

**Centro de Investigación Científica y de
Educación Superior de Ensenada**



**ANALISIS DEL USO DE ESCAMAS FOSILES DE LA
CUENCA DE SANTA BARBARA, CALIFORNIA,
PARA RECONSTRUIR VARIACIONES EN
ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA DE LAS
POBLACIONES DE SARDINA Y ANCHOVETA**

**TESIS
MAESTRIA EN CIENCIAS**

HECTOR MANUEL LOZANO MONTES

ENSENADA B.C.

ABRIL DE 1997

TESIS DEFENDIDA POR
HÉCTOR MANUEL LOZANO MONTES

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITE



Dr. Timothy Baumgartner McBride

Director del Comité



M.C. Mark Gregory Hammann Kupperstein

Miembro del Comité



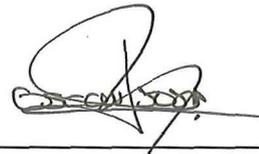
M.C. Vicente Ferreira Bartrina

Miembro del Comité



M.C. Antonio Trujillo Ortiz

Miembro del Comité



Dr. Oscar Sosa Nishizaki

Miembro del Comité



Dr. Gilberto Gaxiola Castro

Jefe del Departamento de Ecología



M.C. Alberto Amador Buenrostro

*Encargado del Despacho de la
Dirección de Estudios de Posgrado*

24 de abril de 1997

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA
Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA.**

**DIVISIÓN DE OCEANOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA**

**ANÁLISIS DEL USO DE ESCAMAS FÓSILES DE LA CUENCA DE SANTA
BARBARA, CALIFORNIA, PARA RECONSTRUIR VARIACIONES
EN ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES
DE SARDINA Y ANCHOVETA.**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS presenta:

HECTOR MANUEL LOZANO MONTES

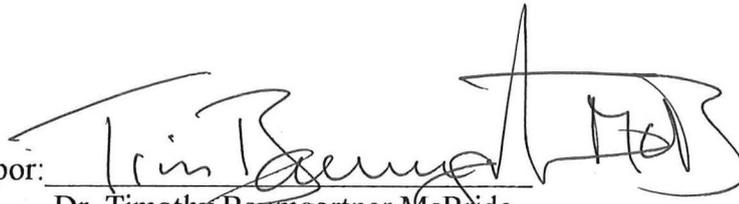
Ensenada, Baja California, México. Abril de 1997.

RESUMEN de la Tesis de Hector Manuel Lozano Montes presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** en **ECOLOGÍA MARINA**.

Ensenada, Baja California, México. Junio de 1997.

USO DE LAS ESCAMAS FÓSILES DE LA CUENCA DE SANTA BARBARA, CALIFORNIA, PARA RECONSTRUIR VARIACIONES EN ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES DE SARDINA Y ANCHOVETA.

Resumen aprobado por:



Dr. Timothy Baumgartner McBride.
Director de Tesis.

Se presentan series de tiempo de los números y anchos de escamas de sardina monterrey (*Sardinops sagax caeruleus*) y anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) obtenidas de los sedimentos laminados anaeróbicos de la cuenca de Santa Barbara, al sur de California en los últimos 1540 años. Estas series fueron construidas con la información proveniente de 752 escamas de sardina y 1663 de anchoveta. Simultáneamente, se realizaron dos experimentos para obtener mayor información aplicable al entendimiento de las escamas fósiles. El primero fue diseñado bajo condiciones de cautiverio con un grupo de sardinas monterrey monitoreadas durante 24 semanas. Este seguimiento permitió cuantificar el flujo de desprendimiento de escamas y su relación con la abundancia de organismos basados sobre 14,416 escamas típicas recobradas. Así mismo, se estableció cual fue la variedad de escama que se pierde en mayor facilidad. Adicionalmente, se muestra que el desprendimiento de escama es la principal fuente de escamas al fondo del acuario (y muy probablemente a los sedimentos). El segundo experimento documentó la relación entre ancho de escamas típicas con las longitudes y edades estimadas de la sardina y anchoveta. También se pudo describir a detalle las variedades de escamas y los sitios de inserción corporal en ambas especies, con lo que pudo estimar que aproximadamente un 10% de las escamas de las sardinas y anchovetas son de difícil diferenciación. La información obtenida en ambos experimentos fue integrada y aplicada a las escamas fósiles. El estudio del registro paleosedimentario mostró en el caso de la sardina y anchoveta que no sólo fluctúan en las abundancias de escamas (que fueron vistas como densidades poblacionales) sino también presentan grandes cambios en la

distribución de sus anchos (que fueron utilizados como una aproximación de la estructura de longitudes y edades). También se encontró que las tasas de depositación de escamas de la anchoveta fueron significativamente más altas que las de la sardina (en una proporción de 2:1). Para ambas especies, no se encontraron diferencias significativas en las tasas de depositación de escamas para las cuatro losas en análisis. La consistencia en esta abundancia de escamas recobradas, indica la existencia de una homogeneidad espacial en los sedimentos laminados de la cuenca de Santa Barbara en la escala de centímetros entre las losas del mismo núcleo.

Palabras claves : paleoecología, escamas fósiles, sedimentos laminados, series de tiempo, sardina monterrey, anchoveta norteña.

ABSTRACT of the Thesis of Hector Manuel Lozano Montes, presented as partial requirement to obtain the MASTER IN SCIENCES grade in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, México. April 1997.

