INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
CICIMAR-IPN

EFECTO DE ESTRUCTURAS HIDROGRÁFICAS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN TRIDIMENSIONAL DE LARVAS DE PECES EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN
CIENCIAS MARINAS

PRESENTA

EMILIO ADOLFO INDA DÍAZ

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DEL 2011

SIP-14 BIS

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** siendo las **12:00** horas del día **18** del mes de **NOVIEMBRE** del **2011** se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de **CICIMAR** para examinar la tesis titulada:

"EFECTO DE ESTRUCTURAS HIDROGRÁFICAS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN TRIDIMENSIONAL DE LARVAS DE PECES EN EL GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

INDA	**DÍAZ**	**EMILIO ADOLFO**
Apellido paterno	materno	nombre(s)

Con registro:

A	0	8	0	0	7	7

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

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

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO
Directora de Tesis

DR. MIGUEL FERNANDO LAVÍN PEREGRINA
2º. Director de Tesis

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

DR. DAVID AURIOLES GAMBOA

DR. HÉCTOR ABUID HERNÁNDEZ ARANA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARIA MARGARITA CASAS VALDEZ

PODER EJECUTIVO FEDERAL
ESTADOS UNIDOS MEXICANOS
MEXICO D.F.

IPN
CICIMAR
DIRECCION

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de **La Paz, B.C.S.,** el día **23** del mes **Noviembre** del año **2011**
el (la) que suscribe **MC. EMILIO ADOLFO INDA DÍAZ** alumno(a) del
Programa de **DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**
con número de registro **A080077** adscrito al **CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO y DR. MIGUEL FERNANDO LAVÍN PEREGRINA
y cede los derechos del trabajo titulado:

"EFECTO DE ESTRUCTURAS HIDROGRÁFICAS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN TRIDIMENSIONAL DE LARVAS DE PECES EN EL GOLFO DE CALIFORNIA"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: eindad@yahoo.com - lsvelasc@gmail.com - mlavin@cicese.mx
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

MC. EMILIO ADOLFO INDA DÍAZ
nombre y firma

AGRADECIMIENTOS.

Con especial agradecimiento para mis directores de tesis la Dra. Laura Sánchez Velasco y el Dr. Miguel Lavín Peregrina, por brindarme la oportunidad de colaborar con ellos, por el tiempo y dedicación al trabajo que se reune en esta tesis, el material biológico y de laboratorio facilitado, sus comentarios, consejos, y ejemplo.

A los miembros del Comité Tutoral, y el Comité de Rrevisor por sus valisoso comentarios.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN por permitirme realizar el presente estudio.
Al Centro de Investigación Científica y de Estudios Superiores de Ensenada (CICESE) en especial al laboratorio de Circulación y dispersión costera (CIRCOS) dirigido por el Dr. Miguel Lavín por permitirme realizar la estancia de investigación durante un semestre.

A los proyectos de la Dra. Laura Sánchez Velasco: SEP- Conacyt 'Asociaciones de larvas de peces, hábitat trófico y su relación con la estructura física en giros del Golfo de California' (105922); SIP-IPN 20110340 'Efectos de estructuras hidrográficas con énfasis sobre la distribución de larvas de peces y su ambiente trófico en el Golfo de California. Fase III.' Y del Doctor Miguel F. Lavín bajo el contrato CONACYT D41881-F y de presupuesto interno de CICESE.

A la tripulación del B/O Francisco de Ulloa por las facilidades técnicas otorgadas durante los cruceros realizados GOLCA0508, GOLCA00606, GOLCA0702.

A los integrantes de los Laboratorios de Larvas de Peces del CICIMAR y Circulación Costera de CICESE-Ensenada (Carlos Cabrera Ramos, Arturo I. Ocampo, y Víctor M. Godínez).

A innumerables personas que contribuyeron voluntaria e involuntariamente con sus valiosos comentarios, ayuda, enseñanzas, consejos, amistad, alegría, enojos, y apoyo.

DEDICATORIA.

Indudablemente a mi hijo **Itzam**!!!

Todo Lagarto sabe que ninguna tesis por buena que sea será tan valiosa
como tiempo compartido, y que nada suplirá mi ausencia en tus días para lograr esta.

Pero a este **Lagarto especial**, a ti hijo te digo que ocupas **todo** lugar en **mi corazón**,
todos mis pensamientos.

Esta tesis es muchas cosas, ejemplos sobre todo,
espero que un dia lo comprendamos juntos,
y puedas en parte justificarme.

Yo te quiero harrrrrrrrtoooooo!!!!!

A mis **Padres**, cimiento de todos mis logros.
A mis **Hermanos**, compañeros incansables, compañeros inalcanzables.

:

Master: Life goes on!!!

“Caminante no hay camino, sino estelas en la mar....”

A. Machado

ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS III
DEDICATORIA IV
RESUMEN XVII
Abstract XIX

INTRODUCCIÓN GENERAL 1
ANTECEDENTES 5
Interacciones físico-biológicas: larvas de peces 5
Distribución vertical de larvas de peces 6
Interacciones físico-biológicas en el Golfo de California 8
Distribución vertical de larvas de peces en el Golfo de California.....10
JUSTIFICACIÓN 12
HIPÓTESIS 13
OBJETIVOS 14
Objetivo General 14
Objetivos Particulares 14
MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES 15
Área de estudio 15
Zona norte GC 18
Archipiélago central 19
Zona sur GC 19
Trabajo de campo. 20
Trabajo de laboratorio. 21
Análisis de datos 21

RESULTADOS 22

CAPÍTULO I. EL ROL DE LA ZONA FRONTAL DEL ARCHIPIÉLAGO CENTRAL DEL GOLFO DE CALIFORNIA EN LA DISTRIBUCIÓN TRIDIMENSIONAL DE LARVAS DE PECES DURANTE EL PERIODO DE MEZCLA (INVIERNO) 22

INTRODUCCIÓN 22
HIPÓTESIS 24
OBJETIVO 24
MATERIALES Y MÉTODOS 24
RESULTADOS 26
Estructuras de mesoescala y su hidrografía 26
Larvas de peces: Abundancia y riqueza específica 31
Asociaciones de Larvas de Peces 33
DISCUSIÓN 39
Composición de especies y abundancia de larvas 39
Asociaciones de larvas de peces e hidrografía. 41
CONCLUSIONES 45

CAPÍTULO II. DISTRIBUCIÓN TRIDIMENSIONAL DE LARVAS DE PECES PELÁGICOS MENORES (Sardinops sagax y Engraulis mordax) en un frente de mezcla vertical y sus aguas circundantes 46

INTRODUCCIÓN 46
HIPÓTESIS 47
OBJETIVO 47
MATERIALES Y MÉTODOS 48
RESULTADOS 49
Indicadores ambientales 49
Distribución larval de Engraulis mordax y Sardinops sagax 53
Distribución de Engraulis mordax 53
Distribución de Sardinops sagax 56
Larvas de peces en realción a la estructura hidrográfica vertIIcal 56
DISCUSIÓN 58
CONCLUSIONES 63

CAPÍTULO III. Hidrografía del periodo de transición anticiclónico-ciclónico en el Golfo de California y su respuesta biológica 64

INTRODUCCIÓN 64
HIPÓTESIS 66
OBJETIVO 66
MATERIALES Y MÉTODOS 66
Clorofila-a y nutrientes 68
Análisis de datos 69
RESULTADOS 69
Estructuras de mesoescala 69
Circulación 72
Hidrografía 73
Distribución horizontal de propiedades 73
Estructura vertical 76
Indicadores biológicos.....79
Concentración de clorofila.....79
Biomasa de zooplancton.....80
Larvas de peces:
Abundancia y riqueza especifica 81
Asociaciones de Larvas de Peces 82
DISCUSIÓN 85
Hidrografía 85
Estructuras de mesoescala e Indicadores biológicos 89
Larvas de peces 93
CONCLUSIONES 94

CAPITULO IV. ACOPLAMIENTO FÍSICO-BIOLÓGICO EN ESTRUCTURAS HIDROGRÁFICAS de mesoescala en LA ZONA FRONTAL DEL GOLFO DE CALIFORNIA DURANTE LA FASE CICLÓNICA MADURA (AGOSTO 2008) 99

INTRODUCCIÓN 99
MATERIALES Y MÉTODOS 101
RESULTADOS 102
Estructuras de mesoescala 102
Circulación 106
Hidrografía 108
Distribución horizontal de propiedades 108
Estructura vertical 111
Indicadores biológicos 113
Biomasa de zooplancton 113
Larvas de peces:
Abundancia y riqueza especifica 114
Asociaciones de Larvas de Peces 115
DISCUSIÓN 118
CONCLUSIONES 123

DISCUSIÓN GENERAL 130
El sistema frontal y su evolución estacional 130
Recurrencia de estructuras hidrográficas
y retención de organismos 135
Asociaciones de larvas de peces y límites hidrográficos.....138
Riqueza y abundancia larvaria 138
Recurrencia espacio-temporal de asociaciones 141

CONCLUSIONES GENERALES 145

ANEXOS 165

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de ubicación, batimetría y principales accidentes topográficos. 16

Figura 2. Batimetría del Golfo de California (profundidad en metros), con nombres de lugares y cuencas. Recuadro interior: Diagrama de temperatura y salinidad con datos de CTD del Golfo de California y la masas de agua señaladas. (tomado de Lavín y Marinone 2003) 18

Figura 3. Mapa de la red de estaciones del crucero de Febrero del 2007. En azul las estaciones con muestreos de biológicos y lance de CTD, en negro estaciones solo con lance de CTD. La línea roja señala la estaciones selccionadas para el transecto vertical. 25

Figura 4. Promedios de 0-10m de: a) Temperatura (ºC), b) Salinidad, c) Oxígeno disuelto (mL/L). La línea blanca indica la posición del frente térmico. Las flechas sobre la figura 'c' indican la trayectoria de dos boyas de deriva liberadas durante el crucero. 27

Figura 5. Transecto vertical longitudinal indicando: (a) Temperatura (ºC), (b)Salinidad, (c) Densidad (kg/m^3) (isolíneas) y Velocidad Geostrófica(m/s) (color). 28

Figura 7. (Pàgina anterior). Abundancia de larvas de peces en cuatro estratos: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m, y (d) 150-200m. Asociaciones de larvas de peces en cuatro estratos: (e-i) 0-50m, (f-j) 50-100m, (g-k) 100-150m, y (h-l) 150-200m. El color de los polígonos indica diferentes asociaciones de larvas de peces (Azul = Asociación de Amplia Distribución, Naranja = Asociación Plataforma, Rosa = Asociación Giro, Verde = Asociación Sur). Las isolíneas negras indican (e-h) Temperatura (°C) y (i-l). Profundidad de la capa de mezcla. 31

Figura 6. Riqueza de especies de larvas de peces de 0-200m (número de especies). 31

Figura 8. Dendrograma de afinidad generado a partir de una matriz de similitud calculada mediante el índice de Bray-Curtis con base en la abundancia de larvas de peces transformada con raíz cuarta 34

Figura 9. Salinidad (isolíneas) y Asociaciones de larvas de peces (polígonos de color) en cuatro estratos de profundidad (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m, y (d) 150-200m. El frente térmico se indica con la línea naranja. 35

Figura 10. Oxígeno disuelto (mL/L) (isolíneas) y Asociaciones de larvas de peces (polígonos de color) en cuatro estratos de profundidad (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m, y (d) 150-200m. El frente térmico se indica con la línea naranja. 37

Figura 11. Esquema conceptual de la distribución de las asociaciones de larvas de peces (colores) , las principales estructuras hidrográficas, y batimetría sobre la sección longitudinal. 38

Figura 12. imagen de satellite de temperatura (MODIS; promedio de 5 días centrado el 23 de febrero de 2007) con la red de estaciones y las secciones señaladas con una línea roja. Los círculos blancos son estaciones muestreadas durante el día, los cuadros negros durante la noche. 50

Figura 13. Hidrografía y circulación superficial durante Febrero de 2007 obtenida de datos de CTD. (a-c) promedio de 0-10m de temperature pontencial (ºC), salinidad, oxígeno disuelto (mL/L) respectivamente. (d) Profundidad de la capa de mezcla (m). (e) Anomalía de energía potencial (J/m^3) de 0-150m. (f) Anomalía geopotencial m^2/s^2) relative a 150m. Las flechasl rojas y negras en la figura (f) son promedios de velocidad de 24hrs de dos boyas de deriva. 52

Figura 14. Distribución vertical a lo largo de la línea E-C: (a) Temperatura (ºC), (b) Salinidad, (c) Oxígeno Disuelto (mL/L), (d) Anomalía de la densidad potencial (σ_θ, Isolíneas) Y Velocidad Geostrófica (Colores, m/s). 54

Figura 15. Distribución vertical a lo largo de la línea A: (a) Temperatura (ºC), (b) Salinidad, (c) Oxígeno Disuelto (mL/L), (d) Anomalía de la densidad potencial (σ_θ, Isolíneas) Y Velocidad Geostrófica (Colores, m/s). 55

Figura 16. Abundancia de *Engraulis mordax* en preflexión (paneles superiores) y flexión (paneles inferiores) (larvas/$10m^2$). Estratos de izquierda a derecha (a y e) 0-50m, (b y f) 50-100m, (c y g) 100-150m, (d y h) 150-200m. Los colores representan la biomasa de zooplankton (mL/$1000m^3$). Isolíneas son la temperatura promedio de cada estrato. 57

Figura 17. Abundancia de *Sardinops sagax* en preflexión (paneles superiores) y flexión (paneles inferiores) (larvas/10m^2). Estratos de izquierda a derecha (a y e) 0-50m, (b y f) 50-100m, (c y g) 100-150m, (d y h) 150-200m. Los colores representan la biomasa de zooplancton (mL/1000m^3). Isolíneas son la temperatura promedio de cada estrato. 59

Figura 18. Distribución vertical de abundancia larval de *Engraulis mordax* y *Sardinops sagax* (larvas/10m^2 sobre la estructura térmica (isolíneas y color) en la sección longitudinal 'A'. (a) *Engraulis mordax* en preflexión, (b) *Sardinops sagax* en preflexión, (c) *Engraulis mordax* en flexión, (d) *Sardinops sagax en flexión.* *62*

Figura 19. Red de estaciones Junio del 2006. En azul estaciones con muestreos biológicos y CTD, en negro estaciones solo con CTD. La línea roja señala el transecto vertical. 67

Figura 20. Imágenes satelitáles de AquaMODIS de: (a) Temperatura (ºC) y (b) Concentración de Clorofila (mg/m^3). 68

Figura 21. Temperatura (ºC) promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. 70

Figura 22. Salinidad promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. 71

Figura 23. Oxígeno Disuelto (mL/L) promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. Se indica la posición del frente térmico con una línea blanca. 74

Figura 24. (a) Anomalía geopotencial (m^2/s^2) y (b) Parámetro de estratificación ϕ (J/m^3) referenciados a 150m. (c) Profundidad de la Capa de Mezcla (m). La posición del frente térmico se indica con la línea Blanca. Las flechas en el recuadro 'a' indican las trayectorias de las boyas de deriva liberadas durante el crucero de Junio de 2006. 75

Figura 25. Transecto vertical longitudinal indicando: (a) Temperatura (ºC), (b)Salinidad, (c) Oxígeno Disuelto (mL/L), y (d) Densidad (kg/m^3) (isolíneas) y Fluorescencia (color). 76

Figura 26. Valores integrados de: (a) Nitritos (µg-at/L), (b) Nitratos (µg-at/L), (c) Fosfatos (µg-at/L), y (d) Clorofila-*a* (mg/m^3). 78

Figura 27. Biomasa de zooplancton (mL/1000m^3) en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. 79

Figura 28. Abundancia de larvas de peces (larvas/10m^2) en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. 80

Figura 29. Valores integrados en la columna de agua de Riqueza de Especies. 82

Figura 30. Dendrograma de afinidad generado a partir de una matriz de similitud calculada mediante el índice de Bray-Curtis con base en la abundancia de larvas de peces transformada con raíz cuarta 83

Figura 31. Esquema conceptual de la distribución tridimensional de asociaciones de larvas de peces y los principales rasgos hidrográficos durante la etapa de Transición entre el Invierno y el Verano. Las felchas rojas señalan la exportación de agua desde la zona de mezcla vertical hacia el norte y sur. 86

Figura 33. Imágenes satelitales de AquaMODIS de: (a) Temperatura (ºC) y (b) Concentración de Clorofila (mg/m^3). 103

Figura 32. Red de estaciones Agosto del 2005. En azul estaciones con muestreos biológicos y CTD, en negro estaciones solo con CTD. La línea roja señala el transecto vertical. 103

Figura 34. Temperatura (ºC) promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. y (d) 150-200m. 105

Figura 35. Salinidad promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. y (d) 150-200m. 106

Figura 36. Oxígeno Disuelto promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. y (d) 150-200m. 107

Figura 37. (a) Anomalía geopotencial (m2/s2) y (b) Parámetro de estratificación ϕ (J/

m3) referenciados a 150m. (c) Profundidad de la Capa de Mezcla (m). La posición del frente térmico se indica con la línea Blanca. Las flechas en el recuadro 'a' indican las trayectorias de las boyas de deriva liberadas durante el crucero de Agosto del 2005. 109

Figura 38. ransecto vertical longitudinal indicando: (a) Temperatura (ºC), (b)Salinidad, (c) Oxígeno Disuelto (mL/L), y (d) Densidad (kg/m^3) (isolíneas) y Fluorescencia (color). 110

Figura 39. Biomasa de zooplancton (mL/1000m^3) en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m, y (d) 150-200m. 112

Figura 40. Abundancia de larvas de peces (larvas/10m^2) en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m, y (d) 150-200m. 113

Figura 41. Valores integrados en la columna de agua de Riqueza de Especies. 114

Figura 42. Dendrograma de afinidad generado a partir de una matriz de similitud calculada mediante el índice de Bray-Curtis con base en la abundancia de larvas de peces transformada con raíz cuarta 116

Figura 43. Esquema conceptual de la distribución tridimensional de asociaciones de larvas de peces y los principales rasgos hidrográficos durante el Verano. Las estaciones en azul pertenecen a la Asociación de Amplia distribución, en verde a la Asociación Sur, las rosas a la Asociación Epipelágica Giros, y las de color naranja a la Asociación Epipelágica Costera. La flecha roja representa la dirección y ubicación de la corriente costera continental. La línea verde representa el limite de distribución hacia el norte de la Asociación Sur. La línea café representa la posición del frente térmico. La linea azul el límite en la distribución de la Asociación de Amplia Distribución. Los círculos sombreados representan los giros norte y plataforma. 117

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Listado taxonómico de larvas de peces, su afinidad, hábitat ocupado por los adultos, frecuencia de captura de las larvas, abundancia total de larvas y abundancia promedio del taxón. **29**

Tabla II. Asociaciones de larvas de peces con los taxones que las conformaron con el promedio de similitud entre las muestras que la conformaron. Valores para cada taxon en cada asociación de Abundancia promedio del taxón en las muestras de la asociación, Promedio de Similitud, Indice entre la similitud y la desviación estandar, Porcentaje de contribución a la identidad de la Asociación y el mismo porcentaje acumulado. **32**

Tabla III. Datos de tamaño de muestra, valor mínimo y máximo, media y desviación de valores de concentración de biomasa en las diferentes temporadas (cruceros). Prueba de Kolmogorov-Smirnov para determinar el tipo de distribución de los datos de concentración de biomasa. Prueba de Jonckheere-Terpstra para buscar diferencias signiificativas en los valores de biomasa entre estaciones muestreadas de día y noche, zonas del área de estudio, y estratos de profundidad. Prueba de tukey para determinar cual grupo(s) de muestras son las diferentes. **95**

Tabla IV. Asociaciones de larvas de peces con los taxones que las conformaron con el promedio de similitud entre las muestras que la conformaron. Valores para cada taxon en cada asociación de Abundancia promedio del taxón en las muestras de la asociación, Promedio de Similitud, Indice entre la similitud y la desviación estandar, Porcentaje de contribución a la identidad de la Asociación y el mismo porcentaje acumulado. **96**

Tabla V. Listado taxonómico de larvas de peces, su afinidad, hábitat ocupado por los adultos. 97

Tabla VI. Pruebas de diferencia de la media de abundancia de larvas de peces en cada temporada entre estaciones muestreadas de día (ninguna diferencia) y entre la abundancia de cada estrato (diferencias en todos los cruceros, siempre siendo el estrato superficial el mas abundante). **98**

Tabla VII. Listado taxonómico de larvas de peces, su afinidad, hábitat ocupado por los adultos **125**

Tabla VIII. Asociaciones de larvas de peces con los taxones que las conformaron con el promedio de similitud entre las muestras que la conformaron. Valores para cada taxon en cada asociación de Abundancia promedio del taxón en las muestras de la asociación, Promedio de Similitud, Indice entre la similitud y la desviación estandar, Porcentaje de contribución a la identidad de la Asociación y el mismo porcentaje acumulado **127**

ÍNDICE DE ANEXOS.

Anexo 1. Artículo enviado al Journal of Marine Systems correspondiente al Capítulo I de Resultados. **165**

Anexo 2. Artículo publicado en el Journal of Plankton Research correspondiente al Capítulo II de Resultados. **200**

Anexo 3. Lista general de taxones identificados durante la realización de este estudio. **214**

RESUMEN.

El acoplamiento del desove de peces a la formación de diferentes estructuras hidrográficas puede aumentar la sobrevivencia de larvas. Las estructuras hidrográficas pueden funcionar como mecanismos de retención o dispersión de larvas, y pueden favorecer la formación de hábitats larvarios contiguos adecuados para su desarrollo, y estos pueden ser ocupados por diferentes asociaciones de larvas de peces. El Golfo de California es un mar marginal semicerrado con una alta dinámica y productividad. La variación estacional de en las condiciones ambientales del Golfo es mas marcada que su variación interanual, y la formación de estructuras de mesoescala es recurrente.

En este trabajo se analizó el efecto de las estructuras hidrográficas sobre la distribución tridimensional de larvas de peces en el Archipiélago Central del Golfo de California durante la fase anticiclónica, cuando sucede mayor mezcla vertical y se eleva la productividad, durante el invierno (Febrero del 2007), la fase ciclónica, con una fuerte estratificación en la columna de agua, durante el verano (Agosto 2005), y la etapa de transición entre ambas (Junio 2006), cuando la dinámica y productividad son mínimas.

Se documentó la permanencia durante las tres temporadas de la zona de mezcla vertical y de temperatura mínima sobre los umbrales, la cual mantuvo el sistema frontal entre esta y la zona sur, el cual presentó una evolución estacional en su posición, contraste y extensión. La evolución de dicho sistema frontal influyó fuertemente en la dinámica físico-biológica de la zona, del mismo modo que la presencia de otras estructuras en diferentes temporadas como giros, filamentos y meandros, se relacionó con puntos de mayor riqueza y abundancia larvas de peces en toda la columna de agua.

Se identificaron un total de 20,046 larvas de peces pertenecientes a 169 taxones. En cada temporada se determinaron asociaciones de larvas mediante dendrogramas de afinidad construidos con base en el índice de similitud de Bray-Curtis. Se graficó su distribución tridimensional, y esta se superpuso con mapas de distribución de variables físicas para identificar si existía alguna relación entre ambas. Fueron identificadas cuatro asociaciones en diferentes en cada temporada, las cuales se distribuyeron en tres hábitats larvarios recurrentes: la zona sur del Archipiélago Central, ocupada por especies de amplia distribución y exclusivas al sur del Golfo como *Scomber japonicus*, y *Vinciguerria lucetia*; la zona costera peninsular, ocupada principalmente por especies demersales costeras y epipelágicas como *Citharichtys fragilis*; y la zona oceánica,

ocupada por especies dominantes, como el epipelágico *Engraulis mordax* durante el invierno, y mesopelágicos de amplia distribución durante la transición y el verano, tales como *Leuroglossus stilbius*, *Triphothurus mexicanus*, y *Benthosema panamense*. Cuando la posición del frente en combinación con la circulación general favoreció la formación de un giro anticiclónico, este fue un hábitat larvario específico ocupado por la mayor diversidad de especies, incluyendo algunas que solo desovan sobre dicha estructura.

Los resultados de este trabajo muestran el rol fundamental del sistema frontal sobre la dinámica físico-biológica de la zona del Archipiélago Central, y el marcado efecto de las estructuras hidrográfica de mesoescala en el Golfo de California sobre la abundancia de larvas, las cuales en sí mismas representan pueden ser hábitats larvarios específicos, mecanismos de transporte, o límites en la distribución de las asociaciones de larvas de peces.

ABSTRACT.

Synchronizing between formation of mesoscale hydrographic structures and fish spawning could increase fish larvae survival, as the hydrographic structures could act as retention or dispersion mechanisms. These structures enhance the formation and permanence of contiguous larval habitats, suitable for larval development, which are occupied by different larval fish assemblages (LFAs).

This work analyzes the effect of hydrographic structures on the three-dimensional fish larvae distribution in the Midriff Archipelago region (MAR) of the Gulf of California during the winter mixed anticyclonic phase (February 2007), the stratified cyclonic phase during the summer (August 2005), and the low-dynamics and productive transition stage between them (June 2006). Permanence from the winter through the summer of the vertical mixing zone and the frontal system is documented, which presented a seasonal evolution in its position, strength and extension. The frontal system evolution highly influenced the physical-biological dynamics of the zone, and favored formation of associated structures such as eddies, filaments and meanders in different seasons, where high fish larvae abundance and species richness spots where found.

A total of 20,046 larvae of 169 taxa were identified. LFAs where identified each season using cluster analysis based on the Bray-Curtis similarity index. Their three-dimensional distribution was mapped and overlapped with physical variable distributions to find relations between them. Four LFAs were present each season, and they occupied three different recurrent larval habitats: (1) the south zone of the MAR, occupied by wide and southern exclusive distribution species such as *Scomber japonicus*, and *Vinciguerria lucetia*; (2) the oceanic zone, occupied by dominant species, the epipelagic *Engraulis mordax* during the winter, and wide distribution mesopelagic *Leuroglossus stilbius*, *Triphothurus mexicanus*, and *Benthosema panamense*; and when the frontal system included and eddy, it contained a specific larval hábitat, occupied by the richest LFA, including species distributed only into this structure.

The results of this work showed the importance of the frontal system in the physical-biological dynamics of the MAR, and the profound effect of the mesoscale hydrographic structures on three-dimensional fish larvae distribucion, which sometimes represents specific larval habitats, transport mechanisms, or limits on the distribution of LFAs.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El ciclo de vida de la mayor parte de los peces teleósteos incluye una fase planctónica en la cual son más vulnerables a las variaciones ambientales, y en la que existe una mayor tasa de mortalidad (Lasker, 1985). La variación espacio-temporal de la tasa de mortalidad de larvas de peces influye directamente en el tamaño de las poblaciones (Bailey, 1981), y en algunas especies se ha estimado que solo el 1% del total de huevos que eclosionan llegan a reclutarse al hábitat de los adultos (Chambers y Trippel, 1997).

Numerosos estudios sugieren que la interacción de procesos físico-biológicos a diferentes escalas espacio-temporales afectan el desove de los peces y la sobrevivencia de sus larvas (p.ej. **Leis, 1991; Hare *et al.*, 1998;** Sánchez-Velasco ***et al.*, 2001**). Los procesos físicos en el océano influencian y regulan la distribución horizontal y vertical de los huevos y larvas pelágicas de peces a varias escalas, desde unos metros hasta miles de kilómetros **(Doyle *et al.*, 1993; Bruce, 2001)**. Aunque las larvas de diferentes especies responden diferencialmente a estas variaciones ambientales debido a sus adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento **(Marancik *et al.*, 2005)**, esta interacción puede, por ejemplo, favorecer la tasa de alimentación y reducir la tasa de depredación **(Hunter, 1981)**.

La supervivencia de las poblaciones larvarias se ha asociado directamente con la sincronización en espacio y tiempo del desove de los peces y la presencia de estructuras hidrográficas de mesoescala **(Sinclair, 1988; Kasai *et al.*, 2002; Fang y Morrow, 2003)**. La ubicación espacio-temporal de las áreas y periodos de desove son una adaptación evolutiva de los peces ante los patrones generales de circulación oceánica **(Bakun, 1996)**. Esta adaptación influye en la conectividad (retención o transporte de larvas) entre zonas, e influencia el subsecuente reclutamiento **(Hinrichsen *et al.*, 2001; Marinone, 2008; Calderón-Aguilera, 2003)**. El acoplamiento entre el desove de las diferentes especies de peces y estructuras hidrográficas de mesoescala como giros, meandros, filamentos y frentes, incrementa la sobrevivencia de larvas **(Iles y Sinclair, 1982)**, debido a que dichas estructuras pueden actuar como mecanismo de enriquecimiento, concentración y retención de nutrientes y organismos del plancton (como larvas de peces y sus presas) **(Bakun, 1996)**.

Estructuras hidrográficas como la termoclina y la profundidad de la capa de mez-

cla, pueden hacer que la distribución vertical de las larvas de peces sea más heterogénea que la distribución horizontal dentro del rango de desove de la especie **(Ahlstrom, 1959; Lasker, 1981; y Röpke, 1993)**. Esto debido a que existe un gradiente ambiental mucho mayor en las diferentes variables ambientales a lo largo de la zona epipelágica, limitando o concentrando la distribución vertical de algunas especies (p.ej. sobre la termoclina). Además del efecto de la estructura hidrográfica de la columna de agua, las larvas de peces pueden tener un comportamiento 'activo' **(Cowen *et al.*, 1993; Smith, 2000; Fisher, 2005)**, y migrar verticalmente y aprovechar diferentes corrientes a lo largo de la columna de agua modificando su trasporte horizontal **(Urho, 1999; Grioche *et al.*, 2000; Fisher y Bellwood, 2002)**. Por lo tanto, larvas localizadas en una misma ubicación geográfica en el océano pero a diferentes profundidades pueden estar sujetas a distinta intensidad y/ó dirección de transporte, y tener diferentes patrones de dispersión debido a que la dirección de las corrientes marinas varía con la profundidad **(Marancick *et al.*, 2005; Muhling, 2006)**. Esta interacción físico-biológica podría ser responsable de la supervivencia larvaria, ha sido poco estudiada a la fecha.

Un enfoque en el estudio de las larvas de peces es a través de la distribución de las asociaciones. Una asociación de larvas de peces es el conjunto de larvas de varias especies con diferente hábitat y estrategias de desove, que convergen en un mismo espacio y tiempo en la zona epipelágica oceánica, donde las condiciones físicas, químicas y biológicas son favorables para su desarrollo **(Moser y Smith, 1993b)**. La ocurrencia de especies en determinada asociación, no solo es resultado de un comportamiento de desove parecido entre especies, sino también de que las larvas tengan una tolerancia similar a la variabilidad ambiental durante su desarrollo hasta juveniles **(Nonaka *et al.*, 2000)**. Para entender la ocurrencia simultánea de diferentes larvas de peces (asociaciones) es necesario comprender la influencia que tienen los procesos físicos y biológicos sobre estas asociaciones; es decir, que factores influyen en su formación, cuánto tiempo persisten como tal, y a que se asocia su evolución en el tiempo (Smith ***et al.*** 1999, Landaeta 2008, Sánchez-Velasco ***et al.***, 2009).

El Golfo de California (GC) es un mar marginal semicerrado con una dinámica oceanográfica compleja y marcadamente estacional. Es considerado una cuenca de evaporación que mantiene un intercambio con el Océano Pacífico a través de su boca. Es un sistema altamente dinámico y productivo **(Lavín y Marinone, 2003)** donde suceden varios procesos de mesoescala que enriquecen las capas superiores del océano. Dichos procesos pueden atrapar o transportar nutrientes y plancton, incluidos huevos y larvas de peces, en toda la columna de agua **(Danell-Jiménez *et al.*, 2009;**

Sánchez-Velasco ***et al.***, 2009). La circulación de mesoescala está dominada por giros geostróficos (z=1000) con patrones estacionales, siendo predominantemente ciclónica en verano y anticiclónica en invierno, como un giro reversible en el alto golfo que se invierte con la misma dirección que la corriente general. El patrón de vientos genera eventos de surgencias costeras estacionales del lado continental durante invierno y menos intensas en la costa peninsular durante verano. La estructura hidrográfica de la columna de agua en el Golfo de California es extremadamente compleja; esto debido a la dinámica del Golfo, la características de cada zona y la marcada estacionalidad en la región. Dichos procesos se reflejan en la estratificación de la columna de agua y la profundidad de la capa de mezcla **(Martínez Sepúlveda, 1994)**, lo que modifica grandemente el ecosistema y su dinámica. La capa de mezcla es la capa superior de la columna de agua, relativamente homogénea, donde existe reducida variación sinóptica en la temperatura y densidad, y bajo la cual el gradiente vertical de temperatura se intensifica en la termoclina. Predecir la evolución estacional de las variables hidrográficas de la capa mezclada es fundamental para conocer su repercusión en la productividad en las capas superiores y la distribución de la biomasa del zooplancton **(Sánchez-Velasco *et al.*, 2007; Prasanna-Kumar y Narvekar, 2005; Hodges y Rudnick, 2004)**.

Una de las zonas más sobresalientes por su biomasa sostenidamente alta durante todo el año en el GC es canal de Ballenas y el Archipiélago Central, donde la heterogeneidad de la topografía y las corrientes de mareas generan mezcla vertical continua que influencia la dinámica en la región del Archipiélago Central y zonas adyacentes **(Figueroa *et al.*, 2003; Marinone, 2003; Gutiérrez *et al.*, 2004; Navarro-Olache *et al.*, 2004)**. En esta área se registra temperatura superficial mínima durante todo el año, la cual permanentemente rodea el Archipiélago Central, y que se debe a la mezcla vertical por mareas sobre los umbrales, y a la surgencia inducida por convergencia en Canal de Ballenas **(Paden *et al.*, 1991; López *et al.*, 2006)**. Esta área con menor temperatura está limitada al norte y al sur por frentes térmicos, los cuales muestran frecuentemente convoluciones, giros, y filamentos que dispersan el agua mas fría y rica en nutrientes alrededor del Archipiélago Central **(Paden *et al.*, 1991; Navarro-Olache *et al.*, 2004)**.

La zona del Archipiélago Central del Golfo de California, caracterizada por su alta productividad (Hidalgo-González y Álvarez-Borrego, 2004) y baja temperatura superficial a lo largo del año (Argote ***et al.*** 1995), y el cual solo ha sido estudiado parcialmente durante la época de verano e invierno, podría mantener el sistema frontal entre esta

y la zona sur del Golfo de California durante todo el año. El sistema frontal es influenciado por la variación estacional del Golfo, tanto en su estructura vertical (columna de agua) como en la hidrografía horizontal, y la dinámica de la misma. Del mismo modo, las variaciones estacionales influyen directamente en el acoplamiento de procesos físico-biológicos de la zona. La variación en los procesos oceanográficos como la profundidad de la capa de mezcla, o la formación y permanencia de estructuras asociadas al frente tales como giros o filamentos, podrían influenciar en la formación de hábitats contiguos con condiciones favorables para el desarrollo de organismos del zooplancton como las larvas de peces.

En este contexto, en este estudio se pretende analizar la evolución estacional de dicho sistema frontal y las interacciones físico-biológicas que ahí suceden, a través de la descripción del efecto de estructuras hidrográficas sobre la distribución tridimensional de larvas de peces en el hábitat epipelágico (0 a 200m de profundidad) del Archipiélago Central del Golfo de California y su zonas adyacentes durante la fase anticiclónica (invierno), la fase ciclónica (verano), y su etapa de transición. El presente trabajo fue estructurado en dos capítulos tratando de abarcar los principales aspectos en cada una de las temporadas analizadas, y un capítulo más acerca de dos especies de importancia comercial durante su época de reproducción. En el primer capítulo se analiza el rol de la zona frontal del Archipiélago Central sobre la distribución de larvas de peces durante el periodo de mezcla (invierno). En el segundo capítulo se estudia la influencia del frente térmico superficial sobre la distribución de larvas de Engraulis mordax y Sardinops sagax por estadío de desarrollo, dos pelágicos menores de importancia comercial en el Golfo de California. En el tercer capítulo se describe la hidrografía de la zona frontal durante el periodo de transición entre el invierno y el verano, y la respuesta biológica a la misma. En el cuarto capítulo se describe el efecto de estructuras hidrográficas sobre la distribución de larvas de peces durante la época de verano. Finalmente se discute de manera integrada la hidrografía e influencia en las interacciones físico-biológicas del sistema frontal del Archipiélago Central del Golfo de California a través de su evolución estacional desde la fase anticiclónica (invierno), la etapa de transición, y hasta la fase ciclónica (verano).

ANTECEDENTES

Diversos trabajos han sido realizados en torno a el acoplamiento de procesos físicos y la distribución de larvas de peces en el océano. A continuación se presentan los antecedentes mas sobresalientes de trabajos que abordan la interacción entre larvas de peces y estructuras hidrográficas en las zonas oceánicas.

INTERACCIONES FÍSICO-BIOLÓGICAS: LARVAS DE PECES.

Debido al carácter planctónico de las larvas de peces, las estructuras hidrográficas recurrentes pueden funcionar como medio de dispersión o retención hacia zonas adecuadas para su alimentación, crecimiento y posterior retorno a áreas de juveniles **(Urho 1999)**, y su localización, velocidad, y duración influyen directamente en la distribución de larvas de peces **(Illes y Sinclair 1982, Heath, 1992)**.

Entre los trabajos de los años 80's que resaltan este tipo de interacciones con larvas de peces exclusivamente se encuentra el de **Heath *et al.* (1987)**, quienes documentaron la sincronización entre el desove de *Clupea harengus* y la formación de un giro anticiclónico que retiene las larvas por dos semanas en la costa norte de Escocia. Ya en la década de los 90's **Moser y Smith (1993a)** describieron como en el **frente** de Ensenada en la región de la Corriente de California, la mayor productividad primaria fue mayor en el área fría al norte del frente que la encontrada en el sur, y la biomasa de zooplancton fue mayor sobre en el frente, y como sobre la picnoclina fue encontrada la mayor abundancia de larvas de peces. Por su parte al noroeste del mar Mediterráneo **Sabatés y Olivar (1996)** analizaron la variación en la distribución de larvas de peces asociada a un frente de talud, encontrando que la dispersión de larvas hacia la zona oceánica fue limitada por la posición de la misma estructura. **Smith y Suthers (1999)** posteriormente describieron la existencia de una asociación de larvas de peces sobre una corriente de surgencia sobre la plataforma continental en Australia, y la mayor densidad y diversidad de larvas de peces fue encontrada dentro de la capa mezclada sobre la termoclina.

En un sistema frontal en la Bahía de Haizhou en el Mar Amarillo **Hao *et al.* (2003)** mostraron como la mayor abundancia de huevos y larvas de anchoveta (*Engraulis japonicus*) coincidió la ubicación del frente, y que los giros asociados a este pueden atraparlos y retenerlos. Por su parte **Azeiteiro *et al.* (2006)** describieron el patrón de

distribución y asociaciones de larvas de peces en la costa de Portugal, ellos encontraron una misma asociación sobre la zona costera independientemente del sustrato en la zona (roca, arena y limo en la boca de un estuario). En un frente de marea en Georges Bank, **Wishner *et al.* (2006)** encontraron la mayor concentración de biomasa de zooplancton en su lado oceánico estratificado, y la mayor abundancia de larvas de peces de 0-40m del mezclado. Mientras que **Okazaki and Nakata (2007)** describieron la presencia de una asociación de larvas de peces a cada lado de un frente de talud en el Mar de China; una asociación fuera de la plataforma continental, con mayor abundancia y riqueza de especies, y otra con menos larvas y especies pero en una zona de menor temperatura y salinidad sobre el talud continental. En el océano Índico al oeste de Australia, **Muhling *et al.* (2007)** estudiaron la evolución temporal de las asociaciones de larvas de peces en dos giros continuos (uno ciclónico y uno anticiclónico), encontrando diferencias en la composición y abundancia de larvas de peces en cada uno de los giros, el giro ciclónico presentó menor abundancia y riqueza de larvas especialmente en el centro, mientras que el giro anticiclónico tuvo mayor abundancia y riqueza, y presentó una asociación al centro, y otra al margen del mismo.

DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LARVAS DE PECES

En los primeros 200m de la columna de agua existen agregaciones de zooplancton, y pueden existir ambientes con diferentes condiciones para el desarrollo larval con pocos metros de diferencia en la vertical, los cuales tienen condiciones diferentes para el desarrollo y sobrevivencia para las larvas **(Heath 1992, Gray and Kingsford 2003)**.

Desde los años 50's **Ahlstrom (1959)** sugirió que la distribución vertical de las larvas de peces puede variar de acuerdo a las condiciones oceanográficas físicas y biológicas, la estacionalidad, o la propia biología de la especie. **Kendal y Naplin (1981)** con base en un trabajo realizado en el Atlántico, sugirieron que al igual que otros organismos del zooplancton, las larvas podrían migrar verticalmente para buscar su la alimento o evadir depredadores. Posteriormente **Loeb y Nichols, (1984)** con base en un extenso trabajo en el Pacífico Oriental Tropical surgieron que esta puede llegar a ser más heterogénea que su distribución horizontal**,** como en zonas oceánicas. Además mencionaron que la máxima abundancia y diversidad del ictioplancton se presenta en la parte superior de la termoclina, encontrándose la mayoría de las larvas de peces por debajo de la profundidad máxima de abundancia de los taxones principales del zooplancton (invertebrados). Mientras que **Brewer y Kleppel (1986)** describieron

una estratificación significativa de las larvas de peces durante el día en la costa sur de California durante el invierno, aunque no se detectó una termoclina como tal. En las estaciones muestreadas durante la noche no encontraron dicha estratificación.

En otro trabajo sobre distribución vertical es el de **Leis (1991)** encontró cambios en la distribución vertical asociados con el desarrollo larval en peces de arrecife de Australia, y que esta distribución vertical estaba más relacionada con dichas etapas de desarrollo que con la evolución en la estructura de la columna de agua. Posteriormente, **Moser y Smith (1993a)** en la corriente de California describieron los cambios en la distribución horizontal y vertical de larvas de peces en un frente semi-permanente donde convergieron agua eutrófica y fría del norte y agua oligotrófica al sur, en el cual encontraron cambios en la distribución vertical de las especies relacionados con la variación de las condiciones tróficas y el hundimiento de la termoclina, y donde la mayor densidad de larvas de peces asociada a la interface entre la capa de mezcla y la picnoclina durante el verano. **Por su parte Röpke (1993),** en un estudio realizado en el mar de Arabia, describió como durante el periodo de intermonzón las larvas de las especies mesopelágicas fueron más abundantes cerca de la picnoclina, aunque las menos abundantes se encontraron por debajo de esta, y que las asociaciones tenían una distribución relacionada con las masas de agua presentes. Mientras que en los trabajos de **Matsuura *et al.* (1993)** y **Groenkjaer y Wieland (1997)** se documentó que existieron agregaciones de larvas de bacalao alrededor de la capa de máxima concentración de potenciales presas o máxima concentración de clorofila.

En el Mar del Norte **Cowen *et al.* (1993)** describieron como la mayoría de huevos y larvas de peces se concentraron de0-50 m de profundidad; la mayoría de huevos en la superficie, y las larvas entre 10 y 15m, sin observar diferencias significativas entre el día y la noche, ni entre condiciones de mezcla y estratificación en la columna de agua. Aunque **Smith (2000)** sugirió que la distribución de las larvas a distinta profundidad puede también cambiar conforme su desarrollo al cambiar su comportamiento y/o desarrollar estructuras (p.ej. aletas) que incrementan su capacidad natatoria y potencial de desplazamiento. Y en el sureste de Australia en las costas de Sídney, **Gray y Kingsford (2003)** documentaron la mayor concentración de larvas de peces y zooplancton ocurrió sobre en los primeros 30m arriba de la picnoclina, aunque argumentaron que la distribución vertical y sobrevivencia de las larvas no estaría relacionada con la profundidad de esta en ambientes costeros, donde existen cambios en la posición y fuerza de la misma. Y en el noreste del mar Mediterráneo **Sabatés (2004)** describió la relación de la abundancia máxima de larvas de peces con la capa de máxima concen-

tración de clorofila, independientemente de la profundidad de la termoclina y picnoclina. Finalmente **Espinosa-Fuentes y Flores-Coto (2004)** realizaron un estudio sobre asociaciones de larvas de peces en el sur del Golfo de México encontrando variación en la distribución vertical de las larvas de peces debida a con procesos físicos a escala fina, como la turbulencia.

Aunque **Rodríguez *et al.* (2006)** relacionaron dichos cambios a migraciones verticales de larvas de peces basados en muestreos en estratos de ~10 m. Dichos autores encontraron diferencias de amplitud en la migración en cada especie, en la dirección (hacia la superficie o hacia la profundidad) y en la hora de la migración. Estos autores sugirieron que el posicionamiento la migración vertical puede favorecer el transporte diferencial de las larvas en cada profundidad. Algunos trabajos de distribución vertical como el de **Sabatés (2004)** y **Muhling et al (2007)** no han registrado estas migraciones verticales debido probablemente a que la escala de los estratos muestreados (~50 m) no es suficientemente fina para detectarla, o los muestreos no han sido diseñados específicamente para eso.

INTERACCIONES FÍSICO-BIOLÓGICAS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

Uno de los primeros trabajos, y de los más extensos, sobre larvas de peces es el de **Moser *et al.* (1974)**, quienes describieron la distribución de larvas de peces en relación con la temperatura superficial del agua, sin embargo ellos no consideraron la formación de asociaciones de larvas de peces. Y otros trabajos con larvas y dirigidos a establecer asociaciones de larvas de peces con procesos oceanográficos inician en la década de los noventa. Entre estos se pueden mencionar el de **Green-Ruiz e Hinojosa-Corona (1997)** quienes asociaron la distribución de huevos y larvas de peces con la temperatura superficial del mar usando imágenes de satélite y mostraron cambios en la distribución de larvas de peces asociados a cambios en la temperatura superficial del mar. **Hammann *et al.* (1998)** sugieren también que la sardina *Sardinops sagax* desova en el giro anticiclónico que se presenta en el centro del Golfo durante el invierno, el cual actúa como mecanismo de retención para evitar la dispersión hacia zonas con condiciones desfavorables en el sur. Por su parte, **Sánchez-Velasco *et al.* (2000)** documentaron como un aumento en la temperatura superficial del mar ocasionado por el fenómeno de 'El Niño' 1997-1998 favoreció que la abundancia larval de *Sardinops sagax* bajara, y que por el contrario las larvas de *Engraulis mordax* aumentar. Posteriormente fue descrito mas detenidamente como el fenómeno de 'El Niño' en ese mismo periodo redujo el hábitat de desove de *Sardinops sagax* fue restringido ex-

clusivamente al Archipiélago Central por la alta temperatura, poco alimento y procesos de retención **(Sánchez-Velasco *et al.*, 2001)**.

Por su parte, **Avalos-García *et al.* (2003)** encontraron tres asociaciones de larvas de peces al sur del archipiélago central, con variación estacional en la distribución espacial de las mismas, y también relacionaron la distribución de huevos y larvas de peces con la temperatura superficial del mar. Por otro lado **Aceves-Medina *et al.* (2003)** describieron como el lenguado *Syacium ovale* especie muestra relación entre su desove y la formación de estructuras de mesoescala en el Golfo de California, acoplando su ciclo reproductivo a los procesos de retención, tales como los giros del verano, y el transporte larvas hacia zonas más profundas. Y los mismos autores, **Aceves-Medina *et al.* (2004),** describieron la distribución de asociaciones de larvas de peces relacionadas a las diferentes temporadas y sus periodos transicionales, y a los gradientes de temperatura presentes.

En el área central del Golfo de California, **Sánchez-Velasco *et al.* (2004a)** registraron como la abundancia de larvas de peces y su distribución fueron alterados por los cambios ambientales inducidos por los eventos de 'El Niño' 1997-1998' y 'La Niña 1998-1999', principalmente la distribución de la temperatura superficial. Ellos encontraron menor biomasa de zooplancton, menor abundancia de larvas, y dominancia de especies de afinidad tropical-subtropical durante 'El Niño'; mientras que durante 'La Niña' dominaron especies afines a menor temperatura como *Vinciguerria lucetia* y *Engraulis mordax*.

Al sur del Golfo de California en Bahía de la Paz, **Sánchez-Velasco *et al.* (2004b)** analizaron la distribución espacial de larvas de peces durante dos veranos, encontrando tres asociaciones fuertemente relacionadas en su distribución con la temperatura superficial del mar. Una de ellas fue encontrada relacionada a valores altos de biomasa y menor temperatura en zonas someras. Las otras dos se relacionaron con menor biomasa de zooplancton y mayor temperatura superficial. Y posteriormente **Sánchez-Velasco *et al.* (2006)** describieron la relación de la distribución de dos asociaciones en relación a la circulación geostrófica superficial durante el verano y el invierno en la bahía y la zona adyacente. Una asociación oceánica dominada por especies mesopelágicas, y cuya extensa distribución durante el verano se relacionó al intercambio de agua entra la bahía y la zona adyacente durante el verano; y la asociación costera dominada por especies epipelágicas costera que aumentó cuya mayor área de distribución sucedió durante el invierno, cuando el transporte por la circulación fue menor.

En la zona norte del Golfo de California Peguero-Icaza *et al.* (2008) documentaron la existencia y distribución espacial de tres asociaciones de larvas de peces en tres zonas ambientales diferentes en las zonas del norte y Archipiélago Central durante diciembre. Estos autores encontraron una alta retención de larvas en las zonas donde fueron desovadas, permaneciendo el tiempo suficiente para que estas desarrollaran su movilidad. Y encontraron que la mayor exportación ocurrió desde el norte del Golfo hacia el sur, de acuerdo con la circulación estacional. Y finalmente **Sánchez-Velasco et al (2009)**, en un trabajo integrador que propuso un modelo conceptual acerca de las asociaciones de larvas de peces y la circulación estacional del Golfo de California, describieron los cambios estacionales en la dinámica hidrográfica y de circulación de la parte norte del Golfo de California y su relación con las asociaciones de larvas de peces presentes en cada estación. Relacionaron el cambio marcado en el régimen hidrográfico de la zona y el inicio del desove de muchas especies de peces. La zona en la cual encontraron una mayor diversidad y abundancia durante todo el año de larvas de peces durante todo el año fue sobre la plataforma continental, bajo la influencia de la corriente costera.

DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE LARVAS DE PECES EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

Recientemente **Sánchez-Velasco *et al.* (2007)** analizaron por primera vez la distribución tridimensional de larvas de peces en el Golfo de California mediante un estudio realizado en la boca grande de Bahía de la Paz durante un ciclo anual, utilizando una red de apertura-cierre (en estratos de 50m), y encontraron que la mayoría de las larvas de peces se concentran sobre la picnoclina en la zona de máxima estabilidad. Así mismo, **Aceves-Medina *et al.* (2008)** estudiaron la distribución vertical de las asociaciones de larvas de peces en relación a la estructura de la columna de agua al sur de Bahía de la Paz en dos temporadas, encontrando que la variación en la composición y abundancia de especies se debió principalmente al cambio de temperatura y la estratificación en la columna de agua.

Los dos antecedentes directos de trabajos realizados en la zona frontal del archipiélago son el de **Danell-Jiménez *et al.* (2009)** quienes mostraron el fuerte efecto del frente térmico superficial sobre la distribución tridimensional de las asociaciones de larvas de peces durante el verano, ya que el frente y la termoclina funcionaron como barreras horizontal y vertical respectivamente. La influencia del frente (~3 ºC) como barrera horizontal definió dos hábitats larvarios, y verticalmente, la termoclina (~40m)

definió también dos hábitats larvarios. Por su parte, **Inda-Díaz *et al.* (2010)** reportaron que aunque el frente es menos contrastante durante el invierno (~1.5 **ºC**), este actuó diferencialmente sobre las larvas de dos especies como barrera hasta los 100m para larvas en preflexión y flexión de Sardinops sagax, y preflexión de Engraulis mordax, pero no para larvas en flexión de Engraulis mordax (las cuales fueron encontradas en ambos lados del frente).

Es evidente que la interacción entre la formación y evolución de las estructuras hidrográficas y las larvas de peces es algo complejo, y ha sido el objeto de diferentes estudios alrededor del mundo. A pesar de la importancia de conocer el acoplamiento entre estas y la larvas de peces, el conocimiento al respecto es limitado faltando muchos aspectos por entender.

JUSTIFICACIÓN

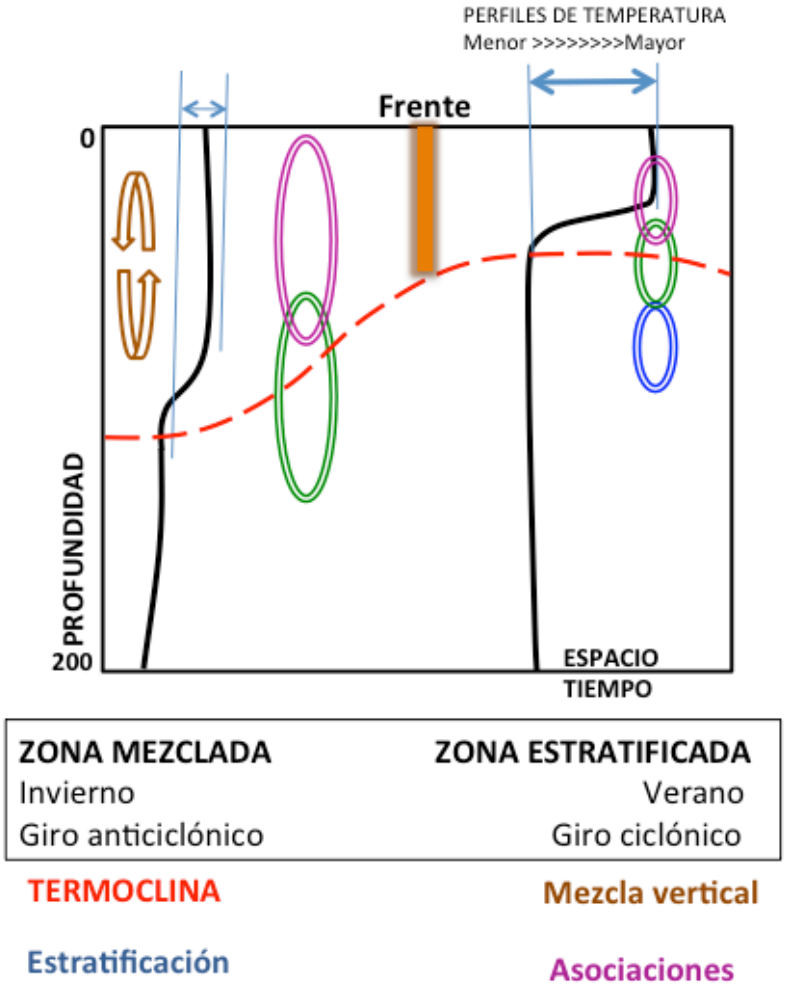
La región del AC y áreas adyacentes se distinguen por ser áreas importantes para el desove de diversas especies de importancia comercial que mantienen las pesquerías de escama en la región (Cisneros-Mata et al. 1995). Además de que el área adyacente al archipiélago central de la zona sur del GC es la de mayor abundancia y riqueza a lo largo del año. Adicionalmente, el área central del GC se caracteriza por su dinámica hidrográfica compleja (frentes térmicos, giros, jets, intercambio de agua entre el norte y el sur del GC, ondas internas, corrientes de mareas, mezcla vertical, entre otros), y su alta variabilidad estacional (más fuerte que la variabilidad interanual), mismas que representan una alta heterogeneidad ambiental, propiciando diferentes ambientes y escenarios en los cuales las diferentes especies pueden desovar.

En este contexto se torna muy primordial el conocer la estructura y evolución estacional de las procesos hidrográficos de mesoescala y la distribución de las larvas en relación a estos como parte fundamental para comprender esta importante fase en la vida de los peces teleósteos. Esto puede lograrse a través del entendimiento de las condiciones en la que sucede el desove de distintas especies, la sincronización de este con la formación de dichas estructuras, los patrones de dispersión o retención de huevos y larvas, la distribución tridimensional de las larvas en las diferentes ambientes, y su repercusión en las poblaciones adultas.De la misma manera, el conocimiento de la dinámica del desove bajo diferentes condiciones estacionales nos permitirá comprender y suponer los efectos de variaciones interanuales al conocer la influencia de dichas variaciones en la dinámica oceanográfica del GC.

Debido a la complejidad metodológica y conceptual de las interrogantes previamente mencionadas, es poco realista pretender responder todas ellas en el contexto de una investigación doctoral; sin embargo indagar sobre el efecto de procesos hidrográficos de mesoescala encontrados durante los tres cruceros, y la evolución de la distribución tridimensional de larvas de peces en el dicha zona del GC, podría proporcionar una perspectiva distinta en la ecología marina. En este trabajo se pretende obtener conocimiento sobre la interacción de los procesos físicos y la distribución tridimensional de larvas de peces durante el verano, invierno y su transición, a través del estudio de la evolución temporal de la estructura hidrográfica de la columna de agua y estructuras hidrográficas de mesoescala, y la distribución de las larvas de peces.

HIPÓTESIS

La presencia y distribución de **estructuras hidrográficas de mesoescala** en la zona frontal del Archipiélago Central del Golfo de California, tales como frentes, corrientes, giros, y evolución de la capa de mezcla, **estructuran** diferencialmente la columna de agua y **el ambiente pelágico**, creando hábitats larvarios contiguos con fronteras definidas y características ambientales diferentes, lo que **influye** sobre la **distribución tridimensional** de la abundancia y riqueza de especies de larvas de peces, y la ocupación de dichos hábitats larvarios por distintas **asociaciones**.



OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL.

Conocer los efectos de estructuras hidrográficas de mesoescala (corrientes, frentes, giros y capa mezclada) en la distribución tridimensional de larvas de peces al norte y sur del archipiélago central del Golfo de California durante agosto 2005, junio 2006, y febrero 2007.

OBJETIVOS PARTICULARES.

Identificar estructuras hidrográficas de mesoescala (frentes y giros) en el área de estudio mediante el análisis de datos de imágenes de satélite de temperatura y clorofila-a.

Determinar la distribución tridimensional de la temperatura, salinidad, fluorescencia, oxígeno disuelto mediante el análisis de datos de CTD.

Determinar las características de la picnoclina, la profundidad de la capa mezclada, parámetro de estratificación, y velocidad geostrófica mediante el análisis de bases de datos de CTD.

Identificar posibles relaciones entre la distribución tridimensional de la biomasa del zooplancton y larvas de peces (abundancia, riqueza, asociaciones) y estructuras hidrográficas de interés detectadas mediante las imágenes de satélite y datos tomados in situ.

MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

A continuación se presentan los materiales y métodos utilizados de manera común en los cuatro capítulos realizados en este estudio (*e.g.* trabajo de campo). En cada una de las secciones de los capítulos se especifican los materiales y métodos utilizados específicamente en dicha sección para cumplir el objetivo de cada uno de ellos (*e.g.* análisis estadísticos).

ÁREA DE ESTUDIO.

El área de estudio estuvo comprendida en el Golfo de California, en las regiones sur, archipiélago central, y norte, según la clasificación propuesta por **Lavín y Marinone (2003)**. Las coordenadas del Golfo de California se encuentran entre los 32º y 20º N, y los 106º y 116º W, y las coordenadas de las redes de estaciones muestreadas se encuentran todas entre 27°- 31° N y 111°- 114.8° W **(Figura 1)**. Esta región se encuentra despejado de nubes en gran parte del año y se han observado estructuras hidrográficas de mesoescala recurrentes con base en imágenes de satélite NOAA/AVHRR y Aqua/MODIS **(Badán-Dangón *et al.*, 1985; Navarro-Olache *et al.*, 2004)**. A partir de estructuras observadas en dichas imágenes se planteó cada una de las redes de estaciones en cada crucero realizado en la zona.

El GC tiene 1400 km de longitud y entre 150 y 200 km de ancho, y existen en el 6 cuencas (Farallón, Carmen, Guaymas, San Pedro Mártir, Delfín y Wagner) cuya profundidad va de los 2500 hasta los 100 m de profundidad. En la costa continental existe una plataforma continental con diferentes dimensiones a lo largo del golfo.

Las masas de agua presentes en el GC de acuerdo con **Lavín y Marinone (2003)**: PDW (agua profunda del Pacífico) que se distingue por que su salinidad aumenta hacia el fondo; PIW (agua intermedia del Pacífico) encontrada aproximadamente a 900 m de profundidad y caracterizada por una salinidad reducida (Salinidad min = 34.50); StSsW (agua subtropical subsuperficial) encontrada entre 150 y 500 de profundidad y su salinidad máxima cerca de la termoclina; TSW (agua tropical superficial) formada por la surgencia de StSsW en el Pacífico Oriental Tropical y cuya salinidad es menor a 33 a causa de mayor precipitación que evaporación; y GCW (agua del GC) con salinidad >35, alta temperatura, encontrada en la capa superior de la columna de agua, la cual se forma mediante la evaporación de StSsW en la parte norte del GC donde la

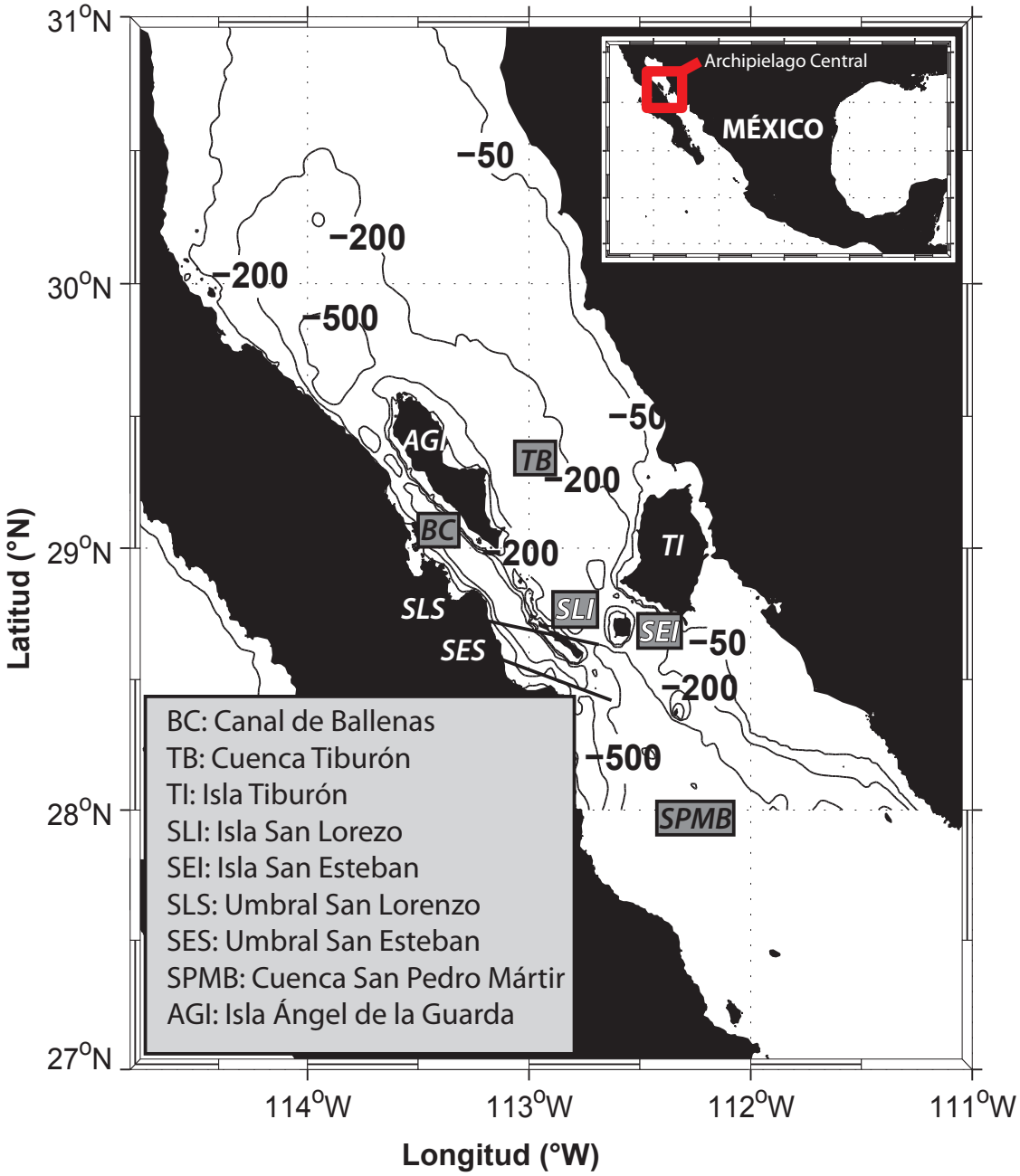


Figura 1. Mapa de ubicación, batimetría y principales accidentes topográficos.

mezcla vertical producida por corrientes de marea, vientos y convección coadyuva al proceso de formación de dicha masa de agua **(Lavín y Marinone 2003)**.

Las mareas y corrientes de marea son producidas por la co-oscilación con mareas del Océano Pacífico (OP). En la parte norte y sur se producen mareas semindiurnas, y en la parte central mareas diurnas. El armónico semidiurno se amplifica en resonancia

hacia el norte del golfo (M2=36 cm en la entrada, 150 cm en el Alto Golfo, y 5 cm en el centro), en la región central se encuentra un punto anfidrómico. El armónico diurno se amplifica consistentemente hacia el norte ya que está en fase con todo el GC. Existe una gran diferencia en el intervalo de las mareas vivas y muertas, especialmente en el alto golfo (150 cm). Las corrientes de marea al sur del GC son de solo unos cuantos cm/s, en contraste, en la zona del archipiélago central se producen las más fuertes (60 cm/s).

Las capas superiores del GC tienen una fuerte variación estacional en las circulación y estructura termohalina (temperatura superficial del mar, salinidad, masas de agua, calor acumulado, profundidad de la capa de mezcla, entre otros). Esta variación es resultado de la marcada diferencia temporal de agentes de forzamiento tales como la dinámica del OP, el viento, y el flujo de calor y humedad. La circulación estacional en el norte del GC está dominada por un giro reversible, ciclónico de Junio a Septiembre y anticiclónico de noviembre a abril, con una velocidad promedio de 35 cm/s. En la parte norte existe una circulación superficial hacia el sur a través del archipiélago, la cual es compensada permanentemente por una circulación de sur a norte a través del umbral de la cuenca San Esteban. En el sur del GC existe un circulación superficial anticiclónica en invierno y ciclónica en verano debido principalmente a la influencia del OP y del viento. También sucede un intercambio de agua con el OP que se lleva a cabo mediante la circulación de agua hacia 'afuera' del GC en la capa superficial (50m en el norte y 200m en el sur del GC), el flujo compensatorio ocurre en el resto de la columna de agua con una velocidad máxima de 2-3 cm/s.

La variación interanual más fuerte en el GC se debe al fenómeno del Niño, aunque las variaciones estacionales aparentemente son más fuertes. Entre otras, las anomalías observadas durante la ocurrencia de este fenómeno son una elevación de la temperatura superficial del mar de hasta 3 ºC, decremento de la salinidad superficial, hundimiento de la capa de mezcla (y la termoclina) de 50-100 m de profundidad, lo que representa un aumento en la cantidad de calor presente en los primeros 100-200 m **(Lavín *et al.*, 2003).** Usualmente se da un aumento en la productividad primaria **(Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991)** y los gradientes son mas fuertes a lo largo de los frentes térmicos presentes en la zona del archipiélago durante este fenómeno. Existen otras anomalías térmicas que no están asociadas al fenómeno de 'El Niño' pero que pueden causar variaciones significativas en la hidrografía (aumento en temperatura y salinidad superficial) del Golfo de California, estas han sido descrito como efecto de las variaciones interdecadales que afectan todo el Océano Pacífico **(Lavín y Marinone,**

2003).

Zona norte GC.

Las masas de agua presentes en esta zona son GCW hasta los 150 m de profundidad y StSsW de 150 m hasta el fondo. En el norte del GC las condiciones prevalecientes son parecidas a zonas costeras (neríticas). En el margen norte de la zona existen condiciones homogéneas en la columna de agua hasta la isobata ~30 m en verano y ~60 m en invierno debido a la mezcla por mareas y la convección vertical (**Figura 3)**.

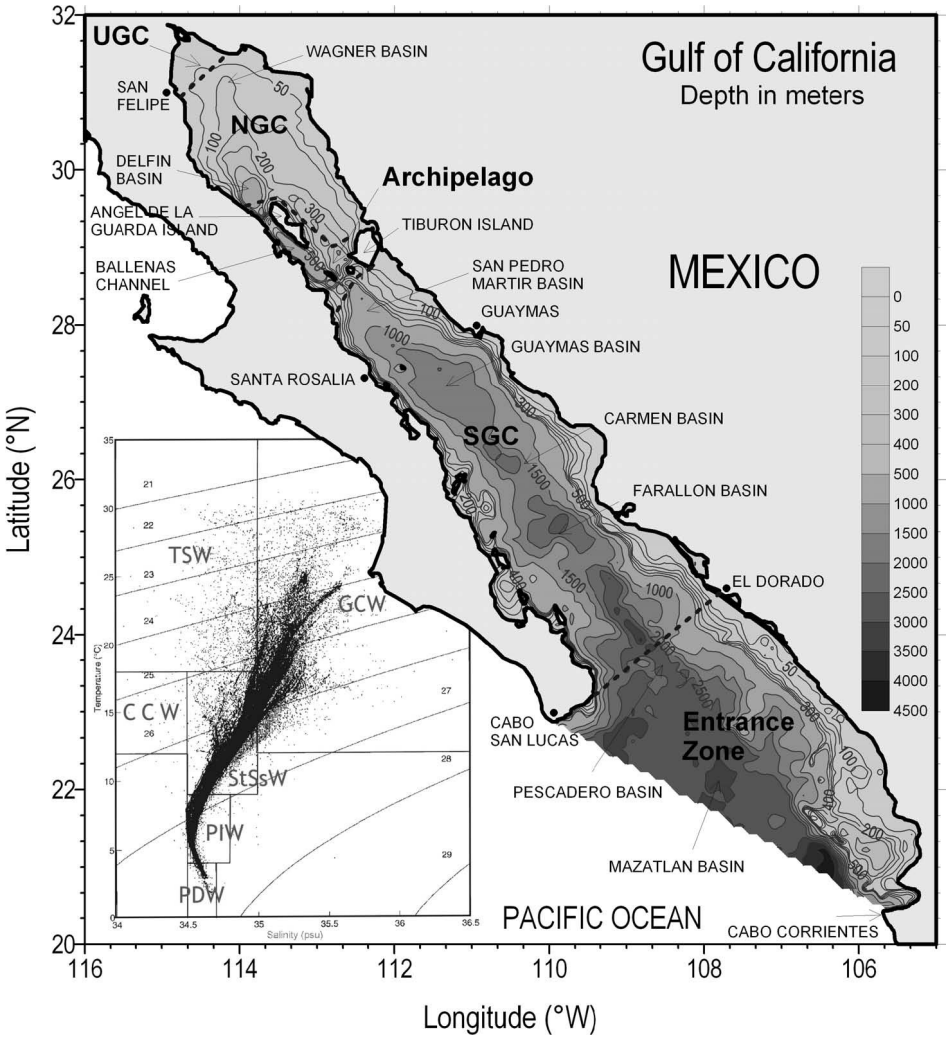


Figura 2. Batimetría del Golfo de California (profundidad en metros), con nombres de lugares y cuencas. Recuadro interior: Diagrama de temperatura y salinidad con datos de CTD del Golfo de California y la masas de agua señaladas. (tomado de Lavín y Marinone 2003)

Archipiélago central

Esta zona se caracteriza por sus canales estrechos, umbrales y elevaciones del fondo, las cuales son determinantes en la dinámica hidrográfica de la zona formando frentes (**Figura 3)**. A través de estos se da el intercambio entre agua del norte y sur del GC **(Marinone, 2007)**, y generan estructuras (como frentes y jets) que influyen fuertemente en la distribución de organismos planctónicos. La profundidad va de 300 a 600 m sobre los umbrales, y el máximo de 1600 m en Canal de Ballenas. Existe en la zona fuerte mezcla vertical por corrientes de marea debida a inestabilidades internas y fricción con el fondo, lo cual genera una zona de agua más fría, bien oxigenada y enriquecida en nutrientes a lo largo de todo el año. La mezcla por marea es significativamente influyente en la dinámica de la zona del archipiélago y la plataforma al sur de isla Tiburón. El área de mezcla vertical por corrientes de marea son las más productivas del GC **(Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991)**. Esta es la zona de desove de diversas especies de peces de importancia comercial que mantienen las pesquerías de escama en la región **(Cisneros-Mata *et al.*, 1997)**.

Zona sur GC.

Está comprendida de la línea imaginaria entre Cabo San Lucas-El Dorado (‘boca interior’) hasta la parte final norte de la cuenca adyacente a la zona de las grandes islas (**Figura 3)**. Es una zona dinámica y se presentan muchas estructuras (como giros) y una evolución compleja a lo largo del año. Las masas de agua presentes en la zona son GCW hasta los 100 m de profundidad, y hacia el fondo StSsW, y PIW. Los vientos de invierno provenientes del noroeste generan surgencia durante el invierno en la costa continental, y durante el verano los vientos del sur generan una incipiente surgencia en la costa peninsular. En esta parte del GC se forman giros de 50-150 km de diámetro, con velocidad de ~25-40 cm/s, que pueden ser ciclónicos o anticiclónicos, y aparentemente coinciden con la circulación estacional del norte del GC (ciclónica en verano y anticiclónica en invierno). Estos giros pueden alcanzar 1500 m de profundidad **(Figueroa *et al.*, 2003)** y es probable que tengan una influencia importante en la circulación y termodinámica general de la zona. Existen también procesos de menor escala espacio-temporal, como filamentos y plumas asociadas a los giros, al frente térmico relacionado a la zona del archipiélago, y a las surgencias costeras. En verano las corrientes costeras continentales están dominadas por las ondas internas originadas por los huracanes en el Pacífico Oriental Tropical y viajan al interior del GC a 150-300 km/día. Estas producen elevaciones de 10-30 cm en la superficie del mar y un hundimiento de la termoclina de 40-60 m. Dichas ondas internas pueden asociarse a

corrientes de hasta 0.5 m/s a 100m de profundidad por una elevación de la superficie de 20cm.

TRABAJO DE CAMPO.

El material biológico y los datos físicos se obtuvieron a bordo de tres cruceros oceanográficos realizados en el B/O Francisco de Ulloa (Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada) en las proximidades de Isla Ángel De La Guarda e Isla Tiburón en la región del Archipiélago Central, la zona sur del Norte y la zona norte del Sur del Golfo de California **(Fig. 6.1)**. Los cruceros fueron realizados durante la fase ciclónica en el verano (Agosto) de 2005 (GOLCA 0508), la fase anticiclónica en el invierno (Febrero) de 2007 (GOLCA 0702), y su etapa de transición (Junio) de 2006 (GOLCA 0606). Antes de zarpar en cada crucero y durante el transcurso de los mismos, se recibieron imágenes de satélite NOAA/AVHRR y Aqua/Modis diariamente para seguir la evolución de estructuras hidrográficas de mesoescala que se identificaron con claridad **(Fig. 8.1, 9.2, 10.2)**. Con base en las imágenes de satélite se definieron redes de estaciones de muestreo sobre estructuras hidrográficas de interés identificadas.

En cada estación de muestreo se obtuvieron perfiles verticales de temperatura, presión, conductividad, oxígeno disuelto, y fluorescencia (a excepción del crucero 0702 de invierno) utilizando un perfilador de conductividad, temperatura y profundidad (CTD; Conductivity Temperature Depth Profiler) marca Sea Bird modelo 911 plus).

Se realizaron arrastres oblicuos para recolectar muestras de zooplancton durante el día y la noche en cuatro estratos de profundidad (0-50m, 50-100m, 100-150m, y 150-200m; a excepción del GOLCA 0606 que solo se muestrearon los primeros tres estratos) con una red cónica de apertura-cierre. Las dimensiones de la red fueron: boca de 50 cm de diámetro, 250cm de largo, y luz de malla de 505 µm. Para realizar los arrastres se baja la red cerrada hasta la profundidad deseada, se abrió la red enviando un mensajero de bronce y se dio inicio al arrastre a 2.5 nudos, inmediatamente se empezó a cobrar el cable y cuando la profundidad superior del estrato fue alcanzada se mandó un segundo mensajero para cerrar la red, concluyendo el arrastre. Este sistema evitó eficientemente la contaminación de las muestras con organismos de estratos diferentes al deseado. Es un método preciso, que responde casi instantáneamente en estratos superficiales (0-50m) y con un desfase máximo de 10 segundos en estratos profundos (150-200m). Fueron muestrearon simultáneamente dos estratos en

cada arrastre, y si la red salía enredada o abierta el lance fue repetido. La profundidad de arrastre fue calculada por el coseno del ángulo del cable de arrastre, de acuerdo a la metodología propuesta por Smith y Richardson (1979). Esta metodología ha sido utilizada con éxito en estudios previos **(e.g. Espinosa-Fuentes and Flores-Coto, 2004; Sánchez-Velasco et al., 2007; Danell-Jiménez et al.,2009)**. El volumen de agua filtrada fue calculada mediante un flujómetro calibrado colocado en la boca de las redes. Cada muestra fue fijada en formol al 4% amortiguado con borato de sodio.

TRABAJO DE LABORATORIO.

Los datos de CTD se procesaron mediante el programa 'CTD Data Acquisition Software' (SeaSoft 2008), siguiendo la metodología descrita por **García Córdova *et al.* (1996)**. Se obtuvieron perfiles de temperatura potencial, salinidad, densidad, oxígeno disuelto, y fluorescencia (excepto durante el crucero de febrero de 2007 por una falla en el cable de comunicación). A partir de los dato anteriores se estimaron la profundidad máxima de la capa mezclada (calculando la profundidad donde la temperatura cambió en 0.8°C en un metro), el parámetro de estabilidad φ relativo a 150m (como una medida integral de la estabilidad de la columna de agua, el cual representa la cantidad de trabajo por metro cúbico requerido para mezclar completamente la columna de agua hasta determinada profundidad), y la anomalía geopotencial relativa a 150m (la cual muestra la topografía de la superficie del mar y por lo tanto la circulación geostrófica, ciclónica alrededor de los bajos y anticiclónica alrededor de los altos) mediante la integración de la anomalía del volumen específico, de la superficie de referencia y hasta la superficie.

La biomasa de zooplancton se estimó mediante la técnica del volumen desplazado (**Kramer et al., 1972)**. Posteriormente fueron removidas de las muestras las larvas de peces, y fueron identificadas de acuerdo a la descripción de **Moser *et al.* (1996)**. La abundancia larval se estandarizó a 10 m^2 siguiendo el criterio de **Smith y Richardson (1979)**.

ANÁLISIS DE DATOS.

Para el análisis visual de la distribución espacial (latitud, longitud, profundidad) de variables hidrográficas, concentración de biomasa, abundancia, riqueza y asociaciones de larvas de peces, se compararon y superpusieron mapas y transectos generados mediante el programa Matlab.

RESULTADOS

CAPÍTULO I. EL ROL DE LA ZONA FRONTAL DEL ARCHIPIÉLAGO CENTRAL DEL GOLFO DE CALIFORNIA EN LA DISTRIBUCIÓN TRIDIMENSIONAL DE LARVAS DE PECES DURANTE EL PERIODO DE MEZCLA (INVIERNO).

INTRODUCCIÓN

Los procesos físicos en el océano influencian y regulan la distribución horizontal y vertical de los huevos y larvas pelágicas de peces a varias escalas, desde unos metros hasta miles de kilómetros (**Doyle et al., 1993; Bruce, 2001**). El acoplamiento entre el desove de las diferentes especies de peces y estructuras hidrográficas de mesoescala como giros, meandros, y frentes, pueden incrementar la sobrevivencia de larvas (**Iles y Sinclair, 1982**), debido a que dichas estructuras pueden actuar como mecanismo de enriquecimiento, concentración y retención de nutrientes y organismo del plancton (como larvas de peces y sus presas) (**Bakun, 1996**). En particular, las zonas frontales se caracterizan por una elevada productividad debido a la convergencia de varios procesos en la capa superficial del océano (**Moser y Smith, 1993a**).

En estos sistemas pueden existir diferentes hábitats planctónicos contiguos en poca distancia (**Sánchez-Velasco et al., 2009**), y la formación y permanencia de asociaciones de larvas de peces con límites hidrográficos bien definidos (tridimensionalmente) en su distribución son favorecidos (**Moser y Smith 1993b, Danell-Jiménez et al., 2009**). La mayoría de los estudios sobre relaciones entre asociaciones de larvas de peces y estructuras de mesoescala (p. Ej. zonas frontales) han descrito interacciones físico-biológicas en la superficie. Por ejemplo, **Hao et al. (2003)** mostraron que la mayor abundancia de huevos y larvas de anchoveta (*Engraulis japonicus*) en la Bahía de Haizhou en el Mar Amarillo coincidió con un sistema frontal, y los giros asociados al frente pueden atraparlos y retenerlos. **Okazaki y Nakata (2007)** describieron la presencia de dos asociaciones a cada lado del frente de talud al este del Mar de China; una asociación de larvas fuera de la plataforma continental con mayor abundancia y riqueza específica que la asociación encontrada en condiciones de menor tempera-

tura y salinidad sobre el talud continental. Aunque ellos sugieren que la distribución horizontal podría reflejar la distribución vertical de larvas en la columna de agua, esta última no fue analizada en el trabajo. A pesar de la importancia de los sistemas frontales en el océano, y el entendimiento de la influencia de dichos procesos en la formación y mantenimiento de las asociaciones de larvas de peces, existe un vacío en el conocimiento acerca de las interacciones entre la distribución vertical de las asociaciones y la estructura hidrográfica en dichos sistemas.

En el Golfo de California (GC), un mar semicerrado altamente dinámico y productivo (**Lavín y Marinone, 2003**), suceden varios procesos de mesoescala que enriquecen las capas superiores del océano. Dichos procesos pueden atrapar o transportar nutrientes y plancton, incluidos huevos y larvas de peces, en toda la columna de agua (**Danell-Jiménez et al., 2009, Sánchez-Velasco et al., 2009**).

Una de las características más importantes en el GC es el área de temperatura superficial mínima, la cual permanentemente rodea el Archipiélago Central (AC), y que se debe a la mezcla vertical por mareas sobre los umbrales, y a la surgencia inducida por convergencia en Canal de Ballenas (**Paden et al., 1991; López et al., 2006**). Esta área con menor temperatura está limitada al norte y al sur por frentes térmicos, los cuales muestran frecuentemente convoluciones, giros, y filamentos que dispersan el agua mas fría y rica en nutrientes alrededor del AC (**Paden et al., 1991; Navarro-Olache et al., 2004**). Durante el verano, se forma una fuerte picnoclina (~20m), y existe un gradiente ambiental a través de la columna de agua. En el invierno, los vientos del noroeste generan mezcla vertical, y convección inducida por enfriamiento, creando una capa de mezcla que puede alcanzar los 100m de profundidad. Estas condiciones diferentes en la estructura de la columna de agua en verano e invierno sugiere posibles diferencias en las interacciones físico-biológicas entre temporadas, afectando el ecosistema pelágico en general.

