



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

**DETERMINACIÓN DEL HÁBITAT DE DESOVE
DE PELÁGICOS MENORES EN EL SUR DE LA
CORRIENTE DE CALIFORNIA (1998-2000)**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

ANDRÉS ARTURO AGUIAR ABAROA

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2017



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 14 del mes de Noviembre del 2017 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:

**“DETERMINACIÓN DEL HÁBITAT DE DESOVE DE PELÁGICOS MENORES
EN EL SUR DE LA CORRIENTE DE CALIFORNIA (1998-2000)”**

Presentada por el alumno:

AGUIAR

ABAROA

ANDRÉS ARTURO

Apellido paterno

materno

nombre(s)

Con registro:

A	1	6	0	8	0	9
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

M en C. RICARDO JAVIER SALDIERNA MARTÍNEZ
Director de Tesis

DR. GERARDO ACEVES MEDINA
2º. Director de Tesis

DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO

DRA. SILVIA PATRICIA ADELHEID JIMÉNEZ
ROSENBERG

DR. REGINALDO DURAZO ARVIZU

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 22 del mes de Noviembre del año 2017

El (la) que suscribe BM. ANDRÉS ARTURO AGUIAR ABAROA Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A160809 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

M en C. RICARDO JAVIER SALDIERNA MARTÍNEZ Y DR. GERARDO ACEVES MEDINA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"DETERMINACIÓN DEL HÁBITAT DE DESOVE DE PELÁGICOS MENORES

EN EL SUR DE LA CORRIENTE DE CALIFORNIA (1998-2000)"

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: 4a.aguiar@gmail.com - rsaldier@hotmail.com - gaceves@ipn.mx

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

BM. ANDRÉS ARTURO AGUIAR ABAROA

Nombre y firma del alumno

Dedico este trabajo a mi familia.

A mi madre Eva Abaroa por todo su apoyo incondicional y por alentarme con amor a continuar cumpliendo metas. A la memoria de mi padre Jesús Aguiar por acercarme al mar cuando era muy pequeño. A mi hermano Marco Carrillo y a mi sobrino Marco Sahir por brindarme alegría cuando los días eran cansados.

A los profesores del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas y en especial a los del departamento de Plancton y Ecología Marina por compartirme sus conocimientos.

A mi director de tesis el M. en C. Ricardo J. Saldierna Martínez por su confianza, por su paciencia y por todo el apoyo brindado para realizar este trabajo.

Al comité tutorial y asesores externos por sus valiosas revisiones y aportaciones para mejorar el documento y exponerlo en diferentes foros.

Sin ellos, esto no hubiera sido posible. ¡Va por todos ustedes!

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) del Instituto Politécnico Nacional por los apoyos y por darme la oportunidad de desarrollar los estudios de maestría dentro de sus instalaciones.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI-IPN) por las becas otorgadas durante la realización de esta investigación.

Agradezco también a mis directores de tesis el M. en C. Ricardo J. Saldierna Martínez y al Dr. Gerardo Aceves Medina por todo su apoyo para la realización de este trabajo. Gracias por las pláticas en los pasillos en donde debatíamos muchas de las ideas plasmadas en este trabajo. Les agradezco profundamente por su labor docente.

Un agradecimiento especial a los miembros del comité tutorial compuesto por la Dra. Sylvia Patricia A. Jiménez Rosenberg, el Dr. José de La Cruz Agüero y el Dr. Reginaldo Durazo Arvizu, por todas las revisiones y comentarios con la finalidad de generar un mejor documento. Agradezco también las aportaciones del Biol. Martín E. Hernández Rivas, la Dra. Teresa Peiro y al Dr. Ulianov Jakes Cota.

Gracias a mis compañeros de la maestría, colegas y amigos (Checo, Gina, Deneb, Christian, Edith, Laura, Karely, María, Armando, Isabel) por todos los momentos dentro y fuera de las aulas de clases.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS	iv
ÍNDICE DE TABLAS	vi
GLOSARIO	vii
RESUMEN	viii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	6
3. JUSTIFICACIÓN.....	11
4. OBJETIVO.....	12
4.1 Objetivos particulares.....	12
5. ÁREA DE ESTUDIO.....	12
6. MÉTODOS.....	14
6.1 Muestreo	14
6.2 Datos biológicos y oceanográficos.....	15
6.3 Distribución espacial del hábitat reproductivo de pelágicos menores	15
6.4 Modelos Aditivos Generalizados (MAG)	16
7. RESULTADOS	18
7.1 Climatología estacional de σ_t	18
7.2 Hábitat reproductivo óptimo (Q): selección de intervalos de σ_t y AD	22
7.3 Hábitat reproductivo óptimo (Q): distribución espacial	27
7.4 Eficiencia de las variables σ_t , AD, PCM y georreferenciación en la descripción del HDO: MAG	34
7.5 Intervalos óptimos de la densidad del agua de mar (σ_t), altura dinámica (AD) y profundidad de la capa mezclada (PCM).	39
7.6 Zonas de desove óptimo.....	44
8. DISCUSIÓN.....	46
8.1 Selección y distribución del hábitat reproductivo óptimo: σ_t y altura dinámica	46
8.2 Eficiencia de σ_t con respecto a otras variables oceanográficas para determinar áreas de éxito reproductivo.....	50
9. CONCLUSIONES	55
10. RECOMENDACIONES.....	55
11. BIBLIOGRAFÍA	57

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.-** Plan Básico de estaciones del programa de Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL)..... 13
- Figura 2.-** Climatología estacional (1997 – 2015) de la densidad del agua de mar (σ_t) a 10 m de profundidad. Isopicnas expresadas en valores de kg m^{-3} . a) invierno, b) primavera, c) verano y d) otoño..... 20
- Figura 3.-** Distribución vertical de la densidad del agua de mar (σ_t). Isopicnas en intervalos de $0.2 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ de los transectos 100, 110 y 120. Sobre los contornos de la línea 100, las líneas punteadas representan las cuencas del HDO de *E. mordax*, *S. sagax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus*. En las líneas 110 y 120 se representa el HDO de *S. sagax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus*..... 21
- Figura 4.-** Abundancia de huevos y cociente del hábitat de desove óptimo (Q) con respecto a la densidad del agua (0.1 kg m^{-3}) para *S. sagax* (a y b) y *E. mordax* (c y d). La línea horizontal roja denota valores del cociente $Q \geq 1$ 23
- Figura 5.-** Abundancia de huevos y cociente del hábitat reproductivo óptimo (Q) con respecto a la densidad del agua (0.1 kg m^{-3}) para *S. japonicus* (a y b), *T. symmetricus* (c y d). La línea horizontal roja denota valores del cociente $Q \geq 1$ 24
- Figura 6.-** Abundancia de huevos y cociente del hábitat reproductivo óptimo (Q) con respecto a la altura dinámica (1 cm) *S. sagax* (a y b) y *E. mordax* (c y d). La línea horizontal roja denota valores del cociente $Q \geq 1$ 25
- Figura 7.-** Abundancia de huevos y cociente del hábitat reproductivo óptimo (Q) con respecto a la altura dinámica (1 cm) para *S. japonicus* (a y b) y *T. symmetricus* (c y d). La línea horizontal roja denota valores del cociente $Q \geq 1$ 26
- Figura 8.-** *Sardinops sagax* - Distribución de la abundancia de huevos (a) y distribución del hábitat de desove (b): 1) enero 1998, 2) octubre 1998, 3) agosto 1999, 4) octubre 1999, 5) abril 2000 y 6) julio 2000. Escala: 0-blanco=potencial, 0.5-azul claro= desove, ≥ 1 -azul oscuro y negro= óptimo. Abundancia de huevos (10m^2): ● = 1-10, ● = 11-100, ● = 101-1000 y ● = 1001-10,000..... 30
- Figura 9.-** *Engraulis mordax*- Distribución de la abundancia de huevos (a) y distribución del hábitat de desove (b): 1) enero 1998, 2) agosto 1999, 3) enero 2000, 4) abril 2000. Escala: 0-blanco=potencial, 0.5-azul claro= desove, ≥ 1 -azul oscuro y

negro= óptimo. Abundancia de huevos (10m²): ● = 1-10, ● = 11-100, ● =101-1000. 31

Figura 10.- *Scomber japonicus* - Distribución de la abundancia de huevos (a) y distribución del hábitat de desove (b): 1) enero 1998, 2) abril 1999, 3) agosto 1999, 4) enero 2000, 5) abril 2000 y 6) julio 2000. Escala: 0-blanco=potencial, 0.5-azul claro= desove, ≥1-azul oscuro y negro= óptimo. Abundancia de huevos (10m²): ● = 1-10, ● =11-100, ● = 101-1000 y ● = 1001-10,000. 32

Figura 11.- *Trachurus symmetricus*- Distribución de la abundancia de huevos (a) y distribución del hábitat de desove (b): 1) enero 1998, 2) abril 1999, 3) abril 2000, 4) julio 2000. Escala: 0-blanco=potencial, 0.5-azul claro= desove, ≥1-azul oscuro y negro= óptimo. Abundancia de huevos (10m²): ● = 1-10, ● =11-100, ● = 101-1000 y ● = 1001-10,000. 33

Figura 12.- *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, *Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus*. Dependencia parcial entre la abundancia de huevos y la densidad del agua de mar. 41

Figura 13.- *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, *Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus*. Dependencia parcial entre la abundancia de huevos y la altura dinámica 42

Figura 14.- *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, *Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus*. Dependencia parcial entre la abundancia de huevos y la profundidad de la capa mezclada. 43

Figura 15.- *S. sagax*, *E. mordax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus*. Zonas de desove óptimo. 45

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.- Cruceros oceanográficos IMECOCAL utilizados en el presente de estudio (año, número de muestras y estacionalidad de los cruceros).....	14
Tabla 2.- Devianza explicada (izquierda) y valor del estimador de riesgo imparcial (derecho) por los MAG para cada variable independiente.	35
Tabla 3.- Análisis de varianza: primer paso para la selección de las mejores variables ambientales. Los valores en las tablas son la devianza residual y la devianza explicada por cada predictor. Valores de significancia (p) se presentan con los siguientes códigos: $2.2e^{-16}$ ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’, ≥ 0.05 ‘’.....	36
Tabla 4.- Análisis de varianza en el segundo paso para la selección del mejor modelo con la combinación y adición de predictores. Los valores en las tablas son la devianza explicada y la devianza residual. Valores de significancia (p) se presentan con los siguientes códigos: $2.2e^{-16}$ ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’, ≥ 0.05 ‘’.....	38

GLOSARIO

CORRIENTE DE CALIFORNIA: Flujo de agua sub-ártica hacia el ecuador que tiene origen aproximadamente en los 48° N hasta su confluencia con agua subtropical y tropical superficial. Este flujo importante porque transporta agua fría y rica en nutrientes hacia el sur.

DESOVE: Evento reproductivo que consiste en la liberación y fecundación de los ovocitos en el ambiente pelágico.

HABITAT: Espacio físico de “n” variables que presenta las condiciones favorables que les permiten a los organismos llevar dos procesos vitales como lo son la alimentación y la reproducción.

HUEVO: Etapa embrionaria que se caracteriza por presentar el embrión de pez con saco vitelino, glóbulo de aceite (puede estar ausente) y un espacio perivitelino entre el embrión y el corión.

ESCALA ESTACIONAL: escala de tiempo vinculado al periodo de las estaciones. (Ej. invierno, primavera, verano y otoño).

ESCALA INTERANUAL: escala de tiempo vinculado al periodo entre años (Ej. El Niño y La Niña).

ÉXITO REPRODUCTIVO: Es un atributo poblacional que consiste en características inherentes a la población adulta (factor de condición, densidad poblacional) y características ambientales que permiten la supervivencia de los estadios tempranos hasta alcanzar un desarrollo ontogénico e

SISTEMA DE BORDE ORIENTAL: son todos aquellos sistemas con propiedades físicas y biológicas que presentan forzamientos regionales como surgencias costeras, remolinos y corrientes relacionadas al viento, que se encuentran en los bordes orientales del planeta (ej. Corriente de California, Benguela y Canarias).

STOCK: Desde el punto de vista biológico el stock es una subpoblación de una especie que presenta características demográficas particulares (estructura de edad y talla, crecimiento, natalidad, mortalidad), mientras que desde el punto de vista pesquero es implementado como una unidad de manejo de los recursos.

SURGENCIA: Ascenso de agua desde capas subsuperficiales relacionado al transporte y/o bombeo de Ekman debido al forzamiento de los vientos y que presenta características térmicas frías, de baja salinidad, baja concentración de oxígeno y alta concentración de nutrientes, lo que genera el incremento en la productividad biológica.

ÓPTIMO: Es el estado o grado mejor o más favorable. En este trabajo se consideran los intervalos de condiciones oceanográficas que incrementan la supervivencia y viabilidad de la primera etapa de vida de los peces (huevos).

PELÁGICOS MENORES: Grupo de peces que presentan tallas entre los 10 a 40 cm (aproximadamente), presentan un ciclo de vida corto (entre 5 y 8 años), forman grandes cardúmenes, migran grandes distancias estacionalmente debido a que son sensibles a las variaciones ambientales. Su reproducción es ovípara y se realiza en el ambiente pelágico.

PERIODO CRÍTICO: es el tiempo en el que las larvas agotan sus reservas energéticas de vitelo y dependen de la búsqueda activa de alimento por lo que en este periodo las larvas experimentan una mortalidad mayor. Este periodo se ha vinculado a las fluctuaciones de las poblaciones adultas.

REMOLINO CICLÓNICO: estructura de meso-escala (~10 – 150 km) que presenta una rotación en sentido opuesto de las manecillas del reloj en el hemisferio norte. Este tipo de estructura tiende a divergir el zooplancton a sus costados y una característica importante es que este tipo de estructuras elevan la termoclina, pycnoclina, haloclina y nutriclina, por lo que incrementan la productividad.

REMOLINO ANTICLÓNICO: estructura de meso-escala (~10 – 150 km) que presenta una rotación en sentido de las manecillas del reloj en el hemisferio norte. Este tipo de estructura tiende a converger el zooplancton a sus costados e interior, y una característica es que este tipo de estructuras hunde la termoclina, pycnoclina, haloclina y nutriclina, y en contraste a los ciclónicos (núcleo frío), su centro es cálido.

RESUMEN

Se analizaron la abundancia y frecuencia de huevos obtenidos en colectas realizadas en 11 cruceros oceanográficos entre 1998 y 2000 en la región noroccidental de la Península de Baja California. El objetivo fue determinar el hábitat de desove óptimo (HDO) de *Engraulis mordax*, *Sardinops sagax*, *Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus* a partir de la densidad del agua mar (σ_t , kg m⁻³), altura dinámica (AD, cm), profundidad de la capa de mezcla (PCM, m) y la georreferenciación. Se usó el método de cocientes (Q) para determinar el HDO de cada especie. Para contrastar la eficiencia descriptiva de σ_t en el HDO, se utilizaron modelos aditivos generalizados. La σ_t , AD y PCM se calcularon con datos de temperatura y salinidad registrados hasta los 500 m de profundidad y la abundancia de huevos se obtuvo de lances oblicuos con redes tipo bongo. El HDO estuvo entre 24.0 y 24.8 kg m⁻³ y 81 y 102 cm de AD para *S. sagax*, entre 24.0 y 25.0 kg m⁻³ y 74 y 96 cm de AD para *S. japonicus*, entre 24.4 y 25.1 kg m⁻³ y 75 y 88 cm de AD para *T. symmetricus* y en 24.6 kg m⁻³ y 101 cm de AD *E. mordax*. El HDO de *E. mordax*, *S. sagax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus* tuvo un gradiente de la costa a mar adentro. Los HDO para *S. sagax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus* ocurrieron sobre el borde de las surgencias de Ensenada, Punta Baja y Punta Eugenia, donde σ_t presentó porcentajes altos de devianza explicada (~35 a 85%, $p < 0.0001$), lo que sugiere su importancia como una variable clave para describir el HDO de los peces pelágicos menores. Se identificó un corredor reproductivo óptimo, que se expande hacia el océano en meses con dominio de la Corriente de California, cuando las isopícnas de 24.3 a 25.0 kg m⁻³ son paralelas a la costa. El corredor se contrae hacia la costa en meses con dominio de las masas de agua subtropical y tropical cuando las isopícnas de 23.0 a 24.3 kg m⁻³ son perpendiculares a la costa. Se encontró que los fenómenos El Niño 1998 y La Niña 2000 potencializaron el patrón observado de contracción y expansión respectivamente.

Palabras clave: Corriente de California, hábitat de desove óptimo, pelágicos menores, densidad del agua de mar y modelos aditivos generalizados.

ABSTRACT

Egg abundance and frequency obtained from 11 oceanographic surveys between 1998 and 2000 along the northwest coast of the Peninsula of Baja California were analyzed to determine the optimum spawning habitat (HSO) of *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, *Scomber japonicus* and *Trachurus symmetricus* using the sea water density (σ_t , kg m^{-3}), dynamic height (DH, cm), mix layer depth (MLD, m) and the georeferenced location. The optimum spawning habitat (HSO) of each species was calculated using the quotient (Q) method. In order to contrast the descriptive efficiency of σ_t in the HSO generalized additive models (GAM) were used. Values of σ_t , DH and MLD were obtained from temperature and salinity data until 500 m in depth, while the egg abundances were obtained from oblique trawls using Bongo nets. The HSO for *E. mordax*, *S. sagax*, *S. japonicus* and *T. symmetricus* showed a coast-ocean gradient. The HSO for *S. sagax*, *S. japonicus*, and *T. symmetricus* were found on the upwelling limits off Ensenada, Punta Baja and Punta Eugenia where σ_t showed a high percentage of explained deviance (~35 to 85%, $p < 0.0001$), which suggested its importance as a key variable to describe the HSO of the small pelagic fishes. An optimal reproductive corridor, was identified which showed an expansion towards the ocean during months with the dominance of the California Current, when the isopycnals of 24.3 to 25.0 kg m^{-3} are parallel to the coast. The corridor contracted, toward the coast during months with the dominance of subtropical and tropical water masses, when the isopycnals of 23.0 to 24.2 kg m^{-3} are perpendicular to the coast. It was also evident that El Niño 1998 and la Niña events increased the contraction and expansion patterns, respectively.

Key words: California Current, Optimal Reproductive Habitat, small pelagic fish, sea water density and generalized additive models

1. INTRODUCCIÓN

Los peces pelágicos menores como la sardina del Pacífico (*Sardinops sagax*), la anchoveta (*Engraulis mordax*), la macarela del Pacífico (*Scomber japonicus*) y el charrito (*Trachurus symmetricus*), forman parte de una de las pesquerías multiespecíficas más importantes en México, con capturas de cardúmenes de gran magnitud en la costa noroccidental de la Península de Baja California y Golfo de California (Nevárez-Martínez *et al.* 2006). Estas especies alcanzan tallas entre los 10 y 40 cm de longitud total, y su pesquería aporta el ~35% del volumen desembarcado en todo el país (1.3 a 1.5 millones de toneladas). Son además una fuente importante de proteína de buena calidad para el consumo humano directo y generan el 85% del alimento balanceado para la industria avícola y porcina, así como también para la carnada en la pesca comercial, deportiva y artesanal. Desde esta perspectiva es evidente que la pesquería de estos recursos son una fuente generadora de empleos directos e indirectos en la región noroeste de México y son un componente clave en las redes tróficas de los ecosistemas marinos (DOF, 2012).

Los pelágicos menores a través de su historia evolutiva, han desarrollado estrategias de reproducción ovípara, nocturna y con múltiples desoves parciales en pocos meses o durante todo el año, lo que les permite acoplarse a las variaciones estacionales de las condiciones del hábitat pelágico (Blaxter y Hunter, 1982, Balon, 1985). Los múltiples desoves suceden en gradientes de condiciones oceanográficas que pudieran ser o no favorables para el desarrollo embrionario y la supervivencia larval en las primeras etapas posteriores a la eclosión (periodo crítico) (Hjort, 1914). Los pelágicos menores presentan patrones de migración y comportamiento de agregación en grandes cardúmenes que hacen más eficiente la búsqueda de alimento y como mecanismo de protección de los depredadores (Radovich, 1982). Además, en los cardúmenes se llevan a cabo desoves masivos durante los eventos de surgencias intensas en los ecosistemas de borde oriental, que se caracterizan por ser áreas de gran productividad biológica, debido a que el hábitat pelágico se enriquece de nutrientes. Este acoplamiento con la producción planctónica incrementa

el éxito reproductivo a través de la supervivencia de huevos y de larvas hasta alcanzar el reclutamiento (Cushing, 1975) en condiciones consideradas como óptimas (Ahlstrom, 1959, Lasker, 1964; Cury y Roy, 1989).

