



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
DEPARTAMENTO DE PESQUERIAS Y BIOLOGIA MARINA**



**MORFOLOGIA FUNCIONAL DEL APARATO FILTRADOR DE
Sardinops caeruleus (GIRARD, 1856) (PISCES: CLUPEIDAE),
DEL NOROESTE DE MÉXICO**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS**

**P R E S E N T A :
HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ**

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MARZO DE 1998

INDICE

	página
1. GLOSARIO	ii
2. RELACION DE TABLAS Y FIGURAS	iii
3. RESUMEN	vi
4. ABSTRACT	viii
5. INTRODUCCION	1
6. ANTECEDENTES	6
7. OBJETIVO	14
8. MATERIALES Y METODOS	15
9. RESULTADOS	24
10. DISCUSION	43
11. CONCLUSIONES	65
12. RECOMENDACIONES Y SUGERENCIAS PARA TRABAJOS FUTUROS	67
13. BIBLIOGRAFIA CITADA	68

1. GLOSARIO

ALIMENTARIO : Relativo a la alimentación. Hábitos alimentarios.

ALIMENTICIO : Que alimenta. Partículas alimenticias.

AREA DE FILTRACION: Medida de la superficie entre las branquiespinas del primer arco branquial, a través de la cual puede fluir agua.

EFICIENCIA DE FILTRACION: Es un valor dado de **probabilidad de retención** de las branquiespinas, y determina los tamaños de partículas que es capaz de retener un pez de cierta talla.

FILTRADORES : Aquellos organismos que utilizando sus branquiespinas, se alimentan del plancton filtrándolo del agua que fluye a través de su boca. La detección visual de las presas es poco importante, por lo que la selección de estas depende solo del filtro formado por las branquiespinas.

INDICE DE DENSIDAD DE BRANQUIESPINAS: Es el número de branquiespinas por unidad de longitud del arco branquial. En este trabajo se calculó sólo para el segmento ceratobranquial del primer arco branquial, dividiendo el número de branquiespinas sobrepuestas en este segmento entre la longitud del mismo.

DEPREDADORES ACTIVOS: A diferencia de los filtradores, estos organismos dirigen sus ataques a presas específicas, por lo que la localización y selección visual previa al contacto con el filtro branquial, también juega un papel importante.

PROBABILIDAD DE RETENCION (o de captura): Es la probabilidad que tiene una partícula de cierto tamaño, de ser retenida por las branquiespinas, bajo la premisa de que el tamaño mínimo de partícula capturable corresponde al espacio entre las branquiespinas. Se calcula a través de la distribución de frecuencias acumuladas de todos los espacios entre branquiespinas, ponderados por la longitud de las branquiespinas adyacentes.

2. RELACION DE TABLAS Y FIGURAS

página

TABLA 1. Ecuaciones empíricas (A, B, C y D) y modelo teórico propuesto (E) para describir la relación entre el número total de branquiespinas del primer arco (NB) y la longitud patrón (LP) en *S. caeruleus* del noroeste de México.....25

TABLA 2. Valores estimados de los parámetros del modelo teórico en los segmentos del primer arco, su rama inferior y el arco completo; se incluyen los coeficientes de determinación y correlación para cada ajuste y el número de arcos utilizados en las estimaciones27

TABLA 3. Pruebas t - student de igualdad de medias del grosor de branquiespinas en los tres segmentos del primer arco branquial en dos ejemplares de *S. caeruleus*, de 58 mm y 269 mm de LP. Los promedios están en micras32

TABLA 4. Pruebas t - student de igualdad de medias del espacio entre branquiespinas adyacentes en los tres segmentos del primer arco branquial en dos ejemplares de *S. caeruleus*, de 58 mm y 269 mm de LP. Los promedios están en micras.....32

TABLA 5. Parámetros *a* y *b* del modelo logístico para seis tallas de *S. caeruleus* del noroeste de México y sus correspondientes tamaños de las presas (TP) capturables a probabilidades de retención del 25, 50 y 75 %, así como su intervalo de retención (IRE). Los tamaños de las presas están expresados en micras37

FIGURA 1. Diferentes clasificaciones de los organismos planctónicos en función de su tamaño, denotándose la similitud entre ambas agrupaciones. A) Esquemas de Durbin (1979) y Boney (1989). La escala del lado izquierdo representa micras. B) Esquema de Sieburth *et al.* (1978) (Modificado de Parsons, *et al.* 1984)9

FIGURA 2. Aparato branquial de *S. caeruleus* del noroeste de México. Para facilitar la observación se removieron los filamentos branquiales. Los números romanos indican el lado izquierdo de cada arco, y corresponden con la descripción del texto. A) Vista dorsal. B) Vista ventral..... 10

FIGURA 3. Diagramas de dispersión del número total de branquiespinas del primer arco branquial de *S. caeruleus* (NB) en función de su longitud patrón (LP). Modelos empíricos: A) Potencial de dos parámetros, B) Potencial de tres parámetros, C) Ecuación hiperbólica y D) Ecuación de Arrhenius25

FIGURA 4. Diagramas de dispersión y curvas estimadas por el modelo teórico para la relación entre : A) el número total de branquiespinas del primer arco branquial y la longitud patrón ; y B) el número de branquiespinas por segmento del primer arco y la LP en *S. caeruleus* del noroeste de México 26

FIGURA 5. Distribución relativa de branquiespinas en los segmentos del primer arco branquial de *S. caeruleus* del noroeste de México 27

FIGURA 6. Diagrama de dispersión y relación estadística de la longitud del segmento ceratobranquial del primer arco (LAR) y la longitud patrón (LP) de *S. caeruleus* del noroeste de México ($LAR = 0.43 * LP^{(0.72)} - 3.53$) 28

FIGURA 7. Desarrollo en longitud de las branquiespinas I. A) Gráfica de cajas de la longitud promedio de las branquiespinas y su desviación estándar, en cada segmento y el arco completo. B) Variabilidad intrínseca de la longitud de branquiespinas por segmento del primer arco branquial. Para la explicación de las figuras ver texto..... 30

FIGURA 8. Desarrollo en longitud de las branquiespinas II. A) Longitud relativa de las primeras tres branquiespinas ceratobranquiales. B) Suma de longitudes de las branquiespinas por segmento del arco branquial en función de la longitud patrón para *S. caeruleus* del noroeste de México 31

FIGURA 9. Grosor de las branquiespinas del primer arco branquial en función de la longitud patrón en *S. caeruleus* del noroeste de México. A) Diagrama de dispersión y ajuste lineal del grosor en cada segmento del arco. B) Gráfica de cajas mostrando el grosor promedio, la desviación estándar y los grosores máximo y mínimo para las tallas analizadas. Se incluye el ajuste lineal entre el grosor de branquiespinas de todo el arco y la LP ($GRO = 22.34 + 0.046 * LP$)..... 34

FIGURA 10. Espacio entre las branquiespinas del primer arco branquial en función de la longitud patrón en *S. caeruleus* del noroeste de México. A) Diagrama de dispersión del espacio entre branquiespinas adyacentes en cada segmento del arco. Se trazaron líneas envolventes cubriendo la dispersión de las observaciones de cada segmento. B) Gráfica de cajas del espacio promedio entre branquiespinas, la desviación estándar y los valores máximo y mínimo de los espacios entre branquiespinas de las tallas

analizadas. Se incluye el ajuste del espacio entre branquiespinas de todo el arco respecto a la LP ($ESP = 19.75 * LP^{(0.49)} - 52.07$) 35

FIGURA 11. Diagrama de dispersión del espacio promedio entre branquiespinas adyacentes del segmento ceratobranquial respecto a la longitud patrón en *S. caeruleus* del noroeste de México. Se comparan los espacios calculados con las ecuaciones de Hammann 1985, King y Macleod 1976 y Gibson 1988, con el obtenido a partir de 5 mediciones directas de espacios entre branquiespinas y su curva ajustada..... 36

FIGURA 12. Probabilidad de retención de las branquiespinas del primer arco branquial en función del tamaño de la presa, en seis ejemplares de *S. caeruleus* del noroeste de México. Los números sobre las curvas indican la longitud patrón de la sardina..... 37

FIGURA 13. Diagrama de dispersión del área de filtración por segmento del primer arco branquial en función de la longitud patrón en *S. caeruleus* del noroeste de México 38

FIGURA 14. Diagrama de dispersión y curva ajustada del área de filtración total del primer arco branquial (AF) en función de la longitud patrón (LP) en *S. caeruleus* del noroeste de México ($AF = 0.018 * LP^{(1.78)}$) 39

FIGURA 15. Diagrama de dispersión y curva ajustada del Índice de Densidad de Branquiespinas (IDB) del segmento ceratobranquial del primer arco branquial en función de la longitud patrón (LP) en *S. caeruleus* en el noroeste de México ($IDB = 46.86 * LP^{(-0.53)}$). 40

FIGURA 16. Diagrama de dispersión y curva ajustada del área de filtración del segmento ceratobranquial y del arco completo (AF) del primer arco branquial en función del índice de densidad de branquiespinas (IDB) en *S. caeruleus* en el noroeste de México ($AF = 5751.63 * LP^{(-3.1)}$) 41

FIGURA 17. Diagrama de dispersión y curva ajustada del espacio entre branquiespinas adyacentes del segmento ceratobranquial y del arco completo (ESP) del primer arco branquial en función del índice de densidad de branquiespinas (IDB) en *S. caeruleus* en el noroeste de México ($ESP = 0.72 * LP^{(-0.71)} - 0.12$)..... 42

MORFOLOGIA FUNCIONAL DEL APARATO FILTRADOR DE *Sardinops caeruleus* (GIRARD, 1856) (PISCES: CLUPEIDAE), DEL NOROESTE DE MÉXICO.

3. RESUMEN

Las sardinas del genero *Sardinops* han destacado entre los recursos pesqueros más abundantes a escala mundial. Históricamente, estas poblaciones han presentado fluctuaciones en su abundancia, mismas que han sido correlacionadas con la temperatura superficial del mar. La sardina monterrey (*Sardinops caeruleus*) en la corriente de California ha sido muy abundante y, en el noroeste de México, se ha mantenido como la especie más importante en la pesquería de pelágicos menores, en donde no ha sido ajena a variaciones en su tamaño poblacional.

A partir de estudios de contenidos estomacales, se ha sugerido que en el Océano Pacífico las especies del género *Sardinops* dependen del fitoplancton, por lo que sus poblaciones se verían afectadas por los efectos del cambio climático sobre los productores primarios. No obstante, investigaciones recientes han cuestionado la validez de las conclusiones obtenidas a través del análisis de contenidos estomacales, argumentando que en su mayoría no cuentan con estrategias de muestreo adecuadas. Para *S. caeruleus*, la información referente a sus preferencias tróficas tampoco es concluyente hasta el momento.

Considerando los enfoques modernos para el estudio de ecosistemas marinos explotados, el determinar con precisión el tipo de alimento consumido por los elementos de una red trófica durante sus diferentes etapas de vida, entre otras cosas, reviste particular importancia. Por ello, en el presente trabajo se plantea una revisión de la morfología funcional del aparato filtrador de esta especie, utilizando la medición y análisis de imágenes por computadora de los arcos branquiales, lo que permite una resolución muy superior a la del micrómetro de ocular que tradicionalmente ha sido empleado en este tipo de estudios. Bajo este enfoque, se describe para *Sardinops caeruleus* la capacidad física de las branquiespinas para retener partículas durante su desarrollo ontogénico. Con este propósito, se realizaron conteos y mediciones en el primer arco branquial de 368 ejemplares de sardinas del noroeste de México (Golfo de California y Bahía Vizcaíno), abarcando un intervalo de tallas de 11.6 a 295 mm de longitud patrón (LP). Los resultados muestran dos cambios importantes en la disposición de las branquiespinas del arco durante el desarrollo ontogénico: el primero próximo

a los 42 mm LP y otro a los 80 mm LP. Se determinó que el espacio entre branquiespinas aumenta con la longitud del pez. A su vez, para sardinas de diferentes longitudes, se estimó la probabilidad de retención (PR) de acuerdo al tamaño de partícula. Acoplando la PR con diversos esquemas de clasificación del plancton, se concluye que conforme la sardina va creciendo, pierde gradualmente la capacidad de retener partículas del microplancton, que incluye fitoplancton y protozoarios (radiolarios, ciliados y foraminíferos), sugiriéndose que las presas más susceptibles a ser capturadas por la sardina adulta corresponderían al mesozooplancton y macrozooplancton.

Aun no se ha determinado la proporción con que la sardina utiliza los diferentes mecanismos de alimentación, sin embargo las condiciones de surgencias favorables a lo largo de la península de Baja California durante gran parte del año, podrían favorecer la alimentación por filtración durante esos meses, mientras que en la temporada de disminución de las surgencias se esperaría un predominio de la depredación activa.

Se determinó que el área de filtración presenta una ligera alometría negativa (coeficiente de alometría: 1.78) con respecto a la LP, lo que sugiere un cambio en la eficiencia del aparato filtrador conforme el pez crece, pues el área de filtración de un organismo adulto es relativamente menor que en un juvenil. Aunque este desarrollo podría afectar al proceso de obtención de alimento adecuado y por ende al crecimiento, tendería a contrarrestar el incremento del costo energético de la alimentación por filtración, puesto que una área de filtración mayor aumentaría la resistencia hidrodinámica del filtro branquial.

También se determinó que el número de branquiespinas aumenta rápidamente con la longitud hasta aproximadamente los 150 mm de LP, en coincidencia con la talla de primera madurez, disminuyendo posteriormente la velocidad de incremento hasta alcanzar un valor máximo de branquiespinas (160 en promedio). Este desarrollo podría favorecer un cambio en los hábitos alimentarios de la sardina a partir de esa longitud. Algunos autores han considerado que las poblaciones presentan una respuesta reproductiva a cambios en la disponibilidad de alimento, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la calidad del alimento capturado también podría afectar la madurez de la especie.

FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF FILTERING APPARATUS OF *Sardinops caeruleus* (GIRARD, 1856) (PISCES : CLUPEIDAE), FROM NORTHWEST MÉXICO.

4. ABSTRACT

Among the most abundant fishery resources of the world, sardines, genus *Sardinops*, have been prominent. Historically, their populations have shown important fluctuations in abundance, which have been correlated to mean sea surface temperatures. In the California Current, *Sardinops caeruleus* has sustained massive fisheries. In northwest México, it remains as the most important species in the small pelagic fishery, though showing significant variations in abundance.

Research based on stomach contents suggests that in the Pacific Ocean *Sardinops* species depend on phytoplankton and, therefore, the influence of climate change on primary producers will affect sardine abundance. Recent work has criticized the validity of conclusions from stomach contents, arguing lack of adequate sampling over space and time. To date, information related to trophic preferences of *S. caeruleus* is not conclusive.

In modern approaches to the study of exploited marine ecosystems, research on the trophic web constituents and the difference in diets between juveniles and adults is very important. This work proposes an analysis of the morphology of the filtering apparatus of *S. caeruleus*, by using computer image analysis and measurements of gill arches, which offers higher resolution than those obtained with the commonly used eye-micrometer. Under this approach, gill-raker physical retention capability during ontogenetic development of *S. caeruleus* is described. This study is based on the gill-raker counts and measurements of the first brachial arch of 368 sardines from northwest Mexico (Gulf of California and Bahía Vizcaíno) ranging from 11.6 to 295 mm standard length (SL). Results show two important shifts in gill raker disposition during fish growth: the first at 42-mm and the next at 80-mm SL. The measured interraker gap was found to increase with body length. Based on the cumulative frequency of measured interraker gaps, the retention probability (RP) of gill rakers was estimated for different size sardines. From the analysis of RP, together with several plankton groupings based on body size, it is concluded that filtration efficiency decreases for microplankton species (phytoplankton and protozoa) with increasing sardine body length. This

analysis suggests that the most susceptible prey for the adult sardine are those from mesozooplankton and macrozooplankton.

The extent to which sardine catch its prey either by filter-feeding or particulate-feeding is still unknown. However, strong upwelling conditions along the Baja California peninsula during most of the year may support filter-feeding during these months, whereas particulate-feeding would be expected to be predominant when the upwelling is low.

For filtering area, it was found it to follow an allometrically negative relationship with SL. This suggests a change in branchial sieve efficiency during fish growth, caused by a relatively smaller filtering area in adult sardines than in young sardines. The adequate food intake could be affected by this pattern of development, which in turn may affect fish growth. Nevertheless, counteracting the increase in the energetic cost of filtering could be another important consequence from this allometric growth, because the hydrodynamic resistance of the filtering apparatus will be greater as the filtering area increases.

The gill-raker number was shown to increase rapidly until 150-mm SL, which is the length at first maturity, slowing down later to reach a maximum gill-raker number of 160 on average. Given that some researchers have considered that changes in food supply may lead to simple population reproductive responses and given that the previously shown development could produce a change in sardine food habits at 150-mm SL, the results from this work suggest that food quality also may affect sardine maturity.

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

5. INTRODUCCION

Las sardinas del género *Sardinops* constituyen un complejo de cinco especies distribuidas en las aguas costeras de los grandes sistemas de las corrientes oceánicas: Australianas Oriental y Occidental, Benguela, Kuroshio, Humboldt y California. Las especies habitantes en las últimas cuatro corrientes han tenido una importancia pesquera notable a escala mundial, contribuyendo al aumento de las capturas de clupeoideos desde la Segunda Guerra Mundial; por ejemplo, durante 1982 se capturaron 7,820,021 ton de *Sardinops*, lo que representó el 41.4 % del total de clupeoideos capturados, y el 11.54 % de la captura mundial total (Whitehead, 1985).

En el Pacífico nororiental, la sardina monterrey, *Sardinops caeruleus*, se distribuye desde la costa sudeste de Alaska, E.U.A., hasta Cabo San Lucas, B.C.S. y dentro del Golfo de California, México. Los límites norte y sur de este intervalo de distribución están definidos por las isothermas de verano de 13° y 25°C, situación que se mantiene en las demás formas de *Sardinops* habitantes en los otros grandes sistemas de corrientes mencionados previamente (Parrish *et al.*, 1989), aunque también se reporta que se encuentra en aguas de 11° a 27.4°C (Anónimo, 1990). En particular, la sardina monterrey se considera una especie de afinidad templada (Walker, 1960).

En México, la pesquería de esta especie se ha desarrollado en el noroeste del país, principalmente en el Golfo de California, donde los puertos de desembarque más importantes son Guaymas y Yavaros, Sonora; el resto de las capturas proviene de la costa occidental de la Península de Baja California y es desembarcado en los puertos de San Carlos y Adolfo López Mateos en Bahía Magdalena, B.C.S., también se ha desembarcado en Isla de Cedros y Ensenada, B.C. Durante 1987 el total de la producción pesquera en México fue de 1,464,841 ton (Anónimo, 1996), de las cuales se estimó que 312,000 ton correspondieron a la captura de sardina monterrey (Rodríguez-Sánchez *et al.*, 1996), lo que representó el 21.3 % de la captura total nacional en ese año. La sardina monterrey representó en el mismo año el 61 % de la pesquería de pelágicos menores, que incluye a otros clupeoideos. Esta pesquería ha ocupado el primer lugar nacional en los volúmenes de captura total, promediando las 385,000 ton en los últimos 10 años (Anónimo, 1996).

Un aspecto de particular interés en las especies del género *Sardinops* radica en los espectaculares cambios en abundancia que sus poblaciones han sufrido durante el presente siglo, lo que ha afectado a las pesquerías de varios países (Luch-Belda *et al.*, 1989 y 1992).

Uno de los casos mejor documentados es el de la pesquería de *S. caeruleus* que se desarrolló en California, E.U.A. durante la primera mitad de este siglo, y que alcanzó las 726,124 ton en la temporada de pesca 1936/37, declinando rápidamente hasta colapsarse a principios de los años 1950's (Radovich, 1982). Del análisis de la pesquería, Murphy (1966) concluyó que la sobrepesca fue la causa principal de este colapso.

En estudios de sedimentos anaerobios de la cuenca de Santa Bárbara, California, se encontró una depositación alternada de escamas de sardina y anchoveta (Soutar 1967, Soutar e Isaacs 1969); sobre esta base y usando estimaciones recientes del tamaño poblacional de estos pelágicos, Baumgartner *et al.* (1992) sugirieron la ocurrencia de fluctuaciones en la abundancia de ambas especies desde hace 2000 años. De estudios similares en la cuenca de Guaymas, se supuso una alternancia semejante de estas especies en el Golfo de California durante los últimos 250 años, pero la abundancia de la sardina en esta área mostró un patrón de variación invertido con respecto a la sardina de la Corriente de California (Holmgren-Urba y Baumgartner, 1993).

Los antecedentes arriba citados sugieren cambios en la abundancia de estos recursos previos al desarrollo de las pesquerías, por lo que el impacto de las capturas sobre la abundancia de estas especies no es claro. Las explicaciones hasta ahora formuladas se han visto influenciadas incluso por los objetivos de la institución a la que pertenece el científico que las emite, como ha sido señalado por Radovich (*op. cit.*). En opinión de Lluch-Belda *et al.* (1989), la explotación pesquera podría contribuir a incrementar la amplitud de las variaciones poblacionales que ocurren de manera natural en estos recursos, lo que reduciría el tamaño de la población hasta un nivel que dificultara su recuperación.

Entre las causas que pudiesen explicar las fluctuaciones mencionadas, la hipótesis de Hjort (1913) sugiere que la larva en primera alimentación es la etapa más vulnerable en la vida de los peces, por lo que la presencia o carencia de alimento en ese estadio temprano decidiría el tamaño de la clase anual, lo que a su vez afectaría positiva o negativamente al reclutamiento. Lasker y MacCall (1983) resumen diversos trabajos que partiendo de enfoques diferentes se apoyan en la hipótesis de Hjort (*op. cit.*).

También se han propuesto interacciones interespecíficas (Holmgren-Urba y Baumgartner, *op. cit.*), como la exclusión competitiva entre la sardina y la anchoveta en virtud del supuesto traslapamiento de sus nichos tróficos (Murphy, *op. cit.*).

Por otro lado, se ha sugerido que las variaciones climáticas, especialmente en la temperatura, son las principales responsables de los cambios en este tipo de recursos. En este orden de ideas destaca el llamado problema del régimen, el cual reconoce la existencia de periodos o regímenes de alta abundancia seguidos por periodos de baja abundancia alternados entre la sardina y la anchoveta; estos regímenes se han asociado con las anomalías térmicas de la temperatura global del aire y de la superficie del mar (Lluch-Belda *et al.*, 1989 y 1992). En términos generales, esta hipótesis establece una correspondencia entre el aumento de las poblaciones de sardina y la disminución de la anchoveta con el aumento en las temperaturas globales, mientras que el comportamiento contrario se asocia con la disminución de las temperaturas. Se ha observado que este patrón ocurre sincrónicamente en las poblaciones de sardinas y anchovetas que coexisten en los grandes sistemas de corrientes mencionados previamente, a excepción de la corriente de Benguela donde la sardina y la anchoveta se comportan de manera inversa. Otro aspecto destacado por quienes proponen esta hipótesis son las diferencias en la distribución geográfica de estas especies, dependiendo del régimen en que se encuentren. En el caso de la sardina, se relaciona una distribución más amplia y el desplazamiento de su centro de distribución en fase con su periodo de gran abundancia, mientras que durante su periodo de baja abundancia la población se contrae hacia áreas de refugio (Lluch-Belda *et al.*, 1989 y 1992)

Otra explicación de los cambios en abundancia de este recurso sugiere que las variaciones en las condiciones climáticas impactan en primer término al fitoplancton, que constituye la base de la pirámide alimentaria marina, lo que a su vez repercute en las poblaciones de sardina. Como antecedente a esta idea, la hipótesis de Ryther (1969) considera que las grandes poblaciones de clupeoideos observadas en áreas de surgencia, se mantienen gracias a su corta cadena alimentaria (1½ eslabones), al alimentarse directamente del fitoplancton. Kawasaki y Kumagai (1984) tomaron como base esa hipótesis y realizaron un estudio intensivo de contenidos estomacales de la sardina del Japón (*Sardinops melanostictus*), cuyos resultados fueron analizados en conjunto con la información disponible para otras especies de sardinas (*S. caeruleus* y *S. sagax*). Los autores concluyeron que las sardinas son las especies pelágicas que dependen principalmente del fitoplancton en el Océano Pacífico, sugiriendo que la extensión y reducción de sus nichos [abundancia] están controladas por el cambio climático, a escala del Pacífico, a través de sus hábitos herbívoros.