Existen tres trabajos previos acerca del efecto de procesos hidrográficos en la distribución vertical de larvas de peces en la zona frontal del AC del GC en diferentes temporadas. **Aceves-Medina et al (2008)** estudiaron la distribución vertical de las asociaciones de larvas de peces en relación a la estructura de la columna de agua al sur de Bahía de la Paz en dos temporadas, encontrando que la variación en la composición y abundancia de especies se debió principalmente al cambio de temperatura y la estratificación en la columna de agua. **Danell-Jiménez et al. (2009)** mostraron el fuerte efecto del frente térmico superficial sobre la distribución tridimensional de las

asociaciones de larvas de peces durante el verano, ya que el frente y la termoclina funcionaron como barreras horizontal y vertical respectivamente. La influencia del frente (~3 ºC) como barrera horizontal definió dos hábitats larvarios, y verticalmente, la termoclina (~40m) definió también dos hábitats larvarios. **Inda-Díaz et al. (2010)** reportaron que aunque el frente es menos contrastante durante el invierno (~1.5 ºC), este actuó diferencialmente sobre las larvas de dos especies como barrera hasta los 100m para larvas en preflexión y flexión de *Sardinops sagax,* y preflexión de *Engraulis mordax*, pero no para larvas en flexión de *Engraulis mordax* (las cuales fueron encontradas en ambos lados del frente).

HIPÓTESIS

Con base en estos antecedentes se espera que: (i) los gradientes ambientales horizontales y verticales asociados a la zona frontal durante el invierno puedan definir hábitats planctónicos como en el verano, pero con limites relacionados la variabilidad de la profundidad de la capa de mezcla; o (ii) que el rol de la zona frontal afecte diferencialmente la distribución de larvas de peces de acuerdo al hábitat de los adultos, asociado a gradientes ambientales débiles.

OBJETIVO

El objetivo de este estudio es describir el rol de la zona frontal en el Archipiélago Central del Golfo de California sobre la distribución tridimensional de las asociaciones de larvas de peces durante el periodo de invierno (Febrero 2007). El resultado de este estudio contribuirá a el entendimiento de la formación y permanencia de las asociaciones en condiciones de fuerte mezcla y gradientes ambientales con poco contraste en sistemas frontales **(ver Anexo I).**

MATERIALES Y MÉTODOS

La metodología general de muest oreo y la descripción del área de estudio fueron descritas en la sección de Materiales y Métodos. Para determinar el rol del sistema frontal del Archipiélago Central del Golfo de California duran el periodo de máxima mezcla vertical y mínimos gradientes ambientales, se consideraron para el análisis del zooplancton 39 estaciones biológicas con 4 estratos de profundidad y 90 estaciones físicas **(Figura 4)**.

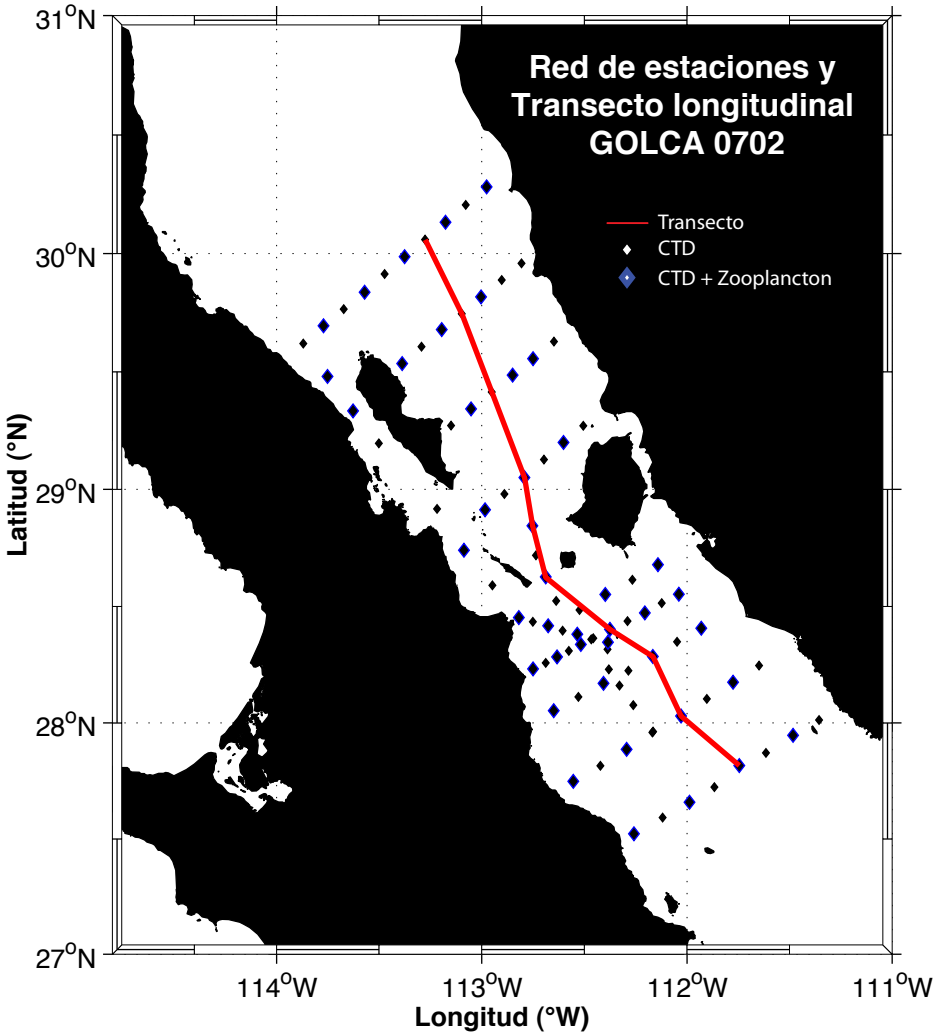


Figura 3. Mapa de la red de estaciones del crucero de Febrero del 2007. En azul las estaciones con muestreos de biológicos y lance de CTD, en negro estaciones solo con lance de CTD. La línea roja señala la estaciones selccionadas para el transecto vertical.

La anomalía geopotencial, la cual refleja la altura dinámica de la superficie del mar y por ende la circulación geostrófica (ciclónica alrededor de los bajos, anticiclónica alrededor de los domos), fue calculada a partir del mapeo objetivo de la distribución de temperatura pontencial y salinidad, integrando la anomalía de volumen específico desde el nivel de referencia.

Se obtuvieron mediciones lagrangianas de corrientes superficiales con dos boyas de deriva con sistema de telemetría satelital (ARGOS) y manga de 10m de longitud centrada a 15m de profundidad. Los datos fueron interpolados a intervalos de 6 hrs. Por el Programa Global de Derivadores de la NOAA, de acuerdo a **Hansen y Poulain (1996)**.

EL análisis de datos biológicos se realizó a partir de una matriz de abundancia de larvas ordenada por especie/estrato-estación. A fin de determinar el tipo de distribución de los datos biológicos se les aplicó la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov **(Garson, 2008a)**.Para determinar si existieron diferencias significativas en la abundancia de larvas de peces entre estaciones muestreadas de día y de noche, y en diferentes estratos, se realizó la prueba de **Jonckheere-Terpstra (Garson, 2008b).**

Para el análisis de grupos se utilizaron las especies más representativas del área de estudio (fueron excluidas del análisis las especies consideradas raras**(Clarke y Ainsworth, 1993)**, en este caso las especies que contribuyeron en menos del 10% a la abundancia general y que tuvieron una frecuencia menor a tres. Fue creado un dendrograma de ligadura completa a partir de una matriz triangular de similitud calculada con el índice de Bray-Curtis (**Sokal y Rohlf, 1995**). Los datos de abundancia de larvas fueron previamente transformados con raíz cuarta para atenuar los extremos de variabilidad **(Field et al., 1982).**Mediante la prueba de similitud de porcentajes (SIMPER) del software PRIMER **(Clarke y Ainsworth 1993)** se obtuvo i) el promedio de similitud entre las muestras que formaron una asociación, ii) el porcentaje específico de contribución de cada especie a la identidad de cada asociación, y iii) las especies que separaron asociaciones semejantes fueron determinados. Las asociaciones fueron representadas en mapas por estrato y transectos para determinar su distribución tridimensional, misma que se traslapo con distribución de variables físicas para determinar las condiciones ambientales que cada una ocupó.

RESULTADOS.

Estructuras de mesoescala y su hidrografía.

La distribución superficial del promedio de 0-10m de profundidad de la temperatura, salinidad, y oxígeno disuelto se muestran en la **Figura 5**. La estructura hidrográfica más relevante fue un ligero frente térmico superficial , el cual tuvo un contraste de ~1.5 ºC entre la zona fría de mezcla por mareas (~15.5ºC) y la zona sur del área de estudio (~17 ºC) (**Figura 5a)**. También se registraron la presencia de un frente halino entre la zona fría (35.1) y la zona sur (35.2) **Figura 5b**, y un frente de oxígeno disuelto con un contraste de ~1 mL/L (**Figura 5c)**. Los tres frentes fueron encontrados en la misma ubicación, sobre el umbral de San Esteban, y fueron señalados con una línea blanca punteada (**Figura 5**).

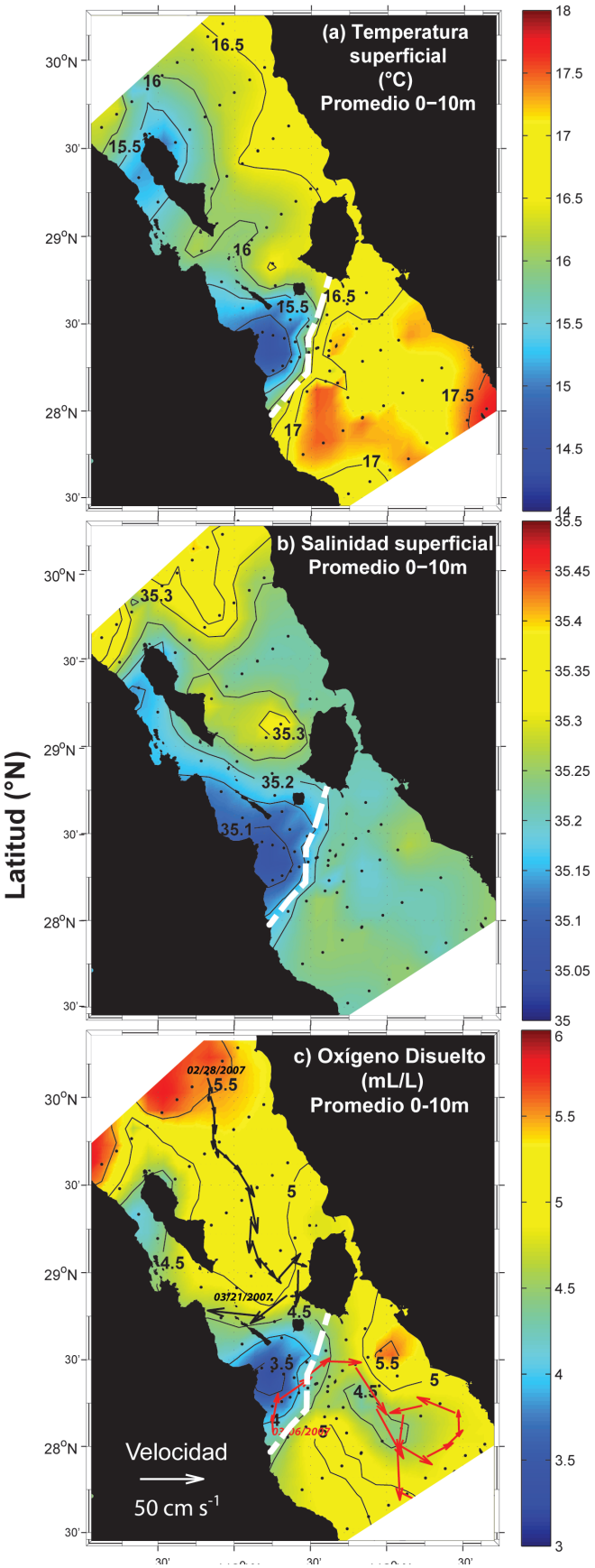


Figura 4. Promedios de 0-10m de: a) Temperatura (ºC), b) Salinidad, c) Oxígeno disuelto (mL/L). La línea blanca indica la posición del frente térmico. Las flechas sobre la figura 'c' indican la trayectoria de dos boyas de deriva liberadas durante el crucero.

Con base en esta zona de mezcla vertical en el archipiélago central (ZAC) (con menor temperatura y donde existe mezcla vertical), la presencia de otras estructuras de mesoescala y de acuerdo a las zonas propuestas por **Lavín y Marinone (2003)**, fue dividida el área de estudio en zona norte (ZN), ZAC y zona sur (ZS). La sección longitudinal señalada en la **Figura 4**, las variables de temperatura, salinidad, densidad, y velocidad geostrófica calculada **(Figura 6)** muestran la estructura vertical de cada área y algunas estructuras de mesoescala.

En la zona norte, la capa de mezcla fue mayor a los 100 m de profundidad debido a la convección vertical por enfriamiento y la mezcla por esfuerzo del viento **(Figura 7i)**. Esta zona fue dividida y aislada superficialmente de la ZAC por un jet con dirección oeste ubicado entre las estaciones F02 y C07, cuya máxima velocidad fue ~0.20 m/s en la superficie, y ~90 m de profundidad **(Figura 7c)**. La trayectoria del derivador ne-

gro (flechas negras en la **Figura 6c**) muestra un flujo hacia el sur a una velocidad de 0.06-0.23 m/s (promedios de 24 horas) en la zona norte, llegando a la ZAC se desvía hacia el oeste interrumpiendo el flujo superficial hacia el sur.

La zona sur fue separada y aislada superficialmente de la ZAC por el frente térmico superficial **(Figura 12)** y su circulación asociada, la cual fue descrita a través de mediciones lagrangianas con la boya de deriva roja (flechas rojas en la **Figura 5c**).

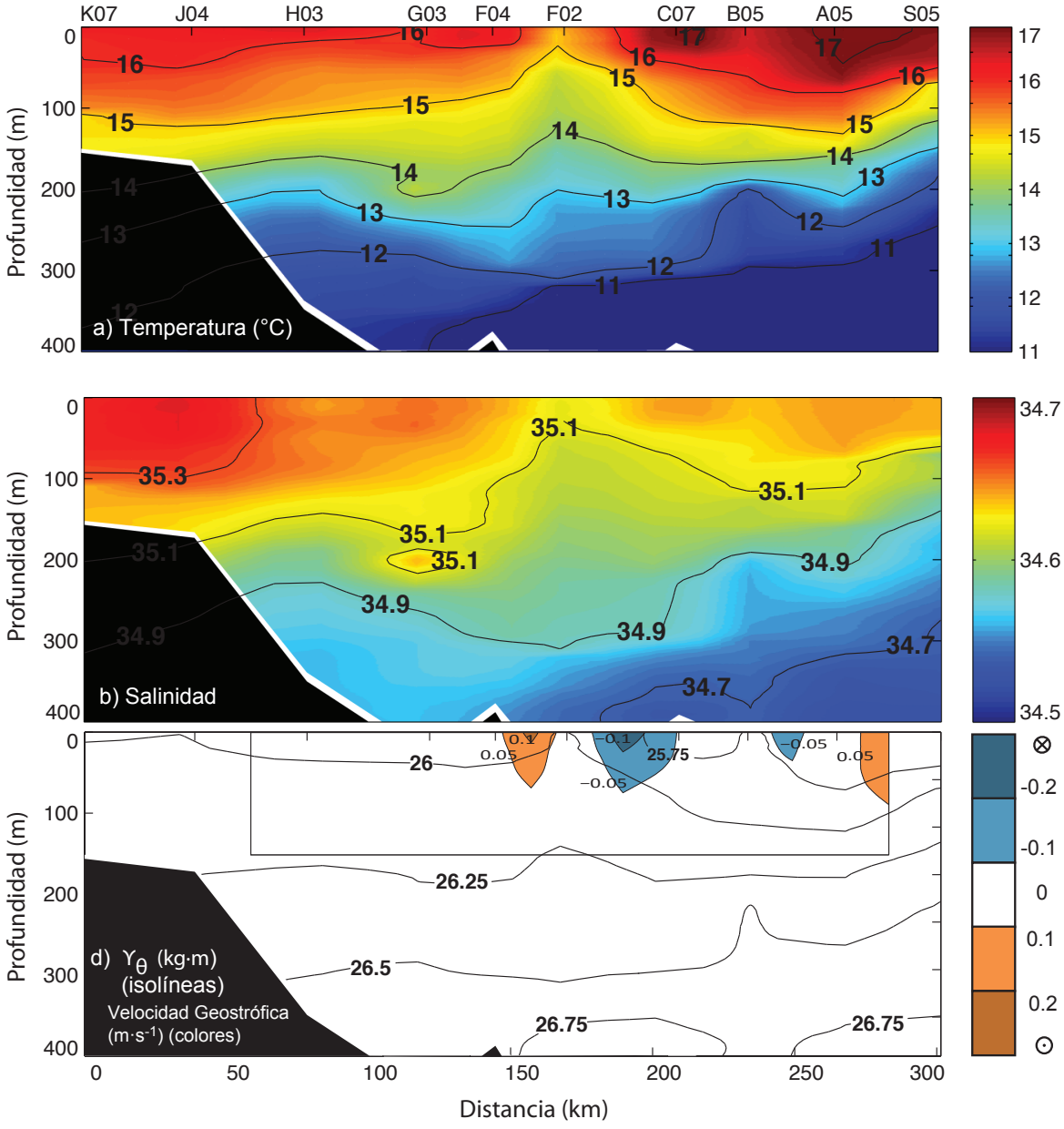


Figura 5. Transecto vertical longitudinal indicando: (a) Temperatura (ºC), (b)Salinidad, (c) Densidad (kg/m^3) (isolíneas) y Velocidad Geostrófica(m/s) (color).

Este derivador siguió una trayectoria sobre el chorro del frente **(Figura 12)** a una velocidad de 0.03-0.1 m/s (promedios de 24 horas) **(Figura 5c)**. Los cálculos de velocidad geostrófica mostraron que este chorro con dirección noreste fue localizado entre la estación F02 y B07 hasta una profundidad de 120 m, con una velocidad máxima en la superficie de ~0.20 m/s **(Figura 5c)**. La zona sur fue la única que presento cierta estratificación (15 ºC a ~60 m a 17 ºC en la superficie) **(Figura 6a)**, aunque en comparación con el verano es más débil. La capa de mezcla fue de ~40m de profundidad, a excepción de una zona anómala (~60-80 m) al sureste de la ZAC (~28ºN-~112ªW) **(Figura 7)**.

Tabla I. Listado taxonómico de larvas de peces, su afinidad, hábitat ocupado por los adultos, frecuencia de captura de las larvas, abundancia total de larvas y abundancia promedio del taxón.

FAMILIA	GENERO	ESPECIE	AFINIDAD	HÁBITAT	FRECUENCIA	ABUNDANCIA TOTAL	ABUNDANCIA PROMEDIO
Albulidae	*Albula*	*Albula sp.*	tr	sd	4	73.45	18.36
Synodontidae	*Synodus*	*Synodus lucioceps*	st - tm	sd	1	6.81	6.81
Clupeidae	*Etrumeus*	*Etrumeus teres*	wd - st	cp - ep	3	87.40	29.13
Clupeidae	*Sardinops*	*Sardinops sagax*	st	ep - cp	28	1288.05	46.00
Engraulidae	*Engraulis*	*Engraulis mordax*	tm	cp - ep	73	23285.32	318.98
Bregmacerotidae	*Bregmaceros*	*Bregmaceros bathymaster*	tr-st	cp	2	19.66	9.83
Macrouridae	*Albatrossia*	*Albatrossia pectorails*	tm	dd	1	9.50	9.50
Merlucciidae	*Merluccius*	*Merluccius productus*	tm-sa	dd - mp	4	53.14	13.28
Moridae	*Physiculus*	*Physiculus nematopus*	tr	dd - mp	3	208.10	69.37
Moridae	*Physiculus*	*Physiculus rastrelliger*	tr-st	dd - mp	3	36.90	12.30
Myctophidae	*Benthosema*	*Benthosema panamense*	tr	sd	5	96.14	19.23
Myctophidae	*Diogenichthys*	*Diogenichthys laternatus*	tr - st	mp	41	3171.20	77.35
Myctophidae	*Hygophum*	*Hygophum atratum*	tr - st	mp	1	8.00	8.00
Myctophidae	*Triphoturus*	*Triphoturus mexicanus*	tr - st	mp	6	74.31	12.39
Bythitidae	*Brosmophycis*	*Brosmophycis marginata*	st	sd	6	52.19	8.70
Ophidiidae	*Cherublemma*	*Cherublemma emmelas*	tr	dd	4	38.56	9.64
Argentinidae	*Argentina*	*Argentina sialis*	tm	dd	7	83.28	11.90
Bathylagidae	*Leuroglossus*	*Leuroglossus stilbius*	tm	mp	59	14030.18	237.80
Carangidae	*Trachurus*	*Trachurus symmetricus*	tm - st	ep - op	4	95.88	23.97
Gobiidae	*Tridentiger*	*Tridentiger trigonocephalus*	tm	sd	1	5.36	5.36
Sciaenidae	*Sciaenidae*	*Sciaenidae sp.*	tr-st	sd	2	14.60	7.30
Scombridae	*Scomber*	*Scomber japonicus*	tm - st	ep - cp	16	245.77	15.36
Trichiuridae	*Lepidopus*	*Lepidopus fitchi*	tr-st	mp	1	1.88	1.88
Bothidae	*Perissias*	*Perissias taeniopterus*	tr	sd	1	5.36	5.36
Cynoglossidae	*Symphurus*	*Symphurus atramentatus*	tr - st	sd	1	6.51	6.51
Paralichthyidae	*Citharichthys*	*Citharichthys fragilis*	st	sd	36	517.96	14.39
Paralichthyidae	*Citharichthys*	*Citharichthys stigmaeus*	st	sd	1	5.99	5.99
Paralichthyidae	*Hippoglossina*	*Hippoglossina stomata*	st - tm	sd	4	27.51	6.88
Scorpaenidae	*Pontinus*	*Pontinus sp.*	tr	sd	1	4.32	4.32
Scorpaenidae	*Scorpaena*	*Scorpaena guttata*	tm - st	sd	1	9.17	9.17
Scorpaenidae	*Scorpaenodes*	*Scorpaenodes xyris*	st - tr	sd	1	7.70	7.70
Sebastidae	*Sebastes*	*Sebastes macdnonaldi*	tm - st	dd	4	54.44	19.45
Sebastidae	*Sebastes*	*Sebastes sp. 2*	tm - st	dd	1	15.79	15.79
Sebastidae	*Sebastes*	*Sebastes sp. 3*	tm - st	dd	5	84.13	16.83
Phosichthydae	*Vinciguerria*	*Vinciguerria lucetia*	tr - st	mp	12	151.66	12.64
Stomiidae	*Stomias*	*Stomias atriventer*	tr - st	mp	4	20.66	5.17

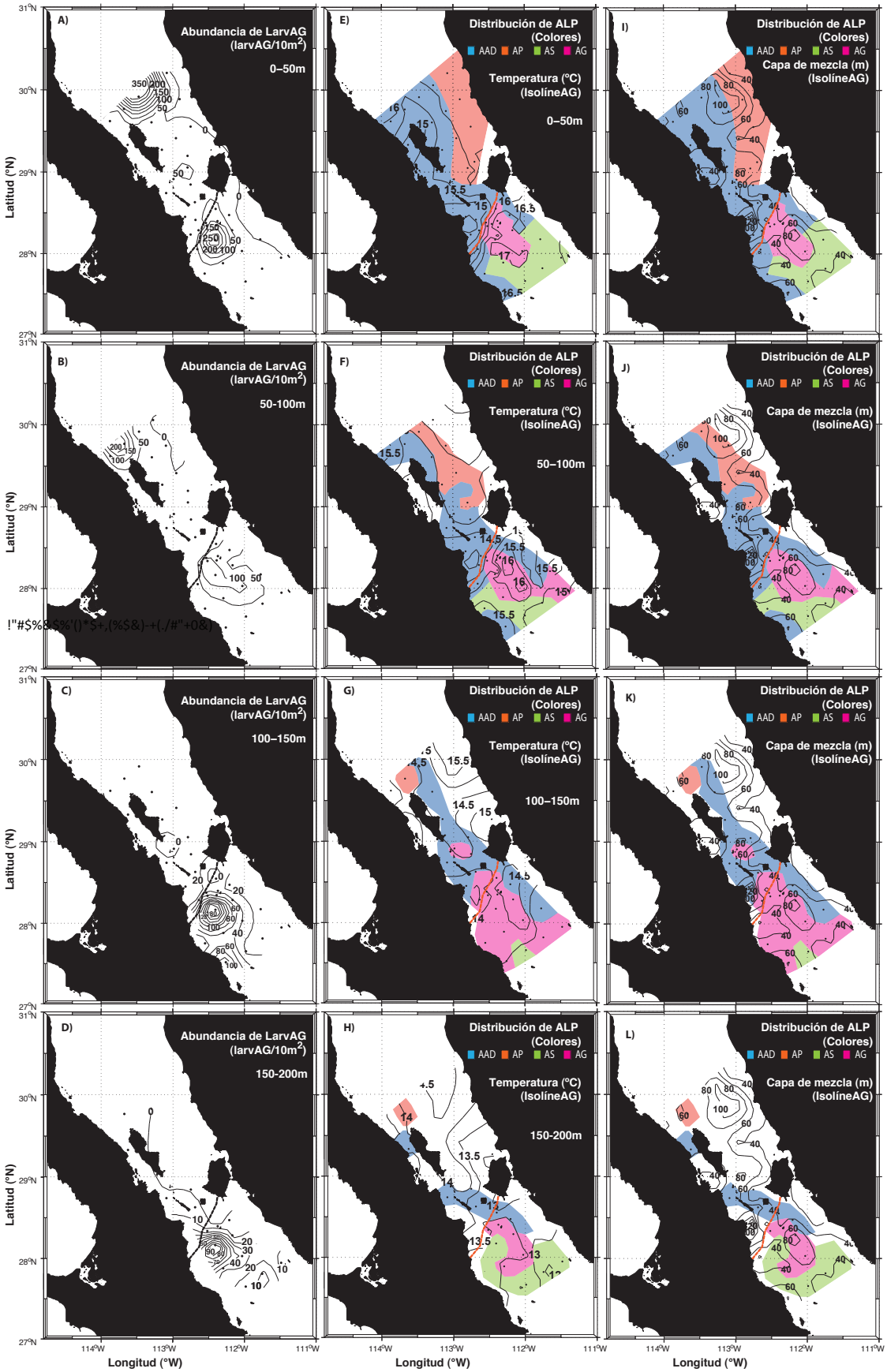

A)
Abundancia de LarvAG (larvAG/10m2)
0–50m
B)
Abundancia de LarvAG (larvAG/10m2)
50-100m
C)
Abundancia de LarvAG (larvAG/10m2)
100–150m
D)
Abundancia de LarvAG (larvAG/10m2)
150-200m
E)
Distribución de ALP (Colores)
AAD AP AS AG
Temperatura (°C) (IsolíneAG)
0–50m
F)
Distribución de ALP (Colores)
AAD AP AS AG
Temperatura (°C) (IsolíneAG)
50–100m
G)
Distribución de ALP (Colores)
AAD AP AS AG
Temperatura (°C) (IsolíneAG)
100–150m
H)
Distribución de ALP (Colores)
AAD AP AS AG
Temperatura (°C) (IsolíneAG)
150-200m
I)
Distribución de ALP (Colores)
AAD AP AS AG
Capa de mezcla (m) (IsolíneAG)
J)
Distribución de ALP (Colores)
AAD AP AS AG
Capa de mezcla (m) (IsolíneAG)
K)
Distribución de ALP (Colores)
AAD AP AS AG
Capa de mezcla (m) (IsolíneAG)
L)
Distribución de ALP (Colores)
AAD AP AS AG
Capa de mezcla (m) (IsolíneAG)
Latitud (°N)
Longitud (°W)
31°N
30°N
29°N
28°N
27°N
114°W
113°W
112°W
111°W

Figura 7. (Pàgina anterior). Abundancia de larvas de peces en cuatro estratos: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m, y (d) 150-200m. Asociaciones de larvas de peces en cuatro estratos: (e-i) 0-50m, (f-j) 50-100m, (g-k) 100-150m, y (h-l) 150-200m. El color de los polígonos indica diferentes asociaciones de larvas de peces (Azul = Asociación de Amplia Distribución, Naranja = Asociación Plataforma, Rosa = Asociación Giro, Verde = Asociación Sur). Las isolíneas negras indican (e-h) Temperatura (°C) y (i-l). Profundidad de la capa de mezcla.

El registro de: (i) un segundo chorro con dirección oeste entre las estaciones A05 y B06, con velocidad máxima de ~0.20 m/s en la superficie y hasta los ~150 m de profundidad **(Figura 5c)**, y (ii) un zona semi-aislada con valores mínimos en algunas variables físicas en un área al sur de la ZAC (~28 ºN, ~112 ºW) sugirieron la existencia de un giro anticiclónico al momento del crucero **(Figura 5)**. Los valores máximos de capa de mezcla en la zona (~60-80 m de profundidad), la distribución de los valores de anomalía geopotencial, y la trayectoria del derivador rojo **(Figura 5c)** confirmaron la existencia del giro.

Larvas de peces: Abundancia y riqueza específica

Fueron analizadas un total de 107 muestras de zooplancton, de las cuales se separó e identificó 11,708 larvas de peces de 36 taxones diferentes, la lista taxonómica es presentada en la **Tabla I**. Se registraron un total de 25 familias, siendo las mejor representadas Myctophidae (cuatro taxones), y Paralichtyidae, Scorpanidae y Sebastidae (tres taxones respectivamente). La especie más abundante fue *Engraulis mordax* (4,163), *Leuroglossus stilbius* (1,722), *Diogenichthys laternatus* (411), *Sardinops sagax* (230), y *Citharichtys fragilis* (65). Respecto a la afinidad de los taxones, 19 fueron de afinidad templada o templada-subtropical y 17 de tropical o trop-

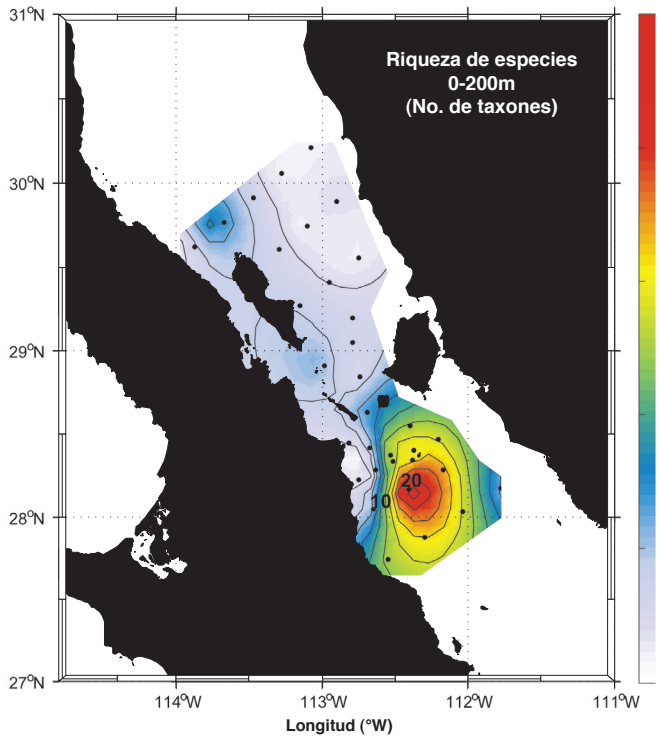


Figura 6. Riqueza de especies de larvas de peces de 0-200m (número de especies).

ical-subtropical. De todos los taxones, 20 de ellos fueron de hábitos demersales, 6 costeros pelágicos, y 10 mesopelágicos **(Tabla I)**.

La distribución de la abundancia de larvas por estrato se muestra en las **Figura 7a-d**. Se obtuvieron larvas en toda el área de estudio (aunque hubo algunas estaciones donde no se capturaron larvas), y se presentaron dos 'puntos' de alta abundancia.

Tabla II. Asociaciones de larvas de peces con los taxones que las conformaron con el promedio de similitud entre las muestras que la conformaron. Valores para cada taxon en cada asociación de Abundancia promedio del taxón en las muestras de la asociación, Promedio de Similitud, Indice entre la similitud y la desviación estandar, Porcentaje de contribución a la identidad de la Asociación y el mismo porcentaje acumulado.

Asociación Giro						Similitud promedio: 56.70	
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contr %	Cum.%	Distribución	Afinidad
Leuroglossus stilbius	3.47	26.2	2.51	**46.2**	46.2	**s+**	mp
Diogenichthys laternatus	2.64	21.33	4.09	**37.61**	83.81	**s+**	mp
Engraulis mordax	1.7	6	0.61	**10.58**	94.39	**ad**	ep coast
Vinciguerria lucetia	0.54	1.05	0.28	**1.86**	96.25	**s**	mp
Sardinops sagax	0.62	0.88	0.25	**1.56**	97.81	**s**	ep coast
Citharichtys fragilis	0.44	0.66	0.25	**1.17**	98.98	**ad**	sd
Scomber japonicus	0.34	0.4	0.18	**0.71**	99.69	**s**	ep coast
Physiculus rastrelliger	0.16	0.09	0.07	**0.15**	99.84	**s**	dd mp
Triphoturus mexicanus	0.16	0.05	0.07	**0.1**	99.94	**s**	mp
Entrumeus teres	0.13	0.02	0.04	**0.03**	99.97	**s**	ep coast
Sebastes sp 3	0.09	0.02	0.04	**0.03**	100	**s+**	dm

Asociación Sur						Similitud promedio: 54.90	
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contr %	Cum.%	Distribución	Afinidad
Leuroglossus stilbius	3.4	39.93	2.91	**72.72**	72.72	**s +**	mp
Sardinops sagax	1.39	8.06	0.82	**14.68**	87.4	**s**	ep coast
Scomber japonicus	0.95	4.13	0.52	**7.52**	94.93	**s**	ep coast
Benthosema panamense	0.68	2.14	0.31	**3.91**	98.83	**s**	mp
Citharichtys fragilis	0.42	0.64	0.22	**1.17**	100	**ad**	sd

Asociación de Amplia Distribución						Similitud promedio: 53.17	
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contr %	Cum.%	Distribución	Afinidad
Engraulis mordax	3.45	47.75	2.83	**89.79**	89.79	**ad**	ep coast
Leuroglossus stilbius	0.6	2.46	0.31	**4.63**	94.42	**s+**	mp
Sardinops sagax	0.66	1.89	0.28	**3.56**	97.98	**s+**	ep coast
Citharichtys fragilis	0.48	0.85	0.22	**1.6**	99.58	**ad**	sd
Sebastes sp 3	0.18	0.1	0.07	**0.19**	99.78	**s+**	dm
Diogenichthys laternatus	0.09	0.03	0.04	**0.06**	99.84	**s+**	mp
Hippoglossina stomata	0.09	0.03	0.04	**0.06**	99.9	**ad**	sd
Triphoturus mexicanus	0.11	0.03	0.04	**0.05**	99.95	**s**	mp
Trachurus symmetricus	0.13	0.03	0.04	**0.05**	100	**s**	ep ocean

Asociación Plataforma						Similitud promedio: 65.31	
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contr %	Cum.%	Distribución	Afinidad
Engraulis mordax	3.06	35.61	1.77	**54.52**	54.52	**ad**	ep coast
Citharichtys fragilis	1.78	28.73	4.28	**43.99**	98.52	**ad**	sd
Merluccius productus	0.38	0.72	0.18	**1.11**	99.63	**n**	dd mp
Diogenichthys laternatus	0.24	0.24	0.1	**0.37**	100	**s+**	mp

Ambos puntos decrecieron verticalmente en abundancia. El punto al norte de IAG sobre la cuenca Delfín, donde se ha documentado el margen de un giro estacional reversible **(Carrillo et al. 2002)** y donde se registró un el rompimiento de la isoterma de 16 ºC en la superficie **(Figura 6a)**, tuvo una abundancia de ~300 larvas/10m^2 **(Figura 7a)**. De 0-100 m de profundidad, y se compuso compuesto principalmente por la especie epipelágica *Engraulis mordax*. A partir de los 100 m este punto desaparece como tal, teniendo valores similares a las estaciones contiguas, lo anterior debido a la dominancia de *Engraulis mordax* y a los hábitos epipelágicos de dicha especie.

El punto del sur fue encontrado adyacente al frente térmico en la zona del giro anticiclónico y coincidió espacialmente con el punto de mayor riqueza de especies (>20 taxones), el valor de abundancia fue de ~250 larvas/10m^2 (**Figura 7a-d)**. En este punto se registró alta abundancia en el estrato de 0-50 m y en el estrato de 100-150 m de nuevo (~180 larvas/10m^2), debido a la contribución de las especies mesopelágicos Leuroglossus stilbius y Diogenichthys laternatus **(Figura 7c)**.

El valor más alto de riqueza de especies se registró en la zona sur de área de estudio, adyacente al frente térmico, en coincidencia geográfica con el giro anticiclónico y principalmente de 0-50 m de profundidad. Pudo identificarse un límite claro de riqueza de especies en el frente térmico **(Figura 8)**.

Asociaciones de Larvas de Peces

Para determinar las asociaciones de larvas fueron analizadas 106 muestras, e incluidos 18 taxones **(Tabla II)**. Fueron determinadas cuatro AL con el corte al 20% en el dendrograma correspondiente **(Figura 9)**. Para la construcción del dendrograma fueron incluidas muestras de todos los estratos para así obtener la distribución tridimensional de las AL. Dos de estas fueron encontradas exclusivamente al sur del frente térmico, una en la zona norte, y una más de amplia distribución.

La asociación que se encontró exclusivamente en el norte se nombró Asociación Plataforma (AP), misma que tuvo 14 muestras con un promedio de 13.4 larvas/10m^2. Se compuso por seis taxones, incluyendo el epipelágico de amplia distribución *Engraulis mordax*, y el lenguado *Citharichtys fragilis*. El promedio de similitud entre las muestras según la prueba SIMPER fue 65.3%, y la identidad del grupo fue dada en un 99.63% por: *Engraulis mordax* que aportó el 54.5% (3.06 larvas/10m^2), *Citharichtys fragilis* en 44% (1.78 larvas/10m2) la cuál estuvo presente con mayor abundancia en la zona norte, y *Merluccius productus* 1.1% (0.38 larvas/10m2) que se distribuyó ex-

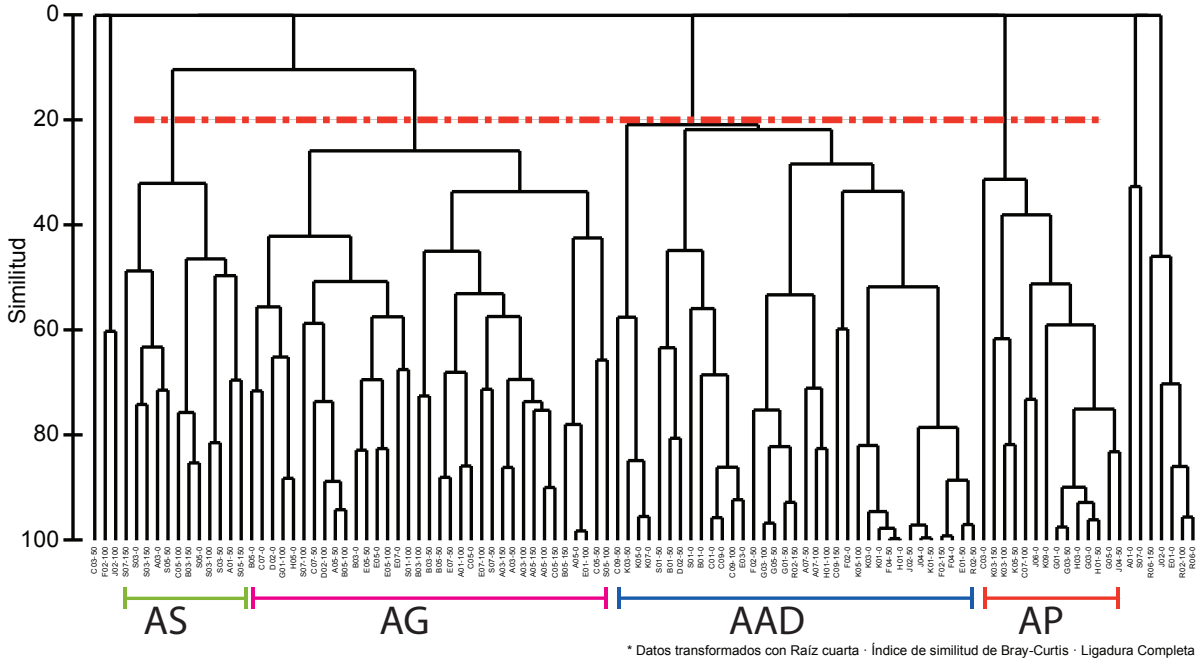


Figura 8. Dendrograma de afinidad generado a partir de una matriz de similitud calculada mediante el índice de Bray-Curtis con base en la abundancia de larvas de peces transformada con raíz cuarta

clusivamente al norte del frente. A pesar de que *Engraulis mordax* fue la especie más abundante en la Asociación Plataforma, la presencia de *Citharichtys fragilis* en un 30% fue la que separó este grupo de la otra asociación registrada en la zona norte **(Tabla II)**. La AP ocupó estaciones cerca de la costa en el lado noreste de la zona norte, sobre la plataforma y el talud continental (~200 m de profundidad) **(Figura 7e-l)**. Los límites en la distribución de la AP se definieron por barreras físicas y geográficas, el límite sur fue el chorro con dirección oeste localizado al sur de Isla Ángel de la Guarda y al oeste de Isla Tiburón **(Figura 7c, Figura 5c)**. Debido a la red de estaciones planteada no se ubicó el límite norte de la asociación, pero el límite oeste correspondió a la extensión de la plataforma y talud continental de Sonora. El rango de temperatura que ocupó fue de 14 a 15.5 ºC en todos los estratos, y tuvo un límite de 0-100 m de profundidad de 15.5 ºC de temperatura **(Figura 7e-h)** y 35.2 de salinidad **(Figura 10)**. Esta asociación se distribuyó con valores de oxígeno disuelto elevados (3.5 a >5 mL/L) que corresponden a agua proveniente del norte del Golfo de California **(Figura 11)**. La profundidad de la capa de mezcla en la zona ocupada por la Asociación de la Plataforma de Sonora tuvo un rango de 40 a 100 m, y no fue limitante en la distribución de dicho grupo **(Figura 7i-l)**.

El segundo grupo nombrado Asociación de Amplia Distribución (AAD) tuvo el mayor número de muestras (35), su abundancia media de 14.07 larvas/10m2. Estuvo compuesto por 13 taxones, de los cuales, los tres mas importantes fueron de hábitos pelágicos (dos mesopelágicos y un epipelágico). Este grupo tuvo 53.2% de similitud entre sus muestras, y su identidad al 98% fue dada por: la especie de amplia distribución *Engraulis mordax* que aportó 89.8% (3.45 larvas/10m2), *Leuroglossus stilbius*

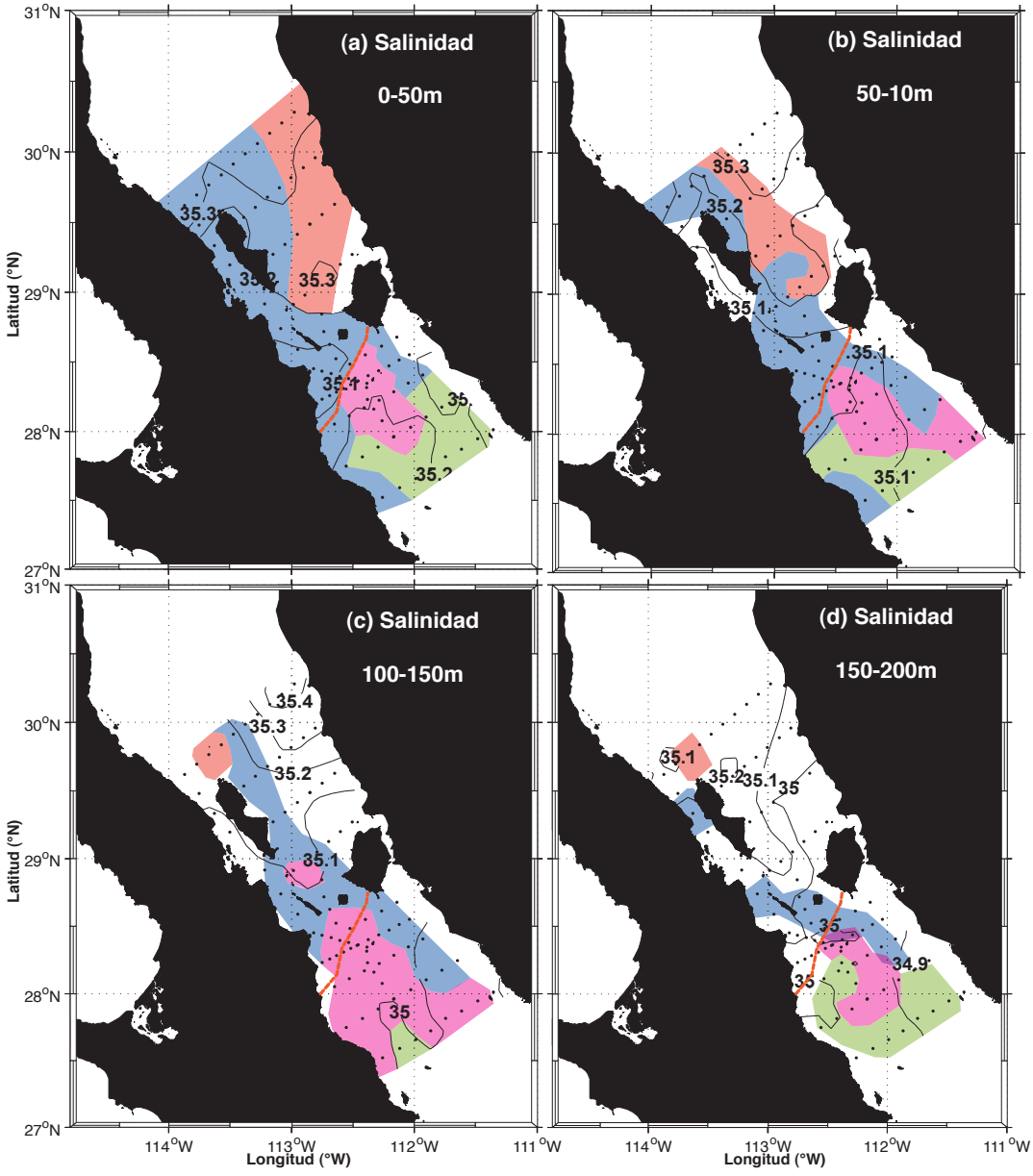


Figura 9. Salinidad (isolíneas) y Asociaciones de larvas de peces (polígonos de color) en cuatro estratos de profundidad (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m, y (d) 150-200m. El frente térmico se indica con la línea naranja.

4.6% (0.6 larvas/10m2) la cual tuvo una distribución principalmente en el sur entre los 100-150 m, con algunas larvas cruzando el frente y la zona de los umbrales **(Tabla II)**. En el lado oeste de la zona norte la Asociación de Amplia Distribución ocupó estaciones en los cuatro estratos. Este grupo fue el que tuvo la distribución más amplia, y fue el único presente al norte y sur del frente, y sobre la zona de mezcla vertical y baja temperatura sobre los umbrales, aparentemente sin ninguna limitante física **(Figura 7e-l)**.

En esta zona de fuerte mezcla por marea sobre el umbral de San Esteban se presentaron condiciones de mezcla vertical casi completa en los primero 150 m de la columna de agua, creando un hábitat inestable. La menor abundancia de larvas se encontró en la zona de mezcla vertical y en los estratos mas profundos (100-200m). El rango de temperatura que ocupó fue de 13.5 a 17 ºC **(Figura 7e-h)**, salinidad de 35.2 a 34.9 **(Figura 10),** que incluye los valores más altos provenientes del Norte del Golfo de California (>35.3) y los menores en la zona de mezcla vertical por mareas. El oxígeno disuelto no limitó la distribución del grupo, el rango fue de 1.5 a > 5 mL/L **(Figura 11)** y de hecho algunas muestras fueron encontradas en condiciones de hipoxia (<1 mL/L). La profundidad de la capa de mezcla tampoco fue una limitante para la distribución de dicha asociación, y la asociación fue encontrada donde esta fue de 40 a 120 m de profundidad **(Figura 7i-l)**.

Una de las asociaciones de larvas encontradas al sur del frente térmico se nombró Asociación Giro (AG) debido a su ubicación en medio del giro anticiclónico registrado al sur del frente térmico. Un total de 35 muestras se agruparon en la Asociación Giro, mismas que tuvieron un promedio de abundancia de 17.49 larvas/10m2. En estas muestras se encontraron 14 taxones, los cuatro principales de hábitos pelágicos (tres mesopelágicas, una epipelágica), y solamente tres con hábitos demersales. El promedio de similitud entre las muestras del grupo fue de 56.7%, y su identidad en un en un 96.2% fue dada por las especies: *Leuroglossus stilbius* (46.2%) con promedio de abundancia de 3.47 larvas/10m2, cuya distribución fue principalmente en la zona al sur del frente y solo algunas larvas cruzando hacia el norte la zona de los umbrales por debajo de los 100 m de profundidad; *Diogenichthys laternatus* que contribuyó en un 37.6% a la identidad del grupo, su abundancia media fue de 2.64 larvas/10m2, y su distribución fue exclusivamente a la zona sur **(Tabla II)**. El giro anticiclónico asociado al frente térmico definió la distribución de la Asociación Giro **(Figura 7e-l)**. Solamente en el estrato de 100-150 m esta asociación expandió su distribución hacia el norte del frente térmico y hacia el sur del giro, lo cual sugiere un proceso de dispersión a esta profundidad y una estrecha relación entre la distribución de la Asociación Giro con la

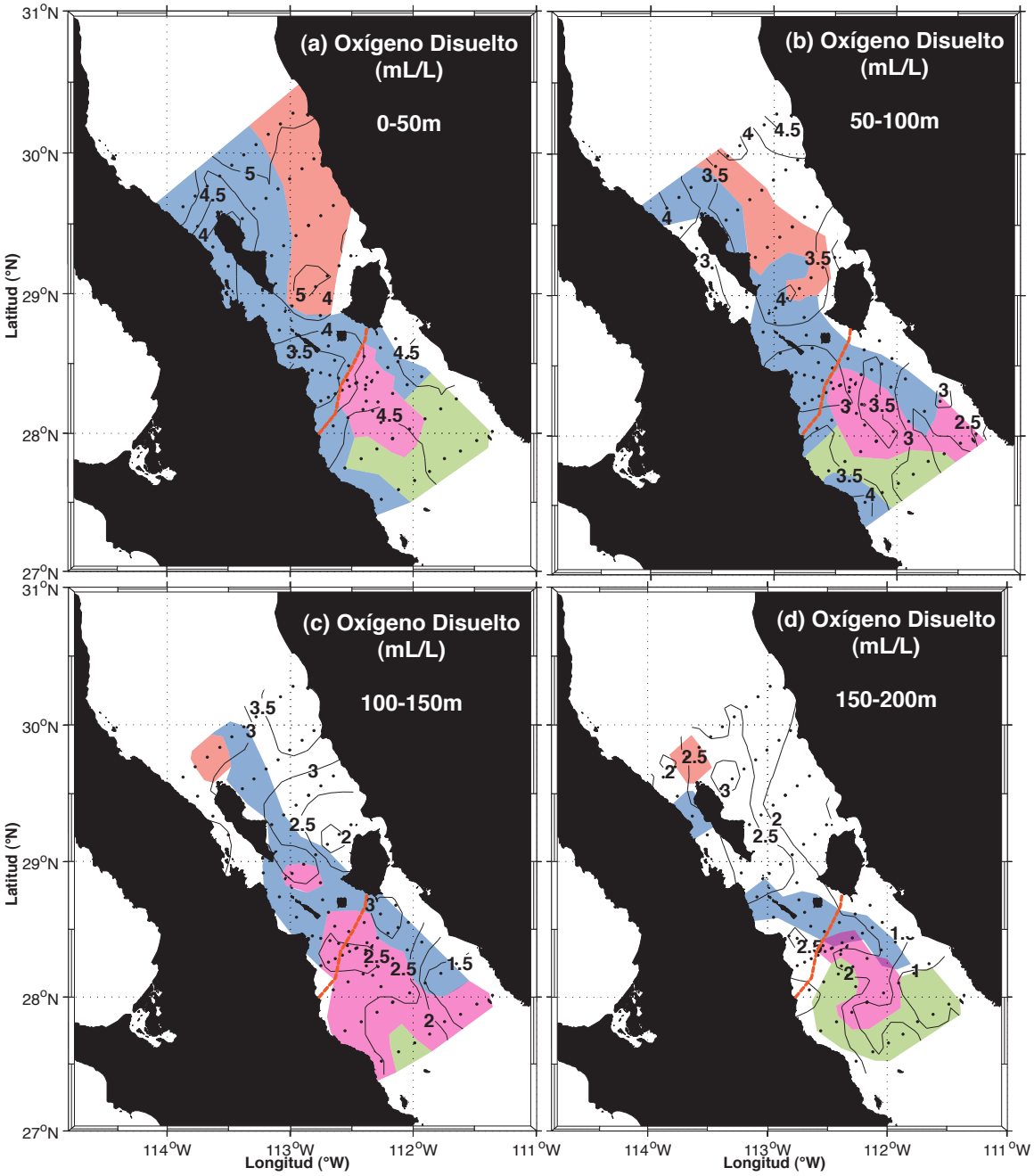


Figura 10. Oxígeno disuelto (mL/L) (isolíneas) y Asociaciones de larvas de peces (polígonos de color) en cuatro estratos de profundidad (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m, y (d) 150-200m. El frente térmico se indica con la línea naranja.

distribución de dos de sus especies principales, *Leuroglossus stilbius* y *Diogenichthys laternatus* a esta profundidad (ambas especies batipelágicas tolerantes a condiciones de hipoxia) **(Figura 7g-h)**. La Asociación Giro ocupó agua atrapada en el giro por arriba de la ligera termoclina, y agua por debajo de la influencia del giro **(Figura 12)**. El rango de temperatura ocupado fue de >17 ºC en el estrato superior, hasta los 13 ºC en

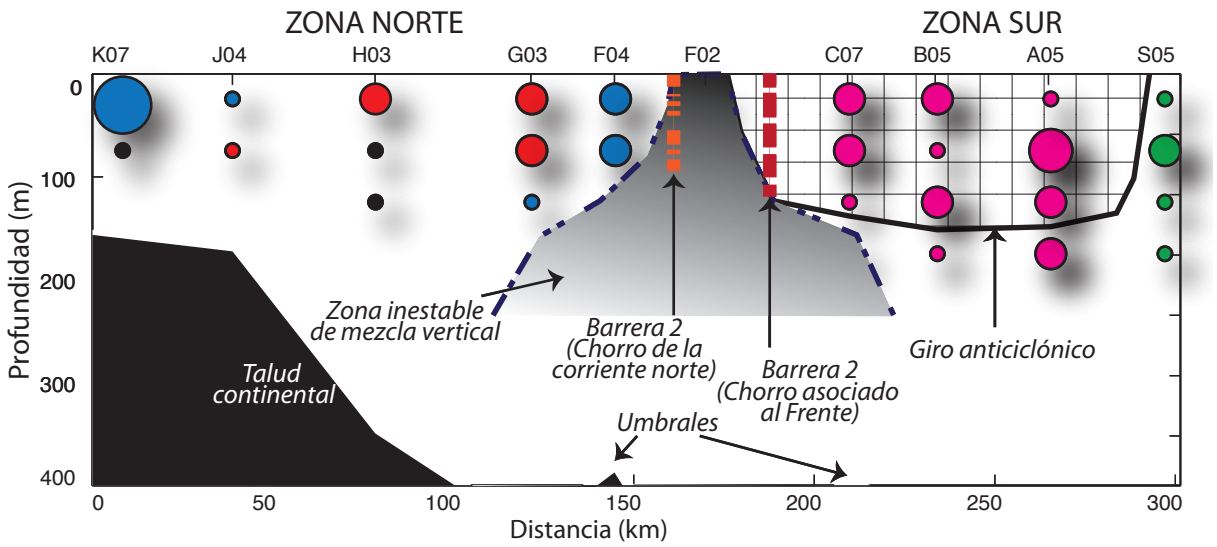


Figura 11. Esquema conceptual de la distribución de las asociaciones de larvas de peces (colores) , las principales estructuras hidrográficas, y batimetría sobre la sección longitudinal.

el estrato más profundo de 150-200m **(Figura 7e-h)**. Los valores de salinidad presentes en la zona de distribución de la Asociación Giro fueron de 35.2 a 34.9 **(Figura 10)**. El rango de oxígeno disuelto fué 1.5 – 45 mL/L, las muestras en el estrato de 150-200 m ocuparon aguas hipóxicas **(Figura 11)**.

La Asociación Sur (AS) tuvo el menor número de muestras (12), y su distribución se restringió a la zona sur del área de estudio fuera de la zona del giro anticiclónico en toda la columna de agua. La abundancia media fue 10.06 larvas/10m2, y la similitud entre muestras fue de 54.9%. El grupo fue compuesto por nueve taxones, principalmente de hábitos pelágicos. Esta asociación se definió en un 94.9% y las especies contribuyeron en: *Leuroglossus stilbius* (72.2%) con abundancia media de 3.4 larvas/10m2, *Sardinops sagax* (14.7%) con 1.4 larvas/10m2, y *Scomber japonicus* (7.5%) con abundancia media de 0.95 larvas/10m2. La diferencia entre los grupos sureños se dio en 61.2% por: *Diogenichthys laternatus* (23.8%) distribuida exclusivamente en la zona sur, *Leuroglossus stilbius* (13.8%) con distribución sureña y algunas larvas cruzando la zona del frente térmico sobre los umbrales, *Sardinops sagax* (12.4%) exclusiva del sur, *Scomber japonicus* (8.7%) también exclusiva de la zona sur, y el gradiente de abundancia de la especie de amplia distribución *Engraulis mordax* (14.6%) **(Tabla II)**. La distribución de la Asociación Sur se restringió a la zona sur del área de estudio alrededor del giro anticiclónico en todos los estratos, en aguas con clara influencia del sur del Golfo de California **(Figura 7e-l)**. El rango de temperatura fue de 12.5 a 16.5 ºC, y su distribución se limitó en apariencia a la isoterma de 16.5 ºC en el estrato superficial,

15.5 ºC de 50-100 m, 14 ºC de 100-150m, y 13.5 de 150-200m **(Figura 7e-h)**. La salinidad que ocupó la asociación fue 35.2 a 34.9, que no limitó distribución, pero por la forma de las isohalinas y la asociación se confirma que se encontró rodeando el giro anticiclónico **(Figura 10)**. La zona que ocupó tuvo valores de oxígeno disuelto mayores a 4.5 mL/L en el estrato superior y menores a 1 mL/L en el más profundo, de manera que el oxígeno no limitó su distribución, y al igual que la Asociación Giro ocupó aguas con condiciones de hipoxia **(Figura 11)**.

DISCUSIÓN

El área de estudio se dividió en tres zonas de acuerdo a las condiciones hidrográficas. Estas regiones con condiciones ambientales diferentes se asociaron con las estructuras hidrográficas de mesoescala y la distribución de diferentes asociaciones de larvas. Las condiciones hidrográficas generales mostraron la zona de mezcla vertical mas fría que el resto del área de estudio debido a la mezcla vertical sobre los umbrales y alrededor de Isla Ángel de la Guarda, lo cual separó el área de estudio en las zonas norte y sur, divididos por dicha zona central **(Figura 5 y Figura 12)**.

La presencia de baja abundancia y riqueza de especies en la zona de mezcla vertical sugirió que no fue estable ni apta para el desarrollo larval. Dos estructuras de mesoescala fueron encontradas en el sur del área de estudio durante el crucero: el frente térmico superficial, y un giro anticiclónico. En la zona norte fue encontrado un chorro con dirección oeste que dividió dicha la zona norte de la de mezcla vertical.

Composición de especies y abundancia de larvas.

La distribución espacial de larvas de peces y la riqueza de especies evidenciaron la importancia de las estructuras de mesoescala para la sobrevivencia de las larvas, ya que los valores mas altos, tanto de abundancia como de riqueza, fueron encontrados en la zona del giro anticiclónico de 0-50 m de profundidad **(Figura 7a-d)**. Probablemente el giro aisló la parte central, atrapó larvas, y fueron generadas condiciones ambientales específicas para su desarrollo. A pesar de haberse encontrado valores altos de abundancia en estratos más profundos (particularmente de 100-150m), la riqueza específica se mantuvo en estratos inferiores. Una posible causa fue la profundidad de la picnoclina **(Figura 7c)** y valores bajos de oxígeno **(Figura 11)** (<1 mL/L) que se encontraron a esta profundidad, lo cual probablemente limitó la distribución vertical de algunas especies. Las larvas encontradas por debajo de los 100m en dicha zona fueron

principalmente de las especies *Leuroglossus stilbius* y *Diogenichthys laternatus*, las cuales resisten condiciones de hipoxia.

A pesar de que varias concentraciones de oxígeno disuelto han sido usadas para definir el límite de la capa mínima de oxígeno (condiciones de hipoxia) **(Cepeda-Morales et al., 2009)**, en este trabajo se tomó el valor de 1 mL/L de acuerdo **Tremblay et al. (2010)**, debido a que ellos trabajaron con fisiología de organismos del zooplancton en la misma área del Golfo de California. El mismo límite de 1 mL/L como un valor crltico valores mas altos tanto de aen la misma el ln dicha zona fueron principalmente de *Leuroglossus stilbius* los valores mas altos tanto de aítico para larvas de peces fue usado en un trabajo en otro sistema frontal ubicado en la zona transicional tropical-subtropical en la costa de Angola **(John et al., 2001)**, donde fueron encontrados valores similares de oxígeno disuelto a ~70m de profundidad y la comunidad de larvas de peces también fue dominada por especies mesopelágicas como *Diogenichthys atlanticus*, *Bathylagus argyrogaster* y *Vinciguerria nimbaria*.

En el caso del punto de alta abundancia al norte del área de estudio (30°N-113.5°W) este permaneció hasta los 100m de profundidad **(Figura 7a-b)** a pesar de que la estructura de la columna de agua reflejó condiciones de mezcla vertical **(Figura 6a)**. La riqueza de especies en este punto fue baja **(Figura 12)**, la abundancia fue aportada principalmente por *Engraulis mordax*, un pelágico menor cuyas larvas prefieren los primeros 100m de la columna de agua en el Golfo de California **(Inda-Díaz et al., 2010)** y en otros ecosistemas **(Somarakis y Nikolioudakis, 2010)**.

La zona del giro anticiclónico al sur del frente mostró una abundancia y riqueza mayor que la del punto norte **(Figura 7a-d)** debido probablemente a mejores condiciones para el desarrollo larval de la zona sur por su mayor estratificación (estabilidad) **(Figura 14e)** y posiblemente mayor disponibilidad de alimento, de acuerdo a lo sugerido por **(Bakun, 1996)**. **Inda-Díaz et al. (2010)** registraron las mayores abundancias de larvas en preflexión y flexión de *Engraulis mordax* y *Sardinops sagax* en la zona al sur del frente, con temperatura más cálida y con mayor estabilidad que en el lado frío donde tiene lugar la mezcla vertical, y la zona norte. Esto coincide también con los resultados encontrados en el frente de la corriente de Gaspé en el mar Mediterráneo **(Fortier et al., 1992)**, donde la mayor abundancia de larvas de peces y concentración de biomasa de zooplancton fueron encontrados en el lado del giro de la zona frontal, y no en la zona de la corriente. De manera similar, en la zona frontal de Angola-Benguela, **John et al. (2001)** describieron una mayor abundancia de larvas de peces en el

lado del frente donde la termoclina fue mas fuerte.

Asociaciones de larvas de peces e hidrografía

La distribución de las asociaciones de larvas en el área de estudio reflejó de manera clara la influencia de factores físicos y biológicos con escalas espacio-temporales variadas. El factor físico más notable fue el frente térmico superficial entre la zona de mezcla vertical y la zona sur, y su circulación asociada; hacia el sur el giro anticiclónico y hacia el norte el chorro con dirección oeste mencionado anteriormente **(Figura 12)**.

La Asociación de Amplia Distribución se encontró en todas las zonas del área de estudio, y incluyendo la zona de mezcla vertical de menor abundancia y riqueza de especies **(Figura 7e-l)**. Esta asociación fue definida básicamente por *Engraulis mordax*, presente en todas las asociaciones, es por que dicha asociación se considera distribuida en toda el área de estudio. Las larvas de *E. mordax* especie estuvieron en todas las estaciones de muestreo en esta zona **(Figura 7e-l)** lo cual concuerda con trabajos previos donde se menciona la adaptabilidad de *Engraulis mordax* (p.ej. **Sánchez-Velasco et al., 2000**), aunque presenta preferencia por aguas frías **(Green-Ruíz e Hinojosa-Corona, 1999)**, incluso bajo la influencia del fenómeno ´El Niño´ **(Sánchez-Velasco et al., 2000; Sánchez-Velasco et al., 2001)**. La distribución vertical de la Asociación de Amplia Distribución fue de 0 a 200m de profundidad, pero fue mas abundante hasta los 100m aún en la zona norte, donde la convección vertical profundizó la capa de mezcla. De tal modo que la distribución tridimensional se definió por la preferencia de *Engraulis mordax* a permanecer cerca de la superficie debido mas a probablemente a que ahí encuentra su alimento **(Landaeta, 2008; Somarakis y Nikolioudakis, 2010)** que a los gradientes ambientales horizontales **(Figura 12)**.

La Asociación Plataforma, se presentó en la zona norte, su distribución se restringió la plataforma continental al norte de la Isla Ángel de la Guarda **(Figura 7e-l)**. Esta asociación se compuso por especies distribuidas en la zona norte como *Merluccius productus*, y *Brosmophycis marginata*, y dos especies de amplia distribución *Engraulis mordax* y *Citharichtys fragilis*; estas últimas a través de su gradiente de abundancia y su presencia respectivamente separaron las estaciones de la Asociación Plataforma y la Asociación de Amplia Distribución **(Tabla II)**. *Citharichtys fragilis* es un pez plano que vive en la plataforma continental, su mayor abundancia de larvas se encontró en la zona norte en aguas que vienen del Norte del Golfo de California.

En contraste con la Asociación de Amplia Distribución, la distribución horizontal de la Asociación Plataforma se limitó por una combinación de variables físicas tales como la temperatura (isoterma de 15 ºC) **(Figura 7e-h)**, la salinidad (35.2) **(Figura 10)**, la batimetría (plataforma continental, 200m de profundidad) **(Figura 1)**, la biología de las especies que la compusieron, y el chorro registrado entre la zona norte y la zona de mezcla vertical **(Figura 12)**. La Asociación Plataforma fue la única que tuvo un límite en coincidencia con isoclinas de dos variables físicas. Así mismo, una débil corriente hacia el sur sobre el talud continental (≤ 0.1 m/s) pudo haber permitido a las larvas permanecer cerca de la zona donde fueron desovadas, y el chorro descrito anteriormente evitó su dispersión hacia la zona fría y turbulenta sobre los umbrales **(Figura 5c)**. A pesar de que la corriente hacia el sur fue mas lenta que lo calculado por el modelo numérico para la misma temporada **(Marinone y Lavín, 2003)** su dirección fue la misma, y su lentitud pudo haber sido favorable para la formación y permanencia de este hábitat y su comunidad de larvas.

Las distribución de las asociaciones del sur evidenció la importancia de la zona frontal en la distribución tridimensional de las asociaciones de larvas de peces, influyendo directamente sobre la composición de especies y su distribución espacial. El frente representó el límite norte para ambas asociaciones, reteniendo las larvas y probablemente siendo también un límite para los adultos de algunas especies.El giro anticiclónico asociado al chorro frontal y la circulación local, se calculó junto al frente hacia el lado sureste a través de cálculos de velocidad geostrófica **(Figura 6c)**, la profundidad de la capa de mezcla **(Figura 7i-l)**, y trayectorias de boyas de deriva. La Asociación Giro, se encontró en dicha estructura **(Figura 7e-l)**, y tuvo mayor abundancia de larvas y riqueza de especies, lo cual sugiere fuertemente que esta estructura fue una zona valiosa para el desarrollo larval. Para algunas especies representó su zona de mayor abundancia, y algunas otras fueron encontradas exclusivamente en dentro del giro, por ejemplo: *Brecmaceros bathymaster*, *Entrumeus teres*, *Citharichtys stigmaeus*, *Scorpaena guttata*. Este giro probablemente atrapó en su centro agua de la productiva zona frontal y hasta los ~60m de profundidad, y generó un hábitat con condiciones específicas para el desarrollo larval (e.g. valores más altos de oxígeno disuelto a mayor profundidad que en la zona circundante al giro). A pesar de que el giro solo alcanzó 100 m de profundidad, este influenció fuertemente los estratos inferiores. Varias especies cuya distribución fue en estratos por debajo de los 100 m de profundidad tuvieron su mayor abundancia en la zona del giro anticiclónico.

La Asociación Giro expandió su distribución hacia el sur de 100-150 m debido a

que a esa profundidad las especies *Leuroglossus stilbius* y *Diogenichthys laternatus* fueron más abundantes **(Tabla II)**, justo debajo de la picnoclina y a pesar de condiciones de hipoxia encontradas. Por lo tanto estas dos especies se consideraron dominantes en zonas con baja concentración de oxígeno, al igual que en el Frente de Ensenada **(Moser et al., 1993)**, y lo cual podría suceder también en el Pacífico Mexicano. La Asociación Giro pudo haber estado en condiciones físicas y tróficas muy favorables para el desarrollo larval debido a que los giros aíslan el agua en su centro, reteniendo organismos y permitiendo el desarrollo de la trama trófica **(Bakun, 1996)**. Estas condiciones quizá se mantuvieron mientras la estructura persistió, después de su disolución las larvas probablemente fueron dispersadas hacia zonas de reclutamiento costeras o en el mismo hábitat pelágico. Condiciones similares fueron documentadas por **Kasai et al. (2002)**, quienes usaron boyas de deriva y muestrearon intensivamente en transectos en el sistema frontal de la corriente de Kuroshio, ellos demostraron el proceso de 'entrada' y retención de agua cercana a la costa en un giro asociado al frente, así como el aumento en la producción primaria dentro del mismo.

La Asociación Sur restringió su distribución por la presencia del frente térmico y el giro anticiclónico en la zona sur del área de estudio **(Figura 7e-l)**. Dicha asociación se compuso principalmente de especies exclusivas del sur del Golfo de California con afinidad tropical y subtropical. Dicha asociación estuvo poco representada en las muestras debido a que fue el límite en su distribución (al igual que la Asociación Plataforma). La Asociación Giro y la Asociación Sur compartieron algunas especies, pero la diferencia en su abundancia, tal vez debido a la influencia del giro, fue la que separó a estas asociaciones en el dendrograma. Las especies de la Asociación Sur probablemente necesitaron condiciones de mayor estabilidad y afinidad tropical, mismas que se encontraron al sur del Golfo de California por la influencia del Océano Pacífico sobre este. Pocos trabajos sobre larvas de peces han sido realizados en el sur del Golfo de California durante el invierno, **Sánchez-Velasco et al. (2006)** analizaron un ciclo estacional en la Bahía de la Paz y su zona adyacente, encontrando un número bajo de especies, con alta dominancia de especies similares a las de la Asociación Plataforma.

A pesar de la poca estratificación y contraste térmico en el frente (~1.5 ºC), se detectó que el sistema frontal y la circulación asociada impactó sobre las asociaciones de larvas actuando como barrera horizontal y vertical, y generando hábitats contiguos pero con diferencias sustanciales en sus condiciones y límites hidrográficos **(Figura 12)**. Algunos trabajos previos han sugerido que el frente térmico y el chorro encontrado en la zona pueden actuar como barreras superficiales para el intercambio de larvas de

peces entra la zona norte y sur del Golfo de California, combinándose con condiciones de baja estabilidad, baja temperatura y poco oxígeno disuelto (en relación a aguas circundantes) en la zona de mezcla vertical **(Danell-Jiménez et al., 2009; Inda-Díaz et al., 2010)**. De acuerdo con trayectorias de boyas de deriva, imágenes de satélite de temperatura superficial del mar, y modelos de corriente, se ha sugerido que durante el verano existe intercambio de organismos entre la zona sur y la zona norte del frente (**Danell-Jiménez et al., 2009). Sánchez-Velasco et al. (2009)** también sugirió la exportación de organismos de la zona fría de mezcla vertical hacia la plataforma continental al norte de Isla Ángel de la Guarda y el Norte del Golfo de California durante el verano.

En el presente trabajo se considera que además de las diferencias en la distribución de variables físicas, existe también: (i) un contraste ambiental mayor durante el verano que durante el invierno, y que (ii) el frente bloquea totalmente el intercambio de larvas entre la zona norte y la zona sur durante el invierno a diferencia del verano. Finalmente, (iii) de acuerdo con la trayectoria de las boyas de deriva existe un aislamiento y retención temporal superficial en las comunidades planctónicas. Es necesario se realicen trabajos durante ciclos anuales para documentar la evolución temporal del frente y su efecto sobre la distribución de larvas de peces. Las condiciones que se encontraron podrían suceder también en otros sistemas frontales (p. Ej. Angola-Benguela, frente de Ensenada) durante los periodos de mezcla vertical fuerte, ya que solo han sido estudiados sus efectos sobre el zooplancton en los periodos de estratificación.

Debido a la variabilidad de escalas a la que suceden los procesos en los sistemas frontales, su influencia en la distribución de larvas de peces permanece poco estudiada, especialmente durante periodos de mezcla intensa como el invierno. Lo anterior aún a pesar de que sea común encontrar estos sistemas, y su importancia para los organismos del zooplancton aún en temporadas de baja variabilidad ambiental. Este trabajo parece ser el primero dirigido a entender el rol de la zona frontal durante un periodo de máxima homogenización. Los resultados resaltan la importancia de las zonas frontales con variabilidad estacional en los primeros niveles de la trama trófica.

CONCLUSIONES.

A pesar de la poca profundidad y contraste de temperatura en el frente durante el invierno en comparación con el verano, este actuó como una barrera efectiva a todo lo ancho del Golfo para organismos planctónicos, y favoreció su concentración. Así mismo, el giro anticiclónico asociado generó condiciones favorables para el desarrollo larvario de varias especies. Debido a la homogenización vertical en la zona norte, y a la estratificación en la zona sur, diferentes asociaciones estuvieron presentes en cada zona y estratos, siendo la termoclina un factor limitante y/o donde se concentran las larvas de peces.

La zona frontal en el Archipiélago Central del Golfo de California fue importante para la formación, retención, y limitación de las asociaciones de larvas durante el invierno, temporada durante la cual sucede la máxima homogenización vertical y cuando los gradientes horizontales son menores. Su relevancia se acrecienta si consideramos que: (i) el Golfo de California es un mar semi-cerrado y estrecho donde interactúan la biota y procesos oceánicos y costeros, y (ii) el frente se posiciona transversalmente, lo cual en combinación con la zona de mezcla vertical en el Archipiélago Central forma una barrera física natural y permanente. Un mayor número de estudios deberían ser dirigidos a entender el rol de esta zona frontal con características únicas a través de todo el año.

CAPÍTULO 2. DISTRIBUCIÓN TRIDIMENSIONAL DE LARVAS DE PECES PELÁGICOS MENORES (*Sardinops sagax* Y *Engraulis mordax*) EN UN FRENTE DE MEZCLA VERTICAL Y SUS AGUAS CIRCUNDANTES.

INTRODUCCIÓN

Las sardinas (*Sardinops spp.*) y anchovetas (*Engraulis spp.*) son pelágicos menores subtropicales que coexisten y desovan extensamente en regiones altamente productivas en el océano, como los sistemas de corrientes de frontera este (California, Benguela y Humboldt) **(Fiedler, 1986; Olivar y Shelton, 1993; Landaeta et al., 2008)**; y en regiones donde suceden procesos continuos de enriquecimiento biológico como el Golfo de California **(Fig. 6.1)**, el cual es un mar semicerrado altamente productivo **(Lavín y Marinone, 2003; Hidalgo-Gonzalez y Alvarez-Borrego, 2004)**.

La alta productividad del Golfo de California se debe a varios procesos que promueven el enriquecimiento de las capas superiores del océano y los patrones de circulación que pueden transportar o atrapar huevos y larvas de peces (**Lavin y Marinone, 2003; Peguero-Icaza et al., 2008; Sanchez-Velasco et al., 2009)**. A este respecto, una de las características mar relevantes del Golfo de California es el área de temperatura mínima que rodea permanentemente el Archipiélago Central **(Figura 13)**, el cual se debe a la intensa mezcla por mareas y surgencia inducida por convergencia en Canal de Ballenas **(Paden et al., 1991; Lopez et al., 2006)**. Dicha área está limita al norte y sur por frentes térmicos, los cuales frecuentement muestras convoluciones, giros y filamentos que dispersan el agua fría y rica en nutrientes alrededor del Archipiélago Central **(Paden et al., 1991; Navarro-Olache et al., 2004)**. El frente térmico mas duradero es el que se encuentra entre la zona central fría y la zona sur del Golfo de California **(Figura 13)**, y se extiende desde la costa de Baja California hasta la isla San Esteban. Su localización se dbe a que la mezcla por marea mas fuerte sucede sobre los umbrales de San Lorenzo y San Esteban **(Argote et al., 1995)**.

Los estudios sobre historia de vida temprana de la anchoveta (*Engraulis mordax*) y la sardina monterey (*Sardinops sagax*) en el Golfo de California se incrementaron después de la llegada de *Engraulis mordax* al Golfo en 1985, relacionada a un periodo frío del fenómeno La Niña 1984-1985 **(Hamman y Cisneros-Mata, 1989)**. En el Golfo de California *Engraulis mordax* desova de finales del otoño a principios de primavera, en la zona del Archipiélago Central en temperatura de 15 a 17 ºC **(Green-Ruiz y Hino-**

josa-Corona, 1997). *Sardinops sagax* desova en la misma temporada que *Engraulis mordax*, principalmente al sur del Archipiélago Central, a temperaturas de 17 a 20 ºC **(Hamman et al., 1998)**.

Los efectos de el fenómeno de El Niño 1997-1998 ocasionaron una abundancia larval baja de *Sardinops sagax* y una abundancia alta de larvas de *Engraulis mordax* **(Sánchez-Velasco et al., 2000)**. El Niño redujo el hábitat de desove de *Sardinops sagax* fue restringido exclusivamente al Archipiélago Central por la alta temperatura, poco alimento y procesos de retención **(Sánchez-Velasco et al., 2001)**. Recientemente **Aceves-Medina et al. (2009)** sugirieron que estas dos especies son transportadas de manera diferencial debido a que desovan en zonas diferentes, pero no mostraron evidencias de dicho transporte, ni fue propuesto algún proceso físico como responsable del mismo. Los proceso físicos en el Archipiélago Central tienen efectos fuertes en la distribución tridimensional de organismos planctónicos, particularmente sobre larvas de peces. En la zona del frente térmico superficial del Archipiélago Central durante el verano, **Danell-Jiménez et al. (2009)** describieron como la termoclina y el frente funcionaron como barreras vertical y horizontal respectivamente para la mayoría de las larvas. Sin embargo, durante el periodo de invierno, cuando la mezcla y convección vertical forman una capa de mezcla profunda (hasta 100m), el efecto del frente sobre los productos de desove de las especies dominantes no ha sido investigado.

HIPÓTESIS

En este periodo ambiental, si el gradiente de temperatura horizontal es suficientemente fuerte, se espera que el frente actúe como para las larvas de ambas especies, igual que en el verano; esto probablemente pueda ocurrir a pesar de que las larvas se distribuyan por debajo de la capa de mezcla. Sin embargo, podría haber diferencias interespecíficas o relacionadas al desarrollo ontogénico.

OBJETIVO

El objetivo de este capítulo fue describir la distribución tridimensional de las larvas en las fases de preflexión y flexión de *Engraulis mordax* y *Sardinops sagax* durante el invierno (Febrero 2007) en el Archipiélago Central del Golfo de California (con énfasis en el frente térmico superficial) **Anexo 2**.

MATERIALES Y MÉTODOS

La red de estaciones se extendió del norte de la Isla Ángel de la Guarda hasta la Cuenca de San Pedro Mártir al sur **(Figura 13)** abarcando diferentes ambientes: Canal de Ballenas, el Archipiélago Central, la parte sur del Norte del Golfo de California, y la parte norte del Sur del Golfo de California. La red de estaciones incluyó 90 puntos de muestreo, y se diseñó con base en imágenes de satélite de temperatura superficial del mar MODIS (resolución 4 km × 4 km), obtenidas en http://oceancolor.gsfc.nasa.gov **(Figura 13)**.

Como medida de la estratificación en la columna de agua se utilizó el parámetro ϕ donde:

$$\Phi = \frac{1}{h}\int_{-h}^{0}(\rho - \overline{\rho})gz\mathrm{d}z$$

ρ*(z)* fué el perfil de la densidad potencial, y ρ es el promedio vertical, *h* es la profundidad máxima de integración (150m en nuestro caso) y *g* la aceleración de la gravedad. El parámetro de estratificación representa la cantidad de trabajo por metro cúbico necesaria para mezclar la columna de agua completamente a la profundidad *h*, y es una medida de estabilidad integral. **Argote et al. (1995)** discutieron la relación de este parámetro con la estratificación y la mezcla por mareas en el Golfo de California.

La anomalía geopotencial, la cual refleja la altura dinámica de la superficie del mar y por ende la circulación geostrófica (ciclónica alrededor de los bajos, anticiclónica alrededor de los domos), fue calculada a partir del mapeo objetivo de la distribución de temperatura pontencial y salinidad, integrando la anomalía de volumen específico desde el nivel de referencia.Se obtuvieron mediciones lagrangianas de corrientes superficiales con dos boyas de deriva con sistema de telemetría satelital (ARGOS) y manga de 10m de longitud centrada a 15m de profundidad. Los datos fueron interpolados a intervalos de 6 hrs. Por el Programa Global de Derivadores de la NOAA, de acuerdo a **Hansen y Poulain (1996)**.

Las larvas de *Engraulis mordax* y *Sardinops sagax* fueron identificadas de acuerdo a la descripción de **Watson y Sandknop (1996a, b)**, y su estadío de desarrollo fue determinado en relación a la flexión del notocordio (preflexión, flexión y posflexión) siguiendo el criterio propuesto por **Kendall et al. (1984)**.

La prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis **(Sokal y Rohlf, 1995; Siegel y Castellon, 1988)** fue utilizada para indagar si hubo diferencias significativas entre la abundancia de larvas de cada especie por estadído de desarrollo entre estaciones muestreadas de día y de noche, entre estratos, y entre zonas. Cuando la hipótesis nula se rechazó, se implementó la prueba de comparación múltiple de Dunn para determinar entre cuales muestras ocurrieron las diferencias **(Siegel y Castellon, 1988)**.

RESULTADOS

Indicadores ambientales.