USE OF FISH SCALES PRESERVED IN SANTA BARBARA BASIN, AS INDICATORS OF VARIABILITY OF SIZE AND AGE-STRUCTURE OF BOTH PACIFIC SARDINE AND NORTHERN ANCHOVY.

ABSTRACT

Using fossil fish scales of pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) and northern anchovy (*Engraulis mordax*) that were preserved in anaerobic (laminated) sediments of Santa Barbara basin, time series of scale abundance and width for a nearly 1600 year period were assembled. These series were made from 752 sardine scales and 1663 for anchovy. At the same time, two experiments were designed to correlate the fossil record. The first, an experiment to examine scale flux, was carried out in an experimental tank with an initial group of 170 sardines that were monitored for six months. With this design it was possible to obtain the relationship between the mean flux of fish scales to the abundance of sardines in an enclosed environment. It was found that scale shedding is the main source of fish scales to the bottom of the aquarium (and most probably into the sediments). The other experiment had the objective of showing the relationship between scale sizes to standard lengths and age estimations for both species. Also, the main types of fish scales and their position on the bodies of sardine and anchovy were described. It was estimated that less than 10% of the scales of both species are difficult to discern. The information of both experiments was joined and applied to fossil fish scales. The 1600 year chronology of laminated sediments shows that the temporal patterns of scale deposition rates, which were assumed to be related to poblacional abundance have had important fluctuations. In addition to these changes, there were observed important variations in the scale width distribution, that were used as an indicator of age-structure in each species. Additionally, was detected that scale deposition rates (SDR) of anchovy were higher than sardine (2:1 ratio-proportion). For each species there were no differences found in SDR between the four slabs that were analyzed; this tendency indicates that spatial homogeneity in SDR occurs within the anaerobic sediments of Santa Barbara basin at the centimeter scale in the sampled core.

Keywords : fossil fish scales, scale shedding, laminated sediments, fluctuations, fluctuations, Pacific sardine, Northern anchovy.

DEDICATORIA

Con gran admiración y profundo cariño

dedico este trabajo a las personas

más importantes en mí vida :

A mis padres, hermanos

y

A Paty

AGRADECIMIENTOS

Primeramente quiero agradecer al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada como institución que apoyo hasta su conclusión este trabajo. Así mismo, no hubiera sido posible finalizar esta investigación sin el soporte económico otorgado a mí persona por El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

Estoy particularmente agradecido con todo el personal del Laboratorio de Paleooceanografía del Instituto de Oceanografía de Scripps (UCSD) por haberme integrado en el campo de los sedimentos laminados y de los ictioarestos fósiles. Quiero dar las gracias a Andy Soutar y Amy Weiner por realizar la identificación de las escamas que sustentaron la base para este trabajo y por todos los consejos para iniciar en la identificación de las escamas fósiles. A todo el personal involucrado en la obtención, procesamiento y fechamiento de los sedimentos analizados en este trabajo, doy gracias.

De igual manera, agradezco al personal del Acuario Stephen Birch de Scripps (UCSD) y en particular al Sr. Fernando Nosratpor por haber permitido realizar los seis meses de experimentación con las sardinas contenidas en el tanque de observación de donde se obtuvieron resultados importantes para los estudios de las escamas en los sedimentos.

En especial quiero agradecer al Dr. Tim Baumgartner, Dr. Oscar Sosa, M. en C Gregory Hammann, M en C. Vicente Ferreira y M. en C. Antonio Trujillo por haber dirigido y orientado este trabajo con sus comentarios e ideas hasta su culminación.

CONTENIDO

	<u>Página</u>
I. INTRODUCCIÓN.	1
II. OBJETIVOS.	5
III. ANTECEDENTES.	7
III.1. Interpretación del registro sedimentario..	7
III.2. El registro natural de peces pelágicos. Cuenca de Santa Barbara.	10
III.3. Formación de los sedimentos laminados.	10
III.4. El registro de las escamas fósiles y su relación a la biomasa de las poblaciones.	12
III.5. Cambios en las poblaciones actuales.	14
III.6. Flujos de desprendimiento de escamas en condiciones de cautiverio.	15
IV. MATERIALES Y MÉTODOS.	17
IV.1. Descripción e identificación de los tipos de escamas de la sardina monterrey (<i>Sardinops sagax caeruleus</i>) y anchoveta norteña (<i>Engraulis mordax</i>).	17
IV.2. Determinación de la relación entre los tamaños de escamas con las longitudes y edades.	22
IV.2.1. Obtención de la muestra.	22
IV.2.2. Extracción y colecta de escamas.	23
IV.2.3. Medición de escamas.	24
IV.2.4. Estimación de las edades.	24
IV.2.5. Análisis de datos.	25
IV.3. Determinación de las tasas de desprendimiento de escamas de sardina y su relación con abundancia en condiciones de cautiverio.	26
IV.3.1. El experimento: recolección de escamas.	26
IV.3.2. Clasificación y medición de las escamas depositadas.	27
IV.3.3. Análisis de datos.	28
IV.4. Registro paleosedimentario.	31
IV.4.1. Obtención de la muestra.	31
IV.4.2. Análisis de datos.	32
IV.4.2.1. Reconstrucción de las longitudes y edades promedio.	34
V. RESULTADOS.	37
V.1. Descripción y determinación de las proporciones de los distintos tipos de escamas presentes en la sardina monterrey y anchoveta norteña.	37