Bajo la óptica de esta última hipótesis, es conveniente revisar el papel trófico que la sardina monterrey (*S. caeruleus*) desempeña en su medio, con el fin de entender de la mejor manera posible a qué nivel la afectan las variaciones climáticas. Esta revisión también se justifica por la aplicación de nuevas tecnologías que permiten estudiar de manera más precisa las relaciones tróficas en los ecosistemas, y cuyos resultados están modificando el conocimiento que se tenía a través de estudios de naturaleza más general.

Tradicionalmente se han empleado los estudios de contenidos estomacales para conocer las preferencias tróficas de la sardina y la anchoveta. Sin embargo, en una revisión de las dietas de diferentes especies, James (1988) señala que la mayoría de estos estudios derivan sus conclusiones de estrategias de muestreo inadecuadas, concluyendo que dentro de los clupeoideos existen pocos fitófagos verdaderos. Por otro lado, un análisis de las interacciones en las redes alimentarias marinas, mediante un método basado en isótopos de carbono estables (Trophic Position Isotope Spectrum: TPIS), destaca que la anchoveta de la corriente de Benguela es zooplanctívora en mayor medida, ubicándola como consumidor secundario o terciario, por lo que obtendría sus requerimientos de carbono a través de 2 o 3 transferencias entre categorías tróficas (Monteiro *et al.*, 1991). En opinión de Monteiro *et al.* (*op. cit.*), los resultados de su análisis refutan la hipótesis de Ryther (1969), lo que permite cuestionar a su vez la validez de las conclusiones generadas de estudios tradicionales de hábitos alimentarios en la sardina. Desgraciadamente aún no se dispone de información similar para la especie de nuestro interés.

López-Martínez (1991) realizó un estudio sobre contenidos estomacales y mediciones del aparato filtrador de *Sardinops caeruleus* en el Golfo de California. En sus resultados reporta una mayor incidencia de fitoplancton en los contenidos estomacales de sardinas adultas, y señala que los espacios entre las branquiespinas disminuyen con la longitud del pez, lo que en opinión de la autora explicaría la preferencia por el fitoplancton, ya que en la sardina adulta el aparato filtrador sería más eficiente para retener partículas de menor tamaño. Sin embargo, es importante señalar que el micrómetro de ocular empleado comúnmente en estudios de esta índole presenta algunas limitantes de resolución, debidas a las dimensiones de los espacios entre las branquiespinas y la posición de las mismas, lo que dificulta el proceso y propicia errores de medición.

Es por ello que en este trabajo se plantea realizar un estudio morfológico del aparato filtrador de esta especie utilizando la tecnología de video-digitalización, sistema que permite

mejorar la precisión de las mediciones y reduce o evita en mayor medida la necesidad de hacer estimaciones. Con los resultados obtenidos se espera inferir la capacidad trófica de la sardina monterrey durante su desarrollo ontogénico, al suponer que los cambios en la disposición y tamaños de las estructuras del aparato filtrador reflejan la capacidad selectiva para alimentarse diferencialmente de los componentes del plancton, en virtud del diferente tamaño de los taxa que lo componen.

El estudio morfológico de las estructuras relacionadas con la alimentación - ya sea la boca, mandíbulas, branquiespinas o tracto digestivo - representa una de las formas utilizadas para inferir las preferencias tróficas de peces y constituye, junto con el análisis de contenidos estomacales y las observaciones directas en campo y laboratorio, los tipos principales de estudio en esta área (Durbin, 1979). De acuerdo con Durbin (*op. cit.*), sólo a través de observaciones directas en campo y laboratorio se podría comprender completamente la estrategia alimentaria de una especie; sin embargo, otros consideran que dichas observaciones y el análisis de contenidos estomacales presentan un sesgo debido a las variaciones temporales y espaciales en la composición de especies presa en el medio (Ponce de León, 1996), por lo que los resultados obtenidos sólo representan un cuadro del total de conductas alimentarias de un pez (James, 1988). Por otra parte, la trascendencia de los estudios morfológicos de las estructuras relativas a la alimentación es notable, pues al considerarlos en relación con el medio ambiente constituyen la materia de estudio de la Morfología Ecológica, ciencia relativamente reciente que persigue como uno de sus objetivos el hacer inferencias ecológicas a partir de la morfología de un organismo (Ricklefs y Miles, 1994).

6. ANTECEDENTES

Si bien la mayoría de las especies de peces se alimentan de plancton por lo menos en algún estadio de su desarrollo, muchos clupeoideos (anchovetas, sardinas, arenques), continúan alimentándose de plancton durante toda su vida (Durbin, 1979). Las características generales del grupo de peces de hábitos micrófagos son la carencia de dientes, el desarrollo extraordinario de branquiespinas y la presencia de órganos epibranchiales (Nelson, 1967). Dentro de las especies planctófagas se reconocen dos mecanismos básicos de alimentación, que se diferencian entre sí por emplear o no una detección visual de la presa. En el primer caso se encuentran aquellos que dirigen sus ataques a una presa a la vez (frecuentemente zooplancton), por lo que la selección visual del alimento antes de que éste entre a la boca juega un papel importante. En lengua inglesa, estos peces se denominan *particulate-feeders* (Durbin 1979, Gerking 1994), término cuya traducción literal es inadecuada por lo que en este trabajo se hará referencia a ellos como *depredadores activos*. En el estudio de este mecanismo de alimentación se analiza la búsqueda, encuentro, persecución, captura, ingestión y digestión de las presas, elementos del ciclo de depredación de Holling (Durbin, *op. cit.*).

En el segundo mecanismo que se conoce como alimentación por filtración no hay una detección visual de la presa. Este mecanismo consiste en capturar varias presas a la vez por medio de branquiespinas que filtran el agua (Durbin, *op. cit.*). Dentro de los filtradores, se distinguen a su vez dos variantes, los que nadan con la boca completamente abierta expandiendo los opérculos o filtradores continuos y por otra parte los filtradores por bombeo, que por medio de una serie de succiones rápidas bombean agua hacia su cavidad bucal mientras permanecen estacionarios (Gerking, 1994). En ambos casos, la selección del alimento depende de las branquiespinas.

Sin embargo, algunas especies pueden alimentarse tanto por filtración como por depredación activa, por lo que se denominan intermedios (James, 1988). Hasta el momento no están claros los mecanismos que controlan el cambio de uno a otro tipo de alimentación; no obstante, se sugiere que la concentración y el tamaño de los organismos presa disponibles influyen en dicho cambio (Durbin 1979, Gibson y Ezzi 1992). Tanto Blaxter y Hunter (1982) como James (1988), señalan la existencia de diversas evidencias para considerar a la sardina monterrey como capaz de emplear ambos mecanismos de alimentación.

CLASIFICACION DEL PLANCTON

El plancton, que constituye la base de las pirámides tróficas marinas, usualmente es dividido en Fitoplancton y Zooplancton, aunque en ocasiones se menciona al Bacterioplancton para referirse a las bacterias marinas, tanto fotosintéticas o quimiosintéticas (e.g. cianobacterias), como saprófitas. Con el término Fitoplancton se designa a las algas unicelulares, diatomeas y dinoflagelados, organismos principalmente fotosintéticos, aunque algunos dinoflagelados son carnívoros. A su vez en el Zooplancton se incluyen tanto protozoarios, (foraminíferos, radiolarios, ciliados), como metazoarios o animales superiores, incluyendo numerosos grupos de invertebrados y larvas de peces (Fig. 1 A y 1 B).

Por otro lado, para los estudios de las cadenas alimentarias es útil agrupar a estos organismos de acuerdo con su tamaño. Las agrupaciones propuestas se basan en mediciones microscópicas o en el paso del plancton a través de filtros con diferentes tamaños de poro (Parsons *et al.*, 1984). En estos esquemas de clasificación, se antepone el prefijo del sistema métrico con connotación de tamaño (femto, pico, nano, micro, meso, macro, mega) de acuerdo a las dimensiones de los organismos considerados. La mayoría de las agrupaciones reportadas coinciden en señalar que la mayor proporción de especies fitoplanctónicas miden de 2 a 200 micras, aunque algunas formas pueden alcanzar varios centímetros de longitud. Por su parte, la fracción del zooplancton incluye organismos desde 2 micras hasta varios decímetros (Fig. 1 B).

CONTENIDOS ESTOMACALES

Los estudios de contenidos estomacales de la sardina monterrey datan desde finales de los años 1920's. Los resultados presentados para esta especie en diferentes localidades difieren respecto al componente principal de la dieta; por un lado se ha reportado un notable predominio de fitoplancton, principalmente diatomeas (San Diego: Lewis, 1929; Canadá : Hart y Wailes, 1931; Monterey Bay: Scofield, 1934; Golfo de California: Wong, 1973 y López-Martínez, 1991). En otros casos, se considera a los crustáceos, principalmente copépodos, como el alimento principal (California y parte central de la península de Baja California: Radovich, 1952 y Hand y Berner, 1959; Isla de Cedros: Ramírez-Granados, 1958; Bahía Magdalena: Anónimo, 1983). Es importante destacar que varios autores han descrito un cambio en el tipo de alimento predominante en el contenido estomacal con respecto a la

longitud del pez. Scofield (1934) reporta que aunque en sardinas pequeñas (40 a 100 mm de LP) se encuentran pequeños copépodos, en sardinas mayores de 100 mm de LP son las diatomeas el principal alimento, situación que atribuye al desarrollo progresivo del aparato filtrador. Radovich (1952) reportó un cambio en el porcentaje numérico de microplancton y macroplancton para dos grupos de tallas analizadas; en las de menor tamaño (80 a 184 mm de LP) observó un 85 % de macroplancton (crustáceos y huevos) contra el 15 % de microplancton (fitoplancton y protozoarios), mientras que en el grupo de sardinas más grandes (196 a 226 mm) fue de 19.5 % y 80.5 % respectivamente. Por otro lado, Hand y Berner (1959) reportan una ausencia casi completa de fitoplancton en sardinas juveniles (31 a 85 mm de LP). A su vez, los resultados de Ramírez-Granados (1958) coinciden con los de Scofield (*op. cit.*), al reportar la ocurrencia de diatomeas y dinoflagelados en sardinas grandes (\approx 202 mm de LP). Resultado de una extensa revisión del contenido estomacal en larvas (3.4 a 25 mm), Arthur (1976) indica que los huevos, nauplios y etapas copepoides de las especies de copépodos más pequeños son el alimento predominante, encontrando diatomeas y protozoarios (tintínidos y foraminíferos) únicamente en las larvas más pequeñas (de hasta 5 mm). En Anónimo (1983) se menciona un aumento en el porcentaje en peso seco de fitoplancton ingerido, de 9 a 23.8 % para los grupos de tallas de 84 a 100 mm y de 165 a 190 mm de LP, respectivamente. Por su parte, López-Martínez (1991) reporta que en el grupo de sardinas de menor talla analizadas (95 a 100 mm de LP) hay una mayor incidencia (16 %) de copépodos calanoideos y larvas de braquiuros que en sardinas de tamaño mayor.

La información referente al tamaño de las partículas ingeridas por esta especie es menos abundante. Radovich (*op. cit.*) señala que el tamaño de las presas encontradas en los estómagos varió desde 200 micras hasta 13.7 mm (13700 micras), aunque menciona que técnicamente, de las presas encontradas, las más pequeñas corresponden al nanoplancton. Este autor también reporta la ocurrencia de poslarvas de anchovetas de aproximadamente 1½ pulgadas (38.1 mm) en algunos estómagos revisados. López-Martínez (*op. cit.*) indica que más del 30 % de las presas encontradas en los estómagos, tenían un tamaño de 250 a 450 μ m.

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE
CIENCIAS DEL PESCADO
BIBLIOTECA
I.P.N.
DONATIVO

A)

	BONEY (1989)	DURBIN (1979)
2	Picoplancton (algas y bacterias)	Bacterioplancton
20	Nanoplancton (animales y algas)	Fitoplancton
200	Microplancton (animales y algas)	
2000	Macroplancton (animales)	Zooplancton
	Megaplancton (animales)	

B)

PLANCTON	FEMTO .02-0.2 µm	PICO 0.2-2.0 µm	NANO 2.0-20 µm	MICRO 20-200 µm	MESO 0.2-20 mm	MACRO 2-20 cm	MEGA 20-200 cm
BACTERIO- PLANCTON		██████████					
MICO- PLANCTON			██████████				
FITO- PLANCTON			████████████████████	████████████████████			
PROTOZOARIOS			████████████████████	████████████████████	██████████		
METAZOARIOS			████████████████████	████████████████████	████████████████████	████████████████████	██████████

FIGURA 1. Diferentes clasificaciones de los organismos planctónicos en función de su tamaño, denotándose la similitud entre ambas agrupaciones. A) Esquemas de Durbin (1979) y Boney (1989). La escala del lado izquierdo representa micras. B) Esquema de Sieburth *et al.* (1978) (Modificado de Parsons, *et al.* 1984).

MORFOLOGIA DEL APARATO FILTRADOR

El aparato branquial de la sardina monterrey consta de cinco arcos de los cuales el primero es el de mayor tamaño, mientras que el quinto se encuentra reducido a dos pares de huesos dentados, llamados faríngeos superiores y faríngeos inferiores. Los tres primeros arcos constan de cuatro elementos pares articulados entre sí. Al superior o faringobranquiales, le siguen ventralmente los epibranquiales, ceratobranquiales, e hipobranquiales (Phillips, 1942). Estos últimos se articulan con una serie de tres basibranquiales, fusionados entre sí y con el glosohial. En el tercer arco los hipobranquiales están muy reducidos y en el cuarto prácticamente no se distinguen del basibranquial. Los huesos faringobranquiales se fusionan entre sí formando la placa faríngea dorsal (Phillips *op. cit.*; Cailliet *et al.* 1986). Sobre los elementos intermedios, epibranquiales, ceratobranquiales e hipobranquiales se encuentran las branquiespinas que desarrollan la función filtradora (Figura 2).

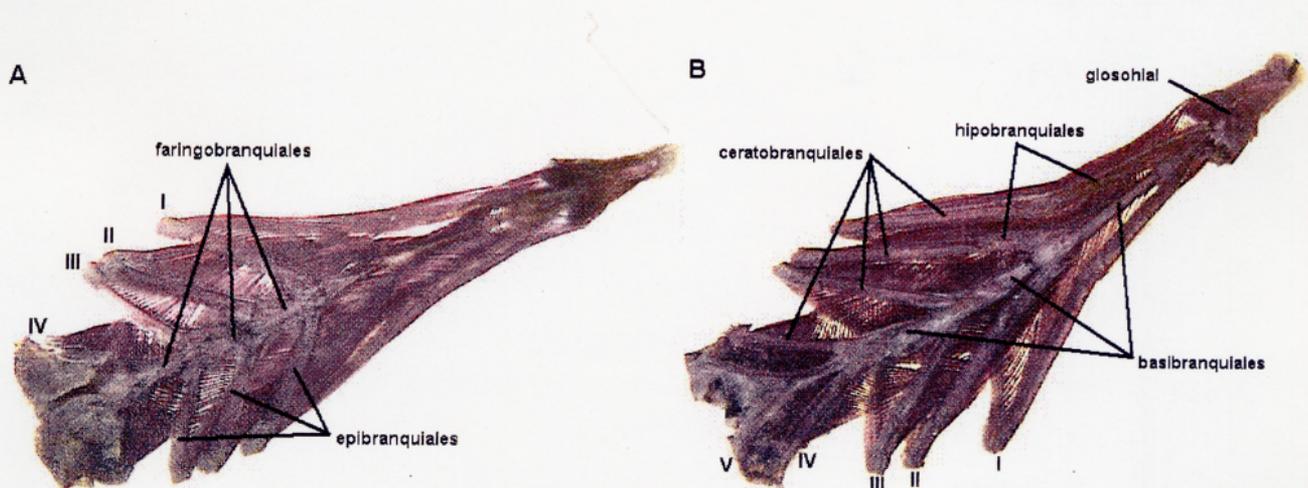


FIGURA 1. Aparato branquial de *S. caeruleus* del noroeste de México. Para facilitar la observación se removieron los filamentos branquiales. Los números romanos indican el lado izquierdo de cada arco, y corresponden con la descripción del texto. A) Vista dorsal. B) Vista ventral.

Diversos estudios han analizado el desarrollo de la canasta branquial de la sardina y en algunos casos, su función filtradora. Entre los primeros, Scofield (1934) describió su desarrollo destacando que las branquiespinas aparecen en el arco en forma de pequeñas proyecciones cuando los individuos han alcanzado en promedio los 20 mm de LP; posteriormente, cuando llegan a los 50 mm de LP, estas estructuras han alcanzado dos terceras partes de la longitud que tienen en sardinas adultas; además, han aparecido dentículos sobre ellas; a los 70 mm de LP estos dentículos han desarrollado un ápice espinoso; por último, a los 100 mm de LP los dentículos están completamente desarrollados y las branquiespinas han alcanzado su longitud de adulto, facultando al pez para la captura de partículas pequeñas (diatomeas).

En un estudio de subpoblaciones de esta sardina, Mais (1972), menciona que la relación entre el número de branquiespinas de la rama inferior del arco branquial y la longitud cefálica es curvilínea positiva, aunque al presentar sus resultados, estratifica sus muestras en tres grupos de longitud, ajustando un modelo lineal a cada uno de ellos.

En un estudio de la osteología de sardinas capturadas en aguas de Monterey, California, Phillips (1942) menciona que existe una variación del número de branquiespinas con la longitud del pez, y presenta el número promedio de branquiespinas en la rama superior e inferior del primer arco branquial para organismos de 100 mm y 260 mm de LP, siendo de 41 + 62 (103) en los primeros y 53 + 102 (155) en los segundos. Los promedios fueron calculados a partir de conteos en 20 ejemplares de cada talla.

Ponce de León (1996) presenta un análisis para sardinas capturadas en el área de Ensenada, B.C. El intervalo de tallas considerado por la autora fue de 60 a 200 mm de LP. En este estudio se analizó la longitud del arco branquial, el número total de branquiespinas, la longitud promedio de las branquiespinas, el espacio promedio entre branquiespinas, el número, longitud promedio y espacios entre los dentículos de las branquiespinas y el área de filtración del arco. Entre algunos de los resultados de este trabajo, se menciona que la longitud total del arco branquial, el número total de branquiespinas, la longitud promedio de las branquiespinas y el área de filtración aumentan con la longitud patrón del pez, de acuerdo con una relación lineal. Por otro lado, la densidad de branquiespinas disminuye de manera potencial con la longitud del pez. Para el caso del espacio entre branquiespinas se reporta una alta variabilidad, por lo que la autora no establece una tendencia entre esta variable y la LP del pez.

Ramírez-Granados (1958) determina sobre la base de 49 ejemplares de aproximadamente 157 a 243 mm de LP, colectados en aguas de Isla de Cedros, que el número

promedio de branquiespinas es de 90 ± 5 . Presenta además un gráfico del número de branquiespinas respecto a la longitud patrón, en el que se observa una correlación positiva entre ambas variables; sin embargo, el autor no detalla ni sugiere un análisis de regresión.

Para el área de Bahía Magdalena, se presentan en Anónimo (1983), algunos datos de la estructura del aparato filtrador de la especie. En particular se menciona que el primer arco presenta el 65 % del área de filtración del aparato filtrador. En ese mismo trabajo se reporta que el espacio promedio entre branquiespinas de organismos de 84 a 100 mm de LP, corresponde a $117.3 \mu\text{m}$, mientras que en ejemplares de 165 a 190 mm de LP corresponde a $146.6 \mu\text{m}$, con lo que la separación entre branquiespinas estaría aumentando con la longitud del pez.

López-Martínez (1991) analizó sardinas colectadas en el Golfo de California, cubriendo un intervalo de longitudes de 95 a 100 y de 125 a 184 mm de LP. En este estudio, las variables consideradas en función de la longitud patrón del pez incluyen el alto y ancho de la boca, la longitud del arco branquial, el número de branquiespinas mayores de 3 mm de longitud -denominadas "funcionales"-, la longitud, ancho y profundidad promedio de las branquiespinas, el espacio promedio entre ellas y la longitud promedio de los dentículos de la branquiespina. La mayoría de estas variables presentaron relaciones lineales positivas con la longitud, a excepción del espacio promedio entre branquiespinas, el cual presentó la tendencia inversa.

Para otras especies de *Sardinops* existen estudios relativos a la morfología del aparato filtrador. Entre estos, destaca el trabajo de King y Macleod (1976) sobre el alimento y el mecanismo de filtración en la sardina de Sudáfrica (*S. ocellatus*), analizados en comparación con la anchoveta (*Engraulis capensis*). Estos investigadores realizaron mediciones y conteos en el primer arco branquial de ambas especies, determinando que en el caso de la sardina, el número de branquiespinas se incrementa de manera casi lineal con la longitud del pez, proponiendo una relación potencial entre las variables ($NB = 3.5 * LP^{0.7}$). Además, calcularon el espacio promedio entre las branquiespinas, mediante una ecuación que requiere el grosor promedio de las branquiespinas, concluyendo que conforme el pez crece, la separación entre estas estructuras aumenta.

Para la sardina de Japón (*S. melanostictus*), Nakai (1938) presenta la gráfica de dispersión entre el número de branquiespinas y la LP de 8 organismos cuyos tamaños varían de 17 a 195 mm de LP, dibujando una curva de forma aparentemente potencial que no parte del origen, sino de una longitud cercana a los 17 mm de LP.

En otros clupeidos también se han realizado estudios de la morfología del aparato branquial; Hammann (1985) estudió el desarrollo del aparato filtrador en *Alosa sapidissima*. Gibson (1988) analizó el desarrollo, morfometría y capacidad de retención de *Clupea harengus*; posteriormente estudió los mecanismos de alimentación experimentalmente en la misma especie (Gibson y Ezzi, 1992). Un estudio similar en *Dorosoma cepedianum* fue realizado por Mummert y Drenner (1986), quienes propusieron un método para estimar la probabilidad de retención de partículas por las branquiespinas, mediante la distribución de frecuencias acumuladas de los espacios entre ellas, contrastando dicha estimación con los tamaños de partículas ingeridas durante experimentos de alimentación. Por su parte, Friedland (1985) realizó un estudio de la ultraestructura del epitelio de la canasta branquial mediante microscopía electrónica en *Brevoortia tyrannus*.

Existen estudios similares para especies de peces filtradores pertenecientes a otros grupos taxonómicos dulceacuícolas. Por ejemplo, Rosen y Hales (1981) analizaron la biometría de las branquiespinas y los contenidos estomacales del pez espátula (*Polyodon spathula*: Polyodontidae). Por su parte Lindsey (1981) estudió la plasticidad en el número de branquiespinas de varios coregónidos (*Coregonus spp*, *Prosopium sp.*) en función de las especies que cohabitan en los sistemas lagunares estudiados por él. En *Pomoxis annularis* (Centrarchidae), Wright *et al.* (1983) realizaron experimentos de alimentación controlados, comparándolos con la probabilidad de retención estimada por la distribución acumulada de espacios entre branquiespinas. Por otro lado, en varias especies de mugílidos (*Liza aurata*; *L. saliens*; *L. ramada* y *Chelon labrosus*), Guinea y Fernández (1992) estudiaron la morfología y biometría de branquiespinas mediante microscopía electrónica. Otros estudios en Ciprínidos (*Abramis brama*, *Blicca bjoerkna* y *Rutilus rutilus*) comprenden la microanatomía comparada del filtro branquial (Van den Berg, *et al.* 1994); la comparación de la retención de las branquiespinas con filtros industriales (Van den Berg, *et al.* 1993); y estudios experimentales de alimentación mediante cinematografía de rayos - X (Van den Berg, *et al.* 1994). También en *Abramis brama*, se ha estudiado mediante cinematografía de rayos - X, los movimientos del arco branquial durante la alimentación por filtración; la retención de presas y ajuste del filtro; y la biometría del arco (Hoogenboezem *et al.* 1990, 1991 y 1993).

7. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

Describir, sobre la base de características merísticas y biométricas, el desarrollo ontogénico del aparato filtrador de *Sardinops caeruleus* del noroeste de México, para inferir las capacidades físicas de alimentación de la especie durante sus diferentes estadios.

OBJETIVOS PARTICULARES:

1. Describir el desarrollo morfológico del aparato filtrador de *S. caeruleus* a través de conteos y mediciones del primer arco branquial.
2. Establecer las relaciones estadísticas en función de la longitud patrón, del número de branquiespinas, del espacio entre ellas, del área de filtración, y de la densidad de branquiespinas.
3. Estimar las probabilidades de retención del aparato filtrador, en función del espacio entre las branquiespinas, para diferentes estadios de vida.
4. A partir de los elementos anteriores y en relación con los tamaños reportados del plancton como alimento, inferir las capacidades tróficas de la especie a lo largo de su desarrollo ontogénico.
5. Proponer un método para estimar fácilmente el espacio entre branquiespinas y el área de filtración de la especie.