La temperatura superficial (promedio 0-10m de profundidad) se muestra en la **(Figura 14a)**. Al norte de la zona de mezcla vertical del Golfo de California los valores fueron ~16 ºC, mientras que en el sur 17-18 ºC; la temperatura más baja (~15 ºC) fue registrada en el área de fuerte mezcla vertical por marea entre la península y las islas San Lorenzo y San Esteban (para comparar, durante el verano la temperatura superficial excede los 30 ºC). Un frente térmico ligero con un contraste de ~2 ºC, fue registrado entre la zona fría de mezcla vertical (~15 ºC) y el ládo cálido del frente o zona sur (17 ºC). La salinidad más baja (35.1) fue registrada en la zona de mezcla vertical **(Figura 14b)**, y la más alta en la zona norte (35.35). Dos frentes halinos fueron registrados, uno entre la zona de mezcla vertical y la zona norte (35.35), y el otro con la zona sur (35.2); el frente halino sobre el umbral de San Esteban coincidión en su posición con el frente térmico. Los valores de oxígeno disuelto **(Figura 14c)** fueron máximos en el norte (5.5 mL/L), donde la convección vertical es muy intensa durante el invierno, y los más bajos (3.5 mL/L) se registraron en la zona de mezcla vertical sobre los umbrales y las dos entradas de Canal de Ballenas. De igual manera, dos frentes de oxígeno se encontraron entre la zona de mezcla vertical y las zonas norte y sur, siendo el segundo, sobre el umbral de San Lorenzo, el de mayor contraste (~1 mL/L). Una zona semiaislada con valores de oxígeno disuelto bajo fue registrada al sureste de la zona de mezcla vertical (~28°N, ~112°W), el cual en apariencia es un desprendimiento de agua proveniente de la zona de mezcla vertical pues coincidión también con valores bajos de temperatura **(Figura 14c)**.

La profundidad de la capa de mezcla (**Figura 14**d) fue mayor de 80 m en la zona

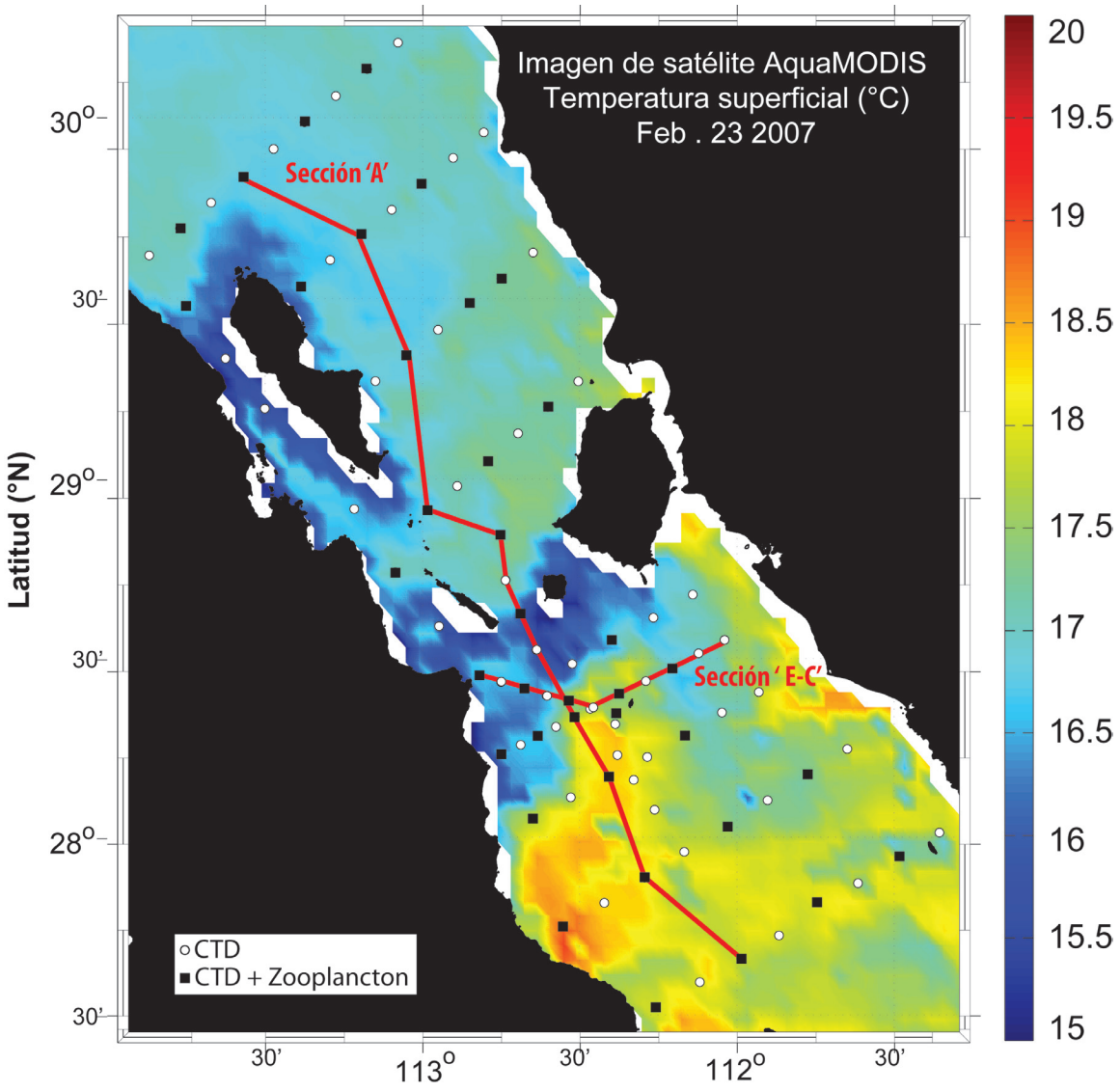


Figura 12. imagen de satellite de temperatura (MODIS; promedio de 5 días centrado el 23 de febrero de 2007) con la red de estaciones y las secciones señaladas con una línea roja. Los círculos blancos son estaciones muestreadas durante el día, los cuadros negros durante la noche.

norte y sobre los umbrales en la zona de mezcla vertical. Respecto a la zona sur, su profundidad fue de ~40m, excepto en la zona anómala de temperatura y oxígeno disuelto donde fue de ~60–80 m, lo cual sugiere la presencia de un giro anticiclónico. Los valores del parámetro de estratificación ϕ (**Figura 14**e) reflejaron la poca estratificación durante el invierno y la influencia de la capa de mezcla, en la zona norte y la zona de mezcla vertical fueron los más bajos (f 30 = J/m^3), y mayores en la zona sur (90 J/m^3). Para fines de comparación, los valores durante el verano fluctúan entre ~500-600 J/m^3 en el sur y norte, y ~400-450 J/m^3 en la zona de mezcla vertical de mezcla sobre los umbrales (***Fig. 10.6***).

La circulación geostrófica **(Figura 15d)** mostró un gradiente fuerte a través de la zona frontal, entre la zona de mezcla vertical (valores bajos) y la zona sur (valores altos); lo cual implicó un chorro de dirección noreste paralelo al frente, así como un giro anticiclónico en el lado cálido (zona sur) del frente, que pudo haber influenciado los valores de temperatura, oxígeno disuelto y capa de mezcla. El derivador rojo liberado en la zona sur **(flechas rojas en la Figura 14f)** primero siguío una trayectoria sobre el chorro frontal (velocidad promedio de 24 hrs. 0.3-21 m/s), después siguió hacia el lado norte y este del giro anticiclónico y finalmente fue atrapado en un pequeño giro ciclónico en la zona sur. En la zona norte, los valores de anomalía geopotencial **(Figura 14f)** mostraron un ligero flujo hacia el norte, el cual fué consistente con el patrón de circulación termohalina y las simulaciones numéricas, sin embargo el derivador negro **(flechas negras en la Figura 14f)** mostró un flujo hacia el sur (velocidad promedio de 24 hrs. 0.06-0.23 m/s) en dicha zona, misma que fue interrumpido al llegar a la zona de los umbrales, donde siguió la trayectoria del chorro con dirección oeste registrado entre la zona de mezcla vertical y la zona norte.

El frente térmico sobre el umbral de San Lorenzo **(Figura 13b; y línea E-C en la Figura 15)** se formó por el rompimiento en la superficie de las isotermas de 15-17 ºC entre las estaciones E04 y E05, y las condiciones de mezcla sobre el umbral y el área adyacente **(Figura 15a)**. La capa de mezcla tuvo una profundidad de ~50 m en la zona sur, y de ~100 m en el lado frío (zona de mezcla vertical) del frente. Las isohalinas de 35.1 y 35.2 alcanzaron la superficie en la misma zona que las isotermas **(Figura 15b)** razón por la cual fueron observados valores bajos de temperatura en la zona de mezcla vertical sobre los umbrales. De igual manera se apreció un decremento en los valores de salinidad del norte hacia el sur típica en el Golfo de California.

La distribución del oxígeno disuelto **(Figura 15c)** fue similar a la de salinidad, con valores bajos en la zona de mezcla vertical y también registró valores altos dentro de la capa de mezcla . La distribución de la densidad **(Figura 15d)** mostró condiciones cuasi homogéneas en la zona de mezcla vertical y condiciones de ligera estratificación hacia el este, separando las zonas por un frente de densidad, cuya inclinación en las isopicnas mostró un flujo geostrófico hacia el norte. La corriente geostrófica calculada, relativa a 100m **(Figura 15d)**, ,alcanzó ~50 m de profundidad, y se localizó entre las estaciones E04 y E05, su velocidad máxima fue en la superficie (~0.4 m/s). El nivel de referencia usado (100 m de profunidad) se escogió para evadir el efecto de ondulaciones en la densidad subsuperficiales (200-350 m), debidas probablemente a ondas o mareas internas muy comunes en esta zona del Golfo de California.

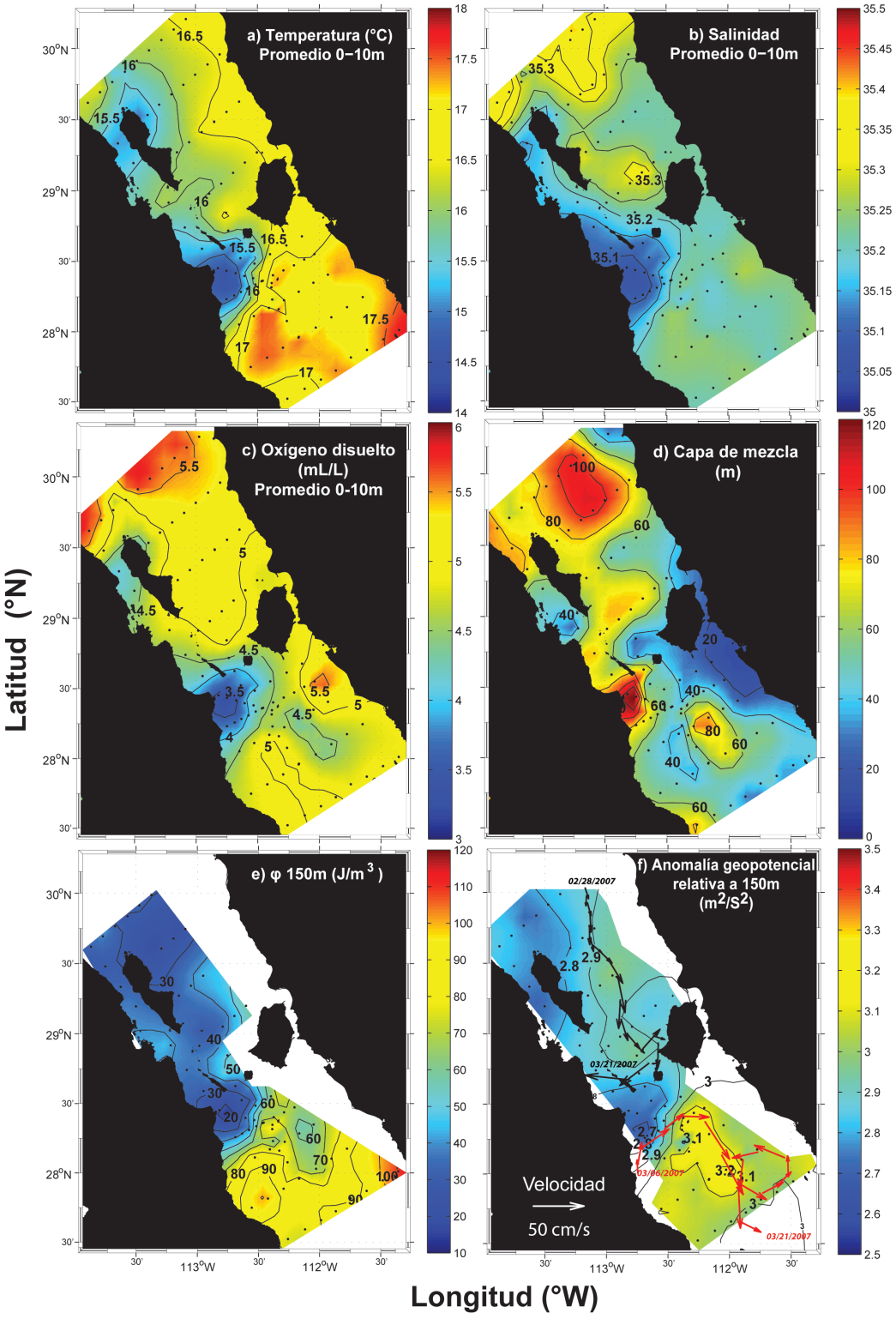


Figura 13. Hidrografía y circulación superficial durante Febrero de 2007 obtenida de datos de CTD. (a-c) promedio de 0-10m de temperature pontencial (ºC), salinidad, oxígeno disuelto (mL/L) respectivamente. (d) Profundidad de la capa de mezcla (m). (e) Anomalía de energía potencial (J/m^3) de 0-150m. (f) Anomalía geopotencial m^2/s^2) relative a 150m. Las flechasl rojas y negras en la figura (f) son promedios de velocidad de 24hrs de dos boyas de deriva.

La estructura de la hidrografía subsuperficial en la sección longitudinal 'A' **(Figura 13)** mostró los tres dominios hidrográficos muestreados: la zona sur, la zona de mezcla vertical delimitada por los frentes, y la zona norte del Golfo de California **(Figura 16)**. En la zona sur, la estratificación térmica fue ligera (~15 ºC a ~60m a 17 ºC en la superficie) aunque mucho menor que durante el verano. La capa de mezcla fue de ~40 m, salinidad intermedia de 35.2, y valores de oxígeno disuelto de ~4 mL/L. La zona de mínimo oxígeno (<1 mL/L) se encontró debajo de los 300 m de profundidad. En el norte del Golfo de California la capa de mezcla alcanzó 100 m, y la temperatura fue de 15-16 ºC, salinidad de 3-5.3, y el oxígeno disuelto ~5 mL/L. En la zona de mezcla por mareas sobre el umbral de San Esteban, se registró relativa homogenidad hasta los 150m de profundidad. Las isotermas de 16 y 17 ºC rompieron en la superficie indicando el frente térmico. El abultamiento de las de 14 ºC y 15 ºC en la zona del umbral se debió probablemente a ondas o marea interna.

Distribución larval de Engraulis mordax y Sardinops sagax

La biomasa de zooplancton (color del fondo en **Figura 17** y **Figura 18). Sardinops sagax 8.6" on page 59**) se concentró en el estrato superior (0-50m), y fue la mas alta en la zona norte y el lado oeste de la zona sur, incluyendo el lado cálido del frente. En contraste, los valores en la zona de mezcla vertical fueron muy bajos, incluyendo Canal de Ballenas y la el lado frío adyacente al frente. Del total de larvas colectadas de *Engraulis mordax* (X=33.7 ± 84 larvas/10m2) el 26% se encontraron en estado de preflexión, 73% en flexión, y 1% en postflexion. De las larvas de *Sardinops sagax* (X=13.7 ± 5 larvas/10m2) el 39% se encontró en estado de preflexión, el 45% en estado de flexión, y el 14% en estado de posflexión. Debido a que fueron encontradas pocas larvas en posflexión, especialmente de *Engraulis mordax*, consideramos que su distribución no está debidamente representada en este estudio; lo anterior se debió probablemente al incremento en su capacidad natatoria y consiguiente evasión de la red.

No se encontraron diferencias significativas en la abundancia larval de *Engraulis mordax* y *Sardinops sagax* entre estaciones muestreadas de día y de noche en los estados de flexión y preflexión ($p \leq 0.05$), lo cual podría relacionarse al grueso del estrato muestreado (50 m); algunos autores (p. Ej. **Hoss y Phonlor, 1984**) han mencionado que los clupeidos tienen movimientos verticales en ciclos circadianos de ~30m.

Distribución de Engraulis mordax

No fueron encontradas diferencias significativas en la abundancia larval de En-

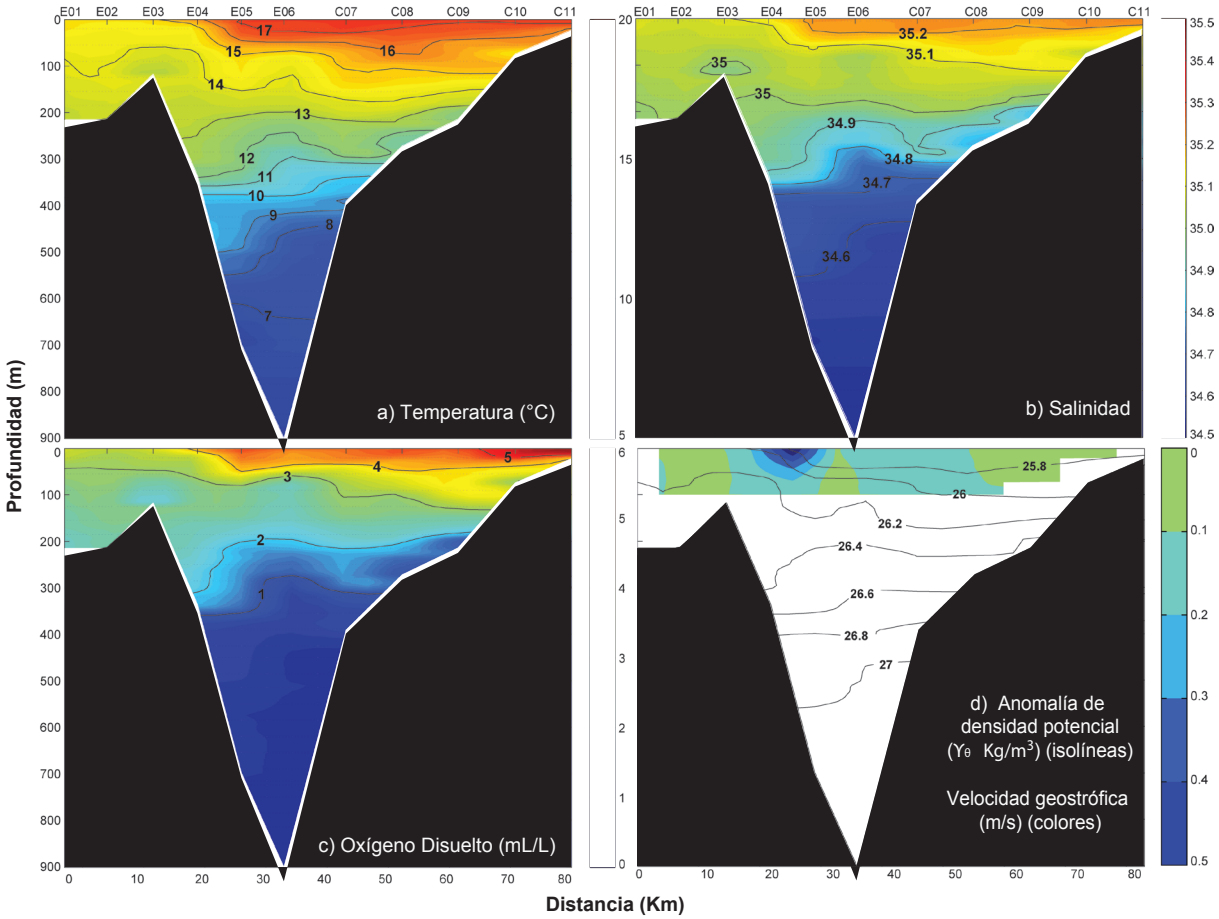


Figura 14. Distribución vertical a lo largo de la línea E-C: (a) Temperatura (ºC), (b) Salinidad, (c) Oxígeno Disuelto (mL/L), (d) Anomalía de la densidad potencial (γ_θ, Isolíneas) Y Velocidad Geostrófica (Colores, m/s).

graulis mordax en estado de preflexión entre los estratos ($p \leq 0.05$), pero se observó con claridad una tendencia a mayor abundancia en estratos superficiales. En el estrato de 0-50 m las larvas en preflexión tuvieron la mayor abundancia registrada (300 larvas/10m2) en estaciones cercanas al frente térmico superficial en su lado cálido o zona sur (temperatura promedio del estrato ~16 ºC). Las difrencias en abundancia en dicho estrato entre la zona sur y las otras zonas (mezcla vertical y norte) fueron estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$). Los valores elevados de larvas de *Engraulis mordax* en esta área coincidieron con valores altos de biomasa del zooplancton, aparentemente asociados al giro anticiclónico adyacente al frente descrito con anterioridad (**Figura 17a**). En el estrato de 50-100 m la abundancia de larvas en preflexión fué menor, pero su distribución geográfica se mantuvo igual que en la superficie, solo un poco más alejado del frente (temperatura promedio del estrato 15 ºC) y concentrado en el giro anticiclónico (**Figura 17b**). Debajo de los 100 m de profundidad no se en-

contraron larvas en preflexión, excepto en una estación costera en la línea más sureña de la red de estaciones entre los 100-150 m, en la cual la biomasa del zooplancton también fue elevada (**Figura 17c**).

Las larvas de *Engraulis mordax* en estado de flexión no mostraron diferencias significativas en la abundancia entre estratos o zonas ($p \leq 0.05$). En el estrato superficial, estuvieron distribuidas en la zona norte y ampliamente en ambos lados del frente térmico (zona sur y zona de mezcla vertical). La temperatura registrada en la zona que ocuparon dichas larvas fue de 15-16 ºC (media del estrato) **(Figura 17e)**, y se encotraron tres puntos de alta abundancia: (i) cercano al frente en el lado cálido (zona sur) al igual que la larvas en preflexión, (ii) al noreste de la Isla Ángel de la Guarda, y (iii) en Canal Tiburón **(Figura 14d)**. En los primeros dos puntos también se registró alta concentración de biomasa de zooplancton. Los valores mas bajos en abundancia de larvas en flexión se observaron sobre los umbrales de San Lorenzo y San Esteban,

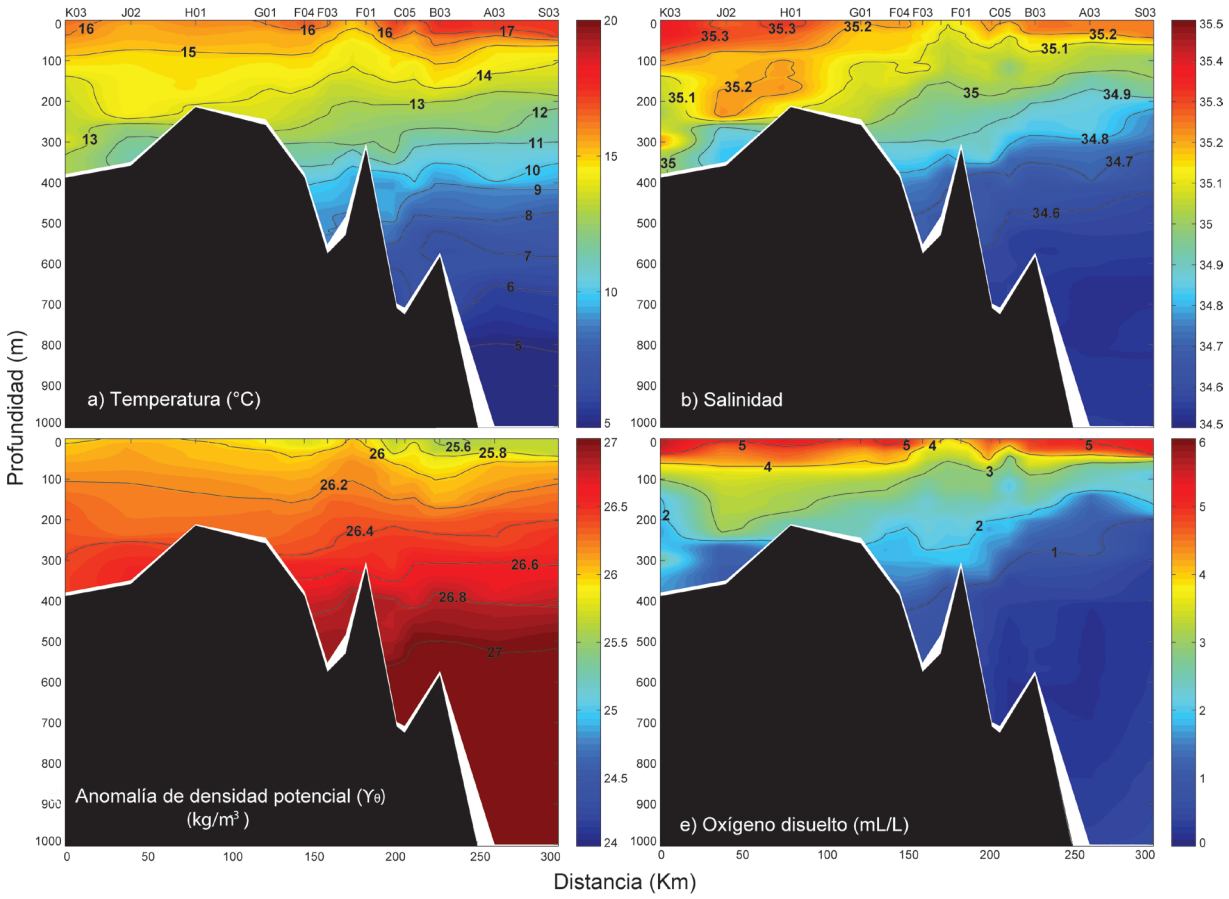


Figura 15. Distribución vertical a lo largo de la línea A: (a) Temperatura (ºC), (b) Salinidad, (c) Oxígeno Disuelto (mL/L), (d) Anomalía de la densidad potencial (υ_θ, Isolíneas) Y Velocidad Geostrófica (Colores, m/s).

los cuales coincidieron con valores bajos de biomasa de zooplancton y el valor más alto de profundidad en la capa de mezcla (~80 m) **(Figura 17f)**. De 50-150 m de profundidad, las larvas en flexión se ditribuyeron de manera similar a la superficie, pero con valores de abundancia menores **(Figura 17g)** y **(Figura 17h)**. De 150-200 m de profundidad, las larvas se distribuyeron de manera homogénea y su abundancia fue menor a la de los otros estratos. Las larvas en estado de posflexión se registraron en baja abundancia cerca del frente térmico superficial, con menor abundancia y frecuencia a medida que aumentó la profundidad **(Fig. no mostrada)**.

Distribución de Sardinops sagax

Las larvas de Sardinops sagax en preflexión y flexión se encontraron exclusivamente en la zona sur al sur del frente térmico. Las larvas en preflexión no mostraron diferencias significativas entre la abundancia de los diferentes estratos ($p \leq 0.05$), a pesar de que estas larvas se concentraron principalmente de 0-50m de profundidad, probablemente por su baja abundancia. Las larvas de Sardinops sagax en preflexión se distribuyeron principalmente en el lado oeste del Golfo, en aguas con temperatura de 16 ºC, y que tuvieron alta concentración de biomasa de zooplancton **(Figura 18)**. Así mismo, estas larvas tuvieron una tendencia a ausentarse de las estaciones donde Engraulis mordax se concentro abundantemente **(Figura 18a)** y no hubo larvas en preflexión de Sardinops sagax en el giro anticiclónico. En el estrato de 50-100m de profundidad, la abundancia y la frencuencia de estas larvas fue menor que en el estrato superficial, pero su distribución fue similar **(Figura 18b)**. No fueron encontradas larvas en preflexión debajo de los 100m, a excepción de dos en la estación más sureña del muestreo, donde también se registró alta concentración de biomasa **(Figura 18c)** y **(Figura 18d)**. Las larvas en estadío de flexion de Sardinops sagax fueron encontradas en abundancia relativamente baja en la superficie, en el área adyacente al sur del frente (temperatura media del estrato ~16 ºC) y al sur de este, en coincidencia geográfica con el área de alta concentración de biomasa de zooplancton **(Figura 18e)**. Por debajo de 50m de profundidad las larvas en flexión redujeron su abundancia significativamente ($p \leq 0.05$) y su frecuencia **(Figura 18f-h)** .

Larvas de peces en realción a la estructura hidrográfica vertical

La distribución de larvas vertical sobre la estructura hidrográfica subsuperficial en la sección ‘A’ longitudinal se representó en la **(Figura 16)**. Las larvas en preflexión de ambas especies se concentraron en el lado sur cálido del frente térmico **(Figura 19a)** y **(Figura 19b)**. Dicha zona sur fue la única que mostró una ligera estratificación, y las

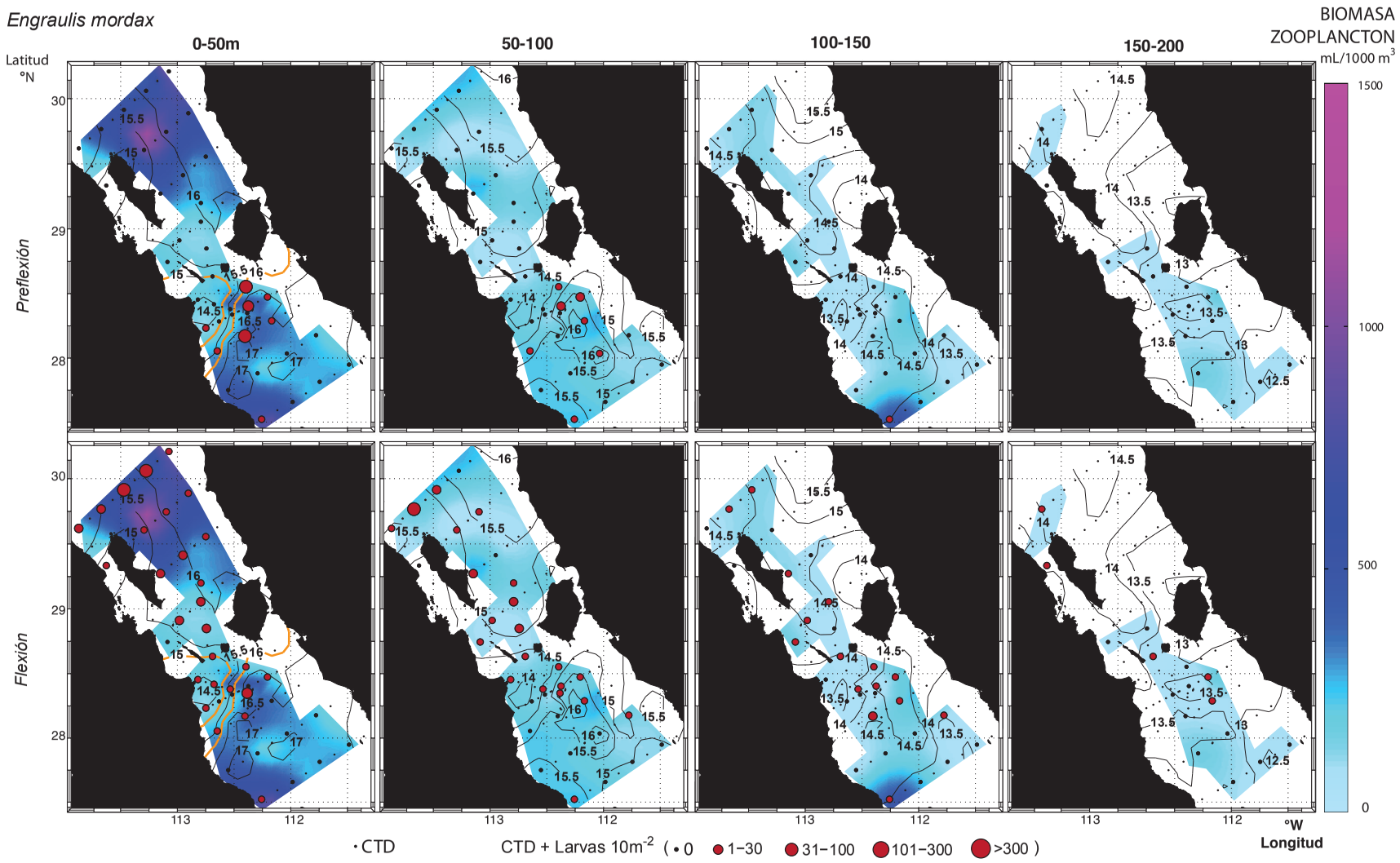


Figura 16. Abundancia de *Engraulis mordax* en preflexión (paneles superiores) y flexión (paneles inferiores) (larvas/10m^2). Estratos de izquierda a derecha (a y e) 0-50m, (b y f) 50-100m, (c y g) 100-150m, (d y h) 150-200m. Los colores representan la biomasa de zooplankton (mL/1000m^3). Isolíneas son la temperatura promedio de cada estrato.

larvas en preflexión se encontraron dentro de la capa de mezcla, a una temperatura promedio de ~16 ºC, salinidad de 35.1, y oxígeno disuelto de 4 mL/L. Las larvas en preflexión de *Engraulis mordax* fueron significativamente mas abundantes ($p \leq 0.05$) en la zona sur en estaciones cercanas al frente (estación B03, **(Figura 19a)**). Las larvas en flexión de la misma especie estuvieron ampliamente distribuidas tridimensionalmente en toda el área de estudio **(Figura 19c)**. No fueron encontradas diferencias significativas en la abundancia de las diferentes zonas, aunque su mayor abundancia fue encontrada en los primeros 100m de la columna de agua, en temperatura superior de 15 ºC. Las larvas en flexión de *Sardinops sagax* estuvieron presentes en baja abundancia al sur del frente en el estrato superficial, donde la temperatura fue superior 16 ºC. Las larvas en posflexión de ambas especies (probablemente pobremente representadas) tuvieron baja abundancia en la zona sur, en el estrato superficial **(Fig. no mostrada)**.

Es notable la ausencia de larvas en preflexión de ambas especies en la zona de mezcla vertical sobre el umbral de San Lorenzo (estación F01), lo cual sugiere que dicha zona fue poco favorable para la retención o el desarrollo larval, y representó un barrera hidrográfica de mesoescala.

DISCUSIÓN

En este capítulo se analizó la distribución tridimensional de larvas de dos especies de pelágicos menores, *Engraulis mordax* y *Sardinops sagax*, durante su perido de desove en la zona del Archipiélago Central del Golfo de California **(Cisneros-Mata et al., 1995; Lluch-Cota et al., 2007)**. Se discutió el efecto del frente térmico al sur de los umbrales de San Lorenzo y San Esteban sobre la distribución de dichas larvas, y su distribución en la diferentes zonas (norte, de mezcla vertical y sur) debido a las condiciones contrastantes encontradas en cada una de ellas. En el muestreo no fueron considerados los huevos de dichas especies, de manera que se asumió la presencia de larvas en flexión como evidencia de áreas de desove, ya que su movilidad es muy limitada **(Hoss y Phonlor, 1984; Santos et al., 2006)**.

No hubo Larvas en preflexión de *Engraulis mordax* en la zona de mezcla vertical sobre los umbrales **(Figura 17a)**, lo cual sugirió que probablemente los adultos evitaron desovar en dicha área, y que el frente funcionó como barrera para la advección de larvas en preflexión hacia esa la zona de temperatura y salinidad baja, y mezcla vertical fuerte. De igual manera, las larvas pudieron haber sido alejadas por el chorro paralelo al frente **(Figura 14f)** y posteriormente haber sido atrapadas en el giro anticiclónico.

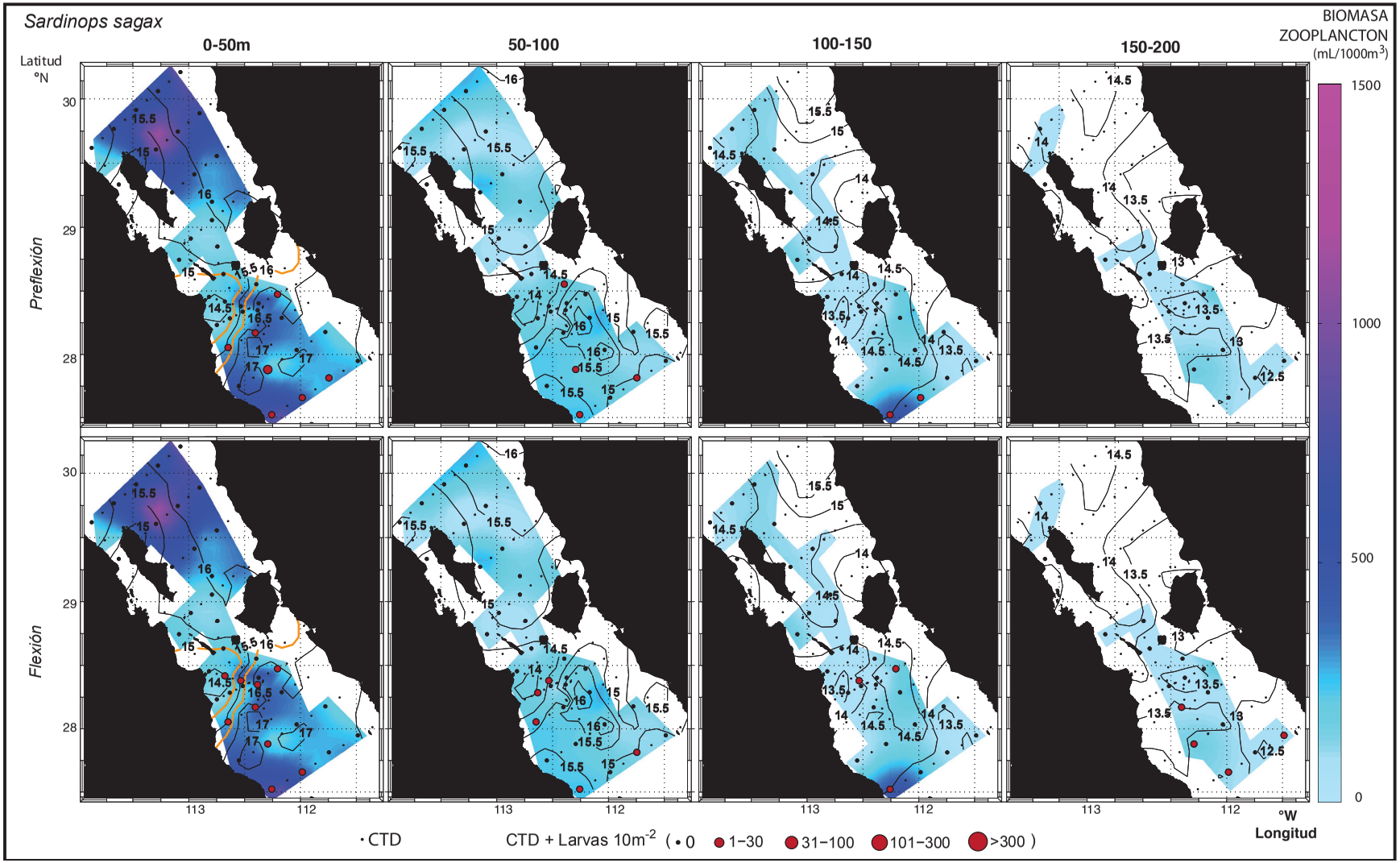


Figura 17. Abundancia de *Sardinops sagax* en preflexión (paneles superiores) y flexión (paneles inferiores) (larvas/10m^2). Estratos de izquierda a derecha (a y e) 0-50m, (b y f) 50-100m, (c y g) 100-150m, (d y h) 150-200m. Los colores representan la biomasa de zooplancton (mL/1000m^3). Isolíneas son la temperatura promedio de cada estrato.

El frente y su circulación asociada pudo haber afectado las larvas hasta los 50m, la cual es la profundidad del chorro, y la profundidad media de la capa de mezcla **(Figura 14d)**. A pesar de la gran diferencia en las condiciones de la zona entre el verano y el invierno **(Lavin y Marinone, 2003; Sanchez-Velasco et al., 2009; Danell-Jimenez et al., 2009)** encontraron un efecto de barrera similar del frente durante el verano, lo que podría representar que el frente es una barrera durante todo el año. Estos resultados sugieren que las estructuras de mesoescala pueden actuar igual como transporte **(Aceves-Medina et al., 2009)** que como barreras, tal cual se propone en este trabajo. De modo tal que la distribución de larvas en preflexión de estas especies pudo haber sido segmentada por estructuras de mesoescala en el Archipiélago Central del Golfo de California, el cual fué su zona de desove principal. Un efecto similar podría ocurrir con otras especies en zonas altamente dinámicas como esta. La falta de referencias acercade los efectos del frente sobre las larvas en su zona de desove puede deberse a la diferencia en las técnias y escala de muestreo en otros trabajos (p. Ej. **Green-Ruiz y Hinojosa-Corona, 1997; Hamman et al., 1998; Aceves-Medina et al., 2009**); ya que anteriores utilizaron redes bongo que integran las larvas de toda la columna de agua en redes de muestreo extensivas y, mientras que en este trabajo se diseñó una red de estaciones intensiva y se utilizaron redes multinivel.

La amplia distibución de las larvas en flexión de *Engraulis mordax* en el área de estudio, con excepción de la zona de los umbrales donde fueron escasas, y los puntos de alta abundancia al norte de Isla Ángel de la Guarda y en el giro anticiclónico, sugirió una amplia zona de desove en el área de estudio. El frente térmico solo limitó la advección de larvas y no los movimientos de los adultos, los cuales pudieron cruzar barreras planctónicas **(Hunter, 1972)**, y de los cuales se sabe tienen un alta adaptabilidad en el Golfo de California **(Sanchez-Velasco et al., 2000)**. El haber encontrado larvas en flexión debajo de los 150m puede ser debido a un incremento en la capacidad de control de su flotabilidad y movimientos verticales a través de la vejiga natatoria **(Somarakis y Nikolioudakis, 2010)**. Esta expansión en la distribución vertical de acuerdo al desarrollo ontogénico ha sido observado para la especie *Engraulis ringens* en el sistema de surgencias en la costa de Chile **(Landaeta et al., 2008)** y en la especie *Engraulis encrasicolus* en el mar Egeo **(Somarakis y Nikolioudakis, 2010)**. Este comportamiento podría ser una estrategia de supervivencia del género *Engraulis* en otras regiones del océano también. Somarakis y Nikolioudakis **(Somarakis y Nikolioudakis, 2010)** mencionan además que la agregación de larvas de anchoa inicia temprano, durante la posflexión, debido al desarrollo de su aleta caudal, lo cual podría explicar

las pocas larvas capturadas en dicho estadío durante este trabajo.

En contraste con la expansión en la distribución de larvas de *Engraulis mordax* relacionada a su desarrollo larval, las larvas de *Sardinops sagax*, tanto en preflexión como en flexión, se distribuyeron de manera similar. Estas se encotraron al sur del frente térmico a tempertaras > 16 ºC y en los primeros 100 m de la columna de agua. En el caso de la sardina, la temperatura superficial del mar puede ser una barrera tan importante como el frente superficial, ya que se conoce muy bien el rango de temperatura en la que desova dicha especie. En el Golfo de California, *Sardinops sagax* desova entre 17 y 20.8 ºC **(Hamman et al., 1998)**, durante este estudio el límite bajo de su rango de temperature de desove se encontró justo al sur de la zona frontal **(Fig. 6)**. La ausencia de larvas de *Sardinops sagax* al norte del frente, tanto en la zona de mezcla vertical como la zona norte, concuerda con lo encontrado por **Uehara et al. (2005)** quienes reportaron que algunas areas turbulentas y poco estratificadas en la zona de surgencias australina fueron poco favorables para el desarrollo larvas de esta especie.

La distribución de larvas de *Sardinops sagax* en coicidencia espacial con la capa de mezcla al sur del frente es coherente con lo encotrado por **Sanchez-Velasco et al. (2007)**, quienes sugirieron que en el sur del Golfo de California durante el invierno la capa de mezcla represetó el límite en su distribución vertical. Estos resultados son consistentes también con lo encontrado por **Schwartzlose et al. (1999)**, quienes describieron que las larvas de *Sardinops sagax* en estadíos tempranos de desarrollo en sistemas altamente productivos en el oceano fueron observadas principalmente en la capa de mezcla.

La coexistencia de larvas de ambas especies en el Archipiélago Central desde principios del otoño hasta el inicio de primavera ha sido registrado anteriormente **(e.g. Cisneros-Mata et al., 1995; Lluch-Belda et al., 1991);** sin embargo, el muestreo intensivo realizado mostró que *Sardinops sagax* tendió a ausentarse en las estaciones donde la abundancia de *Engraulis mordax* fue máxima al sur del frente. Aunque no pudieron hacerse conjeturas acerca de exclusión competitiva, si puede señalarse que las áreas de desove y las condiciones óptimas para las larvas (e.g. temperatura y profunidad) fueron diferentes para cada especie. Las condiciones favorables para *Engraulis mordax* estuvieron en un rango mayor que para *Sardinops sagax*, con la dicha aparente exclusión entre ellas. **Lluch-Cota et al. (2007)** sugirieron igual exclusión competitiva en la región de la Corriente de California, pero de manera opuesta a lo encontrado en el Golfo de California, es decir, *Sardinops sagax* desovó en un

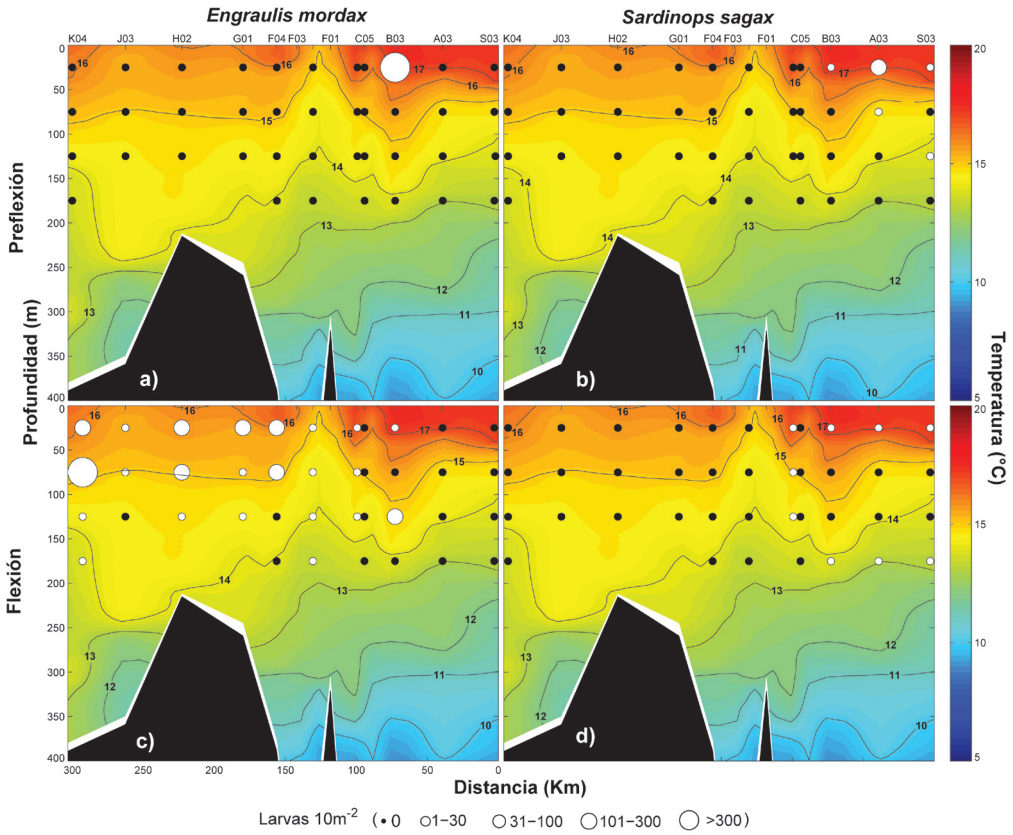


Figura 18. Distribución vertical de abundancia larval de *Engraulis mordax* y *Sardinops sagax* (larvas/10m^2 sobre la estructura térmica (isolíneas y color) en la sección longitudinal 'A'. (a) *Engraulis mordax* en preflexión, (b) *Sardinops sagax* en preflexión, (c) *Engraulis mordax* en flexión, (d) *Sardinops sagax en flexión.*

rango de temperatura (13-25 ºC) mucho mayor que *Engraulis mordax* (11.5-16.5 ºC). Estos autores concluyeron que las sardinas son euritérmicas en comparación con las anchovetas, pero desovan solo en tazas intermedias de surgencia, mientras que las anchovetas son estenotérmicas pero desovan en un rango mayor de surgencia, particulamente a tasas bajas y altas.

Las variaciones en los patrones de coexistencia larval en diferentes sistemas sugiere que el acoplamiento de estas dos especies en cada uno varía de acuerdo al tamaño de los desoves, los procesos de productividad del área, y la evolución de las condiciones físicas. Adicionalmente, la ontogenia de las especies y sus condicionesdeterminarán también su distribución tridimensional; y de alguna manera, dependiendo de la abundancia de los productos de desove de alguna de las especies con respecto a la otra, podría existir exclusión espacial entre ellas.

CONCLUSIONES

Habiendo realizado un muestreo estratificado de las larvas de los pelágicos menores *Engraulis mordax* y *Sardinops sagax* del 19 de febrero al 1 de marzo de 2007 (invierno), y soportado por datos físicos, fué descrita la distribución tridimensional de larvas en Archipiélago Central del Golfo de California, zona altamente productiva y dinámica.

Las larvas en preflexion de ambas especies se concentraron cerca de la superficie en la zona sur del frente, donde las temperatura fue mayor. No hubo larvas en preflexión de ambas especies en la zona de mezcla vertical, lo cual sugiere el funcionamiento del frente térmico como barrera para la distribución de dichas las larvas en preflexión. Lo anterior puede explicarse por: (i) la presencia de un chorro geostrófico paralelo al frente que evitó que las larvas cruzaran hacia la zona norte y la zona de mezcla vertical, alejándolas hacia el giro anticiclónico; esto hasta los 50m de profundidad. (ii) Los adultos de ambas especies no desovaron en la zona de mezcla vertical, debido a su baja temperatura (15 ºC) e inestabilidad y turbulencia.

La distribución tridimensional de ambas especies mostró una relación con su ontogenia y patrones interespecíficos. La mayor abundancia de *Engraulis mordax* en preflexión fue encontrada adyancente al frente en la zona sur hasta los 100m de profundidad, en temperatura de 15-16 ºC. Sin embargo, las larvas en flexión tuvieron un amplia distribución, con mayor abundancia en la zona norte y hasta 150m de profundidad. La abundancia mas baja de larvas se registró en la zona de mezcla vertical sobre los umbrales, donde la turbulencia fue mas fuerte y la temperatura mas baja. Por el contrario, las larvas en flexión y preflexión *Sardinops sagax* tuvieron una distribución similar, y aunque se encontraron larvas hasta los 100m, se concentró la mayor parte de larvas en ambos estadíos en la zona sur de 0-50m, cuya temperatura promedio fue mayor a 16 ºC. Lo anterior probablemente relacionado a la profunidad de la capa de mezcla. *Engraulis mordax* tuvo un rango de condiciones óptimas mayor que *Sardinops sagax*. Al sur del frente, las larvas de *Sardinops sagax* mostraron una tendencia a ausentarse en las estaciones donde la abundancia de *Engraulis mordax* fue máxima, aparentemente por exclusión interespecífica,aunque esto no puede ser confirmado con estos datos.

CAPÍTULO 3. HIDROGRAFÍA DEL PERIODO DE TRANSICIÓN ANTICICLÓNICO-CICLÓNICO EN EL GOLFO DE CALIFORNIA Y SU RESPUESTA BIOLÓGICA.

INTRODUCCIÓN

El Golfo de California (GC) es un mar semicerrado, altamente dinámico y con una fuerte estacionalidad que se refleja en las propiedades termohalinas de la superficie, la estructura de la columna de agua, y en su circulación, la cual es ciclónica en verano y anticiclónica en invierno. Debido a la estacionalidad de los agentes de forzamiento sobre el Golfo de California (Océano Pacífico, el sistema de vientos, y los flujos de calor y humedad), la señal de variabilidad estacional es mucho mas fuerte que su variación interanual, la cual es dada principalmente por el fenómeno de 'El Niño' **(Lavín y Marinone, 2003)**. **Álvarez-Borrego y Lara-Lara (1991)** sugirieron que en el Golfo de California existían dos estaciones, el verano de julio a octubre y el invierno de diciembre a abril, y con etapas de transicion en primavera (mayo-junio), y en otoño (noviembre-diciembre). Éstos periodos también son llamados fase ciclónica al verano, y fase anticiclónica al invierno, de acuerdo a la dominancia de la circulación general del Golfo **(Lavín y Marinone, 2003)**. Pero **Carrillo et al. (2001)** describieron detalladamente la hidrografía del giro estacional reversible en la zona norte del Golfo de California con datos hidrográficos históricos, a partir de lo cual propusieron un período ciclónico de cuatro meses, un período anticiclónico de 6 meses, y los períodos de transición entre dichos regímenes de un mes. Posteriormente **Palacios-Hernández et al. (2002),** con base en mediciones de corrientes y simulaciónes numéricas, propusieron que los períodos transicionales duraban aproximadamente tres semanas, el período anticiclónico de noviembre a abril, y el ciclónico de junio a septiembre. Estos mismos autores caracterizaron el perido transicional de primavera con el inicio de la corriente costera continental hacia el norte.

La hidrografía durante primavera y otoño es una transición entre temporadas, pero no ha sido descrita con detalle, sin embargo los periodos de transición se caracterizan por una dinámica inestable debido al cambio de régimen y balance entre los agentes forzadores. En las fases maduras (invierno y verano) la circulación está dominada por giros geostróficos a nivel de cuencas, que tienen un patrón definido.Durante el verano maduro, la corriente costera continental hacia el norte domina la circulación, y durante el invierno la corriente costera es hacia el sur **(Lavín et al., 2009)**. La estructura de la columna de agua durante el verano presenta una fuerte picnoclina (~40m)

existiendo un gradiente ambiental a través de los primeros metros de la columna de agua. Durante el invierno la columna de agua presenta una capa de mezcla profunda debido a la convección y mezcla vertical inducida por los vientos del noroeste, llegando a alcanzar los 100m de profundidad. Los gradientes ambientales, tanto horizontales como verticales, en esta época del año son menores que en el verano.

A pesar de la alta variabilidad estacional del Golfo de California, durante todo el año es recurrente la formación de estructuras hidrográficas de mesoescala como frentes, meandros y giros **(Pegau et al., 2002; Navarro-Olache et al., 2004; López-Calderon et al., 2008)**. Una de las características más importantes es la permanencia durante todo el año del área de temperatura superficial mínima en el Archipiélago Central (AC), debida principalmente a la mezcla por corrientes de marea **(Paden et al., 1991, Argote et al., 1995)** y a la surgencia inducida por convergencia en Canal de Ballenas (**López et al., 2006**). El área de temperatura mínima está limitada al norte y sur por frentes térmicos, los cuales frecuentemente muestran convoluciones, giros y filamentos que dispersan el agua fría y rica en nutrientes alrededor del Archipiélago Central **(Paden et al., 1991)**. El frente térmico mas duradero es el que se forma entre la zona de mezcla vertical fría y la zona sur del Golfo de California **(Figura 14)**, y se extiende desde la costa de Baja California hasta la isla San Esteban. Otras estructuras mas pequeñas y efímeras existentes en la zona son los filamentos, meandros , chorros y pequeños giros asociados los frentes.

Uno de los primeros trabajos sobre el sistema frontal fué el de **Badán-Dangon et al., (1985)**, quienes a través de un análisis de imágenes de satélite de temperatura superficial documentaron la permanencia de la zona de temperatura mínima de marzo a agosto, y la presencia de frentes térmicos al norte y sur de la misma. Ellos mismos sugirieron la presencia de un período transicional de finales de Mayo a principios de Junio, el cual podía ser detectado por el cese de las surgencias en la costa continental del Golfo. En este trabajo se presentó un esquema que resumía la extensión y posición del sistema frontal por mes, aunque no se discutió acerca de ello. Posteriormente **Paden et al. (1991)** sugirieron la existencia de mezcla vertical sobre los umbrales, siendo este mecanismo el que mantenía la zona de temperatura mínima. Estos autores mencionaron que la interacción entre la circulación a gran escala y la mezcla vertical mantenía los patrones de temperatura superficial en la zona; aunque tampoco discutieron la hidrografía, posición y extensión del sistema frontal durante la época de transición**.** Finalmente **Sánchez-Velasco et al. (2009)** identificaron una fase ciclónica temprana en junio, cuando inicia la estratificación en la columna de agua y la corriente

costera continental es hacia el norte a través de la islas, y una fase ciclónica madura (agosto) durante la cual la corriente costera se mantuvo, aunque la estratificación en la columna de agua fué mayor.

El rol de la zona frontal del Golfo de California es distinto en cada época debido a la diferencia en el contraste con las aguas circundantes en cada temporada, pero los detalles se la evolución estacional del sistema frontal y su influencia en la dinámica físico-biológica de la zona son desconocidos. Debido a la estacionalidad tan marcada del Golfo de California, la mayoría de los estudios han sido enfocados en las etapas maduras de cada fase, y los periodos de transición entre estos han sido poco estudiados tanto en su hidrografía como en las interacciones bióticas.

HIPÓTESIS

De acuerdo a los antecedentes se espera que en periodo de transición entre el régimen anticiclónico y ciclónico el sistema frontal muestre similitud de algunos rasgos con el verano y otros con el invierno. La evolución del sistema entre un régimen y otro producirá condiciones ambientales (y su circulación y estructuras de mesoescala asociadas poco duraderas) con dos escenarios posibles: (i) inhibición de la respuesta biológica (poca productividad primaria, baja biomasa) siendo una etapa poco favorable para el desarrollo de larvas de peces (pocas especies, abundancia baja), o (ii) que dichas condiciones de transición sean aprovechadas por diferentes especies de peces .

OBJETIVO

El objetivo de este capítulo es describir la hidrografía del periodo de transición entre el régimen anticiclónico (invierno) y el ciclónico (verano), y la respuesta biológica (concentración de clorofila, biomasa de zooplancton y comunidad de larvas de peces) en el sistema frontal del Archipiélago Central del Golfo de California con datos tomados durante Junio de 2006.

MATERIALES Y MÉTODOS

La metodología general de muestreo de campo se describió en la sección de Materiales y Métodos general de la tesis. Para poder determinar la respuesta biológica a las condiciones hidrográficas del periodo de transición, se consideraron para el análisis del zooplancton (larvas de peces y biomasa general) un total de 98 estaciones a 3

estratos de profundidad (0-50m, 50-100m, 100-150m) y 127 estaciones físicas en las que se realizaron lances de CTD **(Figura 20)**.

Adicionalmente como medida de la estratificación en la columna de agua se utilizó el parámetro ϕ donde:

$$\Phi = \frac{1}{h}\int_{-h}^{0}(\rho - \overline{\rho})gz\,\mathrm{d}z$$

ρ*(z)* fué el perfil de la densidad potencial, y ρ es el promedio vertical, *h* es la profundidad máxima de integración (150m en nuestro caso) y *g* la aceleración de la gravedad. El parámetro de estratificación representa la cantidad de trabajo por metro cúbico necesaria para mezclar la columna de agua completamente a la profundidad *h*, y es una medida de estabilidad integral. **Argote et al. (1995)** discutieron la relación de este parámetro con la estratificación y la mezcla por mareas en el Golfo de California.

La anomalía geopotencial, la cual refleja la altura dinámica de la superficie del mar y por ende la circulación geostrófica (ciclónica alrededor de los bajos, anticiclónica alrededor de los domos), fue calculada a partir del mapeo objetivo de la distribución de temperatura pontencial y salinidad, integrando la anomalía de volumen específico desde el nivel de referencia. Se obtuvieron mediciones lagrangianas de corrientes superficiales con dos boyas de deriva con sistema de telemetría satelital (ARGOS)

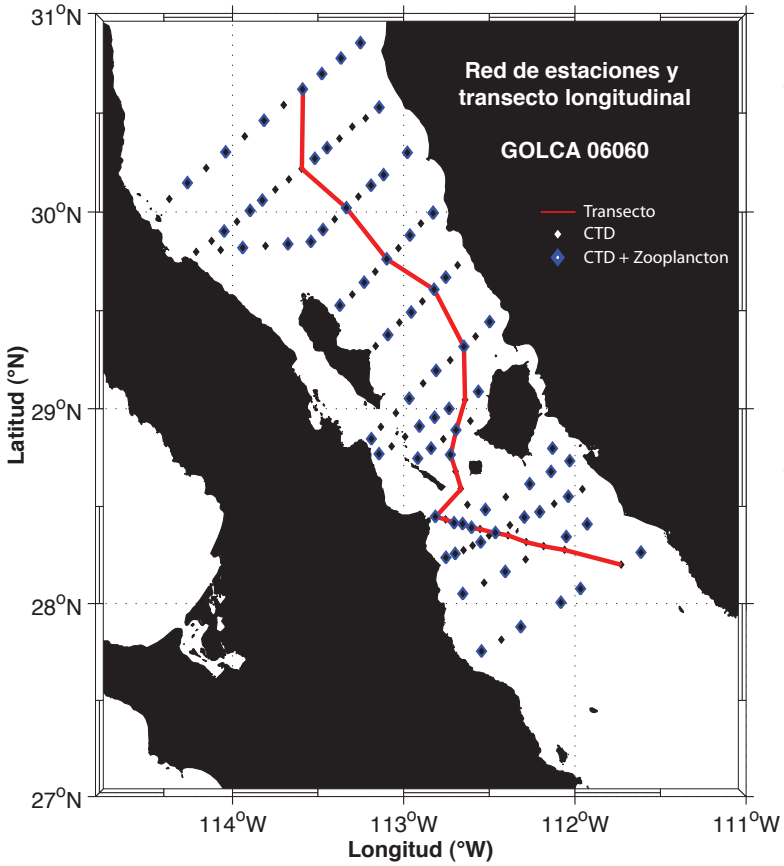


Figura 19. Red de estaciones Junio del 2006. En azul estaciones con muestreos biológicos y CTD, en negro estaciones solo con CTD. La línea roja señala el transecto vertical.

y manga de 10m de longitud centrada a 15m de profundidad. Los datos fueron interpolados a intervalos de 6 hrs. Por el Programa Global de Derivadores de la NOAA, de acuerdo a **Hansen y Poulain (1996)**.

Clorofila-*a* y nutrientes

Para determinar la concentración de clorofila a, nutrientes (nitritos, nitratos y fosfatos), se tomaron muestras de agua a dos profundidades (superficie y máximo de clorofila indicado por el fluorómetro del CTD) mediante botellas Niskin de 5 L para la determinación de concentración de clorofila a, nutrientes (nitritos, nitratos y fosfatos) y pigmentos accesorios. La extracción de la clorofila a fue hecha filtrando 1L de agua de mar a través de un filtro tipo "GF-F" con tamaño de poro 0.7µm. Los filtros fueron colocados por 24 horas en 10 mL de acetona al 90% para extraer los pigmentos **(Venrick y Hayward, 1984).**

Los cálculos de la concentración de clorofila-*a* fueron realizados aplicando la ecuación de Jeffrey y Humphrey (1975) expresados mg/m^3. Las concentraciones de nutrientes fueron obtenidas siguiendo las técnicas estándares **Strickland y Parsons (1972)** y las unidades fueron dadas en µg-at/L.

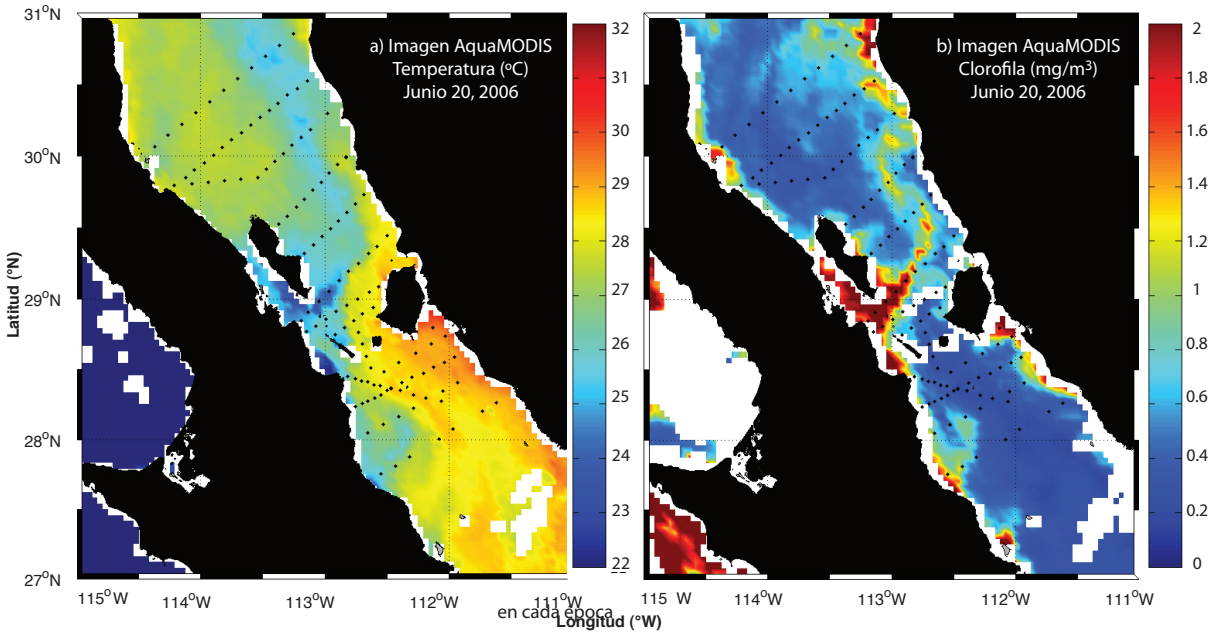


Figura 20. Imágenes satelitáles de AquaMODIS de: (a) Temperatura (ºC) y (b) Concentración de Clorofila (mg/m^3).

en cada época

Análisis de datos

A los datos de abundancia y biomasa de zooplancton se aplicó la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov **(Garson 2008a)** para determinar su tipo de distribución. Para determinar si existieron diferencias significativas en la biomasa de zooplancton y abundancia de larvas de peces entre estaciones muestreadas de día y de noche, y en diferentes estratos, se realizó la prueba no paramétrica de **Jonckheere-Terpstra (Garson 2008b)**. En los casos en los que se encontraron diferencias significativas se aplicó la prueba de Tukey HSD **(Garson 2008c)** para determinar cuál o cuáles subconjuntos fueron los diferentes.

El análisis de datos biológicos se realizó a partir de una matriz donde se registró la abundancia de larvas de peces por estación-estrato. Para utilizar las especies más representativas del área de estudio, las especies raras fueron excluidas del análisis **(Clarke y Ainsworth, 1993)**, en este caso las especies que contribuyeron en menos del 10% a la abundancia general y que tuvieron una frecuencia menor a cinco. Fue creado un dendrograma de ligadura completa a partir de una matriz triangular de similitud calculada con el índice de Bray-Curtis (**Sokal y Rohlf, 1995**), y cuya línea de corte fue del 11% de similitud. Los datos de abundancia de larvas fueron previamente transformados con raíz cuarta para atenuar los extremos de variabilidad **(Field et al., 1982).**

Mediante la prueba de similitud de porcentajes (SIMPER) del software PRIMER **(Clarke y Ainsworth, 1993)** se obtuvo i) el promedio de similitud entre las muestras que formaron una asociación, ii) el porcentaje específico de contribución de cada especie a la identidad de cada asociación, y iii) las especies que separaron asociaciones semejantes fueron determinados. Las asociaciones fueron representadas en mapas por estrato y transectos para determinar su distribución tridimensional, misma que se traslapo con distribución de variables físicas para determinar las condiciones ambientales que cada una ocupó.

RESULTADOS

Estructuras de mesoescala

La red de estaciones del crucero cubrió en su totalidad la zona frontal al sur del Archipiélago Central del Golfo de California y parte de la zona al sur y norte de este. La imágen de satélite de temperatura **(Figura 20a)** para el día 20 de junio de 2006 muestra la presencia del área con menor temperatura superficial por mezcla vertical

al sur de las islas. De acuerdo al trabajo de **Lavín y Marinone (2003)** la zona de temperatura baja corresponde a la zona de mezcla vertical, las estaciones ubicadas al norte de una línea imaginaria entre el sur de Isla Ángel de la Guarda y el norte de Isla Tiburón se consideran de la zona norte, y las estaciones al sur y al este del frente térmico de la zona sur. Entre la zona de mezcla vertical y la zona sur se observó un contraste fuerte (~6 ºC) en la temperatura superficial entre la zona fría adyacente a la costa peninsular y al sur de Canal de Ballenas y la zona sur del lado continental. En la imagen de clorofila **(Figura 20b)** se observó enriquecida la zona más fría (>2 mg/m^3) en comparación con la zona norte y sur. Del mismo modo fueron observados valores más altos de clorofila cercanos a las costas peninsular y continental, tanto en l zona norte como en la sur.

Entre la zona sur y la zona de mezcla vertical fue detectado el frente térmico superficial señalado en la **Figura 21**. Dicho frente, a diferencia de las temporadas de invierno **(Capítulo I)** y verano **(Dannel-Jiménez et al., 2009)** en las cuales se encontró transversal al Golfo de California, su eje fue encontrado paralelo al eje del Golfo, aunque cerca de la costa

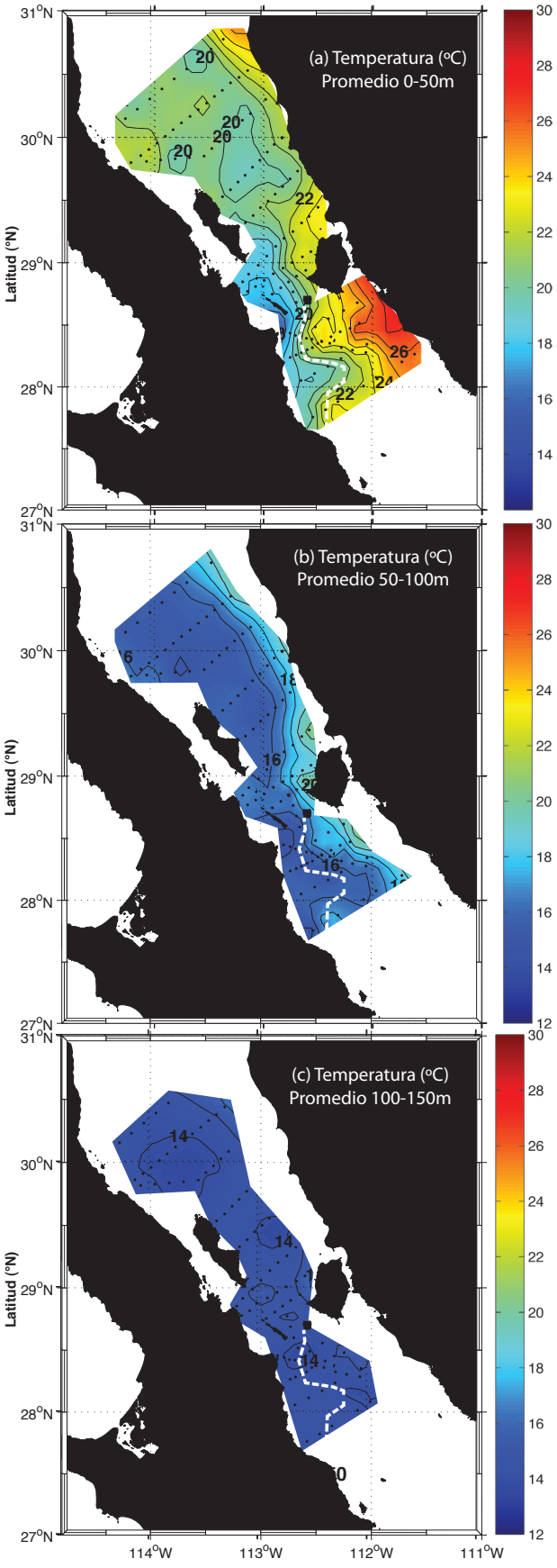


Figura 21. Temperatura (ºC) promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m.

continental se detectó un meandro hacia el sur que también pudo haber coadyuvado a la posición encontrada en su eje. El contraste en temperatura fue de ~5ºC , (22 ºC en la zona sur y 17 ºC en la zona de mezcla vertical) aún en la temperatura promedio de 0-50m **(Figura 22a)**. Este frente también se observó en el promedio de salinidad de 0-50 con un contraste de ~0.2 (>35.3 en el sur y <35.1 en la zona de mezcla vertical) **(Figura 23a)**. Los valores de oxígeno disuelto mostraron un gradiente de 2 mL/L entre la zona sur (>4 mL/L) y la zona de mezcla vertical (<2 mL/L), aunque este se encontró más extendido, coincidió geográficamente con los de temperatura y salinidad **(Figura 24a)**. Tanto los valores de anomalía geopotencial **(Figura 25a)** como los del parámetro de estratificación ϕ **(Figura 25b)** referidos a 150m, mostraron el gradiente mas fuerte de toda el área de estudio entre la zona de mezcla vertical (ϕ <100 J/m^3) y el agua de la zona sur del Golfo de California acarreada por la corriente costera (ϕ >350 J/m^3), ubicado en el mismo lugar del frente térmico. La capa de mezcla en todo el área de estudio tuvo valores heterogéneos que fueron de ~5-45m **(Figura 25c)**. La zona con la capa de mezcla mas

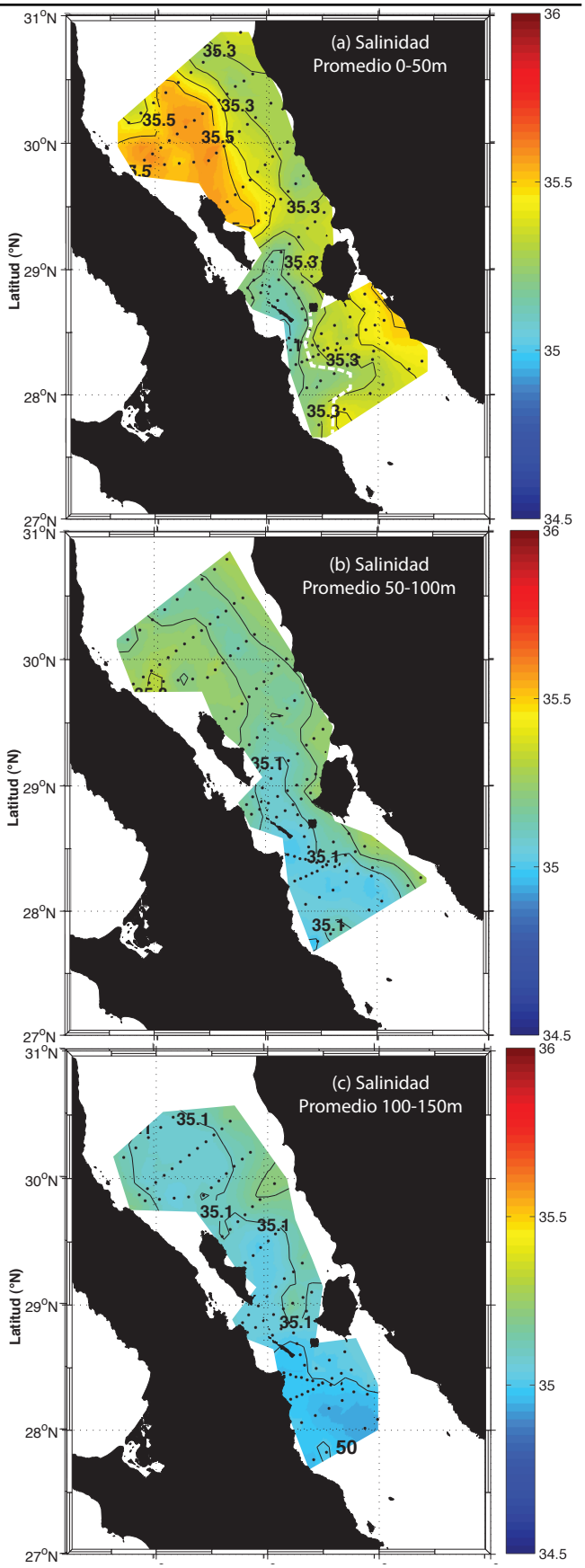


Figura 22. Salinidad promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m.

profunda (~40m) fue la zona de mezcla vertical, valores intermedios (20-30m) fueron encontrados en la línea mas sureña, y en algunas estaciones sobre Canal Tiburón, en agua exportada desde Canal de Ballenas.

Dos estructuras fueron detectadas mediante las imágenes de satélite **(Figura 20)**. En la zona norte fue observado un filamento de agua proveniente de Canal de Ballenas con temperatura menor (~1.5 ºC) a la presente en la zona norte. Este se extendió desde el sur de Isla Ángel de la Guarda con dirección noreste hasta el norte de Isla Tiburón, y después siguió una trayectoria paralela a la costa de Sonora. El mismo filamento se observó en la imagen de clorofila, incluso con límites mejor definidos y con contraste de ~1.2 mg/m^3. En la zona sur se detectó un meandro que atravesó la zona frontal hacia el sur pegado a la costa peninsular aproximadamente a los 28ºN y hasta 112.5ºW, el cual fue una consecuencia e indicador del cambio en la posición del eje del frente térmico localizado entre la zona sur y la zona de mezcla vertical. El meandro también tuvo origen en la zona de mezcla vertical y se mostró enriquecido en clorofila al igual que el filamento, aunque la concentración fue menor (~1 mg/m^3).

Del mismo modo se observó la entrada de agua de sur a norte a través de la zona de las islas, principalmente entre la Isla Tiburón y la Isla San Esteban **(Figura 22)**. El origen de dicha agua fue de la zona sur, su concentración de clorofila fue muy bajo (~0 mg/m^3) y su temperatura mayor que la de la zona de mezcla vertical y zona norte. Dicha intrusión sucedió adyacente a la costa continental, indicando el inicio de la corriente costera de verano en el Golfo de California.

Circulación

Las mediciones lagrangianas de corrientes superficiales obtenidas a través de las dos boyas de deriva con señal satelital liberadas durante la campaña muestran la dinámica general de circulación en el área de estudio para los días del crucero **(Figura 25a)**. El derivador soltado al sur de las islas San Esteban y Tiburón, y cuya trayectoria se muestra en vectores color magenta, mostró una trayectoria con dirección noroeste pasando de la zona sur a la norte a través de las islas San Lorenzo y San Esteban y manteniéndose cercana a la costa. Este derivador siguió fielmente la corriente costera en su etapa de inicio, fue liberado el día 11 de Junio aproximadamente en las coordenadas 28°N-112°W y tardó tres días en llegar hasta la zona de las islas (~83km, ~1 cm/s) donde aparentemente fue retenido y cruzó la zona de las islas hasta el norte de Isla Tiburón (~8-12 cm/s) en cuatro días (misma distancia aproximadamente). A partir

del día 18 de Junio se observó un aumento en la velocidad de la corriente y recorrió una distancia aproximada 200km en 3 días (~50 cm/s) sobre la plataforma continental de Sonora mostrando ya de lleno la circulación de la corriente costera. Esta fue la misma ubicación que presentó el filamento de agua proveniente de Canal de Ballenas, con temperatura y salinidad más bajas, y enriquecido en su concentración de clorofila **(Figura 25a)**.

El derivador azul, liberado al norte de Isla Tiburón sobre la plataforma de Sonora el día 16 de Junio, siguió la trayectoria noroeste paralelo a la línea de costa a ~10-20 cm/s siguiendo la corriente costera. Posteriormente cambia su dirección hacia el oeste y luego al sureste siguiendo el margen norte de lo que sería el giro estacional sobre la cuenca Delfín, y finalmente entra a Canal de Ballenas donde es retenido durante varios días en Bahía de los Ángeles (**Figura 25**a).

Los cálculos de anomalía geopotencial realizados en referencia a 150 m de profundidad mostraron coherencia con las mediciones de las boyas **(Figura 25a)**. En la zona sur los valores más altos se registraron al sur de Isla Tiburón e Isla San Esteban (~4 m^2/s^2) con un fuerte gradiente hacia la costa peninsular y la zona de mezcla vertical (<3 m^2/s^2), originando el jet que fue seguido por el derivador magenta a través de las islas hacia el norte. En esta zona, pero adyacente a la costa peninsular se observó la influencia del meandro en los valores de anomalía abultando las isolíneas hacia el este. En la zona de mezcla vertical y la zona norte los valores más altos se registraron al norte de Isla Tiburón (>4 m^2/s^2) y los menores sobre Canal Tiburón, coincidiendo geográficamente con la corriente costera sobre la plataforma, descrita por la trayectoria de ambos derivadores. Finalmente, al norte de Isla Ángel de la Guarda fue observado un mínimo con valores <3.25 m^2/s^2 por cuyo margen oeste pasó hacia el sur el derivador azul.

Hidrografía.

Distribución horizontal de propiedades.

Los promedios de temperatura por estrato (0-50, 50-100, 100-150m) mostraron una distribución cuasi homogénea de <16 ºC de a partir de los 50m **(Figura 22 b-c)**, con excepción de las estaciones costeras continentales que tuvieron una temperatura ~2-3 ºC mayor. Las principales variaciones en la distribución horizontal de las variables físicas fueron encontradas de 0-50m **(Figura 22a)**, donde destaca la zona de mezcla vertical con la temperatura mas baja (<20 ºC). Entre la zona de mezcla

vertical y la zona sur se observó el frente térmico con su eje paralelo al del Golfo de California (señalado en línea blanca). En la zona norte, dos núcleos de agua con temperatura menor exportados desde Canal de Ballenas (29.5°N-113°W y 30.5°N-113.5°W). Y en la zona sur los valores de temperatura mas altos (>24 ºC) adyacentes a la costa continental en agua del sur del Golfo de California traída por la corriente costera.