En el Pacífico oriental la distribución geográfica de los pelágicos menores es relativamente amplia y discontinua, segregada por sub-poblaciones o “stocks” (Radovich, 1982). En el caso de la sardina del Pacífico, se reconocen tres stocks en relación con su distribución latitudinal y los intervalos térmicos en los que se captura. El stock norteño se distribuye desde Vancouver en Canadá hasta Ensenada, Baja California, entre 12 y 17 °C, el stock central de San Pedro, California a Bahía Magdalena, Baja California Sur entre 17 y 22 °C, y el stock sureño de Bahía Magdalena al Golfo de California entre 22 y 27 °C (Félix-Uraga *et al.* 2004; Félix-Uraga *et al.* 2005). Para la anchoveta también se reconocen tres stocks, con el stock norteño de British Columbia, Canadá a San Francisco, California (intervalo térmico no determinado), el stock central de San Francisco, California a Punta Banda, Baja California (12 a 21 °C) y el stock sureño de Punta Baja a Golfo de California (16 a 22 °C) (Barange *et al.* 2009). Para la macarela y el charrito, sólo se han reconocido dos stocks. Para la macarela el stock norteño se distribuye desde la cuenca del sur de California hasta Bahía de Sebastián Vizcaíno (15 a 20 °C) y el stock sureño de Cabo San Lucas, Baja California Sur al Golfo de California (>20 °C) (Parrish y MacCall, 1978; Gluyas-Millán y Gómez-Muñoz, 1993; Weber y McClatchie, 2012), mientras que para el charrito el stock norteño se distribuye desde British Columbia, Canadá a Oregón, EUA (intervalo térmico no determinado) y el stock sureño en la cuenca del sur California a Punta Eugenia, Baja California Sur (10 a 26 °C) (Ahlstrom, 1954; MacCall y Stauffer, 1983; Macewicz y Hunter, 1993).

Las poblaciones de pelágicos menores son sensibles a los forzamientos físicos (Parrish *et al.* 1981; Bakun, 1996) en escalas interanuales como El Niño y La Niña. Estos eventos, ejercen efectos en el reclutamiento y en las fluctuaciones de la abundancia de estos recursos pesqueros. Las poblaciones son también sensibles a forzamientos físicos en escalas temporales mayores como las multidecadales

(Oscilación del Pacífico Norte, Oscilación Decadal del Pacífico) y cambios de régimen (Chavez *et al.* 2003; Di Lorenzo *et al.* 2008), como se ha documentado en los colapsos históricos de las capturas de sardinas en la costa noroccidental del Pacífico (Marr, 1960; Kawasaki *et al.* 1989; Takasuka *et al.* 2008; Lowerre-Barbieri *et al.* 2011).

Debido a que la distribución de los pelágicos menores responde a una combinación de factores abióticos y bióticos, se ha planteado un modelo de su hábitat reproductivo que presenta tres componentes: 1) hábitat potencial: es el área más extensa en la que las condiciones son toleradas por los individuos adultos sin embargo no estimulan la reproducción, 2) hábitat de desove: es el área con las condiciones ambientales favorables para la reproducción y 3) hábitat óptimo: es el área con las condiciones ambientales favorables donde existe alta probabilidad de supervivencia de larvas, contribuyendo al reclutamiento y mantenimiento de las poblaciones de pelágicos menores (Castro *et al.*, 2005, Planque *et al.*, 2007).

En el ecosistema pelágico de la costa noroeste del océano Pacífico que comprende desde las costas de Canadá al Golfo de California, el hábitat de desove de pelágicos menores se encuentra dentro del dominio de la Corriente de California (CC), la cual tiene un flujo lento (25 cm/s) que transporta agua modificada de origen Subártico hacia el ecuador y un flujo subsuperficial hacia el polo que avanza por el margen de la plataforma y el talud continental (Sverdrup y Fleming, 1941; Durazo, 2015). El ecosistema pelágico en esta región presenta aguas superficiales (0 – 200 m) de tipo transicional (11.0 – 20.0 °C y 33.8 – 34.3 de salinidad) debido a la interacción entre la masa de agua Subártica y la masa de agua del Pacífico Noreste Central. La zona transicional que conforma la frontera entre las masas de agua presenta variaciones latitudinales relacionadas con cambios estacionales y de mayor escala temporal (interanual y multidecadal). En la escala estacional, el agua Subártica domina durante la temporada de surgencias en primavera y verano y durante el otoño se observa comúnmente agua subtropical y tropical proveniente del

sur. En la escala interanual el ecosistema pelágico presenta variaciones en las anomalías de temperatura y salinidad (Durazo y Baumgartner, 2002; Durazo, 2009).

Esta región presenta áreas extensas con condiciones favorables del hábitat de desove y como zonas donde pueden confluir las poblaciones de afinidades subárticas y templadas de pelágicos menores (Ahlstrom, 1943; Ahlstrom, 1959; Lasker, 1964). De estas especies, la sardina es la que ha recibido mayor atención en cuanto a estudios de la biomasa capturada y estimación de parámetros poblacionales, estudios del hábitat del desove y su relación a eventos oceanográficos interanuales en la costa oeste de Canadá, Estados Unidos y México. Sin embargo, para las otras especies todavía son escasos los estudios de las capturas y de la distribución del hábitat del desove en la porción sur de la CC.

La condición El Niño, genera baja concentración de clorofila, el hundimiento de la termoclina, un incremento en las alturas dinámicas y un incremento de la temperatura superficial del mar. En condiciones La Niña los efectos son contrarios (Espinosa-Carreón *et al.* 2004). Ambos eventos ejercen un efecto en la distribución del hábitat de desove de la sardina de California (*S. sagax*) en la costa oeste de Estados Unidos. Por ejemplo, la mayor abundancia de huevos de sardina durante El Niño 1997 – 1998, se localizó cerca de la costa (~40 km) y hacia el norte de Punta Concepción, California, asociada a temperaturas entre 13 y 14 °C. En contraste, durante La Niña 1999 la distribución de la mayor abundancia de huevos se localizó fuera de la costa (~200 km) y hacia el sur de Punta Concepción. En temperaturas entre 12 y 13 °C, agua característica de surgencias (Lynn, 2003). Estos desplazamientos latitudinales y longitudinales de las poblaciones de *S. sagax* y *E. mordax*, también se han reportado en la Península de Baja California los cuales muestran que la sardina y la anchoveta desovan en regiones en donde las temperaturas son bajas y productivas debido a las surgencias que se presentan en las primaveras entre Ensenada y Punta Baja, y también alrededor de Punta Eugenia (Hernández-Vazquéz, 1994; Baumgartner *et al.*, 2004).

Los estudios sobre hábitat del desove de pelágicos menores efectuados en las últimas dos décadas han aportado información relevante sobre los desplazamientos espaciales de las poblaciones o stocks en relación con cambios en el ecosistema marino durante eventos interanuales (Lynn, 2003; Checkley *et al.*, 2007; Barange *et al.*, 2009; Ellis *et al.* 2012). La variación en las capturas ha sido vinculado a factores físicos como la temperatura, la salinidad y la dinámica oceanográfica en las regiones de borde oriental (Lluch-Belda *et al.*, 1991; Baumgartner *et al.*, 2004; Barange *et al.*, 2009, Asch y Checkley, Jr. 2013). No obstante, la densidad del agua de mar no se ha explorado como un descriptor del hábitat de desove de pelágicos menores. Esta variable es una función de la temperatura y la salinidad por lo que presenta características que la posicionan como indicadora de procesos oceanográficos de mesoescala como surgencias, frentes de surgencias y remolinos (Sundby, 1997). Aunado a esto, la densidad se encuentra fuertemente relacionada a la flotabilidad de los huevos, a través de la diferencia de la densidad específica entre el agua del mar y la densidad del organismo. Esta diferencia influye en la posición vertical de los huevos en la columna de agua y el posicionamiento influirá en la dispersión y/o retención de los mismos (Craik y Harvey, 1987; Sundby y Kristiansen, 2015).

El presente trabajo tiene como finalidad determinar las características del hábitat del desove para los stocks de pelágicos menores (*Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, *Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus*) distribuidos en la porción sur de la Corriente de California, utilizando variables oceanográficas como la densidad del agua de mar (σ_t), la altura dinámica (AD), la profundidad de la capa de mezcla (PCM) y georreferenciación. Aunado a esto, se contrasta la eficiencia de σ_t con respecto a las variables oceanográficas anteriormente mencionadas y se discuten las implicaciones como indicador del hábitat de desove.

2. ANTECEDENTES

Los estudios del hábitat de desove de pelágicos menores iniciaron en 1920 posteriores a la caída de las capturas de sardina, cuando empezaron a percatarse de los desplazamientos en su distribución geográfica. En esos momentos, se desconocía con precisión si el efecto del esfuerzo pesquero y/o el ambiente producían dichos cambios. Se reconoce la gran influencia que el ambiente y la dinámica oceanográfica tienen sobre los pelágicos menores, así los primeros estudios iniciaron con el registro de sólo la temperatura. Dentro de estos, los estudios pioneros que abordaron el hábitat de desove en la costa noroccidental de Estados Unidos, son los de Scolfield (1932), Tibby (1937) y Ahlstrom (1954), en los cuales determinaron el área de reproducción a través de la presencia y abundancia de huevos y larvas, detectando los intervalos térmicos inferiores (12 - 13.0 °C) y óptimos (16.0 – 18.0 °C) en los que se reprodujo *S. sagax*.

En la región Noroeste de la Península de Baja California, Saldierna *et al.* (1987) demostraron que el desove de *S. sagax* y *Opisthonema libertate* sucedía en los intervalos de temperatura de 18.0 a 22.0 °C y de 24.0 a 28.0 °C, respectivamente, dentro del complejo lagunar de Bahía Magdalena, B.C.S.

Años más tarde, Lluch-Belda *et al.* (1991) integraron la información sobre las condiciones térmicas del desove de *S. sagax* y para *E. mordax* para el Pacífico Noroccidental y el Golfo de California y determinaron que ésta especie se reproduce desde los 9.0 hasta los 28 °C, con dos picos reproductivos: de 13.0 a 16.0 °C y de 17.0 a 26.0 °C. Sin embargo, Saldierna-Martínez (com. pers.) realizaron la revisión de los huevos identificados como *S. sagax* (muestras del programa Investigaciones Oceánicas y Pesqueras de la Cooperativa de California, CalCOFI) capturados en los meses de verano al sur de Punta Eugenia, y concluyeron que dichos huevos no correspondían a *S. sagax* y que los desoves de esta sardina, por lo tanto, no sobrepasan los 24 °C, por lo que los huevos colectados en temperatura superior a los 24 °C, correspondían a *O. libertate*. En este sentido, el trabajo realizado por

Saldierna *et al.* (1992) permitió diferenciar a partir de los intervalos térmicos, el hábitat de desove de las dos especies.

Posteriormente, Hernández-Vázquez (1994) determinó la distribución espacial de la abundancia de huevos y larvas de sardina y anchoveta en el área CalCOFI con relación a la temperatura superficial. En este trabajo, el autor analizó la información de los cruceros realizados entre 1951 y 1989 y determinó que la sardina desovó en un intervalo más amplio (13 a 25 °C) que el de la anchoveta (11.5 a 16.5 °C). También concluyó que el área alrededor de Punta Eugenia, B.C.S. es de gran importancia para la reproducción de estas dos especies lo que se reflejó en la frecuencia y abundancia de los huevos y larvas.

Conforme incrementó la capacidad del registro de variables ambientales de la columna de agua, se generaron nuevas perspectivas sobre el hábitat de desove de los pelágicos menores. Un ejemplo de esto es el trabajo de Baumgartner *et al.* (2004), en donde utilizaron los cocientes de la abundancia y la frecuencia de estaciones positivas de huevos de *S. sagax* capturados con bombas CUFES al sur de la Corriente de California (región IMECOCAL) en los cruceros realizados con frecuencia estacional durante el año del 2000. Estos autores, demostraron la existencia de subgrupos reproductivos diferenciados por los desoves en la masa de agua subártica y en los meses de enero y abril para el stock frío (12.0 – 17.0 °C, 33.20 – 33.70 de salinidad) y en la masa de agua transicional y en los meses de julio y octubre para el stock templado (18.0 – 22.0 °C, 33.60 – 34.50 de salinidad). El trabajo de estos autores es de especial importancia, ya que en el presente estudio se retoman las muestras colectadas (n=633) con redes Bongo en el mismo periodo en la región IMECOCAL y se compara la información en la determinación del hábitat de desove en cuanto al número de muestras utilizadas por los autores (n=3222).

En Bahía Magdalena, Funes-Rodríguez *et al.*, (2012), estudiaron las larvas de *S. sagax* colectadas en arrastres superficiales y verticales, durante el periodo frío 2005-2009 y lo contrastaron con información histórica de la abundancia de huevos de *S. sagax* en Bahía Magdalena entre 1981 y 1989. A partir de los cocientes de la

abundancia y la frecuencia de estaciones positivas de huevos, los autores determinaron la predominancia de huevos y larvas en el intervalo de temperatura superficial del mar entre 16 a 18 °C y 33.9 a 34.1 de salinidad y con valores bajos de densidad (0.009 a 0.029). En el estudio señalan además que la reproducción del stock sur sucedió entre los 19 a 22 °C en los periodos de calentamiento entre 1981 y 1989, mientras que el del stock templado se presentó entre los 16 a 18 °C en el periodo de enfriamiento entre el 2000 y 2009.

Los estudios actuales sobre el hábitat de desove, se han orientado a la implementación de modelos de distribución más complejos (modelos lineales generalizados, modelos aditivos generalizados, modelos mixtos generalizados, entre otros) y con diversas variables ambientales que funcionan como indicadoras de propiedades físicas (temperatura, profundidad de la capa de mezcla, altura dinámica y corrientes geostroficadas), químicas (salinidad y nutrientes) y biológicas (concentración de clorofila y volumen de zooplancton) de la columna de agua.

Planque *et al.*, (2007), utilizaron la información de los huevos de *Sardina pilchardus* y de *Engraulis encrasicolus* colectados con bombas CUFES y redes verticales (WP2) durante el periodo 2000 a 2004 en la Bahía de Biscaya. Con la temperatura y salinidad superficial y cercana al fondo de la plataforma continental y como parámetro de la columna de agua la profundidad de la capa de mezcla, aplicaron modelos aditivos generalizados (MAG o por sus siglas en inglés MAG) y determinaron que el hábitat de desove de *E. encrasicolus* se encontró correlacionado espacialmente con áreas donde la profundidad de la capa de mezcla varió entre los 20 y 50 m, temperatura de 14 a 18 °C y salinidad superficial de 32.0 a 34.0. La distribución espacial de los MAG con los mejores ajustes (>40% de la devianza explicada) mostraron que el hábitat de desove exitoso (probabilidad de aparición >0.8) para *E. encrasicolus* se localizó restringida a la plataforma continental. En el caso de *S. pilchardus* la correlación con las variables ambientales presentó porcentajes entre el 10 y 40% de la devianza explicada y el hábitat de desove se localizó en condiciones donde la capa de mezcla fue superficial (1 a 20 m) y también en regiones donde la capa de mezcla se presentó entre los 40 y 80 m de

profundidad. Con respecto a la temperatura y salinidad superficial se presentó entre los 12 y 15 °C y 32.0 a 33.5. La distribución del hábitat de desove exitoso fue heterogénea y se extendió en las áreas del norte, centro y sur de la Bahía de Biscaya, ocupando zonas costeras sobre la plataforma continental y sus límites hacia la zona oceánica.

Schismenou *et al.*, (2008), utilizaron la información de los huevos de *E. encrasicolus* y *Sardinella aurita*, colectados con redes verticales estándar (WP2) para el periodo de 2003 a 2006 en el mar Aegean (Grecia y Turquía) y aplicaron MAG a la abundancia de los huevos con respecto a las variables de temperatura, nivel promedio del mar, profundidad de la estación y la concentración de clorofila superficial (imágenes de satélites). Los autores concluyeron que *E. encrasicolus* y *S. aurita*, presentaron desoves cercanos a la costa, sin embargo, *E. encrasicolus* presentó mayor abundancia en agua adyacente a Turquía y *S. aurita* en agua adyacente a Grecia. Ambas sobre la plataforma continental en profundidades menores a 200 m y con temperatura superficial entre los 23 y 27 °C para *E. encrasicolus* y valores bajos de anomalías del nivel del mar que oscilaron entre 0 y -2 y -4 a -8 cm para *S. aurita*. También concluyeron que los MAG presentaron mejores ajustes para *E. encrasicolus* con devianza explicada del 40.8%, con respecto a *S. aurita* el mejor modelo sólo explicó una devianza del 20.1%, y lo atribuyeron al número bajo de frecuencia de estaciones positivas para esta especie.

En el sistema de la CC las poblaciones de sardina y anchoveta han presentado fluctuaciones en su abundancia vinculadas a oscilaciones ambientales de baja y alta frecuencia, lo cual se ha reflejado en los cambios en la distribución geográfica y también en la ocupación del hábitat pelágico de estas especies, por lo que los estudios actuales del hábitat de desove de pelágicos menores, se han orientado en generar modelos predictivos de los movimientos latitudinales y longitudinales de las poblaciones. Por ejemplo, Zwolinski *et al.*, (2011), utilizaron la información de los huevos del stock norteño de *S. sagax* capturados con bombas CUFES entre 1998 y 2009 en la región noroccidental de Estados Unidos. En este trabajo, los autores aplicaron MAG a la presencia/ausencia y a la abundancia de los

huevos con respecto a la temperatura superficial del mar, concentración de clorofila *a* y el gradiente espacial de las anomalías del nivel del mar. Los autores encontraron que el hábitat reproductivo del stock norteño de *S. sagax* se presentó en condiciones de temperatura superficial del mar entre los 11.5 a 15.5 °C, concentración de clorofila *a* de 0.18 a 3.2 mg m⁻³ y valores del gradiente espacial con altura dinámica correspondiente a zonas con la influencia de surgencias. Los autores también concluyeron que el modelo del hábitat reproductivo logró explicar los movimientos de expansión y contracción del hábitat en la costa noroccidental de Estados Unidos.

Los últimos estudios sobre el hábitat de desove de pelágicos menores en la CC, presentan una tendencia en la incorporación de variables ambientales que son descriptoras de procesos oceanográficos y biológicos que influyen en la reproducción de los pelágicos menores. Por ejemplo, Asch y Checkley Jr. (2013) propusieron que la altura dinámica referida a 200 decibares, fue clave para la identificación de las áreas de reproducción de pelágicos menores, debido a que esta variable es una aproximación integrada de las condiciones de la temperatura y salinidad de la capa superficial, donde valores bajos de altura dinámica son indicadoras de surgencias costeras ricas en nutrientes y de alta productividad. El gradiente espacial de la altura dinámica está relacionada a la velocidad y dirección del flujo geostrofico y que también permite delimitar estructuras de mesoescala como remolinos ciclónicos los cuales se ha atribuido que influyen en la dispersión y/o retención de los huevos y larvas e incrementan su supervivencia. Los autores también encontraron que la mayor abundancia de huevos de anchoveta, sardina y charrito se presentó en altura dinámica de 79 a 83 cm, de 64 a 89 cm y de 89 a 99 cm, respectivamente, lo que se reflejó en la repartición espacial de costa a océano del hábitat de desove.

Por último, es destacable resaltar el aporte de Valencia-Gasti *et al.*, (2015), ya que en este trabajo se abordó el efecto de las variaciones de la relación entre la atmósfera y el océano en el ciclo de vida y en la distribución de las áreas de desove de las poblaciones de pelágicos menores frente a la costa occidental de la península de Baja California. Para este trabajo se reunió la información de la distribución de

huevos de *S. sagax* en diagramas T-S reportados por Baumgartner *et al.*, (2004) y analizaron datos ambientales de viento, temperatura superficial del mar y parámetros demográficos, evidenciando un movimiento latitudinal sincrónico del hábitat de desove de las subpoblaciones norteña y sureña de la sardina del Pacífico regulado por el forzamiento ambiental asociado al campo de viento regional, el cual es responsable de la estructura y mantenimiento de la condición de los hábitats de desove y de la disponibilidad del alimento.

3. JUSTIFICACIÓN

En la presente investigación, se propone a la densidad del agua de mar como una variable oceanográfica con potencial descriptivo en sus componentes espacial y temporal del hábitat de desove de pelágicos menores. Esta variable, función de la temperatura y salinidad, es un indicador altamente correlacionado con procesos de surgencias y de estructuras de mesoescala (remolinos, frentes y bordes de surgencias) en el ecosistema pelágico. Además, la densidad se encuentra relacionada con la flotabilidad de los huevos de peces, por lo que cambios en esta propiedad, podrían influir en la localización vertical de los huevos en la columna de agua e influir en su supervivencia y por ende participar en las fluctuaciones de la abundancia de estos recursos pesqueros.

Debido a que la densidad del agua de mar presenta propiedades y características indicadoras de las zonas de surgencias y eventos de mesoescala, la información que se genera con este estudio puede utilizarse en la identificación de stocks de pelágicos menores y definir las áreas donde el éxito reproductivo es alto contribuyendo en el reclutamiento. Las potenciales aplicaciones de este estudio se orientan en la generación de propuestas objetivas en la optimización de los esfuerzos de muestreo futuros (tiempo de embarcación y distancia recorrida) en los censos de huevos y larvas, con los cuales se obtienen estimaciones de parámetros poblacionales como la biomasa reproductora, tamaño poblacional y reclutamiento, que son fundamentales para el manejo de las pesquerías.

4. OBJETIVO

Determinar las características del hábitat del desove de cuatro especies de pelágicos menores a partir de variables oceanográficas (σ_t , AD y PCM) y georreferenciación en el sur de la Corriente de California (CC) (1998-2000).

4.1 Objetivos particulares

Definir el patrón de variación estacional de la densidad del agua de mar en el sur de la CC (1998 – 2015).

Establecer los intervalos de σ_t del HDO de cuatro especies de pelágicos menores en el sur de la Corriente de California.

Determinar la eficiencia descriptiva de la variable σ_t con respecto a otras variables oceanográficas (altura dinámica y PCM) del HDO de cuatro especies de pelágicos menores en el sur de la Corriente de California.