CENTRO DE INVESTIGACIONES Y
DESEMPEÑO TECNOLÓGICO
BIBLIOTECA
I.P.N.
DONATIVO

8. MATERIALES Y METODOS

Para *Sardinops caeruleus* ha sido reportado que por sus dimensiones y número de branquiespinas, el primer arco branquial representa el 65 % del área total de filtración (Anónimo, 1983). Además, López-Martínez (1991) reporta no haber encontrado diferencias significativas en la longitud promedio de las branquiespinas entre los dos lados del aparato branquial. Considerando estos antecedentes y para hacer los resultados de este trabajo comparables con estudios anteriores similares, se utilizó el lado izquierdo del primer arco branquial para representar el aparato filtrador de la sardina monterrey.

Para describir el desarrollo ontogénico de esta estructura se incluyeron en el análisis desde los organismos más pequeños hasta las longitudes máximas reportadas para la especie. Para este propósito, se obtuvieron muestras de diferentes fuentes:

1. De la flota sardinera que opera en la parte central del Golfo de California y que desembarca en el puerto de Guaymas, Son. y de la flota que opera alrededor de Punta Eugenia y desembarca en Isla de Cedros, B.C.
2. De material de la zona de estudio, preservado en las colecciones científicas de peces de la Universidad de Arizona, del Instituto Scripps de Oceanografía, del Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles y del CICIMAR.
3. Material del laboratorio de Ictioplancton del CICIMAR.

De la captura comercial se obtuvieron muestras aleatorias de entre 60 y 100 ejemplares. En todos los casos se identificaron los ejemplares colectados de acuerdo con los criterios señalados en las claves de identificación de clupeidos de Whitehead (1985) y Whitehead y Rodríguez-Sánchez (1995). Con el propósito de seleccionar organismos representativos de todos los tamaños, se determinó la composición por tallas de cada muestra, seleccionando cinco ejemplares por intervalo de 5 mm de LP para extraerles la canasta branquial completa. La disección en campo consistió en hacer un corte en el extremo proximal del istmo, justo por delante de las aletas pectorales, abarcando el inicio del conducto intestinal separando a su vez las membranas branquióstegas en su punto de unión al extremo distal del istmo y desprendiendo de la cabeza los cinco arcos branquiales unidos a la lengua y al hueso urohial. Una vez separados los arcos de la cabeza, se colocaron, debidamente etiquetados, en una bolsa de plástico con formaldehído al 10 % para su preservación.

La separación del primer arco branquial de los demás se hizo en las instalaciones del Departamento de Pesquerías y Biología Marina del CICIMAR/IPN con la ayuda de un microscopio estereoscópico Carl Zeiss, modelo Stemi SV 6 a 60 aumentos, disectando la lengua en su parte media para desprender el arco junto con la porción de tejido en que se insertan las branquiespinas más pequeñas. Se tuvo especial cuidado en no perder las branquiespinas que se encuentran al final del segmento epibranchial, en el otro extremo del arco. Cada arco se conservó debidamente etiquetado en un vial con etanol al 50 %.

Las tallas extremas no representadas en la captura comercial fueron obtenidas de material identificado y catalogado en las colecciones científicas mencionadas previamente; no obstante, la identificación específica de estos ejemplares se verificó utilizando las claves para clupeidos de Whitehead (1985) y Whitehead y Rodríguez-Sánchez (1995). En la mayoría de los casos las muestras preservadas en estas colecciones eran de un tamaño tal que requirieron un tratamiento de selección de tallas similar al efectuado con las muestras de la captura comercial. Pero, a diferencia de estas últimas, no se removió la canasta branquial y la extracción del primer arco se hizo directamente del ejemplar, bajo el microscopio estereoscópico. Cada arco se conservó en un vial de la misma forma que en el caso anterior.

INFORMACIÓN MERÍSTICA Y BIOMÉTRICA

Como paso previo a los conteos y mediciones, con el fin de aumentar el contraste y facilitar las observaciones, los arcos branquiales fueron sometidos a un proceso de tinción, sumergiéndolos en una solución de hematoxilina concentrada durante un minuto y enjuagando después el exceso con agua destilada. Posteriormente, cada arco branquial se sujetó con alfileres entomológicos sobre una superficie que permitiera su contraste, negra en el caso de ejemplares grandes con branquiespinas opacas, mientras que en los organismos más pequeños, con branquiespinas transparentes, se usó una superficie blanca. La sujeción del arco permitió evitar el solapamiento de las branquiespinas y redujo a la vez la manipulación directa de éstas. Una vez sujetado, el arco se sumergió en agua para homogeneizar la superficie iluminada bajo observación y reducir la reflexión diferencial de la luz. La información merística y biométrica obtenida de cada arco fue la siguiente:

8.1. Número de branquiespinas

Los conteos de las branquiespinas en los tres segmentos de todos los arcos disectados se hicieron con ayuda del microscopio estereoscópico. Con fines descriptivos se construyó un diagrama de dispersión del número de branquiespinas con respecto a la LP. A partir de la tendencia observada en los datos, se ajustaron algunos de los modelos que han sido reportados en la bibliografía: el modelo potencial de dos parámetros ($Y = a * X^b$), el modelo potencial de tres parámetros ($Y = a * X^b + c$), la ecuación hiperbólica ($Y = a + b / X$) y la ecuación de Arrhenius ($Y = a * e^{-b / X}$). Los ajustes se realizaron usando el método de estimación quasi - Newton (Statistica, 1995). En cada caso se observó el comportamiento gráfico del modelo y el porcentaje explicado de la variancia.

De manera alternativa, se desarrolló la adaptación de un modelo con el propósito de que, a diferencia de los mencionados anteriormente, cada uno de los parámetros que lo conforman tengan un significado descriptivo:

De acuerdo al comportamiento observado entre el número de branquiespinas y la longitud patrón de la sardina, se propone la siguiente ecuación diferencial (adaptada de Draper y Smith, 1980):

$$\frac{dn}{dl} = b(a - n) \dots\dots\dots (1)$$

Esta ecuación expresa que la tasa de cambio del número de branquiespinas respecto a la longitud del pez ($\frac{dn}{dl}$) en un momento dado, es directamente proporcional a la cantidad de branquiespinas que le faltan para alcanzar el máximo posible, denotado por a . En otras palabras, el número de branquiespinas aumenta a una tasa que decrece con la longitud del pez, hasta alcanzar el máximo en donde dicha tasa es igual a cero.

Reordenando términos e integrando la expresión (1):

$$\frac{dn}{a - n} = b dl$$

$$\int \frac{dn}{a - n} = \int b dl$$

$$\ln(a - n) = -b(l + C)$$

Donde C es una constante de integración.

Despejando n :

$$a - n = e^{-b(l+C)}$$

$$n = a - e^{-bl} e^{-bC} \dots\dots\dots (2)$$

Suponiendo que $n = 0$ cuando $l = l_1$

$$0 = a - e^{-bl_1} e^{-bC}$$

Despejando e^{-bC} :

$$e^{-bC} = \frac{a}{e^{-bl_1}}$$

$$e^{-bC} = a e^{bl_1} \dots\dots\dots (3)$$

Sustituyendo (3) en (2):

$$n = a - e^{-bl} a e^{bl_1}$$

Factorizando :

$$n = a(1 - e^{-b(l-l_1)})$$

Definiendo : $n = NB$ (número total de branquiespinas) y $l = LP$ (longitud patrón)

$$NB = a(1 - e^{-b(LP-l_1)}) \dots\dots\dots (4)$$

En esta expresión, además de las variables definidas arriba:

a : número máximo de branquiespinas

b : constante del incremento de branquiespinas

l_1 : longitud al momento justo antes de la aparición de las branquiespinas, donde $l_1 > 0$

e : constante de Euler

La ecuación (4) es similar a la llamada función de crecimiento monomolecular de Draper y Smith (1980); o ley de crecimiento "saturante" de Alberch *et al.* (1979) y también corresponde matemáticamente a la ecuación de crecimiento individual de von Bertalanffy (1938). Por el significado descriptivo de los parámetros de este modelo, en lo sucesivo se denominará modelo teórico, para diferenciarlo de los otros modelos que también se ajustaron a estas variables y que en forma genérica se referirán como modelos empíricos.

8.1.1. Disposición de las branquiespinas en el arco

A partir de los conteos descritos en el numeral anterior, se determinó la disposición de las branquiespinas en el arco conforme la sardina crece, calculando la proporción relativa en cada uno de los tres segmentos del arco. Se construyó el diagrama de dispersión de la proporción relativa de branquiespinas respecto a la LP, dibujando las curvas que representan la tendencia para cada segmento.

8.2. Longitud del segmento ceratobranquial

La medición del segmento ceratobranquial del arco se hizo en el microscopio estereoscópico con ayuda de un vernier (precisión de 0.05 mm), en el total de arcos disectados. Para determinar la relación entre la longitud del segmento ceratobranquial y la LP, se construyó la gráfica de dispersión correspondiente. A partir de la tendencia observada en los datos, mediante el mismo proceso iterativo descrito en el punto 8.1 se ajustó el modelo potencial de tres parámetros ($Y = a * X^b + c$), para el que se reporta el coeficiente de determinación.

8.3. Longitud de las branquiespinas

La longitud de las branquiespinas del primer arco branquial se midió en un grupo de organismos seleccionados cada 10 mm de LP, cubriendo todo el intervalo de tallas disponible. En estos organismos, se midió la longitud de todas las branquiespinas presentes en el arco. Estas mediciones se efectuaron utilizando un sistema que adquiere, procesa y analiza imágenes digitales en color, integrado por una cámara de video a color CCD-Iris (Sony DXC-151A, resolución de 460 líneas horizontales de TV), montada sobre un microscopio estereoscópico Stemi SV 11 (Zeiss) con objetivos intercambiables (S 0.63x, Plan S 1.0x, S 1.6x), un monitor de video de alta resolución (Sony PVM-2030, resolución de 560 líneas de TV), y una

microcomputadora 486 DX2 con software para el análisis dinámico de imágenes digitales (AXIODOC A ver. 1.0), que contiene una amplia variedad de herramientas para medir (precisión de 0.8 micras) y archivar las imágenes en formato digital.

El crecimiento de las branquiespinas generalmente es representado a través de su tamaño promedio, sin embargo en un mismo organismo existen diferencias notables entre la branquiespina más pequeña y la más larga. Por ello, con las mediciones obtenidas se calculó para cada segmento del arco, la longitud promedio y la desviación estándar de las branquiespinas, y con el fin de determinar la representatividad de dicha medida de tendencia central, se calculó la variabilidad intrínseca por medio de la desviación estándar de las longitudes transformadas logarítmicamente (Lewontin 1966). Como representación alternativa del crecimiento de las branquiespinas, para cada segmento del arco se obtuvieron y graficaron las sumas de las longitudes de las branquiespinas ($\sum L_i$), valores que además serán utilizados como una de las variables para calcular el área de filtración, como se describe más adelante.

8.4. Grosor de las branquiespinas y espacio entre branquiespinas adyacentes

Diferencias entre segmentos del arco y tamaño de muestra:

Se escogieron dos ejemplares (58 y 269 mm de LP), en los que se midió la totalidad de espacios y grosores de sus branquiespinas con el sistema de análisis de imágenes descrito en el punto 8.3. Con esta información se determinó mediante pruebas de t, si el espacio promedio y el grosor promedio de las branquiespinas es diferente entre los tres segmentos del arco branquial. Posteriormente se determinó también mediante pruebas de t, que un tamaño de muestra mínimo de cinco branquiespinas y cinco espacios seleccionados al azar en cada segmento del arco, es significativo para obtener valores representativos.

8.4.1. Grosor de las branquiespinas

En el mismo grupo de organismos seleccionado cada 10 mm de LP utilizado en el punto 8.3, se midió el grosor en la base de cinco branquiespinas elegidas al azar en cada segmento del arco, con el sistema de análisis de imágenes descrito anteriormente. Con estas mediciones, se calculó el valor promedio y su desviación estándar para cada ejemplar. Se construyó el diagrama de dispersión del grosor de las branquiespinas en cada segmento respecto a la LP, así como también la gráfica de cajas mostrando el promedio del grosor en todo el arco y su desviación

estándar con respecto a la LP. De la tendencia observada en estas gráficas, se ajustó el modelo lineal ($Y = a + bX$) y se calculó su coeficiente de determinación, mediante el proceso iterativo descrito en el punto 8.1.

8.4.2. Espacio entre branquiespinas adyacentes

Se midieron en cada segmento del arco, cinco espacios entre branquiespinas, utilizando el sistema de análisis de imágenes previamente descrito y en los mismos ejemplares empleados en el punto anterior. Para cada ejemplar, se calcularon los valores promedio y su desviación estándar. Se elaboró el diagrama de dispersión y la gráfica de cajas representando la desviación estándar del espacio entre branquiespinas respecto a la LP. El modelo ajustado siguiendo el método descrito en el punto 8.1, en este caso, fue el potencial de tres parámetros ($Y = a * X^b + c$), para el que también se calculó el coeficiente de determinación.

8.4.3. Estimación indirecta del espacio promedio entre branquiespinas

Complementariamente al valor promedio de los espacios medidos, se obtuvo un estimado de éste a partir del grosor promedio de las branquiespinas, mediante las fórmulas siguientes:

$$G = \frac{T - (R \times W)}{R - 1} \quad \text{King y Macleod (1976)}$$

$$G = \frac{T - (R \times W)}{R + 1} \quad \text{Hammann (1985)}$$

$$G = \frac{T - ((R - 1) \times W)}{R - 1} \quad \text{adaptada de Gibson (1988)}$$

donde :

- G : Espacio entre branquiespinas estimado
- W : Grosor promedio de las branquiespinas
- T : Longitud del arco
- R : Número de branquiespinas

8.5. Probabilidad de Retención

Para los dos ejemplares de 58 mm y 269 mm de LP en que se midieron la totalidad de espacios entre branquiespinas, se determinó la distribución de frecuencias acumuladas de dichos espacios ponderados por la longitud de las branquiespinas adyacentes (Mummert y Drenner 1986). Esta distribución de frecuencias constituye una función de probabilidades para la retención de partículas menores o iguales a cierto espacio entre branquiespinas (Boyd 1976). Las estimaciones realizadas en estos organismos, fueron utilizadas para interpolar a sardinas de longitudes intermedias (80, 150 y 200 mm de LP), y extrapolar a una sardina de talla menor (40 mm de LP), como se sugiere en Mummert y Drenner (*op. cit.*).

Cada distribución de frecuencias acumuladas fue ajustada a través del método descrito en el punto 8.1, al modelo logístico: $(Y = 1 / (1 + e^{-(a - b \cdot X)}))$. Por analogía con la selectividad de aparejos de pesca de arrastre, los valores de los parámetros (*a* y *b*) de cada ajuste fueron utilizados para calcular el tamaño de las presas (TP) correspondiente a la probabilidad de retención del 50 %, mismo que define el tamaño de la presa a partir del cual se considera que estarían bien representadas (Tp50%), también se estimó el tamaño de las presas correspondiente a las probabilidades de retención del 25 y 75 % para calcular el intervalo de retención (IRE = Tp75% - Tp25%) (Sparre y Venema 1995).

8.6. Area de Filtración

El área de filtración se define como la superficie del primer arco branquial a través de la cual puede fluir agua (Gibson, 1988), esta se calculó mediante las siguientes fórmulas:

$$(1) F = \bar{\varepsilon} \left(\sum_{i=1}^{n-1} L_i \right) \quad \text{para los segmentos epibranchial, ceratobranchial y todo la rama inferior}$$

(ceratobranchial + hipobranchial).

$$(2) F = \bar{\varepsilon} \left(\sum_{i=0}^n L_i \right) \quad \text{para el hipobranchial.}$$

donde : F : Área de filtración

$\bar{\varepsilon}$: Espacio promedio entre branquiespinas.

$\sum L_i$: Sumatoria de las longitudes de branquiespinas del segmento correspondiente o total.

Las literales bajo la sumatoria indican, para el caso de (2), que la suma de longitudes debe incluir a la última branquiespina ceratobranquial ($i=0$). Mientras que en la parte superior de la fórmula (1) se indica que se debe excluir la última branquiespina del segmento correspondiente.

De acuerdo a la tendencia observada en el diagrama de dispersión construido entre el área total de filtración y la LP, se ajustó el modelo potencial de dos parámetros ($Y = a * X^b$) y se calculó el coeficiente de determinación, mediante el proceso iterativo descrito en el punto 8.1.

8.7. Densidad de branquiespinas

El índice de densidad de branquiespinas del segmento ceratobranquial (IDB) se calculó como el cociente entre el número de branquiespinas y la longitud de dicho segmento (Rodríguez-Sánchez, 1989). Se construyó el diagrama de dispersión de este índice y la LP, y para determinar la relación entre ambas variables, se ajustó al modelo potencial de dos parámetros ($Y = a * X^b$), utilizando el procedimiento de estimación explicado en el punto 8.1, calculándose el coeficiente de determinación.

8.8. Propuesta de estimación indirecta del área de filtración y del espacio promedio entre branquiespinas

Se exploró la relación entre el área total de filtración del primer arco y el índice de densidad de branquiespinas. Se construyó el diagrama de dispersión correspondiente y de acuerdo con la tendencia observada se ajustó el modelo potencial de dos parámetros ($Y = a * X^b$) mediante el método iterativo señalado en el punto 8.1.

Por otro lado, se construyó el diagrama de dispersión del espacio entre branquiespinas adyacentes, expresado en milímetros, con respecto al índice de densidad de branquiespinas. En este caso el modelo ajustado fue el potencial de tres parámetros ($Y = a * X^b + c$), se obtuvo también el coeficiente de determinación utilizando el método iterativo señalado en el punto 8.1.

9. RESULTADOS

A partir de los muestreos realizados se obtuvo un total de 368 arcos branquiales, incluyendo los de 4 larvas colectadas e identificadas por personal del Laboratorio de Plancton del CICIMAR/IPN. Las longitudes de las larvas fueron 11.6, 12.5, 13.5 y 15.5 mm. El intervalo de tallas de juveniles y adultos fue de 34 a 294 mm de LP. De estos arcos se utilizaron 343 para estimar la relación estadística entre el número de branquiespinas y la longitud patrón, mientras que en el caso de la densidad de branquiespinas se utilizaron 359 arcos. Para las mediciones finas de la longitud de las branquiespinas, grosor de las branquiespinas en su base y espacio entre branquiespinas adyacentes se analizaron 42 arcos del grupo de juveniles y adultos de entre 34 y 294 mm de LP.

9.1. Relación entre el número de branquiespinas y la longitud patrón

Las larvas de 11.6 y 12.5 mm no presentaron branquiespinas, pero en las de 13.5 y 15.5 mm se observaron, respectivamente, 5 y 8 protuberancias pequeñas sobre la rama inferior del arco. En el diagrama de dispersión entre el número de branquiespinas y la LP (Figuras 3 y 4) se observa que una vez que las primeras branquiespinas han aparecido, su número aumenta rápidamente hasta aproximadamente los 150 mm de LP, talla donde en promedio se observan 130 branquiespinas; después de los 150 mm de LP, nuevas branquiespinas se añaden lentamente, hasta que a LP superiores de 220 mm el número de éstas permanece mas o menos constante (160 en promedio).

En la Tabla 1 se presentan las cuatro ecuaciones empíricas y el modelo teórico propuesto para describir la relación estadística entre el número total de branquiespinas (NB) y la longitud patrón (LP). Cada ecuación se acompaña de sus coeficientes de determinación y de correlación, y del número de datos a partir del cual se realizó el análisis (n). En la Tabla 2 se presentan los valores de los parámetros del modelo teórico para cada segmento del arco, para la rama inferior del arco y para el arco completo. También se muestran los coeficientes de correlación y determinación, así como el número de pares de datos.

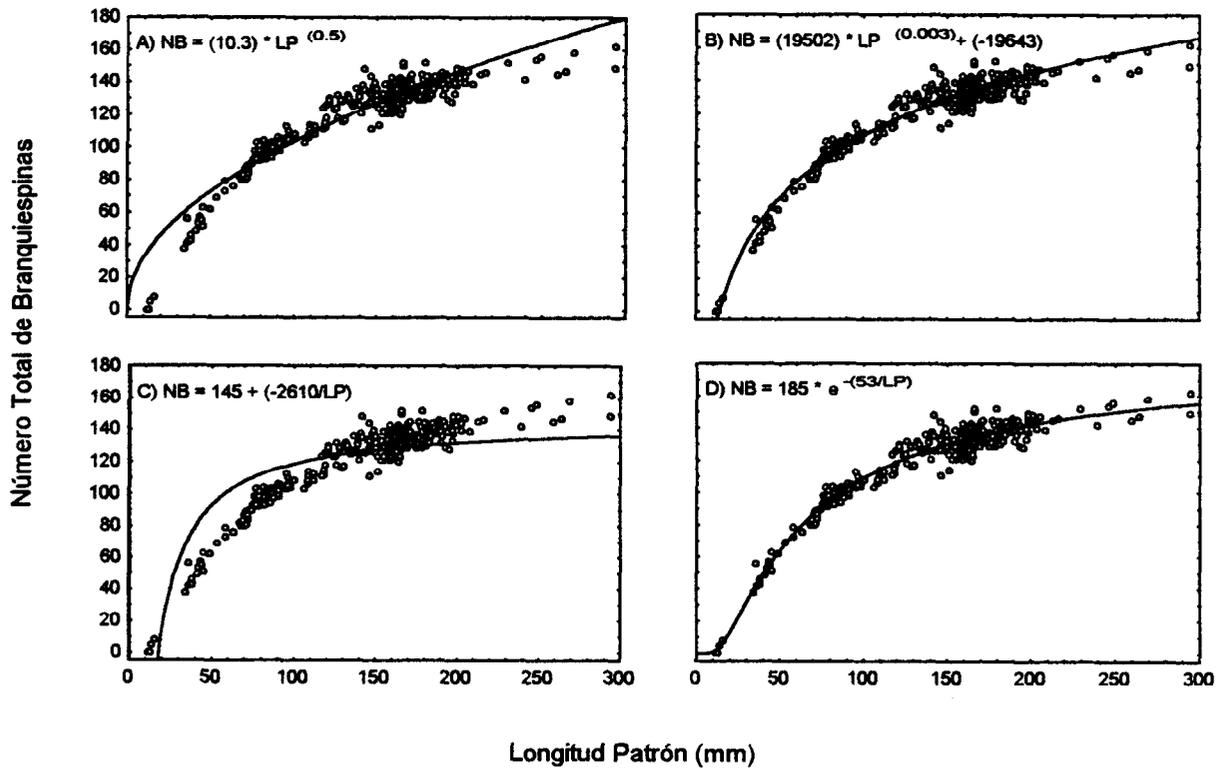
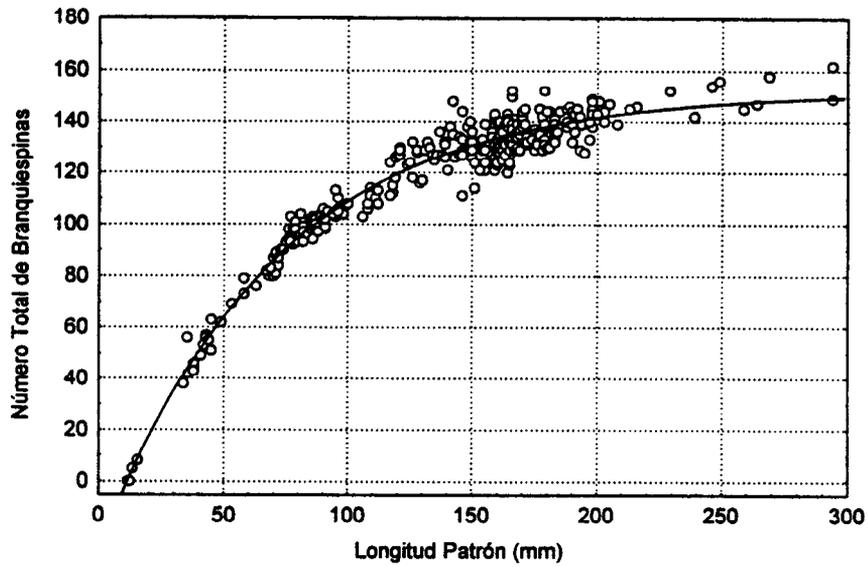


FIGURA 3. Diagramas de dispersión del número total de branquiespinas del primer arco branquial de *S. caeruleus* (NB) en función de su longitud patrón (LP), mostrando las curvas estimadas mediante los modelos empíricos: A) Potencial de dos parámetros, B) Potencial de tres parámetros, C) Ecuación hiperbólica y D) Ecuación de Arrhenius.