La distribución de salinidad muestra en el estrato de 0-50m la presencia de agua con valores altos (>35.5) proveniente del norte del Golfo de California al norte de Isla Ángel de la Guarda debido a la circulación general para la temporada **(Figura 23a)**. Esta agua también puede observarse con valores más altos de salinidad también se observa de 50-100m en la misma ubicación, aunque con valores menos altos (~35.2) **(Figura 23b)**. La zona de mezcla vertical presentó valores mas bajos de salinidad en el área de estudio de 0-100m **(Figura 23a-b)**. Se observaron también valores bajos de salinidad del agua exportada de la zona de mezcla vertical hacia el norte en el filamento (0-100m) y hacia el sur en el meandro (0-50m). De 100-150m la

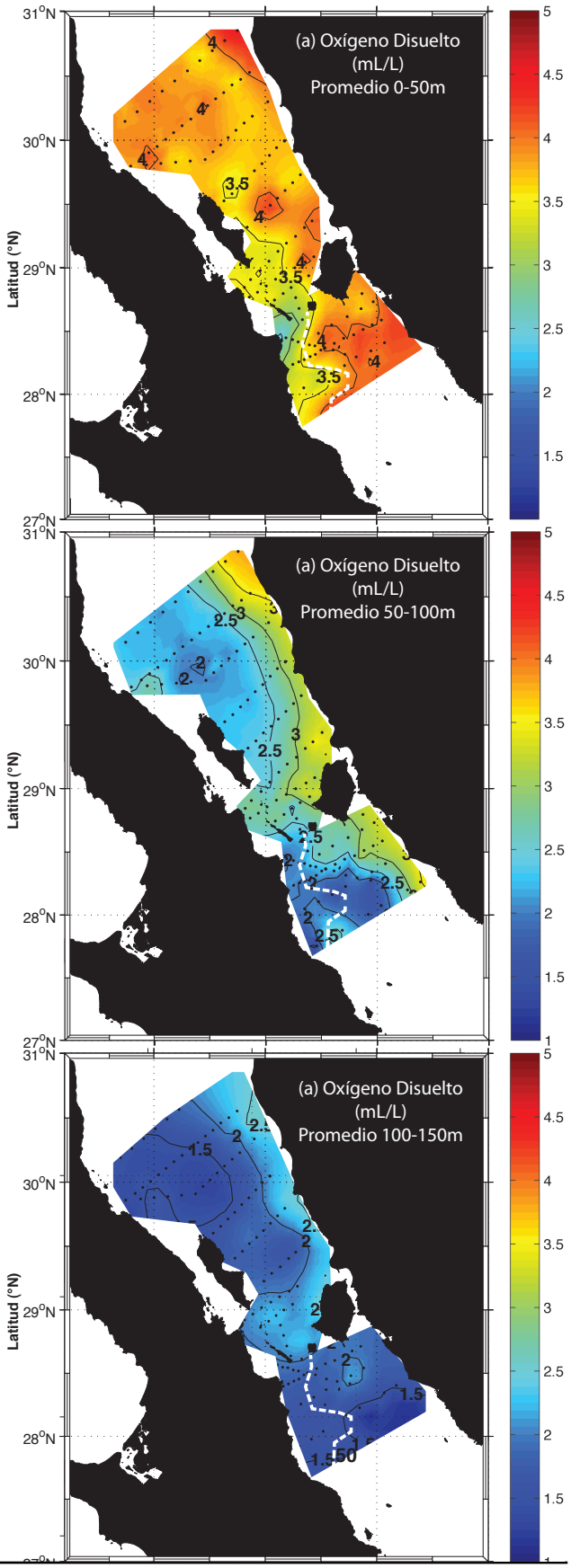
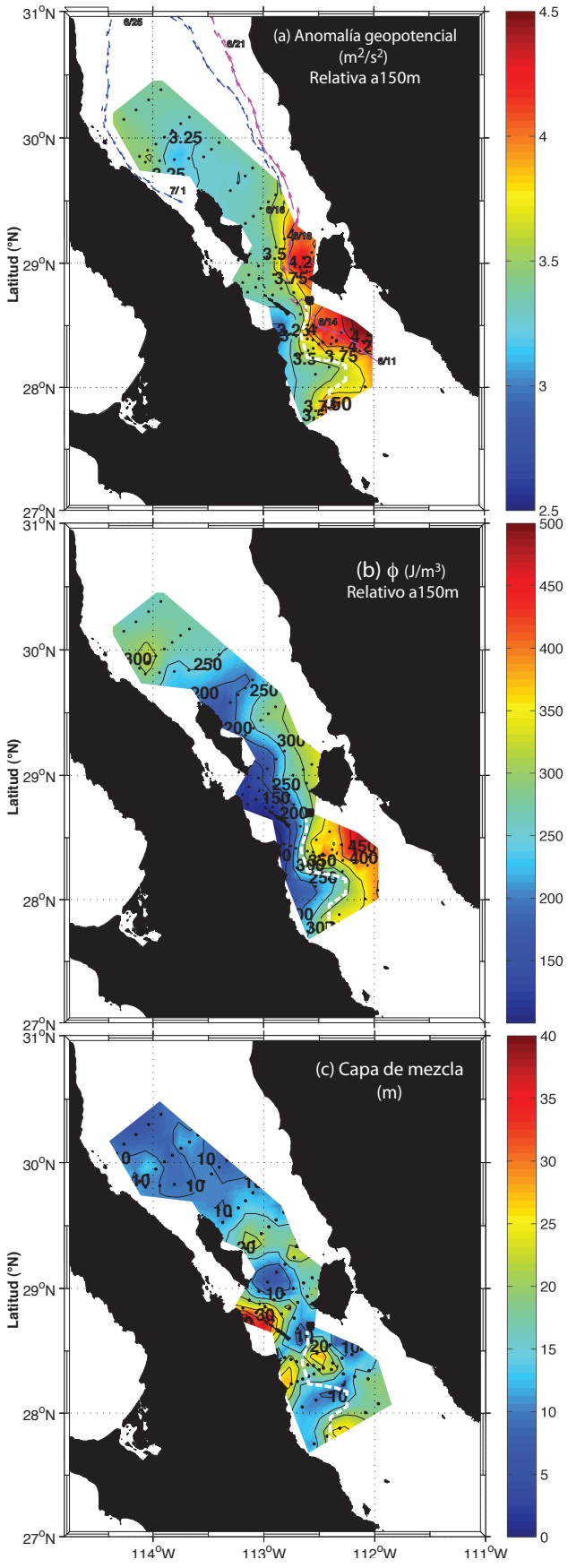


Figura 23. Oxígeno Disuelto (mL/L) promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. Se indica la posición del frente térmico con una línea blanca.



distribución de salinidad presentó una estructura típica del Golfo de California con valores más altos en el norte y más bajos hacia el sur.

La estructura del oxígeno disuelto mostró alta concentración de oxígeno (>3.5 mL/L) en el estrato de 0-50m **(Figura 24a)**, con excepción de la zona de mezcla vertical donde la concentración fue <2 mL/L. Se observó también la influencia de agua menos oxigenada en el filamento hacia el norte y el meandro hacia el sur de dicha área. De 50-100m la mayor disolución de oxígeno (>3 mL/L) fue registrada en las estaciones cercanas a la costa continental, y al sur de Isla Ángel de la Guarda **(Figura 23b)**. Las zonas oceánicas en el sur y norte del área de estudio mostraron la menor disolución en este estrato (<2.5 mL/L). En el estrato más profundo, de 100-150m **(Figura 23c)**, el patrón de mayor disolución de oxígeno en la zona costera permaneció para la zona norte y la zona de mezcla vertical, en la zona sur solo una pequeña anomalía al

Figura 24. (a) Anomalía geopotencial (m^2/s^2) y (b) Parámetro de estratificación ϕ (J/m^3) referenciados a 150m. (c) Profundidad de la Capa de Mezcla (m). La posición del frente térmico se indica con la línea Blanca. Las flechas en el recuadro 'a' indican las trayectorias de las boyas de deriva liberadas durante el crucero de Junio de 2006.

sur de Isla Tiburón permaneció con mas de 2 mL/L.

La distribución de los nitritos, nitratos, fosfatos y clorofila integrados a partir de mediciones en la superficie y a la profundidad del máximo de clorofila se presenta en la **(Figura 26)**. Dicha distribución muestra básicamente la exportación de nutrientes hacia el norte y sur desde el área de mezcla vertical. En el caso de los nitritos destaca un núcleo con valores altos (>3 µg-at/L) al este de Isla Ángel de la Guarda **(Figura 26a)**. La mayor concentración de nitratos fue registrada en la zona de mezcla vertical, la zona del meandro, y la zona del filamento con valores mayores a 16 µg-at/L **(Figura 26b)**. Los fosfatos estuvieron mas concentrados en la zona de mezcla vertical y al este de Isla Ángel de la Guarda con valores mayores a 2.5 µg-at/L **(Figura 26c)**.

Estructura vertical.

La **Figura 25** muestra la estructura de la columna de agua a través de los va-

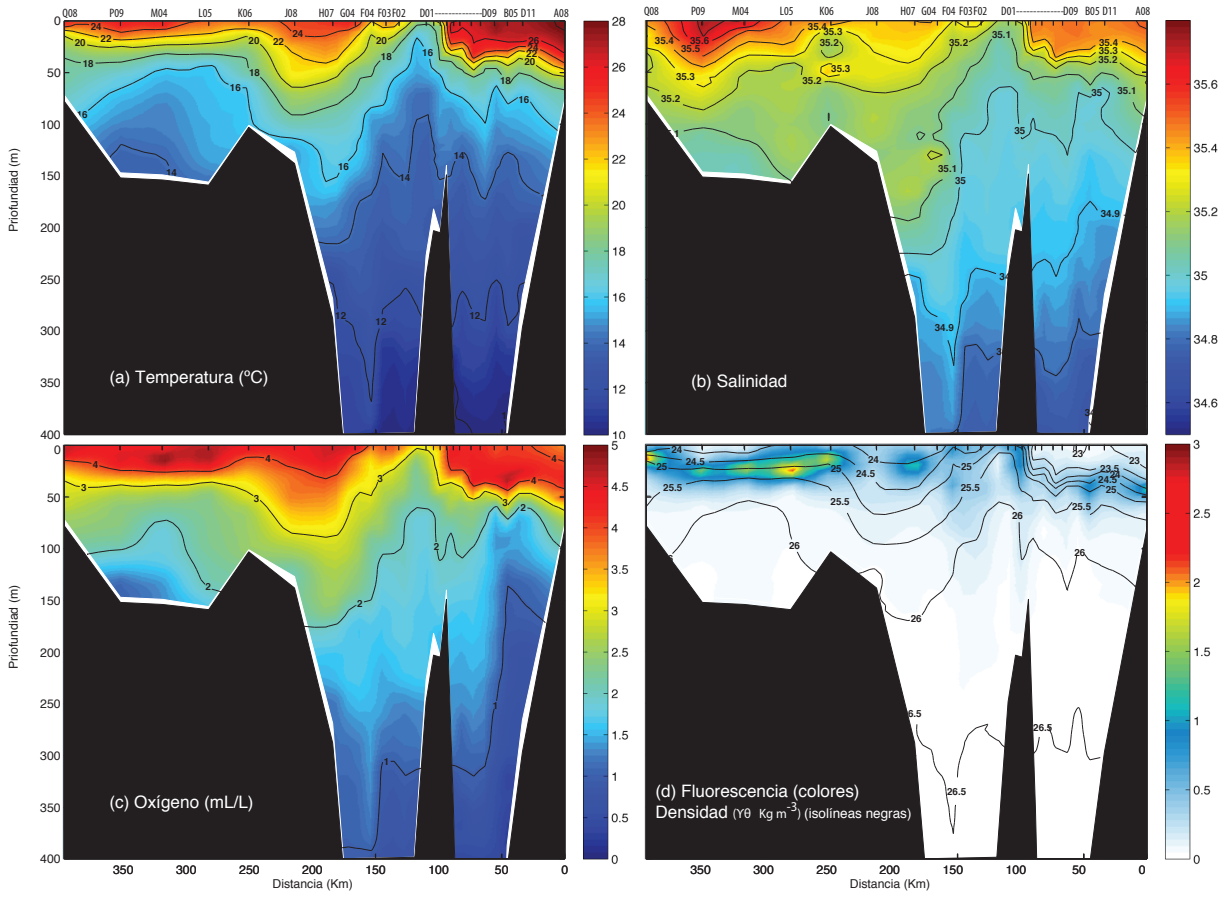


Figura 25. Transecto vertical longitudinal indicando: (a) Temperatura (ºC), (b)Salinidad, (c) Oxígeno Disuelto (mL/L), y (d) Densidad (kg/m^3) (isolíneas) y Fluorescencia (color).

lores de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, fluorescencia y densidad en sección longitudinal señalada con la línea roja en la **(Figura 20)**. La selección de las estaciones que conforman la sección fue hecha para mostrar las principales estructuras y dominios oceanográficos en el área de estudio.

En la zona norte (estaciones Q08-F04) se observó la termoclina dispersa, de los 50m a 18 ºC hasta la superficie a los ~25 ºC, con una capa de mezcla muy somera. En las estaciones F04 y K06 se observó agua más mezclada verticalmente, que provino de Canal de Ballenas y fue exportada por la circulación local hacia la zona norte. Puede ser observada en forma de pulsos irregulares en magnitud y periodicidad. En la zona de mezcla vertical se observaron las isotermas en forma de domo y dispersas en la vertical debido a la mezcla por mareas típica de la zona de los umbrales. La isoterma de 16 ºC alcanzó los 20m, y no se observó una termoclina claramente. La distribución de la temperatura en la zona sur (estaciones A08-D03) mostró una capa de mezcla de ~25-30 m y la termoclina más compacta en toda el área de estudio **(Figura 9a)**. El gradiente vertical fue de >26 ºC a los 25m a 18 ºC a los 45m, mismo que evidenció el proceso de estratificación en el área de estudio. En el límite entre la zona sur y la zona de mezcla vertical (estaciones D03-F04), se observó un frente térmico superficial entre D01 y D05 sobre el umbral con un contraste de ~6 ºC, mostrado por el rompimiento de las isotermas de 26 a 20 ºC, y cuya estructura llega a ~50m. Cabe señalar que por debajo de los 50 m en toda el área de estudio la temperatura fue menor a los 18 ºC, generando un hábitat parecido al invierno.

La distribución de salinidad en el transecto longitudinal muestra una estructura típica del Golfo de California, con los valores mas altos en el norte (**Figura 9b**) . En dicha zona, entre las estaciones Q08 y L05 de la superficie a los ~45m se observaron los valores mas altos de salinidad (>35.8) en agua del norte del Golfo de California. Esta agua es la que queda atrapada en el giro ciclónico que para la fecha estaba en formación. Es notable también la presencia de un núcleo de salinidad mínima (<35.2) dentro de la zona norte en la estación K06 a los ~50m, la cual evidenció también la exportación de agua desde Canal de Ballenas. En la zona de mezcla vertical se observó un domo en las isohalinas debido a la mezcla vertical encima de los umbrales, llegando la isohalina de 35.0 hasta ~50m. Entre la zona de mezcla vertical y la zona norte se observó también un frente de salinidad en la estación D03 con el rompimiento en la superficie de las isohalinas de 35.2-35.4. En la zona sur se observa la haloclina mas compacta del área de estudio, reflejo de la mayor estabilidad de la zona. Los valores de salinidad dentro de la capa de mezcla fueron >35.4.

Los valores de oxígeno disuelto fueron altos (>3 mL/L) hasta una profundidad promedio de 50m a lo largo de toda la línea, con excepción de la zona donde la mezcla vertical por mareas llevó agua con menor disolución de oxígeno hacia la superficie **(Figura 9c)**. No se presentaron condiciones de hipoxia (<1 mL/L) en ninguna zona hasta la profundidad del muestreo biológico (150m). En la zona sur la oxipleta de 1 mL/L llegó hasta los 160m, y se presentó una ligera oxiclina de >4 mL/L a los 50m a 2

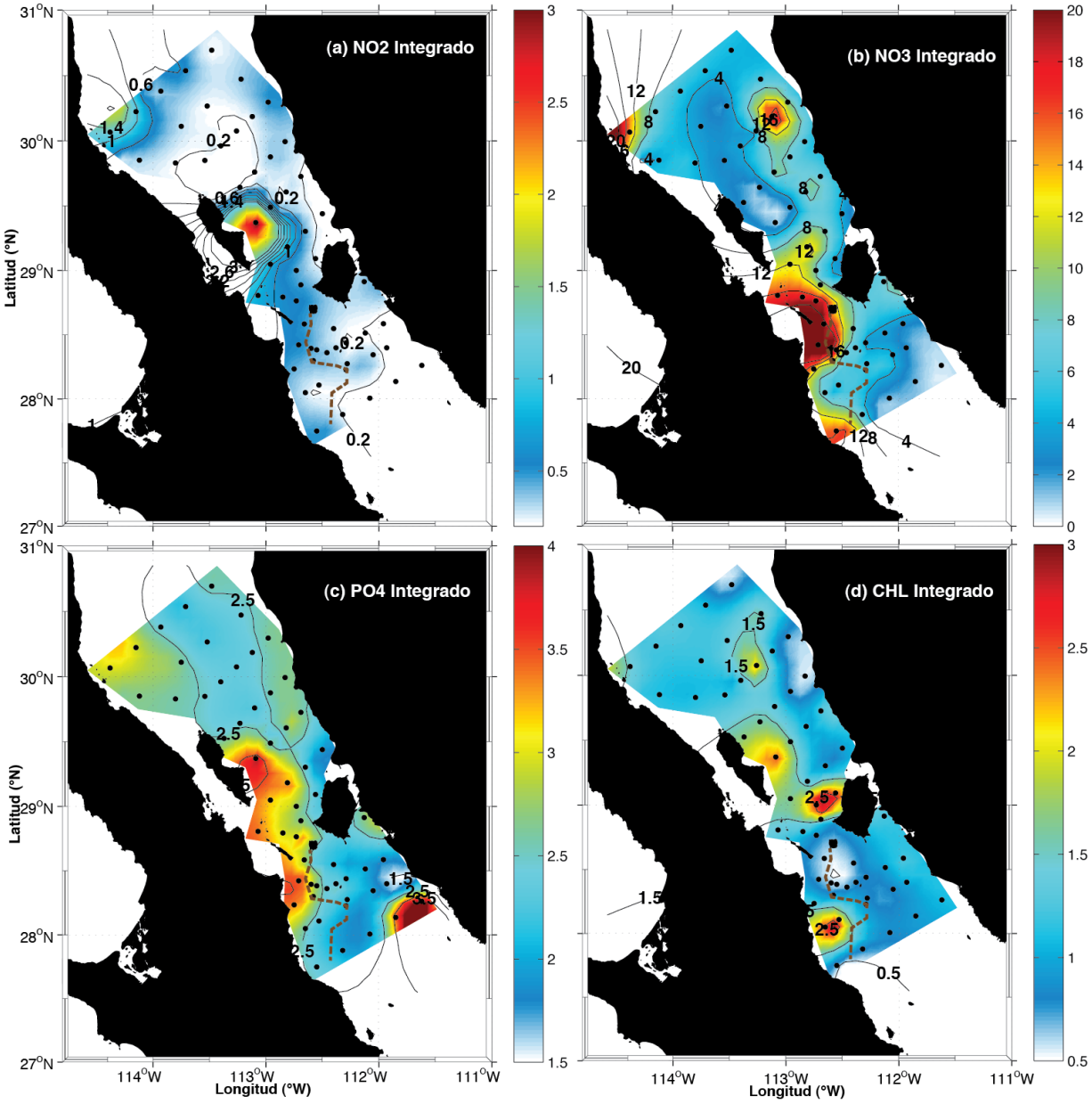
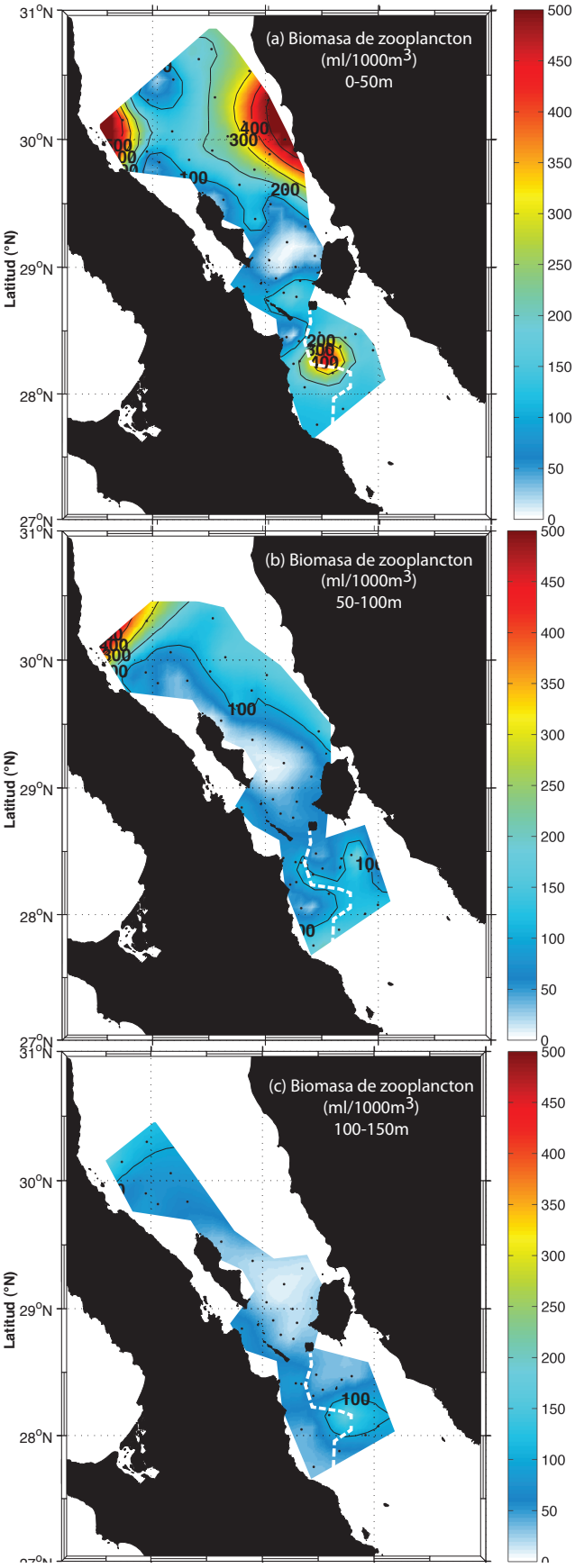


Figura 26. Valores integrados de: (a) Nitritos (µg-at/L), (b) Nitratos (µg-at/L), (c) Fosfatos (µg-at/L), y (d) Clorofila-*a* (mg/m^3).



mL/L a los 80m.

Los valores de fluorescencia, una medida indirecta de la concentración de clorofila, mostraron los valores mas altos (>1) en la zona norte a la profundidad de la picnoclina (~25-30m) de manera casi continua a partir de la estación H07 **(Figura 25d)** en agua proveniente de Canal de Ballenas. La zona de mezcla vertical muestra en las isopicnas un domo debido a la mezcla vertical, y entre dicha zona y la zona sur, un frente de densidad entre la estación D02 y D05 con un contraste de 0.5 kg/m^3. En la zona sur, donde la picnoclina fue mas compacta (23.5 kg/m^3 a ~30m – 25.5 kg/m^3 a ~60m), no se registraron valores altos de fluorescencia como en la zona norte, aunque si fue los mayores valores de la zona si fueron encontrados a la profundidad de la picnoclina.

Indicadores biológicos

Concentración de clorofila

La concentración de clorofila tuvo una distribución en parches en el área de estudio, y los valores de concentración altos (>1.5 mg/m^3) coincidieron espacialmente con puntos de valores altos de los nutrientes **(Figura 26d)**. Los puntos conspicuos se distribuyeron

Figura 27. Biomasa de zooplancton (mL/1000m^3) en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m.

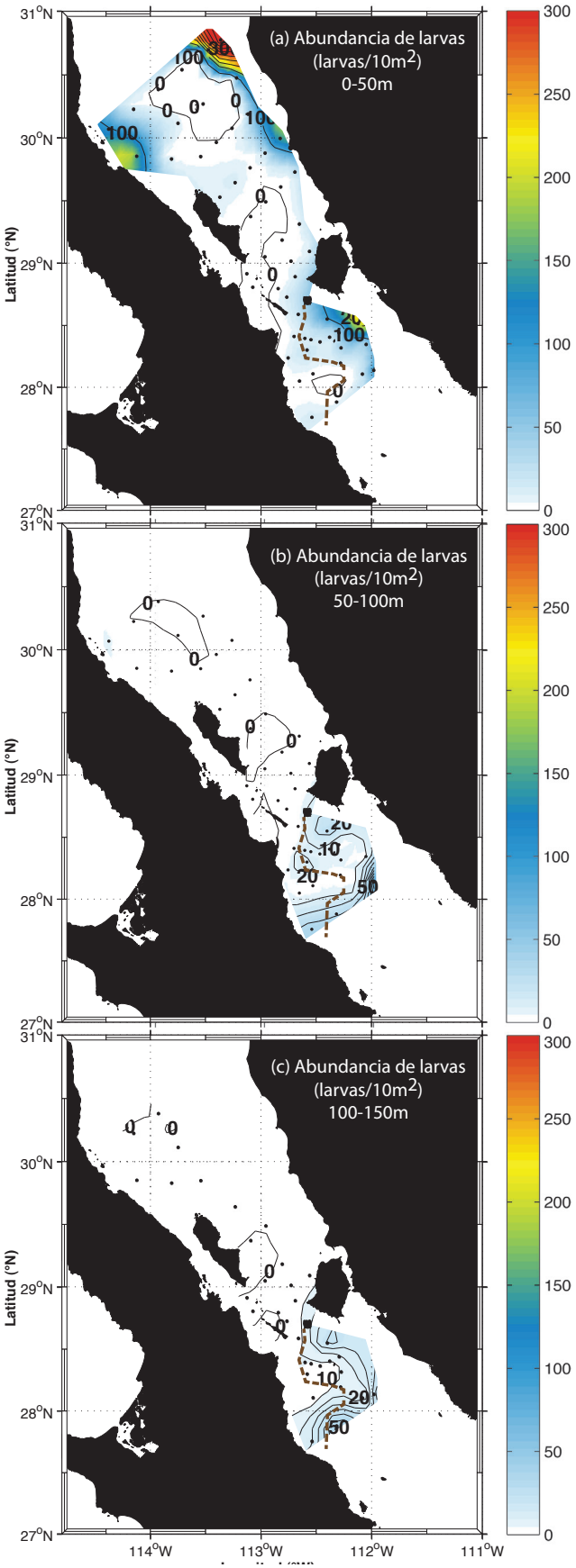


Figura 28. Abundancia de larvas de peces (larvas/10m^2) en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m.

en la zona norte sobre la plataforma al final del filamento (~30°N-113°W), al este de Isla Ángel de la Guarda, y al oeste de Isla Tiburón, y en el meandro en la zona sur. No se registraron valores altos de clorofila en la zona de mezcla vertical.

Biomasa de zooplancton

La distribución de la biomasa de zooplancton por estrato se presenta en la **(Figura 28)**. No se encontraron diferencia entre la concentración de biomasa de zooplancton en estaciones muestreadas de día y de noche ($p>0.05$). Pero si fue significativa la diferencia en la biomasa encontrada en cada estrato ($p<0.05$), siendo el superficial (0-50m) el que tuvo mayor concentración de zooplancton **(Tabla III)**.

La mayor concentración de biomasa se encontró de 0-50m **(Figura 28a)** y se observaron tres zonas de alta concentración de biomasa (>200 mL/1000m^3), dos en las costas de la zona norte (península y continente), y otra adyacente al frente térmico en la zona cálida con influencia de agua del sur del Golfo de California. También se

encontraron valores bajos (<50 mL/1000m^3) cercanos a la zona de mezcla entre Isla Ángel de la Guarda e Isla Tiburón, y en el meandro al sur de la zona de mezcla vertical. En los estratos de 50-100m y 100-150m **(Figura 28b-c)** los valores de biomasa de zooplancton mostraron una distribución más homogénea que en el superficial y fueron bajos en general (~50-100 mL/1000m^3). De 50-100m se registraron dos puntos >200 mL/1000m^3 en el extremo norte del área de estudio, y algunas estaciones con valores cercanos a 0 mL/1000m^3 en estaciones adyacente a la zona de mezcla vertical entre Isla Ángel de la Guarda e Isla Tiburón **(Figura 28b)**. En el estrato más profundo (100-150m) fue registrado un máximo aislado de biomasa >100 mL/1000m^3 adyacente al frente térmico **(Figura 28c)**.

Larvas de peces: Abundancia y riqueza especifica

Fueron registrados un total de 4,869 larvas de 78 taxones pertenecientes a 41 géneros durante los muestreos **(Tabla II)**. Se encontraron 68 taxones de hábitos demersales, 5 mesopelágicos, y 5 pelágicos. Del total de taxones registrados 29 fueron de afinidad tropical, 12 subtropical, 3 templada, y 4 de agua profunda. Los puntos con mayor riqueza de especies (>10 especies) en este crucero se presentaron solo en estaciones costeras de la zona norte, en la costa continental de la zona sur, y sobre el frente térmico (**Figura 29)**.

La estructura de la distribución de larvas de peces se muestra en la **(Figura 30)**, donde en general se observa que la mayor abundancia de larvas se concentró en el estrato de 0-50, y esta diferencia fue significativa ($p<0.05$). Los valores de abundancia de larvas fueron en general bajos, y se registraron varias estaciones en todos los estratos que no tuvieron larvas.De 0-50m **(Figura 30a)** se encontraron tres puntos con valores más altos (>100 larvas/10m^2) de abundancia de larvas, dos zona norte (en las dos costas), y una en a zona sur en la costa continental al sur de Isla Tiburón. Se registraron varias estaciones con muy pocas larvas (<20 larvas/10m^2) o sin larvas principalmente en la zona de mezcla vertical y su zona de influencia (filamento al norte y meandro al sur). La abundancia en esta zona fue aportada principalmente por especies demersales costeras, que fueron las que dominaron en esta temporada.

De 50-100m la abundancia de larvas en la zona norte fue muy poca, se registraron cuatro estaciones sin larvas en la zona oceánica de Canal Tiburón **(Figura 30b)**. Las estaciones costeras de la zona norte tuvieron valores cercanos a 0 larvas/10m^2, al igual que en la zona de mezcla vertical. En la zona sur, en el meandro desprendido de

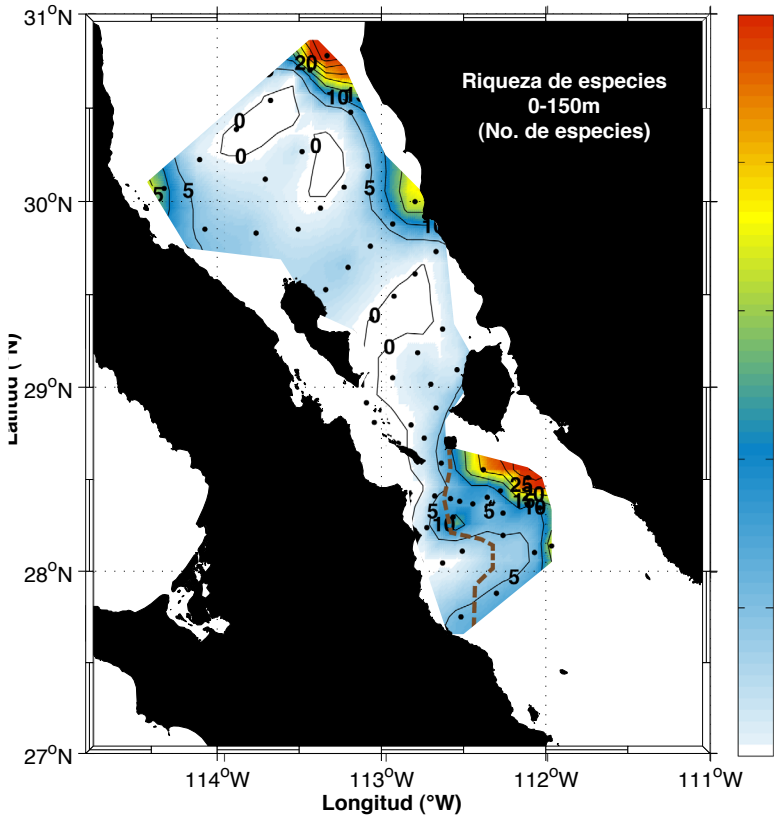


Figura 29. Valores integrados en la columna de agua de Riqueza de Especies.

la zona de mezcla vertical se registraron valores por debajo de 10 larvas/10m^2, al igual que en la zona de mezcla vertical. En el lado cálido del frente (lado continental) se encontró un núcleo de 20 larvas/10m^2 adyacente al frente, así como en una de las estaciones costeras. Solo una estación ubicada en la línea mas sureña del lado continental registró >50 larvas/10m^2. Las especies mesopelágicas y las que su distribución corresponde al sur del Golfo de California fueron las que aportaron la mayor parte de la abundancia en este estrato (50-100m) y de 100-150m **(Figura 30c)**.En el estrato mas profundo (100-150m), tanto en la zona norte como la zona de mezcla vertical (incluyendo el meandro), fueron registradas muy pocas larvas de peces **(Figura 30c)**. Los valores de abundancia para estas zonas fueron menores a 10 larvas/10m^2 en todos los casos, y algunas no tuvieron larvas. En la zona sur la abundancia tuvo un gradiente de 10 a 50 larvas/10m^2 de norte a sur. Aunque el frente térmico llegó a 50m aproximadamente, pudo observarse su influencia en la distribución de larvas hasta los 150m.

Asociaciones de Larvas de Peces

Para definir asociaciones de larvas de peces fueron analizadas 95 muestras, e incluidos 24 taxones **(Tabla IV)**. Se determinaron cuatro asociaciones de larvas con el corte al 11% en el dendrograma correspondiente **(Figura 30)**. La Asociación Costera, distribuida en las zonas norte y sur, en estaciones superficiales cercanas a la costa. La Asociación Sur, encontrada de 0-100m en las estaciones mas sureñas del área de estudio. Y la Asociación Oceánica *Triphothurus* y Asociación Oceánica *Benthosema*

encontradas de 0-150m en toda el área de estudio.

La asociación que fue encontrada cercana a las costas al norte y sur de la zona de mezcla vertical fue nombrada Asociación Costera (color naranja). Esta asociación se conformó de 21 taxones, siendo la más rica en especies con un promedio de 102 larvas/10m^2. Fue la asociación que tuvo menos muestras, y la similitud entre ellas fue 38.31%. El 90% de identidad del grupo fue alcanzado con 13 taxones, siendo proporción notable **(Tabla IV)**. Los mas representativos fueron: el epipelágico costero Opisthonema libertate (13.54% - 901.47larvas/10m^2), el góbido *Lythrypnus dalli* (10.61% - 11.16larvas/10m^2), el mesopelágico dominante del sistema en verano *Benthosema panamense* (11.14% - 373.57 larvas/10m^2), *Serranus sp.* T1 (13.26% - 277.55 larvas/10m^2), los lenguados *Etropus crossotus* (8% - 80.94larvas/10m^2) y *Symphurus williamsi* (8% - 64.28larvas/10m^2). Esta asociación se distribuyó solamente en el estrato de 0-50m en estaciones cercanas a la costa continental en la zona sur, y en ambas costas en la zona norte **(Figura 32a)**. Tuvo un límite aparente hacia la zona costera en la isoterma de 21 ºC. En la costa continental, se distribuyó dentro de la zona de influ-

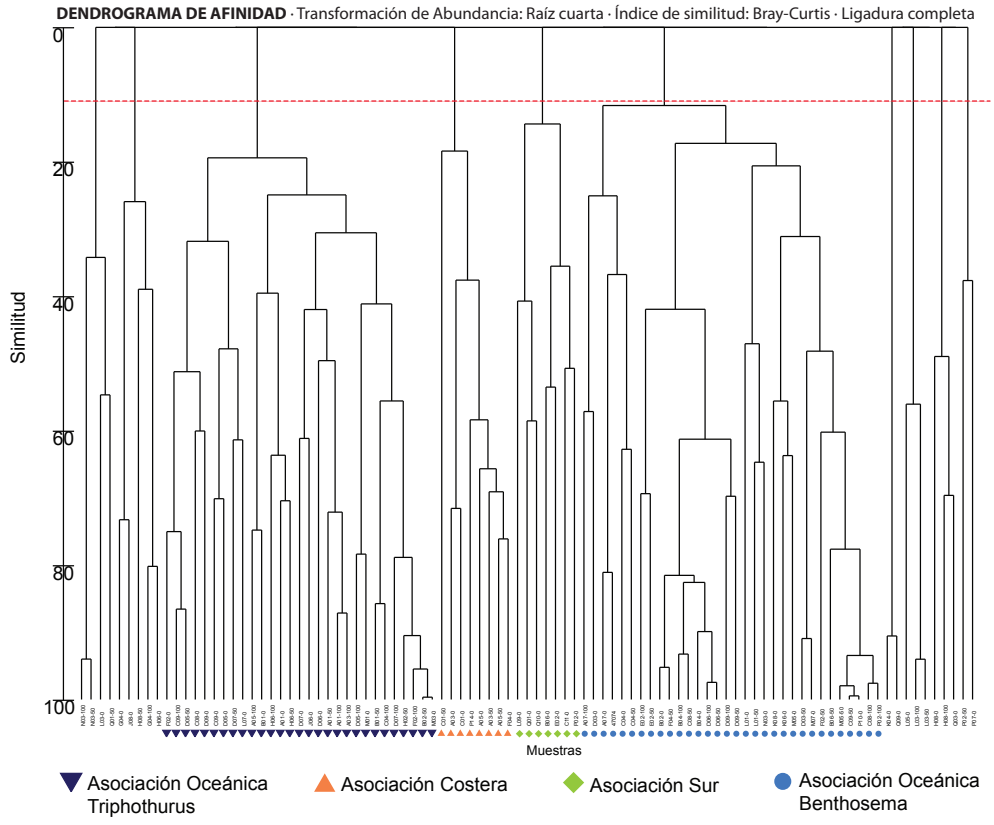


Figura 30. Dendrograma de afinidad generado a partir de una matriz de similitud calculada mediante el índice de Bray-Curtis con base en la abundancia de larvas de peces transformada con raíz cuarta

encia de la corriente costera.

La segunda asociación fue nombrada Asociación Sur. Esta se encontró de 0-100m en la parte mas sureña del área de estudio, teniendo como límite claro en su distribución al norte el frente térmico superficial **(Figura 32a-b)**, aunque al sur de esta estructura ninguna variable *per se* represento una limitante en su distribución. La asociación sur tuvo un promedio de abundancia de 3.05 larvas/10m^2, y un total de 7 muestras cuya similitud fue de 50.67%. Tres taxones compusieron esta asociación: el epipelágico costero *Etrumeus teres* (abundancia promedio 17.5 larvas/10m^2) contribuyó en un 64.3% a la identidad del grupo, la especie superdominante *Benthosema panamense* (15.38 larvas/10m^2) con 18.75%, y finalmente el mesopelágico *Triphothurus mexicanus* (33.54 larvas/10m^2) en 16.95%. El epipelágico *Etrumeus teres* y el mesopelágico *Triphothurus mexicanus* tuvieron distribución casi exclusiva al sur del área de estudio.

La tercera y cuarta asociación estuvieron presentes en toda la columna de agua, y en las tres zonas (sur, norte y de mezcla vertical) **(Figura 32)**. Una de ellas fue nombrada Asociación Oceánica-*Triphothurus* (representada en color azul obscuro) debido a su distribución y especie dominante**.** Esta asociación tuvo 27 muestras con promedio de 4.05 larvas/10m^2, la similitud entre sus muestras fue del 47.22%. Estuvo compuesta por 12 taxones, y su identidad hasta un 96% fue dada por: los mesopelágicos de distribución casi exclusiva al sur *Triphothurus mexicanus* (abundancia media de 79.65 larvas/10m^2) en un 87.73% y *Vinciguerria lucetia* (2.69 larvas/10m^2) con 3.64%, y los serránidos de hábitos demersales *Pronotogrammus multifasciatus* (4.56 larvas/10m^2) con 3.36%, y *Serranus sp. T1* (1.93 larvas/10m^2) en 1.72%. La Asociación Oceánica *Triphothurus* se distribuyó en la zona norte solo de 0-50m al centro de la parte oceánica al noreste de la punto norte de Isla Ángel de la Guarda **(Figura 32a)** . No estuvo presente en la zona de mezcla vertical. En la zona sur su presencia estuvo asociada al frente térmico en las estaciones adyacentes del lado cálido (el lado frío fue ocupado por la cuarta asociación) y en dos estaciones costeras al sur del meandro. De 50-100m y de 100-150m su distribución estuvo asociada también con el frente pero de manera inversa al estrato superficial, es decir sobre el frente y en estaciones adyacentes del lado frío y en la zona de mezcla vertical **(Figura 32b-c)**.

La última asociación fue nombrada Asociación Oceánica-*Benthosema* (representada en color azul) debido a su distribución y especie dominante. Esta asociación tuvo el mayor número de muestras (30), las cuales tuvieron un abundancia promedio de 5.33 larvas/10m^2. La similitud entre la muestras fue de un 43.95%, y estuvieron compu-

estas por 16 taxones. La identidad al 95% fue dada por los mesopelágicos en: 82.95% *Benthosema panamense* (promedio de 86.04 larvas/10m^2), 11.44% *Triphothurus mexicanus* (15.97 larvas/10m^2), y 1.47% *Vinciguerria lucetia* (12.19 larvas/10m^2). La distribución de esta asociación en el estrato de 0-50m en la zona norte fue en la parte oceánica al noreste de Isla Ángel de la Guarda rodeando las estaciones ocupadas por la Asociación Oceánica-*Triphothurus* **(Figura 32a)**. En la zona de mezcla vertical ocupó algunas estaciones adyacentes al frente, y solo una estación en la zona sur. De los 50-150m se encontró distribuida adyacente al frente del lado cálido **(Figura 32b-c)**.

DISCUSIÓN

Hidrografía

En este capítulo se analizó la hidrografía de la zona frontal del Archipiélago Central del Golfo de California durante la etapa de transición entre la fase anticiclónica y ciclónica, y su respuesta biológica. La zona de temperatura mínima superficial, característica de la zona de mezcla vertical del Golfo de California, ha sido observada en diferentes temporadas a través de imágenes de satélite en algunos trabajos **(Badán-Dangón, 1985; Paden, 1991; Santamaría-del-Ángel, 1994)**, pero sus interacciones físico-biológicas solo habían sido detallada en las temporadas de invierno (régimen anticiclónico), y verano (régimen ciclónico). La zona del Archipiélago Central, al igual que en las fases maduras del ciclo anual, durante la transición primavera es la que arregla espacialmente, e influye más en la dinámica general del área de estudio a través de los frentes que se generan por los gradientes ambientales, la circulación asociada, y el arreglo espacial de los diferentes ambientes. El mayor contraste en las propiedades físicas durante este trabajo fue registrado entre la zona de mezcla vertical y la zona sur, donde fueron registrados frentes de temperatura, salinidad y densidad. Entre la zona de mezcla vertical y la zona norte los gradientes fueron suaves sin presentar frentes, lo que concuerda con lo descrito para el invierno y el verano.

Esta zona caracterizada por baja temperatura debido a la intensa mezcla vertical **(Argote et al., 1995; Lavín y Marinone, 2003)** mantuvo valores de temperatura menores respecto al resto del área de estudio, lo cual coincide con lo encontrado por **Danell-Jiménez et al. (2009)** e **Inda-Díaz et al. (2010)** en las temporadas de verano e invierno respectivamente. Su estructura vertical muestra las isolíneas dispersas lo cual denota la mezcla vertical producido por las corrientes de marea al pasar por los umbrales **(Argote et al. 1995; Lavín y Marinone, 2003)**, y concuerda con los traba-

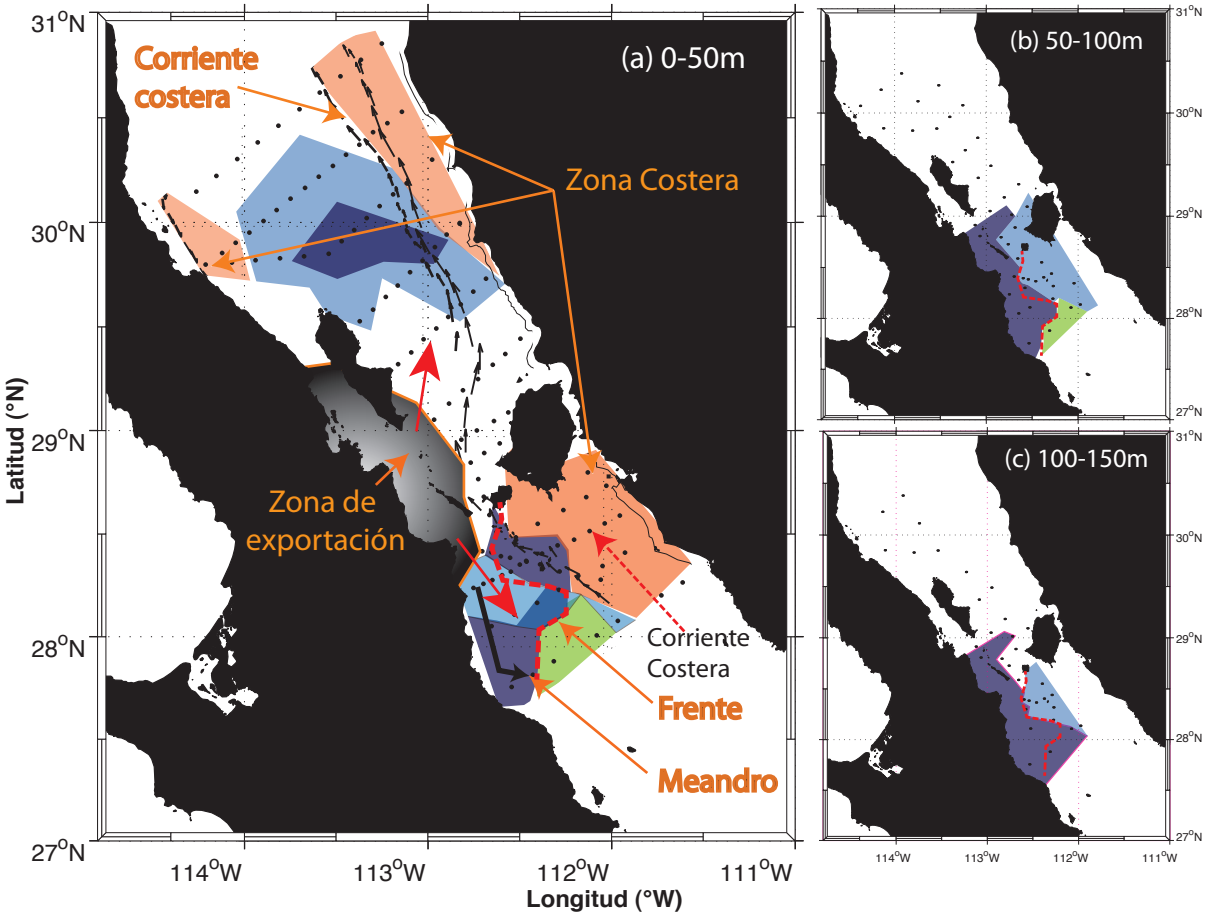


Figura 31. Esquema conceptual de la distribución tridimensional de asociaciones de larvas de peces y los principales rasgos hidrográficos durante la etapa de Transición entre el Invierno y el Verano. Las felchas rojas señalan la exportación de agua desde la zona de mezcla vertical hacia el norte y sur.

jos realizados durante el invierno y el verano. Algunas de las isolíneas rompen en la superficie indicando la existencia del frente, (e.g. isotermas **Figura 9a**). Durante esta transición, al igual que en otras temporadas, se presentaron también ondulaciones en las isotermas cerca y sobre los umbrales, probablemente debidas a ondas internas comunes en dicha zona **(fig 9.7)**. Durante el verano y el invierno, el proceso de mezcla vertical y bombeo de agua de agua profunda a la superficie (con menor temperatura, salinidad y oxígeno, pero rica en nutrientes) mantiene la diferencia y el contraste con las zonas norte y sur y el enriquecimiento de las capas superficiales de la columna de agua durante la transición, favoreciendo la sucesión ecológica en la zona y sus alrededores, lo cual concuerda por lo descrito por **Santamaría-del-Ángel et al. (1994)**. La baja productividad de las zonas adyacentes realza la importancia en la productividad de la zona del archipiélago al igual que durante el verano, pero en contraste con el invierno cuando la mayor productividad es generada por la intensa mezcla vertical

inducida por el viento en la zona norte **(Santamaría-del-Ángel, 1994)**. El proceso de enriquecimiento de la zona puede observarse también en la imagen de satélite de clorofila **(Figura 20b)**, en la figura que muestra los valores de nutrientes (nitritos, nitratos, y fosfatos), y en las mediciones de clorofila in situ **(Figura 10d)**.

El frente entre la zona de mezcla vertical y la zona sur fue observado también durante el invierno, cuando presentó un eje transversal, y función como barrera superficialmente el Golfo de California a todo lo ancho **(Inda-Díaz et al. 2010)**. Esta estructura se registró también durante el verano, aunque su eje fue también transversal al del Golfo, actuando como barrera parcial del lado peninsular **(Danell-Jiménez et al. 2009)**. En esta transición, el eje del frente fue encontrado de manera *cuasi* paralela al del Golfo **(Figura 22a)**, lo que contrasta con lo encontrado en el invierno **(Inda-Díaz et al., 2010)** y durante el verano **(Danell-Jiménez et al., 2009)** cuando el frente tuvo un eje transversal. y el contraste de temperatura presentado fue del doble que el verano, y cuádruple del invierno (~6a ºC). Las condiciones de inestabilidad debido a la inmadurez de la fase ciclónica encontrada en el sistema en general, así como el inicio de la corriente costera continental, pudieron haber favorecido el cambio en la posición del eje del frente, de transversal al Golfo durante el invierno maduro, a estar longitudinal al Golfo durante la transición.

El gradiente de densidad sobre el frente originó un chorro con dirección suroeste que pudo funcionar como barrera superficial hasta los ~45m, y cuya intensidad alcanzó los 90 cm/s en la superficie. La corriente de chorro registrada durante esta transición fue el doble de intensa que durante el invierno **(Inda-Díaz et al., 2010)** y el verano (~50 cm/s) **(Danell-Jiménez et al., 2009)**, pero la profundidad alcanzada como barrera fue muy similar (~50m), por lo que en la vertical el frente puede estar actuando consistentemente como barrera superficial desde el invierno hasta el verano. La interrogante es que tan estable puede ser esta estructura durante la etapa de transición y como influye en el zooplancton.

Es sabido que la mayor parte de la circulación del norte al sur del Golfo de California a través del Archipiélago Central sucede a profundidades de mayores a 150m **(Lavín y Marinone, 2003)**, pero en esta etapa de transición, probablemente exista mayor circulación norte-sur de manera superficial. Durante esta etapa de transición pudiera existir un intercambio mas libre de agua y organismos planctónicos a través del archipiélago central, lo anterior puede inferirse a partir del desplazamiento de la línea del frente, la presencia de agua de exportada desde la zona de mezcla vertical

(menor temperatura, mayor concentración de nutrientes), y la distribución homogénea de abundancia de larvas de peces en la zona oceánica. Todo lo anterior sugirió la existencia de circulación de norte a sur, aunque dicha circulación no fue medida. Y la figura de distribución de temperatura de 0-50m, y las trayectorias de las boyas de deriva **(Figura 21c)** donde se observa que la corriente desplazó agua con mayor temperatura desde el sur, ocupando casi la mitad del ancho del Golfo.

Por un lado, el reposicionamiento del frente pudo haber favorecido la formación del meandro desprendido del frente hacia su lado sur, adyacente a la costa continental, el cual transportó agua de menor temperatura **(Figura 22)**, salinidad **(Figura 23)**, y oxígeno **(Figura 24)**, y enriquecida en nutrientes **(Figura 10a-c)**, desde la zona de mezcla vertical hacia la zona sur. A pesar de que algunos autores como **Argote et al. (1995)**, **Santamaría-del-Ángel et al. (1994)**, **Lavín y Marinone (2003)** señalan que en la zona frontal del Archipiélago Central pueden desprenderse meandros y filamentos durante todo el año, en el verano **Danell Jiménez et al. (2009)** no encontraron datos que sugirieran la existencia de este tipo de circulación superficial hacia el sur, y durante el invierno, aunque no se menciona como tal, **Inda-Díaz et al. (2010)** mostraron en sus figuras una estación aislada con biomasa de zooplancton muy alta, lo cual por su posición (adyacente a la costa continental al sur del frente) pudo deberse a la existencia de un meandro. Del mismo modo, la estructura vertical del agua sobre el meandro contrasta con la del resto de la zona que muestra una mayor estratificación, la termoclina más compacta y la capa de mezcla mejor definida, al igual con lo registrado para el invierno y el verano. Estas características sostenidas desde el invierno hasta el verano pueden representar un hábitat mas estable y favorable para el desarrollo de comunidades planctónicas.

Por otro lado, la presencia de corriente costera continental hacia el norte probablemente esta favoreció el paso de dos derivadores liberados al sur de las islas San Estaban y Tiburón hacia la zona norte **(Figura 25a)**, pero las trayectorias descritas por las boyas y el tiempo en el cual fueron realizadas sugieren que la corriente costera se encontró en su etapa inicial, lo cual concuerda con el tiempo de inicio (Junio) propuesto por **Palacios-Hernández et al. (2002)**. Posteriormente la velocidad de la corriente costera aumentó sobre la plataforma continental al norte de Isla Tiburón, eventualmente circulando ciclónicamente en el norte del Golfo de California sobre la cuenta Delfín, y regresando hasta la boca norte de Canal de Ballenas **(Carrillo et al., 2002)**. Esta corriente transportó agua desde la zona de mezcla vertical, convirtiéndola en una zona exportación de agua mas fría y rica en nutrientes hacia la zona de la plata-

forma frente a las costas de Sonora, lo cual concuerda con lo propuesto por **Sánchez-Velasco et al. (2009)**.

La estructura de la columna de agua en la zona norte presentó algunas ondulaciones en las isotermas, probablemente debidas a la reminiscencia de las ondas internas que viajan de sur a norte **(Filonov y Lavín, 2003)**, o debido a la presencia de agua proveniente de la zona de mezcla vertical. Estas ondas internas podrían ser las causantes de que durante esta época de transición la columna de agua no se estratifique al igual que en la zona sur. En comparación con el invierno, la convección vertical inducida por el viento mezcla la parte superior de la columna de agua profundizando la capa de mezcla **(Inda-Díaz et al. 2010)**, pero durante la transición, y durante el verano **(Capitulo IV)**, estas ondas internas al viajar al norte tienden a romper la estratificación y dispersar/ampliar la termoclina convirtiendo la zona norte en un hábitat menos estable por la perturbación de la profundidad 'mas adecuada' para el desarrollo de comunidades planctónicas.

Finalmente, la evidencia del trasporte de agua hacia el norte y sur desde la zona de mezcla vertical no implica que en las fases ciclónica y anticiclónica no exista dicha exportación, pero durante esta temporada la productividad en general es muy baja, lo que permite seguir con las variables medidas el agua fertilizada hacia otras zonas, y le da relevancia por ser un factor importante en mantener la trama trófica en zonas aledañas. Adicionalmente, vale la pena señalar que la estructura de la columna de agua mostró que el proceso de estratificación en el área de estudio no era reciente, ya que la temperatura superficial (~26-28 ºC) se acerca a la del verano maduro (~30 ºC) y la termoclina comienza a compactarse. Sin embargo en comparación con el verano cuando la isoterma de 18 ºC fue encontrada a ~100m en promedio, el hábitat más parecido al verano durante la etapa de transición fue encontrada reducido a menos de 50m. A partir de esta profundidad, las condiciones son más parecidas al invierno, cuando la isoterma de 16 ºC fue encontrada a 50m de profundidad **(Capítulo I)**.

Estructuras de mesoescala e Indicadores biológicos

La zona al centro del área de estudio, debido a la mezcla vertical por mareas, se observa enriquecida en nutrientes **(Figura 10a-c)**, esto concuerda lo sugerido por autores como **Argote et al. (1995)**, y **Lavín y Marinone (2003**), quienes mencionan que las corrientes de marea al pasar por la zona de los umbrales generan mezcla vertical, llevando agua del fondo enriquecida en nutrientes hacia la superficie. La distribución

de los diferentes nutrientes (nitritos, nitratos, y fosfatos) no fue homogénea, debido quizá al efecto de pastoreo de diferentes grupos del fitoplancton **(Lalli y Parsons, 1997)**, aunque los valores más altos de estos se encontraron sobre la zona mezcla vertical o en estructuras que transportaron agua desde la zona de mezcla vertical (filamento y meandro)**.**

Respecto a los valores de concentración de clorofila durante la transición fueron mas bajos (0-2.5 mg/m^3) en comparación con los del verano maduro (0-3.5 mg/m^3) **Figura 33,** y el invierno (0.5-4.5 mg/m^3) **(Capítulo I)**, lo cual concuerda con lo descrito por **Santamaría-del-Ángel et al. (1994)** quien con base en un análisis de series de tiempo de imágenes de satélite determinó al invierno como la temporada con los valores de concentración de clorofila mas altos. La distribución de los valores más altos de clorofila en el área de estudio, en consecuencia por esta fertilización en la zona fótica, puede observarse en las estaciones adyacentes o sobre las estaciones enriquecidas con nutrientes. Lo anterior confirma lo propuesto por **Santamaría-del-Ángel et al. (1994)** quienes sugieren que la zona del Archipiélago Central es la que sostiene la productividad durante las épocas menos productivas en el Golfo de California, adicionalmente se observó en este trabajo el transporte de agua desde la zona de mezcla vertical hacia la zona norte y sur, el cual favorece la productividad en dichas zonas. Finalmente, los puntos con los valores más bajos de clorofila (cercanos al cero) fueron registrados en puntos donde la biomasa de zooplancton fue máxima **(Figura 28)**, probablemente debido al efecto de pastoreo del mismo, lo cual coincide con lo propuesto por **Lalli y Parsons (1997)**.

Tanto la biomasa de zooplancton como la abundancia de larvas de peces mostraron valores muy bajos, incluso se registraron estaciones sin larvas de peces, en la zona de mezcla vertical, probablemente debido a la poca disponibilidad de alimento inferido a partir de la baja concentración de clorofila y zooplancton, y a la inestabilidad característica de las zonas de mezcla vertical. Lo anterior concuerda con lo encontrado durante el invierno **(Capítulo I)** cuando solo la asociación caracterizada por la especie mas dominante en al temporada (*Engraulis mordax*) estuvo presente sobre esta zona. Durante esta transición, solo en estaciones adyacentes al frente fue registrada la presencia de las asociaciones oceánicas (*Triphothurus* y *Benthosema*), compuestas principalmente por especies mesopelágicas con alta tolerancia a variaciones ambientales. Durante el verano **Danell-Jiménez et al. (2009)** encontraron también la menor abundancia de biomasa de zooplancton, larvas de peces y riqueza de especies de larvas de peces sobre la zona de mezcla vertical. **Moser et al. (1993)** en el frente de

Ensenada, y **John et al. (2004)** en el sistema frontal de Angola-Benguela encontraron un patrón similar al registrar la menor biomasa zooplancton y abundancia de larvas de peces en los lados fríos y menos estratificados de ambos sistemas frontales.

La estructura de la columna de agua fue reflejada en la distribución vertical de diferentes indicadores biológicos, la cual mostro la termoclina por arriba de los 40m, y agua con baja temperatura a partir de esta profundidad. Tanto los valores del máximo de clorofila, la concentración de la biomasa de zooplancton, como la abundancia de larvas de peces, se concentraron por arriba de los 50m. En el caso de la biomasa de zooplancton y la abundancia larvas, esa diferencia fue estadísticamente significativa. Lo cual es coherente con lo encontrado durante el verano por **Danell-Jiménez et al. (2009)**, pero contrasta con lo encontrado durante el invierno, cuando la diferencia significativa en biomasa de zooplancton **(Inda-Díaz et al., 2010)** y la abundancia de larvas **(Capítulo I)** fue encontrada a partir de los 100m, cuando la picnoclina en esta zona alcanzo dicha profundidad. Del mismo modo al descrito en este trabajo, varios autores han encontrado relación entre la mayor abundancia de larvas y concentración de zooplancton con la profundidad de la picnoclina, tales como los de **Sánchez-Velasco et al. (2007)** al sur del Golfo de California; y los de **Loeb et al. (1984)**, **Fernández-Álamo y Färber-Lorda (2006)** y **León-Chávez et al. (2009)** en la zona del Pacífico Oriental Tropical; y los de **Moser et al. (1993)** y **John et al. (2004)** en el frente de Ensenada y el sistema frontal de Angola-Benguela respectivamente. Con relación a las asociaciones de larvas de peces, solo en el estrato superior fueron encontradas las cuatro encontradas en esta etapa de transición, lo que indica que en este estrato se encontraron las mejores condiciones para el desarrollo larval de un mayor número de especies.

El frente térmico superficial encontrado entre la zona de mezcla vertical y la zona sur representó un límite hidrográfico claro en la dinámica biológica del área de estudio. A pesar de haberse encontrado paralelo al Golfo en esta temporada, lo cual permite el intercambio de agua superficial entre el sur y la zona de mezcla vertical, este representó un mecanismo de retención para organismos planctónicos, tal como lo muestran la distribución de la biomasa de zooplancton **(Figura 28)** y la abundancia de larvas de peces **(Figura 30)**, aunque en el estrato superficial su efecto se ve reducido por la abundancia mas alta de larvas en la zona costera. Esto concuerda con lo encontrado durante el verano en la misma zona **Danell-Jiménez et al. (2009)** quienes encontraron una asociación de larvas de peces con mayor abundancia y riqueza de especies del lado cálido y estratificado del frente. Por su parte, en un estudio durante el invierno, **Inda-Díaz et al. (2010)** encontraron mayor biomasa de zooplancton y abundancia de

larvas de *Engraulis mordax* y *Sardinops sagax* del lado sur del frente (igualmente mas estratificado y cálido). Esto es consecuente con lo que se ha mencionado en la literatura acerca de la función de los frentes como mecanismos de retención **(Moser et al., 1993)**, y estructuras que favorecen la existencia de varios hábitats planctónicos en poca distancia, donde existen condiciones óptimas para el desarrollo larval **(Sánchez-Velasco et al. 2009)**. En otras zonas el funcionamiento de los frentes como mecanismos de retención ha sido también documentado. La mayor biomasa de zooplancton, riqueza de especies y abundancia de larvas fue encontrada del lado estratificado del frente, siendo la picnoclina un límite hidrográfico vertical, como el caso del frente de Ensenada **(Moser et al., 1993)** y la zona frontal de Angola-Benguela en zona oceánica (**John et al., 2004**). Y en zonas costeras en frentes de marea y talud (**Hao et al., 2003; Okazaki y Nakata, 2007)**. El frente térmico representó el límite hidrográfico norte para la Asociación Sur de larvas, lo cual coincide con lo descrito para el invierno en el **Capítulo I**. En el caso del verano, aunque si existió una asociación al sur del frente, **Danell-Jiménez et al. (2009)** no muestrearon la zona norte del Archipiélago Central, lo que probablemente ocasionó que no se identificar una asociación al sur del área de estudio. **Aceves-Medina et al. (2004)** identificaron una asociación en la zona central del Golfo y una en la zona sur presentes desde el otoño hasta la primavera (periodo que incluye las dos transiciones), pero su red de estaciones es mucho mas amplia y menos densa.

Finalmente, el inicio de la corriente costera durante esta transición fue la característica más importante en la circulación en el área de estudio, misma que favorece la exportación de agua rica en nutrientes traída a la superficie por la mezcla vertical en la zona central hacia el norte y sur de la misma a través de las estructuras detectadas en las imágenes de satélite (meandro y frente). La distribución de los valores mas altos de nutrientes muestran también como el agua enriquecida es transportada por dichas estructuras. Este transporte de agua enriquecida hacia zonas con menor productividad, y la consecuente sucesión ecológica (aumento en la concentración de clorofila y biomasa de zooplancton, y mayor diversidad y abundancia de larvas de peces), es una de las características sobresalientes de la época de transición, ya que es el mecanismo que prácticamente mantiene la productividad en las zonas adyacentes a la zona de mezcla vertical. Lo anterior confirma lo propuesto por **Sánchez-Velasco et al. (2009)** quienes sugirieron que durante el verano la corriente costera es la que mantiene la productividad de la zona de la plataforma continental en el Golfo norte. Otros procesos que podrían coadyuvar serían de origen costero, pero no fue objetivo de este trabajo

describir su efecto. Adicionalmente, la corriente costera continental además funcionó como un límite hidrográfico para la distribución de la Asociación Costera, la cual tuvo la mayor diversidad y abundancia de larvas de peces.

Larvas de peces

Las larvas de peces registradas en esta temporada pertenecieron a 78 taxones en total **(Tabla II)**, cuya distribución reflejó también la dinámica de la fase de transición entre el invierno y el verano, al mostrar los valores mas elevados (≥15 taxones) en el estrato superficial. El 87% de las especies son de hábitos demersales costeros, lo cual concuerda con lo descrito por **Aceves-Medina et al. (2004)** y **Sánchez-Velasco et al. (2009)**, y sugiere que especies con dicha afinidad desovan bajo las condiciones encontradas en esta transición. Es notable así que un 46% de los taxones presentes fueron exclusivos a esta temporada. En segundo término, el 41% fueron compartidos con los de la fase ciclónica del verano, y solamente el 4% con la temporada de invierno durante la fase anticiclónica.

Respecto a la abundancia de larvas, por un lado es notable la escasez de larvas en la parte oceánica de la zona norte en todos los estratos. Y en los estratos de 50-100m y de 100-150m la abundancia de larvas fue muy poca, y prácticamente no hubo larvas en las zonas norte y la zona de mezcla vertical. En la zona sur la abundancia de larvas, aunque en menor cantidad que en el estrato superficial, se mantuvo más alta por la aportación de especies sureñas y mesopelágicas. La abundancia en la zona sur en dicho estratos mostraron un gradiente con los valores mas altos en las estaciones mas sureñas, y el frente como un claro límite en la distribución de dichas larvas **(Figura 30b-c)**. Por otro lado, las estaciones con mayor abundancia de larvas de peces fueron encontradas adyacentes a las estaciones de mayor abundancia de biomasa de zooplancton (y no justamente en las mismas), lo que puede explicarse debido a que solo las larvas de especies abundantes coinciden con la mayor abundancia de zooplancton **(Moser te al., 1993).** Esto mismo podría explicar por que autores como **Azeiteiro et al. (2006)** quienes no encontraron relacion entre la biomasa de zooplancton y abundancia de larvas de peces. En esta temporada de transición, la abundancia de larvas fue baja en general, y no existió una dominancia absoluta de ninguna especie como la durante el verano (*Benthosema panamense*; **Danell-Jiménez et al., 2009**), o el invierno (*Engraulis mordax*; **Inda-Díaz et al., 2010**). En la zona frontal del Golfo de California, **Aceves-Medina et al. (2009)** e **Inda-Díaz et al. (2010)** describieron como la mayor abundancia larvas de peces pelágicos menores estuvo relacionada con mayor

abundancia de zooplancton.

Finalmente, las asociaciones oceánicas, tanto la dominada por *Triphothurus mexicanus* como la dominada por *Benthosema panamense*, estuvieron presentes en los tres estratos (de 0-150m). Y estuvieron compuestas por las dos especies mencionadas anteriormente y complementadas por el mesopelágico *Vinciguerria lucetia*, que no ha sido registrada en su distribución mas al norte de la zona frontal. Ambas ocuparon la zona oceánica con un amplio rango de condiciones de temperatura, salinidad y oxígeno, diferenciándose únicamente por la proporción de las especies que las compusieron. Lo anterior sugiere la existencia de una probable exclusión por competencia entre las dos especies. Este tipo de interacción interespecífica entre especies dominantes en el sistema pelágico ha sido observada también durante el invierno entre la anchoveta *Engraulis mordax* y la sardina *Sardinops sagax* en el Golfo de California **(Inda-Díaz et al. 2010)**, y en la corriente de California **(Lluch-Cota et al., 2007)**.

CONCLUSIONES

La zona de mezcla vertical juega un rol protagónico en la dinámica físico-biológica de la zona del Archipiélago Central del Golfo de California durante la etapa de transición entre la fase ciclónica y anticiclónica, debido a: (i) El enriquecimiento y exportación del agua de la zona de mezcla vertical hacia el norte y sur debido al inicio de la corriente costera, mecanismo importante que mantiene parte de la producción en el ecosistema pelágico. (ii) La baja productividad general en la zona durante la etapa de transición. (iii) El sostenimiento del sistema frontal por el contraste entre la zona de mezcla vertical y la zona sur, formando una estructura de retención de zooplancton, y un hábitat para el desarrollo de larvas de peces desde la fase anticiclónica, hasta la ciclónica.

La etapa de transición entre la fase anticiclónica y ciclónica en el Golfo de California es un periodo de tiempo con una dinámica hidrográfica bien definida, baja productividad, y poca disponibilidad de hábitat vertical debido a que no se ha completado el proceso de estratificación. Sin embargo, algunas especies de peces aprovechan estas condiciones para reproducirse, y otras más afines al verano inician su periodo reproductivo durante esta etapa.

Tabla III. Datos de tamaño de muestra, valor mínimo y máximo, media y desviación de valores de concentración de biomasa en las diferentes temporadas (cruceros). Prueba de Kolmogorov-Smirnov para determinar el tipo de distribución de los datos de concentración de biomasa. Prueba de Jonckheere-Terpstra para buscar diferencias signiificativas en los valores de biomasa entre estaciones muestreadas de día y noche, zonas del área de estudio, y estratos de profundidad. Prueba de tukey para determinar cual grupo(s) de muestras son las diferentes.

BIOMASA por TEMPORADA

	DESCRIPTIVOS					DIFERENCIAS			¿ENTRE CUALES?		
	N	Mínimo	Máximo	Media	Desv. típ.	DÍA/NOCHE		ESTRATOS			
VERANO	**(AGOSTO 2005)**					J-T .023 sig. .982		J-T -8.507 sig. **.000**	HSD de Tukey		
0-50	57	0.00	580.58	236.29	144.46				1 2	sig.	0.00
									3		0.00
									4		0.00
50-100	44	0.00	502.31	69.45	88.94				2 1	sig.	0.00
									3		0.63
									4		0.35
100-150	36	2.28	111.40	42.53	26.74				3 1	sig.	0.00
									2		0.63
									4		0.93
150-200	22	0.00	84.28	26.50	21.67				4 1	sig.	0.00
									2		0.35
									3		0.93
INVIERNO	**(FEBRERO 2007)**					J-T 1.437 sig. .151		J-T -7.212 sig. **.000**			
0-50	39	72.93	1261.92	349.85	274.41				1 2	sig.	0.00
									3		0.00
									4		0.00
50-100	34	6.62	329.67	155.99	81.81				2 1	sig.	0.00
									3		0.70
									4		0.44
100-150	30	6.82	532.37	109.22	98.00				3 1	sig.	0.00
									2		0.70
									4		0.93
150-200	15	17.17	222.01	75.97	52.78				4 1	sig.	0.00
									2		0.44
									3		0.93
TRANSICION INVIERNO-VERANO (JUNIO 2006)						J-T 1.479 sig. .139		J-T -5.517 sig. **.000**			
0-50	54	3.02	794.05	208.53	174.49				1 2	sig.	0.00
									3		0.00
50-100	44	0.64	565.91	100.97	104.89				2 1	sig.	0.00
									3		0.31
100-150	33	8.75	190.19	57.17	46.64				3 1	sig.	0.00
									2		0.31

Tabla IV. Asociaciones de larvas de peces con los taxones que las conformaron con el promedio de similitud entre las muestras que la conformaron. Valores para cada taxon en cada asociación de Abundancia promedio del taxón en las muestras de la asociación, Promedio de Similitud, Indice entre la similitud y la desviación estandar, Porcentaje de contribución a la identidad de la Asociación y el mismo porcentaje acumulado.

ASOCIACIÓN OCEÁNICA TRIPHOTHURUS					Similitud promedio: 47.22
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contrib%	Cum.%
Triphoturus mexicanus	**79.65**	**41.43**	**2.63**	**87.73**	87.73
Vinciguerria lucetia	**2.69**	**1.72**	**0.3**	**3.64**	91.38
Pronotogrammus multifasciatus	**4.56**	**1.58**	**0.3**	**3.36**	94.73
Serranus sp. 1	**1.93**	**0.81**	**0.19**	**1.72**	96.46
Opisthonema libertate	0.95	0.4	0.11	0.85	97.31
Symphurus williamsi	0.88	0.3	0.12	0.64	97.95
Eleotridae T3	1.23	0.25	0.12	0.53	98.48
Benthosema panamense	1.51	0.24	0.12	0.51	98.99
Symphurus atramentatus	1.53	0.24	0.12	0.51	99.5
Scorpaena guttata	0.63	0.13	0.09	0.29	99.78
Xenistius californiensis	0.38	0.06	0.05	0.13	99.91
Auxis spp.	0.38	0.04	0.05	0.09	100

ASOCIACIÓN SUR					Similitud promedio: 50.67
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contrib%	Cum.%
Etrumeus teres	**17.5**	**32.58**	**2.6**	**64.3**	**64.3**
Benthosema panamense	**15.38**	**9.5**	**0.71**	**18.75**	**83.05**
Triphoturus mexicanus	**33.54**	**8.59**	**0.73**	**16.95**	**100**

ASOCIACIÓN OCEÁNICA BENTHOSEMA					Similitud promedio: 43.95
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contrib%	Cum.%
Benthosema panamense	**86.04**	**36.46**	**2.01**	**82.95**	**82.95**
Triphoturus mexicanus	**15.97**	**5.03**	**0.4**	**11.44**	**94.38**
Vinciguerria lucetia	**12.19**	**0.64**	**0.2**	**1.47**	**95.85**
Scorpaena guttata	0.93	0.38	0.12	0.86	96.71
Symphurus williamsi	2.19	0.35	0.13	0.79	97.5
Etropus crossotus	1.14	0.33	0.17	0.75	98.25
Synodus lucioceps	0.52	0.18	0.08	0.4	98.65
Opisthonema libertate	0.68	0.17	0.1	0.38	99.03
Myctophidae	2.43	0.15	0.11	0.34	99.38
Lepophidium stigmatistium	1.3	0.07	0.08	0.16	99.54
Mugil sp.	0.43	0.06	0.08	0.14	99.68
Pronotogrammus multifasciatus	0.76	0.05	0.08	0.11	99.8
Mycteroperca sp.	0.68	0.02	0.04	0.06	99.85
Auxis spp.	0.29	0.02	0.04	0.05	99.91
Eucinostomus dowii	1.33	0.02	0.04	0.05	99.96
Sphyraena ensis	0.26	0.02	0.04	0.04	100

ASOCIACIÓN COSTERA					Similitud promedio: 38.31
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contrib%	Cum.%
Opisthonema libertate	**901.47**	**5.19**	**1.24**	**13.54**	**13.54**
Serranus sp. 1	**277.55**	**5.08**	**0.82**	**13.26**	**26.8**
Benthosema panamense	**373.57**	**4.27**	**0.79**	**11.14**	**37.93**
Lythrypnus dalli	**11.16**	**4.06**	**1.37**	**10.61**	**48.54**
Etropus crossotus	**80.94**	**3.09**	**0.88**	**8.07**	**56.61**
Symphurus williamsi	**64.28**	**3.09**	**0.86**	**8.06**	**64.67**
Synodus lucioceps	**42.13**	**1.67**	**0.6**	**4.37**	**69.04**
Scorpaena guttata	**5.69**	**1.65**	**0.59**	**4.29**	**73.34**
Eleotridae T3	**9.41**	**1.63**	**0.6**	**4.26**	**77.6**
Eucinostomus dowii	**59.47**	**1.55**	**0.6**	**4.05**	**81.65**
Xenistius californiensis	**220.11**	**1.3**	**0.37**	**3.4**	**85.05**
Mugil sp.	**18.13**	**1.24**	**0.6**	**3.25**	**88.3**
Anchoa sp.	**298.84**	**1.16**	**0.39**	**3.04**	**91.34**
Pronotogrammus multifasciatus	**4.94**	**0.7**	**0.39**	**1.83**	**93.17**
Lepophidium stigmatistium	**8.34**	**0.61**	**0.4**	**1.59**	**94.76**
Triphoturus mexicanus	**16.81**	**0.57**	**0.22**	**1.49**	**96.25**
Auxis spp.	**30.18**	**0.54**	**0.4**	**1.42**	**97.67**
Sphyraena ensis	8.48	0.25	0.22	0.66	98.33
Eleotridae Tipo 2	25.97	0.25	0.22	0.65	98.98
Symphurus atramentatus	3.21	0.2	0.22	0.52	99.51
Mycteroperca sp.	1.7	0.19	0.22	0.49	100

Tabla V. Listado taxonómico de larvas de peces, su afinidad, hábitat ocupado por los adultos.

ORDEN	FAMILIA	GÉNERO	*ESPECIE*	AFINIDAD	HÁBITAT	
Clupeiformes	Engrauildae	Anchoa	***Anchoa sp.***		pelágico	epipelágico
Perciformes	Scombridae	Auxis	***Auxis spp.***		pelágico	
Tetradontiformes	Balistidae	Balistes	***Balistes polylepis***	st	demersal	somero
Myctophiformes	Myctophidae	*Benthosema*	***Benthosema panamense***	tr	mesopelágico	
Pleurinectiformes	Bothidae	Bothus	***Bothus leopardinus***	tr	demersal	somero
Perciformes	Sparidae	Calamus	***Calamus brachysomus***	st	demersal	somero
Perciformes	Carangidae	Caranx	***Caranx caballus***	st	demersal	
Perciformes	Chatodontidae	Chaetodon	***Chaetodon humeralis***	tr	demersal	
Percifo	Sciaenidae	Cheilotrema	***Cheilotrema sp.***		demersal	
Perciformes	Carangidae	Chloroscombrus	***Chloroscombrus orqueta***	st	demersal	somero costero
Pleurinectiformes	Paralichthyidae	*Citharichthys*	***Citharichthys fragilis***	st	demersal	somero
Perciformes	Clinidae		***Clinidae***	tm - st	bento	demersal
Perciformes	Coryphaenidae	Coryphaena	***Coryphaena hippurus***	tr-st	pelágico	
Scorpaeniformes	Cyclopteridae		***Cyclopteridae***	tm	bento	
Perciformes	Gerreidae	Diapterus	***Diapterus peruvianus***	tr	demersal	
Myctophiformes	Myctophidae	*Diogenichthys*	***Diogenichthys laternatus***	tr - st	mesopelágico	
Perciformes	Eleotridae		***Eleotridae T3***	tr - st	bento	demersal
Perciformes	Eleotridae		***Eleotridae Tipo 2***	tr - st	bento	demersal
Pleurinectiformes	Paralichthyidae	Etropus	***Etropus crossotus***	tr-st	dm somero	
Clupeiformes	Clupeidae	*Etrumeus*	***Etrumeus teres***	wd - st	epipelagico	costero
Perciformes	Gerreidae	Eucinostomus	***Eucinostomus dowii***	tr	demersal	somero costero
Perciformes	Gerreidae	Eucinostomus	***Eucinostomus gracilis***	tr-st	demersal	somero costero
Perciformes	Gerreidae	Eucinostomus	***Eucinostomus spp.***		demersal	somero costero
Perciformes	Scombridae	Euthynnus	***Euthynnus lineatus***	tr	pelágico	
Beloniformes	Exocoetidae	Fodiator	***Fodiator acutus rostratus***	tr	pelágico	epipelágico
Perciformes	Carangidae	Gnatonodon	***Gnatonodon speciosus***	tr	demersal	somero
Perciformes	Labridae	Halichoeres	***Halichoeres semicinctus***	st	demersal	somero
Scorpaeniformes	Hexagramidae		***Hexagramidae***		demersal	somero
Pleurinectiformes	Paralichthyidae	*Hippoglossina*	***Hippoglossina stomata***	st - tm	demersal	somero
Beloniformes	Exocoetidae	Hirundichthys	***Hirundichthys sp.***		pelágico	epipelágico
Perciformes	Labridae		***Labridae***		demersal	
Perciformes	Labrisomidae		***Labrisomidae***		demersal	
Perciformes	Labrisomidae	Labrisomus	***Labrisomus xanti***	tr	demersal	somero
Perciformes	Trichiuridae	Lepidopus	***Lepidopus fitchi***	dw	bento	pelágico
Ophidiiformes	Ophidiidae	Lepophidium	***Lepophidium negropinna***	tr	demersal	
Ophidiiformes	Ophidiidae	Lepophidium	***Lepophidium stigmatistium***	st	demersal	
Lophiiformes	Lophiidae	Lophiodes	***Lophiodes spilurus***	tr	demersal	
Perciformes	Gobiidae	Lythrypnus	***Lythrypnus dalli***	st	demersal	
Stephanoberyciformes	Melamphaidae	Melamphaes	***Melamphaes lugubris***	dw	bento	pelágico
Stephanoberyciformes	Melamphaidae		***Melamphaidae***		bento	pel
Perciformes	Microdesmidae		***Microdesmidae T1***		bent	
Mugiliformes	Mugilidae	Mugil	***Mugil sp.***	st - tr	demersal	somero costero
Perciformes	Mullidae		***Mullidae***		demersal	
Perciformes	Serranidae	Mycteroperca	***Mycteroperca sp.***		demersal	
Myctophiformes	Myctophidae		***Myctophidae***		mesopelágico	
Perciformes	Carangidae	Oligoplites	***Oligoplites saurus inornatus***	tr-st	demersal	somero costero
Clupeiformes	Clupeidae	Ophistonema	***Opisthonema libertate***	tr	pelágico	epipelágico costero
Perciformes	Ophistognathidae	Ophistognathus	***Opistognathus sp.***		bento	demersal
Beloniformes	Hemiramphidae	Oxyporhamphus	***Oxyporhamphus micropterus micropterus***	tr	pelágico	epipelágico
Scorpaeniformes	Triglidae	Prionotus	***Prionotus ruscarius***	tr	demersal	
Scorpaeniformes	Triglidae	Prionotus	***Prionotus sp.***		demersal	
Scorpaeniformes	Triglidae	Prionotus	***Prionotus stephanophrys***	st	demersal	somero
Perciformes	Serranidae	Pronotogrammus	***Pronotogrammus multifasciatus***	st	demersal	
Perciformes	Sciaenidae	*Sciaenidae*	***Sciaenidae sp.***	tr-st	demersal	somero
Perciformes	Sciaenidae	*Sciaenidae*	***Sciaenidae T4***		demersal	
Perciformes	Sciaenidae	*Sciaenidae*	***Sciaenidae T5***		demersal	
Perciformes	Sciaenidae	*Sciaenidae*	***Sciaenidae T6***		demersal	
Perciformes	Scombridae		***Scombridae***		pelágico	
Scorpaeniformes	Scorpaenidae	*Scorpaena*	***Scorpaena guttata***	tm - st	demersal	somero
Perciformes	Carangidae	Selene	***Selene peruviana***	st	bento	pelágico
Perciformes	Serranidae	Serranus	***Serranus sp. 1***		demersal	
Tetradontiformes	Tetradontidae	Sphoeroides	***Sphoeroides spp.***		demersal	somero
Perciformes	Sphyraenidae	Sphyraena	***Sphyraena ensis***	tr	pelágico	costero
Perciformes	Pomacentridae	Stegastes	***Stegates rectifraenum***	st	demersal	somero costero
Pleurinectiformes	Paralichthyidae	Syacium	***Syacium ovale***	tr	demersal	somero
Pleurinectiformes	Cynoglossidae	*Symphurus*	***Symphurus atramentatus***	tr - st	demersal	somero
Pleurinectiformes	Cynoglossidae	Symphurus	***Symphurus oligomerus***	dw	bento	dem
Pleurinectiformes	Cynoglossidae	Symphurus	***Symphurus williamsi***	tr	demersal	somero costero
Syngnathiformes	Syngnathidae	Syngnathus	***Syngnathus sp.***		demersal	somero
Aulopiformes	Synodontidae	*Synodus*	***Synodus lucioceps***	st - tm	demersal	
Myctophiformes	Myctophidae	*Triphoturus*	***Triphoturus mexicanus***	tr - st	mesopelágico	
Perciformes	Sciaenidae	Umbrina	***Umbrina sp.***		bento	demersal
Stomiiformes	Phosichthydae	*Vinciguerria*	***Vinciguerria lucetia***	dw	mesopelágico	
Perciformes	Haemulidae	*Xenistius*	***Xenistius californiensis***	st - tm	demersal	somero

Tabla VI. Pruebas de diferencia de la media de abundancia de larvas de peces en cada temporada entre estaciones muestreadas de día (ninguna diferencia) y entre la abundancia de cada estrato (diferencias en todos los cruceros, siempre siendo el estrato superficial el mas abundante).