CONTENIDO (continuación)

	<u>Página</u>
V.2. Relaciones entre longitudes, tamaños de escamas y las edades.	41
V.2.1. Estimación de las longitudes estándares a partir de los anchos de escamas típicas (ET).	41
V.2.2. Estimación de la edad (años) a partir del ancho de escamas de ET.	46
V.3. Determinación de las tasas de desprendimiento de escamas de la sardina y su relación con abundancia en condiciones de cautiverio.	48
V.3.1. Tipos de escamas que se desprenden preferentemente.	48
V.3.2. Cuantificación de las tasas de desprendimiento de escamas típicas.	49
V.3.3. Análisis de la variaciones en los anchos de escamas.	58
V.3.4. Estimación de las longitudes estándares y grupos de edad.	63
V.4. Registro sedimentario.	65
V.4.1. Variación temporal en las abundancias de escamas de sardina y anchoveta durante 1540 años de depositación.	65
V.4.2. Análisis de la variación entre y dentro de las losas del muestreo sedimentario.	68
V.4.3. Variación temporal en los anchos de escamas de sardina y anchoveta en 1540 años de depositación.	72
V.4.4. Reconstrucción de la variación temporal en la estructura de las poblaciones de sardina monterrey y anchoveta norteña.	77
VI. DISCUSIÓN.	94
VI.1. Flujo de pérdida de escamas en condiciones de cautiverio.	94
VI.2. Variabilidad en los flujos de escamas en condiciones de cautiverio.	96
VI.3. Interpretación de los anchos de escamas provenientes de sardinas en cautiverio.	98
VI.4. Registro sedimentario.	100
VII. CONCLUSIONES.	109
LITERATURA CITADA.	113
ANEXO	119-122

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
1	Localización geográfica de Cuenca de Santa Barbara, California. El círculo negro representa el sitio de toma de sedimento por el nucleador Kasten designado 9110-1301.	11
2	Representación fotografica de las escamas típicas de la sardina pilchard <i>Sardinops ocellata</i> y anchoveta sudafricana <i>Engraulis capensis</i> (superior izquierda y derecha, respectivamente y escamas no características (inferior izquierda y derecha para sardina y derecha para anchoveta). Tomado de Shackleton (1986).	20
3	Representación fotográfica de los principales tipos de escamas de sardina monterrey <i>Sardinops sagax caeruleus</i> . (A) Escama- T (B) escama-C (C) Escamas-S	38
4	Representación fotográfica de los principales tipos de escamas de la anchoveta norteña <i>Engraulis mordax</i> .	39
5	Representación esquemática de la morfología y sitios de inserción de las cinco principales variedades de escamas presentes en la sardina monterrey <i>Sardinops sagax caeruleus</i> . La nomenclatura utilizada hace referencia a la propuesta por Shackleton (1986) para la sardina pilchard (<i>Sardinops ocellata</i>).	40
6	Esquema que indica la posición de inserción de las seis principales variedades de escamas que tiene la anchoveta norteña (<i>Engraulis mordax</i>). La nomenclatura de las escamas es la establecida por Shackleton (1986) para la anchoveta sudafricana (<i>Engraulis capensis</i>).	42
7	Relación lineal entre longitud estándar y el ancho promedio de las escamas típicas (ET) de 100 sardinas monterrey analizadas.	45
8	Relación lineal entre la longitud estándar y el ancho promedio de escamas típicas registrada para 50 anchovetas norteñas.	45
9	Relación exponencial entre el ancho promedio de escama típica (ET) y la edad estimada por lectura de otolitos (años) para 100 sardinas monterrey capturadas.	47
10	Relación exponencial que describe la relación entre la edad estimada y el ancho promedio de las escamas típicas (ET) de 50 anchovetas norteñas.	47

LISTA DE FIGURAS (continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
11	Representación esquemática de los porcentajes de aparición de los tres principales tipos de escamas desprendidos por las sardinas durante seis meses de monitoreo del acuario. Los porcentajes presentados están basados sobre un total de 16, 8616 escamas recobradas.	50
12	Series de tiempo semanales (12 noviembre al 10 de mayo de 1993) de los tres principales tipos de escamas desprendidos por la sardina monterrey en condiciones de cautiverio. Se presentan los valores de pérdida de escama por número de sardinas en el tanque al momento de la colecta. La parte superior (A) hace referencia a las escamas típicas (ET), en (B) se presenta a las escamas S (ES) y en (C) se hace para la variedad de escamas-C (EC). Las siglas f.d. denotan la falta de datos.	51
13	Serie de tiempo (12 noviembre-10 mayo de 1993) del número de escamas tipo-T (ET) depositadas en seis meses de experimentación y de las abundancias de sardinas dentro del tanque de observación. Las siglas f.d. hacen referencia a las semanas en las que no se realizó colecta (20-04 febrero y 23-31 abril).	53
14	Serie de tiempo del número de escamas recobradas durante 24 semanas, así como el total de sardinas muertas por muestreo. Las siglas f.d. hacen referencia a una falta de datos.	53
15	Variación temporal de las tasas de depositación semanal (escamas-T/pez/día) de escamas T (ET) para los 24 muestreos realizados en el tanque del acuario (círculos en blanco). La serie en línea fina y cuadrados representa los valores del flujo compensado por efectos estimados de la mortalidad.	55
16	Variación semanal del 12-18 noviembre al 1-10 mayo de 1993 de la depositación de escamas desprendidas por un grupo de sardinas monterrey bajo condiciones de cautiverio. En el eje vertical se presentan las abundancias de las escamas recobradas (n).	59 - 60
17	Variación temporal del ancho promedio de escamas-T (ET) en las 24 semanas de muestreo (círculo blanco). Las líneas verticales significan la desviación estándar del valor medio. Las siglas f.d. significan falta de datos.	61