TABLA 1. Ecuaciones empíricas (A, B, C y D) y modelo teórico propuesto (E) para describir la relación entre el número total de branquiespinas del primer arco (NB) y la longitud patrón (LP) en *S. caeruleus* del noroeste de México.

NOMBRE	MODELO	r	r ²	n
A) Ecuación Potencial de dos parámetros	$NB = a * LP^b$	0.9477	89.82 %	343
B) Ecuación Potencial de tres parámetros	$NB = a * LP^b + c$	0.9733	94.74 %	343
C) Ecuación Hiperbólica	$NB = a + (b / LP)$	0.8467	71.69 %	343
D) Ecuación de Arrhenius	$NB = a * e^{-b/LP}$	0.9780	95.66 %	343
E) Modelo Teórico	$NB = a * (1 - e^{-b(LP-c)})$	0.9778	95.62 %	343

A)



B)

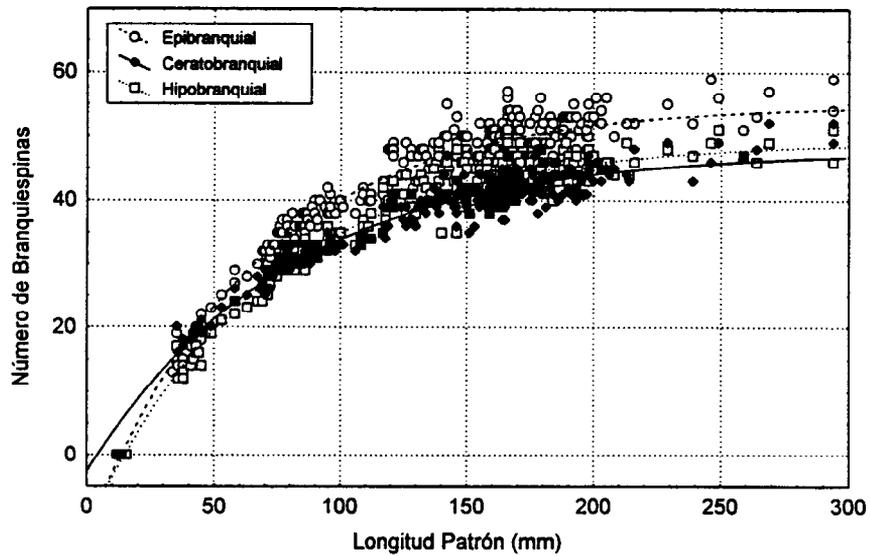


FIGURA 4. Diagramas de dispersión y curvas estimadas por el modelo teórico para la relación entre: A) el número total de branquiespinas del primer arco branquial y la longitud patrón; y B) el número de branquiespinas por segmento del primer arco y la LP en *S. caeruleus* del noroeste de México.

TABLA 2. Valores estimados de los parámetros del modelo teórico en los segmentos del primer arco, su rama inferior y el arco completo; se incluyen los coeficientes de determinación y correlación para cada ajuste y el número de arcos utilizados en las estimaciones.

SEGMENTO	a (No. br.)	b (No. br./mm)	l ₁ (mm)	r	r ²	n
Epibranquial	54.88	0.015	13.41	0.9661	93.34 %	343
Ceratobranquial	47.88	0.013	4.26	0.9648	93.09 %	343
Hipobranquial	49.20	0.014	14.72	0.9675	93.60 %	343
Inferior (cerato + hipobranquial)	97.00	0.014	10.08	0.9772	95.50 %	343
Arco completo	152.1	0.014	11.44	0.9778	95.72%	343

9.1.1. Disposición de las branquiespinas en el arco

En la Figura 5 se presenta la distribución relativa de las branquiespinas en los segmentos del primer arco branquial conforme la sardina crece. Los organismos de 11.6 a 15.5 mm no se incluyeron en la figura porque en ellos no se ha formado el segmento epibranquial, y no fue posible discernir la separación entre los segmentos ceratobranquial e hipobranquial. Para cada segmento del arco se trazó una curva siguiendo la tendencia de los valores relativos de branquiespinas con respecto a la longitud patrón. Las flechas indican las longitudes en donde se observa que ocurren cambios importantes en la disposición de las branquiespinas (aproximadamente a los 42 mm y 80 mm de LP).

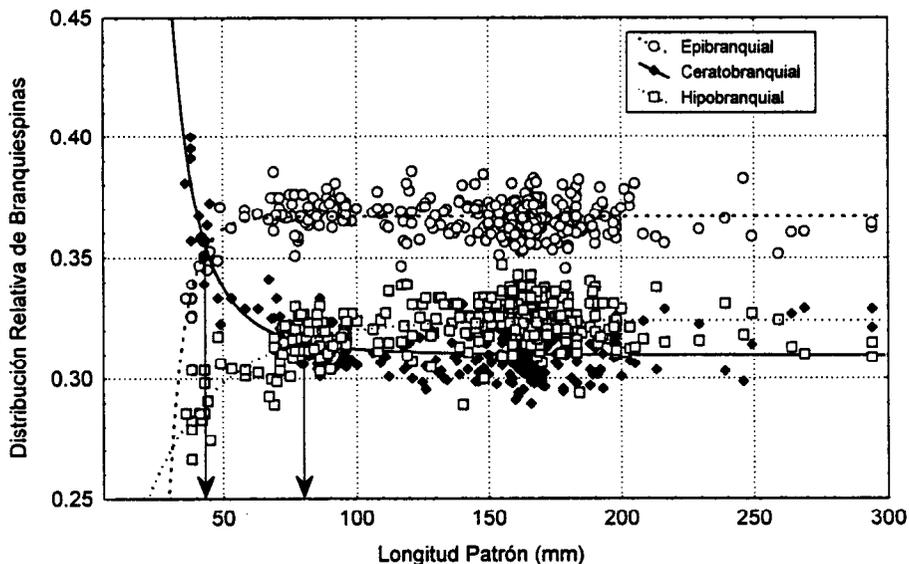


FIGURA 5. Distribución relativa de branquiespinas en los segmentos del primer arco branquial de *S. caeruleus* del noroeste de México.

9.2. Longitud del segmento ceratobranquial

El segmento ceratobranquial se midió en 359 arcos branquiales. En la figura se observa que la longitud de esta estructura (LAR) aumenta con respecto la longitud patrón de la sardina, de acuerdo a la relación: $LAR = 0.43 * LP^{0.72} - 3.53$ ($r = 0.9888$).

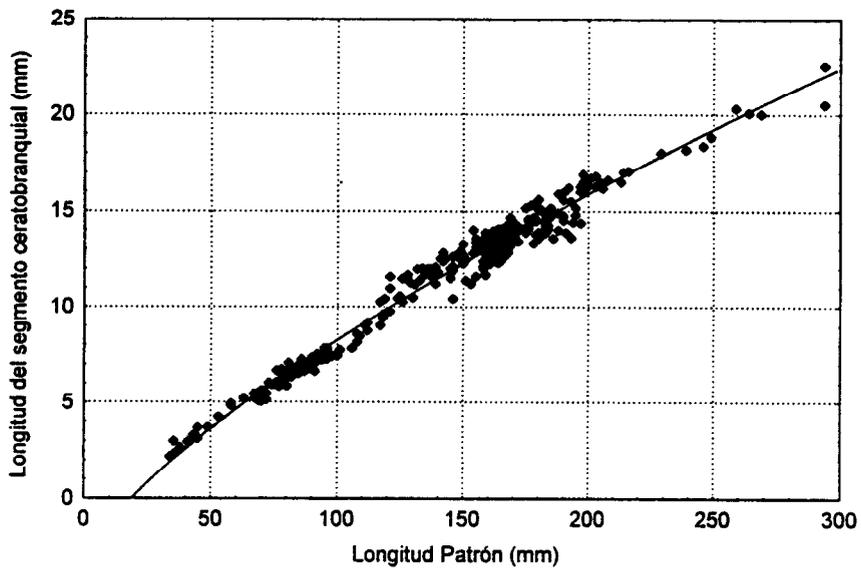


FIGURA 6. Diagrama de dispersión y relación estadística de la longitud del segmento ceratobranquial del primer arco (LAR) y la longitud patrón (LP) de *S. caeruleus* del noroeste de México ($LAR = 0.43 * LP^{(0.72)} - 3.53$; $r = 0.9888$).

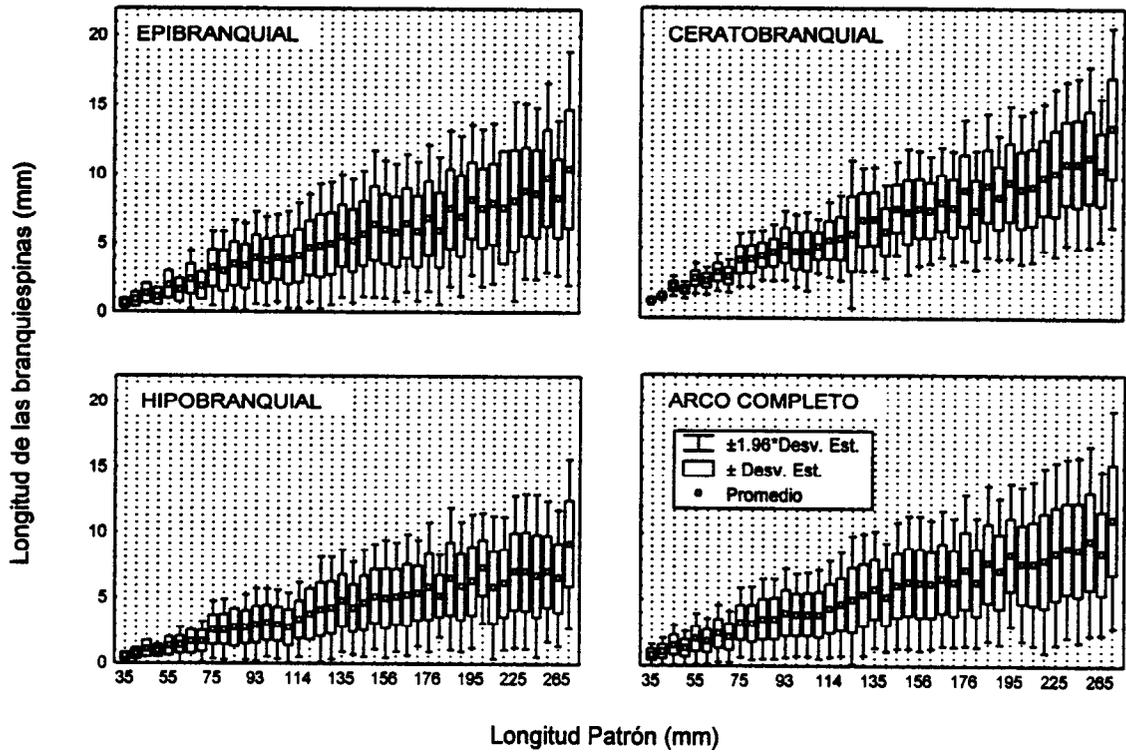
9.3. Longitud de Branquiespinas

En la figura 7 A, se presenta la longitud de las branquiespinas y su variabilidad en cada segmento y en todo el primer arco branquial. En cada longitud patrón el cuadro pequeño representa la longitud promedio de las branquiespinas, la caja rectangular es la longitud promedio mas/menos una desviación estándar y las líneas externas, la longitud promedio mas/menos 1.96 veces la desviación estándar. En la figura 7 B, se presenta la variación intrínseca (Lewontin, 1966) de la longitud de las branquiespinas entre los segmentos del arco y para cada una de las LP representadas. En esta última gráfica, para una LP en particular, cada punto es la desviación estándar del logaritmo natural de las longitudes de las branquiespinas de cada segmento del arco. Las líneas son los promedios móviles de las desviaciones estándar para ilustrar la tendencia de la variabilidad.

En la figura 8 A se compara la longitud relativa de las tres primeras branquiespinas ceratobranquiales, numeradas a partir de la branquiespina que está más cercana a la articulación entre los segmentos epibranchial y ceratobranquial. Para observar la variación entre la longitud de estas tres branquiespinas respecto a la LP se presenta con líneas los promedios móviles de dichas longitudes relativas.

En la figura 8 B se presenta la suma de longitudes de las branquiespinas de cada segmento del primer arco branquial. En forma general, se observa que dicha suma sigue una relación lineal con respecto al crecimiento de la sardina.

A)



B)

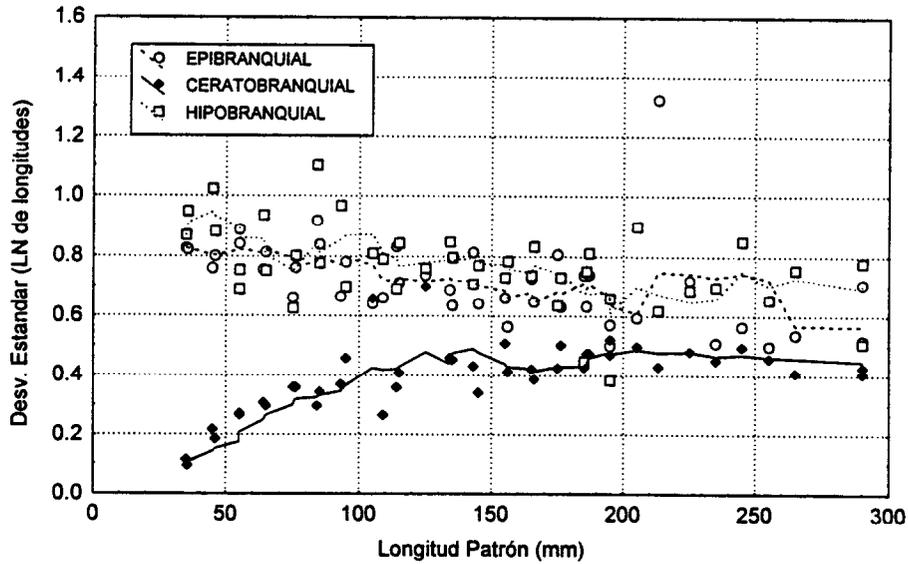
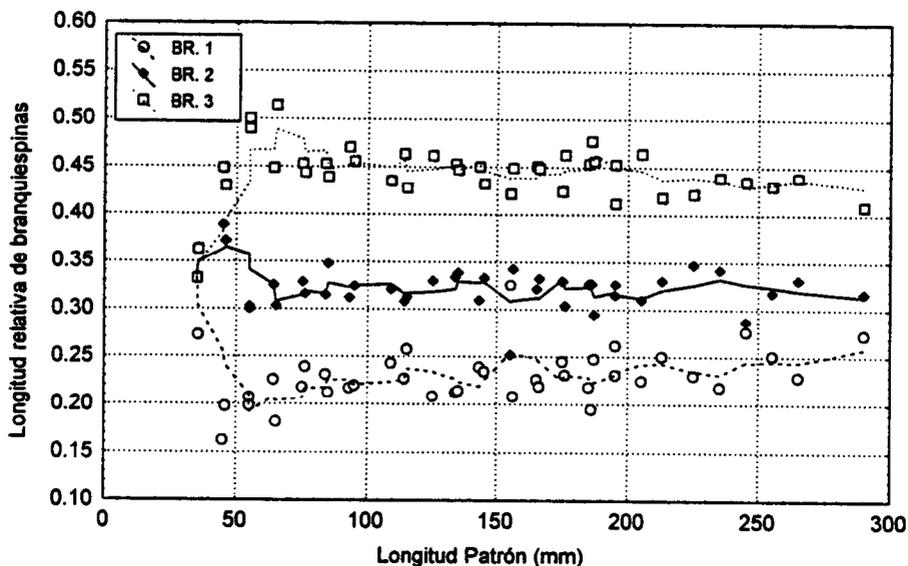


FIGURA 7. Desarrollo en longitud de las branquiespinas I. A) Gráfica de cajas de la longitud promedio de las branquiespinas y su desviación estándar, en cada segmento y el arco completo. B) Variabilidad intrínseca de la longitud de branquiespinas por segmento del primer arco branquial. Para la explicación de las figuras ver texto.

A)



B)

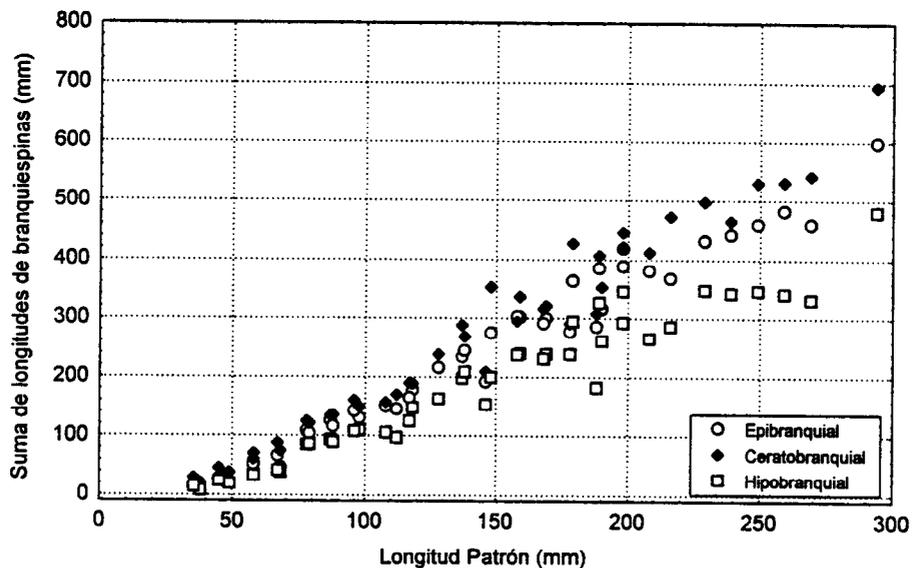


FIGURA 8. Desarrollo en longitud de las branquiespinas II. A) Longitud relativa de las primeras tres branquiespinas ceratobranchiales. B) Suma de longitudes de las branquiespinas por segmento del arco branquial en función de la longitud patrón para *S. caeruleus* del noroeste de México.

9.4. Grosor de las branquiespinas y espacio entre branquiespinas adyacentes

Diferencia entre segmentos del arco:

En la tabla 3 se presentan los valores de las pruebas t - student, obtenidos al comparar el grosor promedio de las branquiespinas de los tres segmentos del arco del mismo ejemplar. Los resultados de estas pruebas muestran diferencias significativas en todos los casos, pues los valores de probabilidad (p) obtenidos son muy pequeños.

TABLA 3. Pruebas t - student de igualdad de medias del grosor de branquiespinas en los tres segmentos del primer arco branquial en dos ejemplares de *S. caeruleus*, de 58 mm y 269 mm de LP. Los promedios están en micras.

LP (mm)	SEGMENTOS Grupo 1 vs Grupo 2	Promedio Grupo 1	Promedio Grupo 2	valor de t	g. l.	p	n
58	Ceratobranquial vs Hipobranquial	36.17	33.70	1.151	40	0.2564	42
58	Ceratobranquial vs Epibranquial	36.17	27.92	5.496	49	1.38E-06	51
58	Hipobranquial vs Epibranquial	33.70	27.92	2.959	43	0.0050	45
269	Ceratobranquial vs Hipobranquial	44.59	38.15	4.134	99	7.31E-05	101
269	Ceratobranquial vs Epibranquial	44.59	36.11	5.684	105	1.19E-07	107
269	Hipobranquial vs Epibranquial	38.15	36.11	2.029	102	0.0450	104

La comparación mediante pruebas de t - student, del espacio promedio entre branquiespinas adyacentes de los tres segmentos del mismo arco, también mostró diferencias significativas en todos los casos, como se aprecia en los valores de p de la Tabla 4.

TABLA 4. Pruebas t - student de igualdad de medias del espacio entre branquiespinas adyacentes en los tres segmentos del primer arco branquial en dos ejemplares de *S. caeruleus*, de 58 mm y 269 mm de LP. Los promedios están en micras.

LP (mm)	SEGMENTOS Grupo 1 vs Grupo 2	Promedio Grupo 1	Promedio Grupo 2	valor de t	g. l.	p	N
58	Ceratobranquial vs Hipobranquial	126.50	89.45	8.241	40	3.73E-10	42
58	Ceratobranquial vs Epibranquial	126.50	109.98	2.782	41	0.0081	43
58	Hipobranquial vs Epibranquial	89.45	109.98	-2.981	35	0.0052	37
269	Ceratobranquial vs Hipobranquial	205.88	252.28	-6.549	98	2.69E-09	100
269	Ceratobranquial vs Epibranquial	205.88	290.35	-12.249	102	9.31E-22	104
269	Hipobranquial vs Epibranquial	252.28	290.35	-4.586	98	1.33E-05	100

9.4.1. Grosor de las Branquiespinas

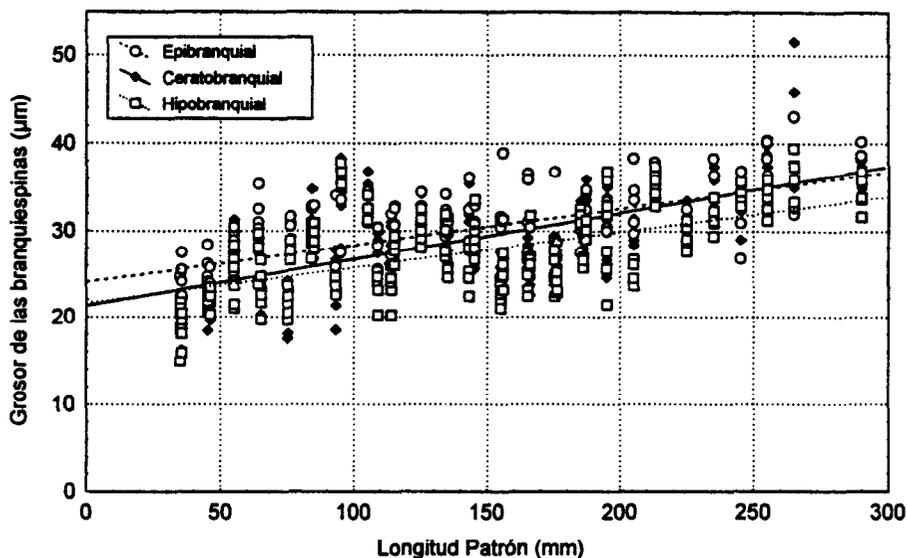
En la Figura 9 A se observa el diagrama de dispersión del grosor de las branquiespinas en cada segmento del primer arco con relación a la LP. En la gráfica se incluye el ajuste lineal para cada segmento del arco. En la figura 9 B se presenta la recta calculada utilizando el total de observaciones del grosor de branquiespinas del primer arco branquial (GRO) respecto a la LP ($GRO = 22.34 + 0.046 * LP$; $r = 0.6037$). En esta misma figura se presentan para cada ejemplar analizado, los diagramas de cajas, representando el grosor promedio de las branquiespinas con el cuadro pequeño, mas/menos una desviación estándar con la caja rectangular y el grosor máximo y mínimo con las líneas externas.

9.4.2. Espacio entre Branquiespinas Adyacentes

En la Figura 10 A, se presenta el diagrama de dispersión de los espacios entre branquiespinas adyacentes en cada segmento del primer arco branquial con respecto a la longitud patrón. El total de las mediciones para cada segmento se encuentran delimitadas por líneas envolventes para facilitar la comparación.

En la gráfica de cajas (Fig. 10 B) se observa como aumenta el espacio promedio entre branquiespinas de todo el arco (ESP) respecto a la longitud patrón del organismo, a través de la tendencia observada en la curva calculada por el modelo potencial de tres parámetros: $ESP = 19.75 * LP^{0.49} - 52.07$ ($r = 0.7957$). La curva calculada se muestra junto con la variación encontrada en cada organismo analizado. Los valores extremos del espacio entre branquiespinas correspondieron a 22.4 μm y a 362.2 μm , para sardinas de 34.5 y 239 mm de LP, respectivamente.