ABUNDANCIA DE LARVAS					
	Distribución		Diferencias		
				día/noche	estratos
Verano (agosto 2005)	K-S	172.103	J-T	3.990	-19.697
	Sig.	.000	Sig.	0.601	0.000
Invierno (febrero 2007)	K-S	63.832	J-T	0.023	-3.654
	Sig.	.000	Sig.	0.982	0.000
Transición (junio 2006)	K-S	119.765	J-T	-0.275	-16.289
	Sig.	.000	Sig.	0.784	0.000

CAPITULO IV. ACOPLAMIENTO FÍSICO-BIOLÓGICO EN ESTRUCTURAS HIDROGRÁFICAS DE MESOESCALA EN LA ZONA FRONTAL DEL GOLFO DE CALIFORNIA DURANTE LA FASE CICLÓNICA MADURA (AGOSTO 2008)

INTRODUCCIÓN

La formación de estructuras hidrográficas de mesoescala en el Golfo de California (tales como frentes, giros, meandros, entre otros), es un proceso recurrente a lo largo del año. La época de verano en el Golfo de California va de junio a septiembre **(Palacios-Hernández et al., 2003; Sánchez-Velasco et al., 2009)** y se caracteriza por una alta dinámica en su circulación, lo que favorece la formación de un mayor número de estructuras hidrográficas durante esta temporada.

La dinámica general de la fase ciclónica en el Golfo está dominada por la entrada de la corriente costera continental desde el sur, y la formación de un giro ciclónico estacional en el norte del golfo **(Palacios-Hernández et al., 2003)**. Otra característica sobresaliente es la zona de temperatura mínima durante todo el año en el área de Canal de Ballenas y sobre los umbrales, la cual por el contraste en la condiciones ambientales entre esta y el sur del golfo mantiene un frente multifactorial con la zona sur del Golfo **(Badán-Dangon et al., 1985; Paden et al., 1991; López et al., 2006)**. La fuerte estratificación durante esta temporada **(Lavín y Marinone 2003)** crea en esta época un gradiente vertical de temperatura que es el mas fuerte en todo el año, y el cual limita la distribución vertical de organismo planctónicos. Tanto los gradientes horizontales como los verticales son mas fuertes en esta temporada, y el efecto de estructuras hidrográficas como los giros y frentes en la formación de hábitats específicos se potencia debido a la alta heterogeneidad ambiental.

La presencia de estructuras hidrográficas se ha relacionado con la formación de hábitats favorables para el desarrollo larvario, y con la retención (dispersión) de larvas de peces en (hacia) zonas adecuadas para su desarrollo **(Bakun, 1996)**. Algunos trabajos han mostrado acoplamiento del desove con de los peces con la formación de estructuras hidrográficas, lo cual puede aumentar la sobrevivencia de las larvas **(Iles y Sinclair, 1982)**. Las zonas frontales por ejemplo, se caracterizan por una elevada productividad debido a la convergencia de varios procesos y organismos cerca de la superficie **(Moser y Smith, 1993a)**. Por otro lado, los giros pueden actuar como mecanismos de retención y/o aislamiento de organismos y hábitats planctónicos, algunos

pueden tener abundancia o riqueza de especies mayores en su centro o periferia ya sean ciclónicos o anticiclónicos, dependiendo del tiempo de vida de estos **(Mackas et al., 2005)**, de las características de la comunidad biológica durante su formación **(Waite et al., 2007)**, y de la estrategia de desove de los peces adultos **(Sinclair 1988)**.

Los trabajos enfocados al efecto de estructuras hidrográficas sobre la distribución de larvas de peces son diversos, aunque por ejemplo, aquellos enfocados al efecto de los giros sobre la distribución de larvas son pocos, y son casi inexistentes aquellos ubicados en mares semi-cerrados como el Golfo de California. **Hao et al. (2003)** mostraron como la mayor abundancia de larvas de anchoveta (Engraulis japonicus) coincidió la ubicación de un frente en la Bahía de Haizhou en el Mar Amarillo, y como los giros asociados a éste pueden atraparlas y retenerlas. **Muhling et al. (2007)** describieron las asociaciones de larvas de peces en dos giros contiguos (ciclónico y anticiclónico) en la costa oeste de Australia, encontrando una mayor abundancia de larvas y menor diversidad al centro del giro ciclónico, y mayor diversidad pero menor abundancia de larvas al centro del giro anticiclónico. Para el Golfo de California, uno de los trabajos mas completos es el de **Sánchez-Velasco et al. (2009)**, en el cual describieron cambios estacionales en la dinámica hidrográfica de la parte norte del Golfo de California y su relación con las asociaciones de larvas de peces presentes en cada estación. Durante el verano maduro (agosto) registraron la presencia de la corriente costera sobre la plataforma continental al norte de Isla Tiburón, y una asociación de larvas de peces ocupando dicha zona. También encontraron el giro reversible estacional ciclónico bien establecido, y una asociación de larvas ocupando dicha estructura. En la zona frontal al sur del Archipiélago Central **Danell-Jiménez et al. (2009)** mostraron la fuerte estratificación de la columna de agua, y el efecto de barrera del frente térmico superficial hasta los ~50m sobre las larvas de peces, pero no a todo lo ancho del Golfo de California. Dos boyas de deriva fueron liberadas durante sus muestreos, una de ellas siguió el margen norte del giro ciclónico del sur del Golfo de California en una trayectoria hacia el suroeste paralelo al frente térmico. La otra boya pasó a través de los umbrales entre Isla San Esteban e Isla Tiburón hacia el norte siguiendo la trayectoria de la corriente costera. En dicho trabajo fueron detectados también un par de giros pequeños asociados al frente. Las zona de mezcla vertical fue claramente identificada debido a su menor temperatura, y valores mas altos de salinidad, oxígeno, y clorofila en relación con la zonas circundantes. Finalmente, **Contreras-Catala (2010)** realizó la descripción de la distribución de las asociaciones de larvas de peces en un giro oceánico en el sur del Golfo de California, encontrando mayoría de larvas mesopelági-

cas en centro, y una asociación con la mayor abundancia y riqueza de especies en el margen cercano a la costa continental.

Debido a la alta dinámica del verano, es de esperarse una mayor presencia de estructuras hidrográficas de mesoescala (por lo tanto mayor disponibilidad de hábitats larvarios), y que estas influyan fuertemente en la distribución tridimensional de larvas de peces en el Golfo de California; así mismo es probable que un mayor número de especies de peces desoven durante esta temporada por la mayor disponibilidad de hábitats larvarios con condiciones adecuadas para la sobrevivencia de las larvas. El objetivo de este capítulo es describir la distribución tridimensional de larvas de peces en la zona del Archipiélago Central del Golfo de California en relación a las estructuras hidrográficas presentes durante el verano (agosto) del 2005.

MATERIALES Y MÉTODOS

Adicionalmente como medida de la estratificación en la columna de agua se utilizó el parámetro ϕ donde:

$$\Phi = \frac{1}{h}\int_{-h}^{0}(\rho - \overline{\rho})gz\mathrm{d}z$$

ρ(z) fué el perfil de la densidad potencial, y ρ es el promedio vertical, h es la profundidad máxima de integración (150m en nuestro caso) y g la aceleración de la gravedad. El parámetro de estratificación representa la cantidad de trabajo por metro cúbico necesaria para mezclar la columna de agua completamente a la profundidad h, y es una medida de estabilidad integral. **Argote et al. (1995)** discutieron la relación de este parámetro con la estratificación y la mezcla por mareas en el Golfo de California.

La anomalía geopotencial, la cual refleja la altura dinámica de la superficie del mar y por ende la circulación geostrófica (ciclónica alrededor de los bajos, anticiclónica alrededor de los domos), fue calculada a partir del mapeo objetivo de la distribución de temperatura pontencial y salinidad, integrando la anomalía de volumen específico desde el nivel de referencia.

Se obtuvieron mediciones lagrangianas de corrientes superficiales con dos boyas de deriva con sistema de telemetría satelital (ARGOS) y manga de 10m de longitud centrada a 15m de profundidad. Los datos fueron interpolados a intervalos de 6 hrs.

Por el Programa Global de Derivadores de la NOAA, de acuerdo a **Hansen y Poulain (1996)**.

El análisis de datos biológicos se realizó a partir de una matriz donde se registró la abundancia de larvas de peces por estación-estrato. Para utilizar las especies más representativas del área de estudio, las especies raras fueron excluidas del análisis **(Clarke y Ainsworth, 1993)**, en este caso las especies que contribuyeron en menos del 10% a la abundancia general y que tuvieron una frecuencia menor a cinco. Fue creado un dendrograma de ligadura completa a partir de una matriz triangular de similitud calculada con el índice de Bray-Curtis (**Sokal y Rohlf, 1995**), y cuya línea de corte fue del 13% de similitud. Los datos de abundancia de larvas fueron previamente transformados con raíz cuarta para atenuar los extremos de variabilidad **(Field et al**., **1982).**Mediante la prueba de similitud de porcentajes (SIMPER) del software PRIMER **(Clarke y Ainsworth, 1993)** se obtuvo i) el promedio de similitud entre las muestras que formaron una asociación, ii) el porcentaje específico de contribución de cada especie a la identidad de cada asociación, y iii) las especies que separaron asociaciones semejantes fueron determinados. Las asociaciones fueron representadas en mapas por estrato y transectos para determinar su distribución tridimensional, misma que se traslapo con distribución de variables físicas para determinar las condiciones ambientales que cada una ocupó.

RESULTADOS

ESTRUCTURAS DE MESOESCALA

La red de estaciones del crucero cubrió en su totalidad la zona frontal al sur del Archipiélago Central del Golfo de California y parte de la zona al sur y norte de este como lo muestra la **Figura 32**. Las imágenes de satélite de temperatura (**Figura 33)** para el día 13 de agosto de 2008 muestra la presencia del área con menor temperatura superficial por mezcla vertical al sur de las islas desde la costa peninsular hasta aproximadamente la mitad del Golfo (Isla San Esteban). De acuerdo al trabajo de **Argote et al. (1995)** esta zona de temperatura baja corresponde a la zona de mezcla vertical, las estaciones al norte de una línea imaginaria entre el sur de Isla Ángel de la Guarda y el oeste de Isla Tiburón son consideradas como zona norte, y las estaciones al sur y al este del frente térmico como zzona sur. Entre la zona de mezcla vertical y la zona sur

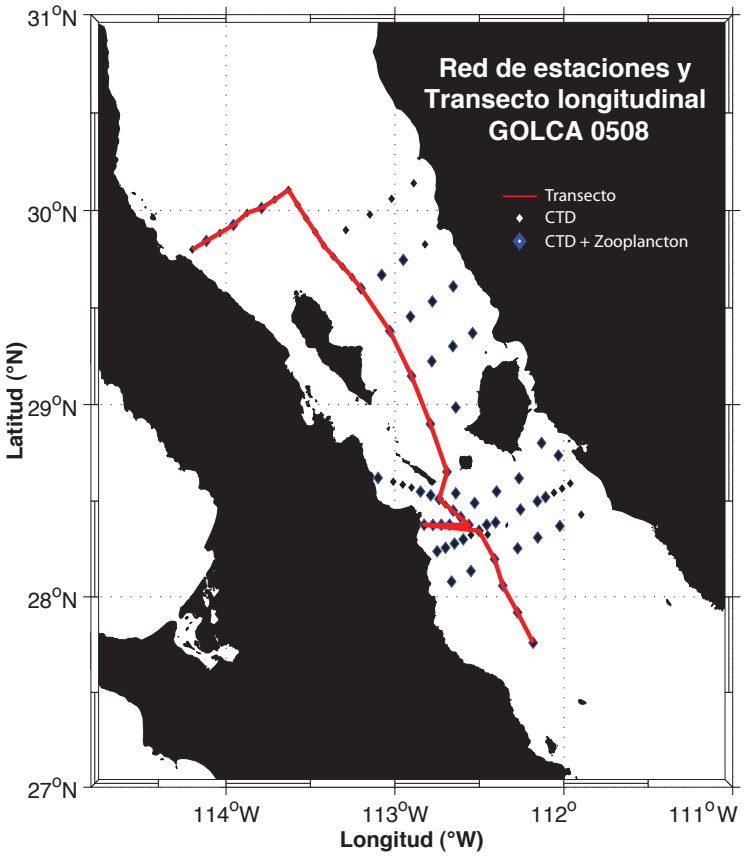


Figura 32. Red de estaciones Agosto del 2005. En azul estaciones con muestreos biológicos y CTD, en negro estaciones solo con CTD. La línea roja señala el transecto vertical.

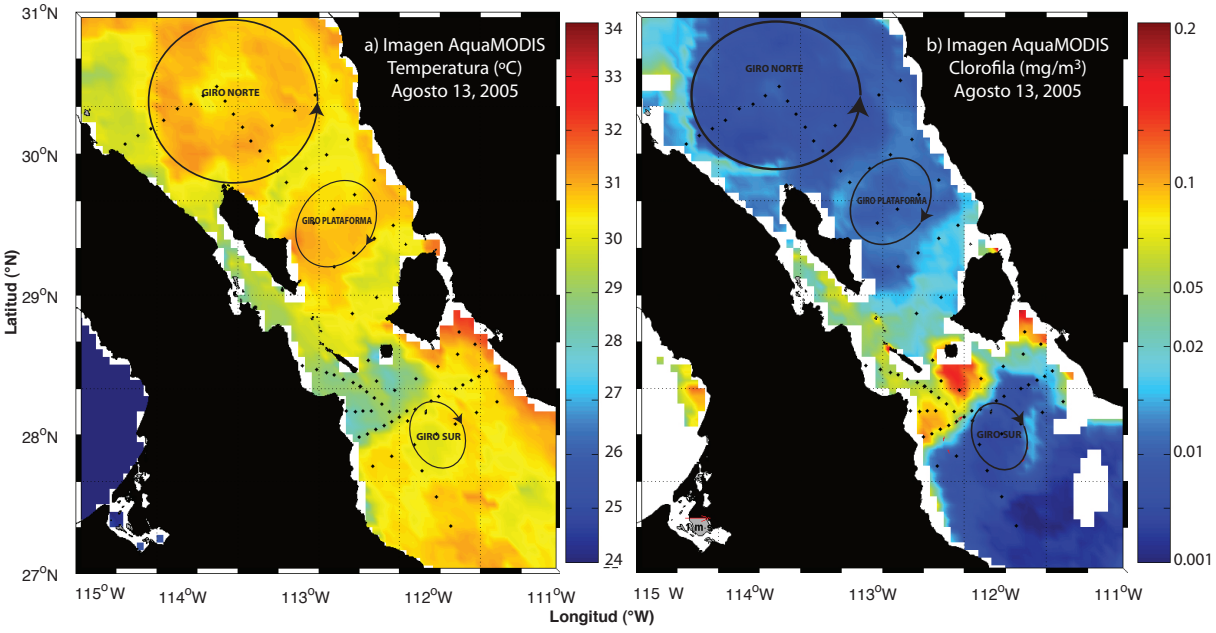


Figura 33. Imágenes satelitales de AquaMODIS de: (a) Temperatura (ºC) y (b) Concentración de Clorofila (mg/m^3).

se observó un contraste fuerte (~3 °C) en la temperatura superficial entre la zona fría adyacente a la costa peninsular y al sur de Canal de Ballenas y la zona sur del lado continental. En la imagen de clorofila **(Figura 33b)** se observó enriquecida la zona más fría (>0.2 mg/m^3) en comparación con la zona norte y sur, aunque de manera general los valores son muy bajos. También fueron observados valores más altos de clorofila cerca a la costa continental al sur de Isla Tiburón.

Entre la zona sur y la zona de mezcla vertical fue detectado el frente térmico superficial señalado en la figura **(10.3)**. El eje del frente se encontró transversal al del Golfo de California. El contraste en temperatura superficial fue de ~3ºC (31ºC en la zona sur y 28ºC en la zona de mezcla vertical), y en la temperatura promedio de 0-50m tuvo un contraste de ~1.5 °C **(Figura 34a)**. Este frente también fue observado en la salinidad promedio de 0-50m con un contraste de ~0.2 (>35.0 en el sur y <35.2 en la zona de mezcla vertical) **(Figura 35a)**. Los valores de oxígeno disuelto mostraron un gradiente de 2 mL/L entre la zona sur (>4 mL/L) y la zona de mezcla vertical (<1 mL/L) mostrando un ligero frente. Aunque el gradiente de oxígeno se encontró más extendido coincidió geográficamente con los de temperatura y salinidad **(Figura 36a)**. La zona con la capa de mezcla más profunda (>40m) fue la zona del giro plataforma, valores intermedios (20-30m) fueron encontrados en la zona al sur del frente.

Tanto los valores de anomalía geopotencial **(Figura 37a)** como los del parámetro de estratificación ϕ **(Figura 37b)** referidos a 150m, mostraron gradientes fuertes entre la zona del giro ciclónico al norte de isla Ángel de la Guarda (Giro Norte) y el giro anticiclónico sobre la plataforma continental al norte de Isla Tiburón (Giro Plataforma; diferencias de anomalía geopotencial <1.25 m^2/s^2 y ϕ <150 J/m^3). Entre la zona del Giro Plataforma y la de mezcla vertical se encontró una diferencia en anomalía geopotencial >0.7 m^2/s^2 y ϕ >150 J/m^3, y entre la zona de mezcla vertical y la zona sur una diferencia en anomalía geopotencial >.85 m^2/s^2 y ϕ >150 J/m^3, este último gradiente se ubicó en el mismo lugar del frente térmico. La capa de mezcla en todo el área de estudio tuvo valores heterogéneos que fueron de ~10-440m **(Figura 37)**.

Fueron detectadas otras tres estructuras mediante las imágenes los dos giros en la zona norte del área de estudio, y un giro anticiclónico al sur del frente (Giro Sur) **(Figura 33)**. De acuerdo con las imágenes de satélite el Giro Norte tuvo su centro en 30.5°N-113.5°W, un contraste de temperatura de ~2°C y de clorofila de ~.02 mg/m^3 respectivamente. El Giro Plataforma tuvo su centro en 29.5°N-113°W, un contraste de temperatura de ~1.5°C y de clorofila de ~.02 mg/m^3 respectivamente. El Giro Sur

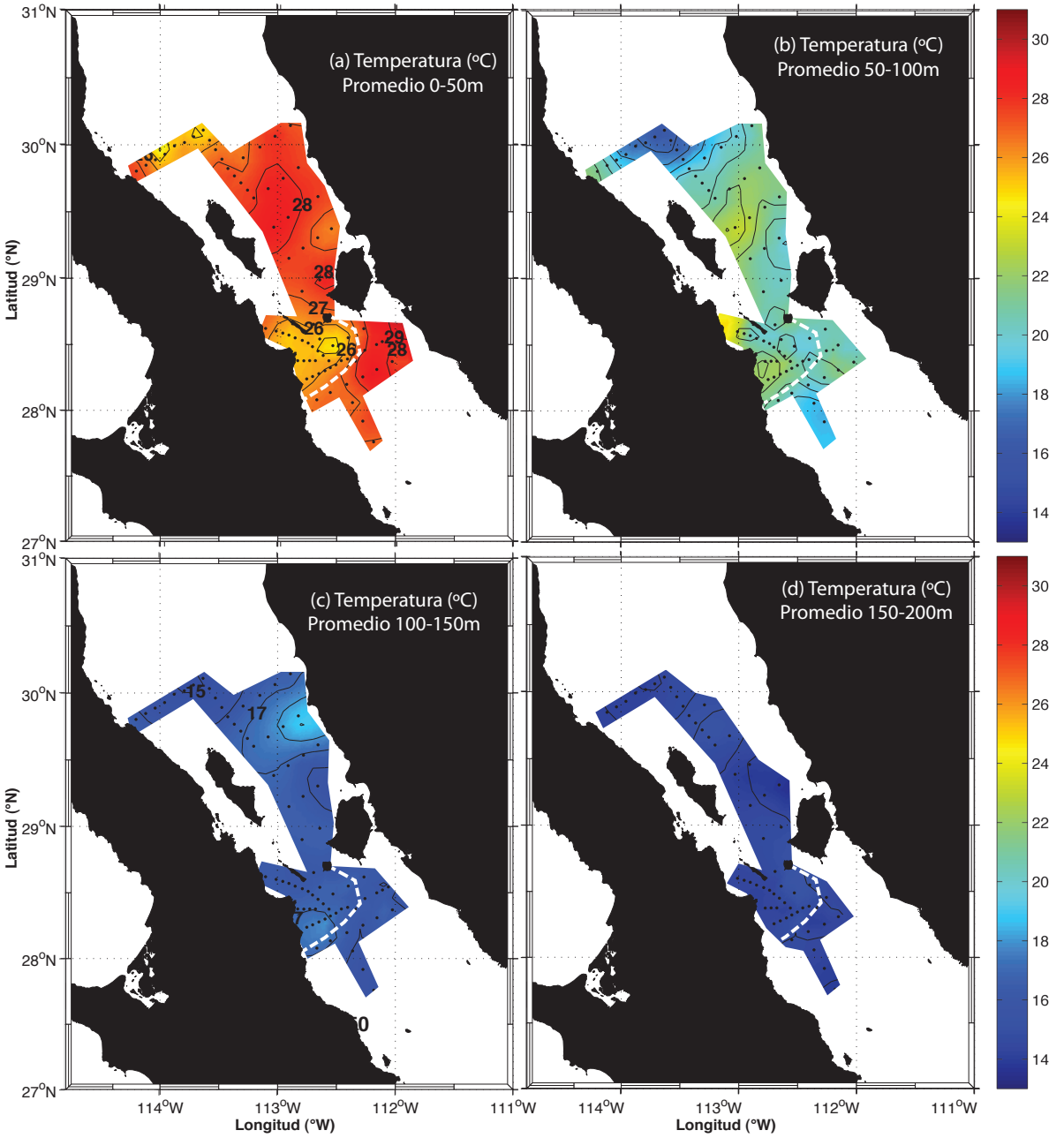


Figura 34. Temperatura (ºC) promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. y (d) 150-200m.

tuvo su centro en 27°N-111.85°W, aunque el contraste de temperatura fue casi imperceptible en la imagen de temperatura y el contraste en clorofila fue de ~.02 mg/m^3.Del mismo modo se observó una pequeña intrusión de agua más cálida del sur hacia el norte entre la Isla Tiburón y la Isla San Esteban (**Figura 33)**.

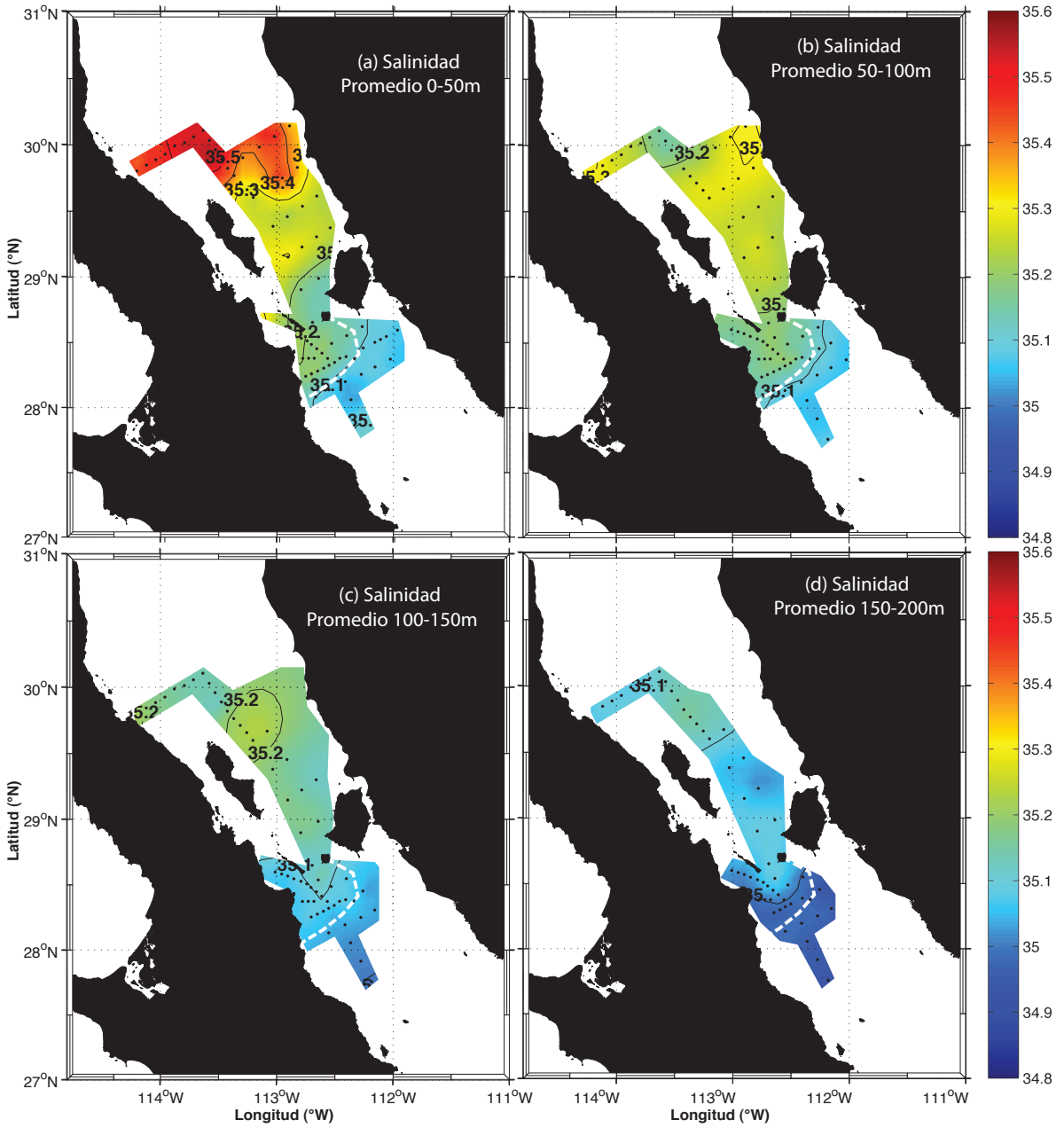


Figura 35. Salinidad promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. y (d) 150-200m.

CIRCULACIÓN

Las mediciones lagrangianas de corrientes superficiales obtenidas a través de las boyas de deriva con señal satelital liberadas durante la campaña muestran la dinámica general de circulación en el área de estudio para los días del crucero **(Figura 37a)**. El derivador color cian liberado al sur del área de estudio (28°N-112°W) siguió una trayectoria hacia el suroeste hacia la costa peninsular, siguiendo el borde norte del giro

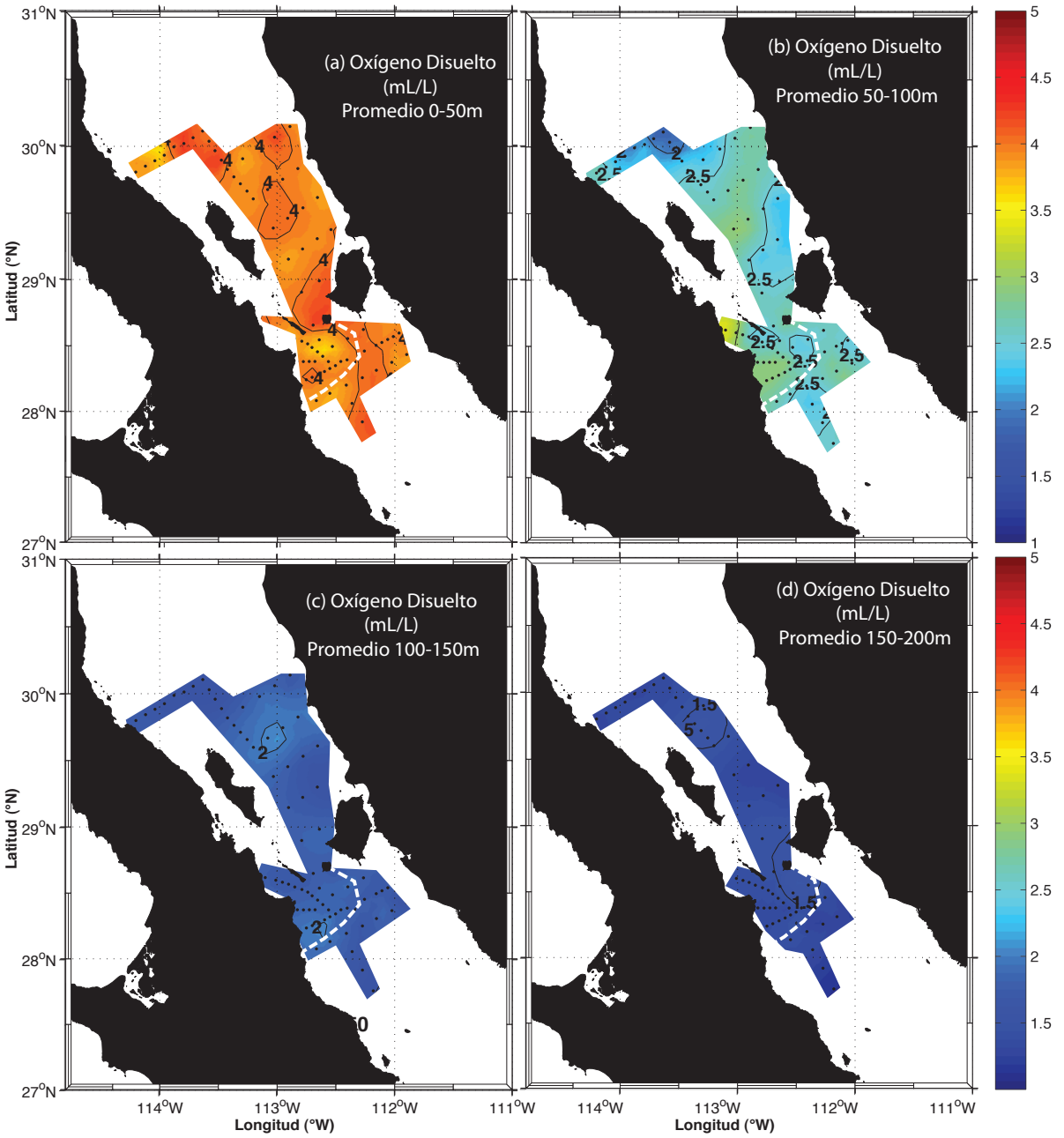


Figura 36. Oxígeno Disuelto promedio en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m. y (d) 150-200m.

ciclónico sobre cuenca San Pedro Mártir, para después seguir hacia el sur de en dirección paralela a la costa peninsular. El derivador azul liberado al sur del frente térmico siguió el chorro asociado al frente y por lo tanto el borde norte del giro sur, también asociado a frente, y probablemente desprendido de este. Posteriormente fue atrapado durante un par de días al sur de Isla Tiburón para pasar hacia el norte entre dicha Isla y la Isla San Esteban, finalmente transportado por el borde norte de lo que parece ser

un pequeño giro ciclónico sobre la zona de mezcla vertical llegando a través de esta estructura hasta la costa peninsular. El derivador verde liberado sobre el frente al norte del Giro Sur, inmediatamente cruzó la zona de los umbrales entre la Isla San Esteban y la Isla San Lorenzo llegando a la zona norte sobre la plataforma continental al norte de Isla Tiburón. Por último, el derivador morado liberado al noreste de la punta norte de Isla Ángel de la Guarda describió la trayectoria del Giro Norte.

Los cálculos de anomalía geopotencial realizados en referencia a 150 m de profundidad mostraron coherencia con las mediciones de las boyas de deriva, la cuales circulan sobre los gradientes más fuertes encontrados en el área de estudio **(Figura 37a)**.

En la zona sur los valores más altos se registraron al centro del giro anticiclónico (~5.5 m^2/s^2) con un fuerte gradiente alrededor de este punto, generando la circulación propia del giro, y la cual en su margen norte fue seguida por la boya azul; mismo que posteriormente siguió sobre el margen del pequeño giro ciclónico sobre la zona de mezcla vertical generado por los valores bajos de anomalía geopotencial encontrados al sur de las islas San Lorenzo y San Esteban. En la zona norte resaltan los valores elevados de anomalía geopotencial al centro del Giro Plataforma (~5.5 m^2/s^2), y el cual sugiere una rotación anticiclónica alrededor de este punto, aunque dicha trayectoria no fue tomada por la boya verde. Al centro del Giro Norte se registró un bajo en la anomalía geopotencial (<4.25 m^2/s^2), lo que ocasionó la circulación ciclónica del mismo.

HIDROGRAFÍA.

Distribución horizontal de propiedades.

Los promedios de temperatura por estratos (0-50, 50-100, 100-150 y 150-200m) mostraron una distribución *cuasi* homogénea de <16ºC a partir de los 100m **(Figura 34)**, con excepción de algunas estaciones costeras al norte de Isla Tiburón que estuvieron ~2-3ºC por arriba del promedio a los 100m. Las principales variaciones en la distribución horizontal de las variables físicas fueron encontradas de 0-50m, **(Figura 34a)**, donde destaca la zona de mezcla vertical con la temperatura mas baja (>26ºC), al sur de Isla San Lorenzo, desde la costa peninsular hasta la altura de Isla San esteban. Entre la zona de mezcla vertical y la zona sur se observó el frente térmico con su eje perpendicular al del Golfo de California (señalado en línea blanca), y con un contraste aproximado de ~1.5ºC. De 50-100 se destacan las temperaturas diferentes de los

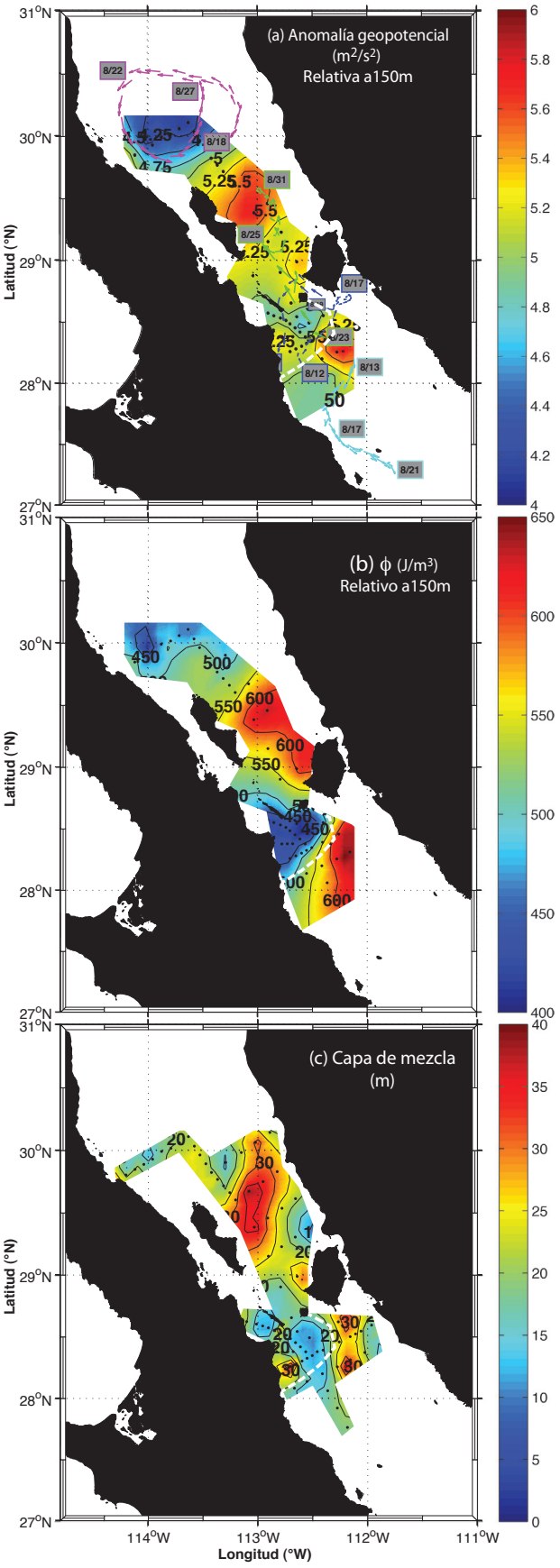


Figura 37. (a) Anomalía geopotencial (m2/s2) y (b) Parámetro de estratificación ϕ (J/m3) referenciados a 150m. (c) Profundidad de la Capa de Mezcla (m). La posición del frente térmico se indica con la línea Blanca. Las flechas en el recuadro 'a' indican las trayectorias de las boyas de deriva liberadas durante el crucero de Agosto del 2005.

giros: mas fría al centro del Giro Norte (ciclónico), y más cálido al centro del Giro Plataforma (anticiclónico). En este estrato puede observarse también el contraste entre la zona de mezcla vertical y la zona sur, aunque curiosamente la zona de mezcla vertical es aproximadamente ~1.5ºC más cálido que la zona sur.

La distribución de salinidad **(Figura 35)** muestra en todos los estratos una distribución típica en el Golfo de esta variable, con valores más altos en el norte y un gradiente de salinidad hacia el sur. De 0-50m se observan las mayores variaciones con los valores mas altos (>35.5) al centro del Giro Norte, y los mas bajos (<35.1) al sur del frente térmico. En el estrato de 50-100m destacan los valores bajos de salinidad al centro del Giro Norte, lo cual contrasta con lo encontrado en el estrato superior, donde concentró y aisló agua, evaporándose y aumentando su salinidad. También en este estrato puede observarse una clara diferencia entre la zona de mezcla vertical y la zona norte, sin llegar a presentar un frente.

En este estrato se nota como por su rotación ciclónica trajo agua más profunda y menos salina mas cerca de la superficie. De 100-150m destaca como el Giro Plataforma (anticiclónica) concentró agua con valores mas altos de salinidad (~35.2).

La estructura del oxígeno disuelto mostró una distribución homogénea en los estratos de 0-50, 100-150m, y 150-200m **(Figura 36a)**. En el estrato superficial la concentración de oxígeno es alta (>4 mL/L), mientras que a partir de los 100m la concentración es menor a los 2 mL/L. En el estrato de 50-100m se observaron diferencias mayores en la distribución de oxígeno disuelto, destacando con menos de 2.5 mL/L el centro del Giro Norte, la zona justo al norte de Isla Tiburón, y la zona al sur del frente térmico. Las zonas de los giros anticiclónicos y de mezcla vertical presentaron los valores mas altos (>3.0mL/L).

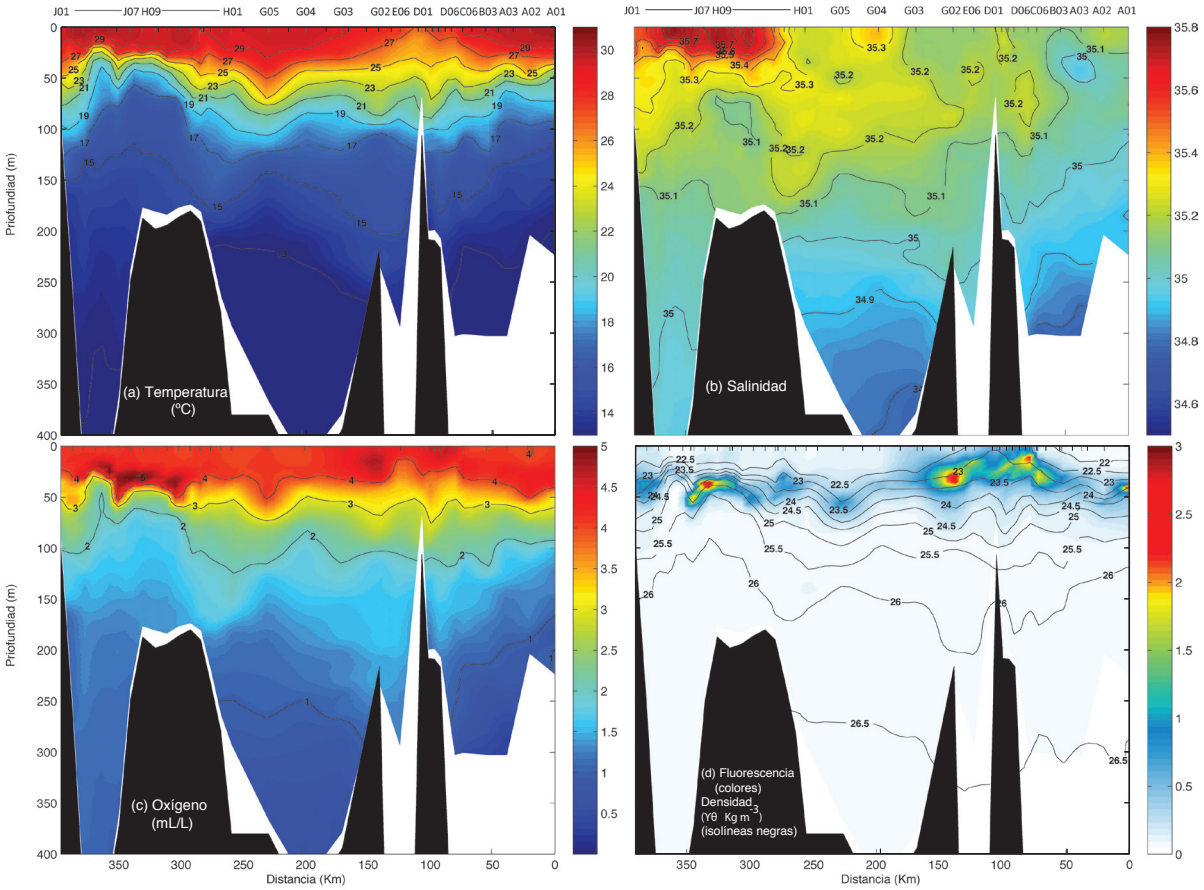


Figura 38. ransecto vertical longitudinal indicando: (a) Temperatura (ºC), (b)Salinidad, (c) Oxígeno Disuelto (mL/L), y (d) Densidad (kg/m^3) (isolíneas) y Fluorescencia (color).

Estructura vertical.

La **figura 38** muestra la estructura de la columna de agua a través de los valores de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, fluorescencia y densidad en sección longitudinal señalada con la línea roja en la **Figura 32**. La selección de las estaciones que conforman la sección fue hecha para mostrar las principales estructuras y dominios oceanográficos en el área de estudio.

En la zona norte (estaciones J01-G02) se observó la termoclina dispersa entre la zona de mezcla vertical (G02-C06), el margen del Giro Norte (J01-H01), donde las isotermas presentaron forma de domo, y la termoclina estuvo comprimida entre los 40-50m. En la estación G05 puede observarse también las isotermas hundidas al centro del Giro Plataforma. En la zona de mezcla vertical sobre los umbrales se observan las isotermas muy dispersas, al igual que durante el invierno y la transición (Capítulos I y III), y a partir de la isoterma de 27ºC rompiendo en la superficie (D01) señalando la posición del frente. En la zona sur (C06-A01) se observa también alta estratificación en la columna de agua, con la termoclina entre los 30 y los 60m.

La distribución de salinidad en el transecto longitudinal muestra una estructura típica del Golfo de California, con los valores mas altos en el norte **(Figura 38b)** . Los valores mas altos (~35.5) de salinidad se encontraron por arriba de los 40m al centro del Giro Norte, valores un poco mas elevados en el Giro Plataforma (>35.3). Es notable los valores bajos de salinidad (<35.1) cercanos a los 100m como efecto del bombeo de agua subsuperficial del Giro Norte. En la zona de mezcla vertical destacan pequeñas parcelas de agua con salinidad mayor a 35.2, y la misma isoterma rompiendo en la superficie, lo que sugiere que la mezcla vertical funciona como límite en la dispersión de agua mas salada de norte a sur, lo anterior también se confirma por los valores más bajos de salinidad en general en la zona sur, con mínimos extraordinarios (<35.0) a 50m de profundidad.

Los valores de oxígeno disuelto **(Figura 38c)** muestran aguas bien oxigenadas en toda el área de estudio, mostrando un distribución de la oxipleta de 3mL/L a los ~50m de profundidad en toda la zonas. Del mismo modo puede observarse la influencia de las principales estructuras en la distribución del oxígeno, con las isolíneas en forma de domo en el Giro Norte, un poco deprimidas en el Giro Plataforma, y un poco más dispersas en la zona de mezcla vertical.

La **figura 38d** muestra los valores mas altos de fluorescencia, una medida indi-

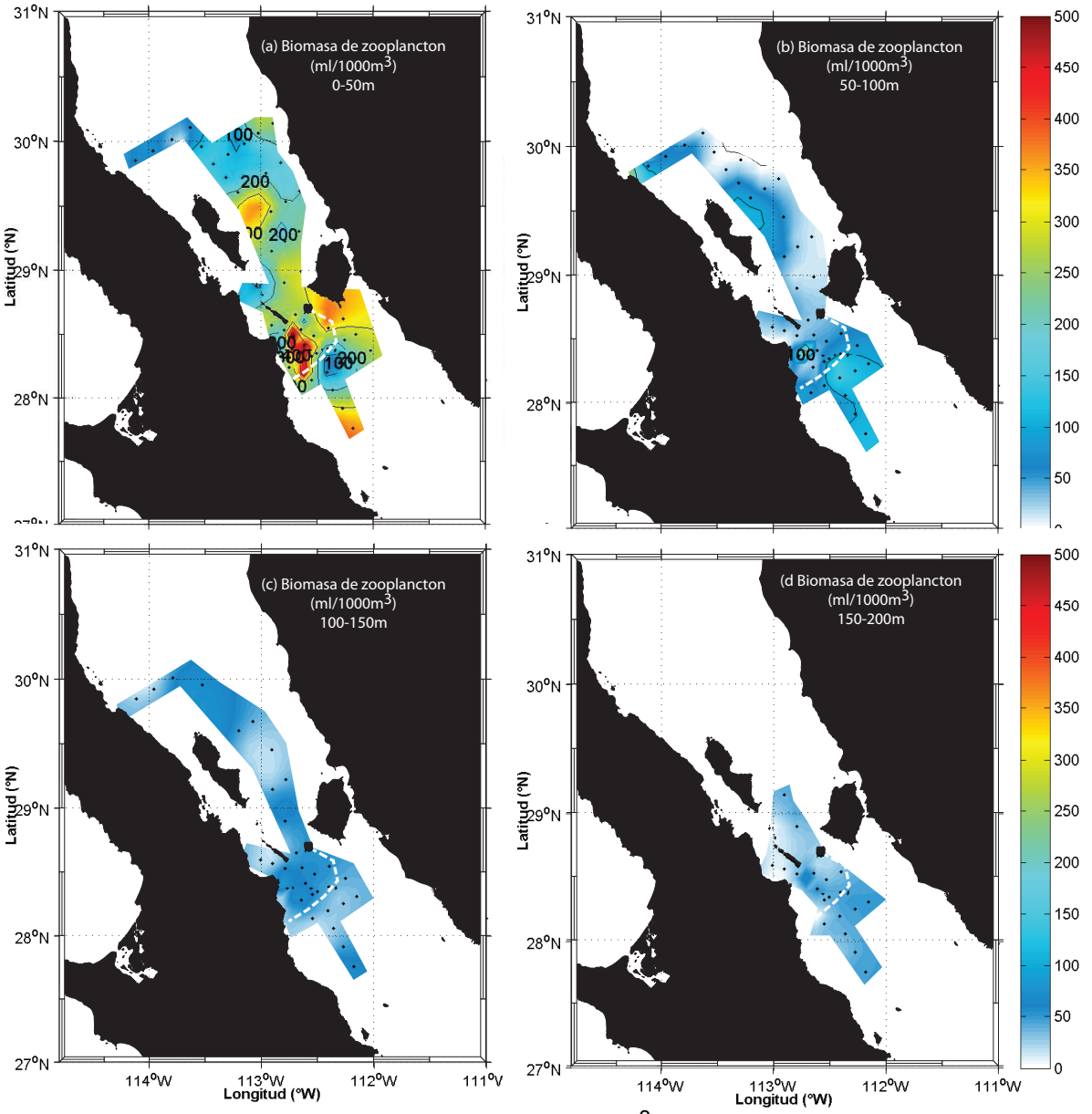


Figura 39. Biomasa de zooplancton (mL/1000m^3) en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m, y (d) 150-200m.

recta de la concentración de clorofila, sobre la picnoclina en toda el área de estudio (~0.5-1). Existieron valores máximos de fluorescencia en la picnoclina al centro del Giro Norte, y en la zona de mezcla vertical de 0-50m. La profundidad y estructura de la picnoclina mantuvo un patrón consistente con la termoclina, con forma de domo en el Giro Norte, deprimidas en el Giro Plataforma, dispersa en la zona de mezcla vertical, y compacta en la zona sur.

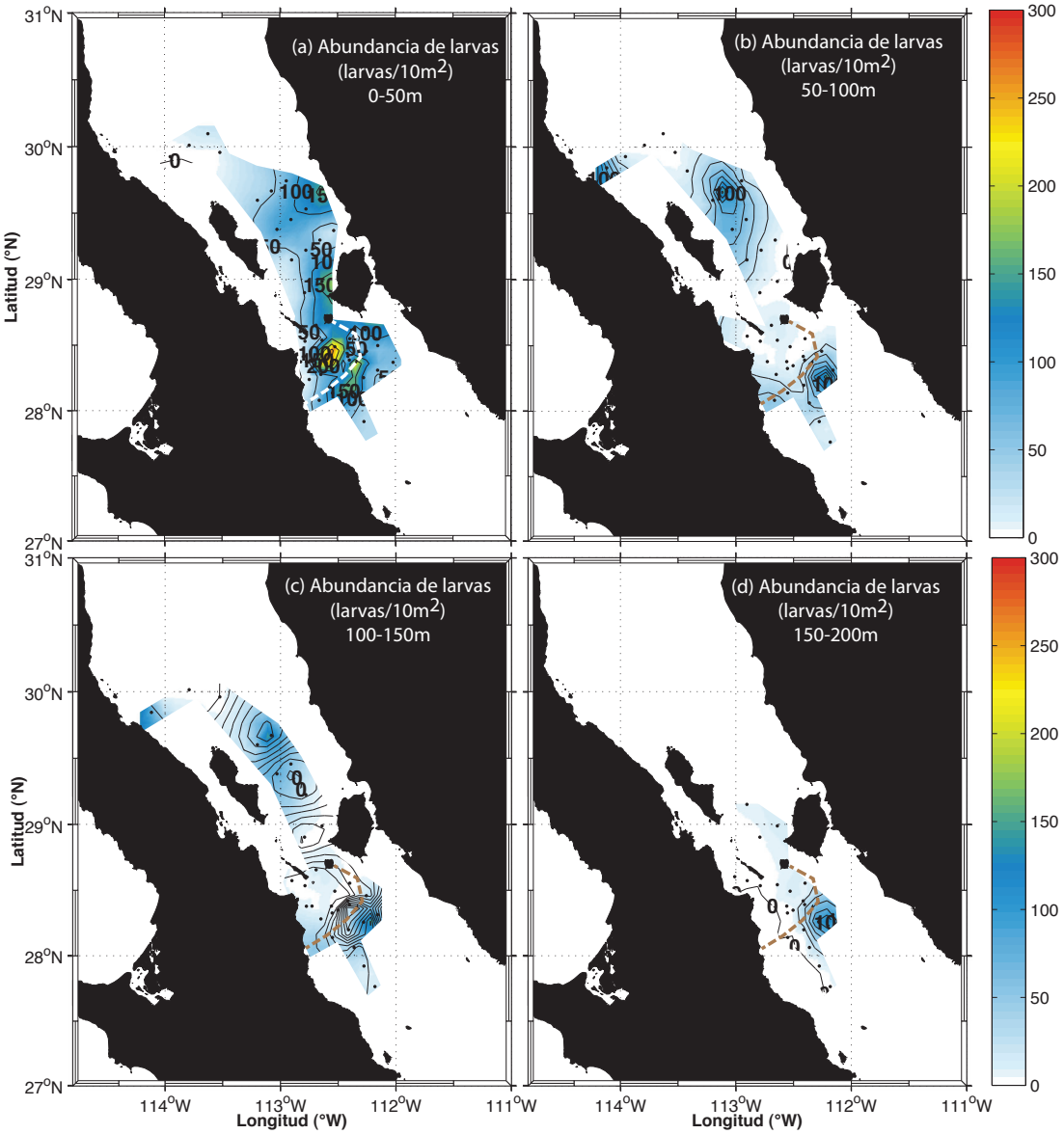


Figura 40. Abundancia de larvas de peces (larvas/10m^2) en tres estratos de profundidad: (a) 0-50m, (b) 50-100m, (c) 100-150m, y (d) 150-200m.

INDICADORES BIOLÓGICOS

Biomasa de zooplancton

La distribución de la biomasa de zooplancton por estrato se presenta en la **figura 39**. No se encontraron diferencia entre la concentración de biomasa de zooplancton en estaciones muestreadas de día y de noche ($p>0.05$). Pero si fue significativa la diferencia en la biomasa encontrada en cada estrato ($p<0.05$), siendo el superficial (0-50m) el que tuvo mayor concentración de zooplancton **(Tabla IIII)**.

La mayor concentración de biomasa se encontró de 0-50m **(Figura 39a)**, y fue en el estrato que se observó mayor variación espacial en su distribución, al parecer también por el efecto de las estructuras hidrográficas presentes en el área de estudio. Fueron encontrados valores bajos (<100 mL/1000m^3) al centro del Giro Norte, y al centro del Giro Sur, y concentraciones mas elevadas (>300 mL/1000m^3) sobre la zona de mezcla vertical y sobre el Giro Plataforma. También se registraron valores mas altos (~200 mL/1000m^3) en las estaciones costeras del lado peninsular, y en la parte sur del área de estudio. A partir de los 50m de profundidad la concentración de biomasa de zooplancton es muy baja, y su distribución fue casi homogénea, destacando solo las estaciones al sur del frente de 50-100m con biomasa de zooplancton más elevada **(Figura 39b-d)**.

Larvas de peces: Abundancia y riqueza especifica

Fueron registrados un total de 8,338 larvas de 123 taxones durante los muestreos **(Tabla VII)**. Se encontraron 93 taxones de hábitos demersales, 39 mesopelágicos, y 19 pelágicos. Del total de taxones registrados 53 fueron de afinidad tropical, 12 subtropical, 10 de agua profunda. Los puntos con mayor riqueza de especies (>20 especies) en este crucero se presentaron en las estaciones sobre el Giro Sur adyacente al frente, y sobre el Giro Plataforma, aparentemente unidos por un 'filamento' de 15-20 taxones sobre la corriente costera **(Figura 41)**.

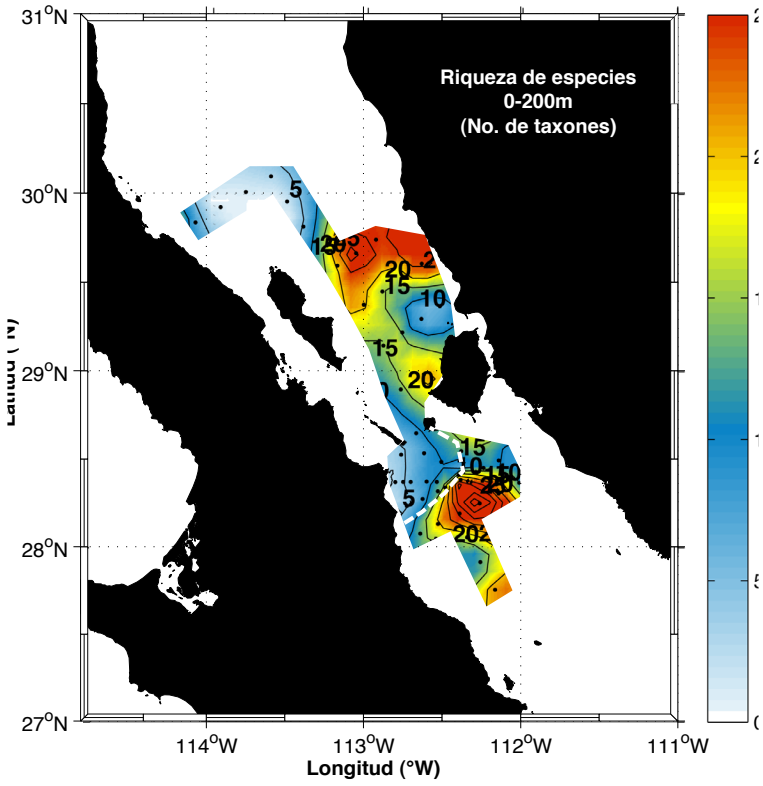


Figura 41. Valores integrados en la columna de agua de Riqueza de Especies.

La estructura de la distribución de larvas de peces se muestra en la **figura 40**, donde en general se observa que la mayor abundancia de larvas se concentró en el estrato de 0-50, y esta diferencia fue significativa ($p<0.05$). Los valores de abundancia

de larvas fueron en general bajos, y se registraron varias estaciones que no tuvieron larvas en ningún estrato. De 0-50m **(Figura 40a)** se encontraron tres puntos con valores más altos (>100 larvas/10m^2) de abundancia de larvas, una sobre el giro plataforma, una sobre la zona de mezcla vertical, y otra sobre al sur del frente. Se registraron algunas con muy pocas larvas (<20 larvas/10m^2) en la zona del Giro Norte. De 50-100m la abundancia de larvas en general decayó **(Figura 40b)**, pero se mantuvieron con >100 larvas/10m^2 estaciones sobre el Giro Plataforma, y el Giro Sur adyacente a la zona del frente. A partir de los 100m la distribución en la abundancia de larvas fue muy homogénea y se presentaron menos de 50 larvas/10m^2 en las estaciones en general **(Figura 40c-d)**

Asociaciones de Larvas de Peces

Para definir asociaciones de larvas de peces fueron analizadas 128 muestras de los cuatro estratos, e incluidos 72 taxones **(Tabla VI)**. Se determinaron cuatro asociaciones de larvas con el corte al 16% en el dendrograma correspondiente **(Figura 42)**, cuya distribución general se resume en la **Figura 43**: la Asociación de Amplia distribución (azul) ocupando la zona de mezcla vertical y la zona del Giro Norte en toda la columna de agua, la Asociación Sur (verde) distribuida al sur del frente térmico en toda la columna de agua, la Asociación Epipelágica Costera (naranja) distribuida principalmente de 0-50m de profundidad en estaciones adyacentes al frente y las estaciones costeras sobre la plataforma al norte de Isla Tiburón, y finalmente la Asociación Epipelágica Giros (rosa), distribuida principalmente en el estrato superior también, en la zona oceánica de canal tiburón, y sobre el frente térmico, pero que en los giros anticiclónicos de Sur y Plataforma fue encontrada hasta los 200m.

La Asociación de Amplia Distribución (color azul) fue la que tuvo un mayor número de muestras durante el verano, la similitud entre sus muestras fue del 56%. Este grupo fue el único que se distribuyó en la zona de mezcla vertical, y al centro del Giro Norte. A partir de los 50m, domina prácticamente toda el área de estudio **(Figura 43b)**. Esta asociación estuvo compuesta de manera dominante por el mesopelágico *Benthosema panamense* (99%) con una abundancia promedio de 81.79 larvas/10m^2. Esta especie fue la que compuso también la asociación mas ampliamente distribuida durante la transición, pero no fue tan dominante como en el verano. La Asociación Sur (color verde), al igual que durante el invierno y la transición, fue la que tuvo un menor número de muestras, y la similitud entre ellas fue de 48%. Esta asociación se conformó de 19 taxones, de los cuales tres le dieron el 97% de su identidad: los mesopelágicos *Ben-*

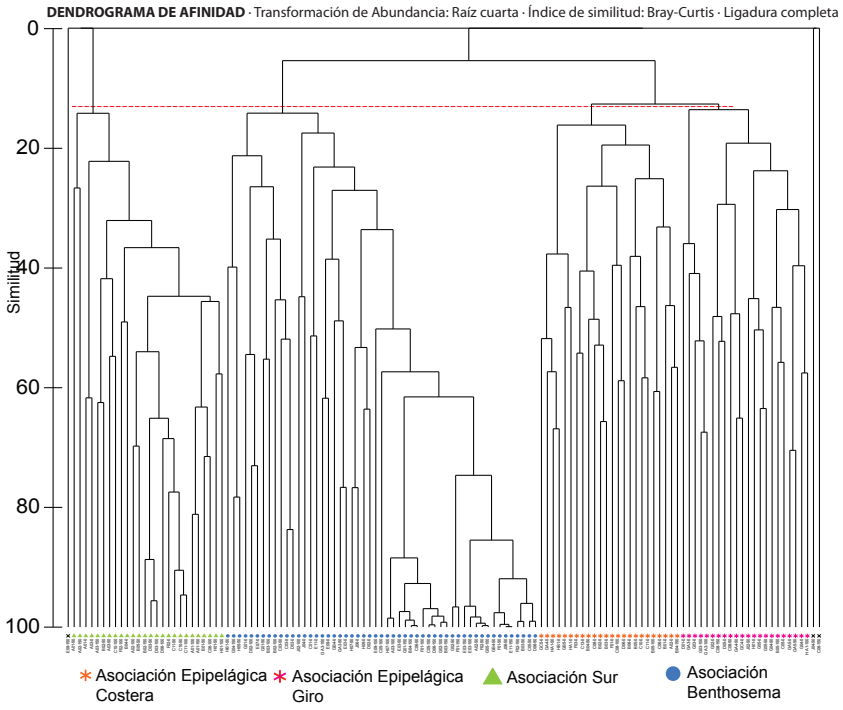


Figura 42. Dendrograma de afinidad generado a partir de una matriz de similitud calculada mediante el índice de Bray-Curtis con base en la abundancia de larvas de peces transformada con raíz cuarta

thosema panamense (51.48% - 121.92 larvas/10m^2), *Triphothurus mexicanus* (44.63% - 26.09 larvas/10m^2), y el demersal *Antennarius avalonis* (1.12% 1.74 larvas/10m^2). Esta asociación encontró en el sistema frontal entre la zona de mezcla vertical y la zona sur su límite de distribución norte, al igual que en las otras dos temporadas.

Las otras dos asociaciones se distribuyeron principalmente en el estrato superior, y fueron las que presentaron una mayor diversidad de especies. La Asociación Epipelágica Costera (color naranja) tuvo una similitud entre sus muestras de 37%, y estuvo conformada por 59 taxones, siendo la mas rica en especies en todo el estudio. Su identidad al 90% fue dado por 17 taxones, entre los que destacan el mesopelágico dominante de la temporada *Benthosema panamense* (37.7% - 818larvas/10m^2), el lenguado *Syacium ovale* (10.8% - 31.19larvas/10m^2), el epipelágico *Auxis sp.* (8.82% - 21.77 larvas/10m^2), y los demersales *Lytripnus dalli* (7.5% - 17.5 larvas/10m^2) y *Balystes polilepis* (5.28% - 26.59 larvas/10m^2), entre otros. Esta asociación en la zona norte se distribuyó principalmente de 0-50m en las estaciones sobre la corriente costera, y en la zona sur en estaciones adyacentes al sur del frente, a partir de los 50m se encontró escasamente concentrada en los giros anticiclónicos Sur y Plataforma **(Figura 43)**.

La Asociación Epipelágica Giros (rosa) tuvo una similitud de 35.19% entre sus muestras, y estuvo conformada por un total de 28 taxones, siendo una de las de mayor riqueza en todo el estudio, y la segunda en riqueza durante el verano. Su identidad al 90% fue dada por 9 taxones entre los que destacan por su contribución el mesopelágico dominante de la temporada *Benthosema panamense* en un 62% (564 larvas/10m^2), el demersal *Synodus lucioceps* en un 5.84% (5.31 larvas/10m^2), y el demersal *Balystes polilepis* en un 4.95% (7.33 larvas/10m^2). Esta asociación se distribuyó de 0-50m sobre el frente, y en la zona oceánica sobre Canal Tiburón, y consistentemente hasta los 200 en los giros anticiclónicos Sur y Plataforma **(Figura 43)**, claramente aprovechando ese hábitat larvario.

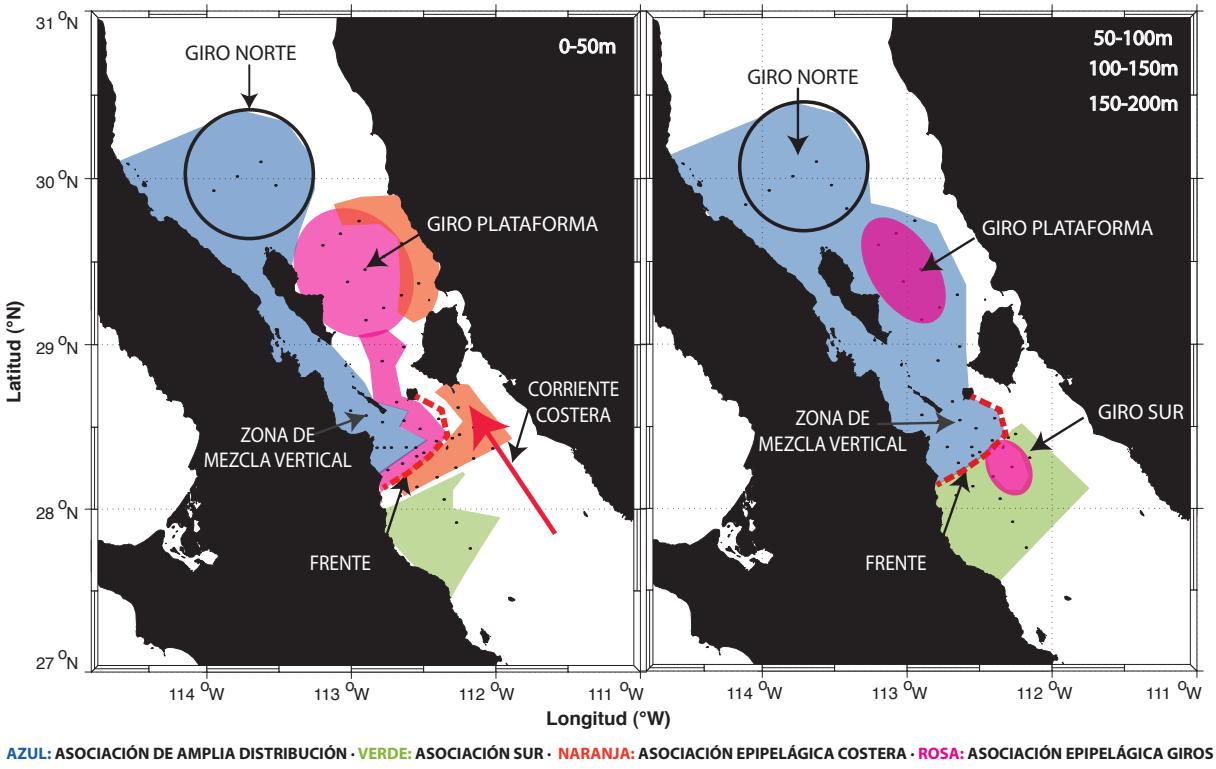


Figura 43. Esquema conceptual de la distribución tridimensional de asociaciones de larvas de peces y los principales rasgos hidrográficos durante el Verano. Las estaciones en azul pertenecen a la Asociación de Amplia distribución, en verde a la Asociación Sur, las rosas a la Asociación Epipelágica Giros, y las de color naranja a la Asociación Epipelágica Costera. La flecha roja representa la dirección y ubicación de la corriente costera continental. La línea verde representa el limite de distribución hacia el norte de la Asociación Sur. La línea café representa la posición del frente térmico. La linea azul el límite en la distribución de la Asociación de Amplia Distribución. Los círculos sombreados representan los giros norte y plataforma.

DISCUSIÓN

A continuación se discuten los principales rasgos y estructuras hidrográficas encontrados durante el verano (agosto) de 2005 en el Archipiélago Central, así como su influencia en la distribución tridimensional de larvas de peces.

Las condiciones físicas generales encontradas en la zona muestran la madurez de la fase ciclónica, que de acuerdo con **Palacios-Hernández et al. (2003)** y **Sánchez-Velasco et al. (2009),** muestra como principales rasgos el proceso de estratificación de la columna de agua completo, la presencia de la corriente costera continental, y el establecimiento del giro ciclónico al norte de Isla Ángel de la Guarda. Todas estas características fueron encontradas durante este muestreo. La influencia del giro Norte puede detectarse en el transecto longitudinal **(Figura 38)** debido a la forma de domo de las isolíneas en general entre las estaciones J01 y H01, y en la distribución de temperatura en el estrato de 50-100m **(Figura 34)**. Adicionalmente la circulación lagrangiana sobre esta estructura fue confirmada por la trayectoria descrita por una de las boyas de deriva liberadas durante el crucero **(Figura 37a)**. El establecimiento del giro ciclónico norte, que puede ser considerado como una muestra clara del periodo ciclónico, fue detectado en las imágenes de satélite de temperatura y clorofila **(Figura 33)** por la mayor temperatura y valores muy bajos de clorofila en su centro. Por otro lado, la fuerte estratificación puede detectarse en la presencia de la termoclina entre los 45-60m con una diferencia de ~8ºC **(Figura 38)**, así como en los valores elevados del parámetro de estratificación ϕ aún en la zona de mezcla vertical (>450 J/m^3) en comparación con los del invierno (~200 J/m^3) y los de la etapa de transición (~300J/m^3). Además de las condicones ambientales descritas, las cuales coincidieron con lo descrito en los trabajos de **Palacios-Hernández et al. (2002)** y **Sánchez-Velasco et al. (2009)**, fue encontrado también que el mayor número de especies y abundancia de larvas de peces fue encontrada significativamente por encima de la termoclina, al igual que **Sánchez-Velasco et al. (2007)**. A diferencia de la época de transición **(Capítulo III),** cuando el proceso de estratificación no se ha completado totalmente, no existieron especies que aumentaran su distribución en estratos mas profundos, solo en los giros anticiclónicos se mantuvo la tendencia a una mayor abundancia de larvas de peces.

Uno de los rasgos más característicos de la zona del Archipiélago Central es la zona de temperatura mínima en el área de Canal de Ballenas y sobre los umbrales. Esta zona presenta baja temperatura durante todo el año debido a la surgencia inducida por convergencia, y ha sido documentada previamente en la época de verano en

distintos trabajos con diversas metodologías **(Badán-Dangon et al., 1985; Paden et al., 1991; Argote et al., 1995; López et al. 2006, Danell-Jiménez et al. 2009)**. Sin embargo, solo en los trabajos de **Badán-Dangon et al. (1985)** y el de **Danell-Jiménez et al. (2009)** fue analizada la posición y extensión del frente encontrado entre dicha zona y el sur del Golfo, los datos aquí encontrados concuerdan con lo encontrado por dichos autores. El frente térmico se encontró posicionado de manera transversal al eje longitudinal del Golfo, desde la costa continental hasta Isla San Esteban **(Figura 34)**. Este sistema frontal, mantenido por la zona de temperatura mínima, funcionó como un mecanismo de retención tanto para el zooplancton como para las larvas de peces **(Figura 39 y Figura 40)** al igual que durante el invierno **(Inda-Díaz et al., 2010)** y la etapa de transición **(Capítulo III)**; autores como **Moser et al. (1993)** y **John et al. (2004)** señalan que las zonas frontales se caracterizan por una elevada productividad debido a la convergencia de agua estos, condición aprovechada por diferentes organismos del zooplancton, lo que concuerda con lo encontrado en el sistema frontal del Golfo de California. En un análisis tridimensional en este mismo sistema frontal **Danell-Jiménez et al. (2009)** encontraron una mayor concentración del biomasa de zooplancton y larvas de peces en su lado cálido-sur sobre la picnoclina durante el verano, mientras que durante el invierno **Inda-Díaz et al. (2010)** encontraron la mayor concentración de larvas en preflexión de sardina (*Sardinops sagax*) y anchoveta (*Engraulis mordax*) igualmente en su lado sur sobre la termoclina. A diferencia de las temporadas de invierno y transición de primavera, durante este verano se encontró una alta concentración de biomasa de zooplancton en la zona de mezcla vertical **Figura 40**. Esta diferencia entre temporadas puede deberse a la mayor concentración de clorofila encontrada en la zona en esta temporada, la cual es aprovechada por el zooplancton (a pesar de existir mezcla vertical), y a la mayor estratificación en la columna de agua con respecto a otras épocas, lo cual favorece la concentración de larvas en la zona mas estable de la columna de agua por arriba de la picnoclina **(Sánchez-Velasco et al., 2007)**. Respecto a la mayor abundancia de larvas de peces sobre la zona de mezcla vertical en esta zona en relación con el invierno **(Capítulo I y II)** fueron registrados valores relativamente altos, principalmente de la especie dominante *Benthosema panamense* la cual tiene una amplia capacidad de adaptación en el Golfo de California, y es una especie con desoves masivos. Dicha especie ha sido documentada como superdominante y ampliamente distribuida en otros trabajos realizados en el verano **(Aceves-Medina et al., 2004; Danell-Jiménez et al., 2009; Sánchez-Velasco et al., 2009)**.

Las estructuras hidrográficas detectadas en este verano (además de la zona frontal) fueron los dos giros anticiclónicos (Giro Plataforma y Giro Sur), y el giro ciclónico estacional (Giro Norte). Los giros anticiclónicos detectados presentaron respuestas biológicas distintas, probablemente por la diferencia en la comunidad biológica presente al momento de su formación **(Waite et al. 2007)**, y la zona donde se formaron. Por un lado, el Giro Plataforma, localizado sobre el Canal Tiburón y la plataforma continental al norte de Isla Tiburón, presentó alta biomasa de zooplancton **Figura 39)**. La abundancia de larvas encontrada en su centro fue mayor respecto a las zonas circundantes en toda la columna de agua **(Figura 40)**, al igual que la riqueza de especies **(Figura 41)**. Este giro probablemente concentró organismos planctónicos de comunidades costeras y oceánicas, ya que puede observarse como la distribución espacial de la biomasa de zooplancton, abundancia y riqueza de especies de larvas hacen un continuo desde la costa continental hasta las inmediaciones del giro **(Figura 39)**. Mientras que en el Giro Sur también se encontró alta abundancia de larvas de peces y gran riqueza de especies, aunque la biomasa de zooplancton fue baja, y la distribución de estas tres variables fue concéntrica sobre el giro, sin mostrar aparente relación con los valores encontrados mas cercanos a la costa **(Figura 39-42)**. La mayor cantidad de biomasa de zooplancton y la presencia de especies costeras en el Giro Plataforma concuerda con lo encontrado por **Contreras-Catala (2010)** en un giro anticiclónico al sur del Golfo de California, y con lo sugerido por **Muhling et al. (2007)**, en un giro de centro cálido en las costas de Australia, quienes describieron como ambos giros podrían estar atrapando organismos costeros en su centro. Del mismo modo, al margen de estos giros encontraron una asociación diferente con mayor cantidad de especies costeras, tal como sucedió con el Giro Plataforma **(Figura 43).** Ahora bien, la influencia de los giros anticiclónicos en la distribución de la abundancia de larvas de peces es verificable en toda la columna de agua, ya que fueron encontrados valores de abundancia mas altos en la zonas de los giros aunque algunas veces las estructuras sean muy someras. Esto concuerda con lo propuesto por **Rodríguez et al. (2004)** quienes sugieren que la migración del zooplancton tiende a ser más profunda en zonas donde hubo una mayor disponibilidad de alimento, y con lo encontrado por **Contreras-Catala (2010)** en el sur del Golfo de California. Del mismo modo, **Muhling et al. (2007)** encontraron dicha influencia de giro de centro cálido y el de centro frío en toda la columna de agua, aunque ellos describieron diferencias en la distribución vertical de las asociaciones de larvas de peces en el giro anticiclónico. Con relación al Giro Norte, de circulación ciclónica, las isotermas observadas en el transecto longitudinal **(Figura 38)** presentaron forma de domo, pero la ganancia de calor a través de la superficie elevó la temperatura

de la superficie produciendo un fuerte estratificación que impidió llegar el agua fría a la superficie. Por lo tanto, la fluorescencia se concentro en una banda muy angosta justo sobre la picnoclina, siendo indetectable en la imagen de satélite de clorofila, y la temperatura medida por el satélite al centro del giro fue elevada. Esto concuerda con los valores de temperatura mostrados por mostrados por **Palacios-Hernández et al. (2002), y Carrillo et al. (2002)**, y lo cual podria explicar por que **Sánchez-Velasco et al. (2009)** encontraron en la zona del giro valores muy bajos de abundancia de larvas de peces, y los valores bajos de biomasa de zooplancton y larvas de peces encontrados en este trabajo. Así mismo, la misma intensidad en la circulación, así como el proceso de advección del giro, no favoreciéron la colonización exitosa de la zona por parte del zooplancton, manteniendo las larvas de peces cercanas a las zonas costeras donde fueron desovadas **(Peguero-Icaza et al. 2010)**. Las condiciones que fueron encontradas, al parecer poco favorables para el desarrollo larvas, se reflejaron también en el bajo número de especies presentes sobre dicho giro, lo que concuerda con lo encontrado al centro de un giro de centro frío en la costa de Australia por **Muhling et al. (2007)**, pero que difiere respecto a la abundancia de larvas, ya que ellos encontraron baja riqueza de especies pero alta abundancia de larvas.

Los patrones de distribución de biomasa de zooplancton y larvas de peces de manera diferencial entre los giros detectados en el Golfo de California, y en relación a lo encontrado por otros autores, sugieren fuertemente la interacción de procesos costeros y oceánicos en el Golfo de California. La condición de ser un mar semi-cerrado con costas muy cercanas puede significar la diferencia en la dinámica de giros encontrados en el océano abierto **(León-Chávez et al. 2010),** aunque respecto a la concentración de biomasa de zooplancton y larvas de peces al centro de los giros anticiclónicos, muestran que al igual que en el oceano abierto en el Golfo de California las estructuras hidrográficas de mesoescala pudieran estar influenciando en la distribución de dichos organismos en toda la columna de agua. Lo que concuerda con autores como **Muhling et al (2007),** y **Okazaki y Nakata (2007)**. Las diferencia entre la biomasa de zooplancton, abundancia de larvas, y asociaciones de peces encontradas en los giro concuerda con lo propuesto por diversos autores, en relación a que las diferencias de los efectos de los giros en la distribución tridimensional de larvas de peces pueden deberse a varios factores, tales como la evolución temporal del giro, la comunidad de organismos e interacción del giro con procesos hidrográficos adyacentes, y la estrategia de desove de las especies en la región en general **(Nakata 2000; Waite et al., 2007; Muhling et al., 2007)**.

El número de asociaciones de larvas de peces (cuatro) encontradas en la zona de estudio durante el verano coincide con lo encontrado durante el invierno **(Capítulo I)** y la época de transición **(Capítulo III)**, pero difiere con lo encontrado por **Danell-Jiménez et al. (2009)** durante el verano, debido probablemente a que en este trabajo la red de estaciones abarca un área mucho mayor; y con lo encontrado por **Avalos-García et al. (2003)**, diferencia debida probablemente a la red de estaciones utilizada en dicho trabajo, la cual fue muy abierta para detectar asociaciones diferentes una zona con alta variabilidad ambiental en distancias tan cortas como el Archipiélago Central. La tendencia general en la distribución horizontal de las asociaciones **Figura 43** se mantuvo en los diferentes estratos debido a la influencia de los giros en toda la columna de agua, con excepción de la Asociación Epipelágica Costera que se ubicó en zonas de alta productividad mayormente en el estrato superficial. La Asociación de Amplia Distribución fue conformada principalmente por el mesopelágico dominante de alta tolerancia ambiental Benthosema panamense. Su distribución se restringió las zonas menos favorables para el desarrollo larval (la zona de mezcla vertical y el Giro Norte), y su abundancia promedio como grupo fue la mas baja. La Asociación Sur se diferenció de las otras por la presencia de especies de distribución exclusiva al sur del Golfo de California como *Vinciguerria lucetia, Triphoturus mexicanus, y Antennarius avalonis*. Al igual que durante el invierno y la época de transición, el límite en su distribución norte fue claramente el sistema frontal entre la zona de mezcla vertical y la zona sur del Golfo. Las Asociaciones Epipelágica Giros y Epipelágica Costera se distinguieron por ser las mas abundantes, con mayor riqueza de especies, y de estar compuestas mas equitativamente por dichas especies, pero tuvieron diferencias sustanciales en las zonas ocupadas, y especies que las diferenciaron claramente. La Asociación Epipelágica Costera ocupo estaciones superficiales altamente productivas como fueron las de la zona frontal en su lado estratificado, y la zona costera sobre la plataforma continental al norte de Isla Tiburón que incluyeron el margen del Giro Plataforma. Esta asociación se caracterizó por la presencia de especies demersales y costeras como *Syacium ovale, Auxis sp., Lythrypnus dalli, y Balistes polylepis*. La Asociación Epipelágica Giros se distribuyó sobre los giros anticiclónicos en toda la columna de agua, y en algunas estaciones (pocas) sobre el frente térmico del lado frío la zona de mezcla vertical. Esta asociación se caracterizó por la presencia de especies como *Synodus lucioceps, Engraulis mordax, Albula sp., Erotelis armiger, y Scorpaen guttata*.

Los hábitats larvarios ocupados durante el verano fueron semejantes a los disponibles durante el invierno y la transición, estos fueron la zona costera altamente pro-

ductiva, la zona sur del Golfo con mayor estabilidad y condiciones diferentes, y la zona oceánica. Esto concuerda con lo desctrito por **Avalos-García et al. (2003), y Danell-Jiménez et al. (2009)**, quienes a pesar de haber encontrado solo tres asociaciones de larvas de peces, mencionan la existencia distribución de estas con la existencia de tres ambientes o dominios oceanográficos. La diferencia con lo encontrado en este trabajo estriba en que aqui se detectaron estructuras de mesoescala (giros) en el hábitat oceánico que fuéron ocupados por una cuarta asociación**.** Cabe señalar que la posición del frente (en combinación con la circulación) permitió la formación de dichos giros, influyendo en la formación y ocupación de las asociaciones de larvas de peces. Del mismo modo, el sistema frontal fue una estructura importante que funcionó como mecanismo de retención de organismo plantónicos, pero a diferencia de las otras temporadas, la presencia de varios giros representan mayor heterogeneidad ambiental y disposición de hábitat contiguos con características diferentes..

CONCLUSIONES

El verano es la temporada con mayor disponibilidad de hábitats larvarios contigüos y mayor complejidad en la dinámica hidrográfica. Debido a la mayor variación ambiental tridimensional, y la presencia de un mayor número de estructuras hidrográficas fue encontrada una distribución heterogénea de las larvas de peces, así como alta abundancia y riqueza de especies de las mismas. A pesar de ello, la mayor parte de larvas de peces y biomasa de zooplancton se concentra por arriba de la picnoclina (0-50m).

La zona de mezcla vertical con baja temperatura superficial permaneció durante el verano, y esta fue ocupada por la Asociación de Amplia Distribución, compuesta principalmente por la especie dominante en el Golfo durante el verano, el mesopelágico *Benthosema panamense*, y con baja abundancia. El contraste entre las condiciones ambientales de la zona de mezcla vertical y la zona sur mantuvieron el sistema frontal al sur el Archipiélago Central, el cual fue importante para la retención de organismos planctónicos, y la formación de un giro anticiclónico. Durante esta temporada la posición del frente fue transversal al Golfo, funcionando como barrera para organismos planctónicos desde la costa peninsular hasta el centro. La Asociación de Amplia Distribución también se distribuyó sobre el Giro Norte (ciclónico) que no fue un hábitat adecuado para el desarrollo larval.