LISTA DE FIGURAS (continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
18	Variación temporal del sesgo (círculo blanco) y kurtosis (cuadro sombreado) de los 14,425 anchos de escamas-T (ET) medidos durante las 24 semanas de experimentación en el tanque del acuario. Las líneas punteadas representan las semanas en que no se realizó colecta de datos (semanas 12 y 23).	61
19	(A) Distribución de frecuencias de los 14,425 anchos de escamas-T (ET) registrados en los seis meses de colecta. (B) Reconstrucción de las longitudes corporales a partir de las escamas recobradas. (C) Estimación de las edades (años) del grupo de sardinas mantenidas en experimentación. Las flechas de las figuras A y B hacen referencia a los grupos modales determinados visualmente. Las estimaciones de las longitudes y grupos de edad fueron basadas en los modelos previamente determinados (ecuaciones 1 y 5).	64
20	Variaciones cronoestratigráficas de las abundancias de escamas fósiles de la sardina monterrey para las losas 1,3,4, y 6. En la parte inferior se muestra el total de escamas recobrado del núcleo 1301 tipo kasten. La serie de tiempo estimada de esta cronología es de aproximadamente 1540 años. La varva 1 corresponde a la mayor antigüedad y la 308 a la más reciente	66
21	Variación cronoestratigráfica de las abundancias de escamas fósiles de la anchoveta norteña para las losas 1,3,4 y 6. en la parte inferior se muestra el total de escamas recobradas por el nucleador. La serie de tiempo estimada de esta cronología es de aproximadamente 1540 años. El grupo de varva 1 corresponde al de mayor antigüedad y el 308 es el más reciente.	67
22	Variación cronoestratigráfica en los anchos de escamas de la sardina monterrey (rombo negro) para las losas 1,3,4 y 6. La desviación estándar del ancho medio está representada por la longitud de las líneas verticales. En la parte inferior se muestra el promedio del ancho por grupo de varva de las cuatro losas del núcleo 1301	73

LISTA DE FIGURAS (continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
23	Variación cronoestratigráfica en los anchos promedios de las escamas de anchoveta norteña (rombo negro) para las losas 1,3,4 y 6. Las líneas verticales representan la desviación estándar del ancho promedio. En la parte inferior se muestra el promedio del ancho de las cuatro losas del núcleo 1301.	75
24	Variación temporal de los anchos promedio de las escamas de sardina (A) y anchoveta (B) por cada cinco años de muestreo. La simbología que se presenta en la leyenda hace referencia a la abundancia de escamas recobradas en el intervalo de muestreo. La línea continua de ambos gráficos representa el promedio de los anchos.	76
25	Variaciones en longitudes y edades poblacionales promedio de la sardina monterrey para la serie de tiempo del año 360 al 1900 dC que fue construida con los sedimentos laminados recobrados por el núcleo 1301. La serie fue sometida a un suavizado con promedios móviles (período = 3). En el gráfico inferior se presenta las abundancias de escamas en valores de logaritmos naturales bajo un suavizado con promedios móviles (s = 3) para una mejor visión de las tendencias en la depositación.	78
26	Variaciones en longitudes y edades poblacionales promedio de la anchoveta norteña para la serie de tiempo del año 360 al 1900 dC que fue reconstruida con los sedimentos laminados recobrados por el núcleo 1301. En el gráfico inferior se presenta la abundancia de escamas en valores de logaritmos naturales para una mejor visión de las tendencias de depositación. Ambas series fueron sometidas a un suavizado con promedios móviles (período = 3).	79
27	Distribución de frecuencias de los 752 anchos registrados de las escamas de sardina monterrey que se depositaron del año 360 al 1900 dC.	81
28	Polígono de frecuencia de los anchos registrados provenientes de las 1663 escamas de anchoveta norteña depositadas del año 360 al 1900 dC.	81
29	Distribución de frecuencias de las edades estimadas de cada una de las 752 escamas de sardina monterrey depositadas durante 1540 años.	82

LISTA DE FIGURAS (continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
30	Distribución de frecuencias de las edades estimadas de cada una de las edades de las 1663 escamas de anchoveta depositadas del año 360 al 1900 dC.	82
31	Representación gráfica de la dispersión de los anchos promedio de la sardina (A) y anchoveta (B) en relación a la abundancia recobrada por cada cinco años.	84
32	Representación gráfica de las variaciones de largo plazo mayores a 125 años de las edades de la sardina (a) y anchoveta (b) como se indica con la línea gruesa. Así mismo, se presentan las variaciones de alta frecuencia menores a 100 años (línea fina) en ambas especies.	85
33	Distribución de frecuencias de los anchos de escamas por cada 100 años de muestreo. Sobre el eje Y se presentan las abundancias de escamas por intervalo de ancho (0.25 mm). Se presenta la serie con un retraso de 50 los para observar el espectro de variación de los anchos de escamas de sardina. La serie de tiempo comprende del año 360 al 1900 dC.	87 - 88
34	Representación grafica de las variaciones en las distribuciones de los anchos de escamas de sardina por intervalo de 100 años de depositación.	89
35	Distribución de frecuencias de los anchos de escamas por cada 100 años de muestreo. Sobre el eje Y se presentan las abundancias de escamas por intervalo de ancho (0.25 mm). Se presenta la serie con un retraso de 50 años para observar el espectro de variación de los anchos de escamas de anchoveta. La serie de tiempo comprende del año 360 al 1900 dC.	91 - 92
36	Representación gráfica de las variaciones en las distribuciones de los anchos de escamas de anchoveta por cada 100 años de depositación.	93

LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
I	Descripción y nomenclatura de las escamas presentes en la sardina pilchard (A) y anchoveta del Atlántico sur (B) según el sistema de clasificación propuesto por Shackleton (1986).	20
II	Proporciones (%) y abundancias (N) de los distintos tipos de escamas encontrados sobre la sardina monterrey, <i>Sardinops sagax caeruleus</i> y la anchoveta norteña, <i>Engraulis mordax</i> . En la columna de la derecha se presentan las proporciones de los mismos tipos de escamas encontradas por Shackleton (1986) para las especies sudafricanas.	43
III	Determinación de los flujos de escamas totales y del tipo T desprendidas por un grupo de sardina monterrey durante seis meses de registro. Los flujos de pérdida de escama fueron expresados en escamas-T/pez/día. La notación ET se refiere a escamas típicas. Las siglas AVG y Sd hacen referencia al promedio del ancho semanal y a su desviación estándar.	52
IV	Comparación de las tasas de depositación de las escamas típicas en condiciones de cautiverio según el experimento de Shackleton (1986) para la sardina pilchard y sardina monterrey por este trabajo. Así mismo, se presenta un resumen de los parámetros que sustentaron a cada experimento.	57
V	Presentación de los valores del flujo promedio encontrados durante 24 semanas de muestreo para cada grupo de sardina monterrey mantenido en cautiverio. En la segunda columna se presentan las unidades del flujo determinado en números de escamas típicas (ET) por año por 1000 cm ² y se comparan con tasas de depositación promedio (escamas/año/1000 cm ²) de la cuenca de Santa Barbara, Ca. (E.U.A.) del año 1820 al 1920, según lo reportado por Baumgartner <i>et al.</i> (1992).	57
VI	Matriz de correlación entre las abundancias de escamas fósiles de la sardina monterrey (A) y anchoveta norteña (B) en las cuatro losas analizadas del núcleo 1301. Se relacionaron 308 casos que representan aproximadamente 1540 años de depositación. todas las correlaciones son significativas a un 95% para ambas especies (r crítica = 0.104 a una N = 300).	69

LISTA DE TABLAS (continuación).

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
VII	Matriz de correlación entre los anchos de escamas fósiles de la sardina monterrey (A) y la anchoveta norteña (B) en las cuatro losas analizadas del núcleo 1301. Se relacionaron 308 casos que representan aproximadamente 1540 años de depositación. Los valores con asterisco (*) indican una significancia a un 95% (r crítica = 104 a una $N = 300$).	69
VIII	Resultados del análisis de varianza de las abundancias de escamas fósiles de la sardina monterrey para las cuatro losas examinadas del núcleo 1301. Se analizaron 308 casos que representan 1540 años de sedimentación.	71
IX	Resultados del análisis de varianza de las abundancias de escamas fósiles de la sardina monterrey para las cuatro losas examinadas del núcleo 1301. Se analizaron 308 casos que representan 1540 años de sedimentación.	71

ANÁLISIS DEL USO DE LAS ESCAMAS FÓSILES DE LA CUENCA DE SANTA BARBARA, CALIFORNIA, PARA RECONSTRUIR VARIACIONES EN ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES DE SARDINA Y ANCHOVETA.

I. INTRODUCCIÓN.

Las capturas de sardinas y anchovetas constituyen dos de las pesquerías más importantes a nivel internacional, en cuanto a su volumen de captura se refiere (Gallardo-Cabello, 1989). En México, las capturas de estas especies representan aproximadamente entre el 40 y 60% del volumen total anual (Gallardo-Cabello, 1989). Algunas poblaciones de estos pelágicos menores han mostrado grandes cambios en sus abundancias y capturas durante el presente siglo, lo que ha propiciado y mantenido un continuo estudio científico de estos comportamientos por más de 60 años. Durante estas seis décadas de investigación con los métodos tradicionales de estimaciones de biomاسas y con los análisis provenientes de las capturas, sólo ha sido posible documentar, en el caso de la sardina monterrey (*Sardinops sagax caeruleus*), una oscilación principal de sus biomاسas (Baumgartner *et al.*, 1992).