A)



B)

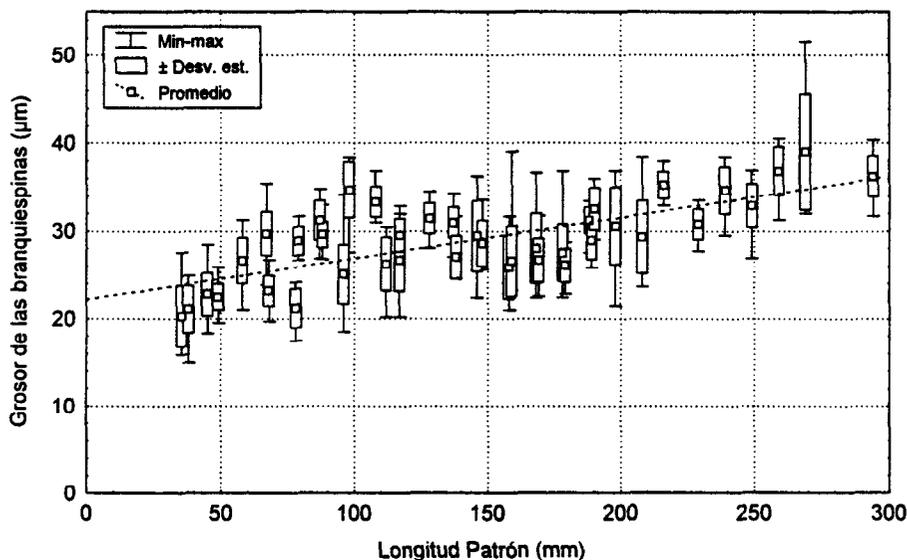
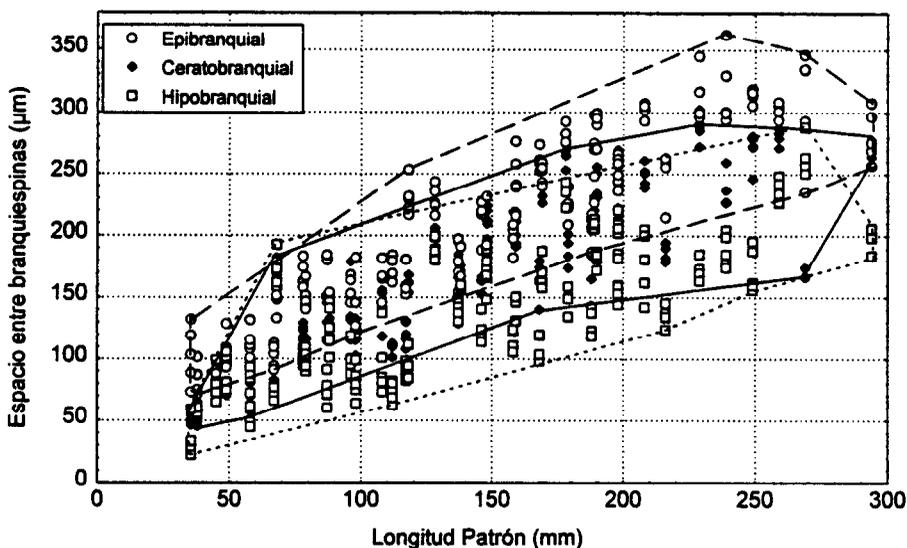


FIGURA 9. Grosor de las branquiespinas del primer arco branquial en función de la longitud patrón en *S. caeruleus* del noroeste de México. A) Diagrama de dispersión y ajuste lineal del grosor en cada segmento del arco. B) Gráfica de cajas mostrando el grosor promedio, la desviación estándar y los grosos máximo y mínimo para las tallas analizadas. Se incluye el ajuste lineal entre el grosor de branquiespinas de todo el arco y la LP ($GRO = 22.34 + 0.046 * LP$; $r = 0.6037$).

A)



B)

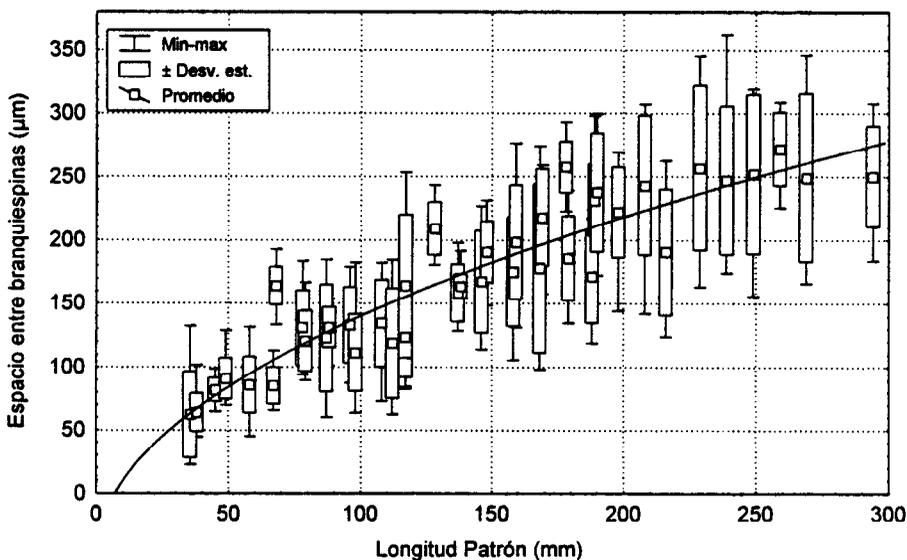


FIGURA 10. Espacio entre las branquiespinas del primer arco branquial en función de la longitud patrón en *S. caeruleus* del noroeste de México. A) Diagrama de dispersión del espacio entre branquiespinas adyacentes en cada segmento del arco. Se trazaron líneas envolventes cubriendo la dispersión de las observaciones de cada segmento. B) Gráfica de cajas del espacio promedio entre branquiespinas, la desviación estándar y los valores máximo y mínimo de los espacios entre branquiespinas de las tallas analizadas. Se incluye el ajuste del espacio entre branquiespinas de todo el arco respecto a la LP ($ESP = 19.75 * LP^{0.49} - 52.07; r = 0.7957$).

9.4.3 Estimación indirecta del espacio promedio entre branquiespinas

La figura 11, muestra el valor promedio del espacio entre branquiespinas ceratobranquiales, calculado a partir de cinco espacios medidos directamente en dicho segmento del arco de cada ejemplar analizado, comparándolo con el espacio promedio estimado indirectamente mediante el uso del grosor promedio de las branquiespinas del segmento correspondiente, la longitud del arco y el número de branquiespinas. También se presenta la curva calculada que relaciona el espacio promedio medido y la LP.

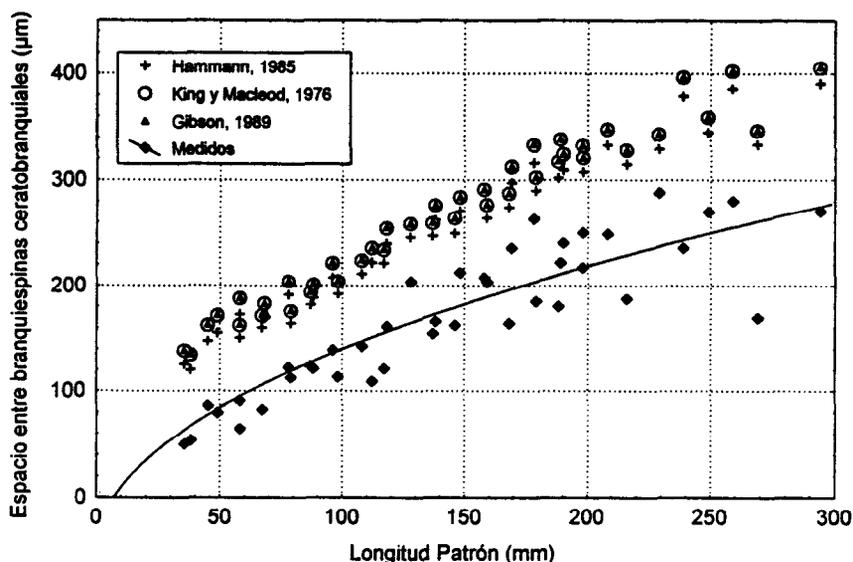


FIGURA 11. Diagrama de dispersión del espacio promedio entre branquiespinas adyacentes del segmento ceratobranquial respecto a la longitud patrón en *S. caeruleus* del noroeste de México. Se comparan los espacios calculados con las ecuaciones de Hammann 1985, King y Macleod 1976 y Gibson 1988, con el obtenido a partir de 5 mediciones directas de espacios entre branquiespinas y su curva ajustada.

9.5. Probabilidad de retención

En la Figura 12 se presentan las curvas de probabilidad de retención de las branquiespinas para seis sardinas de diferente LP, obtenidas a partir de la distribución de frecuencias acumuladas de los espacios entre branquiespinas ponderados por la longitud de las branquiespinas adyacentes. En la tabla 5 se presentan los parámetros *a* y *b* del modelo logístico ajustado para los mismos organismos, los valores correspondientes del tamaño de las presas (TP) a probabilidades de retención del 25, 50 y 75 %, y su respectivo intervalo de retención (IRE).

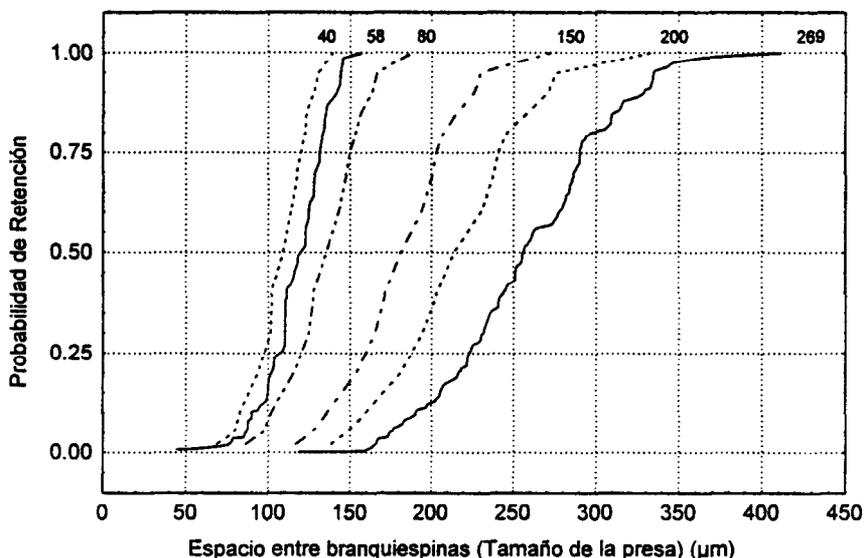


FIGURA 12. Probabilidad de retención de las branquiespinas del primer arco branquial en función del tamaño de la presa, en seis ejemplares de *S. caeruleus*. Los números sobre las curvas indican la LP de la sardina.

TABLA 5. Parámetros *a* y *b* del modelo logístico para seis tallas de *S. caeruleus* del noroeste de México y sus correspondientes tamaños de las presas (TP) capturables a probabilidades de retención del 25, 50 y 75 %, así como su intervalo de retención (IRE). Los tamaños de las presas están expresados en micras.

	LONGITUD PATRON DE LA SARDINA					
	40 mm	58 mm	80 mm	150 mm	200 mm	269 mm
a	11.0356	10.3559	9.9535	9.0897	8.7614	8.2368
b	0.1021	0.0874	0.0738	0.0499	0.0407	0.0318
TP25%	97.3	105.8	120	159.9	188.4	224.2
TP50%	108.1	118.4	134.9	181.9	215.4	258.7
TP75%	118.9	130.9	149.8	203.8	242.4	293.2
IRE	21.6	25.1	29.8	43.9	54	69

9.6. Area de filtración

En la figura 13 se presenta el diagrama de dispersión del área de filtración en cada segmento del primer arco branquial con respecto a la LP. El modelo ajustado para el área de filtración de todo el primer arco (AF) y la LP se presenta en la figura 14. Este ajuste correspondió al modelo potencial de dos parámetros: $AF = 0.018 * LP^{1.8}$ ($r = 0.9756$).

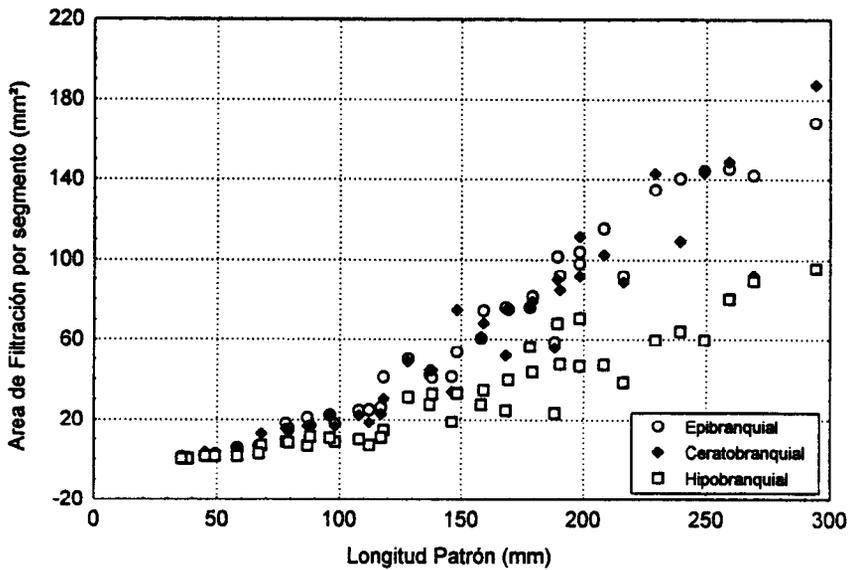


FIGURA 13. Diagrama de dispersión del área de filtración por segmento del primer arco branquial en función de la longitud patrón en *S. caeruleus* del noroeste de México.

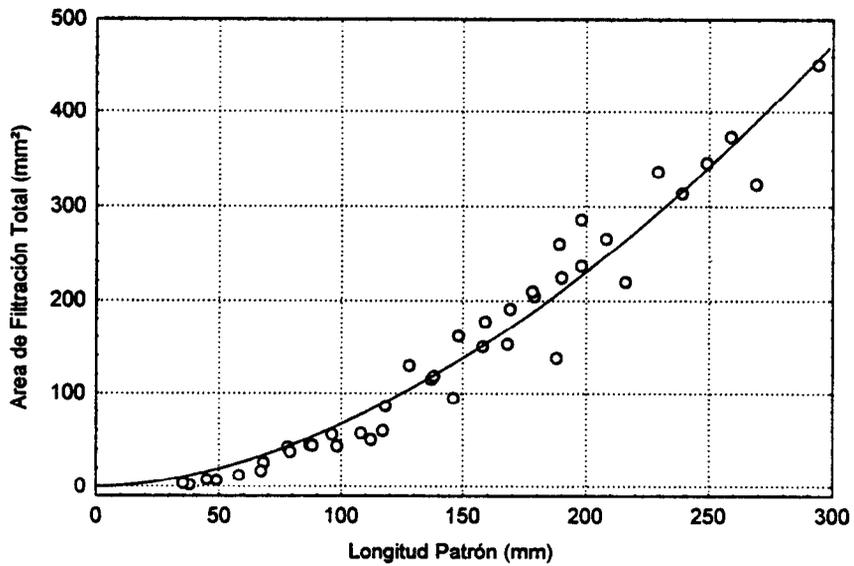


FIGURA 14. Diagrama de dispersión y curva ajustada del área de filtración total del primer arco branquial (AF) en función de la longitud patrón (LP) en *S. caeruleus* del noroeste de México ($AF = 0.018 * LP^{(1.78)}$; $r = 0.9756$).

9.7. Índice de densidad de branquiespinas

Para el caso de la densidad de branquiespinas por unidad de longitud del segmento ceratobranquial, se determinó una correlación negativa con la longitud patrón, de acuerdo con el modelo potencial con dos parámetros ($IDB = 46.86 * LP^{-0.53}$; $r = 0.9825$), como se observa en la Figura 15.

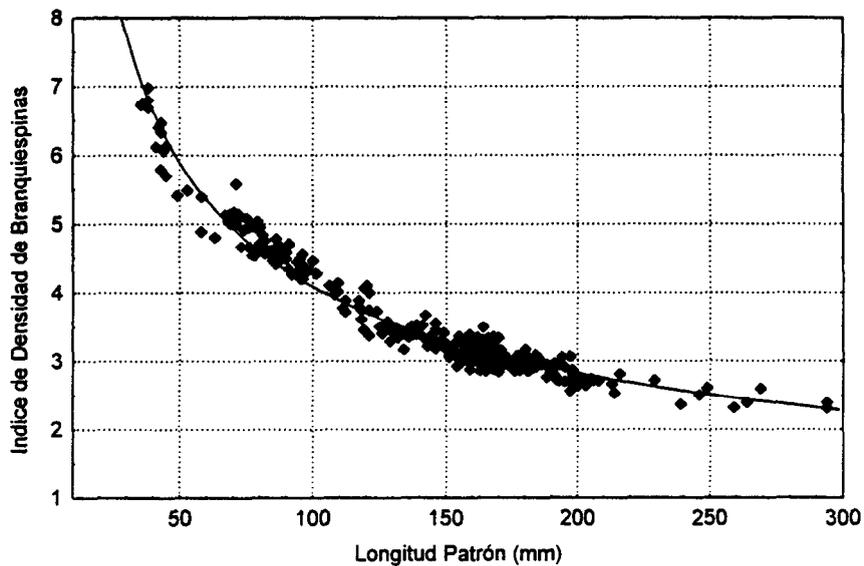


FIGURA 15. Diagrama de dispersión y curva ajustada del Índice de Densidad de Branquiespinas (IDB) del segmento ceratobranquial del primer arco branquial en función de la longitud patrón (LP) en *S. caeruleus* en el noroeste de México ($IDB = 46.86 * LP^{-0.53}$; $r = 0.9825$).

CENTRO DE INVESTIGACIONES
CIBICORP
BIBLIOTECA
I.P.N.
DONATIVO

9.8. Propuesta de estimación indirecta del área de filtración y del espacio promedio entre branquiespinas

Estimación del área de filtración a través del índice de densidad de branquiespinas

La tendencia del área de filtración con respecto al índice de densidad de branquiespinas ceratobranquiales es muy similar entre el segmento ceratobranquial y el arco completo. En ambos casos la relación es inversa. Para índices mayores de 4.5, la similitud entre ambas áreas de filtración es más estrecha que para índices menores de 4.5. El ajuste entre el área de filtración del arco completo y el índice de densidad correspondió al modelo potencial negativo ($AF = 5451.63 * IDB^{-3.1}$; $r = 0.9656$).

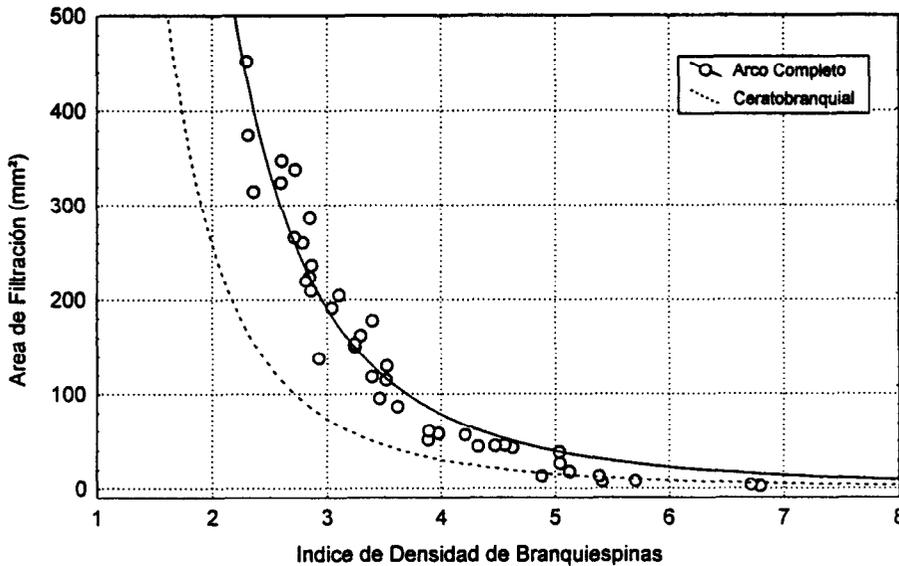


FIGURA 16. Diagrama de dispersión y curva ajustada del área de filtración del segmento ceratobranquial y del arco completo (AF) del primer arco branquial en función del índice de densidad de branquiespinas (IDB) en *S. caeruleus* en el noroeste de México ($AF = 5751.63 * LP^{-3.1}$; $r = 0.9656$).

Estimación del espacio entre branquiespinas a través del índice de densidad de branquiespinas

Los valores promedio del espacio entre branquiespinas adyacentes del segmento ceratobranquial y del arco completo, presentaron una correlación negativa con respecto al índice de densidad de branquiespinas ceratobranquiales. La tendencia en ambos casos es muy similar. La ecuación ajustada para el promedio del arco completo y el índice de densidad y su coeficiente de determinación son los siguientes: $ESP = 0.72 * IDB^{(-0.71)} - 0.12$ ($r = 0.9428$).

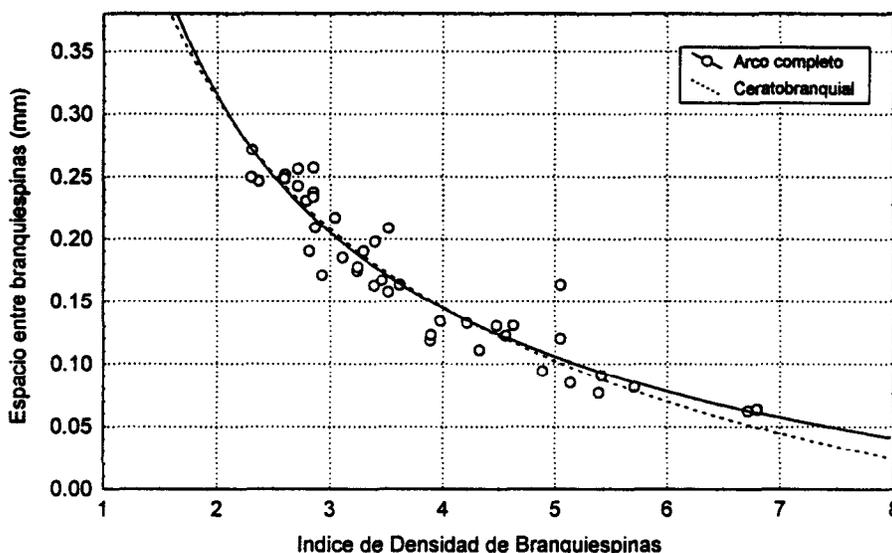


FIGURA 17. Diagrama de dispersión y curva ajustada del espacio entre branquiespinas adyacentes del segmento ceratobranquial y del arco completo (ESP) del primer arco branquial en función del índice de densidad de branquiespinas (IDB) en *S. caeruleus* en el noroeste de México ($ESP = 0.72 * LP^{(-0.71)} - 0.12$; $r = 0.9428$).

10. DISCUSION

10.1. Número de branquiespinas

En estudios previos similares a este (López-Martínez 1991, Ponce de León 1996), se ha sugerido que el número de branquiespinas aumenta con la longitud de la sardina en forma lineal, sin embargo, el intervalo de longitudes analizadas se ha limitado a las capturadas por la flota comercial. En este trabajo, el intervalo de tallas analizado incluye desde larvas hasta ejemplares cuya longitud es cercana a la máxima reportada para la especie (Hart 1937), por lo que consideramos que el desarrollo ontogénico del aparato filtrador se representa adecuadamente.

En las figuras 3 y 4 se observa que el número de branquiespinas se incrementa de forma muy rápida en los peces de menor talla, hasta aproximadamente los 150 mm de LP. A partir de esta longitud, el incremento de branquiespinas es más lento, hasta alcanzar en los peces de mayor tamaño un número máximo promedio de aproximadamente 160 branquiespinas. Esta disminución en la tasa de incremento de las branquiespinas, podría representar la reducción del crecimiento por la canalización de la energía consumida hacia la reproducción, ya que coincide con la longitud de primera madurez de la sardina (150 mm de LP) estimada a través de estudios histológicos (Torres-Villegas *et al.*, 1986).

Este desarrollo del número de branquiespinas no coincide con el descrito por otros autores en estudios anteriores, que derivan sus conclusiones de ajustar ecuaciones lineales. López-Martínez (*op. cit.*), propuso la recta: $NB = 41 + 0.55 * LP$ ($r = 0.99$), para sardinas de 95 a 184 mm de LP, colectadas en el Golfo de California. Sin embargo esta relación fue calculada tomando en cuenta solamente a las branquiespinas mayores de 3 mm de longitud, denominadas "funcionales" en conformidad con la opinión de Hammann (1985), quien consideró que las branquiespinas menores de tal longitud no participan en la filtración. A su vez Ponce de León (*op. cit.*), indicó que el número de branquiespinas aumenta linealmente en la sardina del área de Ensenada (60 a 200 mm de LP), aunque en sus gráficas dibuja una línea recta, no presenta ecuación, ni coeficientes de regresión. No obstante, de la digitalización de la gráfica presentada por esta autora se estimó una relación con valores muy similares a los reportados previamente por López-Martínez (*op. cit.*) ($NB = 52.6 + 0.47 * LP$).