Dos giros anticiclónicos con alta riqueza de especies y abundancia de larvas de

peces fueron encontrados, uno al sur del frente y otro sobre la plataforma continental al norte de Isla Tiburón. Estos giros, en combinación con la fuerte estratificación, crearon hábitats aptos para el desarrollo larval debido a la retención y aislamiento en su centro, la estabilidad en la columna de agua, y la concentración sobre la picnoclina de nutrientes, productividad primaria, y organismos del zooplancton. Ambos giros representaron un hábitat larvario específico ocupado por la Asociación Epipelágica Giros, caracterizada por la presencia de especies oceánicas como *Synodus lucioceps, Balistes polylepis, y Engraulis mordax*. Dos giros ciclónicos fueron registrados también, los cuales tuvieron pocas especies y abundancia de larvas de peces.

Otras dos asociaciones que ocuparon distintos hábitats larvarios fueron registradas durante el verano: (i) la Asociación Epipelágica Costera, distribuida sobre el lado estratificado del frente térmico, sobre la plataforma continental asociada a la corriente costera, y en algunas estaciones cercanas a la costa de los giros anticiclónicos, caracterizada por la presencia de especies demersales como *Syacium ovale, Lythrypnus dalli, Albula sp.*; y la Asociación Sur, caracterizada por la presencia de especies de distribución exclusiva al sur del Golfo como *Vinciguerria lucetia y Triphoturus mexicanus* durante el verano, cuyo límite en su distribución fue el sistema frontal.

Tabla VII. Listado taxonómico de larvas de peces, su afinidad, hábitat ocupado por los adultos

ORDEN	FAMILIA	GÉNERO	*ESPECIE*	AFINIDAD	HÁBITAT	
Perciformes	Pomacentridae	Abudefduf	***Abudefduf troschelii***	tr	demersal	costero
Albuliformes	Albulidae	Albula	***Albula sp.***	tr	demersal	costero
Clupeiformes	Engrauildae	Anchoa	***Anchoa compressa***	st	epipelagico	costero
Clupeiformes	Engrauildae	Anchoa	***Anchoa sp.***		pelágico	epipelágico
Angulliformes			***Anguiliforme T1***		demersal	
			Anguiliforme T2			
			Anguiliforme T3			
			Anguiliforme T4			
			Anguiliforme T5			
			Anguiliforme T6			
			Anguiliforme T7			
			Anguiliforme T8			
			Anguiliforme T9			
			Anguiliforme			
Perciformes	Haemulidae	Anisotremus	***Anisotremus davidsonii***	st	demersal	costero
Lophiiformes	Antennariidae	Antennarius	***Antennarius avalonis***	st	demersal	
Perciformes	Apogonidae	Apogon	***Apogon guadalupensis***	st	dem	costero
Osmeriformes	Argentinidae	Argentina	***Argentina sialis***	dw	mesopelágico	
Perciformes	Scombridae	Auxis	***Auxis spp.***		pelágico	
Tetradontiformes	Balistidae	Balistes	***Balistes polylepis***	st	demersal	somero
Tetradontiformes	Balistidae		***Balistidae T1***		demersal	costero
			Balistidae T2			
Myctophiformes	Myctophidae	*Benthosema*	***Benthosema panamense***	tr	mesopelágico	
Lophiiformes	Linophrynidae	Borophryne	***Borophryne apogon***	dw	batipelágico	
Pleurinectiformes	Bothidae	Bothus	***Bothus leopardinus***	tr	demersal	somero
Ophidiiformes	Bythidae		***Bythitidae T1***			
Perciformes	Sparidae	Calamus	***Calamus brachysomus***	st	demersal	somero
Perciformes	Carangidae		***Carangidae T1***		demersal	
			Carangidae T2			
			Carangidae T3			
			Carangidae T4			
Perciformes	Carangidae	Caranx	***Caranx caballus***	st	demersal	
Perciformes	Carangidae	Caranx	***Caranx sexfaciatus***	tr	demersal	
			Caulolatilus princeps			
Perciformes	Chatodontidae	Chaetodon	***Chaetodon humeralis***	tr	demersal	
Percifo	Sciaenidae	Cheilotrema	***Cheilotrema sp.***		demersal	
Perciformes	Carangidae	Chloroscombrus	***Chloroscombrus orqueta***	st	demersal	somero coster
Pleurinectiformes	Paralichthyidae	*Citharichthys*	***Citharichthys fragilis***	st	demersal	somero
Pleurinectiformes	Paralichthyidae		***Citharichthys platophrys***	tr	demersal	costero
			Citharichthys sp.			
Pleurinectiformes	Paralichthyidae	Citharichthys	***Citharichthys T1***		demersal	
Perciformes	Microdesmidae	Clarkichthys	***Clarkichthys bilineatus***	tr	demersal	coster
Perciformes	Clinidae		***Clinidae***	tm - st	bento	demersal
Angulliformes	Congridae		***Congridae T1***		demersal	
			Congridae T2			
			Congridae T3			
Perciformes	Coryphaenidae	Coryphaena	***Coryphaena hippurus***	tr-st	pelágico	
Pleurinectiformes	Paralichthyidae	Cyclopsetta panam	***Cyclopsetta panamensis***	tr	demersal	costero
Scorpaeniformes	Cyclopteridae		***Cyclopteridae***	tm	bento	
Stomiiformes	Gonostomatidae	Cyclothone	***Cyclothone signata***	dw	mesopelágico	
Saccopharyngiformes	Cyematidae		***Cyematidae T1***	dw	batipelágico	
Perciformes	Gerreidae	Diapterus	***Diapterus peruvianus***	tr	demersal	
Tetradontiformes	Diodontidae		***Diodontide T1***		demersal	costero
Myctophiformes	Myctophidae	*Diogenichthys*	***Diogenichthys laternatus***	tr - st	mesopelágico	
Perciformes	Eleotridae	Dormitor	***Dormitor latifrons***	st	demersal	costero
Ophidiiformes	Carapidae	Echiodon	***Echiodon exsilium***	tr	demersal	
Perciformes	Eleotridae		***Eleotridae T1***	tr - st	bento	demersal
Perciformes	Eleotridae		***Eleotridae T2***	tr - st	bento	demersal
Perciformes	Eleotridae	Eleotris	***Eleotris picta***	tr	demersal	
Elopiformes	Elopidae	Elops	***Elops affinis***	st	epipelagico	
Ophidiiformes	Carapidae	Encheliophis	***Encheliophis sp.***	tr	demersal	demersal
			Engraulidae			
Clupeiformes	Engrauildae	Engraulis	***Engraulis mordax***	st	pelágico	
Pleurinectiformes	Serranidae	Engyophrys	***Engyophrys sanctilaurentia***	tr	demersal	
Perciformes	Perciformes	Epinephelus	***Epinephelus sp.***		demersal	costero
Perciformes	Eleotridae	Erotelis	***Erotelis armiger***	tr	demersal	demersal
Pleurinectiformes	Paralichthyidae	Etropus	***Etropus crossotus***	tr-st	dm somero	
Clupeiformes	Clupeidae	*Etrumeus*	***Etrumeus teres***	wd - st	epipelagico	costero
Perciformes	Gerreidae	Eucinostomus	***Eucinostomus dowii***	tr	demersal	somero coster
Perciformes	Gerreidae	Eucinostomus	***Eucinostomus gracilis***	tr-st	demersal	somero coster
Perciformes	Gerreidae	Eucinostomus	***Eucinostomus spp.***	tr	demersal	somero coster
Perciformes	Scombridae	Euthynnus	***Euthynnus lineatus***	tr	pelágico	
Beloniformes	Exocoetidae	Fodiator	***Fodiator acutus rostratus***	tr	pelágico	epipelágico
Lophiiformes	Gigantactinidae		***Gigantactis sp.***	dw	batipelágico	
Perciformes	Carangidae	Gnatonodon	***Gnatonodon speciosus***	tr	demersal	somero
Gobiesociformes	Gobiesocidae		***Gobiesox T1***		demersal	costero
Perciformes	Gobiidae		***Gobiidae T1***		demersal	
			Gobiidae T2			
			Gobiidae T3			
			Gobiidae T4			
			Gobiidae T5			
			Gobiidae T6			
Perciformes	Gobiidae	Gobulus	***Gobulus crescentalis***	st	demersal	costero
Perciformes	Labridae	Halichoeres	***Halichoeres semicinctus***	st	demersal	somero
Perciformes	Labridae	Halichoeres	***Halichoeres T1***			
Clupeiformes	Clupeidae	Harengula	***Harengula thrissina***	tr	pelágico	costero
Perciformes	Serranidae	Hemanthias	***Hemanthias signifer***	st	demersal	
Scorpaeniformes	Hexagramidae		***Hexagramidae***		demersal	somero
Pleurinectiformes	Paralichthyidae	*Hippoglossina*	***Hippoglossina stomata***	st - tm	demersal	somero

Beloniformes	Exocoetidae	Hirundichthys	***Hirundichthys sp.***		pelágico	epipelágico
Beryciformes	Holocentridae		***Holocentridae T1***		demersal	
Perciformes	Howellidae		***Howela T1***			
Perciformes	Pomacentridae	Hypsypops	***Hypsypops rubicundus***	st	demersal	costero
Perciformes	Labridae		***Labridae***		demersal	
Perciformes	Labrisomidae		***Labrisomidae***		demersal	
Perciformes	Labrisomidae	Labrisomus	***Labrisomus xanti***	tr	demersal	somero
Perciformes	Trichiuridae	Lepidopus	***Lepidopus fitchi***	dw	bento	pelágico
Ophidiiformes	Ophidiidae	Lepophidium	***Lepophidium negropinna***	tr	demersal	
Ophidiiformes	Ophidiidae	Lepophidium	***Lepophidium stigmatistium***	st	demersal	
			Leptocephalus T1			
Lophiiformes	Lophiidae		***Lophiidae T1***		demersal	
Lophiiformes	Lophiidae	Lophiodes	***Lophiodes spilurus***	tr	demersal	
Perciformes	Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanidae T1***		demersal	
Perciformes	Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanus argentiventris***	st	demersal	
Perciformes	Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanus guttatus***	tr	demersal	
Perciformes	Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanus novemfasciatus***	tr	demersal	
Perciformes	Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanus peru***	tr	demersal	
Perciformes	Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanus sp.***		demersal	
Perciformes	Gobiidae	Lythrypnus	***Lythrypnus dalli***	st	demersal	
Perciformes	Gobiidae	Lythrypnus	***Lytripnus sp.***		demersal	
Syngnathiformes	Centriscidae	Macroramphosus	***Macroramphosus gracilis***	dw	mesopelágico	
Stephanoberyciformes	Melamphaidae	Melamphaes	***Melamphaes lugubris***	dw	bento	pelágico
Stephanoberyciformes	Melamphaidae		***Melamphaidae***		bento	pel
Perciformes	Microdesmidae		***Microdesmidae T1***		bent	
Perciformes	Microdesmidae	Microdesmus	***Microdesmus multiradiatus***	tr	demersal	
Perciformes	Sciaenidae	Micropogonias	***Micropogonias sp.***		demersal	
Pleurinectiformes	Bothidae	Monolene	***Monolene asaedai***	tr	demersal	
Mugiliformes	Mugilidae	Mugil	***Mugil sp.***	st - tr	demersal	somero coster
Perciformes	Mullidae		***Mullidae***		demersal	
Perciformes	Mullidae	Mulloidichthys	***Mulloidichthys dentatus***	st	demersal	costero
Angulliformes	Muraenidae		***Muraenidae T1***		demersal	
Perciformes	Serranidae	Mycteroperca	***Mycteroperca sp.***		demersal	
Myctophiformes	Myctophidae		***Myctophidae***		mesopelágico	
Beryciformes	Holocentridae	Myripristis	***Myripristis leiognathos***	tr	demersal	costero
Angulliformes	Ophichthidae	Myrophis	***Myrophis vafer***	st	demersal	costero
Perciformes	Carangidae	Oligoplites	***Oligoplites saurus inornatus***	tr-st	demersal	somero coster
Perciformes	Carangidae	Oligoplites	***Oligoplites T1***	tr-st	demersal	somero coster
Angulliformes	Ophichthidae	Ophichthus	***Ophichthus triserialis***	st	demersal	
Angulliformes	Ophichthidae	Ophichthus	***Ophichthus zophochir***	st	demersal	
Angulliformes	Ophichthidae	Ophichthus	***Ophictidae T1***		demersal	
Ophidiiformes	Ophidiidae		***Ophidiidae T1***		demersal	
Ophidiiformes	Ophidiidae	Ophidion	***Ophidion scrippsae***	st	demersal	costero
Perciformes	Blennidae	Ophioblennius	***Ophioblennius steindachneri***	tr	demersal	costero
Clupeiformes	Clupeidae	Ophistonema	***Opisthonema libertate***	tr	pelágico	epipelágico co
Perciformes	Ophistognathidae	Ophistognathus	***Opistognathus sp.***		bento	demersal
Beloniformes	Hemiramphidae	Oxyporhamphus	***Oxyporhamphus micropterus micropterus***	tr	pelágico	epipelágico
Perciformes	Serranidae	Paranhtias	***Paranthias colonus***	tr	demersal	
Pleurinectiformes	Bothidae	Perissias	***Perissias taeniopterus***	tr	demersal	
Perciformes	Pomacentridae		***Pomacentridae T1***		demersal	
Scorpaeniformes	Scorpaenidae	Pontinus	***Pontinus sp.***		demersal	
Perciformes	Priacanthidae		***Pricanthidae T1***		demersal	costero
Scorpaeniformes	Triglidae	Prionotus	***Prionotus ruscarius***	tr	demersal	
Scorpaeniformes	Triglidae	Prionotus	***Prionotus sp.***		demersal	
Scorpaeniformes	Triglidae	Prionotus	***Prionotus stephanophrys***	st	demersal	somero
Perciformes	Priacanthidae	Pristigenys	***Pristigenys serrula***	st	demersal	somero
Perciformes	Serranidae	Pronotogrammus	***Pronotogrammus multifasciatus***	st	demersal	
Perciformes	Scombridae	Sarda	***Sarda chiliensis***	st	pelágico	costero
Clupeiformes	Clupeidae	Sardinops	***Sardinops sagax***	st-tr	pelágico	costero
Perciformes	Sciaenidae	*Sciaenidae*	***Sciaenidae sp.***	tr-st	demersal	somero
Perciformes	Sciaenidae	*Sciaenidae*	***Sciaenidae T1***		demersal	
Perciformes	Scombridae	Scomberomorus	***Scomberomorus sierra***	tr	pelágico	costero
Perciformes	Scombridae		***Scombridae***		pelágico	
Scorpaeniformes	Scorpaenidae	*Scorpaena*	***Scorpaena guttata***	tm - st	demersal	somero
Scorpaeniformes	Scorpaenidae	*Scorpaena*	***Scorpaena sp.***		demersal	
Scorpaeniformes	Scorpaenidae	*Scorpaenodes*	***Scorpaenodes xyris***	st	demersal	costero
Scorpaeniformes	Scorpaenidae		***Scorpenidae T1***		demersal	
Perciformes	Carangidae	*Selar*	***Selar crumenophthalmus***	st	demersal	costero
Perciformes	Carangidae	*Selar*	***Selar sp.***		demersal	
Perciformes	Carangidae	Selene	***Selene peruviana***	st	bento	pelágico
Perciformes	Labridae	*Semicossyphus*	***Semicossyphus pulcher***	st	demersal	costero
Perciformes	Serranidae		***Serranidae T1***			
Perciformes	Serranidae	Serranus	***Serranus sp. 1***		demersal	
Tetradontiformes	Tetradontidae	Sphoeroides	***Sphoeroides spp.***		demersal	somero
Perciformes	Sphyraenidae	Sphyraena	***Sphyraena ensis***	tr	pelágico	costero
Perciformes	Pomacentridae	Stegastes	***Stegates rectifraenum***	st	demersal	somero coster
Pleurinectiformes	Paralichthyidae	Syacium	***Syacium ovale***	tr	demersal	somero
Pleurinectiformes	Cynoglossidae	*Symphurus*	***Symphurus atramentatus***	tr - st	demersal	somero
Pleurinectiformes	Cynoglossidae	Symphurus	***Symphurus oligomerus***	dw	bento	dem
Pleurinectiformes	Cynoglossidae	Symphurus	***Symphurus sp.***		demersal	
Pleurinectiformes	Cynoglossidae	Symphurus	***Symphurus williamsi***	tr	demersal	somero coster
Syngnathiformes	Syngnathidae	Syngnathus	***Syngnathus sp.***		demersal	somero
Aulopiformes	Synodontidae	*Synodus*	***Synodus lucioceps***	st - tm	demersal	
Perciformes	Labridae	Thalassoma	***Thalassoma sp.***		demersal	
Beryciformes	Trachichthyidae		***Trachichthyidae T1***		mesopelágico	
Perciformes	Carangidae	Trachurus	***Trachurus symmetricus***	st	pelágico	
Perciformes	Trichiuridae	Trichiurus	***Trichiurus nitens***	st	bento	pelágico
Myctophiformes	Myctophidae	*Triphoturus*	***Triphoturus mexicanus***	tr - st	mesopelágico	
Perciformes	Sciaenidae	Umbrina	***Umbrina sp.***		bento	demersal
Stomiiformes	Phosichthydae	*Vinciguerria*	***Vinciguerria lucetia***	dw	mesopelágico	
Perciformes	Haemulidae	*Xenistius*	***Xenistius californiensis***	st - tm	demersal	somero

Tabla VIII. Asociaciones de larvas de peces con los taxones que las conformaron con el promedio de similitud entre las muestras que la conformaron. Valores para cada taxon en cada asociación de Abundancia promedio del taxón en las muestras de la asociación, Promedio de Similitud, Indice entre la similitud y la desviación estandar, Porcentaje de contribución a la identidad de la Asociación y el mismo porcentaje acumulado

ASOCIACIÓN SUR		Similitud 48.74%			
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contrib%	Cum.%
Bentosema panamense	121.92	**25.1**	**1.72**	**51.48**	**51.48**
Triphoturus mexicanus	26.09	**21.76**	**2.81**	**44.63**	**96.12**
Antennarius avalonis	1.74	**0.55**	**0.17**	**1.12**	**97.24**
Vinciguerria lucetia	2.54	0.31	0.18	0.63	97.87
Gobiidae T2	2.32	0.22	0.13	0.44	98.31
Auxis sp.	4.01	0.18	0.14	0.37	98.68
Cyclopsetta panamensis	0.77	0.16	0.09	0.33	99.01
Lophiodes spilurus	1.34	0.06	0.06	0.12	99.13
Syacium ovale	2.82	0.06	0.06	0.12	99.26
Lutjanus argentiventris	0.77	0.06	0.06	0.11	99.37
Symphurus williamsi	0.43	0.05	0.06	0.09	99.46
Micropogonidas sp.	1.94	0.04	0.06	0.09	99.55
Anguiliforme T1	0.6	0.04	0.06	0.08	99.63
Mugil sp.	1.21	0.04	0.06	0.08	99.71
Pronotogrammus multifascatus	0.6	0.03	0.06	0.07	99.78
Albula sp.	0.57	0.03	0.06	0.07	99.85
Lythrypnus dalli	2.14	0.02	0.06	0.05	99.9
Balistes polylepis	0.87	0.02	0.06	0.05	99.95
Lutjanus novemfasciatus	0.57	0.02	0.06	0.05	100

ASOCIACIÓN DE AMPLIA DISTRIBUCIÓN		Similitud 56.05%			
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contrib%	Cum.%
Bentosema panamense	81.79	**55.5**	**2.54**	**99.02**	**99.02**
Auxis sp.	2.45	0.17	0.08	0.31	99.33
Albula sp.	1.05	0.08	0.07	0.15	99.48
Gobiidae T1	0.58	0.06	0.05	0.1	99.59
Erotelis armiger	0.67	0.05	0.04	0.09	99.68
Ophistonema libertate	0.43	0.05	0.04	0.09	99.76
Caranx caballus	0.63	0.04	0.04	0.06	99.83
Lythrypnus dalli	0.58	0.02	0.04	0.04	99.87
Syacium ovale	1.73	0.02	0.03	0.03	99.9
Harengula thrissina	0.21	0.02	0.03	0.03	99.94
Engraulis mordax	0.4	0.01	0.03	0.03	99.96
Gobiidae T2	0.48	0.01	0.03	0.02	99.98
Balistes polylepis	0.17	0.01	0.03	0.02	100

ASOCIACIÓN EPIPELÁGICA COSTERA		Similitud 37.88%			
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contrib%	Cum.%
Bentosema panamense	**818.95**	**14.3**	**3.16**	**37.76**	**37.76**
Syacium ovale	**31.19**	**4.11**	**1.14**	**10.86**	**48.62**
Auxis sp.	**21.77**	**3.34**	**1.04**	**8.82**	**57.44**
Lythrypnus dalli	**17.56**	**2.88**	**1.03**	**7.62**	**65.06**
Balistes polylepis	**26.59**	**2**	**0.73**	**5.28**	**70.34**
Albula sp.	**18.31**	**1.42**	**0.61**	**3.74**	**74.08**
Anguiliforme	**3.35**	**1.02**	**0.48**	**2.7**	**76.78**
Triphoturus mexicanus	**8.71**	**0.95**	**0.46**	**2.52**	**79.3**
Scorpaena guttata	**4.87**	**0.62**	**0.37**	**1.65**	**80.94**
Engraulis mordax	**26.93**	**0.62**	**0.32**	**1.64**	**82.58**
Bothus leopardinus	**4.03**	**0.52**	**0.32**	**1.38**	**83.96**
Gobiidae T2	**5.46**	**0.47**	**0.33**	**1.25**	**85.21**
Caranx caballus	**8**	**0.47**	**0.32**	**1.24**	**86.46**
Carangidae T1	**13.19**	**0.43**	**0.27**	**1.12**	**87.58**
Symphurus williamsi	**3.44**	**0.41**	**0.33**	**1.09**	**88.67**
Ophistonema libertate	**23.82**	**0.37**	**0.27**	**0.97**	**89.64**
Synodus lucioceps	**6.4**	**0.36**	**0.33**	**0.95**	**90.59**
Symphurus sp. 2	**3.68**	**0.32**	**0.24**	**0.86**	**91.45**
Xenistius californiensis	**10.62**	**0.27**	**0.24**	**0.71**	**92.15**
Gobiidae T3	**16.63**	**0.26**	**0.23**	**0.68**	**92.84**
Serranus sp	**2.61**	**0.21**	**0.23**	**0.56**	**93.4**
Anguiliforme T1	**4.42**	**0.19**	**0.19**	**0.51**	**93.9**
Caranx sexfaciatus	**1.05**	**0.18**	**0.18**	**0.47**	**94.37**
Harengula thrissina	**8.85**	**0.16**	**0.15**	**0.41**	**94.78**
Erotelis armiger	**5.21**	**0.15**	**0.19**	**0.4**	**95.18**
Vinciguerria lucetia	**1.47**	**0.14**	**0.18**	**0.37**	**95.55**
Lophiodes spilurus	**1.12**	**0.13**	**0.19**	**0.33**	**95.89**
Cyclopsetta panamensis	**2.89**	**0.12**	**0.14**	**0.33**	**96.21**
Lutjanus argentiventris	**1.88**	**0.09**	**0.14**	**0.24**	**96.45**
Hemanthias signifer	**1.38**	**0.09**	**0.15**	**0.23**	**96.67**
Anisotremus davidsonii	**1.47**	**0.08**	**0.1**	**0.22**	**96.89**
Scorpaenodes xyris	**1.13**	**0.08**	**0.15**	**0.22**	**97.11**
Elops affinis	**2.19**	**0.08**	**0.15**	**0.21**	**97.32**
Selar crumenophthalmus	**3.25**	**0.08**	**0.14**	**0.21**	**97.54**
Oligoplites T1	**2.74**	**0.08**	**0.15**	**0.21**	**97.75**
Eucinostomus gracilis	**1.44**	**0.08**	**0.15**	**0.21**	**97.96**
Prionotus ruscarius	**0.96**	**0.08**	**0.15**	**0.21**	**98.18**
Eucinostomus dawii	**4.95**	**0.08**	**0.15**	**0.2**	**98.38**
Symphurus sp.	**2.3**	**0.07**	**0.15**	**0.2**	**98.57**
Sardinops sagax	**1.47**	**0.07**	**0.1**	**0.19**	**98.77**
Anchoa copressa	1.7	0.05	0.1	0.14	98.91
Lepophidium stigmatistium	0.73	0.05	0.1	0.13	99.04
Opistognathus sp.	2.6	0.04	0.1	0.11	99.16
Abudefduf troschelii	0.84	0.04	0.1	0.1	99.26
Anguiliforme T2	1.74	0.04	0.1	0.1	99.36
Clarkichthys bilineatus	1.2	0.04	0.1	0.1	99.46
Lutjanus peru	0.64	0.03	0.06	0.07	99.53
Scorpenidae T1	0.98	0.02	0.06	0.05	99.58
Diapterus peruvianus	2.14	0.02	0.06	0.05	99.63
Pomacentridae T2	1.68	0.02	0.06	0.05	99.68
Pontinus sp.	0.85	0.02	0.06	0.05	99.72
Gobulus crescentalis	1.86	0.02	0.06	0.04	99.76
Gobiidae T4	1.12	0.01	0.06	0.04	99.8
Perissias taeniopterus	0.28	0.01	0.06	0.04	99.84
Melamphaidae T2	0.68	0.01	0.06	0.04	99.87
Apogon guadalupensis	0.45	0.01	0.06	0.03	99.91
Trichurus nitens	1.51	0.01	0.06	0.03	99.94
Myctophidae T1	0.65	0.01	0.06	0.03	99.97
Lepophidium negropinna	0.87	0.01	0.06	0.03	100

ASOCIACIÓN EPIPELÁGICA GIROS				Similitud: 35.19%	
Especies	Ab. promedio	Sim. promedio	Sim/DS	Contrib%	Cum.%
Bentosema panamense	**564.15**	**22.06**	**4.39**	**62.68**	**62.68**
Synodus lucioceps	**5.31**	**2.06**	**0.54**	**5.84**	**68.53**
Balistes polylepis	**7.33**	**1.74**	**0.39**	**4.95**	**73.47**
Engraulis mordax	**28.95**	**1.55**	**0.42**	**4.42**	**77.89**
Albula sp.	**7.73**	**1.37**	**0.41**	**3.9**	**81.79**
Erotelis armiger	**13.67**	**1.18**	**0.36**	**3.37**	**85.16**
Auxis sp.	**3.73**	**0.68**	**0.3**	**1.94**	**87.1**
Scorpaena guttata	**2.63**	**0.57**	**0.21**	**1.62**	**88.71**
Trichurus nitens	**2.75**	**0.48**	**0.26**	**1.35**	**90.07**
Ophistonema libertate	**15.33**	**0.46**	**0.21**	**1.31**	**91.38**
Syacium ovale	**2.66**	**0.41**	**0.21**	**1.17**	**92.55**
Eleotris picta	**6.7**	**0.4**	**0.2**	**1.14**	**93.69**
Lythrypnus dalli	**1.91**	**0.4**	**0.2**	**1.14**	**94.82**
Pontinus sp.	**3.16**	**0.27**	**0.16**	**0.77**	**95.59**
Eleotridae T1	**24.03**	**0.26**	**0.16**	**0.73**	**96.32**
Carangidae T1	**4.88**	**0.25**	**0.16**	**0.72**	**97.04**
Anisotremus davidsonii	**5.99**	**0.25**	**0.16**	**0.72**	**97.76**
Abudefduf troschelii	**1.81**	**0.21**	**0.15**	**0.59**	**98.35**
Serranus sp	**1.45**	**0.15**	**0.16**	**0.43**	**98.79**
Triphoturus mexicanus	**3.29**	**0.13**	**0.11**	**0.36**	**99.15**
Caranx caballus	0.92	0.05	0.07	0.15	99.3
Anguiliforme T2	1.39	0.05	0.07	0.14	99.44
Symphurus sp. 2	1.51	0.04	0.07	0.12	99.56
Lepophidium negropinna	0.91	0.04	0.07	0.11	99.67
Symphurus williamsi	0.79	0.04	0.07	0.11	99.78
Xenistius californiensis	1.5	0.03	0.07	0.08	99.86
Oligoplites T1	0.85	0.03	0.07	0.07	99.93
Stegastes rectifraenum	2.03	0.02	0.07	0.07	100

DISCUSIÓN GENERAL.

En esta sección se discuten las condiciones hidrográficas y su efecto en la distribución tridimensional de larvas de peces, y su evolución estacional a través de la época de invierno (fase anticiclónica), verano (fase ciclónica) y la transición entre ambas fases (primavera) en el Archipiélago Central del Golfo de California. Primero se discute la evolución estacional del sistema frontal, el cual fue la única estructura que permaneció durante las tres temporadas. Posteriormente, se discute sobre la diferencia en las condiciones estacionales en cada una de las zonas en que, con base al sistema frontal mantenido por la mezcla vertical, se dividió el área de estudio en: zona norte, zona de mezcla vertical, y zona sur. Seguido de esto, se discute acerca de la recurrencia de estructuras hidrográficas de mesoescala en cada una de las temporadas y su influencia en la distribución de la abundancia de larvas y zooplancton, para finalmente discutir sobre la presencia de hábitats larvarios recurrentes y las asociaciones de larvas presentes en la zona durante las tres temporadas.

El sistema frontal y su evolución estacional

El **sistema frontal** permaneció durante las tres épocas en área del Archipiélago Central. Esta fue la estructura de mesoescala más relevante y con mayor influencia en la dinámica físico-biológica en el Archipiélago durante el periodo de estudio. La turbulencia y baja temperatura presentes en la zona de mezcla vertical representaron una barrera física para organismos planctónicos por sus características hidrográficas sostenidas y contrastantes con las de zonas adyacentes, y poco aptas para el desarrollo de la comunidad zooplanctónica; esto separó claramente los tres ambientes. El cambio entre las condiciones físicas del agua de la zona de mezcla vertical y la zona sur, fue lo que mantuvo un **sistema frontal** cuasi permanente, que evolucionó temporalmente en su posición y fuerza del gradiente, y el cual, por no ser un frente de densidad no compensada no permitió fácilmente el intercambio de agua entre un lado y otro del mismo, convirtiéndolo en una barrera para organismo planctónicos. Otros autores han encontrado también que los frentes de densidad son barreras efectivas y mecanismos de retención para organismos del zooplancton como **Munk et al. (1999)** en el mar del Norte, **Lough y Manning (2001)** o **Molinero et al. (2008)** en un frente de densidad en el noroeste del mar Mediterráneo. Otros frentes cuya densidad esté compensada permiten con mayor libertad el intercambio de agua y organismos planctónicos entre un lado y otro, sirviendo solo zonas de concentración de organismos y no

como barreras **(Yanagi et al., 1991).**

La **zona de mezcla vertical** mantuvo el contraste en las condiciones físicas y el sistema frontal, y la capa superior de la columna de agua se enriquece favoreciendo la productividad primaria, y funcionando como zona fuente desde donde se exporta agua rica en nutrientes y clorofila que ayudan al sostenimiento del ecosistema pelágico de las zonas adyacentes, especialmente durante la etapa de transición. Las condiciones de baja temperatura y turbulencia representan una barrera física para organismos planctónicos, y por sus características hidrográficas tan contrastantes esta fue un hábitat poco apto para el desarrollo larvario. En esta zona los valores abundancia de larvas y biomasa de zooplancton fueron los mas bajos durante todo el periodo estudiado, lo que concuerda con lo descrito por **Danell-Jiménez et al. (2009)** durante el verano y por **Sánchez-Velasco et al. (2009)** durante el verano e invierno en sus fases tempranas y maduras**.** La baja abundancia en la zona puede deberse también a que esta es la que presentó una menor retención de partículas según el modelo de **Marinone et al. (2011).** En la **zona norte** se presentaron los cambios mas abruptos entre temporadas con una variación de su temperatura superficial de 9 a 38ºC en invierno y verano respectivamente **(Soto-Mardones et al., 1999)** y en la profundidad de la capa de mezcla, lo que coincide con lo planteado por **Martínez-Sepúlveda, (1994)**, lo que favorece que durante el invierno, cuando la capa de mezcla alcanza los valores máximos en el área de estudio, aumente la productividad, por la turbulencia y homogeneización de la capa superficial, y la termoclina se debilite. Durante el verano y la transición, esta zona se estratificó parcialmente, pero la termoclina siempre tiende a dispersarse, probablemente debido a la influencia de las ondas internas que viajan hacia el norte provenientes de la zona de mezcla vertical. Así mismo, los procesos biológicos de la zona se ven fuertemente influenciados por el agua enriquecida exportada desde la zona de mezcla vertical, y la zona costera sobre la plataforma representó un hábitat larvario constante. De acuerdo con **Sánchez-Velasco et al. (2009),** esta zona es una de las que presenta los valores de abundancia y riqueza de larvas más elevada por sus características batimétricas, hidrográficas, y por el aporte de nutrientes desde la zona de mezcla vertical durante el verano, adicionalmente en esta temporada presenta la mayor retención de partículas, manteniendo las larvas en áreas cercanas a donde fueron desovadas **(Marinone et al., 2011)**. La **zona sur**, fue la que cambió en menor medida a través de las diferentes temporadas. Su característica principal fue la mayor estabilidad en la columna de agua, presentando cierto grado de estratificación incluso durante el invierno. La combinación de esta con la retención de organismos favorecida

por el sistema frontal, suscitó la formación de un hábitat larvario constante (adyacente al frente y por encima de la picnoclina) a través de la estacionalidad donde fue registrada la mayor abundancia de larvas y biomasa de zooplancton, así como riqueza de especies de larvas de peces. Esta fue la única zona con presencia de dos asociaciones de larvas de peces durante las tres temporadas. La convergencia de la mayor abundancia y diversidad de larvas durante todas las temporadas en la zona frontal puede deberse a que en el sur del Golfo de California se presenta el mayor transporte de partículas durante de sur a norte, y aunque no es de los valores más altos como en otras zonas del Golfo de California, al sur de la zona frontal se presenta retención de partículas durante el invierno y el verano **(Marinone et al., 2011)**.

El **límite** entre la zona sur y la zona de mezcla vertical fue el sistema frontal propiamente, el cual evoluciona temporalmente en su posición y orientación de su eje debido a la intensidad de las corrientes, estratificación de la columna de agua, entre otros. Lo anterior concuerda por lo propuesto por **Lavín y Marinone (2003)** quienes con base a datos físicos establecieron el limite entre la zona sur y la zona del Archipiélago Central "justo al sur de los umbrales de las grandes islas", el cual coincide en su zona geográfica, aunque en este trabajo se refirió con mayor precisión, y se observaron cambios estacionales en su extensión y en la orientación de su eje. Otros autores como **Aceves-Medina et al. (2004)** y **Angulo-Campillo (2009),** basados en muestreos de varias temporadas, han propuesto la zona de las islas como límite entre dos comunidades biológicas (larvas de peces y moluscos holoplanctónicos)**.** En este trabajo se propone al sistema frontal como un límite claro, con variación estacional en su posición y orientación, basado en características físicas y biológicas (clorofila, biomasa de zooplancton, abundancia y asociaciones de larvas de peces), el cual separa ambas zonas en distintas provincias oceanográficas bio-físicas.

El límite que se definió entre la zona norte y la zona de mezcla vertical fue un línea entre la punta sur de Isla Ángel de la Guarda y la punta oeste de Isla Tiburón, debido a que a partir de aquí fueron encontradas diferentes asociaciones de larvas de peces hacia el norte y diferencias en los hábitats larvarios. Esta zona coincide con el gradiente horizontal de temperatura superficial mas fuerte, aunque no existió un frente tan conspicuo como entre la zona sur y la zona de mezcla vertical. Lo anterior difiere con lo propuesto por **Lavín y Marinone (2003)** quienes establecieron el inicio de la zona norte a partir de este línea también, pero solo sobre el área sobre la plataforma continental, y con lo propuesto con autores que proponen límites biogeográficos en el Golfo de California (i.e. **Aceves-Medina et al., 2004; Angulo-Campillo, 2009)**

quienes generalmente incluyen la zona del Archipiélago Central junto con la zona norte del golfo en una sola zona. En este trabajo se observó como al norte de dicha línea las condiciones ambientales, asociaciones de larvas de peces y la abundancia de biomasa de zooplancton cambiaron en su distribución, y aunque durante el invierno, época de máxima homogenización ambiental, se mantuvieron diferentes asociaciones en las zonas oceánica y costera, fue la época cuando la zona de mezcla vertical se separó incluso por un chorro de la zona norte, reteniendo los organismos planctónicos.

El frente en combinación con el patrón de circulación de cada época favoreció la formación de estructuras que retuvieron nutrientes y organismos (como los giros) o los dispersaron (chorros, filamento, y meandro). La formación de estructuras asociadas a sistemas frontales ha sido algo frecuentemente descrito en sistemas semi permanente como el de la corriente de Kuroshio **(Nakata 2000, Kasai et al. 2002)**, el frente subpolar en el Atlántico norte **(Fernández et al. 2005)**, o el norte del Mediterráneo **(Stemmann et al. 2008)**. Aunque cabe señalar que en los trabajos anteriores no abarcan varias temporadas, el sistema frontal del Golfo de California en sí mismo funcionó como mecanismo de retención desde el invierno hasta el verano, y probablemente también los sea durante la transición verano-invierno, independientemente de la posición de su eje. Esto fue documentado ya en el mismo sistema frontal durante el verano por **Danell-Jiménez et al. (2009)** quienes encontraron la mayor concentración de biomasa y larvas de peces en estaciones sobre el lado sur del frente térmico; y por **Inda-Díaz et al. (2010)** quienes encontraron altos valores de biomasa zooplanctónica y larvas en preflexión de *Sardinops sagax* y *Engraulis mordax* al mismo lado sur del frente durante el invierno. Y en este trabajo se corrobora que funciona como mecanismo de retención también durante el periodo de transición de primavera. La función de frentes como mecanismos de retención ha sido ampliamente documentada, desde el trabajo de **Uda (1959)** se sugirió que las zonas frontales actúan como límites en la distribución de organismos del planctónicos, señaló también que dichas zonas de convergencia son zonas donde se favorecen acumulaciones de plancton. La concentración de biomasa de zooplancton y larvas de peces cercana al frente entre la zona de mezcla vertical y sur del área de estudio es consecuente con lo encontrado en otros trabajos. **Grioche y Koubbi (1997)** sostienen que esto se relaciona a la concentración de partículas sobre estas estructuras, incluyendo presas de las larvas, y mayor productividad primaria. Y los mismos autores señalan que el cambio en la posición y fuerza de los frentes en zonas someras favorece el intercambio de organismos y partículas entre sus lados, puede ser aprovechado por las larvas de algunas especies para llegar a zonas de re-

clutamiento, y que además influye en la formación de asociaciones de larvas de peces.

En el caso del sistema frontal del Golfo de California, al encontrase en una zona oceánica, esta actuando como barrera entre dos ambientes diferentes, manteniendo las especies a un lado y otro del mismo, influyendo directamente en la formación de asociaciones de larvas y sus hábitats planctónicos con barreras bien definidas, y como mecanismo de retención. Otros trabajos como el de **Sabatés y Olivar (1996)** documentaron como la posición de un frente de talud continental limitaba la dispersión de larvas de especies costeras hacia la zona oceánica, y como la distribución de las asociaciones cambiaba de acuerdo al cambio de posición del frente, y **John et al. (2004)** en el sistema frontal oceánico de Angola-Benguela describieron como el cambio en la posición del frente relacionado con la intrusión de agua cálida hacia el lado frío al sur del frente transportaba larvas del norte hacia el sur. Sin embargo, en este caso, el sistema frontal además de cambiar su posición latitudinal por el cambio en la fuerza de las corrientes que mezclan la columna de agua sobre los umbrales, que seria lo más parecido a lo descrito por los autores antes mencionados, nos encontramos con un cambio en la posición de su eje (de transversal al golfo a paralelo) y en su extensión (de todo lo ancho en invierno a la mitad en verano), lo cual implica cambios más severos en el régimen de circulación y por tanto del acoplamiento de procesos biológicos al mismo. Algunos de los cambios implicados en dicha evolución podría ser el intercambio mas libre o constante de organismos entre el norte y sur del Golfo a través de los umbrales solo en cierta época (transición-verano) y de especies cuyas larvas se encuentran en zonas costeras, y la función como barrera efectiva del frente a todo lo ancho del Golfo solo durante el invierno. Cabe señalar que la función como mecanismo de retención del frente se mantiene a través de las tres temporadas, influyendo principalmente en especies cuyas larvas habitan la zona epipelágica oceánica.

Adicionalmente, los organismos retenidos en la zona del frente pueden ser dispersados por la circulación regional. En este trabajo fue encontrado que durante el invierno el frente funcionó como barrera efectiva a todo lo ancho del Golfo, sin embargo esto contrasta con lo descrito por **Marinone et al. (2011)** quien a través de un modelo numérico sugirió que existe un transporte neto elevado del norte al sur a través de la zona de mezcla vertical. La diferencia puede deberse a que ellos sugieren la dinámica general para la temporada, y en este trabajo se muestra lo que sucedió en el momento de los muestreos. Probablemente lo sugerido en ambos trabajos este sucediendo intercaladamente. Por otro lado, durante el verano y la transición, los organismos concentrados o los nutrientes traídos a la superficie por la mezcla vertical en

la zona del frente, podrían ser transportados al sur y norte por la circulación estacional, influyendo fuertemente en la dinámica del ecosistema, lo que concuerda con lo modelado por **Marinone et al. (2011)**. Con los resultados de este trabajo se sugiere que a pesar del poco contraste en las variables físicas entre la zona de mezcla vertical y la zona sur durante el invierno, este actuó como una barrera superficial a todo lo ancho del Golfo, y favoreció la concentración de zooplancton. Durante la transición, su eje se posicionó paralelamente al Golfo, permitiendo el intercambio de agua superficial y sus propiedades entra la zona norte, sur y la zona de mezcla vertical en la época de menor circulación, pero este se mantuvo como una estructura de retención de organismos. Mientras que durante el verano, su posición volvió a ser transversal al Golfo, pero solo actuó como barrera parcial del lado peninsular, permitiendo un intercambio activo de sur a norte en su lado continental.

Recurrencia de estructuras hidrográficas y retención de organismos.

Los **puntos de mayor abundancia de zooplancton y larvas de peces** fueron encontrados sobre estructuras hidrográficas tales como el frente térmico y los giros, durante las tres épocas que fueron superficiales (máximo 100m). La circulación estacional de cada temporada influyó en la formación de estructuras en el área de estudio, a las cuales se asocian procesos biológicos acoplados, al generar condiciones de retención (como los giros anticiclónicos y el frente), o dispersión (como los chorros) que mantienen o dispersan las larvas en zonas favorables para su desarrollo. La presencia de estructuras hidrográficas de mesoescala y sub-mesoescala en el área de estudio fue recurrente durante las tres temporadas. La temporada más activa en cuanto a circulación fue el verano, mismo que tuvo la mayor cantidad de estructuras, y la transición por su parte solo presentó como estructura de mesoescala el frente térmico, reflejando su dinámica más reducida por no ser una fase madura. En las estructuras registradas durante este estudio se observó la interacción de biota y procesos oceánicos y costeros debido a que el Golfo de California es un mar semi-cerrado muy estrecho, al encontrar larvas de especies oceánicas y costeras en todas las estructuras. Evidentemente existió una dominancia de especies costeras en estructuras cercanas a dicha zona, y viceversa en la zona oceánica.

La única estructura recurrente en las tres temporadas fue el frente entre la zona de mezcla vertical y la sur, donde fue encontrada la mayor abundancia y riqueza de larvas. En las otras temporadas fueron encontradas diferentes estructuras pero siempre con mayor abundancia de larvas en estaciones sobre estas. La estructuras común a

dos temporadas fue un giro anticiclónico en la zona sur adyacente al frente fue registrado (invierno y el verano). Durante el verano un pequeño giro en la zona norte sobre la plataforma y el giro ciclónico en la cuenca Delfín fueron registrados, y por último, durante la época de transición, un filamento y un meandro provenientes de la zona de mezcla vertical hacia el norte y sur durante la transición fueron las estructuras registradas en el área de estudio. La abundancia de larvas fue mayor sobre las estructuras mencionadas con respecto al área circundante. Esta distribución es coherente con lo sugerido por **Bakun (1996)** respecto a que las estructuras pueden actuar como mecanismo de enriquecimiento, concentración y retención de nutrientes y organismos del plancton (como larvas de peces y sus presas). La concentración de organismos del zooplancton parece ser una constante en todos los océanos del mundo en diferentes tipos de estructuras, así tenemos que **Muhling et al. (2007)** encontraron mayor concentración de larvas de peces en dos giros en el océano abierto al oeste de Australia. **Heath et al. (1987)**, describieron como *Clupea harengus* sincronizó su desove a la formación de un giro que retuvo las larvas por dos semanas en la costa norte de Escocia. Y **Fiedler (1986)** detectó retención de huevos y larvas de *E. mordax* en una serie de giros en las costas de California. **Sabatés y Olivar (1996)** detectaron como la posición de un frente sobre el talud continental retenía zooplancton y limitaba la dispersión de larvas hacia la zona oceánica. Y en dos frentes oceánicos, **Moser et al. (1993)** detectó agregaciones de biomasa de zooplancton y larvas de peces en el frente de Ensenada, y por su parte **John et al. (2004)** encontró un patrón similar de acumulación de biomasa zooplanctónica y larvas en el sistema frontal de Angola-Benguela en la costa oeste de África.

Además de la concentración de biomasa de zooplancton y larvas de peces sobre el frente térmico, durante el **invierno y el verano** se registraron valores altos de abundancia en un giro anticiclónico asociado al chorro del frente se concentraron, así como el mayor número de especies en dichas temporadas. En cuanto a la abundancia es consecuente con lo encontrado por **Nakata et al. (2000)** en un giro producido por la inestabilidad en el frente de la corriente de Kuroshio, el cual concentró larvas de anchoveta que habían sido desovadas en la zona costera, advectadas hacia el frente, y posteriormente concentradas por dicho giro (el cual tuvo productividad elevada en su centro y favoreció el desarrollo de la trama trófica). Esto pudo haber sucedido también en el giro anticiclónico asociado al frente en ambas temporadas, ya que los valores de temperatura, salinidad y oxígeno en el área de los giros indican que el agua en su centro provino desde la zona de mezcla vertical y probablemente haya estado enrique-

cida en nutrientes favoreciendo la productividad primara y retención de organismos. Durante el **verano**, además fueron registrados: (i) un giro anticiclónico sobre la plataforma continental al norte de Isla Tiburón, y en el cual pudo haber sucedido un proceso similar; este giro pudo haberse formado debido a la inestabilidad causada por la circulación de la corriente costera, misma que pasa a través de la zona de los umbrales, y que probablemente transportó agua rica en nutrientes que fue atrapada en dicho giro, concentrando larvas de peces en un hábitat productivo, favoreciendo una riqueza de especies elevada. De acuerdo con **Marinone et al. (2011)** esta zona tiene durante el verano los valores máximos de retención de partículas, quizá por la presencia de este tipo de estructuras. Y (ii) el giro ciclónico al norte de Isla Ángel de la Guarda, el cual se forma a causa de la circulación general y es estacionalmente reversible **(Carrillo et al., 2002)**; este giro anticiclónico, que en teoría debería ser mas productivo en su centro por formar un domo en las isolíneas a su centro y traer agua productiva a la zona fótica, tuvo valores bajos de biomasa de zooplancton y abundancia de larvas de peces en su centro debido probablemente a la advección causada por el mismo, tal como proponen **Marinone et al. (2011),** ya que en este giro se produce un gran desplazamiento de partículas en su borde, no permitiendo la concentración de larvas y biomasa de zooplancton. Tal vez por lo anterior, este hábitat solo fue ocupado por pocas especies. La columna de agua en su centro estuvo fuertemente estratificada, y los valores de fluorescencia mas altos se encontraron sobre la picnoclina (~40m), debido a esto no se detectaron valores altos de clorofila en su centro en las imágenes de satélite **(Fig. 10.2)**.

Durante la **transición** de primavera, la cual fue la temporada con menor productividad se distinguieron dos estructuras de sub-mesoescala que caracterizaron la dinámica de la época. Las dos tuvieron origen en la zona de mezcla vertical, las dos transportaron agua rica en nutrientes traída a la superficie por la mezcla vertical, hacia el norte y el sur respectivamente, y ambas fueron favorecidas por la orientación del eje del frente térmico. El filamento detectado en las imágenes de satélite y en la distribución de nutrientes **(Fig. 9.2 y 9.8)** coadyuvó a sostener la productividad en la zona norte en una época poco productiva, cuando la corriente costera que transporta agua enriquecida constantemente desde el sur y mantiene la productividad **(Sánchez-Velasco et al. (2009)** no está bien establecida. Del mismo modo, los valores de larvas de peces y biomasa de zooplancton mas bajos en la zona de mezcla vertical y mas elevados en la zona de la plataforma durante el verano temprano y maduro, coincide con lo descrito por **Sánchez-Velasco et al. (2009),** confirmando lo propuesto en su

modelo conceptual acerca de la función de la zona de mezcla vertical como fuente de nutrientes y organismos. Aunque en este trabajo se muestra uno de los mecanismos por el cual puede estar sucediendo, estructuras de sub-mesoescala como los filamentos, en el contexto de menor dinámica general en la zona. La formación de filamentos y meandros en zonas frontales ha sido bien documentada, y para el sistema frontal del Golfo de California **Argote et al. (1995)** sugirieron que este tipo de estructuras eran recurrentes en la zona, y **Navarro-Olache et al. (2004)** documentaron la formación y evolución de un filamento hacia la zona sur, el cual duró 10 días y se extendió 110 km a una velocidad de 50 cm/s. Por su parte, en el meandro que se extiende hacia el sur del frente y transportó agua enriquecida desde la zona de mezcla vertical, se registraron también valores altos de nutrientes y clorofila, y adyacentes a esta estructura, valores de biomasa de zooplancton y larvas de peces mas elevados. La función como mecanismos de transporte de este tipo de estructuras en zonas frontales ha sido documentada también por **Stegman y Yoder (1996)**, documentaron la retención de organismos en un frente costero e identificaron algunos filamentos que sirvieron como mecanismos de transporte de larvas de *Brevoortia tyrannus* (Clupeidae) hacia zonas de reclutamiento en las costas de Florida. **Fortier et al. (1992)** documentaron también el transporte de larvas de peces entre un lado y otro del frente de la corriente de Gaspé en el norte del Mediterráneo a través de filamentos.

Aunque las estructuras hidrográficas registradas en este estudio son superficiales, la influencia en la concentración de biomasa de zooplancton, y abundancia y riqueza de larvas de peces fue de 0-200m. Cabe señalar esto es debido a que algunas de estas estructuras también definieron hábitats larvarios que fueron ocupados por diferentes asociaciones, pero su influencia en la distribución de las asociaciones no fue en toda la columna de agua. Por ejemplo, en la zona frontal existieron estaciones donde hubo abundancia elevada de zooplancton y larvas en todos los estratos, pero donde los dos primeros correspondieron a determinada asociación, y los dos más profundos a otra. Evidentemente en los estratos más profundos hubo menor abundancia de larvas y biomasa de zooplancton, pero la influencia de las estructuras pudo ser observada al registrar valor mas altos que en general para el estrato.

ASOCIACIONES DE LARVAS DE PECES Y LÍMITES HIDROGRÁFICOS.

Riqueza y abundancia larvaria.

De las 20,046 larvas obtenidas durante los tres cruceros, el 42% fue encontrada

durante el verano (8338 larvas), seguido de las encontradas del 35% durante el invierno (6839 larvas) y el 22% durante la transición (4869 larvas) fue la época con menor número de larvas **(Tabla XI-I)**. Esto es coherente con lo que ha sido encontrado en los dos trabajos anteriores mas relevantes en cuanto a la composición y abundancia de larvas de peces en el Golfo de California, **Moser et al. (1974)** y **Aceves-Medina et al. (2003)** mostrando al verano como la época de mayor abundancia. Durante las tres temporadas la mayor abundancia de larvas de peces recayó en un número pequeño de especies siendo el verano la temporada con mayor equitabilidad en las especies.

El número total de taxones registrados en todo el estudio fue de 169 **(ver AAnexo 3)**, que representan el 60% de los 283 registrados por **Aceves-Medina et al. (2003).** Tal diferencia se debió probablemente a las diferentes coberturas en espacio y tiempo de los muestreos realizados en cada trabajo. Mientras que dichos autores muestrearon a todo lo largo del año y en todo el Golfo de California, en este trabajo solo se restringió a la zona del Archipiélago Central. A pesar de esto, el porcentaje representado en este trabajo es elevado respecto al encontrado en otros trabajos debido a que la ictiofauna del norte y el sur convergen en la zona del Archipiélago Central, donde se encuentra una alta variación espacio-temporal en la composición de especies **(Castro-Aguirre et al., 1995)**. La mayor **riqueza** de taxones fue encontrada durante el verano (123) de los cuales el 66% fueron exclusivos a esta temporada, seguido de la transición (78) con 46% encontrados solo en esta etapa, y finalmente el invierno (36) con 55% de taxones presentes solo en esta fase, proporciones que concuerdan con encontrado por **Sánchez-Velasco et al. (2009)** quienes muestrearon en épocas similares. Adicionalmente en este fue observado un porcentaje elevado de especies exclusivas a cada temporada, lo que sugiere que las condiciones hidrográficas específicas en cada temporada son aprovechadas por para reproducirse por diferentes especies, información que no se había sido precisada.

Durante el invierno el 96% de la abundancia fue aportado por 5 taxones (13%), en la transición el 90% de la abundancia total fue dado por 18 taxones (23%), y durante el verano el 90% de la abundancia fue dada por 22 especies (17%); lo anterior resalta a la transición de primavera como la época con menor abundancia pero mayor equitabilidad **(Tabla XI-I)**, y como durante el verano el ecosistema pelágico es dominado por unas cuantas especies. Durante el **invierno** existen condiciones muy homogéneas en el área de estudio, sin embargo las condiciones de alta productividad, y aguas enriquecidas en oxígeno y biomasa zooplanctónica favorecieron el desarrollo de algunas especies principalmente oceánicas. Contrario a lo encontrado por **Aceves-Medina et al.**

(2003) un porcentaje elevado (41%) de especies correspondió a aquellas con afinidad tropical, mientras que el 52% correspondieron a especies de afinidad templada o subtropical. Las comunidad de larvas fue dominada por especies pelágicas costeras **(Tabla XI-I)**, de las cuales las más abundantes fueron los epipelágicos *Engraulis mordax* (51%) y *Sardinops sagax* (3.77%), los mesopelágicos *Leuroglossus stilbius* (31%), *Diogenichthys laternatus* (8%), y el demersal *Citharichtys fragilis* (1.30%) lo cual no es diferente a lo esperado de acuerdo a la literatura previa (**Moser et al., 1974**; **Aceves-Medina et al., 2003; Sánchez-Velasco et al., 2011)**. Durante la **transición** de primavera, la cual fue la temporada con menor productividad, y poca disponibilidad de hábitat en la vertical, un número significativo de especies desovan exclusivamente bajo estas condiciones, siendo las zonas costeras las que tuvieron mayor abundancia y riqueza de especies de larvas de peces, y las especies de hábitos demersales costeros (78%) las que dominaron en riqueza. Aunque al igual que lo descrito por **Aceves-Medina et al. (2003)**, las especies hábitos pelágicos contribuyeron con el 14%, mientras que las mesopelágicas solo con el 5%, aunque fueron las más **abundantes** el epipelágico *Opisthonema libertate* (24%), y los mesopelágicos *Benthosema panamense* (14%), y *Triphothurus mexicanus* (11%) **(Tabla XI-I)** al igual que lo encontrado por **Sánchez-Velasco et al. (2009)**. La afinidad de la mayor parte de las especies (52%) presentes en esta transición fue tropical-subtropical, seguido de las subtropicales (29%), lo que puede explicarse debido a que el Golfo de California tiene una mayor cantidad de especies afines a dicha región **(Aceves-Medina et al. 2003)**, y debe tomarse en cuenta también que el muestreo se realizó durante el mes de junio, mas cercano a la época del verano. Durante el **verano** desovan un mayor número de especies, y la abundancia total de larvas es la mayor, probablemente debido a que es más complejo en su dinámica hidrográfica, a la vez que existe un contraste mayor entre las condiciones ambientales a través de columna de agua, y entre zonas, ofreciendo diferentes ambientes con fronteras bien marcadas para el desove de las especies. Durante esta temporada dominó la presencia de especies con afinidad tropical (51%), seguido de las subtropicales (39%). Las especies mas abundantes fueron los mesopelágicos *Benthosema panamense* (68%), *Triphothurus mexicanus* (2%), y *Syacium ovale* (2%). Aunque el mayor número de especies fue de hábitos demersales (94%), seguido de las especies pelágicas (15%) y finalmente las especies mesopelágicas (9%) **(Tabla XI-I)**.

De manera general la composición de las especies y abundancia de las larvas de peces registradas en este estudio coinciden con lo encontrado en trabajos anteriores como los de **Moser et al. (1974), Aceves-Medina et al. (2003),** y **Sánchez-Velasco**

et al. (2009), pero hace énfasis en la distribución espacial de la abundancia y riqueza de larvas relacionadas ambas con estructuras hidrográficas de mesoescala. Teniendo como estructura principal el frente térmico, el cual en su lado sur presenta la mayor abundancia y riqueza de especies de larvas, excepto durante la transición cuando su eje es paralelo al Golfo, y ambas variables son mayores en la zona costera continental. Del mismo modo, también se encontraron asociadas una mayor cantidad de larvas y especies a las estructuras menos duraderas como los giros asociados al frente, el filamento y el meandro.

Recurrencia espacio-temporal de asociaciones.

En el Archipiélago Central del Golfo de California, el sistema frontal es la estructura que influye mayormente en la distribución de las asociaciones y formación de hábitats larvarios en cada época por su permanencia a lo largo de las mismas. La presencia de asociaciones de larvas de peces en la zona frontal es recurrente, y aunque no son las mismas en todas las temporadas, fue encontrada cierta coherencia en la ocupación espacial de las asociaciones en determinados hábitats, y naturalmente, en la afinidad y hábitos de las especies que las conformaron.

Una zona que se distinguió por haber sido un hábitat larvario ocupado por asociaciones similares durante las tres estaciones fue la **zona sur** del área de estudio. La cual presenta una dinámica muy diferente a las de la zona norte y zona de mezcla vertical, al ser más estable a lo largo del tiempo. En esta zona es donde ocurre el mayor transporte neto de partículas sobre la plataforma continental, trayendo larvas de especies de la zona sur hasta la zona del Archipiélago Central y en adyacente al frente se retienen partículas por algún tiempo (**Marinone et al., 2011)**. Este zona tuvo como límite norte el sistema frontal. Durante el invierno y el verano, cuando se formó un giro anticiclónico asociado al frente, se encontraron dos tipos de distribución de asociaciones. Una de sobre el giro anticiclónico, y la otra en el resto de las estaciones de la zona sur. Ambos tipos de distribución ocuparon la totalidad de la columna de agua. Las asociaciones presentes sobre los giros fueron la de mayor riqueza de especies durante el verano y el invierno, y fueron conformadas por especies de la zona sur, especies de amplia distribución, y especies exclusivas de dicho ambiente larvario como *Brecmaceros bathymaster*, *Entrumeus teres*, *Citharichtys stigmaeus*, *Scorpaena guttata* durante el invierno, y durante el verano *Anisotremus davidsonni, Argentina sialis, Bothus leopardinus, Caranx sexfasciatus, Eucinostomus gracilis, Harengula trissina y Scorpaena guttata.* Las asociaciones presentes en las estaciones mas sureñas

fueron compuestas por especies de amplia distribución y especies exclusivas al sur como *Vinciguerria lucetia*, *Scomber japonicus*, y *Entrumeus teres* durante el invierno; *Vinciguerria lucetia*, *Lutjanus novemfasciatus, Mugil sp., Hemanthias signifer, Echiodon exsilium, Citharichtys platophrys* y *Diogenichthys laternatus.* Durante la época de transición no se presentó el giro anticiclónico asociado al frente, pero se registraron una asociación en las estaciones mas sureñas de 0-100m (al igual que el verano y el invierno), compuesta al igual por especies de amplia distribución y exclusivas al sur como: *Entrumeus teres y Triphothurus mexicanus*; y las asociaciones llamadas oceánicas de amplia distribución en las estaciones adyacentes al frente y sobre el meandro. La recurrencia en espacio y tiempo del sistema frontal, favoreció la formación de un hábitat con condiciones adecuadas para el desarrollo larval en la zona adyacente al sur del frente. Durante el invierno y el verano, se presentó un giro anticiclónico asociado al chorro frontal, el cual fue un hábitat para sendas asociaciones. La combinación de el frente, el giro y la columna de agua estratificada creó un hábitat adecuado para el desarrollo larval, probablemente por esto las asociaciones presentes en esta zona fueron de las más ricas en especies. Durante la transición no se formó ningún giro asociado al frente debido a la orientación de su eje, y el frente solo funcionó como mecanismo de retención para larvas de peces y el zooplancton.

En cada una de las temporadas existió una asociación de amplia distribución compuesta por la especie dominante principalmente. Durante el invierno y el verano, dichas asociaciones fueron las únicas que ocuparon la zona de mezcla vertical con evidente decremento en la abundancia de los estratos más profundos. Durante el periodo de transición, no existió una especies súper dominante, la zona de mezcla vertical no fue ocupada, por lo que dos asociaciones compuestas por especies mesopelágicas compartieron el hábitat oceánico en toda la columna de agua (los estratos inferiores tuvieron abundancia larval muy baja; estas asociaciones estuvieron dominadas por los mesopelágicos *Triphothurus mexicanus*, *Benthosema panamense* y *Vinciguerria lucetia*. Durante el invierno, la asociación de amplia distribución estuvo compuesta principalmente por el epipelágico *Engraulis mordax* y se distribuyó en toda la columna de agua, en la parte oceánica de la zona norte, y la zona de mezcla vertical. Durante el verano, la asociación de amplia distribución estuvo compuesta por el mesopelágico *Benthosema panamense*, y estuvo presente ampliamente a partir de los 50m ya que el estrato superficial fue ocupado de manera muy heterogénea por las asociaciones con mayor riqueza de especies, aunque esta dominó en la zona de mezcla vertical y la zona del giro norte. Aunque durante el invierno dominó *Engraulis mordax*, la dominan-

cia de especies mesopelágicas en la abundancia es evidente, lo que es congruente con otros trabajos **(Aceves-Medina et al., 2003; Sánchez-Velasco et al. 2009).**

Las zonas costeras también presentaron asociaciones de especies durante las temporadas de invierno y durante la transición, distribuidas homogéneamente en la columna de agua por ser zonas someras. Durante el invierno la asociación costera se ubico al norte de Isla Tiburón sobre la plataforma continental, mientras que en la zona sur no se registró alguna, sin indicar esto que no haya existido una asociación específica; en la zona costera sobre la plataforma continental al sur del de la zona de mezcla vertical probablemente existió una asociación específica, aunque quizá por la el tipo de circulación estacional (anticiclónica, hacia el sur sobre la plataforma) **(Marinone et al. 2011)** fue dispersada hacia el sur. Durante el invierno la asociación costera se caracterizó por la abundancia del demersal *Citharichtys fragilis*, y del pelágico *Merluccius productus*. Durante la transición, la asociación costera tuvo una distribución mas amplia incluyendo la costa continental desde la zona sur hasta las zona norte, y en estaciones costeras al norte de Isla Ángel de la Guarda en la costa peninsular. En esta temporada la zona costera fue el hábitat larvario ocupado por la asociación más rica en especies y con mayor abundancia de larvas, se caracterizó principalmente por la presencia de especies demersales y epipelágicos costeros como *Ophistonema libertate, Lythrypnus dalli, Etropus crossotus, Symphurus wiliamsii y Scorpaena guttata.*

En el verano no fueron registradas asociaciones exclusivas a las zonas costeras, existiendo dos probables explicaciones: debido a que la red de muestreo no fue dirigida a analizar la comunidad de larvas en dichas zonas y tuvo menos estaciones que en los otros dos cruceros no pudo detectarse una asociación costera, o debido a que la distribución de las mismas fue mucho mas heterogénea en el área de estudio y no hubo barreras físicas que impidieran la dispersión de las larvas hacia zonas oceánicas. Especialmente en la zona al norte de Isla Tiburón, donde durante el invierno y la transición se registró una asociación costera, parece mas factible la segunda explicación debido a que durante el verano existió una giro anticiclónico que probablemente concentro las larvas y mezclo las especies oceánicas y costeras, y la existencia de una asociación en la zona ha sido documentado por **Sánchez-Velaco et al. (2009).**

Las distribución de las asociaciones de larvas de peces frecuentemente encuentran en las estructuras hidrográficas límites en su distribución al delimitar fronteras de hábitats planctónicos, o al funcionar como mecanismos de retención o transporte de las larvas. Lo anterior concuerda con lo descrito por **Grioche y Koubbi (1997)**,

quienes señalaron que la evolución en el tiempo de la posición y fuerza de los sistemas frontales influye en la distribución de las asociaciones de larvas y su posterior reclutamiento. Los resultados de este trabajo enfatizan la importancia del papel de las estructuras hidrográficas de mesoescala como mecanismos que favorecen la formación de hábitats larvarios adecuados para el desarrollo larval, ya que fueron encontradas asociaciones cuya distribución se relacionó con las estructuras, y la mayor riqueza de especies se encontró sobre las mismas.

CONCLUSIONES GENERALES

En este estudio se analizaron las condiciones hidrográficas y su efecto en la distribución tridimensional de larvas de peces durante la época de invierno (fase anticiclónica), verano (fase ciclónica) y su transición (primavera) en el Archipiélago Central del Golfo de California. De los resultados obtenidos se concluye que:

Durante el **invierno** existieron condiciones muy homogéneas en el área de estudio, sin embargo las condiciones de alta productividad, y aguas enriquecidas en oxígeno y biomasa zooplanctónica favorecieron el desarrollo de algunas especies. Se presentaron tres zonas ambientales donde existieron hábitats diferentes para las larvas. La zona de mezcla vertical se caracterizó por la temperatura más baja y alta inestabilidad por la mezcla vertical, y biomasa de zooplancton y abundancia de larvas baja. Estuvo limitada al norte y sur por sendos chorros, uno asociado el frente térmico (el cual se extendió a todo lo ancho del golfo), y otro a la circulación estacional. Solamente fue ocupada por la Asociación de Amplia Distribución dominada por la anchoveta *Engraulis mordax*, la cual fue la especie mas abundante y con distribución mas amplia esta temporada. La zona norte se caracterizó por la capa de mezcla más profunda debido a la convección vertical inducida por el viento. En ella se encontraron dos hábitats diferentes delimitados por la plataforma continental y la corriente hacia el sur: la zona oceánica sobre Canal Tiburón, ocupada por la Asociación de Amplia Distribución en toda la columna de agua, y la zona costera ocupada por la Asociación Plataforma, la cual fue caracterizada por la presencia del lenguado *Citharichtys fragilis*. La zona sur fue aislada superficialmente de la zona de mezcla vertical por el chorro asociado al frente térmico y fue la única zona donde la columna de agua presentó cierto grado de estratificación. Dicha zona estuvo ocupada por dos asociaciones, una relacionada al giro anticiclónico adyacente al frente (Asociación Giro) dominada por los mesopelágicos *Leuroglossus stilbius* y *Diogenichthys laternatus*; y el resto de sus estaciones ocupadas por la Asociación Sur, caracterizada por la presencia las especies *Sardinops sagax* y *Scomber japonicus*, además de los mesopelágicos anteriormente mencionados.

El **verano** es mucho más complejo en su dinámica hidrográfica, con fuerte estratificación en la columna de agua, y contrastes en las variables físicas entre la zona norte, la zona de mezcla vertical y la zona sur; lo cual favoreció la existencia de diferentes ambientes con fronteras bien marcadas para el desove de las especies. Esto se reflejó

en el elevado número de especies (123) que desovan en dicha temporada, en comparación con el invierno y la transición entre estos. La especie dominante fue el mesopelágico *Benthosema panamense*. El frente térmico funcionó como barrera superficial del lado de la costa peninsular, y asociados a este fueron un giro ciclónico sobre el lado frío, y uno anticiclónico en el lado cálido sur. La estratificación en la columna de agua influyó en la distribución vertical de las larvas, al encontrar la mayor abundancia de estas sobre la picnoclina. Las asociaciones de larvas de peces, ocuparon todos los ambientes disponibles, incluyendo los estratos superiores en la zona más fría, la cual no fue ocupada durante la transición. Tres asociaciones ocuparon la zonas de mezcla vertical y la zona sur. Una sobre el frente y su lado sur cálido por arriba de la picnoclina, compuesta por especies epipelágicas, demersales y mesopelágicas, y cuya abundancia y riqueza larval fue la mayor de la temporada. Otra al sur del frente por debajo de la picnoclina, compuesta por especies mesopelágicas, y una más sobre el lado frío del frente, la cual tuvo el menor número de especies y abundancia de larvas, dominada por *Benthosema panamense*.

La **transición** de primavera fue la temporada con menor productividad general y menor abundancia de larvas de peces. Un número significativo de especies desovan exclusivamente bajo estas condiciones, siendo las zonas costeras las que tuvieron mayor abundancia y riqueza de especies de larvas de peces. A diferencia del verano y el invierno, no fue observada una dominancia absoluta de alguna especie. Tuvo una dinámica hidrográfica bien definida, y fue observada poca disponibilidad de hábitat en la vertical para las especies de transición (46%) y el verano (41%). Se registró una zona de baja biomasa y ausencia de larvas que incluyo parte de la zona de mezcla vertical, donde la temperatura fue menor, y algunas estaciones de la parte oceánica en la zona norte. Se registraron cuatro asociaciones de larvas de peces que ocuparon tres hábitats diferentes: Las zonas costeras al norte y sur del archipiélago de 0-10m fueron ocupados por especies demersales costeras (Asociación Costera), cuyo límite hidrográfico fue la corriente costera continental, y la circulación hacia el sur en la costa peninsular. Dos asociaciones ocuparon las estaciones oceánicas de la zona norte, y las estaciones adyacentes al frente térmico, la cuales fueron dominadas por las especies mesopelágicas *Benthosema panamense* y *Triphothurus mexicanus*. La cuarta asociación se distribuyó en la zona sur y su límite hidrográfico fue el frente térmico. Esta asociación estuvo compuesta además por los mesopelágicos anteriormente mencionados, y especies de distribución exclusiva al sur como *Etrumeus teres*.

Las tres zonas hidrográficas que persistieron desde el invierno hasta el verano

en el área de estudio, fueron separadas por la zona de mezcla vertical por mareas. En esta zonas existieron hábitats planctónicos diferentes que fueron ocupados por las asociaciones de larvas. Fue recurrente la presencia de estructuras hidrográficas en toda el área de estudio durante las tres temporadas y pudo observarse la interacción de biota y procesos oceánicos y costeros debido a que el Golfo de California es un mar semi-cerrado muy estrecho. La mayor abundancia de zooplancton y larvas de peces fue encontrada sobre estructuras hidrográficas como el frente térmico, y los giros, algunas de las cuales delimitaron fronteras entre los diferentes ambientes, retuvieron organismos (como los giros anticiclónicos y el frente), o los dispersaron (como los chorros).

El sistema frontal fue el único que permaneció durante las tres épocas influyendo en la dinámica físico biológica del área del Archipiélago Central y zonas adyacentes. La turbulencia y baja temperatura representaron una barrera física para organismos planctónicos por sus características hidrográficas tan contrastantes y poco aptas para el desarrollo de la comunidad zooplanctónica separando los ambientes. Dicho contraste en la propiedades físicas del agua de la zona de mezcla vertical con la zona sur, es lo que mantuvo el **sistema frontal** de densidad no compensada *cuasi* permanente, que evolucionó temporalmente en su posición y contraste, y el cual no permitió fácilmente el intercambio de agua entre un lado y otro del mismo. El frente en combinación con el patrón de circulación de cada época favoreció la formación de estructuras que retuvieron nutrientes y organismos (como los giros) o los dispersaron (chorros, filamento, y meandro).

El sistema frontal en sí mismo funcionó como mecanismo de retención desde el invierno hasta el verano, y probablemente también los es durante la transición verano-invierno, independientemente de la posición de su eje. A pesar del poco contraste en temperatura entre el la zona de mezcla vertical y la zona Sur durante el invierno, este actuó como una barrera superficial a todo lo ancho del Golfo, y favoreció la concentración de zooplancton. Durante la transición, su eje se posicionó paralelamente al Golfo, permitiendo el intercambio de agua superficial y sus propiedades entra la zona norte, sur y de mezcla vertical, pero este se mantuvo como una estructura de retención de organismos. Durante el verano, su posición volvió a ser transversal al Golfo, pero solo actuó como barrera parcial del lado peninsular.

Aceves-Medina, G., R.J. Saldierna-Martínez y E.A. González. 2003. Distribution and abundance of *Syacium ovale* larvae (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) in the Gulf of California. *Revista de Biología Tropical*, 51(2):561-570.

Aceves-Medina, G., S. Jiménez-Rosenberg, A. Hinojosa-Medina, R. Funes-Rodríguez, R.J. Saldierna-Martínez y P.E. Smith. 2004. Fish larvae assemblages in the Gulf of California. *Journal of Fish Biology*, 65:1-16.

Aceves-Medina, G., R. Saldierna-Martínez, A. Hinojosa-Medina, S. Jiménez-Rosenberg, M. Hernández-Rivas y R. Morales-Ávila. 2008. Vertical structure of larval fish assemblages during diel cycles in summer and winter in the southern part of Bahía de La Paz, México. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76(4):889-901.

Aceves-Medina, G., R. Palomares-García, J. Gómez-Gutiérrez, J. Robinson Carlos y R.J. Saldierna-Martínez. 2009. Multivariate characterization of spawning and larval environments of small pelagic fishes in the Gulf of California. *J. Plankton Res.*, 31:1283-1297.

Ahlstrom, E.H. 1959. Vertical distribution of eggs and fish larvae, off California and Baja California. *Fishery Bulletin*, 60:107-146.

Alvarez Borrego Saul y Lara Lara Jose R. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. En: Dauphin and Simoneit, Editores. “The Gulf and Peninsula, Province of the Californias. America Asoc. of Petroleum Geologist, Memoria 47”. Publicado (PA: CEECH9101)

Angúlo Campillo, O.J. 2009. *Taxocenosis de moluscos holoplanctónicos (Mollusca: gastropoda) y su relación biogeográfica en el Golfo de California.* Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 257 p.

Argote, M.L., A. Amador y M.F. Lavín. 1995. Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, 100:16103–16118.

Avalos-García, C., L. Sánchez-Velasco y B. Shirasago. 2003. Larval fish assemblages in the Gulf of California and their relation to hydrographic variability (Autumn 1997-Summer 1998). *Bulletin of Marine Science*, 72(1):63-76.

Azeiteiro, U.M., L. Bacelar-Nicolau, P. Resende, F. Goncalves y M.J. Pereira. 2006. Larval fish distribution in shallow coastal waters off North Western Iberia (NE Atlantic). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69(3):554-566.

Badan-Dangon, A., C.J. Koblinsky y T. Braugartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: Observations of surface thermal patterns. *Oceanológica*, 8(1):13-32.

Bailey, K.M. 1981. Larval transport and recruitment of Pacific Hake Merluccius productus. *Marine Ecology Progress Series*, 6:1-9.

Bakun, A. 1985. Comparative studies and the recruitment problem: searching of generalisations. . *CalCOFI Rep*, *26*, 30–40.

Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean: Ocean processes and marine population dynamics. *California Sea Grant College System, National Oceanic and Atmospheric Adminstration* in cooperation with Centro de Investigaciones Biologicas del Noroeste. 326 p.

Bloom, S.A., 1981. Similarity Indices in Community Studies: Potential Pitfalls. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 5:125-128.

Bray, J.R. y J.T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecology Monograph*, 27:325-349.

Brewer, G.D. y G.S. Kleppel. 1986. Diel vertical distribution of fish larvae and their prey in nearshore waters of southern California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 27:217-226.

Brown, J., A.E. Hill, L. Fernand y K.J. Horsburgh. 1999. Observations of a Seasonal Jet-like Circulation at the Central North Sea Cold Pool Margin. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 48(3):343-355.

Bruce, B. 2001. Influence of mesoscale oceanographic processes on larval distribution and stock structure in jackass morwong (Nemadactylus macropterus: Cheilodactylidae). *ICES J. Mar. Sci.*, 58:1072-1080.

Calderón-Aguilera, L.E., S.G. Marinone y E.A. Aragón-Noriega. 2003. Influence of oceanographic processes on the early life stages of the blue shrimp (*Litopenaeus stylirostris*) in the Upper Gulf of California. *Journal of Marine Systems*, 39:117-123.

Carrillo, L.E., M.F. Lavín y E. Palacios-Hernández. 2002. Seasonal evolution of the geostrophic circulation in the northern Gulf of California. *Estuar. Coast Shelf S.*, 54:157-173.

Castro-Aguirre, J.L., E.F. Balart y J. Arvizu-Martínez. 1995. Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiol.*, 5(1-2):57-78.

Cepeda-Morales, J., E. Beier, G. Gaxiola-Castro, M.F. Lavín y V.M. Godínez. 2009. Effect of the oxygen minimum zone on the second chlorophyll maximum in the Eastern Tropical Pacific off Mexico. *Cienc. Mar.*, 35:389-403.

Chambers, R.C. y E. A. Trippel (1997). Early life history and recruitment in fish populations. Chapman and Hall. Fish and Fisheries series 21. Londres, 596 pp.

Cisneros-Mata, M.A., O. Manuel, M.O. Nevarez-Martinez y G. Hammann. 1995. The rise and fall of the pacific sardine, *Sardinops sagax caeruleus* Girard, in the Gulf of California, Mexico. *CalCOFI*, 36:136-143.

Cisneros-Mata, M.A., M.O. Névarez-Martínez, M.A. Martínez-Zavala, M.L. Anguiano-Carrazco, J.P. Santos-Molina, A.R. Godínez-Cota y G. Montemayor-López. 1997. Diagnosis de la pesquería de pelágicos menores del Golfo de California de 1991 a 1995/96. *CRIP. Guaymas, Instituto Nacional de la Pesca:* 89 p.

Clarke, K.R. y M. Ainsworth. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables structure. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 92:205-219.

Clarke, K.R. 2006. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust J Ecol*, 18:117-143.

Clarke, K.R. y R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.

Cotero-Altamirano, C. E. y Y. Green-Ruiz. 1997. Spawning biomass of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the Gulf of California during 1991. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 38:171-179.

Cowen, R.K., J.A. Hare y M.P. Fahay. 1993. Beyond hydrography: can physical processes explain larval fish assemblages within the Middle Atlantic Bight?. *Bulletin of*

Marine Science, 53(2):567-587.

Danell-Jiménez, A., L. Sánchez-Velasco, M.F. Lavín y S.G. Marinone. 2009. Three-dimensional distribution of larval fish assemblages across a surface thermal/chlorophyll front in a semienclosed sea. *Estuar. Coast Shelf S.*, 85:487-496.

Doyle, M.J., W.W. Morse y A.W. Kendall. 1993. A comparison of larval fish assemblages in the temperate zone of the Northeast Pacific and Northwest Atlantic Oceans. *B. Mar. S.*, 53:588-644.

Edwards, K.P., J.A. Hare, F.E. Werner y B.O. Blanton. 2006. Lagrangian circulation on the Southeast US Continental Shelf: Implications for larval dispersal and retention. *Continental Shelf Research*, 26(12):1375-1394.

Espinosa-Fuentes, M.L. y C. Flores-Coto. 2004 Cross-shelf and vertical structure of ichthyoplankton assemblages in continental shelf waters of the Southern Gulf of México. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 59:333–352.

Fang, F. y R. Morrow. 2003. Evolution, movement and decay of warm-core Leeuwin Current eddies. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50(12):2245-2261.

Fernández, C., P. Raimbault, G. Caniaux, N. García y P. Rimmelin. 2005. Influence of mesoscale eddies on nitrate distribution during the POMME program in the northeast Atlantic Ocean. *Journal of Marine Systems*, *55*(3-4):155-175.

Fernández-Alamo, M. y J. Farber-Lorda. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress In Oceanography*, *69*(2-4):318-359.

Fiedler, P.C. 1986. Offshore entrainment of anchovy spawning habitat, eggs, and larvae by displaced eddy in 1985. *CalCOFI Rep.*, 27:144–152.

Field, J.G., K.R. Clarke y R.M. Warwick. 1982. A Practical Strategy for Analyzing Multispecies Distribution Patterns. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 8:37-52.

Figueroa, J.M., S.G. Marinone y M.F. Lavin. 2003. A description of geostrophic gyres in the southern Gulf of California. En: Velasco Fuentes, O., J. Sheinbaum, J. Ochoa. de la Torre. *Nonlinear Processes in the Geophysical Fluid Dynamics.* Dordrecht, Holanda. Kluwer Academic Publishers. 237-255.

Fisher, R. y D.R. Bellwood. 2002. The influence of swimming speed on sustained swimming performance of late-stage reef fish larvae. *Marine Biology*, 140(4):801-807.

Fisher, R. 2005. Swimming speeds of larval coral reef fishes: Impacts on self-recruitment and dispersal. *Marine Ecology Progress Series*, 285:223-232.

Fortier, L., M. Levasseur, R. Drolet y J. Therriault. 1992. Export production and the distribution of fish larvae and their prey in a coastal jet frontal region. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 85:203-218.

García-Córdova, J., C.F. Flores-Cabrera y J M.R. Pacheco. 1996. Datos de CTD obtenidos en la Bahía de Todos Santos, B.C. Campaña BATOS 5. B/O Francisco de Ulloa. Mayo 31-Junio 3 de 1994. CTOFT9603. *Serie Oceanografía Física*

Garson, G.D. 2008a. One-Sample Kolmogorov-Smirnov Goodness-of-Fit Test. En Statnotes: Topics in Multivariate Analysis. Retrieved 04/06/2008 from http://faculty.chass.ncsu.edu/garson/pa765/statnote.htm.

Garson, G.D. 2008b. Tests for More Than Two Independent Samples Kruskal-Wallis H, Median, and Jonckheere-Terpstra Tests. En Statnotes: Topics in Multivariate Analysis. Retrieved 04/06/2008 from http://faculty.chass.ncsu.edu/garson/pa765/statnote.htm.

Garson, G.D. 2008c. Univariate GLM, ANOVA, and ANCOVA. En Statnotes: Topics in Multivariate Analysis. Retrieved 04/06/2008 from http://faculty.chass.ncsu.edu/garson/pa765/statnote.htm.

Gray, C.A. y M.J. Kingsford. 2003. Variability in thermocline depth and strength, and relationships with vertical distributions of fish larvae and mesozooplankton in dynamic coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 247:211-224.

Green-Ruíz, Y.A. y D. Acal-Sánchez. 1987. Distribución y abundancia de larvas de peces y estimación de la biomasa desovante de *Etrumeus teres* (Dekay) en el Golfo de California durante abril de 1985. *Ciencias Marinas*, 13(3):27.

Green-Ruiz, Y.A. y A. Hinojosa-Corona. 1997. Study of the spawning area of the Northern anchovy in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. *J. Plankton Res.*, 19:957-968.

