., (8): 325 pp.
- Pauly, D., M. soriano-Bartz, J. Moreau & A. Jarre-Teichmann. 1992. A new model accounting for seasonal cessation of growth in fishes. Austr. J. Mar. Freshwat. Res. 43(5): 1151-1156.
- Phillips, J. B. 1948. Growth of the Sardine, *Sardinops caerulea*, 1941-42 through 1946-47. Fish Bulletin No. 71. Department of Natural Resources Division of fish and Game Bureau of Marine Fishes (California State).
- Quinton, J. C. & R. W. Blake. 1990. The effect of feed cycling and ration level in the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. J. Fish. Biol., 37: 33-41.
- Quiñonez-Velázquez, C., Alvarado-Castillo, R. M., & R. Félix-Uraga. R. 1998. Relación entre la temperatura y la abundancia de sardina del Pacífico (*Sardinops caeruleus*) en Bahía Magdalena, Baja California Sur. Resúmenes, XI CONGRESO NACIONAL DE OCEANOGRAFIA, ENSENADA, BAJA CALIFORNIA.

- Quiñonez-Velázquez, C., R. Alvarado-Castillo & R. Félix-Uraga. 2000. El ambiente y la disponibilidad de sardina Monterrey en Bahía Magdalena, B.C.S. VIII TALLER DEL COMITÉ TECNICO DE PELAGICOS MENORES "Manejo adaptativo de las poblaciones de pelágicos menores". 14 al 16 de junio del 2000, Ensenada, B.C.
- Radovich, J. 1982. The collapse of the California sardine fishery. What have we learned?. CalCOFI Rep., 23:56-77.
- Raitt, D. S. 1939. The rate of mortality of haddock of the North Sea Stock. 1919-1939. Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer., 110: 65-79.
- Ricker, W. E. 1973. Linear regressions in fisheries research. J. Fish. Res. Board Can., 30:409-434.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of the biological statistics of fish populations. J. Fish. Res. Board Can., 191: 203-233.
- Rosemberg, A. A. & A. S. Haugen. 1982. Individual growth and size-selective mortality of larval turbot (*Scophthalmus maximus*) reared in enclosures. Mar. Biol., 72: 73-77.
- 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. Nevárez-Martínez, R. A. Parrish, C. Roy, R. Serra, K. V. Shust, M. N. Ward & J. Z.

Zuzunaga. 1999. Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. S. Afr. J. mar. Sci. 21: 289-347.

Semlitsch, R. D., Scott, D. E. & J. H. K. Pechmann. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. Ecology, 69: 184-192.

Shepherd, J. G. & D. H. Cushing 1980. A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis of a stock-recruitment relationship. J. Cons. int. Explor., Mer., 39: 160-167.

Skilbrei, O. T. 1989. Relationships between smolt length and growth and maturation in the sea of individually tagged Atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture, 83: 95-108.

Smith, D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs; effects of size and date at metamorphosis. Ecology, 68: 344-350.

Smith, M. A. K. 1981. Estimation of growth potential by measurement of protein synthetic rates in feeding and fasting rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. J. Fish. Biol., 19: 213-220.

Sogard, S. M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. Bull. Mar. Sci., 60(3): 1129-1157.

- Sparre, P., Ursin, E. & Venema, S. C. 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1 – Manual. FAO. Fisheries Technical Paper. 306/1. 337 p.
- Torres-Villegas, J.R., R.I. Ochoa-Báez, L. Perezgómez-Álvarez, & G. García-Melgar. 1995. Comparison of seasonal variability in the reproduction of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) from Baja California Sur, México, in the years 1982-1992. Sci. Mar. 59(3-4): 255-264.
- Travis, J., Emerson, S. & Blouin, M. 1987. A quantitative-genetic analysis of larval life-history traits in *Hyla crucifer*. Evolution, 41: 145-156
- Van Den Berghe, E. P. & M. R. Gross. 1989. Natural selection resulting from female breeding competition in a Pacific salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*), Evolution, 43: 125-140.
- Vrooman, A. M. 1964. Serologically differentiated subpopulation of the Pacific sardine, *Sardinops caerulea*. J. Fish. Res. Bd. Can., 21(4): 691-701.
- Weatherley, A. H. & H. S. Gills. 1981. Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. J. Fish. Biol., 18: 195-208.
- Yaremko, M. L. 1996. Age determination in Pacific sardine, *Sardinops sagax*. NOAA Technical Memorandum NMFS 223: 22 p.