Una explicación factible para estas diferencias se tiene en la figura 3, en la que se puede observar que si se selecciona un intervalo de longitudes que no incluya los extremos, es posible que se obtengan valores altos en los coeficientes de regresión al ajustar los datos a un modelo

lineal. Ejemplo de ello, es el trabajo de Mais (1972), quien al detectar una relación “bastante curvilínea” entre el número de branquiespinas de la rama inferior del arco y la longitud en sardinas de 110 a 209 mm de LP, decidió estratificar sus muestras en tres grupos de longitud, para poder ajustar ecuaciones lineales a cada uno, y así “minimizar este problema” y los efectos del crecimiento alométrico. La observación de las pendientes presentadas por Mais (*op. cit.*), para cada grupo de tallas, muestra una ligera disminución en la tasa de incremento de branquiespinas del grupo de sardinas pequeñas a las grandes (0.46, 0.39 y 0.38), lo que se explica mejor con los resultados aquí presentados.

De los modelos ajustados en este trabajo, la ecuación potencial de dos parámetros y la potencial de tres parámetros (ecuaciones A y B), implican que el número de branquiespinas continuaría aumentando a lo largo de toda la vida del pez. La ecuación hiperbólica, la de Arrhenius y el modelo teórico (ecuaciones C, D y E) son asintóticas, por lo que consideran que se alcanzaría un número de branquiespinas máximo. El valor de los coeficientes de regresión presentados en la tabla 1 muestra que en general, todos los modelos se ajustan de manera adecuada a los datos, aunque la ecuación de Arrhenius y el modelo teórico explican un mayor porcentaje de la variancia de la muestra (95.66 % y 95.62 %, respectivamente). En la figura 3 se aprecia que las ecuaciones C y D presentan un buen ajuste gráfico, no obstante, tanto en estas como en las ecuaciones A y B, la interpretación de los parámetros es limitada. Algunas de estas ecuaciones han sido utilizadas con anterioridad en especies similares. Tal es el caso de la ecuación potencial de dos parámetros, propuesta por King y Macleod (1976) para describir el desarrollo en número de branquiespinas del aparato filtrador de *Sardinops ocellatus*, y la ecuación hiperbólica utilizada por Gibson (1988) para explicar la relación entre el número de branquiespinas y la LP en *Clupea harengus*.

Además de que el modelo teórico (ecuación E) explica un alto porcentaje de la variancia de la muestra (95.62 %), su curva ajustada presentada en la figura 4 A resulta más apegada a lo observado en lo referente al origen de la función, en comparación con la ecuación de Arrhenius. Una ventaja adicional de este modelo es la facilidad para interpretar sus parámetros en términos descriptivos, como más adelante se indica. El ajuste de este modelo para el número de branquiespinas por segmento, también es adecuado. En la tabla 2, se observa que el valor de la tasa de incremento (parámetro b) es ligeramente mayor en el segmento epibranchial (0.015). Así mismo, en este segmento se alcanza un número máximo promedio de branquiespinas

ligeramente mayor (54.88). De los tres segmentos, el ceratobranquial presenta los valores menores en dichos parámetros (Fig. 4 B).

La ecuación $NB = a * (1 - e^{-b(LP-l)})$ estima que las branquiespinas aparecen a longitudes cercanas a 11.44 mm (l), la diferencia entre ésta y la longitud observada del organismo más pequeño que presentó cinco primordios de branquiespinas es de 2 milímetros. Posiblemente al aumentar el número de observaciones en individuos de estadios poslarvales, se acercarían mas los valores estimados y los observados. Por su parte, el parámetro a que representa la asíntota de la función, corresponde a un valor de tendencia central, el número máximo promedio de branquiespinas, que se estimó en 152, mientras que el número máximo observado fue de 162 branquiespinas. Finalmente, el parámetro b constituye una constante del incremento del número de branquiespinas y define en gran medida la tendencia gráfica del modelo.

Existe un antecedente que señala que las branquiespinas aparecen hasta que la sardina mide 20 mm de LP (Scofield 1934), sin embargo, como se discutirá posteriormente en la sección 10.3, esta observación podría ser cuestionable.

10.1.1. Disposición de las branquiespinas

En la figura 5 se observa como ocurren los cambios en la disposición relativa de las branquiespinas en los segmentos del arco. En sardinas menores de 40 mm de LP la proporción de branquiespinas ceratobranquiales es mayor (≥ 37 %) que la proporción de branquiespinas epibranquiales (≤ 34 %) e hipobranquiales (≤ 28 %). Después de los 42 mm de LP aproximadamente, se presenta un primer cambio importante en la disposición de branquiespinas al invertirse la proporción en los segmentos ceratobranquial y epibranquial; aproximadamente a los 80 mm de LP se observa un segundo cambio importante en la distribución relativa de las branquiespinas, esta vez entre los segmentos hipobranquial y ceratobranquial. En organismos mayores de 150 mm de LP, aunque el número de branquiespinas continúa incrementándose lentamente, la disposición se mantiene aproximadamente constante contribuyendo el epibranquial con el 36 %, el ceratobranquial con el 31 % y el hipobranquial con el 33 % restante.

Estos cambios en la distribución de las branquiespinas en el arco branquial, pueden explicarse por el desarrollo diferencial de cada segmento. Se observó en las larvas revisadas que la rama inferior del arco (ceratobranquial + hipobranquial) es la primera en desarrollarse, no

distinguiéndose la rama superior (epibranquial) que aún esta fusionada al techo de la cavidad bucal. Esto coincide con el desarrollo ontogénico del aparato branquial descrito en otras especies, en las que se señala que los segmentos epibranquiales aparecen de 3 a 4 días después de los ceratobranquiales y los hipobranquiales (Balart 1985, McElman y Balon 1985).

Es probable que la longitud patrón de 42 mm a la cual las proporciones de los segmentos epibranquiales y ceratobranquiales cambian, corresponda realmente a la longitud de transformación que marca el fin de la etapa larval de la sardina y por lo mismo del tipo de alimento que pudiera haber estado utilizando. Hasta ahora la talla de transformación ha sido descrita alrededor de los 35 mm de LP, sobre la base de características morfológicas externas (Matarese *et al.* 1989). El desarrollo posterior más acelerado del segmento epibranquial se hace evidente al comparar el valor de los parámetros del modelo teórico en los tres segmentos (ver tabla 2), pues este segmento presenta una tasa de incremento y un número máximo promedio de branquiespinas relativamente mayor que el ceratobranquial y el hipobranquial. El segundo cambio físico importante observado a los 80 mm de LP, coincide con las conclusiones de Blaxter y Hunter (1984), quienes sobre la base de estudios de contenidos estomacales y de observaciones morfológicas del aparato filtrador de *S. caeruleus* y *S. ocellatus* realizadas por Scofield (1934) y King y Macleod (1976), respectivamente, consideran que el desarrollo de una filtración consistente en la sardina, empieza entre los 80 y 100 mm de LP. No obstante, James (1988) señala que la comparación del desarrollo de las branquiespinas de *S. ocellatus* con otra especie netamente filtradora (*Cetengraulis mysticetus*), hace notar que en la sardina dichas estructuras son ya capaces de filtrar a longitudes por debajo de los 80 mm de LP.

10.2. Longitud del segmento ceratobranquial

En este trabajo se reporta la longitud del segmento ceratobranquial del primer arco como uno de los elementos que se utilizarán para simplificar la cantidad y precisión de las mediciones necesarias para estimar las capacidades de filtración de la sardina, como se discutirá en las secciones 10.7 y 10.8. La elección de este segmento en particular, se justifica porque la posición de éste con respecto a los otros dos segmentos del arco facilita su acceso, permitiendo que se utilice preferentemente para realizar conteos y observaciones de branquiespinas, reduciendo la posibilidad de sesgo en los conteos por la pérdida de branquiespinas de los extremos del arco (Barnes y Barnes 1969). Además, se ha observado que la densidad de branquiespinas por unidad

de longitud del segmento ceratobranquial presenta diferencias entre especies, lo que ha sido utilizado para inferir diferencias en la selectividad alimentaria (Rodríguez-Sánchez 1989).

El comportamiento observado en la figura 6 sugiere una ligera alometría negativa de la longitud del segmento ceratobranquial respecto a la longitud patrón del pez, pues su crecimiento disminuye levemente después de los 210 o 220 mm de LP. Esta situación debe corresponder con la disminución del crecimiento de la sardina con la edad, como lo señala Lasker (1973), cuyas estimaciones experimentales muestran que el porcentaje de las calorías asimiladas por una sardina utilizadas para el crecimiento es de 18.5 % a los 121 mm de LP, 1.8 % a los 231 mm de LP y 1 % a los 240 mm de LP.

10.3. Longitud de las branquiespinas

En la figura 7 A se observa que la longitud promedio de las branquiespinas aumenta con la longitud del pez; por otro lado, la variabilidad de las longitudes en cada segmento, aparentemente también aumenta. En estas figuras se puede notar que las branquiespinas del segmento ceratobranquial son más largas que en los otros dos segmentos, mientras que las hipobranquiales son las más cortas.

En cuanto a la variabilidad intrínseca en la longitud de las branquiespinas (figura 7 B) se observan dos tendencias, por un lado la variabilidad en la longitud de las branquiespinas ceratobranquiales es baja a LP pequeñas (0.1 a los 34 mm de LP), y aumenta ligeramente hasta los 100 ó 110 mm de LP, estabilizándose en un valor alrededor de 0.4. Por otro lado, la tendencia opuesta se observa en la variación de las longitudes de las branquiespinas epibranquiales e hipobranquiales, pues a los 34 mm de LP tiene un valor mayor a 0.8 y disminuye hasta un valor alrededor de 0.6, aproximadamente a la misma longitud patrón que en el caso anterior del segmento ceratobranquial. Estos cambios en la variabilidad intrínseca de la longitud de las branquiespinas se deben aparentemente, al crecimiento diferencial que se presenta en las branquiespinas ceratobranquiales, lo que tiende a aumentar la variabilidad en este segmento, mientras que en los extremos de los segmentos epibranquial e hipobranquial se añaden las nuevas branquiespinas (Gibson, 1988), que lógicamente son las de menor longitud, y favorecen que la variación en estos segmentos sea mayor a tallas pequeñas en que el incremento de branquiespinas es más acelerado. Estas diferencias en la variación de las longitudes de las branquiespinas en cada segmento del arco advierten que la longitud promedio podría representar de manera sesgada el crecimiento de las branquiespinas en esta dimensión.

En relación con el crecimiento diferencial de las tres branquiespinas ceratobranquiales, ubicadas en la unión del segmento epibranchial con el ceratobranquial (figura 8 A), se observa que a LP menores a 50 mm, la longitud relativa de las tres primeras branquiespinas ceratobranquiales es muy similar, mientras que después de los 55 mm de LP, se presenta un cambio notable en la longitud relativa entre estas branquiespinas que se mantiene en lo sucesivo alrededor de 24 %, 33 % y 44 ó 45 % para las branquiespinas 1, 2 y 3, respectivamente. En un organismo de 34 mm de LP la longitud de la primera branquiespina ceratobranquial relativa a la branquiespina más larga del mismo segmento es de 97.27 % mientras que en una sardina de 294 mm de LP corresponde a 15.48 %. Estas diferencias en longitud se observaron a simple vista a partir de los 50 mm de LP. Este "acortamiento" de las primeras branquiespinas ceratobranquiales, es una de las características utilizadas por Hubbs (1929) para separar al género *Sardinops spp* de la sardina europea (*Sardina sp*). Sin embargo Scofield (1934) no representó en sus dibujos (fig. 12; pág. 27) esta característica de las branquiespinas de *S. caeruleus* aún en organismos de 72 mm de LP, con ello la identidad de la muestra utilizada por éste autor o la calidad de sus observaciones esta en duda.

En la figura 8 B se observa que para cualquier LP, la suma de las longitudes de las branquiespinas, es mayor en el segmento ceratobranquial, seguida por el epibranchial y el hipobranquial. Considerando la contribución de cada segmento del arco a la suma total de longitudes, se observó que antes de los 80 mm de LP el ceratobranquial contribuye con casi la mitad (47.63 %), mientras que el epibranchial le sigue con el 29.16 % y el hipobranquial con el 23.21 %, después de los 80 mm de LP y en lo sucesivo, la contribución del ceratobranquial disminuye a 38.54 %, mientras que el epibranchial y el hipobranquial contribuyen con el 34.60 % y el 26.86 % respectivamente. Estos cambios afectan la tendencia del área de filtración de cada segmento con respecto al área de filtración total, como se discutirá en la sección 10.6.

10.4. Grosor de las branquiespinas y espacio entre branquiespinas adyacentes

Diferencia entre segmentos del arco:

A partir del total de mediciones en los arcos de dos ejemplares se encontraron diferencias estadísticamente significativas al comparar los valores del grosor promedio de las branquiespinas y el espacio promedio entre branquiespinas adyacentes entre los segmentos del mismo ejemplar, como se observa en las tablas 3 y 4. Esta prueba piloto indujo a medir estas variables

independientemente para cada segmento del arco y considerarlo en las estimaciones para el arco completo.

10.4.1. Grosor de las branquiespinas

Como parte del desarrollo de las branquiespinas, se observó que estas aumentan su grosor. Las mediciones obtenidas en un mayor número de tallas corroboraron las diferencias en los promedios de cada segmento encontradas en la prueba piloto, no obstante, las tendencias en los tres son similares. Los valores de las pendientes de las rectas dibujadas en la figura 9 A varían poco, correspondiendo al ceratobranquial el valor más alto (0.054), mientras que para el epibranquial y el hipobranquial corresponde, respectivamente, 0.042 y 0.041.

Durante el proceso de medición de esta variable, fue evidente que las branquiespinas más delgadas se localizan en los extremos del arco, ya que estas son las de más reciente formación (Gibson, 1988), quedando las más "viejas" en las partes intermedias del arco branquial, lo cual podría explicar las diferencias significativas encontradas mencionadas en el punto anterior.

Al considerar el grosor promedio en todo el arco, se observó que las branquiespinas se engrosan ligeramente a una tasa de 0.046 $\mu\text{m}/\text{mm}$ de LP (figura 9 B), lo que difiere de lo encontrado por López-Martínez (1991), quien estimó una tasa casi diez veces mayor (0.5 $\mu\text{m}/\text{mm}$ de LP), reportando también, una mayor variabilidad. En este sentido, una posible fuente de sesgo pudiera deberse al mucus que se encuentra adherido a las branquiespinas, y que aglutina gran cantidad de partículas provocando que el grosor aparente de la branquiespina sea mayor que el real. En este trabajo, la limpieza y tinción de las branquiespinas practicadas previamente, facilitaron las mediciones, puesto que el mucus adherido a la branquiespina que no logró eliminarse se tiñó diferencialmente. Es importante destacar también que la precisión de las mediciones que permitió el sistema utilizado en el presente estudio, es superior de la que permite el micrómetro de ocular que tradicionalmente ha sido empleado en estudios previos.

10.4.2. Espacio entre branquiespinas

En cuanto al espacio entre branquiespinas, se observó una alta variabilidad en esta característica, lo que fue señalado previamente por Ponce de León (1996), quien no encontró una relación entre dichos espacios y la longitud de la sardina; en el presente estudio, a pesar de esta

variabilidad se logró establecer una relación significativa entre ambas variables, misma que se detalla más adelante. Con el total de mediciones que se obtuvieron se corroboró la diferencia significativa en el espacio promedio entre las branquiespinas de cada segmento encontrada en la prueba piloto. No obstante la tendencia observada en la figura 10 A es similar, por lo que se discutirá en forma general el espacio promedio de todo el arco. Sin embargo, es importante recalcar, que en el cálculo del área de filtración del arco completo que se discutirá en el punto 10.6 se utilizó y ponderó el valor del espacio promedio correspondiente a cada segmento.

En este trabajo se distingue claramente la tendencia al aumento del espacio promedio entre branquiespinas adyacentes (figura 10 B) siguiendo una relación alométrica negativa. A este respecto, López-Martínez (1991), señaló que el espacio promedio tiende a disminuir ($-0.17 \mu\text{m}/\text{mm}$ de LP) con respecto a la longitud del pez. Estas diferencias, podrían explicarse por las mismas causas que las comentadas con relación a la medición del grosor de las branquiespinas, especialmente en lo que concierne a la precisión del sistema utilizado en este estudio. Cabe señalar que el aumento en el espacio entre las branquiespinas respecto a la longitud se ha observado en otras especies filtradoras en las que se ha medido (*Alosa sapidissima*: Hammann, 1985; *Dorosoma cepedianum*: Mummert y Drenner, 1986; juveniles de *Oncorhynchus nerka*: Eggers, 1982; y *Polyodon spathula*: Rosen y Hales, 1981), o se ha calculado (*Sardinops ocellatus*: King y Macleod, 1976; y *Clupea harengus*: Gibson, 1988).

10.4.3. Estimación indirecta del espacio entre branquiespinas

Respecto a los espacios estimados para el segmento ceratobranquial a través de las fórmulas de King y Macleod (1976), Hammann (1985) y Gibson (1988), que utilizan como una de las variables el grosor promedio de las branquiespinas, se observó que en los tres casos se sobrestima el espacio promedio verdadero (figura 11), lo cual ya se ha señalado con anterioridad (Hammann 1985, López-Martínez 1991), sin embargo, destaca el hecho de que estas estimaciones indirectas presentan la misma tendencia al aumento en la separación de las branquiespinas que las mediciones directas. De acuerdo con lo observado en este trabajo, y los antecedentes disponibles ya discutidos previamente, la tendencia al aumento en los espacios entre las branquiespinas es común, al menos en los clupeoideos y algunos otros peces filtradores. Al parecer no existen evidencias de que el espacio entre estas estructuras disminuya con la longitud, como fue sugerido por López-Martínez (1991), lo que de acuerdo con Huxley y Teissier (1936, en Klingenberg 1996) representaría un caso de enantiometría.

10.5. Probabilidad de retención

La importancia de explicar con claridad como es la relación entre el número de branquiespinas y la longitud patrón, radica en las suposiciones de los modelos que es posible ajustar. Como se comentó anteriormente, las ecuaciones lineales y potenciales suponen un incremento constante de branquiespinas a lo largo de la vida de la sardina, mientras que el modelo teórico propuesto en este trabajo, así como la ecuación hiperbólica de Gibson (1988), suponen que el aumento de branquiespinas cesa en algún momento en la vida del pez. Considerando el desarrollo del arco bajo cualquiera de estos dos últimos modelos, la tasa de incremento del número de branquiespinas es menor que la tasa de crecimiento del arco branquial, pues la longitud de este último sigue una relación casi isométrica con respecto a la LP, de lo que resulta que independientemente del tamaño del pez, la razón entre la longitud del arco y la LP permanece aproximadamente constante. Ello permite esperar que la separación entre las branquiespinas aumente conforme la sardina crezca, tal y como ha sido observado en este trabajo. Sin embargo, se infiere que la rapidez con que se incrementan las distancias entre las branquiespinas sea menor cuando el número de ellas continua aumentando, que cuando alcanza un valor máximo. Esto condujo a Gibson (1988) a especular que las diferencias en estos dos tipos de desarrollo podrían caracterizar a fitoplanctívoros obligados y zooplanctívoros facultativos, respectivamente. Sin embargo sustenta esta suposición con la información de contenidos estomacales de *Sardinops ocellatus* y *Clupea harengus*, los cuales en opinión de James (1988) tienen diversos sesgos, principalmente en cuanto a un diseño de muestreo adecuado. Para interpretar las consecuencias de estos tipos de desarrollo es necesario tomar en cuenta, además del número de branquiespinas, el orden de magnitud de los espacios entre ellas.

Ponce de León (1996) comentó que la aparente proporción constante en el espacio entre branquiespinas observada en su análisis, podría ser provocada por el aumento en el grosor de las branquiespinas, sin embargo dicha autora no analizó esta variable. En este trabajo se observó que el crecimiento en grosor de las branquiespinas es muy lento ($0.046 \mu\text{m}/\text{mm}$), por lo que cabe esperar que no tenga un efecto apreciable en los espacios entre ellas.

MECANISMOS DE ALIMENTACION

En este punto es importante recordar que tanto la sardina monterrey como otras sardinas del género *Sardinops*, entre otras, están consideradas como intermedias respecto al mecanismo

de alimentación que utilizan (Blaxter y Hunter 1982, James 1988), es decir que no son filtradores obligados ni depredadores activos obligados, sino que pueden emplear ambos mecanismos. Lewis (1929) describió detalladamente la filtración en *S. caeruleus*, mientras que Radovich (1952), señaló la posibilidad de capturarla con anzuelos brillantes o con pequeñas esferas rojas o trozos de hilo, por lo que sugirió la posibilidad de depredación activa, al suponer la ocurrencia de un estímulo visual. En los meses de invierno se ha registrado que los pescadores de carnada viva para la pesca deportiva del área de Los Cabos, B.C.S., durante la pesca de macarela (*Scomber japonicus*), llegan a capturar ocasionalmente sardina con plumilla, un anzuelo cubierto con hilo de color rojo que simula a una langostilla.

Como se comentó en el capítulo de antecedentes, para una etapa en particular en la vida de la sardina se desconocen los mecanismos que provocan el cambio en el tipo de alimentación. En otras especies, tales cambios se han asociado con la densidad de la presa (Gibson y Ezzi, 1992) y con el tamaño de la partícula alimenticia (Durbin, 1979). James (*op. cit.*) señaló que el factor primario que influye en el modo de alimentación es el tamaño de la presa, mientras que la densidad de esta afectaría cuando su tamaño se aproxima a un valor umbral. Se ha indicado que durante la alimentación, el cambio de un mecanismo a otro, no ocurre repentinamente, sino que es una respuesta gradual de los organismos (Gibson y Ezzi, 1992). Este comportamiento alimentario cambiante se ha relacionado con la Teoría de Forrajeo Optimo (OFT), cuyo objetivo es predecir como un organismo puede obtener una máxima ganancia neta de energía para maximizar su éxito reproductivo, o su adecuación (Gerking, 1994). Dicha ganancia neta de energía es la energía total que es consumida como alimento menos el costo energético de obtener ese alimento.

En una primera estimación cualitativa de los costos energéticos de la depredación activa y de la filtración, Durbin (1979) mencionó que la filtración es energéticamente más eficiente porque el pez utiliza una velocidad de nado constante, a diferencia de la depredación activa, en la que constantemente realiza aceleraciones y desaceleraciones para capturar a su presa. Sin embargo, agrega que esta ventaja aparente de la filtración podría ser contrarrestada parcialmente por la resistencia hidrodinámica del filtro branquial. Por otro lado, de acuerdo con sus observaciones en el arenque, Gibson y Ezzi (*op. cit.*) sugirieron que el costo energético de la filtración es mayor que el de la depredación activa, determinando que la tasa máxima de captura se logra por depredación activa a bajas concentraciones de presa y por filtración a altas concentraciones de la misma. Por su parte, James y Probyn (1989, citado en Gibson y Ezzi, *op. cit.*) demostraron que

en *Engraulis capensis* la filtración causa un aumento de 2 a 20 veces en la tasa respiratoria, mientras que la depredación activa resulta en un aumento de 2 a 6 veces. Para la sardina monterrey, una estimación experimental del aumento en su tasa respiratoria mostró que el consumo de oxígeno se elevó en un 46% (de 0.24 a 0.35 ml. de O₂ por gramo de peso húmedo por hora), cuando los peces se estaban alimentando de *Artemia* (Lasker, 1973), presumiblemente por depredación activa.

Además de este último antecedente, en la especie de nuestro interés no existe otro tipo de estudios experimentales, por lo que hasta el momento no es posible cuantificar la proporción de la utilización de uno u otro mecanismo de alimentación. No obstante, un aspecto que debe tomarse en cuenta son las condiciones de surgencias favorables en la costa occidental de la península de Baja California en los meses de abril a octubre (con máximos al final de la primavera y comienzo del verano) (Lluch-Belda, 1997), por lo que deben existir altas concentraciones de presas durante gran parte del año, situación que podría favorecer la alimentación por filtración. Lasker (1978) argumenta que las diatomeas, que son los organismos cuya abundancia se dispara primero durante las surgencias, son inaccesibles o incluso inadecuadas como alimento para las larvas de anchoveta en primera alimentación, debido a su reducido tamaño (*i.e.* menores de 30 micras). Sin embargo, la alta abundancia de diatomeas es seguida por el aumento de organismos herbívoros que responden a esta nueva fuente de alimento, después las diatomeas son desplazadas de la costa y son reemplazadas por pequeños dinoflagelados, numerosos herbívoros y sus depredadores (Jumars 1993), lo que incrementa la diversidad de presas disponibles para la sardina.