Grioche, A., X. Harlay, P. Koubbi y L.F. Lago. 2000. Vertical migrations of fish larvae: Eulerian and Lagrangian observations in the Eastern English Channel. *Journal of Plankton Research*, 22(10):1813-1828.

Grønkjær, P. y K. Wieland. 1997. Ontogenetic and environmental effects on vertical distribution of cod larvae in the Bornholm Basin, Baltic sea. *Marine Ecology Progress Series*, 154:91-105.

Gutiérrez, O.Q., S.G. Marinone y A. Pares-Sierra. 2004. Lagrangean surface circulation in the Gulf of California from a 3D numerical model. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in* Oceanography, 51(6):659-672.

Hammann, M.G., T.R. Baumgartner y A. Badan-Dangon. 1988. Coupling of the pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) life cycle with the Gulf of California pelagic environment. *CalCOFI,* 29:102-109.

Hamman, G. y M.A. Cisneros-Mata. 1989. Range extension and commercial capture of the Northern Anchovy *Engraulis mordax* (Girard 1856) in the Gulf of California, Mexico. *Calif. Fish Game*, 75:49–53.

Hamman, M.G., M.O. Nevárez-Martínez y Y.A. Green-Ruíz. 1998. Spawning habitat of the Pacific Sardine (*Sardinops sagax*) in the Gulf of California: egg and larval distribution 1956–1957 and 1971–1991. *CalCOFI Rep.*, 39:169–179.

Hansen, D.V. y P.M. Poulain. 1996. Quality control and interpolations of WOCE-TOGA drifter data. *J. Atmos. Ocean Tech.*, 13:900-909.

Hao, W., S. Jian, W. Ruijing, W. Lei y L. Yi'an. 2003. Tidal front and the convergence of anchovy (*Engraulis japonicus*) eggs in the Yellow Sea. *Fisheries Oceanography*, 12:434-442.

Hare, J.A., R.K. Cowen y J.P. Zehr. 1998. A correction to: Biological and oceanographic insights from larval labrid (Pisces: Labridae) identification using mtDNA. *Oceanographic Literature Review*, 45(8):1377-1378.

Heath, M.R. 1987. Inshore circulation and transport of herring larvae off the north coast of Scotland. *Marine Ecology Progress Series*, 40:11-23.

Heath, M.R. 1992. Field investigations of the early life stages of marine fish. *Advances*

in Marine Biology, 28:1-174.

Heath, M.R., H. Zenitani, Y. Watanabe, R. Kimura y M. Ishida. 1998. Modelling the dispersal of Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, by the Kuroshio current in 1993 and 1994. *Fish. Oceanogr.*, 7(3/4):335-346.

Hidalgo-González, R.M. y S. Álvarez-Borrego. 2004. Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWiFS. *Deep-Sea Res.,* 51:739–752.

Hinrichsen, H.H., U. Bottcher, R. Oeberst, R. Voss y A. Lehmann. 2001. The potential for advective exchange of the early life stages between the western and eastern Baltic cod (*Gadus morhua*) stocks. *Fisheries Oceanography*, 10(3):249-258.

Hjort, J. 1914. Fluctuactions in the great fisheries of northern Europe viwed in the light of biological research. *Rapp. P.V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*., 20:1-228.

Hodges, B.A. y D.L. Rudnick. 2004. Simple models of steady deep maxima in chlorophyll and biomass. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(8):999-1015.

Hoss, D.E. y G. Phonlor. 1984. Field and laboratory observations on diurnal swimbladder inflation–deflation in larvae of the Gulf Menhaden, *Brevoortia patronus*. *Fish. Bull. US*, 82:513–517.

Hunter, J.R. 1972. Swimming and feeding behavior of larval anchovy *Engraulis mordax* Fish. *Bulletin of NOAA*, 70:821–838.

Hunter, J.R. 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. En: *Marine Fish Larvae*. (Lasker, R., ed.):33–77.

Iles T.D. y M. Sinclair. 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance. *Science,* 215:627-633.

Inda-Díaz, E.A., L. Sánchez-Velasco y M.F. Lavín. 2010. Three-dimensional distribution of small pelagic fish larvae (*Sardinops sagax* and *Engraulis mordax*) in a tidal-mixing front and surrounding waters (Gulf of California). *J Plankton R,* 32:1241-1254.

Jeffrey, S.W. y G. Humphrey. 1975. News spectrophotometric aquations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in algal, phytoplankton and higher plants. *Biochem.*

Physiol. Pfanz. B.P.P., 167:191-194.

Jimenez-Pérez, L.C. y J.R. Lara-Lara. 1988. Zooplankton biomass and copepod community structure in the Gulf of California during the 1982-1983 El Niño event. *CalCOFI Rep.*, 29:122-128.

John, H., V. Mohrholz y J.R.E. Lutjeharms. 2001. Cross-front hydrography and fish larval distribution at the Angola–Benguela Frontal Zone. *J Marine Syst*, 28:91-111.

John, H.C., V. Mohrholz, y J.R.E. Lutjeharms, S. Weeks, R. Cloete, A. Kreiner y D. da Silva Neto. 2004. Oceanographic and faunistic structures across an Angola Current intrusion into northern Namibian waters. *Journal of Marine Systems*, *46*(1-4):1-22.

Kasai, A., S. Kimura, H. Nakata y Y. Okazaki. 2002. Entrainment of coastal water into a frontal eddy of the Kuroshio and its biological significance. *Journal of Marine Systems*, 37(1):185-198.

Kendall Jr, A.W.y N.A. Naplin. 1981. Diel-depth distribution of summer ichthyoplankton in the Middle Atlantic Bight. *Fishery Bulletin*, 79(4):705-726.

Kendall Jr, A.W., E.H. Ahlstrom y H.G. Moser. 1984. Early life history stages of fishes and their characters. *Spec. Publ. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol.*, 1:11–22.

Kramer, D., M.J. Kalin, E.G. Stevens, J.R. Thrailkill y J.R. Zweifel. 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current region. *NOAA Tech. Rep.* 370 p.

Lalli, C.M. y T.R. Parsons. 1997. *Biological Oceanography an introduction.* Second edition. The Open University, Oxford. 314 pp.

Landaeta, M.F., R. Veas, J. Letelier y L.R. Castro. 2008. Larval fish assemblages off central Chile upwelling ecosystem. *Rev Biol Mar Oceanog.*, 43:571-586.

Lasker, R. 1981. The role of a stable ocean in larval fish survival and subsequent recruitment. Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries. *University of Washington Press*: 80-88.

Lasker, R. 1985. An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. Washington, D.C., U.S. National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Ser-

vice.

Lavaniegos-Espejo, B.E. y J.R. Lara-Lara. 1990. Zooplankton of the Gulf of California after the 1982-1983 El Niño Event: biomass Distribution and abundance. *Pacific Science*, 44(3):297-310.

Lavín, M.F., E. Beier y A. Badan. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: escalas global, estacional e interanual. *Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Unión Geofísica Mexicana.*, 3:139-169.

Lavín, M.F., E. Palacios-Hernández y C. Cabrera. 2003. Sea surface temperature anomalies in the Gulf of California. *Geofísica Internacional*, 42(3):363-375.

Lavín, M.F. y S.G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California, En: Velasco-Fuentes, O., J. Sheinbaum y J. Ochoa. (Tran.), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics.* Kluwer Academics Publishers, Netherlands: 173-204.

Lavín, M.F., R. Castro, E. Beier y A. Amador. 2009. SST, thermohaline structure and circulation in the southern Gulf of California in June 2004, during the North American Monsoon Experiment. *Journal of Geophysical Research* 114, C02025, doi:10.1029/2008JC004896.

Lee, T.N., M.E. Clarke, E. Williams, A.F. Szmant y T. Berger. 1994. Evolution of gyre and its influence on recruitment in the Florida Keys. *Bulleitn of Marine Sience*, 54(3):621-646.

Leis, J.M. 1991. Vertical distribution of fish larvae in the Great Barrier Reef Lagoon, Australia. *Marine Biology*, 109(1):157-166.

León-Chávez, C. A., L. Sánchez-Velasco, E. Beier, M.F. Lavín, V.M. Godínez y J. Farber-Lorda. 2010. Larval fish assemblages and circulation in the Eastern Tropical Pacific in Autumn and Winter. *Journal of Plankton Research*, *32*(4):397-410.

Lluch-Belda, D., D.B. Lluch-Cota y R.A. Schwartzlose. 1991. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current System. *CalCOFI Rep.*, 32:101–112.

Lluch-Cota, S.E., E.A. Aragón-Noriega y F. Arreguín-Sánchez. 2007. The Gulf of Cali-

fornia: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog.Oceanogr.*, 73:1–26.

Loeb, V.J. y J.A. Nichols. 1984. Vertical distribution and composition of ichthyoplankton and invertebrate zooplankton assemblages in the eastern tropical Pacific. *Biología Pesquera*, 13:39-66.

López, M., J. Candela y M.L. Argote. 2006. Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California?. *Geophys Res. Lett.*, 33:1-5.

López-Calderón, J., A. Martínez, A. González-Silvera, E. Santamaría-del-Ángel y E. Millan-Nuñez. 2008. Mesoscale eddies and wind variability in the northern Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 113, d01: 10.1029/2007/JC004630.

Lough, G.R. y J.P. Manning. 2001. Tidal-front entrainment and retention of fish larvae on the southern flank of Georges Bank1.*Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. doi:10.1016/S0967-0645(00)00130-2

Lynn R. 2003. Variability in the spawning habitat of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off southern and central California. *Fish. Oceanogr.*, 12(6):541–553.

Marancik, K.E., L.M. Clough y J.A. Hare. 2005. Cross-shelf and seasonal variation in larval fish assemblages on the southeast United States continental shelf off the coast of Georgia. *Fishery Bulletin*, 103(1):108-129.

Margalef, R. 1977. *Ecología.* Barcelona, Ed. Omega.

Marinone, S.G. 2003. A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research C: Oceans*, 108(C10): 23-1 a 23-27.

Marinone, S.G. y M.F. Lavín. 2003. Residual circulation and mixing in the large islands region of the central Gulf of California. En: Velasco Fuentes, O.U., J. Sheinbaum y J.L. Ochoa de la Torre (Eds.) *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda, pp. 213-236.

Marinone, S.G. 2006. A numerical simulation of the two- and three-dimensional Lagrangian circulation in the northern Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68(1):93-100.

Marinone, S.G. 2007. A note on Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California?. *Geophysical Research Letters*, 34(2). 1-6. doi:10.1029/2006GL028589

Marinone, S.G., M.J. Ulloa, A. Pares-Sierra, M.F. Lavín y R. Cudney-Bueno. 2008. Connectivity in the northern Gulf of California from particle tracking in a three-dimensional numerical model. *Journal of Marine Systems*, 71(1-2):149-158.

Marinone, S.G., M.F. Lavín y A. Parés-Sierra. 2011. A quantitative characterization of the seasonal Lagrangian circulation of the Gulf of California from a three-dimensional numerical model. *Continental Shelf Research*, *31*(14):1420-1426.

Martínez-Sepúlveda, M. 1994. Descripción de la profundidad de la capa mezclada superficial en el Golfo de California. Tesis de licenciatura. *Oceanología*. Ensenada B.C., Universidad Autónoma de Baja California.

Mateos, E., S.G. Marinone y M.F. Lavín. 2006. Role of tides and mixing in the formation of an anticyclonic gyre in San Pedro Mártir Basin, Gulf of California. *Deep-Sea Res. Pt.II*, 53:60-76.

Matsuura, Y., A.C. De Silva García, M. Katsuragawa y K. Suzuki. 1993. Distribution and abundance of two species of codlet Teleostei, Bregmacerotidae larvae from the southeastern Brazilian Bight. *Fish. Oceanogr.*, 2:82-90.

McPhaden, M.J. 1993. TOGA-TAO and the 1991-93 El Niño-Southern Oscillation Event. *Oceanography*, 6, 36-44, 1993.

Molinero, J., F. Ibanez, S. Souissi, E. Bosc y P. Nival. 2008. Surface patterns of zooplankton spatial variability detected by high frequency sampling in the NW Mediterranean.Role of density fronts. *Journal of Marine Systems*, *69*(3-4):271-282.

Moser, H.G., E.H. Ahlstrom, D. Kramer y E.G. Stevens. 1974. Distribution and abundance of fish eggs and larvae in the Gulf of California. *CalCOFI Atlas*, 112-128.

Moser, H. y G. Boehlert. 1991. Ecology of pelagic larvae and juveniles of the genus Sebastes. *Environmental Biology of Fishes*, 30(1):203-224.

Moser, H.G. y P.E. Smith. 1993a. Larval Fish Assemblages of the California current

region and the horizontal and vertical distributions across afront. *Bulletin of Marine Science*, 53(2):645-691.

Moser H.G. y P.E. Smith. 1993b. Larval fish assemblages and oceanic boundaries, *Bulletin of Marine Science*, 53(2):283–289.

Moser, H.G., 1996. The early stages of fishes in the California Current Region. *CalCOFI Atlas*, 33. La Jolla, California. 1517 p.

Muhling, B. 2006. Larval fish assemblages in coastal, shelf and offshore waters of south-western Australia. Murdoch University. Australia. 226 p.

Muhling, B.A., L.E. Beckley y M.P. Olivar. 2007. Ichthyoplankton assemblage structure in two meso-scale Leeuwin Current eddies, eastern Indian Ocean. *Deep-Sea Research_Part II*, 54(8):1113-1128.

Munk, P., P.O. Larsson, D.S. Danielsen y E. Moksness. 1999. Variability in frontal zone formation and distribution of gadoid fish larvae at the shelf break in the northeastern North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, *177*:221-233.

Nakata, H. 2000. Implications of meso-scale eddies caused by frontal disturbances of the Kuroshio Current for anchovy recruitment. *ICES J. Mar. Sci.*, 57:143-152.

Navarro-Olache, L.F., M.F. Lavín, L.G. Álvarez-Sánchez y A. Zirino. 2004. Internal structure of SST features in the central Gulf of California. *Deep-Sea Res. Pt. II,* 51:673-687.

Nonaka R.H., Y. Matsuura y K. Suzuki. 2000. Seasonal variation in larval fish assemblages in relation to oceanographic conditions in the Abrolhos Bank region off eastern Brazil. *Fishery Bulletin*, 98:767-784.

Okazaki, Y. y H. Nakata. 2007. Effect of the mesoscale hydrographic features on larval fish distribution across the shelf break of East China Sea. *Cont. Shelf Res.*, 27:1616-1628.

Olivar M.P. y P.A. Shelton. 1993. Larval fish assemblages of the Benguela Current. *Bulletin of Marine Science*, 53(2):450-474.

Olvera-Limas, R.M y M.A, Padilla-García. 1986. Evaluación de la población de Sardina japonesa (*Etrumeus teres*) y monterrey (*Sardinops sagax*) en el Golfo de California.

Cienc. Pesq., 5:1-15.

Paden, C.A., M.R. Abbott y C.D. Winant. 1991. Tidal and Atmospheric Forcing of the Upper Ocean in the Gulf of California 1. Sea Surface Temperature Variability. *J. Geophys. R.*, 96:18,337-18,359.

Palacios-Hernandez, E., E. Beier, M.F. Lavin y P. Ripa. 2002. The effect of the Seasonal Variation of Stratification on the Circulation of the Northern Gulf of California. *Journal of Phisical Oceanography*, 32(3):705-728.

Pegau, W.S., E. Boss y A. Martínez. 2002. Ocean color observations of eddies during the summer in the Gulf of California. *Geophysical Research letters*., 29(9):1–3.

Peguero-Icaza, M., L. Sánchez-Velasco y M.F. Lavín. 2008. Larval fish assemblages, environment and circulation in a semienclosed sea (Gulf of California, Mexico). *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 79:277–288.

Prasanna Kumar, S. y J. Narvekar. 2005. Seasonal variability of the mixed layer in the central Arabian Sea and its implication on nutrients and primary productivity. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 52(14-15):1848-1861.

Rodríguez, J. M., E. D. Barton, S., S. Hernández-León & J. Arístegui. 2004. The influence of mesoscale physical processes on the larval fish community in the Canaries CTZ, in summer. Progress in Oceanography, 62:171-188

Rodríguez J.M., S. Hernández-León y E.D. Barton. 2006. Vertical distribution of fish larvae in the Canaries-African coastal transition zone in summer. *Marine Biology*, 149:885-897

Ropke, A. 1993. Do larvae of mesopelagic fishes in the Arabian Sea adjust their vertical distribution to physical and biological gradients. *Marine Ecology Progress Series*, 101(3):223-236.

Rothlisberg, P.C., P.D. Craig y J.R. Andrewaartha. 1996. Modeling penaeid prawn larval advection in Albatross Bay, Australia, defining the effective spawning stock. *Mar. Freshw. Res.*, 47:157-168.

Sabatés, A. 2004. Diel vertical distribution of fish larvae during the winter-mixing period

in the Northwestern Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 61:1243-1252.

Sabatés, A. y M.P, Olivar. 1996. Variation of larval fish distributions associated with variability in the location of a shelf-slope front. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 135:11-20.

Sánchez-Velasco, L., I. Contreras-Arredondo y G. Esqueda-Escárcega. 1999. Diet composition of *Euthynnus lineatus* and *Auxis sp.* larvae (Pisces: Scombridae) in the Gulf of California. *Bull. Mar. Sci.*, 65(3):687-698.

Sánchez-Velasco, L., B. Shirasago, M.A. Cisneros-mata, C. Avalos-García. 2000. Spatial distribution of small pelagic fish larvae in the Golf of California and its relation to the El Niño 1997-1998. *J. Plankton R.*, 22:1611-1618.

Sánchez-Velasco, L., E. Valdez-Holguín, B. Shirasago, M.A. Cisneros-Mata y A. Zárate. 2001. Changes in the spawning environmental of *Sardinops caeruleus* in the Gulf of California during El Niño 1997-1998. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 54:207-217.

Sánchez-Velasco, L., C. Avalos-García, M.E. Rentería-Cano y B. Shirasago. 2004a. Fish larvae abundance and distribution in the central Gulf of California during strong enviromental chages (El Niño 1997-1998 and la Niña 1998-1999). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(6-9):711-722.

Sánchez-Velasco, L., S.P.A Jimenez-Rosemberg, B. Shirasago y M. Obeso-Niebla 2004b. Distribution and abundance of fish larvae in Bahia de La Paz (Gulf of California) and their relation to hydrographic variability during summer (1997-1998). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(6-9):723-737.

Sánchez-Velasco, L., E. Beier, C. Avalos-García, y M.F. Lavín. 2006. Larval fish assemblages and geostrophic circulation in Bahia de La Paz and the surrounding southwestern region of the Gulf of California. *J. Plankton R.*, 28:1081-1098.

Sánchez-Velasco, L., S.P.A Jiménez-Rosenberg y M.F. Lavín. 2007. Vertical Distribution of Fish Larvae and Its Relation to Water Column Structure in the Southwestern Gulf of California. *Pac. Sci.*, 61:533-548.

Sánchez-Velasco, L., M.F. Lavín, M. Peguero-Icaza, C.A. León-Chávez, F. Contreras-Catala, S.G. Marinone, I.V. Gutiérrez-Palacios y V.M. Godínez. 2009. Seasonal changes in larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *Cont. Shelf Res.*, 29:1697-1710.

Santamaría-del-Ángel, E., S. Álvarez-Borrego, F.E. Müller-Karger. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. R.*, 99:7411-7421.

Santos, A.M.P., P. Ré y A. Dos Santos. 2006. Vertical distribution of the European sardine (*Sardina pilchardus*) larvae and its implications for their survival. *J. Plankton Res.*, 28:523–532.

Schwartzlose, R.A., J. Alheit y A. Bakun. 1999. Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 21:289–347.

SEASOFT. 2008. CTD Data Acquisition Software para Windows versión 7.17, Sea-Bird Electronics, INC.

Siegel, S. y N.J. Castellón. 1988. Non-parametric Statistics for the Behavioral Sciences. Statistics Series. McGraw-Hill International. 399 p.

Sinclair, M. 1988. *Marine populations : an essay on population regulation and speciation.* Washington Sea Grant Program: Distributed by University of Washington Press.

Siordia-Cermeño, M.P. y L. Sánchez-Velasco. 2004. Distribución espacial de crustáceos del zooplancton en el Golfo de California (Marzo 1998). En: Hendrickx, M.E. *Contribuciones al Estudio de los crustáceos del Pacífico Este.* UNAM. 4:117-125.

Smith, K. A. 2000. Active and passive dispersal of *Centroberyx affinis* (Berycidae) and *Gonorynchus greyi* (Gonorynchidae) larvae on the Sydney shelf. *Marine and Freshwater Research*, 51(3):229-234.

Smith, P.E. y S.L. Richardson. 1979. Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos. *FAO Documentos Técnicos de Pesca.,* 175:113 p.

Smith, K.A. y I.M. Suthers. 1999. Displacement of diverse ichthyoplankton assemblages by a coastal upwelling event on the Sydney shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 176:49-62.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. Biometry: *The Principles and practice of statistics in biological research.* WH Freeman and Co. New York. 887p.

Sokolov, V.A. y M. Wong-Ríos. (1973). Investigaciones efectuadas sobre los peces pe-

lágicos del Golfo de California (sardina crinuda y anchoveta) en 1971. INP/SI: 12. Informe Científico No. 2. México.

Somarakis, S. y N. Nikolioudakis. 2010. What makes a late anchovy larva? The development of the caudal fin seen as a milestone in fish ontogeny. *J. Plankton R.*, 32:317-326.

Soto-Mardones, L., S.G. Marinone y A. Parés-Sierra. 1999. Time and spatialvariability of sea surface temperature in the Gulf of California. *Cienc. Mar.*, 25:1–30.

Stegmann, P.M. y J.A. Yoder. 1996. Variability of sea-surface temperature in the South Atlantic bight as observed from satellite: Implications for offshore-spawning fish. *Continental Shelf Research*, 16(7):843-849.

Stewart, R. 2008. Introduction to Physical Oceanography. Dept. of Oceanography, Texas A&M University.http://oceanworld.tamu.edu/resources/ocng_textbook/PDF_files/book.pdf

Strickland, J.D.H. y T.R. Parsons. 1972. A practical Handbook of Sea Water Analysis, Bulletin 167 (Second edition). *Fisheries Research Board of Canada.* 310 p.

Tremblay, N., J. Gómez-Gutiérrez, T. Zenteno-Savín, C.J. Robinson y L. Sánchez-Velasco. 2010. Role of oxidative stress in seasonal and daily vertical migration of three krill species in the Gulf of California. *Limnol. Oceanogr.*, 55:2570-2584.

Tomczak M. y J. Godfrey. 2001. *Regional Oceanography: An Introduction.* Butler & Taner Ltd. Londres. 391 p.

Uehara, S., A. Syahailatua y I.M. Suthers. 2005. Recent growth rate of larval pilchard *Sardinops sagax* in relation to their stable isotope composition, in an upwelling zone of the East Australian Current. *Mar. Freshwater Res.*, 56:549–560.

Urho, L. 1999. Relationship between dispersal of larvae and nursery areas in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*., 56:114-121.

Venrick, E. y T. Hayward. 1984. Determining chlorophyll on the 1984 *CalCOFI surveys. Rep.,* 74-79.

Watson, W. y M. Sandknop. 1996b. Engraulidae: Anchovies. In: Moser, H. G. (ed.). *The Early Stages of Fishes in the California Current Region. CALCOFI Atlas.*, 33:173–

185.

Wishner, K.F., M.M. Gowing y C. Gelfman. 1998. Meso-zooplankton biomass in the upper 1000 m in the Arabian Sea: overall seasonal and geographic patterns, and relationship to oxygen gradients. *Deep-Sea Resarch Part II*, 45:2405–2432.

Yanagi, T., T. Saino, T. Ishimaru, H. Nakata y Y. Iwatsuki. 1991. Interdisciplinary study on the thermohaline front at the mouth of Tokyo Bay in winter.*Journal of Marine Systems*, *1*:373-381.

Waite A. M., P. A Thompson, S. Pesant, M. Feng, L. E. Beckley, C. M. Domingues, D. Gaughan, C. E. Hanson, C. M. Holl,, T. Koslow, M. Meuleners, J. P. Montoya, T. Moore, B. A. Muhling, H. Paterson, S. Rennie, J. Strzelecki & L. Twomey. 2007. The Leeuwin Current and its eddies: An introductory overview. Deep-Sea- Research II, 54:789-796.

ANEXOS

Anexo 1. Artículo enviado al Journal of Marine Systems correspondiente al Capítulo I de Resultados.

Elsevier Editorial System(tm) for Journal of Marine Systems
Manuscript Draft

Manuscript Number:

Title: The role of frontal zones on the three-dimensional distribution of larval fish assemblages in a tidal semi-enclosed sea (Gulf of California) during winter mixing conditions

Article Type: Research Paper

Keywords: Fish Larvae; Associated species; Frontal features; Horizontal distribution; Vertical distribution; México.

Corresponding Author: Mr. Emilio Adolfo Inda-Díaz, Sc. M.

Corresponding Author's Institution: Universidad Autónoma de Nayarit

First Author: Emilio A Inda-Díaz, Sc. M

Order of Authors: Emilio A Inda-Díaz, Sc. M; Laura Sánchez-Velasco, Ph. D.; Miguel F Lavín, Ph.D.

Abstract: We examine the role of frontal zones in the tidal Midriff Archipelago Region (MAR) of the Gulf of California on the 3D distribution of larval fish assemblages (LFA) during winter. Zooplankton was sampled from 0-200m in 50m strata. Four LFAs were defined, with the frontal zone the strongest boundary between them. The northern LFAs: (i) The LFA located in the top 100m of the NE mainland shelf; Citharichtys fragilis differentiated it from (ii) the LFA extending from NW to SE across the front, from surface to 200m; dominated by the ubiquitous Engraulis mordax. The southern LFAs: (iii) an LFA in an anticyclonic eddy, with the highest larval abundance and number of species from 0-100m, extending north and south below the eddy, probably because such was the distribution of the dominant species. (iv) A southern assemblage occupied the top 200 m in all the area south of the MAR, formed by southern species that had their lowest abundance in the eddy (e.g. Sardinops sagax and Scomber japonicus). Despite the weak stratification and the consequent low thermal contrast (~1.5 oC) across the front during winter, it was a boundary for LFA distributions, generating contiguous planktonic habitats with well-marked hydrographic limits.

Cover Letter

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
Departamento de Plancton y Ecología Marina
Ave. Instituto Politécnico Nacional s/n,
Col. Playa Palo de Sta. Rita, CP 23000, La Paz BCS.
email: lsvelasc@ipn.mx / lsvelasc@gmail.com

August 10, 2011

Dr. E. Hofmann
Center for Coastal Physical
Oceanography,
Old Dominion University
Norfolk, USA

Dear Dr. Hofmann

We are submitting for possible publication in *Journal of Marine Systems* the manuscript "**The role of frontal zones on the three-dimensional distribution of larval fish assemblages in a tidal semi-enclosed sea (Gulf of California) during winter mixing conditions**", by Emilio A. Inda-Díaz, Laura Sánchez-Velasco, and Miguel F. Lavín.

We will be waiting for news from you.

Sincerely,



Sc. M. Emilio Adolfo Inda Díaz
Corresponding Author

Highlights

The frontal zone of the Midriff Archipelago in the Gulf of California is a permanent feature due to the vertical tidal mixing in a deep semi-enclosed sea, what it does unique; this system represents a physical limit for planktonic communities, including fish larvae, and several adult fishes.

This multidisciplinary study confirms that this boundary separates northern and southern Gulf communities, and that the associated circulation had a fundamental role in definition of contiguous planktonic habitats. Even during the winter, despite the weak stratification and low thermal contrast across the front, it was also an important boundary for LFA distributions, and improved the formation and maintaining of assemblages.

*Manuscript
Click here to download Manuscript: Inda-Diazetal2011.docx Click here to view linked References

The role of frontal zones on the three-dimensional distribution of larval fish assemblages in a tidal semi-enclosed sea (Gulf of California) during winter mixing conditions.

Emilio A. Inda-Díaz[1,3], Laura Sánchez-Velasco[1] and M. F. Lavín[2]

[1]Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Av. Instituto Politécnico Nacional s/n. Col. Playa Palo de Sta. Rita. La Paz, B.C.S. México 23000.
EID: eindad@gmail.com, LSV: lsvelasc@gmail.com / lsvelasc@ipn.mx

[2] Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Carretera Ensenada-Tijuana 3918, Zona Playitas, Ensenada, Baja California, México 22860. MFL: mlavin@cicese.mx

[3] Ciencias Biológicas, Agropecuarias y Pesqueras. Universidad Autónoma de Nayarit. Km. 9 Carretera Tepic-Compostela, Xalisco, Nayarit. México 63780.

SHORT TITLE: Fronts and winter 3D distribution of larval fish assemblages in a semi-enclosed sea.

ABSTRACT

We examine the role of frontal zones in the tidal Midriff Archipelago Region (MAR) of the Gulf of California on the 3D distribution of larval fish assemblages (LFA) during winter. Zooplankton was sampled from 0-200m in 50m strata. Four LFAs were defined, with the frontal zone the strongest boundary between them. The northern LFAs: (i) The LFA located in the top 100m of the NE mainland shelf; *Citharichtys fragilis* differentiated it from (ii) the LFA extending from NW to SE across the front, from surface to 200m; dominated by the ubiquitous *Engraulis mordax*. The southern LFAs: (iii) an LFA in an anticyclonic eddy, with the highest larval abundance and number of species from 0-100m, extending north and south below the eddy, probably because such was the distribution of the dominant species. (iv) A southern assemblage occupied the top 200 m in all the area south of the MAR, formed by southern species that had their lowest abundance in the eddy (e.g. *Sardinops sagax* and *Scomber japonicus*). Despite the weak stratification and the consequent low thermal contrast (~1.5 °C) across the front during winter, it was a boundary for LFA distributions, generating contiguous planktonic habitats with well-marked hydrographic limits.

KEYWORDS: Fish Larvae, Associated species, Frontal features, Horizontal distribution, Vertical distribution, México.

ABREVIATIONS:

Sea Surface Temperature (SST), Isla Ángel de la Guarda (IAG), Sonora Shelf Assemblage (SSA), Widesperead Distribution Assemblage (WDA), Eddy Zone Assemblage (EZA), Southern Gulf Assemblage (SGA).

1. INTRODUCTION

Physical oceanographic processes are highly influential in regulating the horizontal and vertical distribution of pelagic fish eggs and larvae on a variety of scales, ranging from a few meters to thousands of kilometers (**Doyle et al., 1993, Bruce et al., 2001**). The coupling between fish species spawning and mesoscale hydrographic structures such as eddies, meanders and fronts may increase larval survival (**Iles and Sinclair, 1982**), because mesoscale hydrographic structures can act as mechanisms for enrichment, concentration and retention of nutrients and plankton organisms (e.g. fish larvae and their prey) (**Bakun, 1996**). In particular, frontal zones are characterized by elevated productivity due to convergence processes in the surface layer (**Moser and Smith, 1993**). In these systems, contiguous planktonic habitats may occur in short distances (**Sanchez-Velasco et al., 2009**), and the formation and permanence of larval fish assemblages (LFA) with hydrographically well-defined horizontal and vertical boundaries is favored (e.g. **Moser and Smith 1993, Danell-Jimenez et al., 2009**).

Most studies on relationships between LFAs and mesoscale structures, such as frontal zones, have described physical-biological interactions in the surface layer; for example **Hao et al. (2003)** showed that the highest abundance of eggs and larvae of anchovy (*Engraulis japonicus*) in Haizhou Bay (Yellow Sea) coincided with a frontal system, and that eddies formed from the circulation could trap and retain them. **Okazaki and Nakata (2007)** described the presence of an off-shelf assemblage on the continental shelf in the East China Sea with higher abundance and specific richness than the shelf-break assemblage inhabiting lower salinity and temperature water, at each side of a front. Although they suggest that the horizontal distribution would reflect vertical distribution of larvae in the water column, the vertical distribution of fish larvae assemblages was not analyzed. There is an evident lack of knowledge on interactions between the vertical distribution of LFAs and the hydrographic structure of frontal systems,

despite their importance for understanding LFAs formation and maintenance, and therefore the requirement of fish species for larval development.

In the Gulf of California (GC), a highly dynamic and productive subtropical semi-enclosed sea (**Lavín and Marinone, 2003**), several mesoscale processes promote enrichment of the upper ocean layers, which can trap or transport nutrients and plankton, including fish eggs and larvae along of the water column (**Danell-Jiménez et al., 2009, Sánchez-Velasco et al., 2009**). One of the most relevant features of the GC is the area of minimum sea surface temperature (SST) that permanently surrounds the Midriff Archipelago Region (MAR) due to intense tidal mixing over the sills and to convergence-induced upwelling in Ballenas Channel (**Paden et al., 1991; López et al., 2006**). This low-SST area is limited to the south and north by thermal fronts, which frequently show convolutions, eddies, and filaments that spread the low SST and the nutrients around the MAR (**Paden et al., 1991; Navarro-Olache et al., 2004**). During summer, a strong pycnocline (~20 m depth) is formed, resulting in a multi-variable environmental gradient through the water column, and therefore, several habitats. In winter, strong northwestern winds generate vertical mixing, and cooling-induced convection create a mixed layer that can reach 100m depth. These different conditions in the vertical structure of the water column between summer and winter suggest possible changes in the physical-biological interactions, affecting the pelagic ecosystem in general.

There are two previous studies on the effects of physical processes on the vertical distribution of fish larvae in frontal zones in the GC during different seasons. Danell-Jiménez et al. (2009) showed the profound effects on the three-dimensional distribution fish larvae of the surface thermal front south of the MAR during summer; they reported that the front and the thermocline functioned as horizontal and vertical boundaries respectively, the influence of the front as an horizontal barrier (~3 ℃ horizontal contrast at the surface) separated two habitats and two LFAs on either side of the front, and vertically the thermocline (~40 m depth) defined two different assemblages. **Inda-Díaz et al. (2010)** reported that

although the front was weaker during winter (~1.5 ℃ horizontal contrast), it acted differentially for the two species studied: as a barrier down to 100 m depth for preflexion and flexion larvae of *Sardinops sagax* and preflexion larvae of *Engraulis mordax*, but flexion larvae of *E. mordax* were found on both sides of the front.

Based in this background it could be expected either: (i) that the horizontal and vertical environment gradients associated to the frontal zones during winter would define planktonic habitats as in summer, but with limits related to the dimension of mesoscale structures and the variability of the mixed layer depth, or (ii) that the role of the frontal zones would affect differentially fish larvae distribution in accordance to adults habits associated to the weak environment gradients. The aim of this study is to describe the role of the frontal zones in the MAR of the GC upon the three-dimensional distribution of LFAs during winter (February 2007). The results of this study will contribute to the understanding of LFAs formation and maintenance in conditions of strong mixing and weak environmental gradients in others frontal systems.

2. METHODS

Physical and zooplankton data were obtained on board the *R/V Francisco de Ulloa*, from February 19 to March 1, 2007 **(Fig. 1)**. The grid of 90 stations, designed with the aid of SST images from the MODIS satellites (4 km x 4 km resolution) http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/level3.pl, covered a wide area of the MAR, from north of Isla Angel de la Guarda (IAG) to San Pedro Mártir Basin in the south.

Temperature, conductivity, and dissolved oxygen profiles were obtained at each station with a SeaBird 911*plus* CTD (conductivity, temperature and depth profiler). Geostrophic velocity was calculated on the basis of the geopotential anomaly, calculated from objectively-mapped potential temperature (θ) and

salinity distributions by integrating the specific volume anomaly from the 150m reference level to the surface to avoid the effect of the subsurface (200-350 m depth) density undulations, which may be due to internal waves or internal tides common in this area.

Lagrangian surface currents were measured with two surface drifters with a 10 m holey sock centered at 15 m, and tracked with the ARGOS satellite telemetry system. The data were quality-controlled and interpolated at 6-hour intervals by the Global Drifter Program of NOAA, as described by **Hansen and Poulain (1996)**.

Zooplankton samples were obtained using opening-closing conical zooplankton nets (mouth diameter of 50 cm, 250 cm length and 505 μm mesh size) in oblique hauls made during day and night at four depth-strata (from 200 to 150 m, 150 to 100 m, 100 to 50 m, and 50 to the surface) in 39 of the 90 stations. The closed net was lowered to the bottom of the stratum to be sampled, then it was opened with a manual brass messenger and the haul was started. When the upper level of the sampling stratum was reached, the net was closed with a second messenger and the haul ended. This system effectively avoids contamination of the sample with organisms from other strata. Two strata were sampled in each haul, and hauls were repeated for nets that were tangled in any way when surfacing. The depth for each stratum was calculated by the cosine of the wire angle method following the standard specifications of **Smith and Richardson (1979)**. This stratified sampling technique has been used successful in several previous studies (e.g. **Sánchez-Velasco et al., 2007; Danell-Jiménez et al., 2009; Inda-Díaz et al., 2010)**. The volume of filtered water was calculated using calibrated flow meters placed at the mouth of each net.

Samples were fixed with 5% formalin buffered with sodium borate. Fish larvae were separated from zooplankton samples and identified according to the description of **Moser (1996)**, their abundance was standardized to number of larvae per 10 m^2 according to **Smith and Richardson (1979)**. Maps of

abundance and species richness were made to identify higher abundance and richness spots in the study area. To determine larval fish assemblages (LFA) present in the MAR, and in order to use the most representative species from the study area, rare species were excluded from the analysis **(Clarke and Ainsworth, 1993)**. In this study, species contributing less than 10% to the general abundance and with a frequency <3 were removed from the database. An agglomerative dendrogram was created from a triangular similarity matrix (Bray-Curtis similarity index; **Sokal and Rohlf, 1995**), using complete-average linkages with a previously fourth-root transformed larval abundance data to minimize the effect of outlier values **(Field et al., 1982).**

LFA average similarity, specific species percentage of contribution to the identity of the group, and species determining difference between spatially-close groups were determined with the similarity percentage routine SIMPER tested with the software PRIMER **(Clarke and Ainsworth 1993)**. Maps by stratum of LFAs were made to analyze their three-dimensional distribution, and those were overlaid on maps of the physical variables, to determine the environmental conditions the LFAs inhabited.

3. RESULTS

3.1 Mesoscale hydrographic structure

The surface distributions of temperature, salinity and dissolved oxygen from the CTD data (upper 10 m averages) are shown in **Fig. 2**. The most relevant hydrographic structure was a sharp surface thermal front, with contrast ~1.5 °C between the cool tidal-mixing zone (~15.5 °C) and the zone south (~17 °C) of the front **(Fig. 2a)**. There were also a haline front between the cool water (35.1) and the south zone (35.2) **(Fig. 2b)**, and a dissolved oxygen front (contrast ~1 mL/L) **(Fig. 2c)**; the thermal, haline and dissolved oxygen fronts over San Esteban Sill coincided geographically (dotted line) **(Fig. 2)**.

On the basis of this cool central area and the presence on mesoscale features, we divided the study area in north and south zones. The longitudinal section of temperature, salinity, density and geostrophic current (**Fig. 3**) show the vertical structure of each zone and also some mesoscale hydrographic structures.

In the northern zone, the mixed layer depth exceeded 100 m due to strong wind mixing and cooling-induced vertical convection **(Fig. 4i-l)**. This zone was divided from the MAR by a westward flow north of the low SST zone between stations F02 and C07, with maximum velocity ~0.20 m/s at the surface and ~90 m deep **(Fig. 3c).** The black drifter trajectory (black arrows in **Fig. 2c**) shows the southward flow (24 h-mean speeds 0.06–0.23 m/s) in the northern area, and the westward jet apparently interrupting the southward surface flow.

The south zone was separated from the MAR by the surface thermal front **(Fig. 3)** and its associated circulation, described with lagrangian current measurements by the red drifter (**red arrows in Fig. 2c**), which first followed the frontal jet (24 hr.-mean speeds 0.03-0.1 m/s) (**Fig. 3c)**. Calculated geostrophic

velocity showed that this westward jet was located between stations F02 and B07 and reached 120m depth with maximum velocity ~0.20 m/s at the surface **(Fig. 3c)**. Although weaker than in summer, this was the only zone that presented some thermal stratification (15 ℃ at ~60 m to 17 ℃ at the surface) **(Fig. 3a)**. The surface mixed layer in the south zone was ~40 m deep, except for the isolated anomaly (60-80 m deep) to the southeast of the MAR (~28 ºN, ~112 ºW) **(Fig. 4i-l)**.

The presence of: (1) a second westward jet between stations A05 and B06 with maximum velocity ~0.20 m/s at surface and ~150 m depth **(Fig. 3c)**, and (2) a semi-isolated minimum in several physical variables in an area to the southeast of the MAR (~28 ºN, ~112 ºW) suggested the presence of an anticyclonic eddy **(Fig. 2).** Maximum mixed layer depth (60-80 m), the geopotential anomaly distribution **(not shown)**, and the red drifter trajectory **(Fig. 2c)** confirmed all its presence.

3.2 Fish larvae abundance and richness

A total of 107 zooplankton samples were analyzed, and 11,708 fish larvae from 36 taxa were separated and identified; the taxonomic list is presented in **Table I**. A total of 25 families were registered, the most represented families being Myctophidae (four taxa), Paralichtyidae, Scorpenidae, and Sebastidae (three taxa respectively). The most abundant species were *E. mordax* (4,163), *Leuroglossus stilbius* (1,722), *Diogenichthys laternatus* (411), *S. sagax* (230), and *Citharichtys fragilis* (65). With respect to the affinity of taxa, a total of 19 had temperate or temperate-subtropical affinity, and 17 had tropical or tropical-subtropical affinity. This reflects the location of the GC in the convergence zone between the tropical and subtropical areas. From the total number of taxa, 20 were organisms of demersal habits, 6 coastal pelagic, and 10 had mesopelagic habits.

Larval abundance distribution by stratum is shown in **Figs. 4a-d**. Larvae were present in all the study area, although there were two high-abundance spots, one in the north and one in the south; both had a

187 vertically decreasing gradient down to 100 m depth. From 0-50 m, the one north of IAG over Delfín Basin
188 had ~300 larvae/10m^2, was mainly composed by the epipelagic species *E. mordax*, and was located where
189 the edge of the seasonal anticyclonic eddy is expected to be, and where there was some evidence of
190 upwelling (16 ℃ isotherms reaching the surface; **figure not shown**). The other high-abundance site was
191 found south of the surface thermal front, in the anticyclonic eddy, coinciding with the spot of maximum
192 species richness (>20 taxa) **(not shown)**, that registered ~250 larvae/10m^2 **(Fig. 4a-b)**. In the deeper
193 strata the high-abundance spot to the north of IAG disappears due to the low species richness and the
194 epipelagic habits of *E. mordax*. The spot in the eddy, from 100-200 m also had high abundance (~180
195 larvae/10m^2), due to the contribution of *L. Stilbius* and *D. laternatus* **(Fig. 4c-d)**.

196 High values of species richness (>20 taxa) were registered in the southern study area, coinciding
197 with the high abundance spot in the eddy zone, in the upper 100 m (**figure not shown**). A clear boundary
198 in species richness could be identified over the frontal zone, separating the south zone from the north and
199 sills-Ballenas channel zone.

200 ***3.3 Larval Fish Assemblages***

201 Four LFAs were identified according to a 20% cut line in the dendrogram **(Supplementary material**
202 **I)**. Samples from all strata were included in the analysis to get the three-dimensional distribution of
203 assemblages, shown in the **Fig. 4e-l.** Two of the LFAs were present north of the frontal zone and the
204 others two were restrict to south it.

205 The first LFA of the north, named Mainland Shelf Assemblage (MSA), had 14 samples of 13.4
206 larvae/10m^2 as mean abundance. It was composed by six taxa, including the widespread epipelagic *E.*
207 *mordax* and the demersal *C. fragilis*. The average similarity among the samples was 65.3%, and was
208 defined to 99.63% by: *E. mordax* at 54.5% with a mean abundance of 3.06 larvae/10m^2, *C. fragilis* at 44%

with a 1.78 larvae/10m^2 (which had a widespread distribution with higher abundance in the north zone), and the north-exclusive *Merluccius productus* at 1.1% with 0.38 larvae/10m^2. Although *E. mordax* was the most abundant species in the group, the presence of *C. fragilis* contributed 30% to separate the MSA from the second northern assemblage **(Table II)**. The MSA occupied stations close to the coast in the northeast side over the continental shelf and slope (~200 m depth) **(Fig. 4e-f)**. Limits of the MSA were well defined by physical and geographical barriers. The south limit was defined by the westward jet between the southern tip of IAG and the western tip of Isla Tiburon **(Fig. 5)**. With our data it wasn't possible to determine if the MSA had a north limit, but the western limit seems to be the shelf slope. Its temperature range was <14 to 15.5 ℃ in all strata, and temperature (1.5 ℃ from 0-100 m) seems to be a limit for its south distribution in the upper strata (0-50 m and 50-100 m) **(Fig. 4e-f)**. Salinity was a precise south limit at the 35.2 **(not shown)**. This LFA occupied well-oxygenated waters from the north of the GC, which ranged among all strata mostly from >5 to 3.5 mL/L **(not shown)**. Mixed layer depth values across the MSA distribution had wide range (<40 - >100m) and varied among stations; apparently it was not a limitation for its distribution **(Fig. 4i-l)**.

The second northern LFA was, named Wide Distribution Assemblage (WDA), the samples were numerous (35) and had a mean abundance of 14.07 larvae/10m^2**.** It was composed of 13 taxa, the three main species having pelagic habits (two epipelagic, one mesopelagic), and the average similarity of this group among the samples was 53.2%. This group was dominated in 98% by the presence of the widely distributed species *E. mordax* with a mean abundance of 3.45 larvae/10m^2 and contributing 89.8% to assemblage identity; *L. stilbius* contributed 4.6% to the group identity and had a mean abundance of 0.6 larvae/10m^2 and had a distribution that extended to the south, with some larvae crossing the front and the sills zone, and maximum abundances from 100-150 m depth **(Table II)**. In the northwest side of the zone, WDA occupied stations in all strata (**Fig. 4e-h)**. This LFA had the widest distribution in the study, as

much in the north as in the south, and it was the only LFA distributed across the low SST zone apparently with no physical barriers (**Fig. 5**). In this strong tidal-mixing area over San Esteban Sill, nearly well-mixed conditions were present in the upper 150 m, creating an unstable habitat. The lowest abundances of this LFA were in the vertical mixing zones and the deeper strata (from 100-200 m). Its temperature range was from 13.5 to 17°C **(Fig. 4e-h)**, salinity ranged from 35.2 to 34.9, and included the highest salinity values from the Northern Gulf of California (>35.3) and lowest (34.9) **(not shown)** in the tidal-mixing zone. Dissolved oxygen was not a limitation in its distribution, its range of values was 1.5 to >5 mL/L **(not shown)**, and in fact some samples could be in hypoxic waters (<1 mL/L). Mixed layer depth also was not a limitation for its distribution (40 to 120 m depth) **(Fig. 4i-l)**.

One of the south LFAs was named Eddy Zone Assemblage (EZA), due to its location. The EZA had 35 samples of 17.49 larvae/10m^2 mean abundance. It was composed by 14 taxa; the principal four species had pelagic habits (three mesopelagic, one epipelagic), and only three had demersal habits. The average similarity among the samples was 56.7%, and it was defined in 96.2% by: *L. stilbius* in 46.2% with a mean abundance of 3.47 larvae/10m^2, mainly distributed in the warm side of the front and in the south zone, with some larvae crossing the front and the sills zone below 100 m depth; *D. laternatus* contributing in 37.6% with mean larvae abundance of 2.64 larvae/10m^2, and an exclusively south distribution **(Table II)**. This anticyclonic eddy, associated to the thermal front, defined the distribution of EZA **(Fig. 4e-l)**. This LFA expanded its distribution at 100-150 m northwards of the front, suggesting a northward dispersion at this depth, and to the south closely related to the distribution of *D. laternatus* and *L. stilbius* (bathypelagic species that tolerate hypoxic conditions) at this depth **(not shown)**. The EZA was occupying trapped water in the eddy along the water column trough below the thermocline **(Fig. 5)**. The temperature range was from >17 ℃ in the upper stratum to 13 ℃ in the deepest stratum (150-200 m) **(Fig. 3a)**, salinity values in the EZA distribution were from 35.2 to 34.9 **(Fig. 3b),** and dissolved oxygen values had a range

255 of 4.5 to >1.5 mL/L **(not shown)**. Deeper strata distribution of the EZA was located in hypoxic depths
256 **(Fig. 5)**.

257 The Southern Gulf Assemblage (SGA) had the lowest number of samples (12), its distribution was gulf-
258 wide but was restricted to the southern stations in all strata, and its mean abundance was 10.06
259 larvae/10m^2. SGA samples had 54.9% of average similarity and were composed by nine different taxa,
260 mainly of species with pelagic habits (epipelagic and mesopelagic). It was defined in 94.9% by: *L. stilbius*
261 in 72.7% with a mean abundance of 3.4 larvae/10m^2; *S. sagax* in 14.7% with 1.4% larvae/10m^2; and
262 *Scomber japonicus* in 7.5% with a mean abundance of 0.95 larvae/10m^2. The species composition
263 difference in samples between southern groups was 61.2%, mainly defined by: *D. laternatus* (23.8%)
264 distributed only in the south zone, *L. stilbius* (13.8%) distributed in the south with some larvae crossing
265 the front and sills zone, *S. sagax* (12.4%) exclusive to the south zone, *S. japonicus* (8.7%) with south
266 distribution, and *E. mordax* (14.6%) of widespread distribution **(Table II)**. The SGA distribution was
267 restricted to the south zone of the study area surrounding the anticyclonic eddy in all the strata, in waters
268 clearly defined by southern GC influence **(Fig. 4a-l)**. The temperature range was 16.5 to 12.5°C, and its
269 distribution had an apparent north limit at the 16.5°C isotherm at the surface, 15.5°C from 50-100 m, 14°C
270 from 100-150 m, and 13.5 from 150-200 m **(Fig. 4e-h)**. Salinity values range was 35.2 to 34.9, this was not
271 a limit to SGA, but its distribution and the isohalines suggest its distribution was where the south waters
272 surrounded the anticyclonic eddy zone **(not shown)**. Dissolved oxygen values were from >4.5 mL/L in the
273 upper stratum to >1 mL/L in the deepest, and was the only LFA that clearly inhabits hypoxic waters **(not**
274 **shown)**.

275 ## *4. DISCUSSION*

276 The general hydrographic conditions showed a central cold zone due to mixing over the sills and
277 around IAG and two differentiated zones, to the north and south **(Fig. 5)**. The presence of low larval
278 abundance and species richness suggest that the central mixing zone was an unstable area for larval
279 development. Two mesoscale structures were found in the south zone of the study area during the survey:
280 the surface thermal front, and the anticyclonic eddy. These environmental regions corresponded with the
281 mesoscale hydrographic structures and LFA distribution.

282 ### *4.1 Species composition and abundance*

283 The spatial distribution of fish larvae abundance and richness, with high values over the anticyclonic
284 eddy, is an evidence of the relevant influence of mesoscale structures for larval survival **(Fig. 3a-d)**. The
285 highest abundance and specific richness were located on the anticyclonic eddy from 0-50 m depth, with
286 specific environmental conditions and apparently larvae trapping. Although high abundance persisted
287 along the vertical strata in this structure (in particular from 100-150m), specific richness did not. A
288 possible explanation is that the deep pycnocline and low dissolved oxygen value (<1 mL/L) found at this
289 depth were limiting the vertical distribution of some species. Abundance below 100 m depth was mainly
290 from *L. stilbius* and *D. laternatus* larvae, which may be able to resist hypoxic conditions. Several dissolved
291 oxygen concentrations have been used to define the upper limit of the oxygen minimum zone **(Cepeda-**
292 **Morales et al., 2009)**, but we shall take it as 1 mL/L, in accordance with **Tremblay et al. (2010)** because
293 they worked with physiology of zooplankton organisms in the same area of the GC. The limit of 1 mL/L as
294 critical oxygen concentration for fish larvae has also been recorded in the transitional tropical-subtropical
295 zone off the Angola coast **(John et al., 2001)**. Similar values of dissolved oxygen were found at ~70 m in
296 the frontal zone off Angola, where the fish larvae community was also dominated by mesopelagic species
297 like *Diogenichthys atlanticus*, *Bathylagus argyrogaster* and *Vinciguerria nimbaria*.

298 In the case of the high-abundance area in the north (30°N-113.5°W) these were found from 0 to 100 m
299 depth **(Fig. 3a-d)**, despite the water column structure that reflected the vertical mixed conditions in the
300 zone down to 120 m depth **(contours, Fig. 3i-k)**. Species richness in this site was low; abundance was
301 mainly supported by *E. mordax* larvae, a small pelagic species with preferred habitat in the first 100 m of
302 the water column, in the GC (**Inda-Diaz et al., 2010**) and in other ecosystems (**Somarakis and**
303 **Nikolioudakis, 2010)**.

304 The zone of the anticyclonic eddy south of the front showed a higher abundance **(Fig. 3a-d)** and
305 richness **(not shown)** than the north zone probably due to a higher suitability for larval development
306 because of its higher stratification (stability) and possibly food availability in the water column, as
307 suggested by Bakun (1996). **Inda-Díaz et al. (2010)** registered higher abundance of preflexion and
308 flexion abundance of *E. mordax* and *S. sagax* in the south-warmer and more stable side of the front than in
309 the cool mixed side. This agrees with results for the Gaspé current front in the Mediterranean sea
310 (**Fortier et al., 1992)**, where higher abundance of zooplankton biomass and fish larvae were found in the
311 gyre side of the front, not in the current side. Similarly, in the Angola-Benguela frontal zone **John et al.**
312 **(2001)** described higher abundance of fish larvae in the side of the system where the thermocline was
313 strongest.

314

315 ### *4.2 Larval Fish assemblages and hydrography*

316 The assemblage distribution in the study area reflects the influence of different biological and physical
317 factors at diverse space-time scales. The most conspicuous physical feature is the surface thermal front
318 south of the MAR and its associated circulation; to the south the anticyclonic eddy and to the north a
319 westward jet as was explained above **(Fig. 3e-h)**.

320 The WDA contained the two high-abundance spots, due to the high abundance of *E. mordax* larvae
321 there. In addition, the WDA was the sole LFA distributed in the strong vertical mixing zone where the
322 lowest abundance and specific richness occurred **(Fig. 5)**. *E. mordax* larvae were present in all sampling
323 stations in this zone **(Fig. 3c-f)**, in agreement with previous records on the larval adaptability of the
324 species (e.g. **Sánchez-Velasco et al., 2000**), but with preference to cold waters **(Green-Ruíz and**
325 **Hinojosa-Corona, 1999)**, including a winter affected by the El Niño **(Sánchez-Velasco et al., 2000;**
326 **Sanchez-Velasco et al. 2002)**. Vertical distribution of the WDA was from 0 to 200 m, but it was more
327 abundant from 0-100 m, even in the north zone, were vertical convection produced a deep mixed layer.
328 Thus it seems that the distribution of the WDA was affected more by the preference of *E. mordax* larvae to
329 remain in the upper layers of the water column, probably due to the presence of their prey in those layers
330 **(Landaeta, 2008; Somarakis and Nikolioudakis, 2010)**, than by the horizontal environment gradients
331 **(Fig. 5)**.

332

333 The MSA, the other northern assemblage, was restricted to the mainland continental shelf north of IAG
334 **(Fig. 3c-d)**. It was composed by very few north-distributed species like *M. productus* and *Brosmophycis*
335 *marginata*, and two wide-distribution species, *E. mordax* and *C. fragilis*; the last species made the
336 difference with the WDA in the north region **(Table II)**. This species is a pleurinectiform, which lives on
337 the continental shelf, had its highest abundance in the north zone, and inhabits in environmental
338 characteristics of water coming from the north of the GC. In contrast to the WDA, the horizontal
339 distribution of the second northern assemblage (MSA) was limited by a combination of physical variables
340 values, as temperature (15 ℃) **(Fig. 3c-f)**, salinity (35.2) **(not shown)**, and bathymetry (continental shelf,
341 200 m depth) **(Fig. 1)**, and to the biology of the species. MSA was the only LFA that had a clear distribution
342 limit coinciding with isoclines of two physical variables. Also, a weak southward current in the zone (≤ 0.1

343 m/s) may have allowed the larvae to stay close to their spawning zones, and the westward jet north of the
344 low-SST area may have helped to avoid dispersion to the turbulent, cool mixing zone over the sills **(Fig.**
345 **2c)**. Although slower than calculated by numerical model during winter **(Marinone and Lavín, 2003)**,
346 the southward direction is in agreement with the model, and its slowness could be favorable to the
347 formation and maintenance of a particular habitat and community.

348 The south assemblages evidence the importance of the frontal zone in the three-dimensional
349 distribution of LFAs, influencing its species composition and spatial distribution. The front represented
350 the northern limit for both assemblages, retaining fish larvae and probably representing also an adult
351 distribution limit.

352 The anticyclonic eddy, associated with the frontal jet and local circulation, and located beside the
353 front, was documented with the drifters, geostrophic velocity section, and mixed layer depth. The **EZA**
354 associated to the anticyclonic eddy **(Fig. 3e-h)**, was the assemblage with the highest abundance and the
355 highest specific richness, which suggests that this structure was a valuable larval fish development zone
356 for diverse fish species. This eddy could be trapping water from the highly productive frontal zone, in its
357 center and down to ~60 m depth, and generating specific habitat conditions suitable for larval
358 development (e.g. deeper higher values of dissolved oxygen).

359 Although the eddy only reached 100 m depth, it had a strong influence on deeper strata. Several
360 species, such as *L. stilbius* and *V. lucetia* had their highest abundance in this zone, while it represented the
361 larval development habitat for nine other species that were found only inside the eddy (e.g. among others
362 *Brecmaceros bathymaster*, *Entrumeus teres*, *Citharichtys stigmaeus*, *Scorpaena guttata)*. The assemblage
363 expanded its distribution to the south from 100-150 m due to maximum abundance of *L. stilbius* and *D.*
364 *laternatus* (Table II) just below the thermocline and in spite of the hypoxic conditions (<1 mL/L) **(Fig. 3i-**

365 **l)**. Therefore they were the dominant species in regions with low dissolve oxygen concentration, as occurs
366 in the Ensenada Front **(Moser et. al, 1993)**, and probably in the tropical Pacific off Mexico. This
367 assemblage associated to the anticyclonic eddy derived from the front, could have provided special
368 environmental and trophic conditions due to the water isolated in the center, as proposed by **Bakun**
369 **(1996)**. These conditions could be advantageous for larval survival of several species while these lasts;
370 and after that, larger larvae could probably be dispersed to recruitment zones in the coastal or pelagic
371 habitat when the eddy dissolved. Similar conditions were documented by **Kasai *et al.* (2002)**, who used
372 drifters and intensive survey transects in the Kuroshio frontal system to demonstrate the entrainment
373 process of coastal water into a frontal eddy and the enhancement of the production inside it.

374

375 The SGA was restricted to the south zone of the study area; that is, in the northern zone of the
376 Southern Gulf of California **(Fig. 3e-h)**. It was composed mainly by south-distributed species of tropical
377 and subtropical affinities, and probably was also scarcely represented (as the MSA) in our samples due to
378 the southern distribution of the species. EZA and SGA shared some species but abundance differences of
379 these species were enhanced by different physical conditions inside and outside the eddy, which
380 separated these groups in the dendrogram. SGA followed some isothermals but it had no apparent
381 physical limits. Species of this LFA probably took advantage of the more stable conditions and tropicalized
382 environment by the influence of the tropical Pacific on the GC. Few studies have been conducted in the
383 south of the GC during winter; **Sanchez-Velasco et al. (2006)** analyzed a seasonal cycle outside Bahia de
384 La Paz (southern GC), and found a low number of species with high dominance corresponding with the
385 composition of the MSA in this study.

386 Despite the weak stratification and the consequent low thermal contrast (~1.5 ºC) across the surface
387 thermal front during winter, we detected that the frontal system and its associated circulation had a
388 strong impact as a barrier for horizontal and vertical LFA distributions, generating different contiguous
389 planktonic habitats with well-marked hydrographic limits **(Fig. 5)**. Previous works have suggested that
390 the front and the associated jet may act as surface barriers to the exchange of fish larvae, in addition to
391 lower stability, lower temperature and lower dissolved oxygen on the mixing side of the front relative to
392 the surroundings **(Danell-Jiménez et al., 2009; Inda-Díaz et al., 2010)**. During summer an exchange of
393 organisms between north and south of the front is suggested by drifter trajectories, the SST distribution,
394 and modeled currents (**Danell-Jiménez et al., 2009). Sánchez-Velasco et al. (2009)** also suggest that
395 organisms are exported from the cold zone to the mainland shelf zone of the northern Gulf during
396 summer. In this work we suggest that in addition to the differences among distribution of the physical
397 variables, the main seasonal differences are: higher environmental contrasts during summer than during
398 winter, and that during winter the front is blocking entirely the larvae exchange between the southern
399 and northern parts of the gulf, as described by both drifter trajectories, isolating and retaining temporally
400 the north and south surface planktonic communities. Studies during annual cycles are needed to
401 document the seasonal evolution of the front and its effect on larval distributions. Similar conditions may
402 occur in other frontal systems (e.g. off Angola, Ensenada front) during periods of strong vertical mixing,
403 where the front effects over zooplankton have been studied only during stratification periods.
404
405 Due to the variability at different scales that occur in frontal systems, their influence on fish larval
406 distribution has remained poorly studied, especially during strong mixing periods such as winter,
407 although frontal zones are common and important systems that are recurrently used by diverse
408 planktonic organisms in all zones of the ocean, even in seasons or sites where environmental variability is
409 low. This work seems to be the first focused on understanding the role of frontal system during a

410 maximum homogenization period. Our results highlight the importance of seasonal frontal zones on the
411 first trophic levels of the marine food chain.

412

413 ## *5. CONCLUSIONS*

414 Despite the shallowness and weak contrast of the thermal front during winter as compared to
415 summer, it seems to be acting as an effective and gulf-wide barrier to planktonic organisms and
416 concentrating them. Also, the associated anticyclonic eddy generated specific and favorable habitat
417 conditions for larval survival of several species. Because of the vertical homogenization in the north zone,
418 and the weak stratification in the south zone, different assemblages (and subgroups) are present in
419 different position of the water column, and the thermocline was still a concentrating, or limiting, factor for
420 fish larvae of some species.

421 The frontal zone in the MAR during winter is important for the formation, retention, and bounding of
422 larval fish assemblages during winter (maximum vertical homogenization and weak horizontal gradients).
423 Its relevance acquires importance if we consider that (i) the Gulf of California is a semi-enclosed narrow
424 sea where coastal and oceanic processes and biota interact, and (ii) the front is positioned across the gulf,
425 so that in combination with the vertical mixing zone in the MAR forms a natural physical barrier. More
426 studies should be addressed to understand the role of the frontal zone throughout the year.

427

428 6. REFERENCES

429 Aceves-Medina, G., Palomares-García, R., Gómez-Gutiérrez, J., Robinson Carlos J. and Saldierna-Martínez, R. J. (2009)
430 Multivariate characterization of spawning and larval environments of small pelagic fishes in the Gulf of
431 California. *J. Plankton Res.*, 31, 1283--1297.

432 Bakun, A., 1996. Patterns in the ocean: Ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant College
433 System, National Oceanic and Atmospheric Adminstration in cooperation with Centro de Investigaciones
434 Biologicas del Noroeste. 326pp.

435 Bruce, B., 2001. Influence of mesoscale oceanographic processes on larval distribution and stock structure in jackass
436 morwong (Nemadactylus macropterus: Cheilodactylidae). ICES J Mar Sci 58, 1072-1080.

437 Cepeda-Morales, J., Beier, E., Gaxiola-Castro, G., Lavín, M.F., Godínez, V.M., 2009. Effect of the oxygen minimum zone on
438 the second chlorophyll maximum in the Eastern Tropical Pacific off Mexico. Cienc Mar 35, 389-403.

439 Clarke, K.R., Ainsworth, M., 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables
440 structure. Mar Ecol-Prog Ser 92, 205-219.

441 Danell-Jiménez, A., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M.F., Marinone, S.G., 2009. Three-dimensional distribution of larval fish
442 assemblages across a surface thermal/chlorophyll front in a semienclosed sea. Estuar Coast Shelf S 85, 487-496.

443 Doyle, M.J., Morse, W.W., Kendall, A.W., 1993. A comparison of larval fish assemblages in the temperate zone of the
444 Northeast Pacific and Northwest Atlantic Oceans. B Mar S 53, 588-644.

445 Field, J.G., Clarke, K.R., Warwick, R.M., 1982. A Practical Strategy for Analysing Multispecies Distribution Patterns. Mar
446 Ecol-Prog Ser 8, 37-52.

447 Fortier, L., Levasseur, M., Drolet, R., Therriault, J., 1992. Export production and the distribution of fish larvae and their
448 prey in a coastal jet frontal region. Mar Ecol-Prog Ser 85, 203-218.

449 Green-Ruiz, Y.A., Hinojosa-Corona, A., 1997. Study of the spawning area of the Northern anchovy in the Gulf of California
450 from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. J Plankton Res 19, 957-968.

451 Hansen, D.V., Poulain, P.M., 1996. Quality control and interpolations of WOCE-TOGA drifter data. J Atmos Ocean Tech 13,
452 900-909.

453 Hao, W., Jian, S., Ruijing, W., Lei, W., Yi'an, L., 2003. Tidal front and the convergence of anchovy (Engraulis japonicus) eggs
454 in the Yellow Sea. Fish Oceanogr 12, 434-442.

455 Iles, T.D., Sinclair, M., 1982. Atlantic Herring: Stock Discreteness and Abundance. Science 215, 627-633.

456 Inda-Díaz, E.A., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M.F., 2010. Three-dimensional distribution of small pelagic fish larvae
457 (Sardinops sagax and Engraulis mordax) in a tidal-mixing front and surrounding waters (Gulf of California). J
458 Plankton R 32, 1241-1254.

459 John, H., Mohrholz, V., Lutjeharms, J.R.E., 2001. Cross-front hydrography and fish larval distribution at the Angola–
460 Benguela Frontal Zone. J Marine Syst 28, 91-111.

461 Kasai, A., Kimura, S., Nakata, H., Okazaki, Y., 2002. Entrainment of coastal water into a frontal eddy of the Kuroshio and
462 its biological significance. J Marine Syst 37, 185-198.

463 Landaeta, M.F., Veas, R., Letelier, J., Castro, L.R., 2008. Larval fish assemblages off central Chile upwelling ecosystem. Rev
464 Biol Mar Oceanog 43, 571-586.

465 **Lavín, M.F., Marinone, S.G., 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California, in: Velasco-Fuentes,**
466 **O., Sheinbaum, J., Ochoa, J. (Tran.), Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics. Nonlinear Processes in**
467 **Geophysical Fluid Dynamics, Kluwer Academics Publishers, Netherlands, p. 173-204.**

468 **López, M., Candela, J., Argote, M.L., 2006. Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California?.**
469 **Geophys Res Lett 33, 1-5.**

470 **Marinone, S.G., M.F. Lavín. 2003. Residual circulation and mixing in the large islands region of the central Gulf of**
471 **California. En: Velasco Fuentes, O.U., J. Sheinbaum and J.L. Ochoa de la Torre (Eds.)** ***Nonlinear Processes in***
472 ***Geophysical Fluid Dynamics.*** **Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda, ISBN 1-4020-1589-5, 213-236,**
473 **2003.**

474 **Moser, H.G., 1996. The early stages of fishes in the California Current Region. CALCOFI Atlas No. 33. La Jolla, California.**

475 **Moser, H.G., Smith, P.E., 1993. Larval Fish Assemblages and Oceanic Boundaries. Fisheries Sci 53, 283-289.**

476 **Navarro-Olache, L.F., Lavín, M.F., Álvarez-Sánchez, L.G., Zirino, A., 2004. Internal structure of SST features in the central**
477 **Gulf of California. Deep-Sea Res Pt II 51, 673-687.**

478 **Okazaki, Y., Nakata, H., 2007. Effect of the mesoscale hydrographic features on larval fish distribution across the shelf**
479 **break of East China Sea. Cont Shelf Res 27, 1616-1628.**

480 **Paden, C.A., Abbott, M.R., Winant, C.D., 1991. Tidal and Atmospheric Forcing of the Upper Ocean in the Gulf of California 1.**
481 **Sea Surface Temperature Variability. J Geophys R 96, 18,337-18,359.**

482 **Sánchez-Velasco, L., 2002. Changes in the Spawning Environment of Sardinops caeruleus in the Gulf of California during**
483 **El Niño 1997-1998. Estuar Coast Shelf S 54, 207-217.**

484 **Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Avalos-Garcia, C., Lavín, M.F., 2006. Larval fish assemblages and geostrophic circulation in**
485 **Bahia de La Paz and the surrounding southwestern region of the Gulf of California. J Plankton R 28, 1081-1098.**

486 **Sánchez-Velasco, L., Jiménez-Rosenberg, S.P.A., Lavín, M.F., 2007. Vertical Distribution of Fish Larvae and Its Relation to**
487 **Water Column Structure in the Southwestern Gulf of California. Pac Sci 61, 533-548.**

488 **Sánchez-Velasco, L., Lavín, M.F., Peguero-Icaza, M., León-Chávez, C.A., Contreras-Catala, F., Marinone, S.G., Gutiérrez-**
489 **Palacios, I.V., Godínez, V.M., 2009. Seasonal changes in larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of**
490 **California). Cont Shelf Res 29, 1697-1710.**

491 **Sánchez-Velasco, L., Shirasago, B., Cisneros-mata, M.A., Avalos-Garcia, C., Bcs, L.P., Sur, C.C., 2000. Spatial distribution of**
492 **small pelagic fish larvae in the Golf of California and its relation to the El Niño 1997-1998. J Plankton R 22, 1611-**
493 **1618.**

494 **Smith, P.E., Richardson, S.L., 1979. Técnicas Modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces, FAO Documentos**
495 **Técnicos de Pesca No. 75.**

496 **Sokal, R.R., Rohlf, F.J. 1995. Biometry: The Principles and practice of statistics in biological research. WH Freeman and**
497 **Co. New York. 887pp.**

498 **Somarakis, S., Nikolioudakis, N., 2010. What makes a late anchovy larva ? The development of the caudal fin seen as a**
499 **milestone in fish ontogeny. J Plankton R 32, 317-326.**

500 **Tremblay, N., Gómez-Gutiérrez, J., Zenteno-Savín, T., Robinson, C.J., Sánchez-Velasco, L., 2010. Role of oxidative stress in**
501 **seasonal and daily vertical migration of three krill species in the Gulf of California. Limnol Oceanogr 55, 2570-**
502 **2584.**

503 ***ACKNOWLEGMENTS***

504 This work was made possible thanks to the financial support of SEP-CONACyT (contracts SEP-
505 CONACyT 105922 and D41881-F), CGPI Instituto Politécnico Nacional (projects SIP
506 SIP20100670). EAID thanks to the CONACyT-México and Universidad Autónoma de Nayarit for
507 doctoral studies scholarship support. Thanks to Alberto Amador, Víctor Godínez, Arturo Ocampo
508 (CICESE) and Alma Rosa Padilla Pilotze (Instituto de Ciencias del Mar y Limonología, Universidad
509 Nacional Autónoma de México) for their support in the sampling and in physical data processing.
510 Thanks to Mayra Pazos and the Drifter Data Assembly Center (GDP/NOAA) for drifter data
511 handling.

FIGURE CAPTIONS.

Figure 1. Localization map and main geographical features. Dash and dot line indicates the longitudinal transect.

Figure 2. Averages (0-10 m depth) of (a) Temperature (℃), (b) Salinity, and (c) Dissolved Oxygen (mL/L). Arrows indicates drifter trajectories.

Figure3. Longitudinal section of (a) Temperature (℃), (b) Salinity, and (c) Density (black isolines; kg/m^3) and Geostrophic velocity (colors; m/s).

Figure 4. Larval fish abundance in four depth strata: 0-50m (a), 50-100 (b), 100-150(c), and 150-200(d).

Larval fish assemblages in four depth strata: 0-50m (e), 50-100 (f), 100-150(g), and 150-200(h). Color polygons mean assemblage distributions (Blue = WDA, orange = MSA, green = EZA, pink = SGA). Black isolines are temperature (°C). Orange dotted line represents the tidal-mixing surface thermal front.

Figure 5. Conceptual sketch of larval fish assemblage distributions (colors), main hydrographic structures, and bathymetry on the longitudinal section shown in Fig. 1.

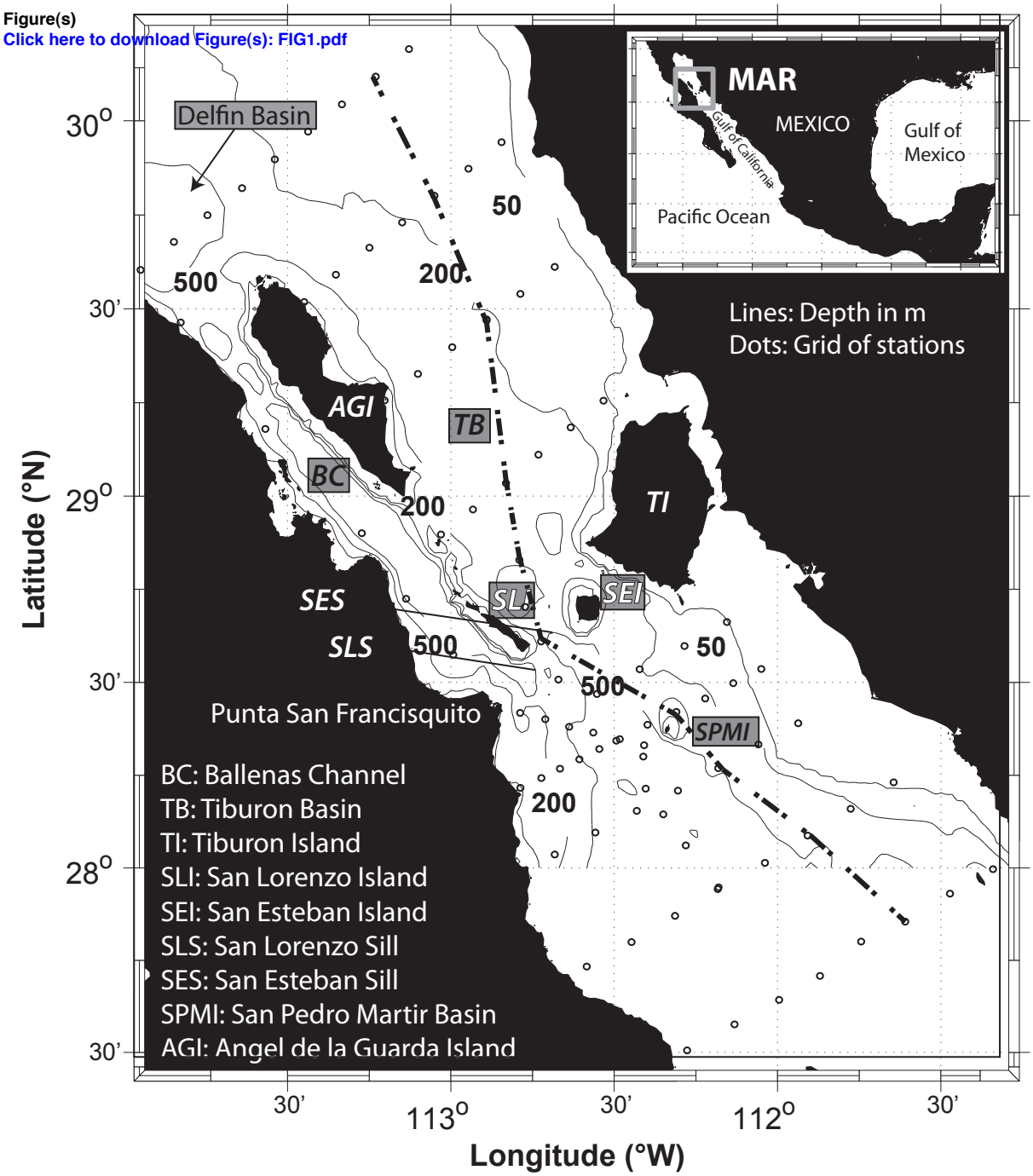
Table I. List of the species and its affinity (Moser et. al, 1993; Aceves-Medina et al., 2003), habitat, frequency, total abundance and average abundance (larvae/m2) registered in this work. (Affinity: tr=tropical, st=subtropical, tm=temperate, wd=wide distributed, sa=subarctic. Habitat: cp=coastal pelagic, ep=epipelagic, op=oceanic pelagic, mp=mesopelagic, dd=deep demersal, sd=shallow demersal.

Table II. Fish larvae assemblages and SIMPER test for each of them. Legends are: Av. Ab.=Average abundance in assemblage, Av. Sim=Average similarity, Sim/SD=Ratio of contribution to

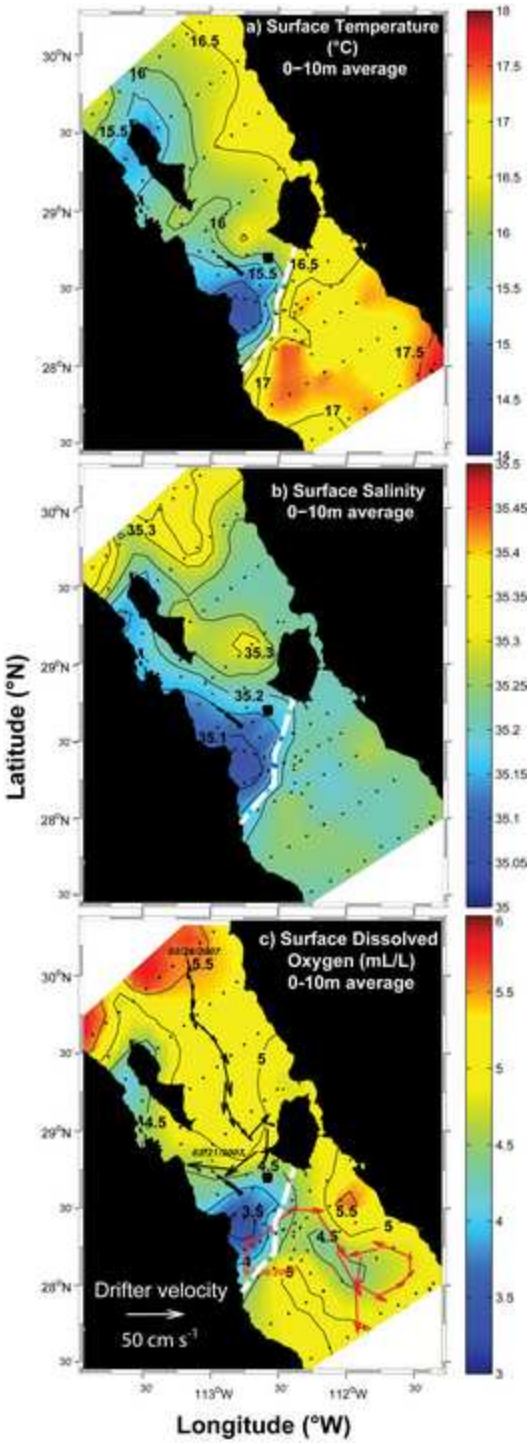
assemblage´s standard deviation, Contr.%=Percentage of contribution to the assemblage identity, Cum.%=Cumulative percentage of contribution.

Supplementary material I. Affinity dendrogram of larval fish assemblages groups on the basis of fourth root transformed larval abundance and complete linkage.