Determinar las zonas de desove óptimo de cuatro especies de pelágicos menores en el sur de la Corriente de California.

5. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio comprende la costa noroccidental de la península de Baja California, aproximadamente desde los 31° N frente a las costas de Ensenada, B.C., hasta los 25° N (Golfo de Ulloa) y desde los -112° O hasta los -118° O en la zona oceánica (Fig. 1). La costa noroccidental de la península de Baja California, tanto en su parte costera como oceánica, está asociada a los procesos oceanográficos tales como surgencias costeras, remolinos oceánicos, chorros, filamentos y frentes, vinculados a la CC (Parés-Sierra *et al.*, 1997). El sistema de la CC se origina cerca de la latitud 48° N y está conformada por una corriente superficial de intensidad moderada que fluye hacia el ecuador en una banda de aproximadamente 1000 km

de la costa al océano. Una contracorriente sub-superficial que en ciertas épocas del año alcanza la superficie. Gran parte de la CC, gira hacia el oeste entre los 20° y 30° de latitud norte, continuando como parte de la Corriente Nor-Ecuatorial (Wyrтки, 1965; Parés-Sierra *et al.*, 1997).

Con respecto a la dinámica oceánica de mesoescala, se han registrado remolinos semi-permanentes cerca de Punta Concepción, California y Punta Eugenia, B.C.S., de origen posiblemente costero y asociada a las irregularidades batimétricas y topográficas de la costa. En conjunto con el viento y la diferencia en la temperatura y salinidad entre la costa y el océano, generan las estructuras de mesoescala de frentes y/o bordes de surgencias (Wyllie, 1966; Owen, 1980, Parés-Sierra *et al.*, 1997).

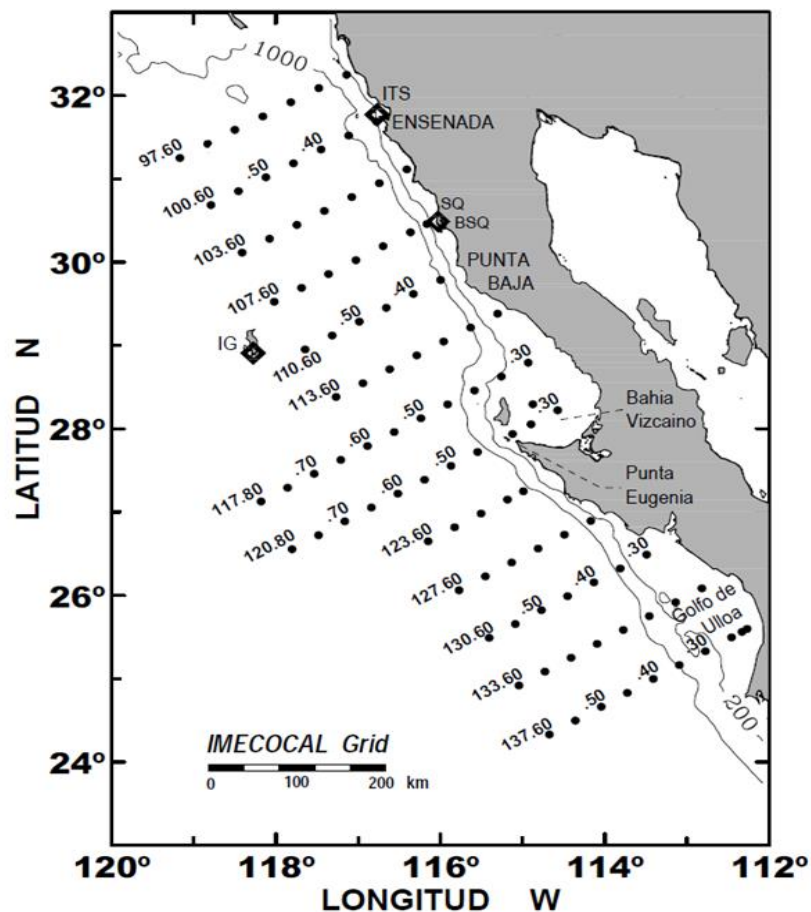


Figura 1.- Plan Básico de estaciones del programa de Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL).

6. MÉTODOS

6.1 Muestreo

Las muestras de zooplancton utilizadas en la presente investigación provienen de 11 cruceros oceanográficos (n= 763 muestras, Tabla 1) con frecuencia estacional (invierno, primavera, verano y otoño) (Tabla 1), realizados por el programa de Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California (IMECOCAL) entre enero de 1998 y octubre de 2000 en la región sur de la Corriente de California, frente a la península de Baja California. El programa IMECOCAL realiza mediciones a lo largo de las líneas de muestreo perpendiculares a la costa y separadas entre sí cada ~75 km y con estaciones separadas entre sí cada ~35 km (Fig. 1). Las muestras de zooplancton se recolectaron a través de arrastres oblicuos con red tipo Bongo, siguiendo el método propuesto por Smith y Richardson (1977). Se registró la temperatura y la salinidad en la columna de agua (0 – 500 m) con un CTD marca Sea-bird (Sea-Bird Scientific, Bellevue, WA).

Tabla 1.- Cruceros oceanográficos IMECOCAL utilizados en el presente de estudio (año, número de muestras y estacionalidad de los cruceros).

Cruceros IMECOCAL	Año	Número de muestras	Estación del año
9801	1998	69	Invierno
9807	1998	61	Verano
9810	1998	63	Otoño
9901	1999	55	Invierno
9904	1999	54	Primavera
9908	1999	79	Verano
9910	1999	83	Otoño
0001	2000	84	Invierno
0004	2000	62	Primavera
0007	2000	81	Verano
0010	2000	72	Otoño

6.2 Datos biológicos y oceanográficos

Se identificaron y cuantificaron los huevos de *E. mordax*, *S. sagax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus* de las muestras provenientes de 11 cruceros oceanográficos y se resguardaron en la Colección Científica de Huevos y Larvas del Pacífico Mexicano (Acrónimo ICTIOPLANCTON) del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (IPN - CICIMAR). Los huevos se identificaron a nivel de especie, siguiendo los caracteres diagnósticos establecidos por Watson y Sandknop (1996) para la familia Clupeidae y Engraulidae, y por los criterios de Watson *et al.*, (1996) para la familia Carangidae y los de Ambrose (1996) para la familia Sombriidae. Se estandarizó la abundancia de los huevos de las especies bajo estudio a una superficie marina de 10 m², siguiendo el método propuesto por Smith y Richardson (1977).

Los datos de temperatura y salinidad registrados en cada lance se utilizaron para los cálculos de densidad y de la anomalía geopotencial (altura dinámica) referido a 500 dbar. La climatología estacional de σ_t se obtuvo por promedios aritméticos en cada estación de la serie de cruceros IMECOCAL de 1997-2015. La profundidad de la capa de mezcla para cada estación de muestreo se determinó como la profundidad por debajo de los 12 m donde el gradiente vertical de temperatura es mayor a 0.02 °C m⁻¹ (Bjorkstedt *et al.* 2012).

6.3 Distribución espacial del hábitat reproductivo de pelágicos menores

Se utilizó la variable densidad (σ_t) y altura dinámica (AD) referida al nivel de 10 metros de profundidad en donde se han registrado la mayor concentración de huevos de especies epipelágicas como *S. sagax*, entre otras (Ahlstrom, 1959). La caracterización del hábitat del desove de las cuatro especies de pelágicos menores se realizó siguiendo el modelo de Castro *et al.* (2005) del hábitat potencial, del desove y óptimo, para cada crucero oceanográfico. Se implementó el método de curvas bi-variadas o de cocientes (Q), con base en lo propuesto por van der Lingen (2001), Checkley (2004) y Drapeau (2004). Los cocientes se calcularon como la abundancia relativa de huevos divididos por la frecuencia relativa de estaciones

positivas (presencia de huevos) en intervalos de $0.1 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ de σ_t . Los cálculos se realizaron en Microsoft Excel 2016©, con la siguiente formula:

$$Q = [Ab_i / Fv]$$

dónde: Q es el cociente de selectividad,

Ab_i es la abundancia relativa de huevos,

Fv = Frecuencia relativa de estaciones positivas referidas al total de muestras positivas.

Los valores de abundancia relativa del 10% y el cociente $Q \geq 1$, expresan una selección positiva a un intervalo de densidad, el cual representa el intervalo con las características para una reproducción óptima. Por otro lado, valores menores a 1, indican evasión de las condiciones ambientales no favorables para la reproducción (Checkley, 2004; Drapeau, 2004; Twatwa *et al.* 2005; Twatwa *et al.* 2015). Con los valores de Q calculados para los intervalos de σ_t de cada crucero oceanográfico, se elaboraron los mapas de distribución del hábitat de desove de las especies seleccionadas. La escala del hábitat de desove se definió con respecto al criterio: potencial ($Q = 0$), de desove ($Q < 0.5$) y óptimo ($1 \geq Q \leq 10$). Los mapas se construyeron con el programa Surfer® V.12 ©Golden Software, LLC. 2015, mediante el método geoestadístico de enmallado e interpolación espacial de Kriging.

6.4 Modelos Aditivos Generalizados (MAG)

Con la finalidad de investigar que valor de σ_t presenta capacidad y eficiencia descriptiva de las áreas de éxito reproductivo y de los intervalos del hábitat de desove óptimo, se elaboraron MAG con la presencia y la abundancia de los huevos de las cuatro especies. La información utilizada para aplicar estos modelos consta de 633 observaciones para el periodo 1998 – 2000. Las variables utilizadas fueron la densidad del agua de mar (σ_t , kg m^{-3}), altura dinámica (AD, centímetros), profundidad de la capa de mezcla (PCM, metros) y la posición geográfica (latitud y longitud), debido a que estas variables han sido propuestas como descriptores consistentes del hábitat de desove.

Se emplearon los MAG para cada variable y se obtuvieron las gráficas de dependencia parcial en donde se presenta el hábitat reproductivo óptimo. Los modelos se efectuaron con la función 'gam' en la paquetería 'mgcv' (Wood, 2006) para el programa R (R Core Develp. Team©). La ecuación general del modelo es:

$$g(E(y)) = \beta_0 + \sum S_k(x_k),$$

donde: $E(y)$ es el valor respuesta esperado,

$g()$ es la función de enlace que define la relación entre el valor respuesta y el modelo lineal,

β_0 es el intercepto,

S_k es la función de suavizado con ciclos cúbicos,

x_k son los valores de covarianza de las k -ésimas variables

La variable de respuesta Y es la presencia/ausencia de los huevos en el modelo de distribución binomial y la abundancia (estandarizada a 10 m² de superficie marina) en el modelo de distribución de Poisson. La función de enlace $g()$ para la distribución binomial proviene del modelo logístico y para la distribución de Poisson proviene del modelo logarítmico. La función de suavizado fue restringida con interpolación cúbica (curva 'cr' en la paquetería 'mgcv').

Primero se construyeron los modelos con una sola variable para identificar la relación entre la variable individual y la presencia/abundancia de huevos de cada especie. Cada ajuste de modelo se comparó con respecto al nivel de la devianza explicada (DE, 0 – 100%, más alta, mejor) y al Criterio de Estimación de Riesgo Imparcial (CERI o por sus siglas en ingles UBRE). A partir de esto se determinó el grado de jerarquía entre las variables y seleccionó el mejor modelo según su porcentaje de devianza explicada y valor CERI.

Posteriormente, se construyeron los modelos con las combinaciones de las variables en orden jerárquico de la mayor a la menor devianza explicada. La selección del MAG más robusto, se estableció por medio del análisis de varianza implementado en la paquetería 'mgcv'. A través de este análisis se determinó, si la incorporación de una nueva variable ambiental en un modelo: por ejemplo ($Y \sim s(v1)$) contra ($Y \sim s(v1) + s(v2)$), tuvo una incidencia estadísticamente significativa en la cantidad de devianza explicada y residual en cada paso que se añadió una nueva variable al modelo. Esto permitió determinar el porcentaje y peso de cada variable en los MAG. Para el procedimiento se siguió lo establecido por Zuur *et al.*, (2009).

Con los MAG que incorporaron a la densidad del agua de mar y que alcanzaron valores entre el 35% y el 85% de la devianza explicada, se elaboraron los mapas de las áreas geográficas de éxito reproductivo de las especies objetivo. Estos mapas se realizaron con la paquetería 'fields' y 'maps' en R. Las áreas de éxito reproductivo se establecieron en gradillas de 1° latitud por un 1° de longitud, debido al diseño centro-sistemático del plan de muestreo IMECOCAL y CalCOFI.

7. RESULTADOS

7.1 Climatología estacional de σ_t

La climatología estacional de los promedios aritméticos de σ_t en el ecosistema pelágico frente a la Península de Baja California durante el periodo 1997-2015, presenta isopicnas en las direcciones zonal y meridional. Durante el invierno y la primavera las isopicnas se presentan paralelas a la costa, en la zona costera (≤ 74 km), desde Ensenada hasta Bahía Sebastián Vizcaíno, con 24.7 y 25.0 kg m⁻³ en invierno y primavera, respectivamente (Figs. 2 a-b). En la zona oceánica (≥ 74 km) las correspondientes isopicnas ocurren con valores entre los 24.4 y 24.6 kg m⁻³, y entre los 24.4 y 24.7 kg m⁻³ para las mismas épocas. Durante el verano y el otoño, las isopicnas se encuentran paralelas en la costa y principalmente al norte de Punta Eugenia, mientras que en la zona oceánica y al sur de Punta Eugenia las isopicnas son perpendiculares a la costa. Durante el verano la densidad es menor en la zona

costera, hasta valores de 24.5 kg m^{-3} , mientras que en la zona oceánica las isopícnas presentan valores entre los 23.5 y $24.0 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Fig. 2c).

En el otoño se presentan los menores valores de densidad en la zona costera y oceánica. En la zona costera, la isopícnica de 24.0 kg m^{-3} se presenta desde Ensenada hasta Punta Baja, mientras que en la zona oceánica se observan isopícnas entre 23.0 y 23.7 kg m^{-3} que se internan en Bahía Sebastián Vizcaíno y se extienden al sur de Punta Eugenia (Fig. 2d). Durante el periodo de estudio, se registraron valores bajos de σ_t (23.0 kg m^{-3}) fuera de la costa (1998) y valores altos (24.0 kg m^{-3}) hacia la zona oceánica, y hasta 25.4 kg m^{-3} cerca de la costa en el año 2000 (Fig. 2).

Durante los eventos interanuales de El Niño y La Niña, la variación vertical de σ_t de los transectos 100, 110 y 120, presentó movimientos zonales y meridionales, (Fig.3). La isopícnica de 25.0 kg m^{-3} presentó ascensos y descensos con respecto a la distancia de la costa durante La Niña. En el transecto 100, la isopícnica se encontró cerca desde los 20 a 50 m de profundidad en los primeros 50 km de la costa y cerca de los 40 a 80 m hasta los 185 km de la costa a mar adentro. En el transecto 110, la isopícnica de 25.0 kg m^{-3} presentó descensos y ascensos abruptos, y estuvo en contacto con la superficie aproximadamente a 75 km de la costa, con un descenso hasta los 50 m hasta los 110 km y con una elevación hasta los 20 m entre los 120 a los 140 km de la costa a mar adentro. En el transecto 120, la isopícnica de 25.0 kg m^{-3} presentó una elevación hasta los 20 m de profundidad aproximadamente desde los 75 a 110 km de la costa. Posteriormente esta isopícnica se hundió desde los 40 a 80 m desde los 110 hasta los 220 km de la costa a mar adentro (Fig. 3). En contraste, en la condición El Niño, la isopícnica de 25.0 kg m^{-3} se encontró más profunda ($\sim 100 - 120$ m) desde la costa a mar adentro ($\sim 220 - 300$ km) en los tres transectos (Fig. 3).

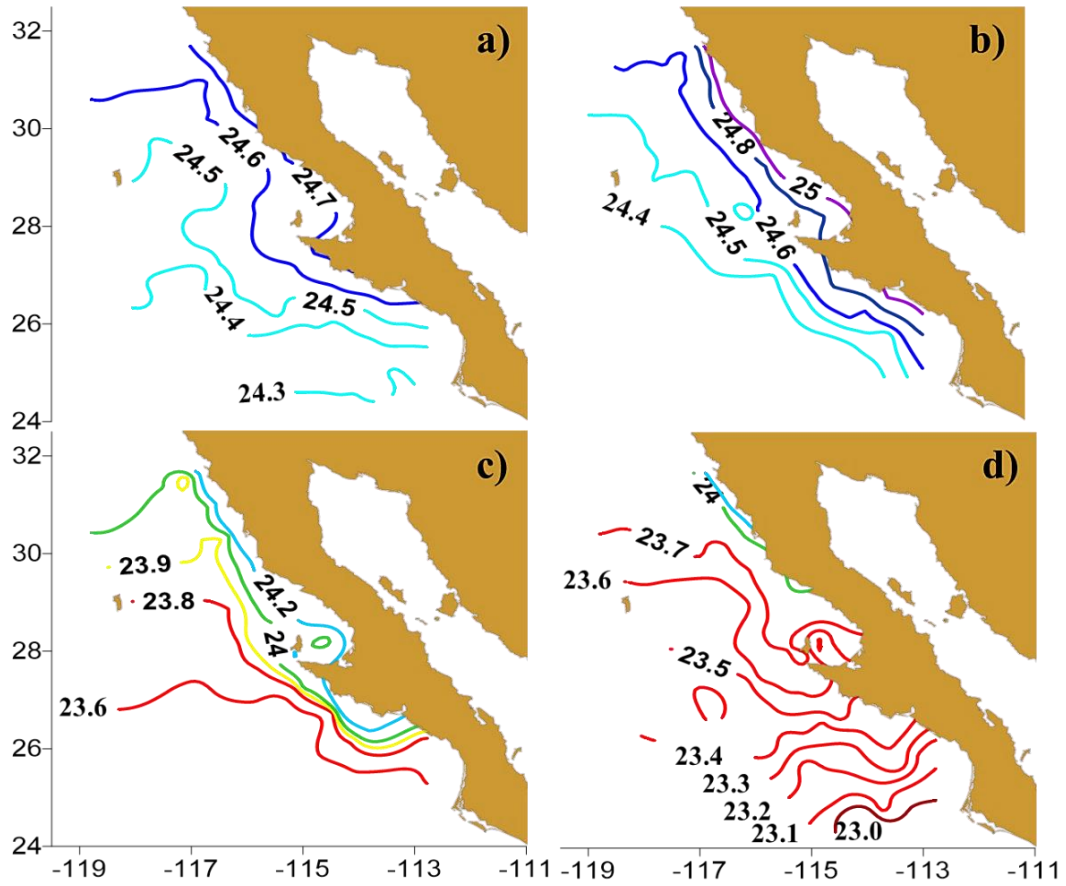
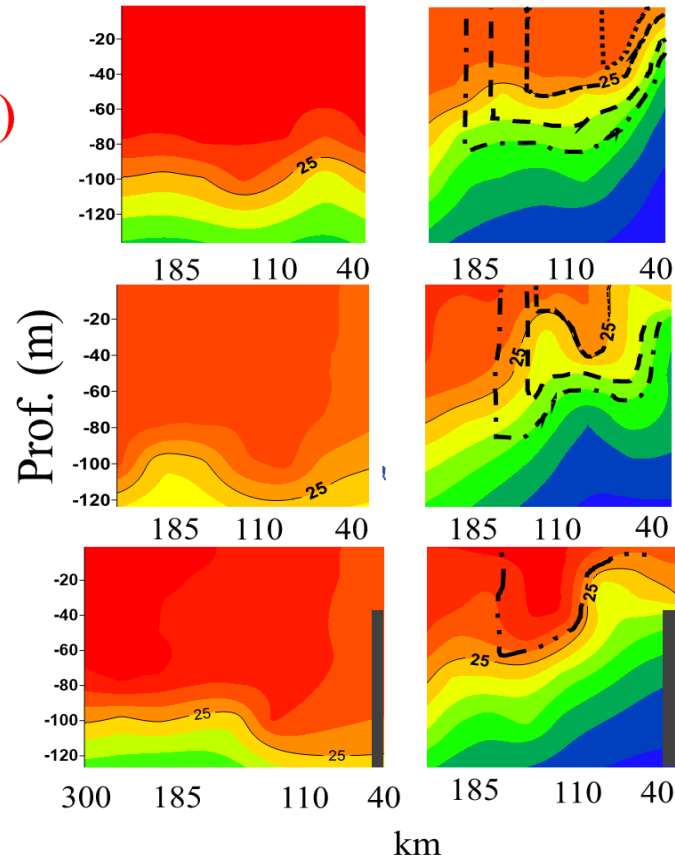
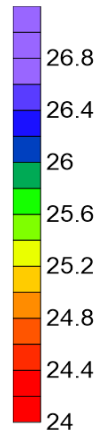


Figura 2.- Climatología estacional (1997 – 2015) de la densidad del agua de mar (σ_t) a 10 m de profundidad. Isopicnas expresadas en valores de kg m^{-3} . a) invierno, b) primavera, c) verano y d) otoño.