James (1988) menciona que los estudios de la ecología trófica en algunas especies intermedias sugieren que estas obtienen la mayor proporción de su dieta alimentándose por depredación activa del zooplancton, mientras que la filtración directa de fitoplancton tendría una importancia secundaria. Sin embargo, dada la gran diversidad de presas disponibles mencionada previamente, no se debe descartar que la filtración de zooplancton tenga importancia para la sardina en esta zona.

Se podría considerar como una primera aproximación, que las condiciones de surgencias durante siete meses del año, favorecerían la alimentación por filtración, mientras que la depredación activa podría ser el mecanismo predominante durante los meses invernales en que las surgencias se debilitan y la abundancia de las presas se reduce. Esto se apoyaría en la

posibilidad de capturar sardina con anzuelo durante los meses de diciembre a marzo, como se mencionó previamente.

EL MODELO DEL TAMIZ MECANICO

Según James (1988), existe consenso en que la dieta de los depredadores activos esta constituida por especies del mesozooplankton y macrozooplankton, que de acuerdo con los esquemas de clasificación del plancton mencionados en los antecedentes, son organismos mayores de 200 μm . No obstante que se reconoce que la función primaria de las branquiespinas en especies micrófagas es prevenir el escape del alimento a través de los opérculos, en la depredación activa se considera que la selección de la partícula alimenticia ocurre antes de que esta ingrese a la cavidad bucal, por lo que se le da poca importancia al papel que las branquiespinas pudieran desempeñar en esta mecanismo de alimentación. Sin embargo, dadas las dimensiones de las presas de estas especies, la función de estas estructuras durante la depredación activa no debe menospreciarse.

Durante la alimentación por filtración, la selección de las presas ocurre en el filtro, una vez que la presa potencial entró en la boca, por lo que en este caso depende mayoritariamente de las branquiespinas. El mecanismo propuesto para explicar la retención de partículas por medio de tales estructuras se conoce como la teoría del tamiz mecánico. Esta teoría fue propuesta originalmente por Alder y Hancock (1851, citado en Rubenstein y Koehl 1977) y considera que el aparato filtrador retiene solo aquellas partículas demasiado grandes para pasar por los poros de la malla de filtración, en este caso, el espacio entre las branquiespinas adyacentes. Las implicaciones de esta teoría son análogas a la selectividad en filo de cuchillo de redes de arrastre, es decir que todas las partículas mayores que el espacio entre las branquiespinas serán capturadas mientras que ninguna partícula menor será retenida. Sin embargo se ha propuesto que dependiendo de las características de los elementos estructurales del aparato filtrador, aún partículas de menor tamaño que el tamaño de la malla podrían ser capturadas (Wallengren 1905, en Rubenstein y Koehl *op. cit.*). Este concepto acoplado con principios de hidrodinámica fundamenta la teoría expandida de los mecanismos de alimentación por filtración de Rubenstein y Koehl (*op. cit.*), quienes derivaron ecuaciones a partir de la teoría de las partículas de los aerosoles. En esta teoría expandida, enumeraron cinco mecanismos a través de los cuales un filtro biológico podría retener partículas de menor tamaño que la malla, señalando que la intensidad de la captura o la efectividad de cada mecanismo depende de ciertas características

medibles del filtro, las partículas y el flujo. Estos autores concluyeron que los mecanismos propuestos por ellos son consistentes con lo observado en algunos invertebrados como ostras, copépodos y mejillones.

Con base en diversos estudios que reportaron que el tamaño de las presas en los estómagos de varias especies de peces filtradores excede el tamaño estimado de la malla de las branquiespinas, Lauder (1983) concluyó que en estos vertebrados el mecanismo dominante de filtración es explicado por la teoría del tamiz mecánico, dado que la distribución de tamaños de partículas en relación con el tamaño del poro no es consistente con los mecanismos de filtración descritos por Rubenstein y Koehl (1977).

Entre los trabajos en que Lauder (1983) apoya su conclusión, se encuentra el de Magnuson y Heitz (1971), quienes determinaron en ocho especies de escómbridos y dos coryphaenidos, que a menor espacio entre branquiespinas, correspondía un mayor porcentaje de crustáceos en el contenido estomacal. A su vez, Rosen y Hales (1981) observaron que el tamaño de las partículas retenidas por el pez espátula correspondió a los espacios entre sus branquiespinas, independientemente del valor alimentario de la partícula. Considerando este hecho, Lauder (1983) señaló que los atributos mecánicos de la partícula como su tamaño, forma, densidad y movilidad pueden regular su captura, de manera más importante que su valor alimentario. En relación con lo anterior, Mummert y Drenner (1986) desarrollaron un modelo para predecir en *Dorosoma cepedianum* la eficiencia de filtración de microesferas plásticas, mostrando que las tasas de captura estimadas mediante el porcentaje acumulado de los espacios entre branquiespinas y las tasas de captura observadas fueron muy similares.

Existen también, algunos estudios que han señalado posibles deficiencias en el modelo del tamiz mecánico, por ejemplo Wright *et al.* (1983), recomendaron la interpretación cautelosa de los espacios entre branquiespinas, debido a que encontraron que estos subestimaron el tamaño de las presas retenidas. Estos autores señalaron que los espacios entre las branquiespinas podrían variar con el funcionamiento del arco durante la alimentación, lo que podría deberse a los músculos faríngeos (Schmitz y Baker 1969, en Gerking 1994) o al músculo longitudinal localizado en la base de las branquiespinas (Gerking, 1994). Wright *et al.* (*op. cit.*) también objetaron que las mediciones de dichos espacios se realizan en su mayoría en especímenes muertos, en los cuales los tejidos podrían estar contraídos. A este respecto se ha indicado que el encogimiento del arco branquial debido a su fijación en formalina (diluida al 10 %) es de sólo el 4 % (Hoogenboezem *et al.* 1993), por lo que se espera que no tenga un

efecto apreciable en reducir las dimensiones de los espacios entre branquiespinas. Es importante mencionar, que como lo señalaron Wright y colaboradores (1983), la especie utilizada por ellos (*Pomoxis annularis*) sólo es inicialmente planctívora, y conforme crece cambia a insectívora y piscívora, por lo que se alimenta por depredación activa, no por filtración, y cuenta con branquiespinas numerosas, largas y finamente espaciadas solo en el primer arco, lo que podría explicar en este caso, la subestimación del tamaño de las presas retenidas observada por estos autores.

Por su parte Friedland *et al.* (1984, citado en Gerking, 1984), observaron que *Brevoortia tyrannus* es capaz de capturar partículas más pequeñas que los espacios entre sus branquiespinas, lo cual explicaron señalando que esta especie ingiere detritus, el que afecta el funcionamiento de la malla de filtración. Sin embargo, parece poco probable que este mecanismo se presente en el caso de la sardina monterrey, dados sus hábitos pelágicos. A este respecto, Rubenstein y Koehl (1977) mencionaron que la acumulación de cualquier tipo de partículas en el filtro, podría resultar en cambios estructurales que alteraran la capacidad de captura y aumentarían a su vez la resistencia hidrodinámica al flujo del filtro. Es decir que las mismas partículas acumuladas podrían actuar como filtros, permitiendo capturar partículas más pequeñas que los espacios. De estos dos efectos, indicaron que, usualmente la intensidad de la captura de partículas aumenta antes de que ocurran grandes cambios en la resistencia debido a la obstrucción del filtro. Señalaron también que dado que los organismos remueven constantemente de sus filtros las partículas capturadas, es poco común que se presente la obstrucción que provoque cambios apreciables en el desempeño del filtro. En opinión de los autores, la consideración de estos procesos secundarios revela que uno de los medios por los cuales un animal podría alterar las capacidades de su filtro, como alimentarse de partículas de diferente tamaño, sería cambiando la tasa de limpieza de su filtro.

Una característica de las branquiespinas que podría modificar los espacios entre ellas y por tanto afectar la estimación de las probabilidades de retención, son los dentículos ornamentados que poseen estas. Con relación a esto, Gibson (1988) indicó que estos procesos podrían reducir los espacios en un 32 a 14% si están opuestos, y en un 27 a 22% si están alternados. En la sardina monterrey, estos dentículos se encuentran aparentemente alternados, sin embargo, se desconoce su orientación exacta y funcionamiento durante la alimentación. López-Martínez (1991) realizó mediciones en estas estructuras, determinando que aumentan en

longitud con el crecimiento de la sardina. Anteriormente Scofield (1934) señaló que los dentículos aparecen a los 50 mm de LP y se encuentran completamente desarrollados a los 100 mm de LP.

Como un enfoque alternativo al modelo del tamiz mecánico, Gerking (1994) señala que es posible que el mucus sobre las branquiespinas o la faringe tenga también importancia en la retención de partículas. Sin embargo aún no es posible explicar el efecto de esta sustancia.

CAPACIDADES DEL APARATO FILTRADOR DE LA SARDINA MONTERREY

La distribución de frecuencias acumuladas de los espacios entre branquiespinas adyacentes ponderada por su longitud, corresponde a la estimación de la probabilidad de captura en función del tamaño de la partícula alimenticia (Boyd 1976, Mummert y Drenner 1986). Dependiendo de las distribuciones de probabilidades obtenidas (Fig. 12), se considerará que las presas cuyo tamaño corresponda a probabilidades de retención mayores o iguales al 50% (TP50% de la tabla 5) estarán bien representadas, por lo que a su vez podrán ser consideradas como componentes reales de la dieta de la sardina, mientras que aquellas presas de tamaños correspondientes a probabilidades menores al 50% serán consideradas como componentes accidentales de la dieta de la sardina.

En la figura 12, toda línea paralela al eje x que se origine en cualquier valor de probabilidad y que corte a las seis curvas representadas, se denominará *eficiencia de filtración* (Mummert y Drenner, 1986). Si se selecciona la línea del 50%, los tamaños de presa correspondientes a los puntos de corte constituirán para cada LP de la sardina los TP50% definidos previamente, mismos que se presentan en la tabla 5. Tanto en esta tabla como en la figura 12 se observa que para un valor de probabilidad, entre más grande sea la sardina, aumenta el tamaño de las presas susceptibles de ser retenidas por las branquiespinas, y que a mayor eficiencia de filtración, la diferencia entre los tamaños de partícula que es capaz de retener cada uno de los organismos representados, es más grande; visto de otra manera, a mayor tamaño de la presa aumenta la probabilidad que tiene ésta de ser retenida por las branquiespinas. En la misma figura se observa que la inclinación de las curvas disminuye conforme la LP de la sardina es mayor, lo cual a su vez se refleja en un aumento en el intervalo de retención, pues mientras que a los 40 mm LP el intervalo de retención es de 21.6 μm , a los 80 mm LP aumenta a 29.8 μm , y de los 150 mm a los 269 mm LP aumenta de 43.9 μm a 69 μm .

Con base en las probabilidades de retención calculadas y diferentes clasificaciones del plancton por tamaños (Fig. 1 A y 1 B), se sugiere que la sardina perdería gradualmente la

capacidad de retener partículas del microplancton conforme va creciendo. Si consideramos las 200 micras como la dimensión máxima promedio del fitoplancton, una sardina juvenil de 58 mm de LP podría retener solo las especies más grandes (de 130 a 200 micras) con una eficiencia mayor al 70%, mientras que una sardina de 80 mm de LP podría capturar partículas de 150 a 200 μm con la misma eficiencia de filtración. Sin embargo para sardinas de 150 mm de LP la eficiencia de filtración para el mismo intervalo de partículas sería de 15 a 60 %. A su vez las sardinas más grandes (269 mm) muestran una eficiencia menor al 15 % para las especies de ese grupo de tamaños.

Este análisis de las capacidades físicas de retención del aparato filtrador de la sardina, sugiere que las presas más susceptibles a ser capturadas corresponden al mesozooplancton y macrozooplancton, y que gradualmente va perdiendo la capacidad de retener especies del microplancton, que incluye fitoplancton y protozoarios (radiolarios, ciliados y foraminíferos).

Estos resultados coinciden con los contenidos estomacales clasificados por tamaños reportados por López-Martínez (1991) (tabla VII, pág. 58), en los que se observa que el porcentaje de partículas menores de 114 μm es inferior al 1% para todas las clases de longitud de las sardinas que analizó.

Como se mencionó previamente, en las revisiones de la ecología trófica en especies intermedias, se concluye que estas son altamente oportunistas y que seleccionan las partículas más grandes disponibles, obteniendo la mayor proporción de su dieta alimentándose por depredación activa especialmente de copépodos herbívoros, mientras que la filtración directa de fitoplancton sería de importancia secundaria (James 1988), sin embargo esto no excluiría que durante la temporada de surgencias la filtración de zooplancton también pudiera ser importante.

La presencia de especies fitoplanctónicas en el tracto digestivo de la sardina monterrey, podría explicarse considerando que algunas de las especies más abundantes en el fitoplancton de las áreas de surgencias (*Chaetoceros spp*, *Skeletonema sp*, *Nitzchia spp*), son capaces de formar largas cadenas filamentosas o masas gelatinosas de varios milímetros y en algunos casos centímetros, lo cual las hace disponibles a peces grandes aún sin adaptaciones como las branquiespinas (Ryther, 1969). Al respecto, Parr (1930) reanalizó los resultados de Lewis (1929) que sugerían un mayor consumo de fitoplancton que de copépodos, y concluyó que estos últimos eran objeto de búsqueda especial por parte de la sardina, mientras que las diatomeas y los dinoflagelados eran ingeridos accidentalmente.

CAPACIDAD DIGESTIVA PARA ASIMILAR FITOPLANCTON

De acuerdo con Gerking (1994), existe una escuela de pensamiento que señala que los peces herbívoros requieren comida de origen animal para poder crecer, mientras que algunas evidencias favorecen la conclusión tentativa de que ciertas especies pueden sobrevivir alimentándose exclusivamente de plantas, como algunas tilapias. Este mismo autor menciona algunos trabajos que afirman que todos los aminoácidos esenciales requeridos para el crecimiento de los peces están presentes en varias plantas examinadas (Wilson 1985 en Gerking, 1994), sin embargo también señaló que no existe la certeza de que estén en las cantidades adecuadas para soportar el crecimiento y la reproducción a largo plazo.

Los reportes de algunos experimentos de alimentación con larvas de anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) (Blaxter y Hunter 1982, Lasker 1978) señalan que las partículas menores de 40 μm de diámetro efectivo son inadecuadas como alimento. En particular, Lasker (1978) señaló que durante su primera alimentación, la larva de esta especie necesita densidades relativamente altas de partículas de 30 a 50 μm para su metabolismo y crecimiento. Aunque durante su estudio, el dinoflagelado más dominante en el medio marino resultó ser nutricionalmente deficiente para los requerimientos de esta especie. Por su parte, en Blaxter y Hunter (1982) se hace referencia a diversos estudios en los que algunos dinoflagelados, pequeños flagelados y diatomeas resultaron inadecuados como alimento para esta anchoveta. La larva no sobrevivió al alimentarse con *Gonyaulax* (40 μm \varnothing), por lo que concluyen que es dudoso que especies similares de dinoflagelados (*Gymnodinium*, *Prorocentrum* y *Peridinium*) pudieran soportar el crecimiento de la anchoveta norteña, porque son más pequeños. En cuanto a pequeños flagelados, la larva no se alimentó de *Chlamydomonas* ni *Dunaliella*, rechazando también a las diatomeas de los géneros *Ditylum*, *Chaetoceros*, *Thalassiosira* y *Leptocylindrus*. En el caso de las larvas de sardina europea (*Sardina pilchardus*), las especies encontradas en el estomago fueron *Chlamydomonas* (3-8 μm), *Dunaliella* (5-12 μm), *Olisthodiscus* (10-15 μm), *Cryptomonas* (12-20 μm), *Halosphaera* (15-25 μm), *Prorocentrum* (30-40 μm), *Ditylium* y *Lauderia*, sin embargo ninguna larva sobrevivió.

Respecto al primer alimento de la sardina, Blaxter y Hunter (1982) concluyen que corresponde a las larvas nauplio de copépodos (50-100 μm). Arthur (1956) señaló que, mientras que las larvas de 4.5 mm longitud se alimentan de objetos de 2 a 80 μm , las de 10 mm de longitud pueden utilizar partículas de hasta 200 μm , principalmente huevos y nauplios y etapas copepoides.

En cuanto a la digestión del fitoplancton, Gerking (1994) señaló que probablemente las conchas de silicón de las diatomeas, que son porosas, puedan ser penetradas por las enzimas digestivas sin alterar su estructura. No obstante Radovich (1952) mencionó que en la parte inferior del intestino, parecería que algunas de las diatomeas no estaban digeridas pues tanto sus paredes como los pigmentos fotosintéticos contenidos en su interior estaban intactos. A diferencia de las presas mayores de cuerpo suave (posiblemente crustáceos) que en este punto eran irreconocibles.

Un estudio de las interacciones en las redes tróficas marinas que determinó mediante análisis de isótopos de carbono estables, la asimilación de carbono en los tejidos de *Engraulis capensis* (Monteiro, *et al.*, 1991), señala que el fitoplancton es una fuente de carbono insignificante para esta especie. Monteiro *et al.* (1991) concluyeron que los requerimientos de carbono de esta especie de anchoveta son suministrados a través de 2 o 3 transferencias entre categorías tróficas. Lo que sugiere que la red alimentaria pelágica es muy compleja, señalando que hay organismos omnívoros en todas las posiciones consumidoras. Estos resultados contradicen los puntos de vista más tradicionales, como la hipótesis de Ryther (1969), y los estudios que apoyados en ella han conferido al fitoplancton un papel predominante como alimento de la sardina.

10.6. Area de filtración

En la figura 13 se observa que el área de filtración aumenta con respecto a la longitud patrón. El segmento ceratobranquial tiene la mayor área de filtración, seguido por el epibranquial y el hipobranquial. Esto sugiere que el crecimiento en longitud de las branquiespinas tiene un efecto principal en el área de filtración, ya que como se comentó previamente, el segmento ceratobranquial posee las branquiespinas más largas, contribuyendo con el 47.63 % a la suma total de longitudes de las branquiespinas antes de los 80 mm de LP, mientras que a LP mayores de 80 mm contribuye con el 38.54 %; las otras variables importantes que determinan el aumento en el área de filtración son el espacio entre las branquiespinas y el número de ellas.

La ecuación ajustada a la relación entre el área de filtración total y la LP indica una ligera alometría negativa (coeficiente de alometría: 1.78), ya que el modelo de similitud geométrica define la isometría o mantenimiento de la forma, cuando al aumentar de tamaño, las dimensiones de área de un objeto se incrementan en una proporción al cuadrado de su longitud (Emerson *et al.* 1994). Ponce de León (1996) realizó una estimación del área total del

arco de la sardina monterrey en la zona de Ensenada, incluyendo tanto el área de los espacios entre las branquiespinas como el área de las propias branquiespinas, tal como fue definido previamente por Magnuson y Heitz (1971) para algunos escómbridos. En la sardina, Ponce de León (1996) determinó un aumento proporcional del área total del arco con respecto a la LP, lo que no concuerda con el modelo de similitud geométrica mencionado anteriormente. Bajo la metodología de alta resolución empleada en este trabajo, es posible probar que el área de las branquiespinas contribuye muy poco al área total del arco (25 % a lo mas; 15 % en promedio).

No obstante la diferencia implícita entre área total del arco y área de filtración total del arco, los resultados de Magnuson y Heitz (*op. cit.*) también indican una relación alométrica negativa (coeficientes de alometría de 1.4 a 1.8) entre el área total del arco y la LP en las especies analizadas por ellos. Es posible que la estimación del área total del arco, se deba en parte a tratar de reducir la gran cantidad de mediciones que son requeridas para estimar solo el área a través de la cual fluye el agua, puesto que en ninguno de los trabajos consultados se justifican las ventajas de una estimación sobre la otra.

Las ecuaciones propuestas por Gibson (1988) para explicar la relación entre el área de filtración y la longitud total en *Clupea harengus*, también indican una relación alométrica negativa (coeficiente de alometría: 1.645), aunque este autor menciona erróneamente que la relación es alométrica positiva.

Los antecedentes arriba mencionados se han enfocado a describir el incremento del área de filtración, dando poca atención a su posible influencia en la alimentación de los peces. Sin embargo, las consecuencias del crecimiento alométrico del área de filtración son importantes, pues se considera que los órganos cuya función depende de su superficie, como el intestino y las branquias, deben crecer más rápido que la masa corporal para mantener su eficiencia (Begon *et al.* 1986). La función desempeñada por el aparato branquial está muy relacionada con el área de filtración, pues a mayor área mayor volumen de agua filtrado por unidad de tiempo (Ponce de León, 1996), por lo que los resultados sugieren que la eficiencia de esta estructura cambia con el crecimiento de la sardina, pues las sardinas más grandes tienen relativamente menor área de filtración que las sardinas de menor tamaño. Es aceptado que muchas relaciones alométricas tienen valor adaptativo (Futuyma 1986), y en el caso del aparato filtrador se podría especular que si la proporción entre el área de filtración y la LP se mantuviera constante (coeficiente = 2; isometría) o se incrementara (coeficiente > 2; alometría

positiva), la resistencia hidrodinámica del filtro al flujo del agua se vería aumentada, lo que a su vez incrementaría el costo energético de la alimentación por filtración.

Pauly (1981) señala que en los peces el anabolismo, y por tanto el crecimiento, dependen de la obtención de alimento adecuado y del suministro de oxígeno, lo cual describe como la condición necesaria y la condición suficiente, respectivamente. En apoyo al trabajo de von Bertalanffy (1938), Pauly (*op. cit.*) argumenta que la superficie de las branquias es la limitante del crecimiento, debido a que la relación entre el área de la superficie de las branquias y el peso del cuerpo, indica que estas estructuras no pueden crecer tan rápido como el peso corporal, cuando de hecho el coeficiente (0.8) presentado por este autor sugiere lo contrario, pues en el caso de la relación área/volumen de un órgano respecto al cuerpo, la condición de isometría señala que el valor del exponente del volumen corporal es de $2/3$ (= 0.6666). Por el contrario, en la sardina el área de filtración no crece tan rápido como el peso (coeficiente 0.6094), como lo sugiere la estimación realizada en este trabajo con ayuda de la relación peso - longitud de *S. caeruleus* calculada por Rodríguez-Sánchez y Ponce-Díaz (1986). Esta situación podría tener un efecto sobre la condición necesaria para el crecimiento indicada por Pauly (*op. cit.*).

10.7. Índice de densidad de branquiespinas

El significado de la densidad de branquiespinas, puede interpretarse en relación con el crecimiento del arco, el incremento del número de branquiespinas y los espacios entre ellas. Al determinarse como un índice decreciente con respecto a la longitud del pez, coincide con las tasas de crecimiento del arco y de incremento del número de branquiespinas. Lo que a su vez, concuerda con el aumento observado en la separación de las branquiespinas conforme la sardina crece, tal como se discutió previamente. La tendencia observada en la densidad de branquiespinas coincide con la estimación de Ponce de León (1996) en esta especie y con los resultados de Rodríguez-Sánchez (1989) en tres especies de sardina crinuda (*Opisthonema spp.*). En este último caso, el autor utilizó la densidad de branquiespinas para caracterizar e identificar a tres especies simpátricas de sardina crinuda (*O. bulleri*, *O. medirrastrae* y *O. libertate*), y además sugirió su análisis como elemento que podría permitir entender el aprovechamiento diferencial de cada especie de los recursos alimentarios disponibles en el medio, debido a la estrecha relación que guarda con los espacios entre las branquiespinas (Rodríguez-Sánchez, *op. cit.*).

10.8. Propuesta de estimación indirecta del área de filtración y del espacio promedio entre branquiespinas

Estimación del área de filtración a través del índice de densidad de branquiespinas.