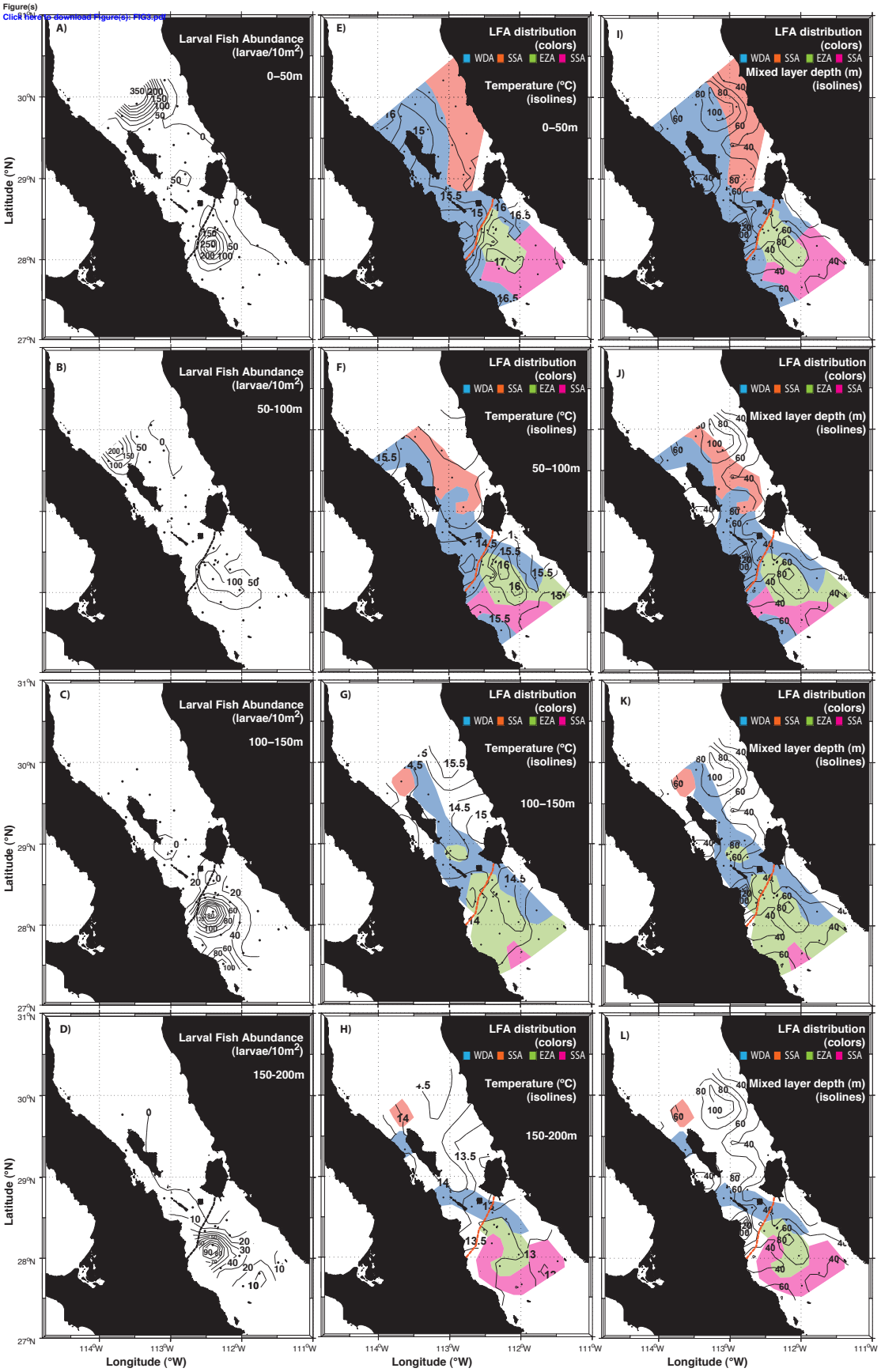
Figure(s)
Click here to download Figure(s): FIG1.pdf



Figure(s)
Click here to download high resolution image

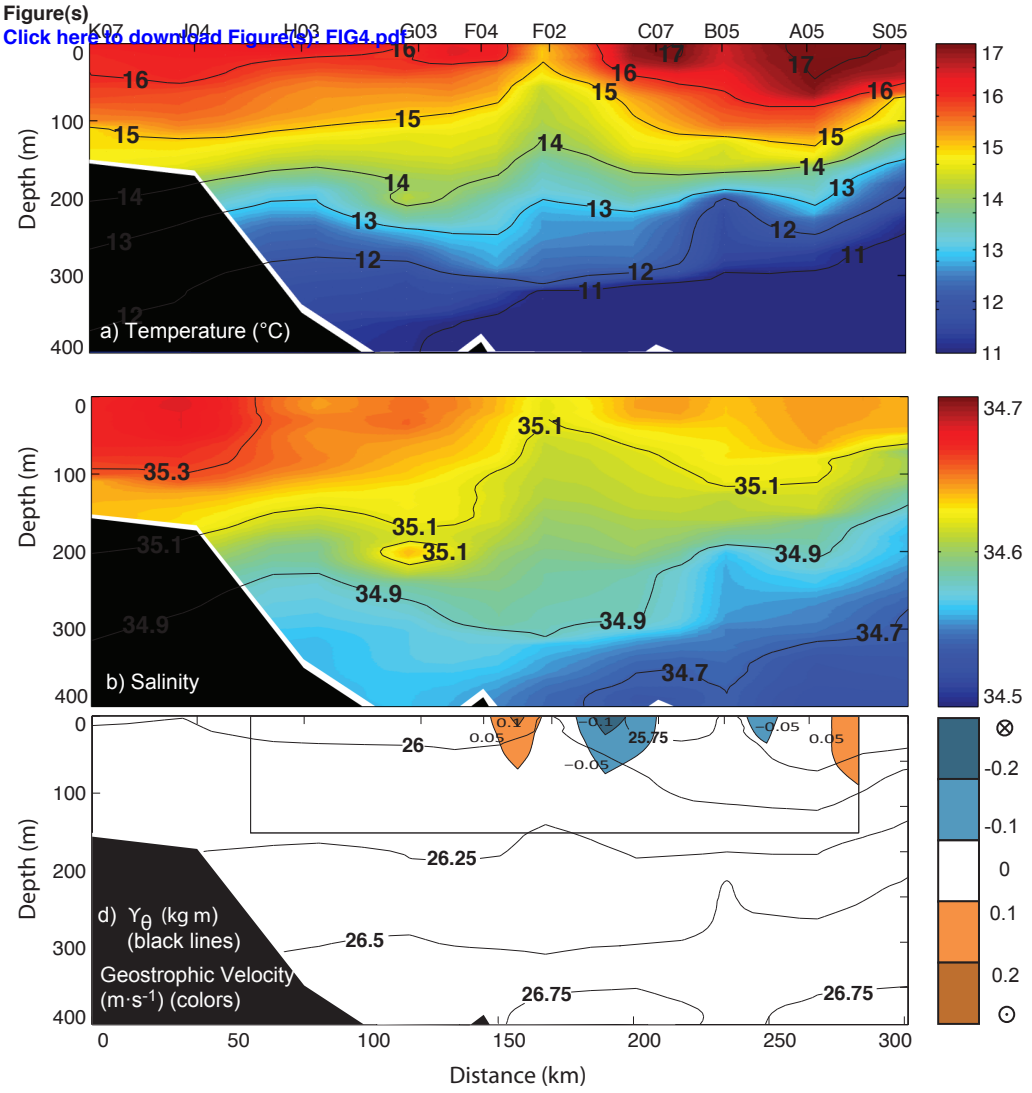


Figure(s)
Click here to download Figure(s): FIG3.pdf



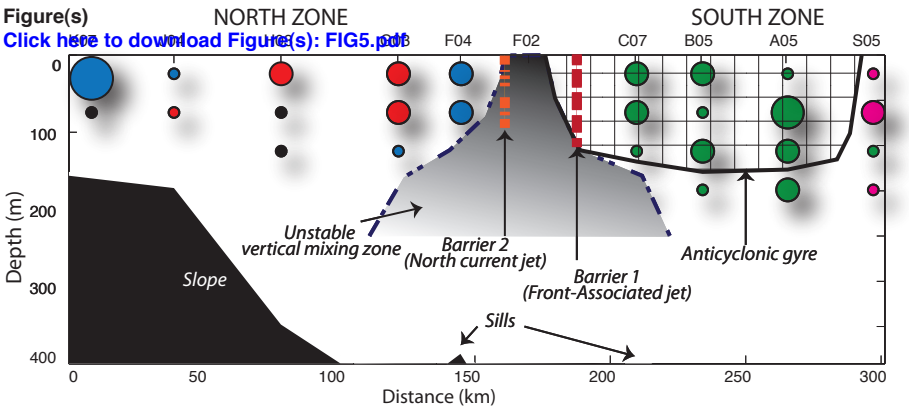
Figure(s)

Click here to download Figure(s): FIG4.pdf



Figure(s)

Click here to download Figure(s): FIG5.pdf



able(s)

lick here to download Table(s): Table1.pdf

FAMILY	GENERA	SPECIES	AFFINITY	HABITAT	FREQUENCY	TOTAL ABUNDANCE	AVERAGE ABUNDANCE
Albulidae	*Albula*	*Albula sp.*	tr	sd	4	73.45	18.36
Synodontidae	*Synodus*	*Synodus lucioceps*	st - tm	sd	1	6.81	6.81
Clupeidae	*Etrumeus*	*Etrumeus teres*	wd - st	cp - ep	3	87.40	29.13
Clupeidae	*Sardinops*	*Sardinops sagax*	st	ep - cp	28	1288.05	46.00
Engraulidae	*Engraulis*	*Engraulis mordax*	tm	cp - ep	73	23285.32	318.98
Bregmacerotidae	*Bregmaceros*	*Bregmaceros bathymaster*	tr-st	cp	2	19.66	9.83
Macrouridae	*Albatrossia*	*Albatrossia pectorails*	tm	dd	1	9.50	9.50
Merlucciidae	*Merluccius*	*Merluccius productus*	tm-sa	dd - mp	4	53.14	13.28
Moridae	*Physiculus*	*Physiculus nematopus*	tr	dd - mp	3	208.10	69.37
Moridae	*Physiculus*	*Physiculus rastrelliger*	tr-st	dd - mp	3	36.90	12.30
Myctophidae	*Benthosema*	*Benthosema panamense*	tr	sd	5	96.14	19.23
Myctophidae	*Diogenichthys*	*Diogenichthys laternatus*	tr - st	mp	41	3171.20	77.35
Myctophidae	*Hygophum*	*Hygophum atratum*	tr - st	mp	1	8.00	8.00
Myctophidae	*Triphoturus*	*Triphoturus mexicanus*	tr - st	mp	6	74.31	12.39
Bythitidae	*Brosmophycis*	*Brosmophycis marginata*	st	sd	6	52.19	8.70
Ophidiidae	*Cherublemma*	*Cherublemma emmelas*	tr	dd	4	38.56	9.64
Argentinidae	*Argentina*	*Argentina sialis*	tm	dd	7	83.28	11.90
Bathylagidae	*Leuroglossus*	*Leuroglossus stilbius*	tm	mp	59	14030.18	237.80
Carangidae	*Trachurus*	*Trachurus symmetricus*	tm - st	ep - op	4	95.88	23.97
Gobiidae	*Tridentiger*	*Tridentiger trigonocephalus*	tm	sd	1	5.36	5.36
Sciaenidae	*Sciaenidae*	*Sciaenidae sp.*	tr-st	sd	2	14.60	7.30
Scombridae	*Scomber*	*Scomber japonicus*	tm - st	ep - cp	16	245.77	15.36
Trichiuridae	*Lepidopus*	*Lepidopus fitchi*	tr-st	mp	1	1.88	1.88
Bothidae	*Perissias*	*Perissias taeniopterus*	tr	sd	1	5.36	5.36
Cynoglossidae	*Symphurus*	*Symphurus atramentatus*	tr - st	sd	1	6.51	6.51
Paralichthyidae	*Citharichthys*	*Citharichthys fragilis*	st	sd	36	517.96	14.39
Paralichthyidae	*Citharichthys*	*Citharichthys stigmaeus*	st	sd	1	5.99	5.99
Paralichthyidae	*Hippoglossina*	*Hippoglossina stomata*	st - tm	sd	4	27.51	6.88
Scorpaenidae	*Pontinus*	*Pontinus sp.*	tr	sd	1	4.32	4.32
Scorpaenidae	*Scorpaena*	*Scorpaena guttata*	tm - st	sd	1	9.17	9.17
Scorpaenidae	*Scorpaenodes*	*Scorpaenodes xyris*	st - tr	sd	1	7.70	7.70
Sebastidae	*Sebastes*	*Sebastes macdnonaldi*	tm - st	dd	4	54.44	19.45
Sebastidae	*Sebastes*	*Sebastes sp. 2*	tm - st	dd	1	15.79	15.79
Sebastidae	*Sebastes*	*Sebastes sp. 3*	tm - st	dd	5	84.13	16.83
Phosichthydae	*Vinciguerria*	*Vinciguerria lucetia*	tr - st	mp	12	151.66	12.64
Stomiidae	*Stomias*	*Stomias atriventer*	tr - st	mp	4	20.66	5.17

able(s)

lick here to download Table(s): TableII.pdf

EZA							Average similarity: 56.70
Species	Av. Ab.	Av. Sim	Sim/SD	Contr %	Cum.%	DIST.	AFF.
Leuroglossus stilbius	3.47	26.2	2.51	**46.2**	46.2	**s+**	mp
Diogenichthys laternatus	2.64	21.33	4.09	**37.61**	83.81	**s+**	mp
Engraulis mordax	1.7	6	0.61	**10.58**	94.39	**ad**	ep coast
Vinciguerria lucetia	0.54	1.05	0.28	**1.86**	96.25	**s**	mp
Sardinops sagax	0.62	0.88	0.25	**1.56**	97.81	**s**	ep coast
Citharichtys fragilis	0.44	0.66	0.25	**1.17**	98.98	**ad**	sd
Scomber japonicus	0.34	0.4	0.18	**0.71**	99.69	**s**	ep coast
Physiculus rastrelliger	0.16	0.09	0.07	**0.15**	99.84	**s**	dd mp
Triphoturus mexicanus	0.16	0.05	0.07	**0.1**	99.94	**s**	mp
Entrumeus teres	0.13	0.02	0.04	**0.03**	99.97	**s**	ep coast
Sebastes sp 3	0.09	0.02	0.04	**0.03**	100	**s+**	dm

SSA							Average similarity: 54.90
Species	Av. Ab.	Av. Sim	Sim/SD	Contr %	Cum.%	DIST.	AFF.
Leuroglossus stilbius	3.4	39.93	2.91	**72.72**	72.72	**s +**	mp
Sardinops sagax	1.39	8.06	0.82	**14.68**	87.4	**s**	ep coast
Scomber japonicus	0.95	4.13	0.52	**7.52**	94.93	**s**	ep coast
Benthosema panamense	0.68	2.14	0.31	**3.91**	98.83	**s**	mp
Citharichtys fragilis	0.42	0.64	0.22	**1.17**	100	**ad**	sd

WA							Average similarity: 53.17
Species	Av. Ab.	Av. Sim	Sim/SD	Contr %	Cum.%	DIST.	AFF.
Engraulis mordax	3.45	47.75	2.83	**89.79**	89.79	**ad**	ep coast
Leuroglossus stilbius	0.6	2.46	0.31	**4.63**	94.42	**s+**	mp
Sardinops sagax	0.66	1.89	0.28	**3.56**	97.98	**s+**	ep coast
Citharichtys fragilis	0.48	0.85	0.22	**1.6**	99.58	**ad**	sd
Sebastes sp 3	0.18	0.1	0.07	**0.19**	99.78	**s+**	dm
Diogenichthys laternatus	0.09	0.03	0.04	**0.06**	99.84	**s+**	mp
Hippoglossina stomata	0.09	0.03	0.04	**0.06**	99.9	**ad**	sd
Triphoturus mexicanus	0.11	0.03	0.04	**0.05**	99.95	**s**	mp
Trachurus symmetricus	0.13	0.03	0.04	**0.05**	100	**s**	ep ocean

SSA							Average similarity: 65.31
Species	Av. Ab.	Av. Sim	Sim/SD	Contr %	Cum.%	DIST.	AFF.
Engraulis mordax	3.06	35.61	1.77	**54.52**	54.52	**ad**	ep coast
Citharichtys fragilis	1.78	28.73	4.28	**43.99**	98.52	**ad**	sd
Merluccius productus	0.38	0.72	0.18	**1.11**	99.63	**n**	dd mp
Diogenichthys laternatus	0.24	0.24	0.1	**0.37**	100	**s+**	mp

Anexo 2. Artículo publicado en el Journal of Plankton Research correspondiente al Capítulo II de Resultados.

JOURNAL OF PLANKTON RESEARCH | VOLUME 32 | NUMBER 9 | PAGES 1241–1254 | 2010

Three-dimensional distribution of small pelagic fish larvae (*Sardinops sagax* and *Engraulis mordax*) in a tidal-mixing front and surrounding waters (Gulf of California)

EMILIO A. INDA-DÍAZ [1], LAURA SÁNCHEZ-VELASCO [1]* AND MIGUEL F. LAVÍN [2]

[1]CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS, AV. INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL S/N. COL. PLAYA PALO DE STA. RITA, LA PAZ, BCS C.P. 23000, MEXICO AND [2]DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFÍA FÍSICA, CICESE, KM. 107, CARRETERA ENSENADA-TIJUANA 3918, ZONA PLAYITAS, ENSENADA, BAJA CALIFORNIA 22860, MEXICO

*CORRESPONDING AUTHOR: lsvelasc@gmail.com

Received February 14, 2010; accepted in principle April 2, 2010; accepted for publication April 6, 2010

Corresponding editor: Roger Harris

Engraulis mordax and *Sardinops sagax* spawn in the highly productive midriff archipelago region of the Gulf of California, where intense tidal mixing produces a sharp thermal front. We analyzed the three-dimensional larval distribution of both species around the front from data obtained in February 2007 with opening–closing nets (505 μm) in 50 m strata from the surface to 200 m depth. *Engraulis mordax* preflexion larvae and *S. sagax* preflexion and flexion larvae were on the warm side of the front in the upper 100 m of the water column, mostly in the >16°C mixed layer. However, *S. sagax* preflexion and flexion larvae tended to be absent from the stations of maximum abundance of *E. mordax*. The geostrophic jet associated with the front functioned as a boundary by hindering larval advection to the cold side. The wide distribution of *E. mordax* flexion larvae throughout the area (found down to 150 m) resulted from the species spawning in several regions. The spawning areas and the optimal conditions for *E. mordax* larvae had a wider range than those for *S. sagax*. Larval three-dimensional distribution in other ecosystems might differ as function of the species spawning interaction and the evolution of the physical system.

KEYWORDS: Three-dimensional distribution; *Engraulis mordax* and *Sardinops sagax* larvae; México; Gulf of California

INTRODUCTION

Sardines *(Sardinops* spp.*)* and anchovies *(Engraulis* spp.*)* are subtropical species that coexist and spawn extensively in highly productive regions of the world oceans such as the eastern boundary current systems (California, Benguela and Humboldt Currents) (e.g. Fiedler, 1986; Olivar and Shelton, 1993; Landaeta *et al.*, 2008), and in regions where continuous biological enrichment processes occur, like in the Gulf of California (Fig. 1), a highly productive semi-enclosed sea (e.g. Lavín and Marinone, 2003; Hidalgo-González and Álvarez-Borrego, 2004).

doi:10.1093/plankt/fbq051, available online at www.plankt.oxfordjournals.org. Advance Access publication May 10, 2010

© The Author 2010. Published by Oxford University Press. All rights reserved. For permissions, please email: journals.permissions@oxfordjournals.org

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

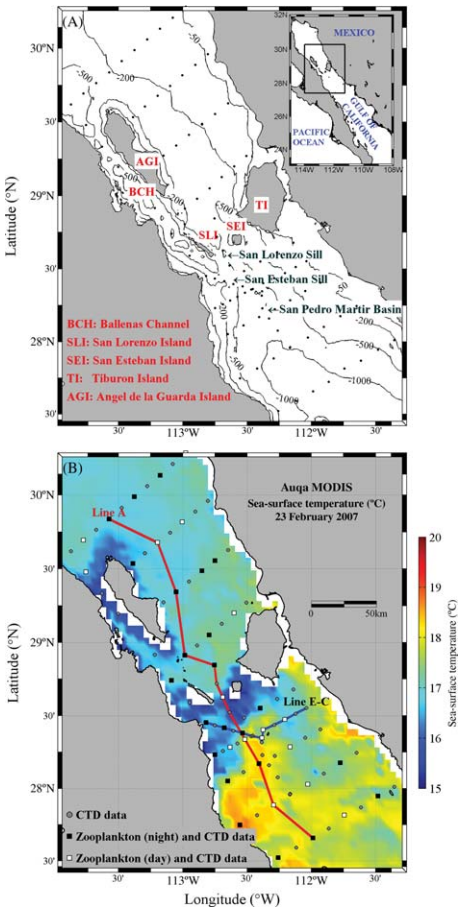


Fig. 1. Insert: the Gulf of California. (**A**) Bathymetry of the midriff archipelago region (MAR) of the Gulf of California, and named islands, channels and sills. Dots are sampling stations; (**B**) sea-surface temperature image (MODIS; 5-day average centered on 23 February 2007), with grid of stations. White circles, CTD data only. Squares, CTD and zooplankton data. White squares, day stations. Black squares, night stations.

The high productivity of the Gulf of California is due to several processes that promote enrichment of the upper ocean and of circulation patterns that can transport or trap fish eggs and larvae (Lavín and Marinone, 2003; Peguero-Icaza *et al.*, 2008; Sánchez-Velasco *et al.*, 2009). In this respect, one of the most relevant features of the Gulf of California is the area of minimum sea-surface temperature (SST) that permanently surrounds the Midriff Archipelago Region (MAR, Fig. 1), which is due to intense tidal-mixing and convergence-induced upwelling in Ballenas Channel (Paden *et al.*, 1991; López *et al.*, 2006). The area of minimum SST is limited at the south and north by SST fronts, which frequently show convolutions, eddies and filaments that spread the low SST and the nutrients around the MAR (Paden *et al.*, 1991; Navarro-Olache *et al.*, 2004). The sharpest thermal front (Fig. 1B), at the southern limit of the MAR, extends from the Baja California coast to San Esteban Island. It is located there because the strongest tidal mixing occurs over the San Lorenzo and San Esteban Sills (Argote *et al.*, 1995).

Studies on the early life of the northern anchovy *(Engraulis mordax* GIRARD 1856) and Monterey sardine *(Sardinops sagax* GIRARD 1856) in the Gulf of California increased after the arrival of *E. mordax* to the Gulf in 1985, which was related to the cold influence of the 1984–1985 La Niña (Hamman and Cisneros-Mata, 1989). In the Gulf of California, *E. mordax* spawns from the end of autumn to early spring, in the minimum SST area around the MAR at surface temperatures between 15 and 17°C (Green-Ruiz and Hinojosa-Corona, 1997). *Sardinops sagax* spawns at the same time as *E. mordax*, mainly south of the MAR, at surface temperatures between 17 and 20.8°C (Hamman *et al.*, 1998).

The effects of the 1997–1988 El Niño resulted in low larval abundance of *S. sagax* and high abundance of *E. mordax* larvae (Sánchez-Velasco *et al.*, 2000). The *S. sagax* spawning habitat (as indicated by SST, food availability and retention processes) during and after the 1997–1998 El Niño was restricted to the MAR (Sánchez-Velasco *et al.*, 2002). Recently, Aceves-Medina *et al.* (Aceves-Medina *et al.*, 2009) suggested that these species have distinct interspecific larval drift due to the difference in spawning areas, but no evidence of larval drift was shown, nor were specific physical mechanisms proposed.

The physical processes in the MAR have profound effects on the three-dimensional distribution of plankton organisms and particularly fish larvae. At the surface thermal front in the MAR during summer, it has been found that the front and the thermocline function as horizontal and vertical boundaries, respectively, for most of the larvae (Danell-Jiménez *et al.*, 2009). However, under winter conditions, when vertical mixing and cooling-induced convection form a deep (up to 100 m) surface mixed layer, the effect of the front on the spawning products of the dominant fish species has not been investigated.

In the winter environmental context, it is to be expected that if the horizontal thermal gradient is strong enough, the thermal front may function as a

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

surface horizontal boundary for the larvae of both species, similar to the summer case; this would probably occur despite the fish larvae being distributed through a deeper mixed layer. However, the inherent characteristics of each species may show inter-specific and ontogenic larval differences.

The objective of this article is to describe the three-dimensional distribution of larval phases (preflexion and in flexion) of *E. mordax* and *S. sagax* during winter (February 2007) in a region of the Gulf that encompasses the MAR, and therefore the tidal-mixing surface thermal front.

METHOD

The station grid extended from north of the Isla Angel de La Guarda to San Pedro Mártir Basin in the south (Fig. 1) and encompassed several environments: Ballenas Channel, the MAR, the southern part of the Northern Gulf, and the northern part of the Southern Gulf. Physical and zooplankton data were obtained on board the *R/V Francisco de Ulloa*, from 19 February to 1 March 2007, at 90 stations. The grid was designed with the aid of SST images from the MODIS satellites (4 km × 4 km resolution), obtained from http://oceancolor.gsfc.nasa.gov (Fig. 1B).

Temperature and conductivity profiles were obtained at each station with a recently calibrated SeaBird 911*plus* CTD (conductivity, temperature and depth profiler), equipped with a dissolved oxygen sensor. Potential temperature (θ, °C) is used throughout this article. As a measure of the strength of stratification we used the parameter Φ_{150}

$$\Phi = \frac{1}{h}\int_{-h}^{0}(\rho - \overline{\rho})gz\,dz$$

where $\rho(z)$ is the potential density profile and $\bar{\rho}$ is its vertical average, h the maximum depth of integration (150 m in our case), and g the gravitational acceleration. The stratification parameter Φ represents the quantity of work per cubic meter (J m^{-3}) necessary to mix the water column completely to depth h, and is an integral measure of stability. Argote *et al.* (Argote *et al.*, 1995) discussed the relationship of this parameter with stratification and tidal mixing in the Gulf of California.

The geopotential anomaly, which reflects the sea-surface height topography and hence the geostrophic circulation (cyclonic flow around lows and anticyclonic flow around highs), was calculated from objectively mapped potential temperature (θ) and salinity (S) distributions by integrating the specific volume anomaly from the reference level to the surface.

Lagrangian surface currents were measured with two surface drifters with a 10 m holey sock drogue centered at 15 m, and tracked with the ARGOS satellite telemetry system. The data were quality-controlled and interpolated at 6-h intervals by the Global Drifter Program of NOAA, as prescribed by Hansen and Poulain (Hansen and Poulain, 1996).

Oblique zooplankton hauls were made during day and night (coded differently in Fig. 1B) in four depth strata (from 200–150 m, 150–100 m, 100–50 m and 50 m to the surface), using opening–closing conical zooplankton nets, with a mouth diameter of 60 cm, 250 cm length and 505 μm mesh size (http://www.generaloceanics.com). The closed net was lowered to the bottom of the stratum to be sampled, then it was opened with a manual brass messenger and the haul was started. When the upper level of the sampling stratum was reached, the net was closed with a second messenger and the haul ended. This system effectively avoids contamination of the sample with organisms from other strata, and is very precise, responding almost instantaneously for surface hauls (50 m to surface), with maximum delay of 10 s for the deepest hauls (150–200 m). Two strata were sampled in each haul, and hauls were repeated for nets that were tangled when surfacing. The depth for each stratum was calculated by the cosine of the wire angle method following the standard specifications of Smith and Richardson (Smith and Richardson, 1979). This stratified sampling technique has been used successfully in several previous studies (e.g. Espinosa-Fuentes and Flores-Coto, 2004; Sánchez-Velasco *et al.*, 2007; Danell-Jiménez *et al.*, 2009).

The volume of filtered water was calculated using calibrated flow meters placed in the mouth of each net. Samples were fixed with 5% formalin buffered with sodium borate. Zooplankton biomass, estimated by displacement volume (Kramer *et al.*, 1972), was standardized to mL 1000 m^{-3}. The fish larvae were removed from the samples and the *E. mordax* and *S. sagax* larvae were identified according to the descriptions of Watson and Sandknop (Watson and Sandknop, 1996a, b); the developmental stage was determined in relation to notochord flexion (preflexion, flexion and postflexion) following the criteria of Kendall *et al.* (Kendall *et al.*, 1984). Fish larval abundance was standardized to number of larvae per 10 m^2 according to Smith and Richardson (Smith and Richardson, 1979).

The non-parametric Kruskal–Wallis test (Sokal and Rohlf, 1985; Siegel and Castellón, 1988) was used to assess the statistical significance of differences in the larval abundance (larvae per 10 m^2) of each species per development stage (preflexion and in flexion) between

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

day and night hours, among different depth strata and different environmental regions (south and north of the thermal front, and the Northern Gulf). When the null hypothesis was rejected, the Dunn's multiple comparison test was used to establish whether significant differences occurred in pairs of strata (Siegel and Castellón, 1988).

RESULTS

Environmental indicators

The surface temperature (upper 10 m averages; Fig. 2A) north of the MAR was ~16°C, while in the south it was 17–18°C; the lowest temperature (~15°C) was in the strong tidal-mixing area between the peninsula and the San Lorenzo and San Esteban Islands (for comparison, the surface temperature in summer exceeds 30°C). A sharp surface thermal front, with contrast ~2°C, was established between the cool tidal-mixing zone (~15°C) and the warm side (~17°C) of the front.

The lowest surface salinities (35.1) were recorded in the cool, mixing side of the frontal zone (Fig. 2B), and the highest (35.35) in the northern region. There were haline fronts between the cool waters (35.1) and those to the north (35.35) and south (35.2); the haline front over San Esteban Sill coincided with the thermal front. Dissolved oxygen (Fig. 2C) was maximum (>5.5 mL L^{-1}) in the north (where vertical convection is very intense and the temperature low during winter), and minimum (<3.5 mL L^{-1}) in the tidal-mixing areas over the sills at the two ends of Ballenas Channel; there were dissolved oxygen fronts at both sites, with the strongest one (contrast ~1 mL L^{-1}) over San Lorenzo Sill. There was also a semi-isolated minimum oxygen area to the southeast of the MAR (~28°N, ~112°W), which appeared to be a spinoff from the minimum over the sills; the surface temperature also showed a weak isolated minimum in that area (Fig. 2A).

Mixed layer depth (Fig. 2D) exceeded 80 m in the northern area and in the mixing zone over the San Lorenzo and San Esteban Sills. In the southern zone, the mixed layer was ~40 m deep, except in the isolated anomaly at ~(28°N, 112°W), where it was 60–80 m deep; this suggests an anticyclonic eddy. The stratification parameter Φ_{150} (Fig. 2E), reflecting the reduced winter stratification and the influence of the deep mixed layer, was low (≤ 30 J m^{-3}) in the north and in the MAR and higher (~90 J m^{-3}) in the south. For comparison, summer values of Φ_{150} (not shown) are ~500–600 J m^{-3} in the south and north, and ~400–450 J m^{-3} in the mixing zone over the sills.

The geostrophic circulation (Fig. 2F) showed a strong gradient across the frontal zone, between the low over the strong-mixing zone and the high in the south; this implies a northeastward jet parallel to the front and suggests an anticyclonic eddy in the south sector which could account for the isolated anomalies in temperature, dissolved oxygen and mixed layer depth described above. The red drifter (red arrows in Fig. 2F) first followed the frontal jet (24 h-mean speeds 0.3–11.0 cm s^{-1}), then went around the northern and eastern sides of the anticyclonic eddy on the warm side and later was trapped in a cyclonic eddy in the Southern Gulf. In the north, the geopotential anomaly (Fig. 2F) suggests a very weak northward flow. However, the salinity distribution (Fig. 2B) suggests a southward flow of high-salinity water, which is more consistent with the thermohaline circulation pattern and with numerical simulations. The black drifter (black arrows in Fig. 2F) showed southward flow (24 h-mean speeds 6.4–23 cm s^{-1}) in the northern area, which was interrupted before reaching the sills area.

The tidal-mixing front over San Lorenzo Sill (Fig. 3; Line E-C in Fig. 1B) was formed by the outcropping of the 15–17°C isotherms between stations E04 and E05, as almost well-mixed conditions were present over the sill and in the adjacent shallow area (Fig. 3A). The mixed layer depth was ~50 m on the warm side, and ~100 m on the cold side of the front. Isohalines of 35.1 and 35.2 outcropped in the same area as the isotherms (Fig. 3B), and also showed the downward-decreasing salinity trend typical of the Gulf, which is the cause of the minimum surface salinity over the sills mixing area. The oxygen distribution (Fig. 3C) was very similar to that of salinity, with a well-oxygenated surface mixed layer in the deep zone and a surface minimum over the sill area. The density distribution (Fig. 3D) showed almost vertically homogeneous conditions over the sills and stratified conditions to the east, separated by a density front whose inclination suggests northward geostrophic flow. The geostrophic current calculated relative to 100 m (Fig. 3D) showed a 50 m deep geostrophic jet between stations E04 and E05, with maximum velocity ~0.4 m s^{-1} at the surface. The 100 m reference level was used to isolate the frontal jet and to avoid the effect of the subsurface (200–350 m depth) density undulations, which may be due to the internal waves or internal tides, ubiquitous in this area.

The subsurface hydrographic structure in the along-gulf section "A" (marked in Fig. 1B) showed that three main hydrographic domains were sampled: the southern Gulf, the MAR with tidal-mixing areas limited by fronts and the northern Gulf (Fig. 4). In the southern Gulf, thermal stratification was present (15°C at ~60 m

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

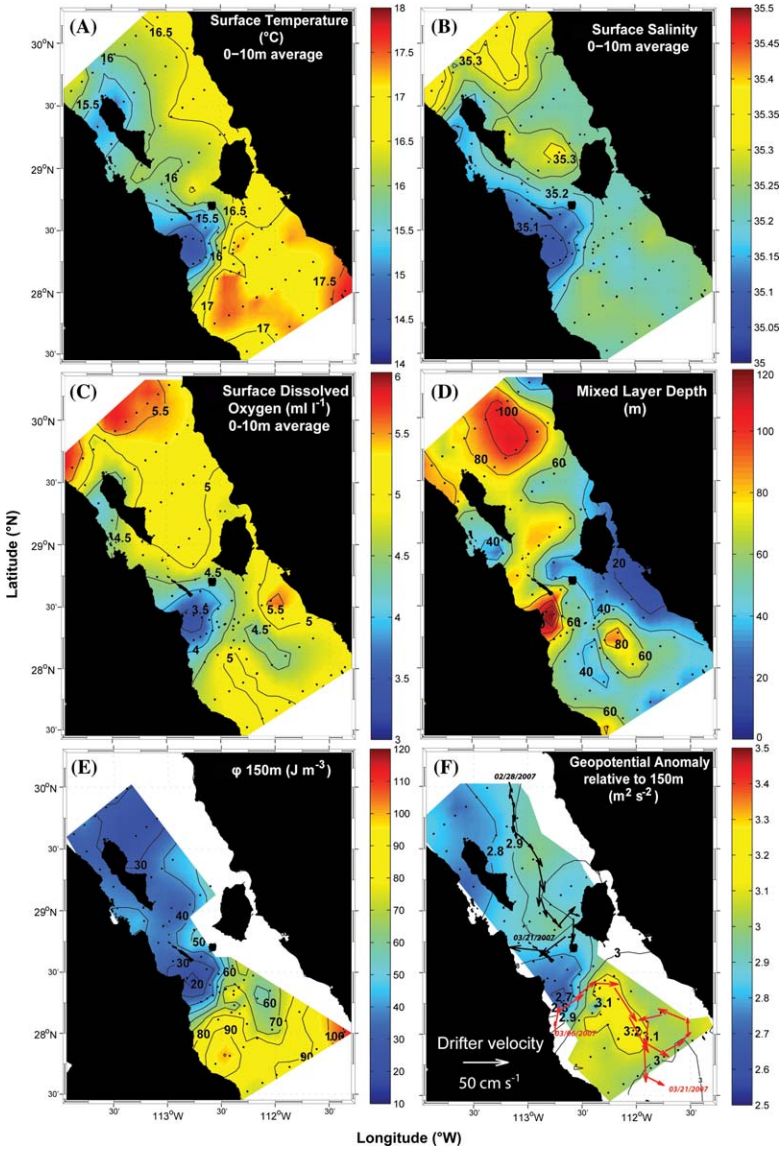


Fig. 2. Near-surface hydrography and circulation in February 2007, from CTD data. (**A**–**C**) Average values in the top 10 m of the water column of potential temperature (°C), salinity and dissolved oxygen (mL L^{-1}), respectively. (**D**) Surface mixed layer depth (m). (**E**) Potential energy anomaly (Φ, J m^{-3}) in the top 150 m. (**F**) Geopotential anomaly (m^2 s^{-2}) relative to 150 m. The red and black arrows in (F) are 24 h average velocities from two satellite-tracked surface drifters; scale-arrow in the lower left corner.

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

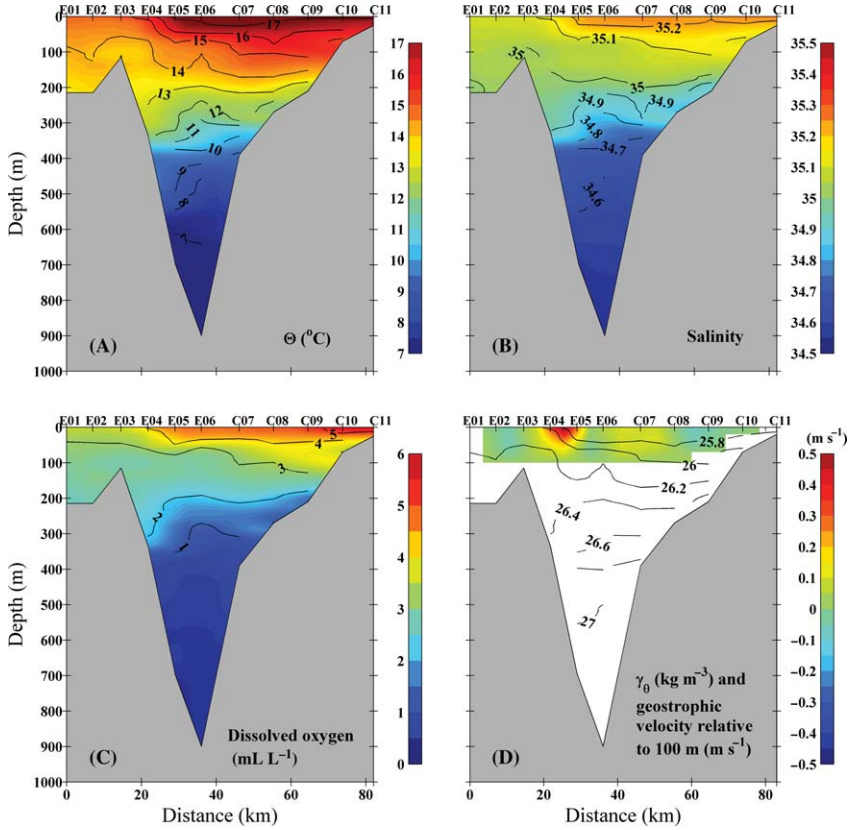


Fig. 3. Vertical distributions along line E–C (see Fig. 1B): (**A**) temperature (°C), (**B**) salinity, (**C**) dissolved oxygen (mL L^{-1}), (**D**) potential density anomaly (γ_θ, isolines) and geostrophic velocity (color map, m s^{-1}) relative to 100 m.

to 17°C at the surface) although weaker than in summer, when the surface temperatures exceed 30°C. The surface mixed layer was ~40 m deep, with intermediate salinity (35.2) and dissolved oxygen ~4 mL L^{-1}. The oxygen minimum zone (<1 mL L^{-1}) was below ~300 m. In the northern Gulf, the mixed layer depth exceeded 100 m, and had temperatures between 15 and 16°C, salinity ~35.3 and dissolved oxygen ~5 mL L^{-1}. In the strong tidal-mixing area over San Esteban Sill, nearly well-mixed conditions were present in the upper 150 m. The 16 and 17°C isotherms outcropped to form the thermal front. The doming of the 14 and 15°C isotherms in the sill zone was probably due to internal waves or internal tides.

Larval distribution of *Engraulis mordax* and *Sardinops sagax*

The zooplankton biomass (color background, Figs 5 and 6) was concentrated in the upper stratum (0–50 m), and was highest in the northern Gulf and in the western side of the southern Gulf including the warm side of the front. In contrast, it was low in the MAR, including Ballenas Channel and the well-mixed cool side of the frontal areas.

Of the total larval *E. mordax* ($X = 33.7 \pm 84$) collected 26% were in the preflexion, 73% in flexion and 1% in the postflexion stage. For *S. sagax* larvae ($X = 13.7 \pm 5$), 39% were in preflexion, 45% in flexion and 14% in postflexion stage. Because of the few larvae in

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

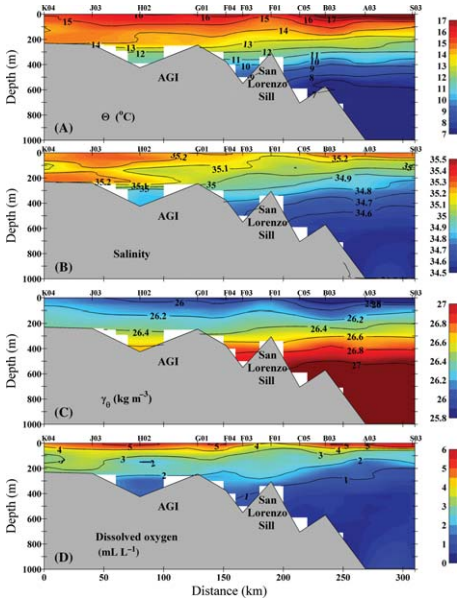


Fig. 4. Vertical distributions on the along-Gulf line A (see Fig. 1B): (**A**) potential temperature (°C), (**B**) salinity, (**C**) potential density anomaly (γ_θ, kg m^{-3}) and (**D**) dissolved oxygen (mL L^{-1}).

postflexion stage, especially of *E. mordax*, probably linked to their increased movement and net evasion capacity, we consider that their distribution was not adequately represented in the study.

There were no statistically significant differences in the larval abundance of *E. mordax* and *S. sagax* between day and night in the preflexion and in the flexion stages ($P > 0.05$), which may be related to the 50-m thickness of the sampled strata, since some authors (e.g. Hoss and Phonlor, 1984) have mentioned that the clupeid species have vertical diurnal movements of up to 30 m.

Engraulis mordax distribution

There were no statistically significant differences in the larval abundance of *E. mordax* in the preflexion stages among strata ($P > 0.05$), but a clear tendency was observed. In the surface stratum (0–50 m depth), the preflexion larvae of *E. mordax* had the highest abundance (>300 larvae 10 m^{-2}) close to the surface front, on the warm side (50-m-mean temperature ~16°C). The differences of surface larval abundance between the warm side of the front and the other environments (cool side of the front and the Northern Gulf) were significantly different ($P < 0.05$). The high larval abundance in this area coincided with high zooplankton biomass values apparently associated with the anticyclonic circulation described above (Fig. 5A). In the stratum from 100 to 50 m depth, the abundance of these larvae decreased slightly, with a distribution similar to that of the surface stratum, but farther from the front (mean temperature ~15°C) and apparently concentrated in the anticyclonic eddy (Fig. 5B). Below 100 m depth, there were no preflexion larvae, except at one southern coastal station in 150 to 100 m depth, in which the zooplankton biomass also was high (Fig. 5C).

The *E. mordax* flexion larvae showed no statistically significant differences among strata nor among environments ($P > 0.05$). In the surface stratum, these flexion larvae were widely distributed on both sides of the front and in the Northern Gulf. These larvae were found between 15 and 16°C mean isotherms, with high abundance in three zones: (i) close to the front on the warm side (like the preflexion larvae), (ii) northeast of Angel de la Guarda island and (iii) Tiburón channel (Fig. 5E). In the first two, high values of zooplankton biomass were also recorded. Low larval abundance was observed over the San Lorenzo and San Esteban Sills, which coincided with low values of zooplankton biomass and the highest values of mixed layer depth (~80 m) (Fig. 2D). From 150 to 50 m depth, the flexion-stage larval distribution was similar to that at the surface, with a slight decrease in abundance (Fig. 5F and G). From 150 to 200 m depth, flexion larvae were dispersed in the study area, in lower abundance than in the other levels (Fig. 5H).

Postflexion larvae were observed in low abundance near the surface front, decreasing in abundance and frequency as the depth increased (data not shown).

Sardinops sagax distribution

Sardinops sagax larvae in the first two development stages were found exclusively south of the thermal front, in the Southern Gulf. *Sardinops sagax* preflexion larvae showed no statistically significant differences among strata ($P > 0.05$), in spite of these larvae being almost exclusively concentrated in the surface layer; this result may be due to their relatively low abundance. Preflexion larvae were dispersed, mostly on the western side of the Gulf, in water with mean temperature >16°C and with relatively high zooplankton biomass (Fig. 6). These larvae tended to be absent from the stations of maximum abundance of *E. mordax* (Fig. 6A), and they were not present in the anticyclonic eddy area. In the 50–100 m stratum, both the abundance and frequency of preflexion larvae were lower than in the surface stratum, but were similarly distributed (Fig. 6B). Preflexion larvae

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

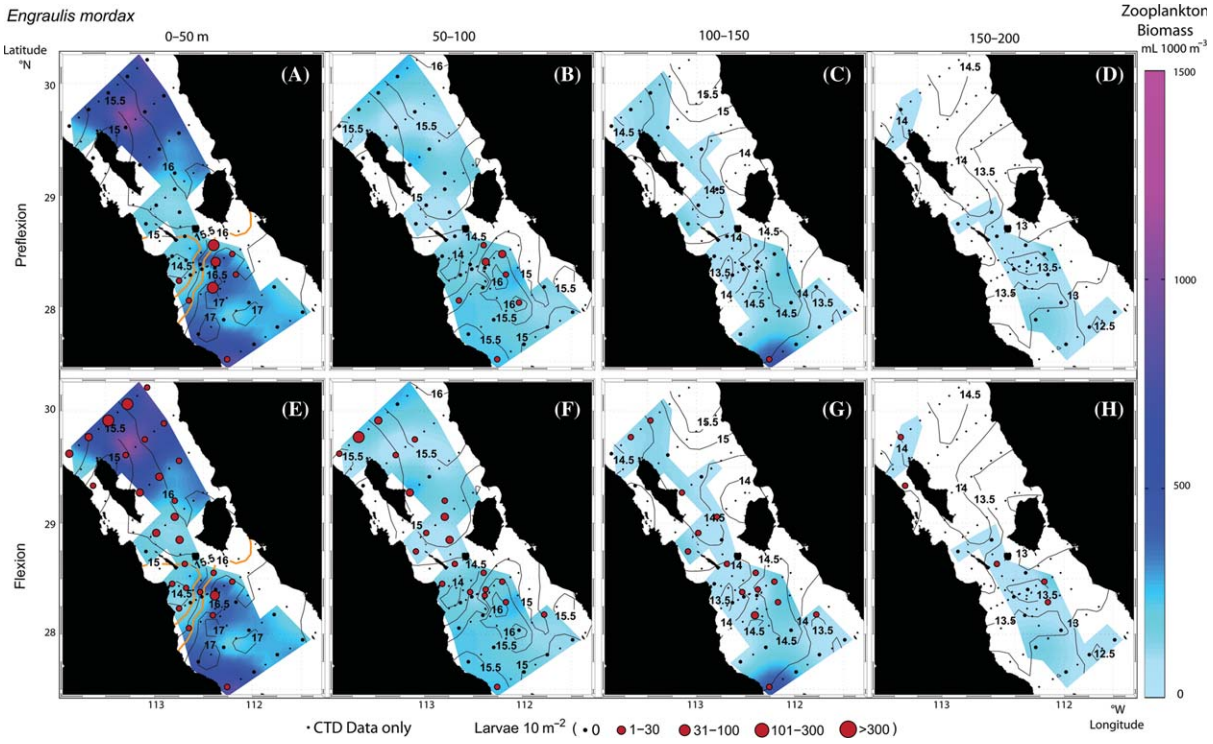


Fig. 5. Abundance of *Engraulis mordax* in preflexion (top panels) and flexion (bottom panels) (larvae 10 m^{-2}). Strata from left to right: (**A** and **E**) 0–50 m, (**B** and **F**) 50–100 m, (**C** and **G**) 100–150 m, (**D** and **H**) 150–200 m. Color background, zooplankton biomass (mL 1000 m^{-3}). Isolines are the depth-mean temperature (°C) of the corresponding strata.

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

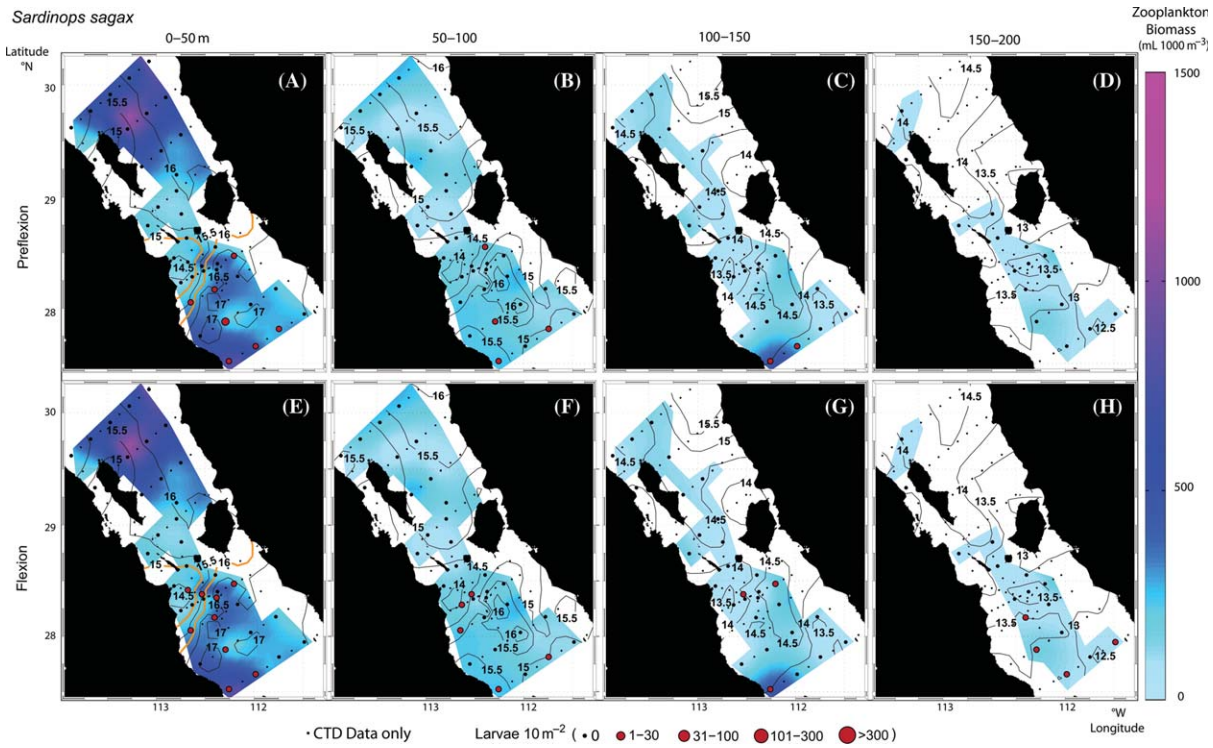


Fig. 6. Abundance of *Sardinops sagax* in preflexion (top panels) and flexion (bottom panels) (larvae 10 m^{-2}). Strata from left to right: (**A** and **E**) 0–50 m, (**B** and **F**) 50–100 m, (**C** and **G**) 100–150 m, (**D** and **H**) 150–200 m. Color background, zooplankton biomass (mL 1000 m^{-3}). Isolines are the depth-mean temperature (°C) of the corresponding strata.

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

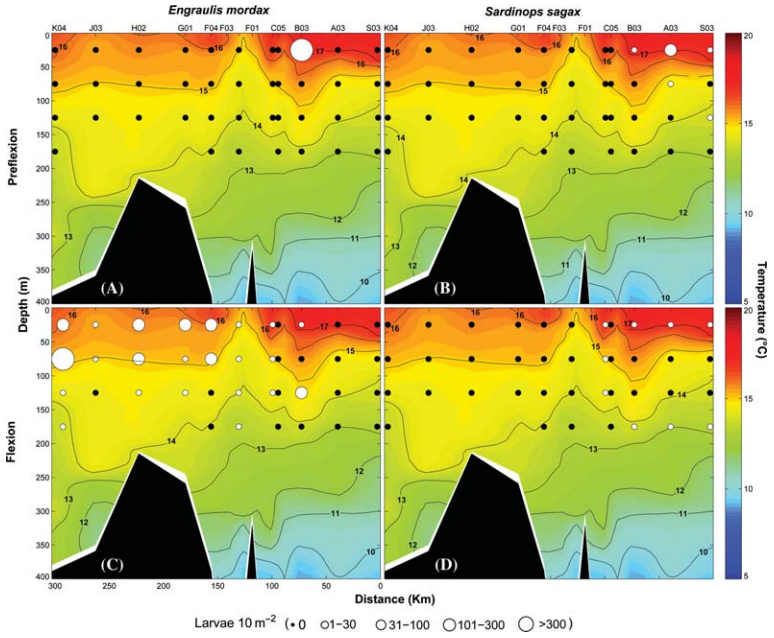


Fig. 7. Vertical distribution of *Engraulis mordax* and *Sardinops sagax* larval abundance (larvae $10\,m^{-2}$) on the thermal structure (isolines and color), on the along-Gulf line A (see Fig. 1B): (**A**) *Engraulis mordax* preflexion larvae, (**B**) *Sardinops sagax* preflexion larvae, (**C**) *Engraulis mordax* flexion larvae, (**D**) *Sardinops sagax* flexion larvae.

were absent below 100 m depth, except at two of the southernmost stations, which also had high zooplankton biomass (Figs 6C and D).

Flexion stage larvae were found in relatively low abundance at the surface in the warm area adjacent to the surface front (mean temperature ~16°C) and south of it, coinciding with the area of high zooplankton biomass (Fig. 6E). Below 50 m depth, these larvae decreased significantly ($P < 0.05$) in abundance and frequency (Figs 6F–H).

Fish larvae in relation to the vertical hydrographic structure

The overlay of the larval distributions on the subsurface hydrographic structure on the along-Gulf section "A" (Fig. 4) showed that the preflexion larvae (Fig. 7A and B) of both species were on the warm, stratified side of the front in the surface mixed layer, in water with mean temperature ~16° C, salinity values >35.1 and dissolved oxygen concentrations $>4\,mL\,L^{-1}$. The preflexion *E. mordax* larvae were significantly more abundant ($P < 0.05$) in the warm-side station closest to the front (B03, Fig. 7A) than in the other stations. Flexion larvae of *E. mordax* were widely distributed both vertically and horizontally from north of the tidal-mixing area over the San Esteban Sill (Fig. 7C); no significant differences were found ($P > 0.05$). But their highest abundance was in the upper 100 m, at temperatures above 15°C. *Sardinops sagax* flexion larvae were present in low abundance south of the front in the surface stratum, in temperatures above 16°C. Postflexion larvae of both species, although probably under-represented, had low abundance on the warm side of the frontal zone in the surface level (data not shown).

In addition, there was a notable absence of flexion larvae of both species in the well-mixed area over the San Lorenzo sill (Station F01). This suggests that the well-mixed area over the sill was unfavorable for larval survival or retention, thus possibly representing a submesoscale hydrographic barrier.

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

DISCUSSION

In this study, we analyzed the three-dimensional distribution of *E. mordax* and *S. sagax* larvae, species whose main spawning period in the highly productive MAR of the Gulf of California is from the end of autumn to early spring (Cisneros-Mata *et al.*, 1995; Lluch-Cota *et al.*, 2007). We shall discuss the effects of the sharp tidal-mixing thermal front south of the San Lorenzo and Esteban Sills on the distribution of these larvae, and contrast the larval distributions in the warmer (SST ~17°C) Southern Gulf against those in the MAR and the Northern Gulf. Since no egg samples were taken, we shall consider the presence of preflexion larvae as an indicator of the spawning area of both species, because their mobility is very limited (Hoss and Phonlor, 1984; Santos *et al.*, 2006).

Preflexion larvae of *E. mordax* were absent from the cool area north of the sharp thermal front over the sills (Fig. 5A), which suggests that, besides the possibility of the adults avoiding spawning in the highly turbulent area where SST <15°C and surface salinity <35.2, the front may function as a barrier to the advection of the preflexion larvae toward the cool, lower salinity side of the front. A possible physical explanation is that the larvae would be swept away by the geostrophic jet parallel to the front (Fig. 2F), and possibly get trapped in the anticyclonic eddy. At the front, this would affect the larvae to a maximum depth of 50 m, the depth of the jet, and the mean depth of the surface mixed layer (Fig. 2D). Despite the great difference in environmental conditions between summer and winter (Lavín and Marinone, 2003; Sánchez-Velasco *et al.*, 2009), Danell-Jiménez *et al.* (Danell-Jiménez *et al.*, 2009) found a similar larval barrier effect for the summer front; this implies that this thermal front may be a permanent limit to plankton distribution. These results suggest that mesoscale structures can work both, as larval carriers, as suggested by Aceves-Medina *et al.* (Aceves-Medina *et al.*, 2009), or as barriers as we have suggested here. Thus the distribution of preflexion larvae of this species would be continually fragmented by the mesoscale structures in the MAR, their main spawning area; a similar effect could occur for larvae of other species in similarly dynamic zones. The lack of references to the effects of the thermal front, which occurs in the main spawning area of these small pelagic species, may be the result of the differences in sampling scale and technique between the previous works (e.g. Green-Ruiz and Hinojosa-Corona, 1997; Hamman *et al.*, 1998; Aceves-Medina *et al.*, 2009), with extensive stations sampled with bongo net tows through the water column, and the present study, based on intensive and stratified sampling across the thermal front.

The wide distribution of *E. mordax* flexion larvae throughout the sampled area (except in the sill zones, where they are absent or rarely present), with high abundance in the Northern Gulf and south of the thermal front, suggests that *E. mordax* spawned in several regions, since the front would also limit their advection to the cold and less salty side, while the adults can cross the frontal planktonic barriers (Hunter, 1972) and are known to have high adaptability to the environment in the Gulf of California (Sánchez-Velasco *et al.*, 2000). Finding flexion larvae down to 150 m depth may be a product of increased (in relation to the preflexion larvae) control of their buoyancy via the gas bladder and of their vertical movements. This larval ontogenic expansion in the water column has also been observed in the vertical distribution of *E. ringens* in the upwelling system off Chile (Landaeta *et al.*, 2008) and in *E. encrasicolus* in the Aegean Sea (Somarakis and Nikolioudakis, 2010), and may be a larval survival strategy of the genus in other regions of the world ocean. Somarakis and Nikolioudakis (Somarakis and Nikolioudakis, 2010) mentioned that the aggregation of anchovy larvae started to increase rapidly in the early postflexion stages by the increase of their movement related with caudal fin formation, which could explain the reduced number of posflexion larvae collected in this study.

In contrast with the larval ontogenic expansion of the *E. mordax* larvae, the *S. sagax* preflexion and flexion larvae were similarly distributed, mostly south of the thermal front, in waters warmer than 16°C and in the upper 100 m. In the case of the sardine, the SST may be a barrier as important as the frontal effects, because this species has a well-defined temperature range for spawning. In the Gulf of California, *S. sagax* spawn in the temperature range from 17 to 20.8°C (Hamman *et al.*, 1998) and during our observations the lower spawning-temperature limit was sited just south of the frontal zone (Fig. 6). In addition, the absence of *S. sagax* larvae north of the front, where the surface mixed layer was deepest (more than 80 m), is in agreement with the results of Uehara *et al.* (Uehara *et al.*, 2005), who reported that areas of high turbulence and disruption of the thermocline in Australian upwelling areas are unfavorable for larval growth of *S. sagax*.

Our finding that the narrow vertical distribution of *S. sagax* larvae coincided with the shallow surface mixing layer (in the region south of the front, except in stations A03 and S03) agrees with Sánchez-Velasco *et al.* (Sánchez-Velasco *et al.*, 2007), who suggested that in the southern Gulf of California during winter the mixed layer depth represented a vertical limit to the

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

distribution of these larvae. These results are also consistent with Schwartzlose *et al.* (Schwartzlose *et al.*, 1999), who stated that the early stage larval distribution of *S. sagax* in highly productive systems of the world ocean are observed mostly in the surface mixed layer.

The coexistence of the larvae of both small pelagic fish in the MAR from early autumn to early spring has been recorded before (e.g. Cisneros-Mata *et al.*, 1995; Lluch-Belda *et al.*, 1991); however, our intensive sampling revealed that the *S. sagax* larvae tended to be absent from the stations with maximum abundance of *E. mordax* south of the front. Although we cannot make a case for competitive exclusion, we can point out that the spawning areas and the larval optimal conditions (e.g. temperature and depth) were different for the two species; those for *E. mordax* larvae had a wider range than those for *S. sagax* larvae, with apparent larval exclusion in the spawning area. Lluch-Cota *et al.* (Lluch-Cota *et al.*, 2007) suggested exclusive competition in the California Current region, but in a relationship opposite to that found by us in the Gulf of California; *S. sagax* spawned over a much wider temperature range (13–25°C) than *E. mordax* (11.5–16.5°C). These authors concluded that sardines are eurythermic when compared with anchovies, but spawn only at intermediate values of upwelling, whereas anchovies are stenothermic but spawn at much wider ranges of upwelling strength, particularly at low and high upwelling index values.

The variations in the larval coexistence patterns in different systems suggest that the coupling of these species in different ecosystems varies according to the size of the spawning population, the productivity processes of the spawning area and the evolution of the physical conditions. In addition, their larval ontogeny and condition factors will determine their relative roles in their three-dimensional distribution. For instance, some exclusion may occur due to the higher abundance of the spawners of one species (relative to the other) and hence of their products.

SUMMARY

Using stratified sampling larval data of the two small pelagic species, *E. mordax* and *S. sagax*, obtained from 19 February to 1 March 2007, and supported by physical data, we described the three-dimensional larval distribution in the highly productive MAR of the Gulf of California and surrounding waters.

The preflexion larvae of both species were concentrated close to the tidal-mixing thermal front, on the warm side. There were no preflexion larvae of either species in the cool strong-mixing area, suggesting that the front functions as a boundary to the distribution of these preflexion larvae. Two possible explanations are: (i) the geostrophic jet parallel to the front hinders the larvae crossing toward the cool side by sweeping them away; this would affect the larvae to the depth of the jet, ~50 m. (ii) The adults of the two species do not spawn in the cool area, either because of its low temperature (<15°C) or because it is highly turbulent.

The three-dimensional distribution of both species showed ontogenic and inter-specific differential patterns. The highest abundance of *E. mordax* preflexion larvae was adjacent to the warm side of the front in the upper 100 m, in water between 15 and 16°C. However, the flexion larvae had a wide distribution, with the highest abundance in the Northern Gulf and south of the front, to a depth of 150 m. The lowest flexion larval abundance was in the area over the sills, where the turbulence was strongest and the SST lowest. On the other hand, *S. sagax* preflexion and flexion larvae had similar distributions, concentrating in the area south of the front, where the mean 0–50 m temperature was above 16°C. They were concentrated in the upper 100 m, probably in close relation with the mixed layer depth. *Engraulis mordax* larvae had a wider range of optimal conditions than *S. sagax* larvae.

South of the front, *S. sagax* larvae tended to be absent from the stations of maximum abundance of *E. mordax*; that is, there appeared to be larval exclusion. Although a case of competitive exclusion cannot be made here, we can point out that the spawning areas and the larval optimal conditions (e.g. temperature and depth) were different for the two species, and that some exclusion may occur due to the relatively higher abundance of the spawners of one species, and hence of their products.

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks to Alberto Amador, Víctor Godínez, Arturo Ocampo (CICESE) and Alma Rosa Padilla Pilotze (Instituto de Ciencias del Mar y Limonología, Universidad Nacional Autónoma de México) for their support in the sampling and in physical data processing. Thanks to Carlos Cabrera (CICESE) for his support with satellite image processing. Thanks to Mayra Pazos and the Drifter Data Assembly Center (GDP/NOAA) for drifter data handling, and to the anonymous referees whose comments improved this article.

FUNDING

This work was made possible thanks to the financial support of SEP-CONACyT (contracts SEP2008-105922), CGPI Instituto Politécnico Nacional (projects

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

SIP20090578 and SIP20100670) and CONACYT contract D41881-F.

REFERENCES

Aceves-Medina, G., Palomares-García, R., Gómez-Gutiérrez, J. *et al.* (2009) Multivariate characterization of spawning and larval environments of small pelagic fishes in the Gulf of California. *J. Plankton Res.*, **31**, 1283–1297.

Argote, M. L., Amador, A., Lavín, M. F. *et al.* (1995) Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, **100**, 16103–16118.

Cisneros-Mata, M. A., Nevárez-Martínez, M. O. and Hamman, M. G. (1995) The rise and fall of the pacific sardine, *Sardinops sagax caeruleus* Girard, in the Gulf of California, Mexico. *CALCOFI Rep.*, **36**, 136–143.

Danell-Jiménez, A., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F. *et al.* (2009) Three-dimensional distribution of larval fish assemblages across a surface thermal/chlorophyll front in a semienclosed sea. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, **85**, 487–496.

Espinosa-Fuentes, M. L. and Flores-Coto, C. (2004) Cross-shelf and vertical structure of ichthyoplankton assemblages in continental shelf waters of the Southern Gulf of México. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, **59**, 333–352.

Fiedler, P. C. (1986) Offshore entrainment of anchovy spawning habitat, eggs, and larvae by displaced eddy in 1985. *CALCOFI Rep.*, **27**, 144–152.

Green-Ruiz, Y. A. and Hinojosa-Corona, A. (1997) Study of the spawning area of the Northern anchovy in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. *J. Plankton Res.*, **19**, 957–968.

Hamman, G. and Cisneros-Mata, M. A. (1989) Range extension and commercial capture of the Northern Anchovy *Engraulis mordax* (Girard 1856) in the Gulf of California, Mexico. *Calif. Fish Game*, **75**, 49–53.

Hamman, M. G., Nevárez-Martínez, M. O. and Green-Ruiz, Y. A. (1998) Spawning habitat of the Pacific Sardine (*Sardinops sagax*) in the Gulf of California: egg and larval distribution 1956–1957 and 1971–1991. *CALCOFI Rep.*, **39**, 169–179.

Hansen, D. V. and Poulain, P. (1996) Quality control and interpolations of WOCE-TOGA drifter data. *J. Atmos. Ocean. Tech.*, **13**, 900–909.

Hidalgo-González, R. M. and Álvarez-Borrego, S. (2004) Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWiFS. *Deep-Sea Res. II*, **51**, 739–752.

Hoss, D. E. and Phonlor, G. (1984) Field and laboratory observations on diurnal swimbladder inflation–deflation in larvae of the Gulf menhaden, *Brevoortia patronus*. *Fish. Bull. US*, **82**, 513–517.

Hunter, J. R. (1972) Swimming and feeding behavior of larval anchovy *Engraulis mordax Fish. B-NOAA*, **70**, 821–838.

Kendall, A. W. Jr, Ahlstrom, E. H. and Moser, H. G. (1984) Early life history stages of fishes and their characters. *Spec. Publ. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol.*, **1**, 11–22.

Kramer, D., Kalin, M. J., Stevens, E. G. *et al.* (1972)Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current region. NOAA Technical Report ***NMFS CIRC-370***. pp. 1–38.

Landaeta, M. F., Veas, R., Letelier, J. *et al.* (2008) Larval fish assemblages off central Chile upwelling ecosystem. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, **43**, 569–584.

Lavín, M. F. and Marinone, S. G. (2003) An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In Velasco, O. U., Sheimbaum, J. and Ochoa de la Torre, J. J. (eds), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Kluwer Academia Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 173–204.

López, M., Candela, J. and Argote, M. L. (2006) Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California? *Geophys. Res. Lett.*, **33**, 1–5.

Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B. and Schwartzlose, R. A. (1991) Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current System. *CALCOFI Rep.*, **32**, 101–112.

Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F. *et al.* (2007) The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog.Oceanogr.*, **73**, 1–26.

Navarro-Olache, L. F., Lavín, M. F., Álvarez-Sánchez, L. G. *et al.* (2004) Internal structure of SST features in the central Gulf of California. *Deep-Sea Res. II*, **51**, 673–687.

Olivar, P. M. and Shelton, P. A. (1993) Larval fish assemblages of the Benguela Current. *Bull. Mar. Sci.*, **53**, 450–474.

Paden, C. A., Abbott, M. R. and Winant, C. D. (1991) Tidal and atmospheric forcing of the upper ocean in the Gulf of California. Part I: Sea surface temperature variability. *J. Geophys. Res.*, **96**, 18337–18359.

Peguero-Icaza, M., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F. *et al.* (2008) Larval fish assemblages, environment and circulation in a semienclosed sea (Gulf of California, Mexico). *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, **79**, 277–288.

Sánchez-Velasco, L., Shirasago, B., Cisneros-Mata, M. A. *et al.* (2000) Spatial distribution of small pelagic fish larvae in the Gulf of California and its relation to the El Niño 1997–1998. *J. Plankton Res.*, **22**, 1–8.

Sánchez-Velasco, L., Valdez-Holguín, J. E., Shirasago, B. *et al.* (2002) Changes in the spawning environment of *Sardinops caeruleus* in the Gulf of California during El Niño 1997–1998. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, **54**, 207–217.

Sánchez-Velasco, L., Jiménez-Rosenberg, S. P. A. and Lavín, M. F. (2007) Vertical distribution of fish larvae and its relation to water column structure in the southwestern Gulf of California. *Pac. Sci.*, **61**, 533–548.

Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F., Peguero-Icaza, M. *et al.* (2009) Seasonal changes in larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *Cont. Shelf Res.*, **29**, 1697–1710.

Santos, A. M. P., Ré, P., Dos Santos, A. *et al.* (2006) Vertical distribution of the European sardine (*Sardina pilchardus*) larvae and its implications for their survival. *J. Plankton Res.*, **28**, 523–532.

Schwartzlose, R. A., Alheit, J., Bakun, A. *et al.* (1999) Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **21**, 289–347.

Siegel, S. and Castellón, N. J. (1988) Non-parametric Statistics for the Behavioral Sciences. *Statistics Series* McGraw-Hill International, pp. 399.

Smith, P. E. and Richardson, S. L. (1979)Tēcnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicosFAO Documentos Tēcnicos de Pesca. ***No. 175***. 107 pp.

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. (1985) *Biometría. Glume.* Barcelona, Spain, 587 pp.

Somarakis, S. and Nikolioudakis, N. (2010) What makes a late anchovy larva? The development of the caudal fin seen as a milestone in fish ontogeny. *J. Plankton Res.*, **32**, 317–326.

Uehara, S., Syahailatua, A. and Suthers, I. M. (2005) Recent growth rate of larval pilchard *Sardinops sagax* in relation to their stable isotope composition, in an upwelling zone of the East Australian Current. *Mar. Freshwater Res.*, **56**, 549–560.

Watson, W. and Sandknop, M. (1996a) Clupeidae: Herrings. In Moser, H. G. (ed.), *The Early Stages of Fishes in the California Current Region*. CALCOFI Atlas 33, pp. 159–171.

Watson, W. and Sandknop, M. (1996b) Engraulidae: Anchovies. In Moser, H. G. (ed.), *The Early Stages of Fishes in the California Current Region*. CALCOFI Atlas 33, pp. 173–185.

Downloaded from http://plankt.oxfordjournals.org by on August 2, 2010

Anexo 3. Lista general de taxones identificados durante la realización de este estudio.

FAMILIA	GÉNERO	*ESPECIE*	AFINIDAD	HÁBITAT	
Pomacentridae	Abudefduf	***Abudefduf troschelii***	tropical	demersal	costero
Macrouridae	Albatrossia	*Albatrossia pectorails*	templado	demersal	profundo
Albulidae	Albula	***Albula sp.***	tropical	demersal	costero
Engrauildae	Anchoa	***Anchoa compressa***	subtropical	epipelagico	costero
Engrauildae	Anchoa	***Anchoa sp.***		pelágico	epipelágico
		Anguiliforme T1		demersal	
		Anguiliforme T2			
		Anguiliforme T3			
		Anguiliforme T4			
		Anguiliforme T5			
		Anguiliforme T6			
		Anguiliforme T7			
		Anguiliforme T8			
		Anguiliforme T9			
Haemulidae	Anisotremus	***Anisotremus davidsonii***	subtropical	demersal	costero
Antennariidae	Antennarius	***Antennarius avalonis***	subtropical	demersal	
Apogonidae	Apogon	***Apogon guadalupensis***	subtropical	demersal	costero
Argentinidae	Argentina	***Argentina sialis***	agua profunda	mesopelágico	
Scombridae	Auxis	***Auxis spp.***		pelágico	
Balistidae	Balistes	***Balistes polylepis***	subtropical	demersal	somero
Balistidae		***Balistidae T1***		demersal	costero
Balistidae		***Balistidae T2***			
Myctophidae	Benthosema	***Benthosema panamense***	tropical	mesopelágico	
Linophrynidae	Borophryne	***Borophryne apogon***	agua profunda	batipelágico	
Bothidae	Bothus	***Bothus leopardinus***	tropical	demersal	somero
Bregmacerotidae	Bregmaceros	*Bregmaceros bathymaster*	tropical-subtropical	pelágico	somero
Bythitidae	Brosmophycis	*Brosmophycis marginata*	subtropical	pelágico	somero
Bythidae		***Bythitidae T1***			
Sparidae	Calamus	***Calamus brachysomus***	subtropical	demersal	somero
Carangidae		***Carangidae T1***		demersal	
		Carangidae T2			
		Carangidae T3			
		Carangidae T4			
Carangidae	Caranx	***Caranx caballus***	subtropical	demersal	
Carangidae	Caranx	***Caranx sexfaciatus***	tropical	demersal	
		Caulolatilus princeps			
Chatodontidae	Chaetodon	***Chaetodon humeralis***	tropical	demersal	
Sciaenidae	Cheilotrema	***Cheilotrema sp.***		demersal	
Ophidiidae	Cherublemma	*Cherublemma emmelas*	tropical	demersal	profundo
Carangidae	Chloroscombrus	***Chloroscombrus orqueta***	subtropical	demersal	somero costero
Paralichthyidae	Citharichthys	***Citharichthys fragilis***	subtropical	demersal	costero
Paralichthyidae	Citharichthys	***Citharichthys platophrys***	tropical	demersal	costero
Paralichthyidae	Citharichthys	***Citharichthys sp.***		demersal	costero
Paralichthyidae	Citharichthys	*Citharichthys stigmaeus*	subtropical	demersal	costero
Paralichthyidae	Citharichthys	***Citharichthys T1***		demersal	
Microdesmidae	Clarkichthys	***Clarkichthys bilineatus***	tropical	demersal	costero
Clinidae		***Clinidae***	templado - subtropical	bento	demersal
Congridae		***Congridae T1***		demersal	
Congridae		***Congridae T2***			
Congridae		***Congridae T3***			
Coryphaenidae	Coryphaena	***Coryphaena hippurus***	tropical-subtropical	pelágico	
Paralichthyidae	Cyclopsetta panamensis	***Cyclopsetta panamensis***	tropical	demersal	costero
Cyclopteridae		***Cyclopteridae***	templado	bento	
Gonostomatidae	Cyclothone	***Cyclothone signata***	agua profunda	mesopelágico	
Cyematidae		***Cyematidae T1***	agua profunda	batipelágico	
Gerreidae	Diapterus	***Diapterus peruvianus***	tropical	demersal	
Diodontidae		***Diodontide T1***		demersal	costero
Myctophidae	Diogenichthys	***Diogenichthys laternatus***	tropical-subtropical	mesopelágico	
Eleotridae	Dormitor	***Dormitor latifrons***	subtropical	demersal	costero
Carapidae	Echiodon	***Echiodon exsilium***	tropical	demersal	
Eleotridae		***Eleotridae T1***	tropical-subtropical	bento	demersal
Eleotridae		***Eleotridae T2***	tropical-subtropical	bento	demersal
Eleotridae		***Eleotridae T3***	tropical-subtropical	bento	demersal
Eleotridae	Eleotris	***Eleotris picta***	tropical	demersal	
Elopidae	Elops	***Elops affinis***	subtropical	epipelagico	
Carapidae	Encheliophis	***Encheliophis sp.***	tropical	demersal	
Engraulidae		***Engraulidae***			
Engrauildae	Engraulis	***Engraulis mordax***	subtropical	pelágico	
Serranidae	Engyophrys	***Engyophrys sanctilaurentia***	tropical	demersal	
Perciformes	Epinephelus	***Epinephelus sp.***		demersal	costero
Eleotridae	Erotelis	***Erotelis armiger***	tropical	demersal	demersal
Paralichthyidae	Etropus	***Etropus crossotus***	tropical-subtropical	demersal	somero
Clupeidae	Etrumeus	***Etrumeus teres***	amplia distribución	epipelagico	costero
Gerreidae	Eucinostomus	***Eucinostomus dowii***	tropical	demersal	somero
Gerreidae	Eucinostomus	***Eucinostomus gracilis***	tropical-subtropical	demersal	somero
Gerreidae	Eucinostomus	***Eucinostomus spp.***	tropical	demersal	somero
Scombridae	Euthynnus	***Euthynnus lineatus***	tropical	pelágico	
Exocoetidae	Fodiator	***Fodiator acutus rostratus***	tropical	pelágico	epipelágico
Gigantactinidae		***Gigantactis sp.***	agua profunda	batipelágico	
Carangidae	Gnatonodon	***Gnatonodon speciosus***	tropical	demersal	somero
Gobiesocidae		***Gobiesox T1***		demersal	costero
Gobiidae		***Gobiidae T1***		demersal	
		Gobiidae T2			
		Gobiidae T3			
		Gobiidae T4			
		Gobiidae T5			
		Gobiidae T6			
Gobiidae	Gobulus	***Gobulus crescentalis***	subtropical	demersal	costero
Labridae	Halichoeres	***Halichoeres semicinctus***	subtropical	demersal	somero
Labridae	Halichoeres	***Halichoeres T1***			
Clupeidae	Harengula	***Harengula thrissina***	tropical	pelágico	costero
Serranidae	Hemanthias	***Hemanthias signifer***	subtropical	demersal	
Hexagramidae		***Hexagramidae***		demersal	somero
Paralichthyidae	Hippoglossina	***Hippoglossina stomata***	subtropical-templado	demersal	somero
Exocoetidae	Hirundichthys	***Hirundichthys sp.***		pelágico	epipelágico
Holocentridae		***Holocentridae T1***		demersal	
Howellidae		***Howela T1***			
Myctophidae	Hygophum	*Hygophum atratum*	tropical-subtropical	mesopelágico	

Pomacentridae	Hypsypops	***Hypsypops rubicundus***	subtropical	demersal	costero
Labridae		***Labridae***		demersal	
Labrisomidae		***Labrisomidae***		demersal	
Labrisomidae	Labrisomus	***Labrisomus xanti***	tropical	demersal	somero
Trichiuridae	Lepidopus	***Lepidopus fitchi***	agua profunda	bento	pelágico
Ophidiidae	Lepophidium	***Lepophidium negropinna***	tropical	demersal	
Ophidiidae	Lepophidium	***Lepophidium stigmatistium***	subtropical	demersal	
		Leptocephalus T1			
Bathylagidae	Leuroglossus	*Leuroglossus stilbius*	templado	mesopelágico	
Lophiidae		***Lophiidae T1***		demersal	
Lophiidae	Lophiodes	***Lophiodes spilurus***	tropical	demersal	
Lophiidae	Lophiodes	***Lophiodes spilurus***	tropical	demersal	
Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanidae T1***		demersal	
Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanus argentiventris***	subtropical	demersal	
Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanus guttatus***	tropical	demersal	
Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanus novemfasciatus***	tropical	demersal	
Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanus peru***	tropical	demersal	
Lutjanidae	Lutjanus	***Lutjanus sp.***		demersal	
Gobiidae	Lythrypnus	***Lythrypnus dalli***	subtropical	demersal	
Gobiidae	Lythrypnus	***Lytripnus sp.***		demersal	
Centriscidae	Macroramphosus	***Macroramphosus gracilis***	agua profunda	mesopelágico	
Melamphaidae	Melamphaes	***Melamphaes lugubris***	agua profunda	bento	pelágico
Melamphaidae		***Melamphaidae***		bento	pelágico
Merlucciidae	Merluccius	*Merluccius productus*	templado	demersal	pelágico
Microdesmidae		***Microdesmidae T1***		bentónico	
Microdesmidae	Microdesmus	***Microdesmus multiradiatus***	tropical	demersal	
Sciaenidae	Micropogonias	***Micropogonias sp.***		demersal	
Bothidae	Monolene	***Monolene asaedai***	tropical	demersal	
Mugilidae	Mugil	***Mugil sp.***	tropical-subtropical	demersal	somero costero
Mullidae		***Mullidae***		demersal	
Mullidae	Mulloidichthys	***Mulloidichthys dentatus***	subtropical	demersal	costero
Muraenidae		***Muraenidae T1***		demersal	
Serranidae	Mycteroperca	***Mycteroperca sp.***		demersal	
Myctophidae		***Myctophidae***		mesopelágico	
Holocentridae	Myripristis	***Myripristis leiognathos***	tropical	demersal	costero
Ophichthidae	Myrophis	***Myrophis vafer***	subtropical	demersal	costero
Carangidae	Oligoplites	***Oligoplites saurus inornatus***	tropical-subtropical	demersal	somero costero
Carangidae	Oligoplites	***Oligoplites T1***	tropical-subtropical	demersal	somero costero
Ophichthidae	Ophicthus	***Ophichthus triserialis***	subtropical	demersal	
Ophichthidae	Ophicthus	***Ophichthus zophochir***	subtropical	demersal	
Ophichthidae	Ophicthus	***Ophictidae T1***		demersal	
Ophidiidae	Ophidion	***Ophidion scrippsae***	subtropical	demersal	costero
Blennidae	Ophioblennius	***Ophioblennius steindachneri***	tropical	demersal	costero
Clupeidae	Ophistonema	***Opisthonema libertate***	tropical	pelágico	costero
Ophistognathidae	Ophistognathus	***Opistognathus sp.***		bento	demersal
Hemiramphidae	Oxyporhamphus	***Oxyporhamphus micropterus micropterus***	tropical	pelágico	epipelágico
Serranidae	Paranhtias	***Paranthias colonus***	tropical	demersal	
Bothidae	Perissias	***Perissias taeniopterus***	tropical	demersal	
Moridae	Physiculus	*Physiculus nematopus*	tropical	demersal	profundo
Moridae	Physiculus	*Physiculus rastrelliger*	tropical-subtropical	demersal	profundo
Pomacentridae		***Pomacentridae T1***		demersal	
Scorpaenidae	Pontinus	***Pontinus sp.***		demersal	
Priacanthidae		***Pricanthidae T1***		demersal	costero
Triglidae	Prionotus	***Prionotus ruscarius***	tropical	demersal	
Triglidae	Prionotus	***Prionotus sp.***		demersal	
Triglidae	Prionotus	***Prionotus stephanophrys***	subtropical	demersal	somero
Priacanthidae	Pristigenys	***Pristigenys serrula***	subtropical	demersal	somero
Serranidae	Pronotogrammus	***Pronotogrammus multifasciatus***	subtropical	demersal	
Scombridae	Sarda	***Sarda chiliensis***	subtropical	pelágico	costero
Clupeidae	Sardinops	***Sardinops sagax***	tropical-subtropical	pelágico	costero
Sciaenidae	Sciaenidae	***Sciaenidae sp.***	tropical-subtropical	demersal	somero
Sciaenidae	Sciaenidae	***Sciaenidae T1***		demersal	
Sciaenidae	Sciaenidae	***Sciaenidae T4***		demersal	
Sciaenidae	Sciaenidae	***Sciaenidae T5***		demersal	
Sciaenidae	Sciaenidae	***Sciaenidae T6***		demersal	
Scombridae	Scomber	*Scomber japonicus*	templado - subtropical	pelagico	costero
Scombridae	Scomberomorus	***Scomberomorus sierra***	tropical	pelágico	costero
Scombridae		***Scombridae***		pelágico	
Scorpaenidae	Scorpaena	***Scorpaena guttata***	templado - subtropical	demersal	somero
Scorpaenidae	Scorpaena	***Scorpaena sp.***		demersal	
Scorpaenidae	Scorpaenodes	***Scorpaenodes xyris***	subtropical	demersal	costero
Scorpaenidae		***Scorpenidae T1***		demersal	
Sebastidae	Sebastes	*Sebastes macdnonaldi*	templado - subtropical	demersal	profundo
Sebastidae	Sebastes	*Sebastes sp. 2*	templado - subtropical	demersal	profundo
Sebastidae	Sebastes	*Sebastes sp. 3*	templado - subtropical	demersal	profundo
Carangidae	Selar	***Selar crumenophthalmus***	subtropical	demersal	costero
Carangidae	Selar	***Selar sp.***		demersal	
Carangidae	Selene	***Selene peruviana***	subtropical	bento	pelágico
Labridae	Semicossyphus	***Semicossyphus pulcher***	subtropical	demersal	costero
Serranidae		***Serranidae T1***			
Serranidae	Serranus	***Serranus sp. 1***		demersal	
Tetradontidae	Sphoeroides	***Sphoeroides spp.***		demersal	somero
Sphyraenidae	Sphyraena	***Sphyraena ensis***	tropical	pelágico	costero
Pomacentridae	Stegastes	***Stegates rectifraenum***	subtropical	demersal	somero
Stomiidae	Stomias	*Stomias atriventer*	tropical-subtropical	mp	
Paralichthyidae	Syacium	***Syacium ovale***	tropical	demersal	somero
Cynoglossidae	Symphurus	***Symphurus atramentatus***	tropical-subtropical	demersal	somero
Cynoglossidae	Symphurus	***Symphurus oligomerus***	agua profunda	bento	demersal
Cynoglossidae	Symphurus	***Symphurus sp.***		demersal	
Cynoglossidae	Symphurus	***Symphurus williamsi***	tropical	demersal	somero
Syngnathidae	Syngnathus	***Syngnathus sp.***		demersal	somero
Synodontidae	Synodus	***Synodus lucioceps***	subtropical-templado	demersal	
Labridae	Thalassoma	***Thalassoma sp.***		demersal	
Trachichthyidae		***Trachichthyidae T1***		mesopelágico	
Carangidae	Trachurus	***Trachurus symmetricus***	subtropical	pelágico	
Trichiuridae	Trichiurus	***Trichiurus nitens***	subtropical	bento	pelágico
Gobiidae	Tridentiger	*Tridentiger trigonocephalus*	templado	demersal	costero
Myctophidae	Triphoturus	***Triphoturus mexicanus***	tropical-subtropical	mesopelágico	
Sciaenidae	Umbrina	***Umbrina sp.***		bento	demersal
Phosichthydae	Vinciguerria	***Vinciguerria lucetia***	agua profunda	mesopelágico	
Haemulidae	Xenistius	***Xenistius californiensis***	subtropical-templado	demersal	somero