El Niño
(1998-Ene)

kg m⁻³



La Niña
(2000- Abr)

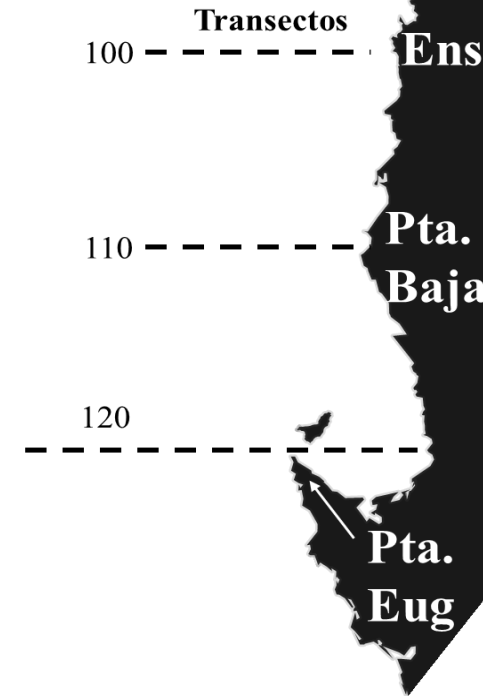


Figura 3.- Distribución vertical de la densidad del agua de mar (σ_t). Isopicnas en intervalos de 0.2 kg m^{-3} de los transectos 100, 110 y 120. Sobre los contornos de la línea 100, las líneas punteadas representan las cuencas del HDO de *E. mordax*, *S. sagax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus*. En las líneas 110 y 120 se representa el HDO de *S. sagax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus*.

7.2 Hábitat reproductivo óptimo (Q): selección de intervalos de σt y AD

Los huevos de *S. sagax* se registraron en intervalos de σt de 23.5 a 24.8 kg \cdot m⁻³ con la mayor abundancia entre 24.0 y 24.4 kg m⁻³ y 24.5 a 24.8 kg m⁻³. Su hábitat reproductivo óptimo (valores de $Q \geq 1$) se ubicó entre 24.0 y 24.7 kg \cdot m⁻³ (Figs. 4- a y b). Para *E. mordax* se registró baja abundancia de huevos en el intervalo de σt de 24.4 a 24.6 kg m⁻³ (Figs. 4-c y d) y no se pudo determinar su hábitat reproductivo óptimo. Para *S. japonicus*, los huevos se registraron en los intervalos de σt de 24.0 a 25.3 kg m⁻³ y el hábitat reproductivo óptimo se registró entre los 24.0 y 25.0 kg m⁻³ (Figs. 5- a y b). Para *T. symmetricus* los huevos se registraron en los intervalos de 23.3 a 25.3 kg m⁻³, con intervalos del hábitat reproductivo óptimo entre los 24.4 y 25.0 kg m⁻³ (Figs. 6 - c y d).

Los huevos de *S. sagax* se registraron en los intervalos de altura dinámica de 81 a 103 cm y el hábitat reproductivo óptimo (valores $Q \geq 1$) se registró entre 81 y 99 cm de altura dinámica (Figs. 6- a y b). Para *E. mordax* sólo se registraron huevos en los 101 cm (Fig. 6- c y d). Para *S. japonicus* los huevos se registraron en el intervalo de altura dinámica de 73 a 95 cm y el hábitat reproductivo óptimo se registró entre los 73 y 89 cm (Fig. 7- a y b). Para *T. symmetricus* los huevos se registraron en el intervalo de altura dinámica de 73 a 99 cm y el hábitat reproductivo óptimo en el intervalo de los 73 a 96 cm (Fig. 7- c y d).

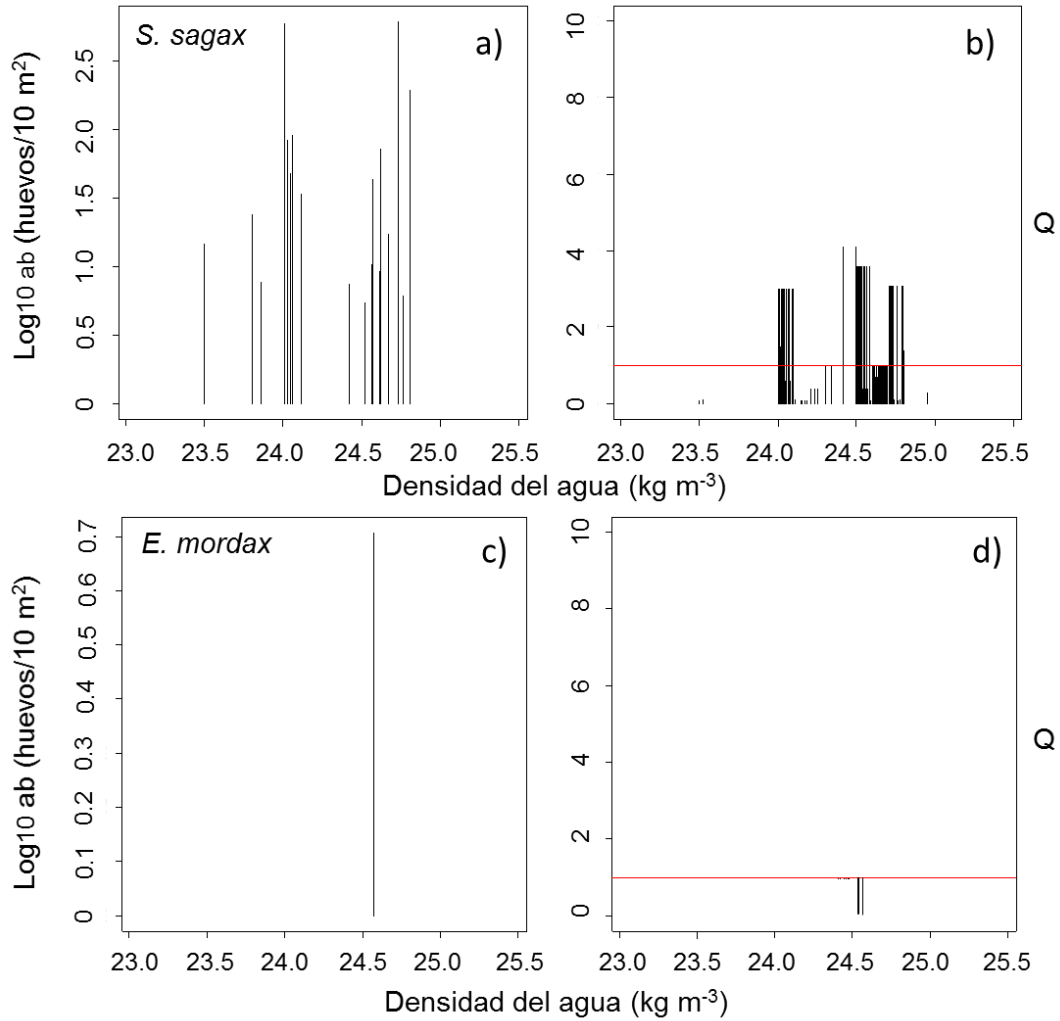


Figura 4.- Abundancia de huevos y cociente del hábitat de desove óptimo (Q) con respecto a la densidad del agua (0.1 kg m^{-3}) para *S. sagax* (a y b) y *E. mordax* (c y d). La línea horizontal roja denota valores del cociente $Q \geq 1$.

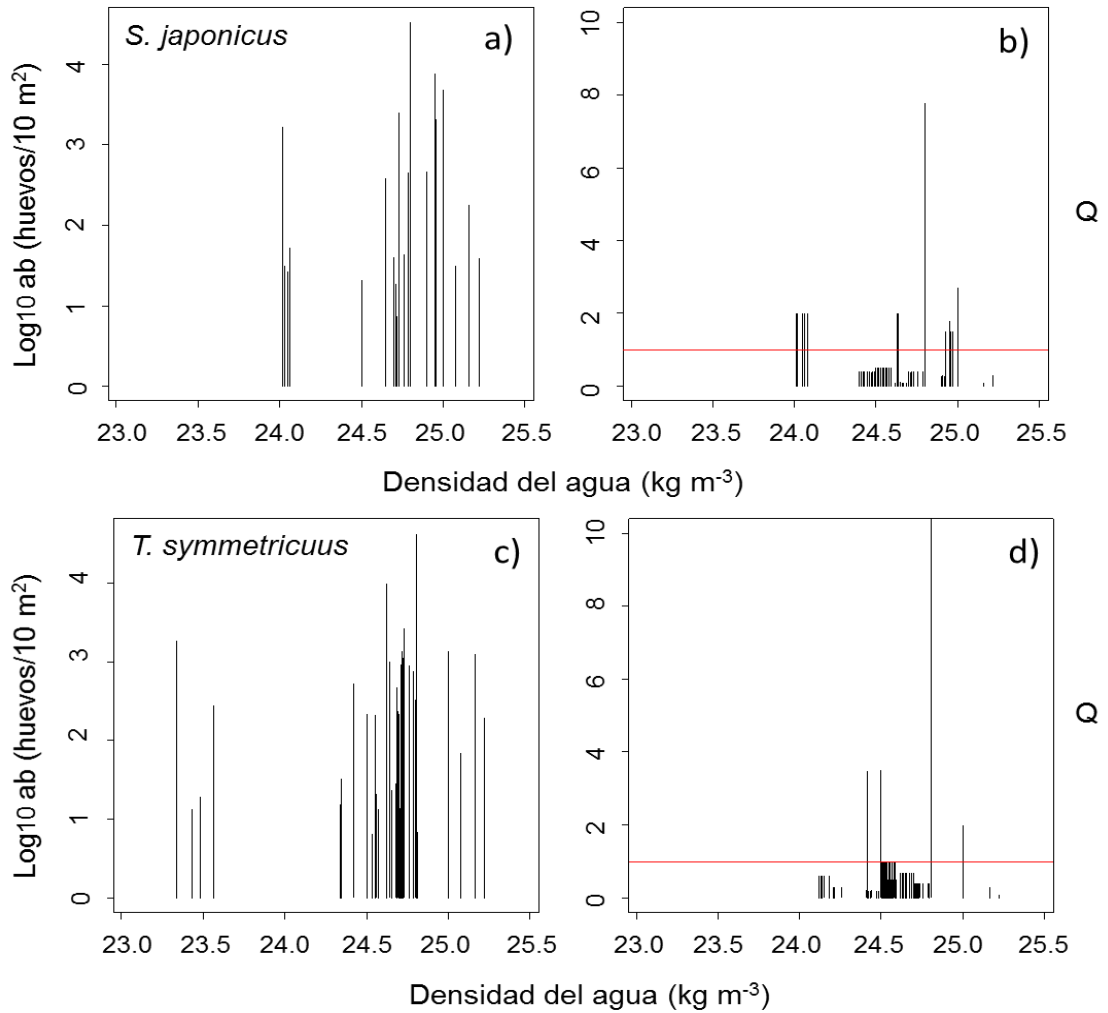


Figura 5.- Abundancia de huevos y cociente del hábitat reproductivo óptimo (Q) con respecto a la densidad del agua (0.1 kg m^{-3}) para *S. japonicus* (a y b), *T. symmetricus* (c y d). La línea horizontal roja denota valores del cociente $Q \geq 1$.

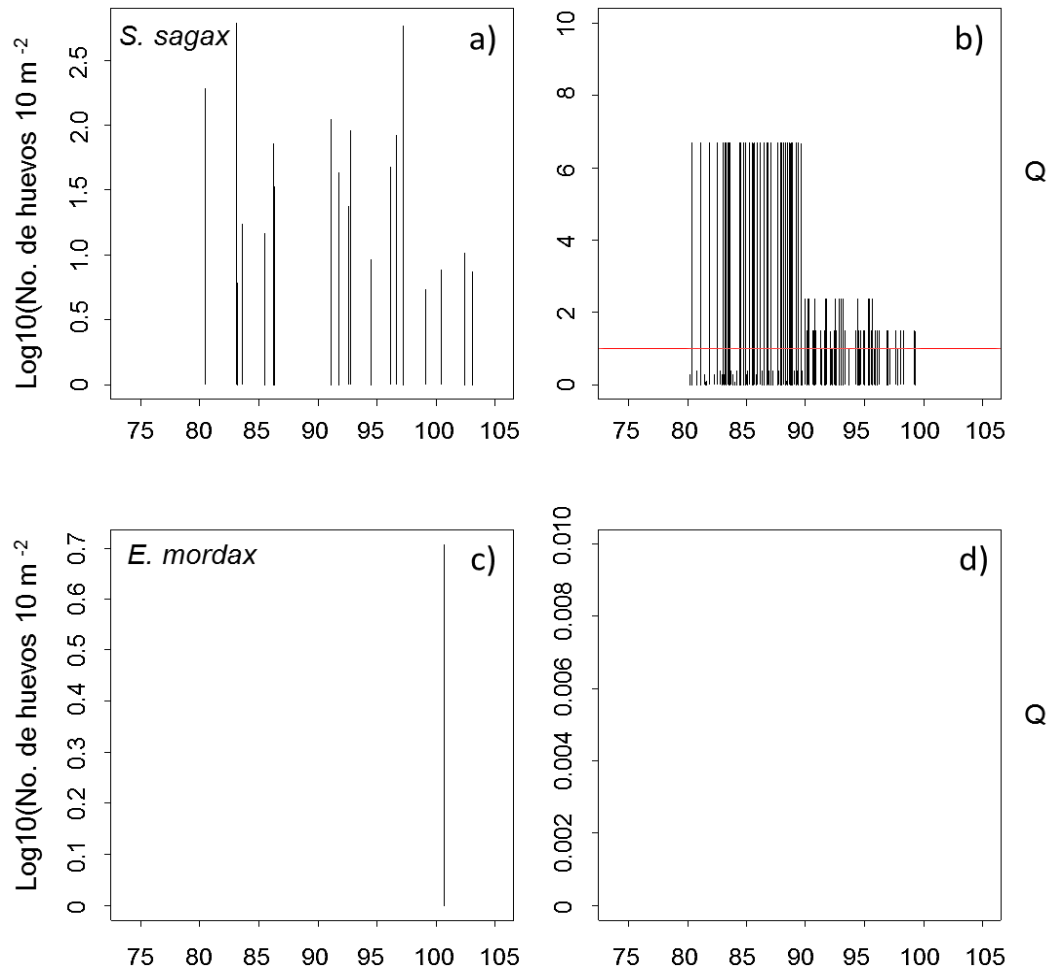


Figura 6.- Abundancia de huevos y cociente del hábitat reproductivo óptimo (Q) con respecto a la altura dinámica (1 cm) *S. sagax* (a y b) y *E. mordax* (c y d). La línea horizontal roja denota valores del cociente $Q \geq 1$.

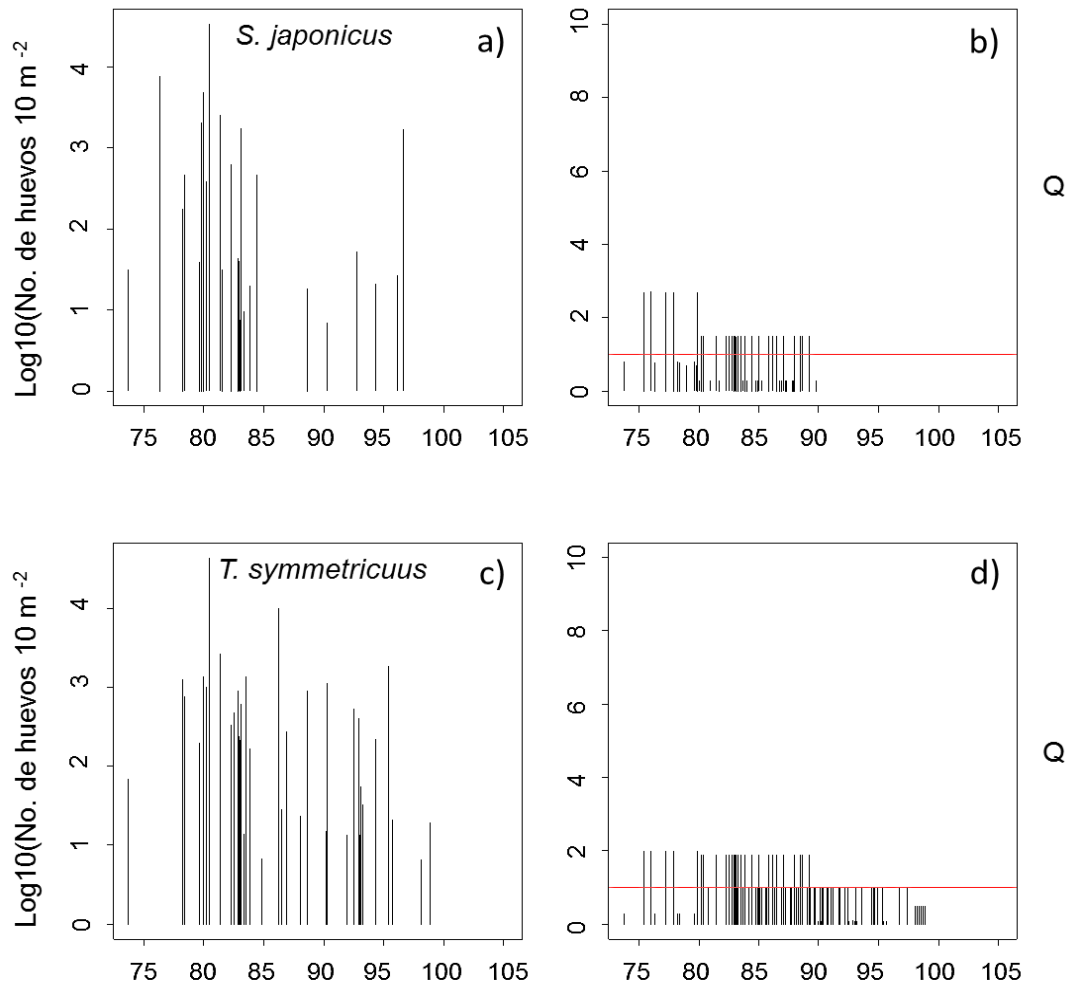


Figura 7.- Abundancia de huevos y cociente del hábitat reproductivo óptimo (*Q*) con respecto a la altura dinámica (1 cm) para *S. japonicus* (a y b) y *T. symmetricus* (c y d). La línea horizontal roja denota valores del cociente $Q \geq 1$.

7.3 Hábitat reproductivo óptimo (Q): distribución espacial

La distribución espacial de la abundancia de huevos de las 4 especies de pelágicos menores con relación a la distribución de σ_t en el área de estudio, evidenció cambios en la distribución en la escala estacional. Durante el mes de enero de 1998, el hábitat reproductivo óptimo (HDO) de *S. sagax* (Fig. 8 – 1b), *E. mordax* (Fig. 9 – 1b), *S. japonicus* (Fig. 10 – 1b) y *T. symmetricus* (Fig. 11 – 1b), se presentó en la zona costera en la transición costa-océano (>74 km), asociados con la isopícnica de $24.5 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$. Para octubre de ese mismo año (Fig. 8 – 2b), sólo se registró actividad reproductiva de *S. sagax*, con un HDO en la zona costera (<74 km) desde Ensenada hasta Punta Baja asociado a la isopícnica de $24.0 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$.

En enero de 1999 no se registraron huevos de ninguna especie. Para abril de ese año, sólo *S. japonicus* presentó actividad reproductiva y se encontró el HDO en la zona costera desde Ensenada a Punta Baja y en Bahía Vizcaíno, asociado con densidades $>24.9 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Fig. 9 – 2b). En agosto de 1999, *S. japonicus* la distribución espacial fue similar al encontrado para abril, pero asociado a la isopícnica de $>24.2 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Fig. 9 – 3b). El HDO de *S. sagax* presentó una ampliación longitudinal desde la zona costera a mar adentro y latitudinal desde Ensenada hasta el sur de Punta Eugenia asociado a la isopícnica de $24.0 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Fig. 8 – 3b). Para *E. mordax* y *T. symmetricus* no se encontraron huevos en las muestras. En octubre de 1999 sólo se registró poca abundancia de huevos de *S. sagax*, que correspondió al hábitat de desove potencial, localizado hacia la zona costera en Bahía Sebastián Vizcaíno principalmente (Fig. 8 – 4b).

En enero del 2000, se registraron huevos en poca abundancia de *S. sagax* cercanos a la costa frente a Ensenada y al sur de Punta Eugenia, asociados a las isopícnas entre 24.5 y $24.8 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$. Para *E. mordax* se encontraron huevos en baja abundancia cercanos a la costa, al sur de Punta Eugenia, que correspondieron al hábitat de desove potencial asociado a la isopícnica entre 24.5 y $24.6 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Fig. 9 – 3b). Para *S. japonicus* se registraron huevos en abundancia alta en dos áreas, una frente a Ensenada y la segunda al sur de Punta Eugenia, con el HDO en la zona costera desde Ensenada hasta Punta Baja y al norte de Bahía Sebastián

Vizcaíno en correspondencia con isopícnas $>24.8 \text{ kg m}^{-3}$ (Fig. 10 – 4b). La distribución espacial de los huevos de *T. symmetricus* se registraron en abundancia baja localizados en la zona oceánica ($>74 \text{ km}$) frente a Punta Baja y asociado a las isopícnas de $24.5 - 24.6 \text{ kg m}^{-3}$.