Algunas poblaciones de estos clupeidos, no sólo han fluctuado en sus biomاسas, sino también en la estabilidad de sus estructuras de edades. Como fue el caso de la población central de anchoveta norteña, *Engraulis mordax* en las costas de California durante la década de los 1970's, donde el California Department of Fish and Game ha

realizado una serie de muestreos de los desembarques de la pesquería comercial desde 1965 con la finalidad de determinar posibles cambios en la composición de edades de esta especie. Durante las 11 primeras temporadas se encontró un dominio de las edades de dos y tres años y con un menor porcentaje la edad de cuatro años; a partir de 1977 y hasta 1980 se notó un dramático cambio en la composición de edades con una clara tendencia hacia una reducción en los grupos de edad, lo que propició la formación de una población más joven de anchovetas (Mais, 1981). Simultáneamente a esta reducción de edades, se detectó una disminución en el tamaño de la población (según las estimaciones realizadas con los métodos acústicos y de producción y sobrevivencia de huevos y larvas), así como un aumento del principal depredador de la anchoveta, la macarela del Pacífico (*Scomber japonicus*), todo esto en adición a las altas capturas de anchovetas registradas en México y California (Mais, 1981). Reportes científicos han demostrado las claras tendencias de esta población hacia una reducción tanto en sus grupos de edad como de las tallas promedio desde finales del 1970's (Escudero, 1984; Vidal, 1985 y Pedrín-Osuna *et al.*, 1993).

Las investigaciones pesqueras que se han enfocado a determinar las fuentes de variación de los tamaños poblacionales de peces como la sardina y anchoveta, han encontrado una fuerte problemática por la escala de tiempo (interanual o decadal) en que se presentan las expansiones y contracciones de estos stocks. En 1967 se reportó (Soutar, 1967) la existencia muy particular de unos sedimentos marinos en el fondo de la cuenca de Santa Barbara, Ca (EUA). Este ambiente caracterizado por un bajo o nulo contenido de oxígeno disuelto permite una preservación generalmente excelente de

ictioarestos (en los que se incluyen a las escamas), formando un registro natural y cronológico de la historia de poblaciones de algunos peces pelágicos. Este tipo de sedimentación ha permitido reconstruir por primera vez, cambios en las poblaciones de estos clupeidos en los períodos previos al registro de las pesquerías, en la escala de décadas a cientos de años (Soutar, 1969; Soutar e Isaacs, 1974 y Baumgartner *et al.*, 1992).

En los estudios paleoecológicos que han utilizado la abundancia de escamas fósiles como una herramienta para estudiar la historia de las poblaciones pesqueras, han quedado importantes supuestos sin explorar. Como son, los mecanismos de transferencia de escamas a los sedimentos, las velocidades con la que los peces desprenden escamas, que variedades de escamas son las más susceptibles a liberarse y que error existe en la identificación de las especies a partir de estos ictioarestos. Adicionalmente, no ha sido empleado el uso de los tamaños de escamas fósiles como posibles indicadores de cambios en la estructura de tallas y edades. En esta línea de trabajo, no se ha documentado una constante de proporcionalidad entre los tamaños de escamas con las longitudes y edades de los peces donantes de escamas.

Este trabajo presenta series de tiempo de los números y anchos de escamas de sardina monterrey y anchoveta norteña que se preservaron en un período aproximado de 1540 años de sedimentación de la cuenca de Santa Barbara. Simultáneamente al estudio sedimentario, se realizaron dos experimentos para responder los supuestos anteriormente planteados. El primero fue diseñado bajo condiciones de cautiverio, con lo que se examinó a detalle los mecanismos de pérdida de escamas y su relación con

abundancia de sardinas a través de una observación directa. Adicionalmente, se estableció la variedad de escama que se pierde con mayor facilidad, lo que permite una correcta identificación de las escamas encontradas en los sedimentos. El segundo experimento documentó la relación entre ancho de escamas típicas con las longitudes y edades (estimadas por lecturas de anillos anuales en otolitos) para la sardina y anchoveta que fueron capturadas en aguas adyacentes a la Bahía de Ensenada. También se realizó una descripción detallada de la morfología y sitios de inserción de las escamas en estas especies, con lo que se pudo estimar que aproximadamente un 10% de las escamas son de difícil diferenciación entre la sardina y anchoveta. La información obtenida de estos experimentos sustentó la base para realizar por primera vez, una estimación de las longitudes y edades de los peces donantes de las escamas que se depositaron durante los 1540 años de sedimentación analizados.

II OBJETIVOS.

El presente estudio plantea como objetivo principal el desarrollo de las evidencias y argumentos necesarios para utilizar la información de los anchos de escamas de peces preservadas en los sedimentos como estimadores de sus tallas y edades. Para lograr este objetivo general, se plantean los siguientes objetivos específicos:

- 1.- Con la información proveniente de los muestreos de sardina monterrey capturada en aguas adyacentes al Puerto de Ensenada, se pretende cuantificar las relaciones existentes entre los anchos de escamas típicas con las longitudes y edades de los peces.
- 2.- Documentar la relación existente entre la tasa de desprendimiento de escamas con la abundancia de un grupo de sardinas mantenidas en condiciones de cautiverio. Bajo estas condiciones, se pretende cuantificar los tipos y proporciones de escamas que se desprenden preferentemente.
- 3.- Inferir cambios en la estructura de edad del stock de sardina contenidas en el tanque de experimentación para generar una base que sirva de ayuda en la interpretación de la información del registro paleosedimentario.
- 4.- La modelación de la relación entre el ancho promedio de escama y longitud estándar obtenida de los muestreos de sardinas en asociación con las interpretaciones de las observaciones del acuario, serán aplicadas para tratar de reconstruir las longitudes

promedios de la serie de 1540 años de los anchos de escamas. Con la integración de esta información, se desea realizar una estimación de las composiciones de tallas promedios de las poblaciones de sardina y anchoveta que habitaron en la Cuenca de Santa Barbara.