Las relaciones del área de filtración del segmento ceratobranquial y del área de filtración del arco completo con respecto al índice de densidad de branquiespinas, presentadas en la figura 16, fueron muy similares. Se observa en términos generales, que a mayor índice de densidad de branquiespinas le corresponde menor área de filtración. Para índices mayores de 4.5, la similitud entre el área de filtración del segmento ceratobranquial y el área de filtración total es más estrecha, mientras que a valores de densidad menores de 4.5, se observa una ligera divergencia entre ambas áreas de filtración. Esto se explicaría considerando los cambios en la contribución a la suma total de longitudes de branquiespinas, por parte del segmento ceratobranquial. Como se comentó previamente, a LP menores de 80 mm (IDB > 4.5) la suma de las longitudes de las branquiespinas ceratobranquiales contribuye con casi la mitad a la suma total, mientras que a longitudes mayores de 80 mm de LP (IDB < 4.5), esta contribución disminuye a 38.54 %. La similitud en las tendencias con respecto al IDB de éstas dos áreas de filtración, sugiere que es factible estimar el área de filtración del arco completo a través del índice de densidad de branquiespinas en el segmento ceratobranquial, apoyándose también en la alta correlación (0.9323) observada entre estas dos últimas variables.

Estimación del espacio entre branquiespinas a través del índice de densidad de branquiespinas

La tendencia con respecto al índice de densidad de branquiespinas ceratobranquiales de los valores promedio del espacio entre branquiespinas del segmento ceratobranquial y del arco completo es muy semejante (figura 17), por lo cual, al igual que en el caso anterior, consideramos que el IDB puede utilizarse para estimar de manera adecuada el espacio promedio entre las branquiespinas de todo el arco. Se observa que a mayor índice de densidad el espacio entre branquiespinas es menor. Este resultado coincide con la explicación que Rodríguez-Sánchez (1989) da a la disminución del índice de densidad de branquiespinas con respecto al aumento de la LP en tres especies de *Opisthonema*. Por el contrario, aunque Ponce de León (1996) determinó en *S. caeruleus* una tendencia similar en la densidad de branquiespinas, los espacios medidos por la misma autora no fueron congruentes con esto, por lo que sugirió un efecto del grosor de las branquiespinas, mayor al observado en este trabajo como se discutió

anteriormente. Asimismo, Ponce de León (1996) reconoce que la medición con micrómetro de los espacios entre las branquiespinas puede presentar errores grandes, por lo que recomienda buscar e implementar una técnica de medición más eficiente.

Considerando el área de filtración total y el espacio entre branquiespinas al mismo tiempo, la disminución del índice de densidad de branquiespinas con la LP, refleja el aumento en la separación de las branquiespinas, lo que a su vez incrementa el área de filtración del arco. Esto sugiere que el análisis de los cambios en la estructura del aparato filtrador debe tomar en cuenta tanto al área de filtración, como a los espacios entre las branquiespinas, para evitar suponer erróneamente que solo el área de filtración determina la eficiencia alimentaria. Una gran superficie de filtración depende no solo de branquiespinas largas, sino que también puede ser consecuencia de una separación grande entre las mismas, lo que de acuerdo con el modelo del tamiz mecánico, limitaría las presas accesibles a aquellas de tamaños iguales o mayores que los espacios entre las branquiespinas.

La alta correlación observada con respecto al índice de densidad de branquiespinas del área de filtración y del espacio entre branquiespinas, así como la facilidad de cálculo del primero, sugieren su utilidad como un estimador indirecto de ambas variables tróficas. Por lo anterior, se proponen las dos ecuaciones ajustadas en la sección 9.8, para la estimación indirecta de las capacidades de filtración de la sardina monterrey en otras áreas, verificando en la medida de lo posible la exactitud de la estimación con mediciones directas de los arcos branquiales.

11. CONCLUSIONES

1. En la sardina monterrey el desarrollo en número de branquiespinas es asintótico. La disminución en la tasa de incremento de estas estructuras observada aproximadamente a los 150 mm de LP, coincide con la longitud de primera madurez, y aparentemente representa la reducción del crecimiento por la canalización de la energía consumida hacia la reproducción.
2. Los cambios en la disposición de las branquiespinas en el arco podrían conducir a cambios importantes en los hábitos alimentarios de la sardina a las longitudes en las que se presentan. Estos cambios podrían coincidir con la longitud de transformación de la larva (42 mm aproximadamente) y con el inicio de la filtración consistente (80 mm aproximadamente), tallas cercanas a las propuestas por otros autores que han utilizado análisis diferentes.
3. El espacio promedio entre las branquiespinas aumenta con el crecimiento de la sardina, por lo que la capacidad del aparato filtrador para retener partículas del microplancton se reduce con la longitud del pez.
4. La estimación de las probabilidades de retención de las branquiespinas, basada en la distribución de frecuencias acumuladas de los espacios entre ellas, sugiere que las presas más importantes de la sardina adulta corresponden a especies mayores de 200 μm , integrantes del mesoplancton y macroplancton.
5. La capacidad de la sardina de alimentarse por filtración y por depredación activa en respuesta a las condiciones del medio en las áreas donde habita, podría explicar el éxito de la especie y su gran abundancia.
6. La capacidad física de retención del aparato filtrador coincide con los resultados de las interacciones en redes tróficas (TPIS) que señalan el hecho de que las especies intermedias se alimentan principalmente de zooplancton, mientras que el fitoplancton es de importancia secundaria.
7. Las deficiencias que se han señalado en los estudios de contenidos estomacales para inferir los hábitos alimentarios de especies planctívoras, plantean la necesidad de analizar la morfología del aparato filtrador. En este sentido, además del desarrollo en número de branquiespinas, es importante considerar también la cantidad de estas, su morfología y los espacios entre ellas. Las diferencias funcionales entre especies con desarrollos similares

en número de branquiespinas estarían dadas tanto por la magnitud de los espacios entre sus branquiespinas como por la cantidad de estas.

8. El área de filtración con respecto a la LP y con respecto al volumen corporal presenta un crecimiento alométrico negativo, lo que podría sugerir un efecto sobre la condición necesaria en el crecimiento de la sardina, es decir en la obtención de alimento adecuado.
9. La facilidad de cálculo del índice de densidad de branquiespinas, así como la alta correlación que presenta con el área total de filtración y el espacio promedio entre branquiespinas, sugiere su uso como estimador de ambas variables tróficas, e incluso como variable por si misma, para realizar comparaciones entre especies de hábitos similares.

12. RECOMENDACIONES Y SUGERENCIAS PARA TRABAJOS FUTUROS

Con el fin de establecer de manera más completa el papel que *Sardinops caeruleus* desempeña en la red trófica marina, y entender sus interacciones con su medio, es recomendable realizar estudios en diversas disciplinas.

Es imprescindible continuar con la utilización de herramientas tecnológicas actuales, como la video-digitalización, medición y análisis de imágenes por computadora, empleadas en este trabajo, para abundar sobre detalles estructurales de la morfología del aparato filtrador de la sardina. De manera particular, sería muy útil realizar análisis morfológicos detallados del desarrollo ontogénico de los dentículos presentes en las branquiespinas de esta especie. Debido a que aún no se conoce la posición de estas estructuras durante la alimentación, es deseable diseñar experimentos que proporcionen información al respecto.

Las ventajas de las herramientas mencionadas, además de la alta resolución que poseen, radican en que pertenecen a un campo en desarrollo que muestra progresos importantes tendientes a facilitar y complementar los procedimientos de medición. Sin embargo debido a su costo, aún no son de uso generalizado.

Sería sumamente importante realizar análisis de la morfología funcional del aparato filtrador en conjunto con estudios de alimentación experimentales y de campo, además de contar con estudios de asimilación de carbono a través del uso de isótopos marcados, considerando estrategias de muestreo que permitan abarcar la mayoría de las condiciones del medio y del desarrollo ontogénico de la especie, para contrastar y complementar la información de diferentes metodologías, y que los resultados sean lo más completos y confiables posibles para estudios de trofodinámica.

13. BIBLIOGRAFIA CITADA

- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster y D. B. Wake (1979). Size and shape in ontogeny and phylogeny. Paleobiology 5(3): 296-317.
- Anónimo (1983). Pesquería de sardina en Baja California Sur. Informe final a la Secretaria de Pesca. CICIMAR/IPN, La Paz, B.C.S. México. 279 p.
- Anónimo. (1990). West coast of North America, coastal and ocean zones strategic assessment: Data atlas. Invertebrate and fish volume. NOAA. Prepub. ed. 104 p.
- Anónimo (1996). Anuario estadístico de pesca 1995. SEMARNAP, México D.F. 235 p.
- Arthur, D. K. (1976). Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California Current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, and *Trachurus symmetricus*. Fishery Bulletin 74(3): 517-530.
- Balart, E. F. (1985). Osteological development of the hyobranchial apparatus in *Engraulis capensis*. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 51(4): 515-519.
- Baumgartner, T. R., A. Soutar, y V. Ferreira-Bartrina (1992). Reconstruction of the history of pacific sardine and northern anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara basin, California. CalCOFI Reports 33: 24-40.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend (1986). Ecology. Individuals, populations, and communities. Sinauer Associates . Sunderland, Massachusetts. 876 p.
- Berry, F. H. e I. Barret (1963). Gillraker analysis and speciation in the thread herring genus *Ophistonema*. Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin 7(2): 113-153.
- Blaxter, J. H. S. y J. R. Hunter (1982). The Biology of clupeoid fishes. Advances in marine biology 20: 1-223.
- Boney, A. D. (1989). Phytoplankton. 2a ed. Edward Arnold, Division of Hodder and Stoughton. U. K. 118 p.
- Boyd, C. M. (1976). Selection of particle sizes by filter-feeding copepods: A plea for reason. Limnology and Oceanography 21: 175-180.
- Cailliet, G. M., M. S. Love y A. W. Ebeling (1986). Fishes. A field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history. Wadsworth Publishing Company. California. 194 p.
- Draper, N. y H. Smith (1981). Applied regression analysis. 2a ed. John Wiley & Sons. 709 p.

- Durbin, A. G. (1979). Food selection by plankton feeding fishes. 203-218. *In*: H. Clepper (ed). Predator-Prey systems in fisheries management. International symposium on predator-prey systems in fish communities and their role in fisheries management, Atlanta Georgia, July 24-27, 1978. Sport Fishing Institute. Washington, D.C.
- Eggers, D. M. (1982). Planktivore preference by prey size. Ecology **63**(2): 381-390.
- Emerson, S.B., H.W. Greene y E.L. Charnov (1994). Allometric aspects of predator-prey interactions. 123-139. *In*: P. C. Wainwright and S. M. Reilly (eds). Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology. The University of Chicago Press. Chicago.
- Friedland, K. D. (1985). Functional morphology of the branchial basket structures associated with feeding in the Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* (Pisces: Clupeidae). Copeia (4): 1018-1027.
- Futuyma, D. (1986). Evolutionary Biology. Sinauer Associates . Sunderland, Massachusetts. 600 p.
- Gerking, S.D. (1994). Feeding Ecology of Fish. Academic Press. 416 p.
- Gibson, R. N. (1988). Development, morphometry and particle retention capability of the gill rakers in the herring, *Clupea harengus* L. Journal of Fish Biology **32**: 949-962.
- Gibson, R. N. e I. A. Ezzi (1992). The relative profitability of particulate- and filter-feeding in the herring, *Clupea harengus* L. Journal of Fish Biology **40**: 577-590.
- Guinea, J. y F. Fernandez (1992). Morphological and biometrical study of the gill rakers in four species of mullet. Journal of Fish Biology **41**: 381-397.
- Hammann, M. G. (1985). El Desarrollo del aparato filtrador en sábalo americano (*Alosa sapidissima*), un pez planctívoro: un estudio preliminar. Ciencias Marinas (Mex.) **11**(2): 148-163.
- Hand, C. H. y L. J. Berner (1959). Food of the pacific sardine (*Sardinops caerulea*). Fishery Bulletin **60**(164): 175-184.
- Hart, J. L. (1937). Year class variation in vertebra number among pilchards (*Sardinops caerulea*). Transactions of The Royal Society of Canada: 71-77.
- Hart, J. L. y G. H. Wailes (1931). The food of the pilchard, *Sardinops caerulea* (Girard), off the coast of British Columbia. Biol. Bd. Canada, Contr. Canadian Biol. and Fish., n.s. **7**(19): 247-254.
- Hjort, J. (1913). Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer **19**: 1-228.

- 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.
- Hoogenboezem, W., E. H. R. R. Lammens, P. J. MacGillavry y F. A. Sibbing (1993). Prey retention and sieve adjustment in filter-feeding bream (*Abramis brama*) (Cyprinidae). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science **50**: 465-471.
- Hoogenboezem, W., F. A. Sibbing, J. W. M. Osse, J. G. M. Van den Boogaart, E. H. R. R. Lammens y A. Terlouw (1990). X-ray measurements of gill-arch movements in filter-feeding bream, *Abramis brama* (Cyprinidae). Journal of Fish Biology **36**: 47-58.
- Hoogenboezem, W., J. G. M. Van den Boogaart, F. A. Sibbing, E. H. R. R. Lammens , A. Terlouw y J. W. M. Osse (1991). A new model of particle retention and branchial sieve adjustment in filter-feeding bream (*Abramis brama*, Cyprinidae). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science **48**: 7-18.
- Hubbs, C. L. (1929). The generic relationships and nomenclature of the California sardine. Proceedings of the California Academy of Sciences **18**(11): 261-265.
- James, A. G. (1988). Are clupeid microphagists herbivorous or omnivorous? A review of the diets of some commercially important clupeids. South African Journal of Marine Sciences **7**: 161-177.
- Jumars, (1993). Concepts in biological oceanography. An interdisciplinary primer. Oxford University Press. New York. 348 p.
- Kawasaki, T. y A. Kumagai (1984). Food of the far eastern sardine and their implication in the fluctuation pattern of the sardine stocks. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries **50**(10): 1657-1663.
- King, D. P. F. y P. R. Macleod (1976). Comparison of the food and filtering mechanism of pilchard and anchovy off South West Africa, 1971-1972. Sea Fish. Branch Investigations Report (111): 1-29.
- Klingenberg, C. P. (1996). Multivariate allometry. 23-49. In: L.F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G.J.P. Naylor y D.E. Slice (eds). Advances in morphometrics. NATO ASI Series vol. 284. Plenum Press.
- Lauder, G. V. (1983). Food capture. 280-311. In: P. W. Webb y D. Weihs (eds). Fish Biomechanics. Praeger Publishers. New York.

- Lasker, R. (1973). Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardine population in the California current. 265-284. In: J. H. Steele (ed). Marine food chains. Oliver & Boyd. Edinburgh.
- Lasker, R. (1978). The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California current: identification of factors contributing to recruitment failure. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer **173**: 212-230.
- Lasker, R. y A. MacCall (1983). New ideas on the fluctuations of the clupeoid stocks off California. 110-120. In: CNC/SCOR proc of the Joint Oceanog Assembly 1982 - General Symposia. Ottawa, Canada.
- Lewis, R. C. (1929). The food habits of the California sardine in relation to the seasonal distribution of microplankton. Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography of the University of California **2(3)**: 155-180.
- Lewontin, R. (1966). On the measurement of relative variability. Systematic Zoology **15**: 141-142.
- Lindsey, C. C. (1981). Stocks are chameleons: Plasticity in gill rakers of coregonid fishes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. **38**: 1497-1506.
- Lluch-Belda, D. (1997). A proposal for IAI phase II research. Biological Action Centers (BACs). IAI - Phase I Workshop : Comparative studies on the physical and biological environments of upwelling temperate areas. La Paz, B.C.S., México. July 2-4 1997.
- Lluch-Belda, D., R. J. M. Crawford, T. Kawasaki, A. D. MacCall, R. H. Parrish, R. A. Schwartzlose y P. E. Smith (1989). World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: The regime problem. South African Journal of Marine Science **8**: 195-205.
- 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.
- López-Martínez, J. (1991). Alimentación de juveniles y adultos de sardina monterrey, *Sardinops sagax caeruleus* (Girard), en el Norte de Isla Tiburón durante invierno de 1990. Tesis de maestría, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B.C., 127 p.
- Magnuson, J. J. y J. G. Heitz (1971). Gill Raker apparatus and food selectivity among mackerels, tunas, and dolphins. Fishery Bulletin **69(2)**: 361-370.
- Mais, K. F. (1972). A subpopulation study of the Pacific sardine. California Fish and Game **58(4)**: 296-314.

- Matarese, A. C., A. W. Kendall Jr., D. M. Blood y B. M. Vinter (1989). Laboratory guide to early life history stages of northeast Pacific fishes. U.S. Dept. of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, NOAA. Seattle, WA. 652 p.
- McElman, J. F. and E. K. Balon (1985). Early ontogeny of walleye, *Stizostedion vitreum*, with steps of saltatory development. 92-131. In: E. K. Balon (ed). Early life histories of fishes. New developmental, ecological and evolutionary perspectives. Dr W. Junk Publishers. Dordrecht, The Netherlands.
- Monteiro, P. M. S., A. G. James, A. D. Sholto-Douglas y J. G. Field (1991). The $\delta^{13}\text{C}$ trophic position isotope spectrum as a tool to define and quantify carbon pathways in marine food webs. Marine Ecology Progress Series 78: 33-40.
- Mummert, J. R. y R. W. Drenner (1986). Effect of fish size on the filtering efficiency and selective particle ingestion of a filter-feeding clupeid. Transactions of the American Fisheries Society 115: 522-528.
- Murphy, G. I. (1966). Population biology of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). Proceedings of the California Academy of Sciences 34(1): 1-84.
- Nakai, J. (1938). On the relation between the structure of gill rakers and food of the far eastern sardine. Fisheries Research (Japan) 33(12): 547-561.
- Nelson, G. J. (1967). Epibranchial organs in lower teleostean fishes. J. Zool., Lond. 153: 71-89.
- Parsons, T. R., M. Takahashi y B. Hargrave (1984). Biological Oceanography Processes, 3rd. Ed. Pergamon International Press. 330 p.
- Parr, A. E. (1930). Is the presence of phytoplankton in the stomach contents of the California sardine caused by special pursuit or merely due to incidental ingestion? Ecology 11(2): 465-468.
- Parrish, R. H., R. Serra, y W.S. Grant (1989). The monotypic sardines, *Sardina* and *Sardinops*: their taxonomy, distribution, stock structure, and zoogeography. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 46(11): 2019-2036.
- 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. (1942). Osteology of the sardine (*Sardinops caerulea*). Journal of Morphology 70(3): 463-500.

- Ponce de León, S. A. (1996). Análisis comparativo del desarrollo de la morfología funcional de alimentación en la sardina monterrey (*Sardinops sagax caeruleus*) y la anchoveta norteña (*Engraulis mordax*). Tesis de maestría, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B.C., 140p.
- Radovich, J. (1952). Food of the Pacific sardine, *Sardinops caerulea*, from central Baja California and southern California. California Fish and Game **38(4)**: 575-585.
- Radovich, J. (1982). The collapse of the California sardine fishery. What have we learned? CalCOFI Reports **23**: 56-78.
- Ramirez-Granados, R. (1958). Aspectos biológicos y económicos de la pesquería de sardina *Sardinops caerulea* (Girard, 1854) en aguas mexicanas del Pacífico. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México D.F.
- Ricklefs, R. E. y D. B. Miles (1994). Ecological and evolutionary inferences from morphology: An ecological perspective. 13-41. In: P. C. Wainwright and S. M. Reilly (eds). Ecological morphology. Integrative organismal biology. The University of Chicago Press. Chicago.
- Rodríguez-Sánchez, R. (1989). Taxonomía de las especies del género *Opisthonema* (sardina crinuda) en el noroeste de México. Tesis de maestría. CICIMAR/IPN. La Paz, B.C.S., 101 p.
- Rodríguez-Sánchez, R., S. Hernández-Vazquez, D. Lluch-Belda, R. Félix-Uraga, S. Ortega-García, A. Villa-Arce, G. Ponce-Díaz, D. Lluch-Cota, (1996). Pesquería de pelágicos menores (sardinas y anchovetas). 317-350. In: M. Casas-Valdez y G. Ponce-Díaz (eds). Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. Vol. I. SEMARNAP / GOB. EDO. B. C. S. / FAO / UABCS / CIBNOR / CICIMAR, La Paz, B.C.S.
- Rodríguez-Sánchez, R. y G. Ponce-Díaz (1986). Resultados sobre dinámica poblacional de las principales especies de sardina en la costa pacífica de la península de Baja California y en el Golfo de California, durante octubre de 1984 a marzo de 1986. Informe Técnico, CICIMAR/IPN. La Paz, B.C.S. México. 171 p.
- Rosen, R. A. y D. C. Hales (1981). Feeding of paddlefish, *Polyodon spathula*. Copeia (2): 441-455.
- Rubenstein, D. I. y M. A. R. Koehl (1977). The mechanisms of filter feeding: some theoretical considerations. The American Naturalist **111(981)**: 981-994.
- Ryther, J. H. (1969). Relationship of photosynthesis to fish production in the sea. Science **166**: 72-76.

- Scofield, E. C. (1934). Early life history of the California sardine (*Sardina caerulea*), with special reference to distribution of eggs and larvae. Fish Bulletin (41): 1-48.
- Sieburth, J. McN., V. Smetacek y J. Lenz (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotropic compartments of plankton and their relationships to plankton size fractions. Limnology and Oceanography 23: 1256-1263.
- Soutar, A. (1967). The accumulation of fish debris in certain California coastal sediments. CalCOFI Reports 11: 136-139.
- Soutar, A. y J. D. Isaacs (1969). History of fish populations inferred from fish scales in anerobic sediments off California. CalCOFI Reports 13: 63-70.
- Sparre, P. y S. C. Venema (1995). Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca, No. 306.1, Rev. 1. Valparaíso, Chile, 440 p.
- Statistica (1995). Statistica for Windows (Volume III) Statistics II. StatSoft Inc. Tulsa, USA.
- Torres-Villegas, J. R., M. A. Reinecke-Reyes y R. Rodríguez-Sánchez (1986). Ciclo reproductor de *Sardinops sagax* (sardina monterrey), en el Golfo de California. Investigaciones Marinas CICIMAR 3(1): 52-68.
- Van den Berg, C., J. G. M. Van den Boogaart, F.A. Sibbing, E.H.R.R. Lammens y J. W.M. Osse (1993). Shape of zooplankton and retention in filter feeding: a quantitative comparison between industrial sieves and the branchial sieves of common bream (*Abramis brama*) and white bream (*Blicca bjoerkna*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 50: 716-724.
- Van den Berg, C., J. G. M. Van den Boogaart, F. A. Sibbing y J. W. M. Osse (1994). Implications of gill arch movements for filter feeding: an X-ray cinematographical study of filter-feeding white bream (*Blicca bjoerkna*) and common bream (*Abramis brama*). Journal of experimental Biology 191: 257-282.
- Van den Berg, C., G. J. M. V. Snik, J. G. M. Van den Boogaart, F. A. Sibbing y J. W. M. Osse (1994). Comparative microanatomy of the branchial sieve in three sympatric cyprinid species, related to filter-feeding mechanisms. Journal of Morphology 219: 73-87.
- von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). Human Biology 10(2):181-213.
- Walker, B. W. (1960). The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. Systematic Zoology 9(3): 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 Pt. 1): 303.
- Whitehead, P. J. P. y R. Rodríguez-Sánchez (1995). Familia Clupeidae. 1015-1025. *In*: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem (eds.) Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol II. Vertebrados - Parte 1. FAO Roma.
- Wong, M. (1973). Biología de la sardina del Golfo de California. CalCOFI Reports 17(1): 97-100.
- Wright, D. I., W. J. O'Brien, C. Luecke (1983). A new estimate of zooplankton retention by gill rakers and its ecological significance. Transactions of the American Fisheries Society 112: 638-646

Errata:

Página v:

- En Figura 16, la ecuación: $(AF = 5751.63 * LP^{(-3.1)})$ debe ser $(AF = 5751.63 * IDB^{(-3.1)})$
- En Figura 17, $(ESP = 0.72 * LP^{(-0.71)} - 0.12)$ debe ser $(ESP = 0.72 * IDB^{(-0.71)} - 0.12)$

Página 10:

- El pie de figura indica *Figura 1*, debe ser *Figura 2*.

Página 41:

- En la última línea del primer párrafo dice: $5451.63 * IDB^{(-3.1)}$; $r=0.9656$.
debe decir: $5751.63 * IDB^{(-3.1)}$; $r=0.9656$.
- En el pie de la figura 16, la ecuación: $(AF = 5751.63 * LP^{(-3.1)})$
debe ser $(AF = 5751.63 * IDB^{(-3.1)})$

Página 42:

- En el pie de la figura 17, la ecuación: $(ESP = 0.72 * LP^{(-0.71)} - 0.12)$
debe ser $(ESP = 0.72 * IDB^{(-0.71)} - 0.12)$