En abril de 2000 se encontró el resultado más relevante en términos de repartición espacial del HDO con respecto a la costa y asociados en intervalos de σ_t . Por ejemplo, los huevos de *S. sagax* (Fig. 8 – 5b), *S. japonicus* (Fig. 10 – 5b) y *T. symmetricus* (Fig. 11 – 3b) con densidad alta se distribuyeron en la zona de transición costa-océano entre las isopícnas de 24.6 y 25.0 kg m^{-3} , desde Ensenada hasta Bahía Sebastián Vizcaíno y los alrededores de Punta Eugenia. Por su parte, los huevos en baja abundancia de *E. mordax* se localizaron cercanos a la costa hacia al sur de Punta Eugenia, lo que correspondió al hábitat reproductivo potencial asociado a las isopícnas entre 24.5 y 24.6 kg m^{-3} (Fig. 9 – 4b). En julio del 2000, el HDO para *S. sagax* (Figura 8 – 6b), *S. japonicus* (Fig. 10 – 6b) y *T. symmetricus* (Fig. 11 – 4b), se localizó en la zona costera desde Ensenada y hasta los alrededores de Punta Eugenia, asociados a las isopícnas $>24.0 \text{ kg m}^{-3}$. Para *E. mordax* no se registraron huevos. En octubre de 2000, no se encontraron huevos de las cuatro especies de pelágicos menores.

El HDO de estas especies, presentó respuestas contrastantes en su distribución espacial durante el periodo de estudio. Durante El Niño (enero de 1998), el HDO de *S. sagax* se registró frente a las costas de Ensenada hasta Punta Eugenia, delineado por la isopícnica de 24.5 kg m^{-3} , (Fig. 8 – 1b). Durante La Niña (abril del 2000), el HDO se presentó delineado por la isopícnica entre los 24.4 y los 24.8 kg m^{-3} (Fig. 8 – 5b). En contraste, el HDO de *S. japonicus* (Fig. 10 – 1b) y *T. symmetricus* (Fig. 11 – 1b) se presentó cercano a la costa entre Ensenada y Bahía Sebastián Vizcaíno, en correspondencia a σ_t de 24.5 kg m^{-3} durante El Niño (enero de 1998). Durante La Niña (abril de 200) se observaron desoves abundantes prácticamente cubriendo toda la zona de estudio, entre los 24.6 y 25.0 kg m^{-3} (Figs. 10 – 5b y 11 – 3b). Aunado a esto, *T. symmetricus* presentó los desoves más alejados de la costa ($>120 \text{ km}$), mientras que *E. mordax* presentó los

desoves más costeros (<74 km) y poco abundantes con el HDO asociado a las isopicnas entre 24.5 y 25.0 kg m⁻³.

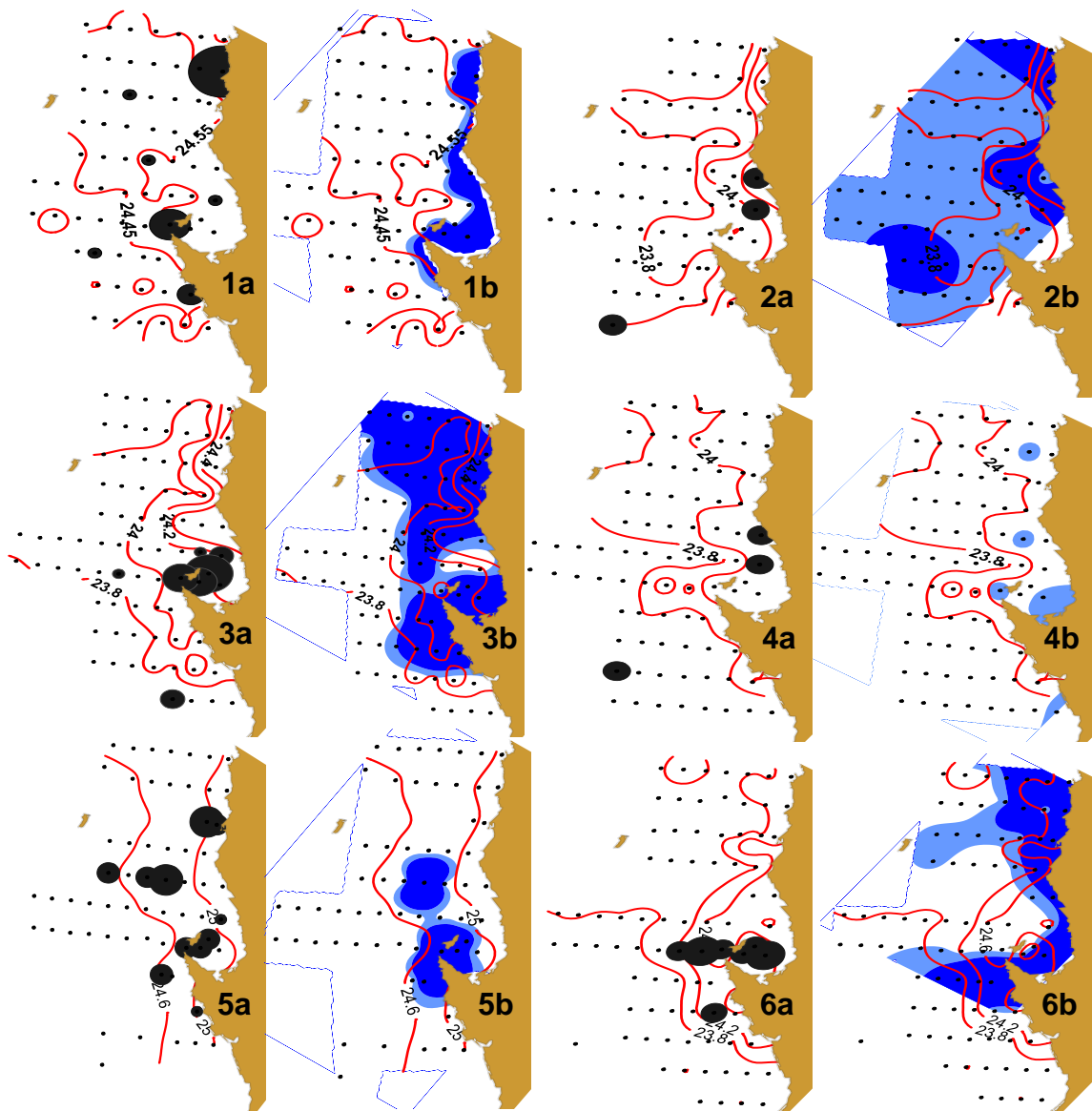


Figura 8.- *Sardinops sagax* - Distribución de la abundancia de huevos (a) y distribución del hábitat de desove (b): 1) enero 1998, 2) octubre 1998, 3) agosto 1999, 4) octubre 1999, 5) abril 2000 y 6) julio 2000. Escala: 0-blanco=potencial, 0.5-azul claro= desove, ≥ 1 -azul oscuro y negro= óptimo. Abundancia de huevos ($10m^2$): ● = 1-10, ● = 11-100, ● = 101-1000 y ● = 1001-10,000.

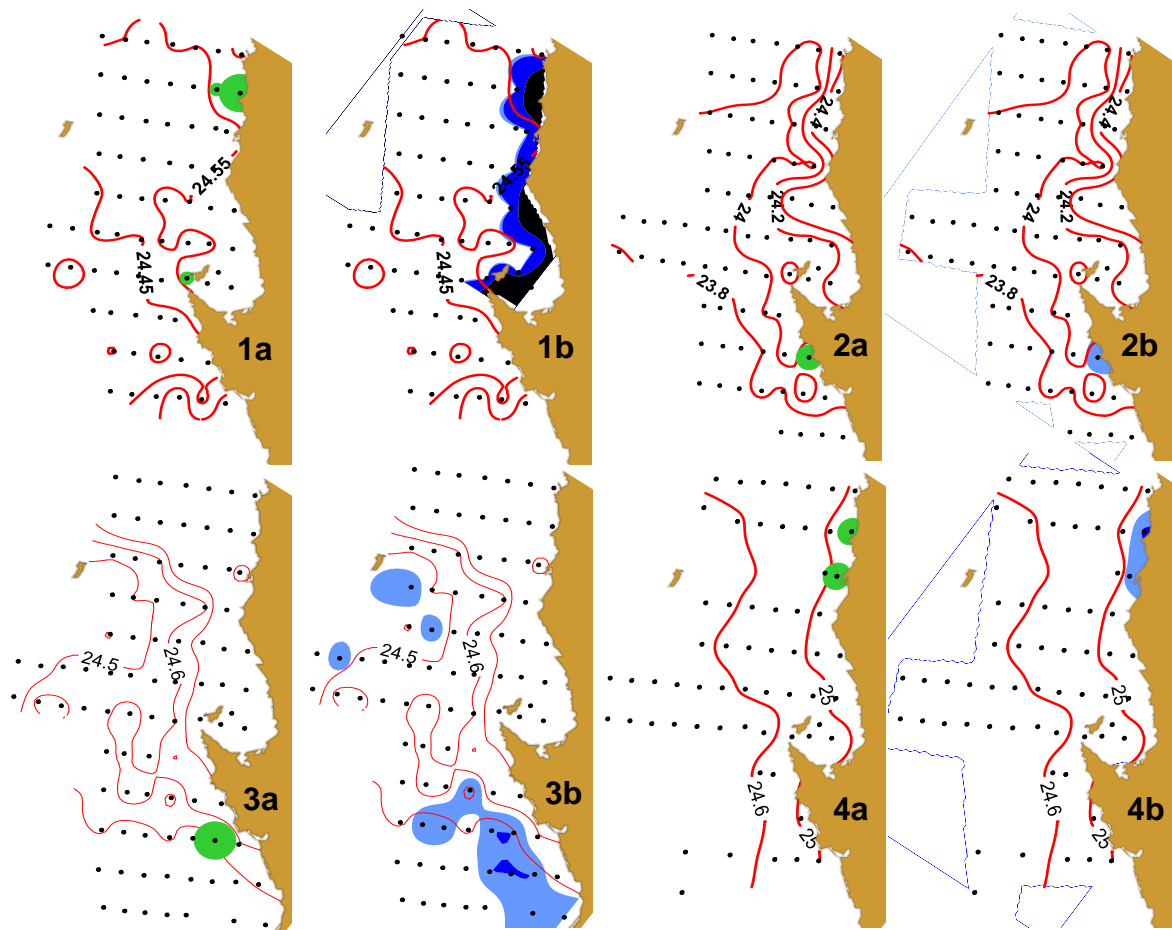


Figura 9.- *Engraulis mordax*- Distribución de la abundancia de huevos (a) y distribución del hábitat de desove (b): 1) enero 1998, 2) agosto 1999, 3) enero 2000, 4) abril 2000. Escala: 0=blanco=potencial, 0.5=azul claro= desove, ≥ 1 =azul oscuro y negro= óptimo. Abundancia de huevos (10m²): ● = 1-10, ● = 11-100, ● =101-1000.

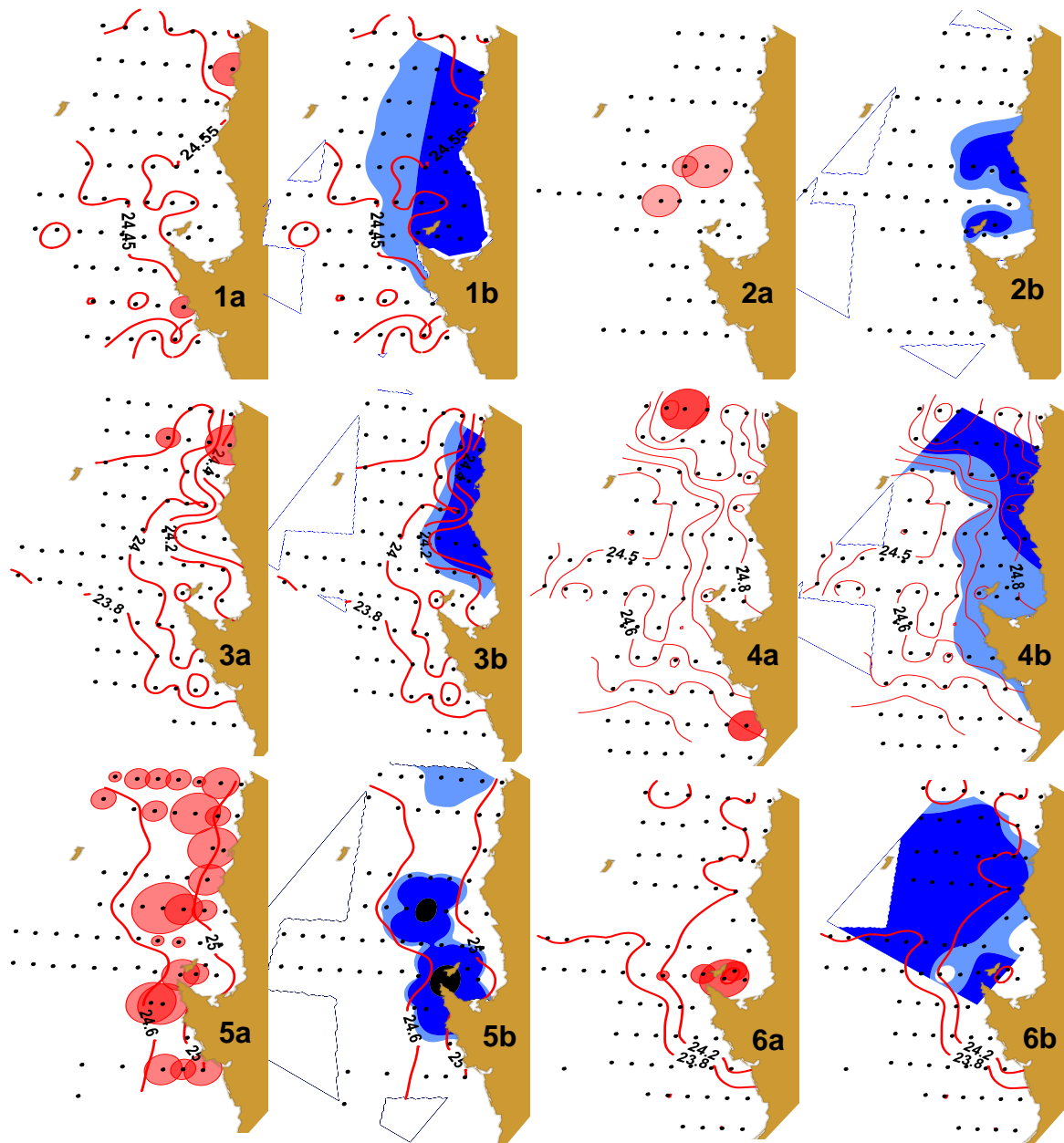


Figura 10.- *Scomber japonicus* - Distribución de la abundancia de huevos (a) y distribución del hábitat de desove (b): 1) enero 1998, 2) abril 1999, 3) agosto 1999, 4) enero 2000, 5) abril 2000 y 6) julio 2000. Escala: 0-blanco=potencial, 0.5-azul claro= desove, ≥ 1 -azul oscuro y negro= óptimo. Abundancia de huevos ($10m^2$): \bullet = 1-10, \bullet = 11-100, \bullet = 101-1000 y \bullet = 1001-10,000.

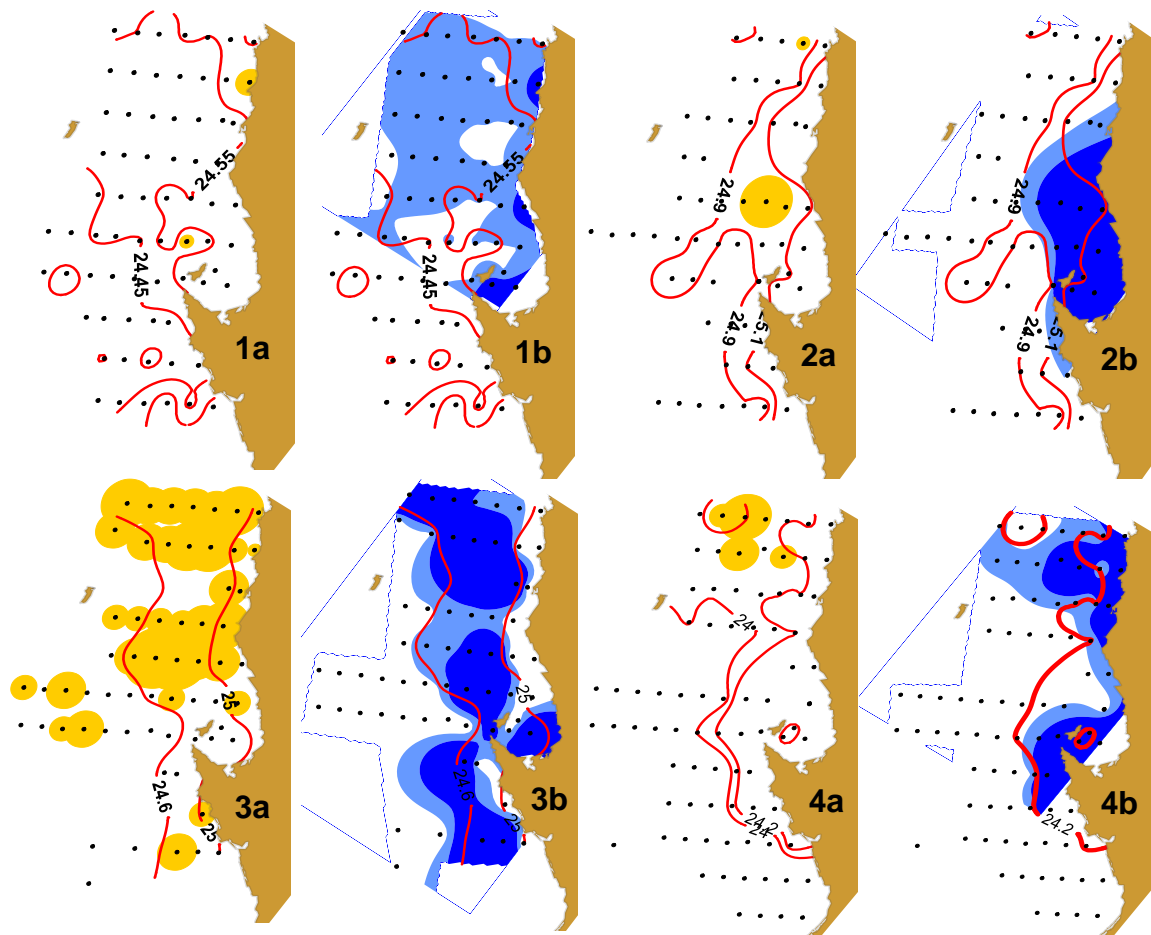


Figura 11.- *Trachurus symmetricus*- Distribución de la abundancia de huevos (a) y distribución del hábitat de desove (b): 1) enero 1998, 2) abril 1999, 3) abril 2000, 4) julio 2000. Escala: 0-blanco=potencial, 0.5-azul claro= desove, ≥ 1 -azul oscuro y negro= óptimo. Abundancia de huevos (10m²): ● = 1-10, ● = 11-100, ● = 101-1000 y ● = 1001-10,000.

7.4 Eficiencia de las variables σ_t , AD, PCM y georreferenciación en la descripción del HDO: MAG.

Los MAG derivados de la abundancia de huevos (función de enlace logarítmica, distribución de Poisson) y en relación con las variables densidad del agua de mar (σ_t), altura dinámica (AD), profundidad de la capa de mezcla (PCM) y la georreferenciación, presentaron porcentajes de devianza explicada (DE) mayores (>20%) y los MAG efectuados con la presencia/ausencia de huevos (función de enlace exponencial, distribución Binomial), presentaron porcentajes de DE menores (<10%). Debido a esto, en la Tabla 2 sólo se presentan los resultados con relación a la distribución de la abundancia de huevos de las cuatro especies de pelágicos menores y la relación con las variables anteriormente mencionadas.

Para *S. sagax*, la posición geográfica (longitud y latitud) presentó el mayor porcentaje de DE (64.0%) y el menor valor del Criterio de Estimación de Riesgo Imparcial (CERI) (9.11), seguido de σ_t (31.3% y 18.21), la AD (18.0% y 21.19) y la PCM (24.2% y 20.19). Para *E. mordax*, la variable AD presentó el mayor porcentaje de DE (99.1% y -0.99), seguido de la PCM (84.4% y -0.97), σ_t (72.6% y -0.96) y la referencia geográfica (63.7% y -0.95). En el caso de *S. japonicus*, la referencia geográfica presentó el mayor valor de DE (86.2%) y el menor valor CERI (123.27), seguido de la AD (51.7% y 419.82), de σ_t (35.9% y 574.54) y de la PCM (25.6% y 666.98). Para *T. symmetricus*, también la posición geográfica presentó la mayor DE (56.6% y 472.00), seguido de la AD (37.4% y 680.79), la PCM (31.3% y 747.9) y σ_t (26.8% y 797.26). (Tabla 2).

Tabla 2.- Devianza explicada (izquierda) y valor del estimador de riesgo imparcial (derecho) por los MAG para la densidad del agua (σ), la altura dinámica (AD), la profundidad de la capa de mezcla (PCM) y la georreferenciación (Lat, Long).