III. ANTECEDENTES.

III.1. Interpretación del registro sedimentario.

En 1964 John Isaacs propuso junto con Andy Soutar que el programa CalCOFI (California cooperative fisheries Investigations) podría obtener una nueva perspectiva de la pesquerías y variaciones en las poblaciones asociadas con las condiciones ambientales de la corriente de California (Soutar, 1967) examinando los depósitos de sedimentos laminados. El primer reporte científico que aplicó esta idea fue el de Andrew Soutar (Soutar, 1967), en el que se resaltó la existencia de restos de animales dentro de ciertos sedimentos particulares en el piso oceánico y que podrían llegar a ser utilizados para analizar con una mayor perspectiva en tiempo algunas características biológicas y oceanográficas de la corriente de California en el pasado, en una escala de tiempo de decenas a cientos de años. Dos años después, esta idea continuó su desarrollo, como lo indicó el trabajo publicado en 1969 (Soutar e Isaacs, 1969) en el que se describieron las condiciones químico-biológicas de los sedimentos anóxicos del piso de la cuenca de Santa Barbara. Estos científicos encontraron lo que parecería ser una serie de ciclos de los números de escamas de sardina y anchoveta que se preservaron dentro de los sedimentos laminados. La metodología utilizada en este trabajo, tenía asociada una imprecisión, ya que el sedimento recuperado era cortado en intervalos de cinco centímetros, los cuales podrían corresponder a distintas cantidades de tiempo. Sin embargo, sus resultados mostraron que los patrones de variación de las

abundancias de escamas fósiles de ambas especies fueron similares a los observados dos años antes en un punto de muestreo localizado a tres millas al este (Soutar, 1967). Estos resultados paralelos sugirieron que la información proveniente de los nucleadores representó la sedimentación y preservación de toda la cuenca de Santa Barbara.

El problema de inconsistencia entre las tasas de depositación fue resuelto por estos dos autores en 1974 (Soutar e Isaacs, 1974) con la utilización de un nuevo nucleador con mayor base de penetración y la determinación de la cronología con ^{210}Pb y $^{228}\text{Th}/^{232}\text{Th}$, así como de un cuidadoso seccionado en intervalos de cinco varvas, independientemente de su ancho, lo que permitió un mejor análisis cuantitativo de las tasas de depositación de las escamas fósiles, tanto en la cuenca de Santa Barbara como en la de Soledad, Baja California. Mediante este estudio de depositación de escamas, se pudo establecer que la alta productividad de peces pelágicos de 1925 a 1940 (en el caso de la sardina) ha sido inferior a niveles previos de principios de siglo y se pudo concretar la utilización de los sedimentos laminados como una herramienta ecológica para estudiar cambios y productividades de largo plazo.

La idea original de 1964 continuó su desarrollo como lo indicó el trabajo publicado por Baumgartner *et al.* (1992) en el que se analizaron los característicos colapsos y recuperaciones de la sardina a través de una homologación con aumentos y disminuciones de las tasas de depositación de escamas. Este análisis pudo crear una visión más concreta de la historia de estas dinámicas poblacionales tan particulares.

En 1993 (Holmgren-Urba y Baumgartner, 1993) se publicó el primer documento sobre el uso de las escamas fósiles como indicadores de las abundancias poblacionales en el pasado en la región del Golfo de California. El análisis de la depositación de escamas en esta región mostró períodos de alternancia entre los máximos de abundancia de sardina con los de anchoveta. Por ejemplo, se encontró que la anchoveta dominó durante el siglo diecinueve y que la sardina lo hizo durante finales del dieciocho y principios del siglo veinte. Los máximos de las tasas de depositación de escamas de anchoveta encontrados por estos autores, permitieron cuantificar una rápida expansión seguida por un igualmente repentino colapso de la biomasa de esta especie alrededor de los 1870's. Para una mayor visión en el análisis espacial, este trabajo comparó la depositación de escamas del Golfo de California con la información proveniente de las cuencas de Santa Barbara, Ca. y Soledad, B.C., así como la temperatura atmosférica del Hemisferio Norte desde el año 1850. Este análisis global mostró que los máximos de anchoveta coincidieron con los períodos fríos prevalecientes en el siglo diecinueve y que sus mínimas abundancias se asociaron con los períodos de calentamiento global de principios del siglo veinte. Este documento mostró que las poblaciones de sardina y anchoveta no varían independientemente en el tiempo y espacio. Las relaciones de estas dinámicas no están del todo comprendidas, ya que aún existen interacciones biológicas entre estas especies (o dentro de cada especie) que necesitan ser separadas para un mejor entendimiento de estos procesos.

III.2 El registro natural de peces pelágicos menores.

Cuenca de Santa Barbara.

Los sedimentos laminados analizados en el presente estudio, provienen del piso oceánico de la Cuenca de Santa Barbara, que se localiza en la costa de Santa Barbara, California (EUA). Esta cuenca presenta una configuración de tipo oval con un eje longitudinal que corre paralelo a la línea de costa (Fig. 1). Esta zona presenta una profundidad promedio de 475 m con un máximo de 585 m en su zona central; el área de la cuenca abarca una superficie aproximada de 600 Km². La concentración de oxígeno en su capa profunda es cercana a los 0.4 ml/L y en el centro de la cuenca, cerca del fondo es 0.0 ml/L (Emery, 1960). Estas condiciones anóxicas del piso de la cuenca evitan la mezcla y destrucción del registro de depositación por actividad de organismos intersticiales o escavadores.