	<i>S. sagax</i>		<i>E. mordax</i>		<i>S. japonicus</i>		<i>T. symmetricus</i>	
σ	31.3%	18.21	72.6%	-0.96	35.9%	574.5	26.8%	540.2
AD	18.0%	21.93	99.1%	-0.99	51.7%	432.7	37.4%	797.2
PCM	24.2%	20.19	84.4%	-0.97	25.6%	666.9	31.3%	747.9
Lat, Long	64.0%	9.11	63.7%	-0.95	86.2%	123.3	56.6%	472.0

El resultado más relevante en esta fase es que la densidad del agua presentó niveles altos de DE y alcanzó valores entre el 20 y 75 %. Esto contrasta con la AD y PCM que se desempeñaron con menor eficiencia y con valores de DE entre el 15 y 60 %. El análisis de devianza para cada variable evaluada independientemente con relación a la abundancia de los huevos, permitió identificar aquellas variables que presentaron significancia estadística en el porcentaje de DE y devianza residual (DR) con respecto al modelo nulo de cada especie. Para *S. sagax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus*, la referencia geográfica, σ y la AD, presentaron significancia estadística ($p < 0.0001$), mientras que para *E. mordax*, solo la variable de la AD, PCM y σ presentaron significancia estadística (Tabla 3).

Tabla 3.- Análisis de varianza de la densidad del agua (σ), la altura dinámica (AD), la profundidad de la capa de mezcla (PCM) y la georreferenciación (Lat, Long). Los valores en la tabla son la devianza residual y la devianza explicada. Valores de significancia (p) se presentan con los siguientes códigos: $2.2e^{-16}$ ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’, ≥ 0.05 ‘’.

ANOVA	<i>S. sagax</i>		<i>E. mordax</i>		<i>S. japinicus</i>		<i>T. symmetricus</i>	
	Devianza residual	Devianza explicada	Devianza residual	Devianza explicada	Devianza residual	Devianza explicada	Devianza explicada	Devianza residual
Modelo Nulo	17,674.9		52.906		568,511		689,870	
σ	12,142.7	5,783.5***	14.516	6.2***	364,442	98,082***	505,281	31,246***
AD	14,501.9	1,105.3***	0.499	52.4***	266,360	187,759***	431,558	132,205***
PCM	13,396.6	1,254.0	8.263	7.7***	422,817	58,374	474,035	42,477
(Lon, Lat)	6,359.2	11,315.7***	19.615	2.3	78,601	489,910***	299,353	390,517***

Para *S. sagax*, la referencia geográfica por si sola explicó el 64% de la devianza y en conjunto con la variable σ_t , la DE aumentó hasta 82.5%. Al combinar la georreferenciación, con σ_t y la AD, la DE aumentó a 90.5%. Estas tres combinaciones de modelos presentaron significancia estadística ($p < 0.0001$), sin embargo, la variable σ_t tuvo una mayor capacidad descriptiva de la DE (incremento del 18.5 %) con respecto a la AD (incremento del 8%) (Tabla 4).

Para *S. japonicus* y *T. symmetricus*, los modelos con las coordenadas geográficas explicaron el 86.2% y 56.6%, respectivamente y en conjunto con la variable AD, la DE incrementó a 97.6% y a 87.9%, respectivamente. Al combinar la georreferencia, con la AD y σ_t , la DE presentó un incremento de 99.8% y 93.7%, respectivamente. Para las dos especies, los tres modelos presentaron significancia estadística ($p < 0.0001$) (Tabla 4).

En el caso de *E. mordax*, la AD alcanzó 96.2% de la devianza explicada. El modelo de la AD y en conjunto con la PCM, la DE incrementó a 99.9% y agregando la variable σ_t , la devianza explicada alcanzó el 100%. Los porcentajes elevados de DE, sugieren que existe una sobrevaloración de los datos analizados en los modelos, debido a que esta especie presentó una baja frecuencia de estaciones positivas y también baja abundancia de huevos (Tabla 4).

Tabla 4.- Análisis de varianza en el segundo paso para la selección del mejor modelo con la combinación y adición de predictores. Los valores en las tablas son la devianza explicada y la devianza residual. Valores de significancia (p) se presentan con los siguientes códigos: $2.2e^{-16}$ ‘***’, 0.001 ‘**’, 0.01 ‘*’, ≥ 0.05 ‘’.

	Modelos	Devianza explicada	Devianza residual
	$y \sim s(\text{Lon}, \text{Lat})$	64%	6,359.2***
<i>Sardinops</i>	$y \sim s(\text{Lon}, \text{Lat}) + s(\sigma)$	82.5%	3,101.7***
<i>Sagax</i>	$y \sim s(\text{Lon}, \text{Lat}) + s(\sigma) + s(\text{AD})$	90.5%	1,687.4***
	$y \sim s(\text{AD})$	96.2%	0.499***
<i>Engraulis</i>	$y \sim s(\text{AD}) + s(\text{PCM})$	99.9%	0.043
<i>mordax</i>	$y \sim s(\text{AD}) + s(\text{PCM}) + s(\sigma)$	100%	0.026
	$y \sim s(\text{Long}, \text{Lat})$	86.2%	78,601***
<i>Somber</i>	$y \sim s(\text{Long}, \text{Lat}) + s(\text{AD})$	97.6%	13,783***
<i>japonicus</i>	$y \sim s(\text{Long}, \text{Lat}) + s(\text{AD}) + s(\sigma)$	99.8%	1,214***
	$y \sim s(\text{Long}, \text{Lat})$	56.6%	299,353***
<i>Trachurus</i>	$y \sim s(\text{Long}, \text{Lat}) + s(\text{AD})$	87.9%	83,698***
<i>symmetricus</i>	$y \sim s(\text{Long}, \text{Lat}) + s(\text{AD}) + s(\sigma)$	93.7%	43,146***

7.5 Intervalos óptimos de la densidad del agua de mar (σ_t), altura dinámica (AD) y profundidad de la capa mezclada (PCM).

Las gráficas de dependencia parcial permitieron identificar los cambios en la actividad reproductiva de las cuatro especies, lo que se reflejó en la abundancia estimada del número de huevos en condiciones contrastantes de la superficie de σ_t y de altura dinámica. Las condiciones contrastantes fueron resultado de la variación interanual en las condiciones oceanográficas relacionado a El Niño 1998 y La Niña 1999 – 2000.

En el caso de *S. sagax*, se encontraron dos picos de alta abundancia de huevos en condiciones contrastantes de σ_t , de AD y de la PCM lo que refleja la influencia de las condiciones oceanográficas durante El Niño y La Niña. Un pico de alta abundancia se presentó en la superficie de σ_t entre los 23.1 y 24.2 $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$, los cuales corresponden a la información registrada durante El Niño y un segundo pico de alta abundancia se presentó entre los 24.4 y 24.8 $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$ en La Niña (Fig. 12). Para la AD se registró un pico de desove entre los 90 y 97 cm en El Niño y entre los 77 y 85 cm durante La Niña (Fig. 13). El desove de sardina con respecto a la PCM presentó varios picos de abundancia de huevos en los primeros 60 m de profundidad. Sin embargo, también se observaron desoves en estaciones con profundidades mayores a 80 m de la PCM (Fig. 14).

Para *S. japonicus*, se encontraron dos picos con abundancia alta de huevos, el pico menor se presentó entre los 23.0 y 23.5 $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$ durante El Niño, y otro pico más abundante entre los 24.0 y 25.4 $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$ durante La Niña (Fig. 12). Los desoves se presentaron en AD mayor a 97 cm durante El Niño y entre los 75 a 90 cm en La Niña (Fig. 13). La PCM en la que se presentaron las mayores abundancias de huevos se localizó en los primeros 60 m de profundidad (Fig. 14).

En el caso de *T. symmetricus* se observaron dos picos de alta abundancia. El primero se presentó en densidades entre los 23.1 $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$ y los 23.6 $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$, mientras que el segundo pico se encontró en densidades entre los 24.4 $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$ y hasta los 25.5 $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$, correspondientes al evento El Niño y La Niña,

respectivamente (Fig. 12). Con respecto a la AD, el desove de esta especie se presentó entre 75 y 97 cm, aunque con una mayor abundancia entre los 75 y 90 cm y en profundidades de la capa de mezclada entre los 10 y 70 m (Figs. 13 y 14).

Para *E. mordax*, se observaron desoves con abundancia baja de huevos alrededor de los 24.5 kg m⁻³. Con respecto a la altura dinámica, los desoves de esta especie se presentaron con mayor abundancia entre los 90 cm y los 105 cm y para la profundidad de la capa de mezcla, se observaron los desoves con mayor abundancia de huevos entre los 40 y 100 m. Es importante mencionar que la amplitud de los intervalos de confianza en las gráficas de dependencia parcial, sugieren que el ajuste de los modelos de la variable respuesta (abundancia), no son representativos debido a la baja frecuencia de estaciones positivas y la poca abundancia de huevos de anchoveta (Figs. 12, 13 y 14).

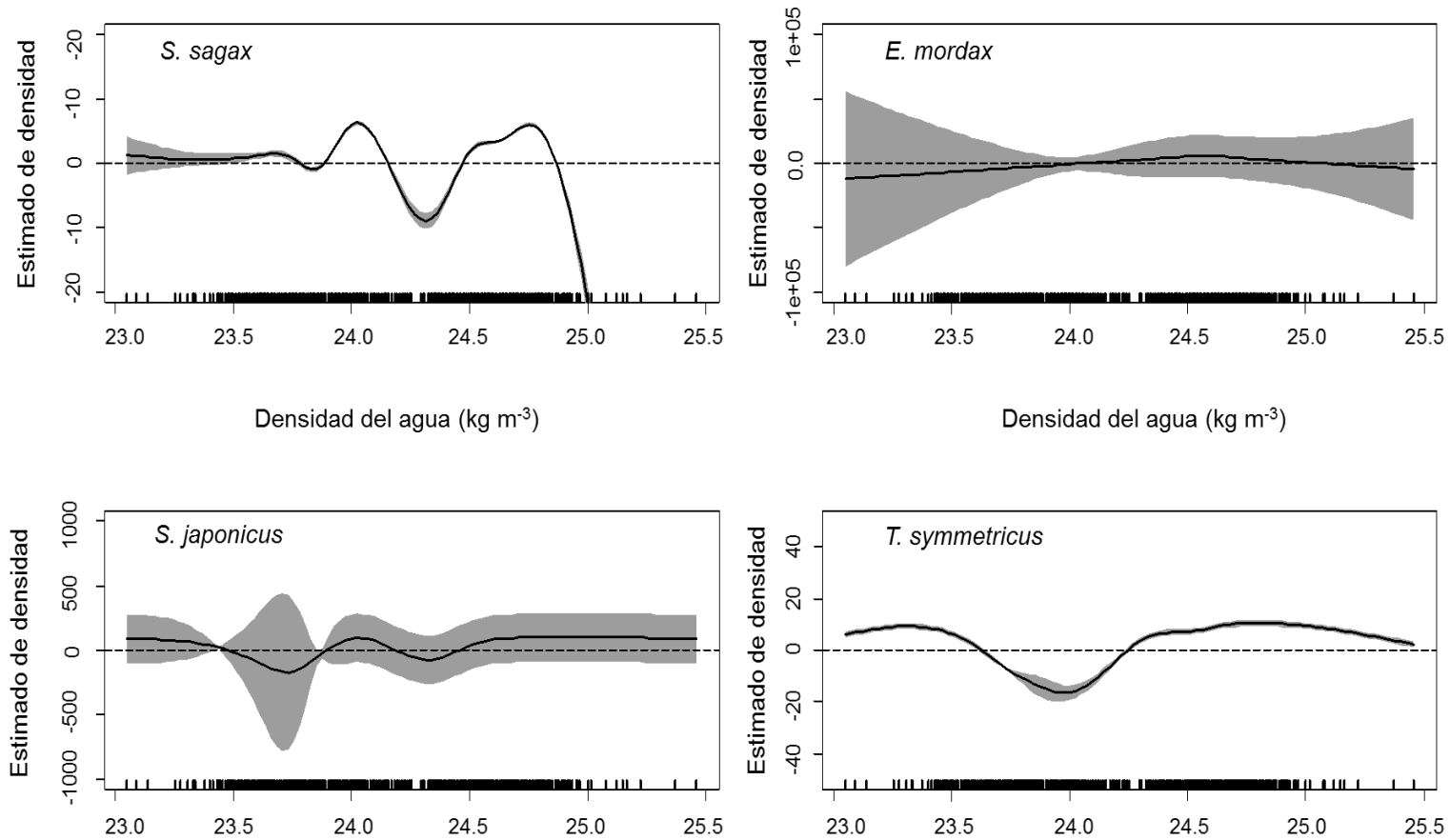
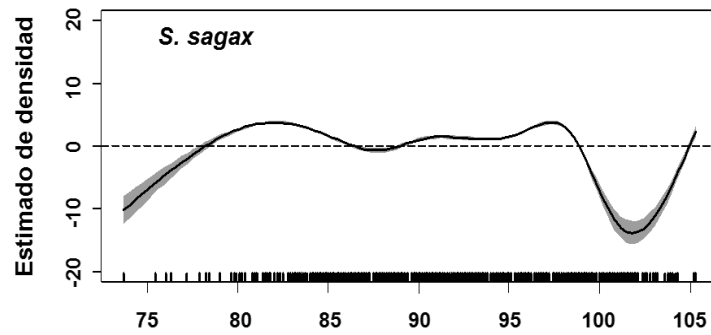
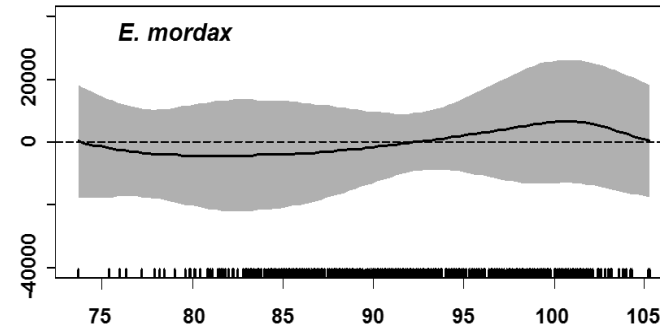


Figura 12.- *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, *Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus*. Dependencia parcial entre la abundancia de huevos y la densidad del agua de mar.



Altura dinámica (cm)



Altura dinámica (cm)

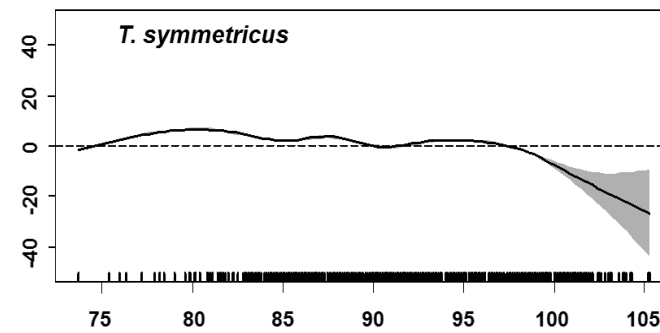
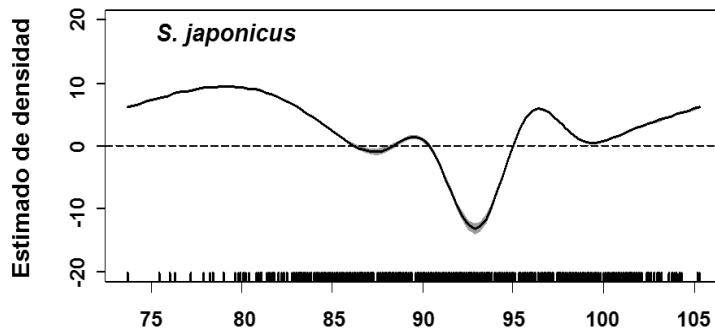


Figura 13.- *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, *Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus*. Dependencia parcial entre la abundancia de huevos y la altura dinámica.

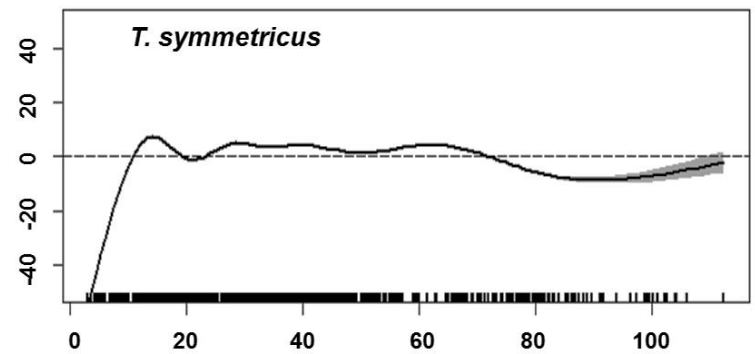
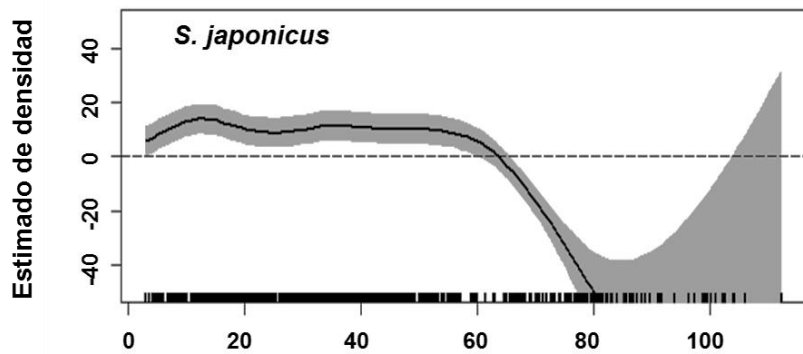
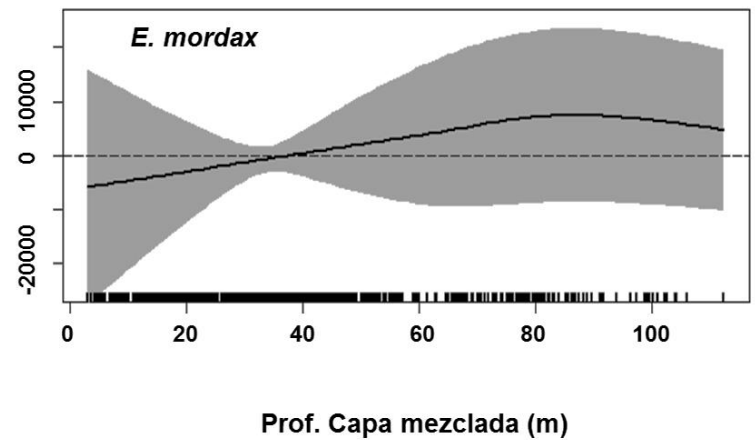
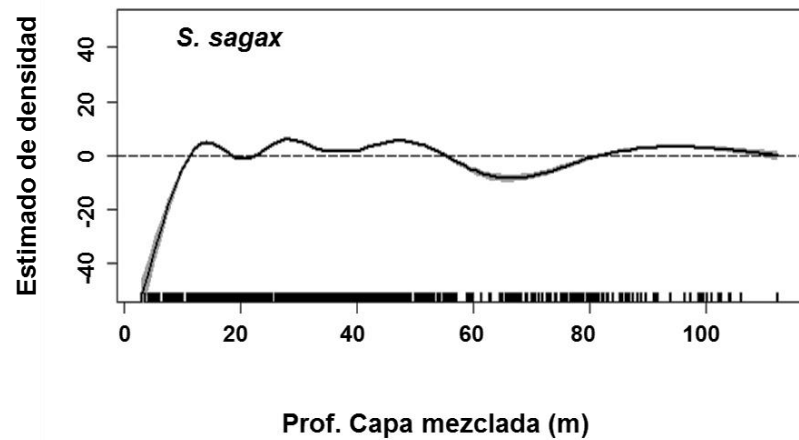


Figura 14.- *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, *Scomber japonicus* y *Trachurus symmetricus*. Dependencia parcial entre la abundancia de huevos y la profundidad de la capa mezclada.

7.6 Zonas de desove óptimo

Las zonas de desove óptimo para cada especie se definieron con los MAG que explicaron entre el 20 y 85% de la DE a partir de la combinación de la georreferenciación y las variables σ_t , AD y PCM. Los resultados proporcionaron las zonas de desove óptimo en donde la frecuencia y la abundancia de huevos fue alta.

En el caso de *S. sagax* el modelo de la georreferenciación y en conjunto con σ_t aportaron con 82.5% de la DE y se lograron identificar dos zonas de desove óptimo con abundancia de huevos entre 100 – 1,000 huevos 10 m^{-2} en la región frente a Punta Baja desde la costa a mar adentro (Fig. 15).

Para *S. japonicus* el modelo de la posición geográfica y en conjunto con la AD y σ_t , aportaron con 99.8% de la DE y se lograron identificar cuatro zonas de desove óptimo. Se observan dos zonas al norte de Punta Eugenia con la abundancia de huevos estimada entre los 1,000 a 10,000 huevos 10 m^{-2} . Al sur de Punta Eugenia se observan otras dos zonas de desove óptimo, con la abundancia estimada entre 100 a 1,000 huevos 10 m^{-2} (Fig. 15).

En semejanza a *S. japonicus* el modelo de la georreferenciación en conjunto con la AD, la PCM y σ_t , para *T. symmetricus* aportaron el 96.2% de la DE y se lograron identificar cuatro zonas de desove óptimo. Dos zonas de desove óptimo se presentaron al norte de Punta Eugenia con la abundancia de huevos estimada entre los 100 y 100,000 huevos 10 m^{-2} , mientras que al sur de Punta Eugenia las zonas de desove se encontraron alejadas de la costa y con menor abundancia estimada entre 10 a 100 huevos $\cdot 10\text{ m}^{-2}$ (Fig. 15).

Por último, para *E. mordax* el modelo de la AD aportó con un 94.5% de la DE. Sin embargo, no se logró definir con precisión una zona de desove óptima dado que por un lado la abundancia estimada fue de 1 a 10 huevos 10 m^{-2} y por otro no se presentó un patrón claro de distribución (Fig. 15).

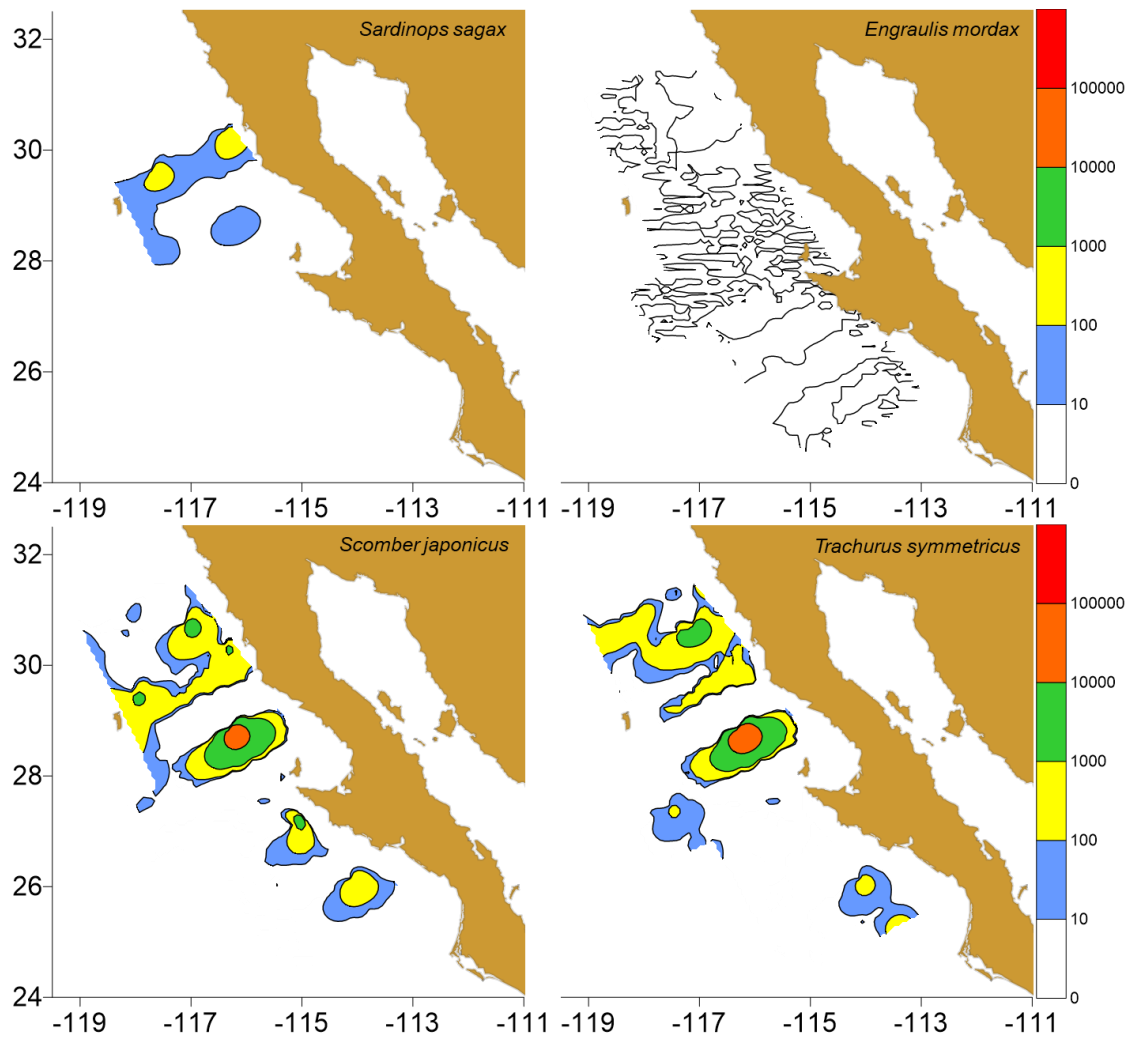


Figura 15.- *S. sagax*, *E. mordax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus*. Zonas de desove óptimo.

8. DISCUSIÓN

8.1 Selección y distribución del hábitat reproductivo óptimo: σ y altura dinámica

Un aspecto fundamental en la ecología marina es explicar qué variables oceanográficas influyen en la distribución de los organismos en el ambiente marino. Es relevante también el determinar los mecanismos a través de los cuales estas variables interactúan con el ambiente biológico. Esto tiene implicaciones importantes en la conservación y el manejo de las pesquerías de los pelágicos menores, dado que su sustentabilidad depende de identificar las áreas con características ambientales donde el éxito reproductivo permite un mayor reclutamiento. La generación de modelos simplificados sobre el uso, selección y cambios en la distribución del hábitat reproductivo de dichos recursos puede contribuir en esto (Pereira, 2011).

Los resultados de los cocientes de abundancia y frecuencia de huevos con respecto a la densidad (σ) y la altura dinámica (AD), derivaron en intervalos del HDO que para las cuatro especies de pelágicos menores, reflejaron las condiciones contrastantes de El Niño (enero de 1998) y La Niña (abril de 2000). Las diversas investigaciones con las etapas tempranas de vida de especies pelágicas (huevos y larvas), han demostrado que la característica fisicoquímica del hábitat está relacionado principalmente a la intensidad y dirección del viento, que modifica la posición de los frentes de surgencias con respecto a la costa, generando que la anchura del hábitat reproductivo se modifique (Valencia-Gasti *et al.* 2015).

La anchoveta, *E. mordax*, presentó baja abundancia y frecuencia de estaciones positivas con huevos ($n=7$), restringidas a la zona costera entre Ensenada y Punta Baja en Baja California, con densidades de 24.4 a 24.6 kg m⁻³ y altura dinámica de 101 cm (Fig. 4 y 6 – c y d). Los resultados indican que *E. mordax* desova preferentemente en sitios con surgencias que corresponden a las regiones de distribución para el *stock* norteño, desde San Francisco, E.U.A. hasta Punta Banda, México, asociado a temperaturas de 13 a 16 °C y salinidades de 33.0 a 33.6 de enero a marzo (Checkley *et al.* 2004).

Para *S. sagax*, la distribución del HDO tuvo una cobertura geográfica mayor que para la anchoveta. A través de los intervalos se lograron identificar dos *stocks* reproductivos sobre los bordes de surgencias: 1) frente a Ensenada y Punta Baja en densidades de 24.5 a 24.8 kg m⁻³ y AD entre 81 y 89 cm, y 2) alrededor de Punta Eugenia en densidades de 24.0 a 24.1 kg m⁻³ y AD entre 90 y 91 cm (Figs. 4 y 6 – a y b). Estos resultados son consistentes con las observaciones de Baumgartner *et al.* (2004), quienes utilizaron la información de la abundancia de huevos capturados con bomba CUFES (*Continuos Underway Fish Egg Sampler*) en el año 2000 en la misma área de este estudio. Sin embargo, la caracterización del hábitat reproductivo se realizó a través de diagramas T-S con los cuales identificaron un *stock* que presentó desoves en enero y abril en agua sub-ártica en temperaturas entre los 11.5 y 18 °C y salinidades entre los 33.3 y 33.7. El otro *stock* que desovó en julio, octubre y enero en agua transicional por efecto de la mezcla del agua subártica con agua superficial subtropical y tropical en temperaturas entre los 17 y 24 °C y salinidades de 33.5 y 34.5.

En el presente estudio, la identificación de dos *stocks* con el uso de estos parámetros es consistente con otros estudios que utilizan la presencia/ausencia de estadios tempranos de vida con la distribución de masas de agua (Baumgartner *et al.* 2004) y con los parámetros demográficos de la talla y madurez sexual en función de temperaturas como el propuesto por Félix-Uraga *et al.* (2005). En este trabajo, se determinó la presencia de tres *stocks* de sardina con parámetros biológicos (estructura de talla, edad y fecundidad) y con parámetros físicos como las temperaturas de las capturas de individuos adultos, denotando un stock norteño con capturas entre los 12 y 17 °C, un *stock* central entre los 17 y 22 °C y un stock sureño en temperaturas >22 °C. Para el *stock* sureño que se distribuye en el Golfo de California cerca de Isla Tiburón y Ángel de la Guarda, Aceves-Medina *et al.* (2009), demostraron a partir de análisis multifactoriales que los huevos de sardina y anchoveta presentaron correlaciones con concentraciones altas de fucoxantina y clorofila *a*, biomasa de zooplancton y de pequeños copépodos como *Acartia clausi*, Además también establecieron que las áreas de crianza son más extensas que las áreas de desove y que la deriva encontrada para *S. sagax* y *E. mordax*, presentó

diferencias relacionadas a la advección por surgencias costeras, filamentos y remolinos.

Para *S. japonicus*, el HDO tuvo una distribución más oceánica respecto a la sardina, aunque, ambas especies compartieron los bordes de las surgencias. Del mismo modo que la sardina, los intervalos del HDO de *S. japonicus* reflejaron dos stocks: 1) frente a Ensenada y Punta Baja en densidades de 24.7 a 25 kg m⁻³ y AD entre 76 y 84 cm, y 2) al sur de Punta Eugenia en densidades de 24.0 a 24.1 kg m⁻³ y AD entre 85 y 89 cm (Figs. 4 y 6 – a y b). La distribución del HDO es coincidente con el stock reproductivo norteño (British Columbia hasta Punta Abreojos, México) reportado por Parrish y MacCall (1978) y con uno sureño (Bahía Sebastián Vizcaino, alrededores de Punta Eugenia hasta Cabo San Lucas, México) reportado por Kramer (1960). Por otra parte, Weber y McClatchie (2012) demostraron la existencia de un área norte de reproducción desde el sur de California hasta Punta Eugenia, México con desoves en primavera en temperatura de 15.5 °C y otra área al sur desde Punta Baja hasta Punta Eugenia, México, con desoves en verano en temperaturas ≥20 °C.

En el caso de *T. symmetricus*, la distribución del HDO se registró con mayor amplitud de la costa al océano en comparación a las anteriores especies, aunque también compartió los bordes de surgencias. Del mismo modo, los intervalos del HDO de la densidad del agua y de la altura dinámica, reflejaron la presencia de dos stocks: 1) frente a Ensenada y Punta Baja, México., en densidades de 24.5 a 25.0 kg m⁻³ y AD entre 76 y 86 cm, y 2) al sur de Punta Eugenia, México., en densidad menor a 24.0 kg m⁻³ y AD mayor a 90 cm. Estos resultados concuerdan con Ahlstrom y Ball (1954) y Macewicz y Hunter (1993), los cuales mencionaron que los desoves del “charrito” se presentan con mayor frecuencia hasta 400 km fuera de la costa en condiciones ambientales oligotróficas desde Punta Concepción, E.U.A. hasta la parte central de la Península de Baja California en temperaturas de 10 a 26 °C de marzo a julio. Asch y Checkley (2013), también detectaron que en el sur de la CC (1998 a 2004) los huevos se presentaron con cobertura oceánica y en AD de 80 a 95 cm, con un HDO entre 84 y 99 cm en ~200 a 300 km de la costa.

La climatología estacional de σ_t en conjunto con la distribución vertical de las isopícnas contrastadas en un evento El Niño (enero de 1998) y La Niña (abril de 2000), permitieron establecer un mecanismo tipo expansión-contracción del HDO y se logró identificar a través de la distribución de las isopícnas en plano horizontal y vertical, lo que aquí se denomina como *corredores reproductivos óptimos* en donde se localizaron las mayores concentraciones de huevos de las cuatro especies de pelágicos menores (Figs. 2 y 3). La condición de expansión se presentó en invierno y primavera relacionado a la influencia de la corriente de California, con las isopícnas de 24.3 a 25.0 kg m⁻³ en posición paralela a la costa y hacia mar adentro (Fig. 2 – a y b), denotando la presencia de la masa de agua subártica como lo ha mencionado Durazo (2015). En el plano vertical, la isopícna de 25.0 kg m⁻³ presentó una pendiente positiva y se encontró cerca de los 50 m de profundidad en los primeros 50 km de la costa, y cerca de los 80 m de profundidad hasta los 140 km de la costa durante La Niña (Fig. 3). En este sentido, esta condición proporcionó volumen al corredor reproductivo óptimo de los pelágicos menores y por efecto de surgencias y remolinos se moduló la amplitud de dicho corredor de la costa al océano.

La condición contracción, se presentó cuando el flujo de agua subtropical y tropical proveniente del sur dominantes debido al debilitamiento de la Corriente de California (Durazo, 2015). En el plano vertical la isopícna de los 25.0 kg m⁻³ se encontró a ~100 m de profundidad de la costa al océano durante El Niño (Fig. 3), lo que indicó la reducción de surgencias en áreas costeras y por lo tanto una contracción hacia la costa del HDO de las cuatro especies. En este contexto, la distribución costa-océano y la variación vertical de las isopícnas que conforman el hábitat reproductivo de *S. sagax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus*, presentó un comportamiento similar como el que se presenta en la región de California con referencia a lo ha reportado por Song *et al* (2012) a través de la distribución de la abundancia de huevos de *S. sagax* en los periodos de mayor actividad reproductiva (abril) durante El Niño (2003 y 2006) y La Niña (2002 y 2007). Estos autores mencionaron que el esfuerzo del viento está correlacionado a las surgencias costeras, lo cual fue detectado a través del afloramiento de las isopícnas entre los 24.5 y 25.5 kg m⁻³ en ~50 a más de 100 km de la costa al océano durante La Niña.

En contraste, en El Niño las isopícnas permanecieron cercanas a la costa (<50 km), en donde se presentaron las mayores concentraciones de huevos de la sardina del Pacífico. Este proceso también lo describió Checkley (2004) con la temperatura y salinidad, con los desoves de *S. sagax* en zonas de transición entre agua de surgencia costera y agua mar adentro de la Corriente de California.

En este contexto, estos corredores reproductivos conforman las rutas migratorias de las poblaciones adultas hacia las áreas de reproducción a través de las condiciones térmicas y salinas que integran la densidad. Esto concuerda con lo mencionado por Cury (1994), quien estableció la hipótesis de que los pelágicos menores exhiben un comportamiento de filopatría (e.g. impresión, huella, rastro, memoria) de acuerdo a las condiciones ambientales experimentadas en las primeras etapas de vida. Aunado a esto, la distribución del HDO de las cuatro especies de pelágicos menores sugiere una repartición espacial del hábitat reproductivo de la costa al océano. Así, los desoves de anchoveta se presentaron muy cercanos a la costa, donde se desarrollan las surgencias, los desoves de la sardina y la macarela en la zona transicional y próximos a los bordes frontales de las surgencias y mar adentro, seguidos por los desoves abundantes y frecuentes de charrito, desde la zona transicional a mar adentro, con desoves más alejados de la costa. Esta repartición del hábitat reproductivo corresponde con lo señalado por Asch y Checkley Jr. (2013) para la región del sur de California.

8.2 Eficiencia de σ_t con respecto a otras variables oceanográficas para determinar áreas de éxito reproductivo

Los estudios más recientes del hábitat reproductivo de los pelágicos menores se han determinado a partir de modelos estadísticos más robustos que los cocientes de la abundancia y frecuencia de huevos, utilizando modelos lineales generalizados y modelos aditivos generalizados. En el presente estudio se contrastó la eficiencia de la densidad del agua de mar con respecto a la altura dinámica, la profundidad de la capa mezclada y la georreferenciación. Los resultados indicaron que σ_t presentó porcentajes altos de devianza explicada (~30 a 80%) de manera individual ($p < 0.0001$) (Tabla 2 y 3) para la sardina, macarela y charrito, lo que da soporte a que esta

variable presente un potencial descriptivo de procesos oceanográficos en la selección del HDO de pelágicos menores en el sur de la corriente de California. Aunado a lo anterior, la evaluación de los MAG con respecto a la combinación de los factores: georreferenciación, σ_t , AD y PCM, también presentaron significancia estadística ($p < 0.0001$) y porcentajes altos de devianza explicada (~75 a 95%) al menos para la sardina, macarela y charrito (Tabla 4), por lo que se demuestra que la densidad del agua es una variable clave para la determinación del HDO de estas especies.

En comparación, Asch y Checkley Jr. (2013) propusieron a partir de la abundancia de huevos capturados con bomba CUFES y la aplicación de modelos lineales generalizados, que la altura dinámica es un descriptor clave en la determinación del hábitat reproductivo de *E. mordax*, *S. sagax* y *T. symmetricus* en el sur de California, ya que aporta entre un ~45 a 85% de la devianza. Esto lo atribuyen a que esta variable se encuentra relacionada a la distribución de la abundancia de huevos a partir de cuatro mecanismos: 1) los pelágicos menores desovan preferencialmente en masas de agua con características particulares de temperatura y salinidad, 2) en sitios con productividad primaria y secundaria elevada, 3) en corrientes geostroficadas con flujos de dirección y velocidad específica y 4) remolinos ciclónicos que incrementan la retención del ictioplancton.

Aunado a lo anterior, Zwolinski *et al.* (2011), utilizaron modelos aditivos generalizados para desarrollar un modelo de distribución del hábitat reproductivo de *S. sagax* basado en 12 años de información de la presencia/ausencia y abundancia de huevos de sardina en la costa Noroccidental de E.U.A., así como de datos de temperatura superficial del mar, concentración de clorofila y altura superficial del mar. Con este modelo, se diferenciaron cuatro clases del hábitat de la sardina de California: óptimo (80% de estaciones positivas), bueno (10% de estaciones positivas), malo (9% de las estaciones positivas) y no favorable (1% de estaciones positivas). Los autores concluyeron que el modelo generado puede predecir el movimiento latitudinal y longitudinal en la migración estacional del hábitat reproductivo óptimo de la sardina. De esta forma, el movimiento estacional descrito

por estos autores, fue similar al presentado en este estudio, en donde se detectó una contracción hacia la zona costera del hábitat reproductivo en el verano y el otoño y potencializado por El Niño, y una expansión del hábitat hacia la zona oceánica durante el invierno y la primavera también potencializado por La Niña, cuando se registran las surgencias costeras más intensas que crean las condiciones óptimas para la reproducción de los pelágicos menores.

En este sentido, se propone a la densidad del agua como un nuevo descriptor del HDO que presenta ventajas con respecto a la altura dinámica y la profundidad de la capa mezclada, ya que la densidad del agua es: 1) una función de la temperatura, la salinidad y la presión, 2) a través de la posición de la piconclina se puede determinar la profundidad de la capa mezclada, 3) la posición horizontal de las isopícnas con relación a la costa, permiten determinar la zona de influencia de las surgencias costeras hacia el océano, 4) en los perfiles verticales la pendiente positiva de las isopícnas son indicadores de ascenso de agua fría, salina y rica en nutrientes que incrementa la productividad primaria y secundaria, 5) las anomalías de la densidad permiten la identificación de estructuras de mesoescala como remolinos y bordes de surgencias que influyen en la retención y supervivencia de las etapas temprana de vida de los pelágicos menores y 5) en términos prácticos la toma de mediciones y el cálculo de la densidad, es relativamente más sencillo con respecto al de las alturas dinámicas y la capa mezclada.

Adicionalmente, la densidad ha sido vinculada a la identificación y formación de procesos oceanográficos como frentes de surgencias en donde se lleva a cabo la acumulación de zooplancton (Franks, 1992) y a la formación de remolinos ciclónicos en el ecosistema de la Corriente de California. Para estos últimos se ha hipotetizado que retienen los huevos y larvas de sardina, en donde encuentran las condiciones favorables para su desarrollo y reclutamiento (Logerwell y Smith, 2001).

Otra virtud de la densidad es que la distribución horizontal y vertical de las isopícnas, le confiere una propiedad volumétrica al corredor reproductivo. Esto concuerda y soporta la hipótesis de cuenca de MacCall (1990), quien compara la distribución de una población dentro de su rango de distribución con el

comportamiento de un líquido viscoso en una cuenca, cuya profundidad sirve como una medida de la idoneidad local del hábitat reproductivo. Desde esta hipótesis, los stocks de *S. sagax*, *S. japonicus* y *T. symmetricus* distribuidos desde California hasta Punta Eugenia, corresponderían a una cuenca definida por las isopícnas $>24.0 \text{ kg m}^{-3}$, en comparación con los stocks de sardina, macarela y charrito, que se distribuyen desde Bahía Sebastián Vizcaíno hacia el sur de Punta Eugenia, que corresponderían a una segunda cuenca tipificada por las isopícnas $<23.5 \text{ kg m}^{-3}$. Esto último pudiera ser reforzado al conocer la densidad específica de los huevos, que determinan su flotabilidad y posición vertical en la columna de agua donde fueron desovados (Coombs *et al.* 2004; Sundby y Kristiansen, 2015), la cual cambia a lo largo de su desarrollo embrionario en función de sus características morfológicas y fisiológicas.

Asociado a lo anterior, los MAG permitieron definir zonas de éxito reproductivo de $\sim 1^\circ$ de latitud x 1° de longitud relacionados con la densidad del agua. Los resultados indicaron que la zona costera (~ 20 a 80 km) frente a Ensenada, Punta Baja y alrededor de Punta Eugenia, presentaron las condiciones idóneas para la reproducción de las cuatro especies de pelágicos menores (Fig. 15), con Punta Baja como área recurrente de éxito reproductivo, ya que a lo largo del año presenta características termo-halinas, de circulación y de procesos oceanográficos vinculados a la topografía de la plataforma continental, que contribuyen con el éxito reproductivo, ya que incrementan la retención o la advección a zonas favorables para las etapas tempranas de vida de los pelágicos menores hasta el reclutamiento, como ha sido planteado por Castro *et al.* (2005).

Otros estudios también han demostrado que las condiciones oceanográficas desde Ensenada hasta Bahía S. Vizcaíno y alrededor de Punta Eugenia, conforman una zona importante de desoves para la sardina y la anchoveta (Hernández-Vázquez, 1994), debido a que esta zona presenta características oceanográficas transicionales entre la masa de agua subártica y masa de agua subtropical en las cuales se reproducen los stocks norteños y centrales de sardina (Baumgartner *et al.* 2004; Durazo, 2015). Estas zonas se han identificado como centros de actividad biológica (Lluch-Belda *et al.* 2000), vinculadas a procesos de enriquecimiento por

surgencia y mezcla, procesos de concentración por convergencia en frentes y procesos que favorecen la retención dentro (o derivar hacia) un hábitat apropiado (Hernández-Rivas et al. 2000). En este contexto las áreas de éxito reproductivo definidas a través de la densidad del agua en la costa noroccidental de la Península de Baja California, también aportan evidencias sobre la “triada fundamental” propuesta por Bakun (1977) como los mecanismos que influyen en la dinámica poblacional de los pelágicos menores en los sistemas de borde oriental. Por lo tanto, el éxito o fracaso del desarrollo de los huevecillos estará asociado a los cambios de las condiciones ambientales de expansión o contracción del HDO de los distintos stocks de las especies de pelágicos menores en el sur de la corriente de California.

9. CONCLUSIONES

La densidad del agua de mar presentó una eficiencia descriptiva significativa en la modelación del hábitat reproductivo de las cuatro especies de pelágicos menores en el sur de la Corriente de California.

Los intervalos del HDO están entre 24.4 y 24.6 kg m⁻³ para *E. mordax*, entre 24.0 y 24.8 kg m⁻³ para *S. sagax*, entre 24.0 y 25.0 kg m⁻³ para *S.japonicus* y entre 24.4 y 25.0 kg m⁻³ para *T. symmetricus*.

La densidad en conjunto con la altura dinámica y la profundidad de la capa mezclada demuestra la repartición del hábitat reproductivo de la costa al océano. *E. mordax* desova sobre las surgencias, *S. sagax* y *S. japonicus* en la zona transicional entre la costa y el océano asociado a los frentes de las surgencias y *T. symmetricus* desde los bordes de surgencia hacia mar adentro.

La densidad permitió detectar la expansión y la contracción de las cuencas que conforman el HDO de los stocks norteño y central de las cuatro especies de pelágicos menores.

10. RECOMENDACIONES

Con la finalidad de determinar rasgos más específicos de las variables oceanográficas y la abundancia de organismos, sería deseable realizar muestreos de zooplankton en una malla de estaciones de menor resolución espacial (~7 – 10 km) en las zonas costeras y transicionales en los bordes frontales de surgencias mar adentro. Este tipo de muestreo permitirá obtener mayor resolución en la descripción de procesos de mesoescala que influyen en el éxito o fracaso de los estadios tempranos.

Adicionalmente, es deseable determinar la densidad específica de los huevos de pelágicos menores a lo largo de su desarrollo embrionario, con la finalidad de

contar con la información de la localización de los huevos en la columna de agua. Este tipo de estudio permitiría mejorar nuestras capacidades de modelar el transporte y el éxito o fracaso reproductivo de las poblaciones.

11. BIBLIOGRAFÍA

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

Ahlstrom, E.H. 1943. Studies on the Pacific Pilchard or Sardine (*Sardinops caerulea*): Influence of temperature on the rate of development of pilchard eggs. *Nature. Spe. Scien. Rep.* 23. Fish and Wildlife Service. United States. Chicago, 1943. 1 – 26 p.

Ahlstrom, E.H. 1954. Distribution and abundance of egg and larval population of the Pacific sardine. U.S. Dept. Interior. Fish and Wild. Ser. Fish. Bull., 93: 83 – 140.

Ahlstrom, E.H. 1959. Vertical Distribution of Pelagic Fish Eggs and Larvae off California and Baja California. *Fishery Bulletin of Fish and Wildlife Service.* 60: 107-146.

Asch, R. G. & D.M. Checkley Jr. 2013. Dynamic height: a key variable for identifying the spawning habitat of small pelagic fishes. *Deep-sea Research I.* 71: 79 – 91.

Balon, E.K. 1985. Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. Netherlands. 280 p.

Bakun, A. 1996. Patterns in the Ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México. 323 p.

Barange, M., Bernal, M., Cercole, M.C., Cubillos, L., Cunningham, C.L. Daskalov, G.M., de Oliveira, J.A.A., Dickey-Collas, M., Hill, K., Jacobson, L., Koster, F.W., Masse, J., Nishida, H., Niquen, M., Oozeki, Y., Palomera, I., Saccardo, S.A., Santojanni, A., Serra, R., Bernal, M., Stratoudakis, Y., Coombs, S., Angelico, M.M., Lago de Lanzós, A., Porteiro, C., Sagarminaga, Y., Santos, M., Uriarte, A., Cunha, E., Valdés, L. & Borchers, D. 2009. Sardine spawning off the European Atlantic coast: Characterization of and spatio-temporal variability in spawning hábitat. *Prog. in Ocean.* 74. 210 – 227.

Baumgartner, T., Loya, D., de la Campa, S. & C. Curiel. 2004. Characterization of the spawning hábitat of the Pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) off Baja California during the year 2000. SPACC Workshop, 12-13 January 2004, Concepción, Chile.

Blaxter, J.H.S. & J.R. Hunter. 1982. The Biology of the Clupeoid Fishes. Academic Press, New York, N.Y., 398 pp.

Bjorksstedt, E.P., Bograd, S.J., Sydeman, W.J., Thompson, S.A., Goericke, R., Durazo, R., Warzybok, P., Bradley, R., Jahncke, J., MacClatchie, S., Weber, E., Watson, W., Gaxiola-Castro, G., Lavaniegos, B., Golightly, R.T., Schneider, S.R., Lo, N., Chavez, F.P., Suryan, R.M., Gladics, A.J., Horton, C.A., Peterson, W., Brodeur,

R., Collins, C., Kim, S., Hannah, B., Auth, T., Fisher, J., Morgan, C., Peterson, J., Field, J., Sakuma, K., Satterthwaite, W., O'Farrel, M., Hayes, S., Harding, J., Melin, S., Delong, R.L., Largier, J., Abell, J. 2012. State of the California Current 2011 – 2012: Ecosystem respond to local forcing as La Niña wavers and wanes. CalCOFI. Rep. Vol. 53: 41 – 76.

Castro, L., Fréon, P., van der Lingen, C.D. & A. Uriarte. 2005. Report of the SOACC Meeting on Small Pelagic Fish Spawning Habitat Dynamics and the Daily Egg Production Method (DEPM). Concepción, Chile. GLOBEC report 22: 107 pp.

Chavez, F.P., Ryan, J., Lluch-Cota, S.E. & M.C. Niquen. 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific ocean. Science 299, 217 – 221.

Checkley, D. Jr. 2004. Introduction to the Use of Temperature-Salinity Plots for Characterizing Spawning Habitat of Small, Pelagic Fish. In Report of a GLOBEC/SPACC Workshop on Characterizing and Comparing the Spawning Habitats of Small Pelagic Fish. 12-13 January 2004, Concepción, Chile. 175 pp.

Checkley, D., Ayon, P., Baumgartner, T., Bernal, M., Coetzee, J.C., Emmett, R., Guevara, R., Hutching, L., Ibaibarriaga, L., Hideaki, N., Oozeki, Y., Planque, B., Schweiger, J., Stratoudakis, Y. & C. van der Lingen. 2007. Habitats of small pelagic fish. Chapter 3: Habitats of small pelagic fish. Vol (21). 53 pp.

Craik, J.C.A. & S.M. Harvey. 1987. The causes of buoyancy in eggs of marine teleosts. J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1987; 67: 169 – 182.

Coombs, S., Boyra, G., Rueda, L., Uriarte, A., Santos, M., Conway, D. & N. Halliday. 2004. Buoyancy measurements and vertical distribution of eggs of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*). Mar. Biol. 145, 959 – 970.

Cury, P. & C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 46: 670 pp.

Cury, P. 1994. Obstinate nature: An ecology of individuals. Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 1664 – 1673.

Cushing, D.H. 1975. Marine Ecology and Fisheries. London: Cambridge University Press. 278 p.

Diario Oficial de la Federación. Secretaria de agricultura, ganadería, desarrollo rural, pesca y alimentación. Viernes 24 de agosto de 2012.

Di Lorenzo, E., Schneider, N., Cobb, K.M., Franks, P.J., Chhak, K., Miller, A.J., McWilliams, J.C., Bograd, S.J., Arango, H., Curchitser, E., Powell, T.M. & P. River. 2008. North Pacific Gyre Oscillation links ocean climate and ecosystem change. Geophys. Res. Lett. 35: L08607.

- Drapeau, L. 2004. Introduction to the Use of Quotient Curves for Characterizing Spawning Habitat of Small, Pelagic Fish. In Report of a GLOBEC/SPACC Workshop on Characterizing and Comparing the Spawning Habitats of Small Pelagic Fish (12-13 January 2004, Concepción, Chile). 175 p.
- Durazo, R. & T. Baumgartner. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997 – 1999. *Progress in Oceanography* 54, 129 – 147.
- Durazo, R. 2009. Climate and upper ocean variability off Baja California, Mexico: 1997 – 2008. *Progress in Oceanography*. 83. 361- 368.
- Durazo, R. 2015. Seasonality of the transitional región of the California Current System of Baja California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 120, doi:10.1002/2014JC010405.
- Ellis, J.R., Milligan, S.P., Readdy, L., Taylor, N. & M.J. Brown. 2012. Spawning and nursery grounds of selected fish species in UK waters. *Sci. Ser. Tech. Rep. Cefas Lowestoft*. 147: 56 pp.
- Espinosa-Carreón, T.L., Strub, P.T., Beier, E., Ocampo-Torres, F. & G. Gaxiola-Castro. 2004. Seasonal and interannual variability of satellite derived chlorophyll pigment, surface height and temperature off Baja California. *Journal of Geophysical Research*, 109. C03039, doi: 10.1029/2003JC0020105.
- Félix-Uraga, R., Gómez-Munoz, V.M., García-Franco, W., 2004. On the existence of Pacific sardine groups off the West coast of Baja California and Southern California. *CalCOFI Rep.* 45, 146–151 pp.
- Félix-Uraga, R., Gómez-Muñoz V.M., Quiñónez-Velázquez, C., Melo-Barrera, F.N., Hill, K. T. & W. García-Franco. 2005. Pacific Sardine (*Sardinops sagax*) stock discrimination off the west coast of Baja California and Southern California using otolith morphometry. *CalCOFI Rep.*, Vol. 46: 113 – 121.
- Franks, P.J.S. 1992. Sink or swim: accumulation of biomass at fronts. *Marine Ecology Progress Series*. 82. 1 – 12 p.
- Funes-Rodríguez, R., Cervantes-Duarte, R., López-López, S., Hinojosa-Medina, A., Zárate-Villafranco, A. & G.M. Esqueda-Escárcega. 2012. Abundance patters of early stages of the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) during a cooling period in a coastal lagoon south of the California Current. *Scientia Marina*. 76. 247 – 257.
- Gluyas-Millán, M.G. & V.M. Gómez-Muñoz. 1993. Composición por tallas y edades de la macarela *Scomber japonicus* de Bahía Vizcaíno, México. *Inv. Mar. CICIMAR*. 8. 33 – 38.
- Hernández-Vázquez, S. 1994. Distribution of eggs and larvae from sardine and anchovy off California and Baja California, 1951 – 1989. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Reports*. 35. 94 – 107.

- Hempel, G. 1979. Early life history of marine fish: the egg stage. Division of Marine Resources. University of Washington. United States of America. 70 p.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. Rapports et Proces-Verbaux des Réunions Conseil International Pour L'Exploration de la Mer. 20. 228 p.
- Kawasaki, T., Tanaka, S., Toba, Y. & A. Taniguchi. 1989. Long-term Variability of Pelagic Fish Populations and their Environment. Proceedings of the International Symposium, Sendai, Japan, 14-18 November. Pergamon Press. 293 - 300.
- Kramer, D. 1960. Development of eggs and larvae of Pacific mackerel and distribution and abundance of larvae 1952-56. U.S. Fish. Wildl. Serv. Circ., 302. 18 pp.
- Lasker, R. 1964. An experimental study of the effect of temperature on the incubation time, development, and growth of Pacific Sardine Embryos and Larvae. Copeia. 2. 399 - 405.
- Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D.B., Hernández-Vázquez, S., Salinas-Zavala, C.A. & R.A. Schwartzlose. 1991. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current System. Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Reports. 32. 105 - 111.
- Logerwell, E. & P. Smith. 2001. Meso-scale eddies and survival of late-stage Pacific sardine (*Sardinops sagax*) larvae. Fish. Oceanogr. 10. 13 – 25.
- Lowerre-Barbieri, S.K., Ganas, K. Saborido-Rey, F., Murua, H. & J.R. Hunter. 2011. Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. Mar. Coast. Fish: Dyn. Manage. Ecosys. Sci., 3. 71-91.
- Lynn, R.J. 2003. Variability in the spawning habitat of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off southern and central California. *Fish. Oceanogr.* 12: 541-553.
- MacCall, A.D. & G.D. Stauffer. 1983. Biology and fishery potential of Jack mackerel (*Trachurus symmetricus*). California Cooperative Fisheries Investigations Reports. 24. 46 – 56.
- MacCall, A.D. 1990. Dynamic Geography of Marine Fish Populations. University of Washington Press. Seattle, WA.
- Macewicz, B.J. & J.R. Hunter. 1993. Spawning frequency and batch fecundity of Jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, off California during 1991. California Cooperative of Fisheries Investigations Reports. 34. 112 – 121.
- Marr, J.C. 1960. The causes of major variations in the catch of the Pacific sardine, *Sardinops caerulea* (Girard). In: Rosa, J. & G. Murphy (eds), Proceedings of the World Scientific Meeting on the Biology of Sardines and related species. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 667 – 791.

Moser, H.G. & E.H. Ahlstrom. 1985. Staging anchovy eggs. En Lasker R (ed). An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*). NOAA Technical Report NMFS. 36. 37 – 41.

Moser, H. G., R. L. Charter, P. E. Smith, D. A. Ambrose, S. R. Charter, C. A. Meyer, E. M. Sandknop & W. Watson. 1996. Distributional atlas of fish larvae and eggs in the California Current region: taxa with less than 1000 total larvae, 1951 through 1984. *California Cooperative of Fisheries Investigations Reports. Atlas*, 32.

Nevárez-Martínez, M.O., Martínez-Zavala, M.A., Cotero-Altamirano, C.E., Jacob-Cervantes, M.L., Green-Ruiz, Y., Gluyas-Millan, G., Cota-Villavicencio, A. & J.P. Santos-Molina. 2006. Peces Pelágicos Menores: En Sustentabilidad y Pesca Responsable en México. Evaluación y Manejo. SAGARPA – INAPESCA. ISBN: 968-800-684-X.

Svedrup, H. U. & R. H. Fleming. 1941. The water off the costa of Southern California, March to July 1937. Scripps Institution. Ocean. Progr. (4):261-378.

Owen, R. W. 1980. Eddies of the California Current System: physical and ecological characteristics, 36-67. *En: D. Powder (ed.). The California Islands: Proceedings of a multi-disciplinary symposium.* Santa Barbara Museum of Natural History.

Radovich, J. 1982. The collapse of the California sardine fishery. CalCOFI Rep. 23. 56 - 77.

Parés-Sierra, A., M. López & E. G. Pavia. 1997. Oceanografía física del océano Pacífico Noroiental,. *En: Lavin, M. F. (Ed). Contribuciones a la oceanografía física en México.* Unión Geofísica Mexicana. Monografía 3. 24 p.

Parrish, R.H. & A.D. MacCall. 1978. Climatic variation and exploitation in the Pacific mackerel fishery. Fish. Bull. 167. 1 - 110.

Parrish, R.H., Nelson, C.S. & A. Bakun. 1981. Transport mechanism and reproductive success of fishes in the California Current. Biol. Oceanogr. 1: 175 – 203.

Pereira, J.J. 2011. Habitat use in marine fish: a test of three current theories. Tesis de Doctorado. Universidad de Connecticut. 114 p.

Planque, B., Bellier, E. & P. Lazure. 2007. Modelling potential spawning habitat of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. Fisheries Oceanography. 16. 16 - 30.

Saldierna-Martínez, R. J., Sánchez-Ortíz, C.A. & G.R. Vera-Alejandro. 1987. Estudio sobre los primeros estadios de vida de las sardinillas crinudas (*Opisthonema libertate*) y sardinillas Monterrey (*Sardinops sagax*) en Bahía Magdalena, B.C.S. Tesis Universidad Autónoma de Baja California Sur. 217 p.

Saldierna-Martínez, R.J., Hernández-Rivas, M.E., Hernández-Vázquez, S. & E.A. González-Navarro. 1992. Determinación de edad y desarrollo de los huevos de la

sardina crinuda, *Opisthonema libertate* en Bahía Magdalena B.C.S., México. Revista de Investigación Científica. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 3. 71 – 80.

Scolfield, E.C. 1932. Early life history of the California Sardine (*Sardinops caerulea*), with special reference to the distribution of eggs and larvae. Calif. Div. Fish and Game. Fish. Bull. 41. 41 – 48.

Schismenou, E., Giannoulaki, M., Valavanis, V.D. & S. Somarakis. 2008. Modeling and predicting potential spawning habitat of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and round sardinella (*Sardinella aurita*) based on satellite environmental information. Hydrobiologia. 612. 201 – 214.

Smith, P. E. & S. L. Richardson. 1977. Standard techniques for pelagic fish egg and larval surveys. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 175 p.

Song, H., Miller, A.J., McClatchie, S., Weber, E.D. & K.M. Nieto. 2012. Application of a data-assimilation model to variability of Pacific sardine spawning and survivor habitats with ENSO in the California Current System. *Journal of Geophysical Research*. 117. 1 – 15.

Sundby, S. 1997. Turbulence and ichthyoplankton: influence on vertical distributions and encounter rates. *Scientia Marina*. 61 (Suppl.1): 159 – 176.

Sundby, S. & T. Kristiansen. 2015. The principles of buoyancy in marine fish eggs and their vertical distributions across the world oceans. *PLoS ONE*. 10: e0138821, doi:10.1371/journal.pone.0138821.

Takasuka, A., Oozeki, Y. & H. Kubota. 2008. Multi-species regime shifts reflected in spawning temperature optima of small pelagic fish in the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 360. 211 - 217.

Tibby, R. B. 1937. The Relation Between Surface Water Temperature and the Distribution of Spawn of The California Sardine *Sardinops caerulea*. *California Fish and Game: Conservation of wildlife through education*. 23. 132 - 137.

Twatwa, N.M., van der Lingen, C.D., Drapeau, L., Moloney, C.L. & J.G. Field. 2005. Characterising and comparing the spawning habitats of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *African Journal Science*. 27. 487 – 499.

Twatwa, N.M., Yemane, D. & C.D. van der Lingen. 2015. Have the spawning habitat preferences of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardinops sagax*) in the southern Benguela changed in recent years?. *Fisheries Oceanography*. 24. 1 – 14.

Valencia-Gasti, J.A., Baumgartner, T. & R. Durazo. 2015. Effects of ocean climate on life cycles and distribution of small pelagic fishes in the California Current System off Baja California. *Ciencias Marinas*. 41. 315 – 348.

Van der Lingen, C.D., Hutchings, L., Merkle, D., Van der Westhuizen, J.J. & J. Nelson. 2001. Comparative spawning habitats of anchovy (*Engraulis capensis*) and

sardine (*Sardinops sagax*) in the Benguela upwelling ecosystem. In: Kruse, G.H., Bez, N., Booth, T., Dorn, M., Hills, S., Lipcius, R.N., Pelletier, D., Roy, C. & Smith, S.J. 2009. Spatial processes and Management of Marine Populations. University of Alaska. Witherell. 185 p.

Weber, E.D. & S. McClatchie. 2010. Predictive models of northern anchovy *Engraulis mordax* and Pacific sardine *Sardinops sagax* spawning hábitat in the California Current. Marine Ecology Progress Series. 406. 251 – 263.

Weber, E.D. & S. McClatchie. 2012. Effect of environmental conditions of the distribution of Pacific mackerel (*Scomber japonicus*) larvae in the California Current system. Fish. Bull. 110. 85 – 97 pp.

Wood, S. 2006. Generalized Additive Models: an introduction with R. Texts in Statistical Sciences. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, FL. 391 p.

Wyllie, J. G. 1966. Geostrophic flow of the California Current at the surface and at 200 meters. *CalCOFI Atlas* No. 4.

Wyrtki, K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 9. 63-97.

Zuur, A., Hilbe, J.M., Leno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. y G.M. Smith. 2009. Mixed Effects Modelos and Extensions in Ecology with R. Springer. UK. 574 p.

Zwolinski, J.P., Emmett, R.L. & D. A. Demer. 2011. Predicting habitat to optimize sampling of Pacific sardine (*Sardinops sagax*). ICES Journal of Marine Science. 68. 867 - 879.