III.3. Formación de los sedimentos laminados.

La mayoría de los procesos de sedimentación marina ocurren bajo altas concentraciones de oxígeno que generalmente se encuentran en asociación con organismos intersticiales y escavadores que destruyen los registros de depositación. Un contraste con estas condiciones, lo representan los ambientes de depositación anaeróbica, donde la falta de oxígeno evita la bioperturbación y permite una

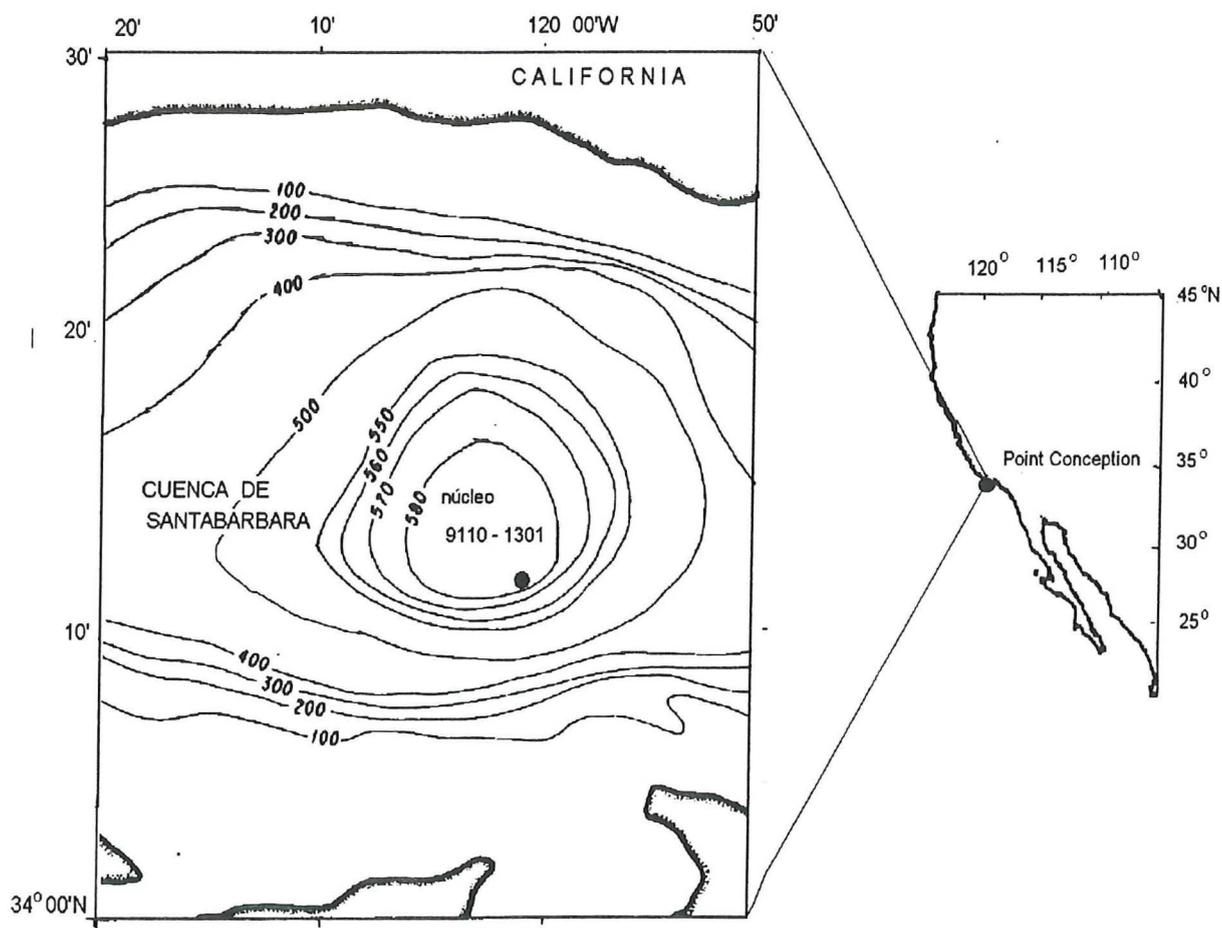


Figura 1. Localización geográfica de la Cuenca de Santa Barbara, California. El círculo negro representa el sitio de toma de sedimento por el núcleador tipo Kasten designado 9110-1301.

acumulación sin disturbio alguno. Es por esto que los sedimentos anaerobios se consideran como ambientes de sedimentación de alta resolución. Las bajas concentraciones de oxígeno disuelto necesarias para la formación de estos sedimentos, son el resultado de una interacción entre factores físicos y químicos. En general, los ambientes anóxicos ocurren bajo condiciones de una alta productividad orgánica en superficie, lo que produce un alto consumo de oxígeno como resultado de la descomposición de la materia orgánica detrital y que en adición a una falta de circulación cerca del fondo, se forman aguas anóxicas que al intersectarse con el piso marino, forma a los característicos sedimentos anaerobios (MacCall, 1979). Un caso especial de los sedimentos anaerobios es la formación de los sedimentos laminados, que se caracterizan por la presencia de dos láminas contrastantes que son depositadas durante un ciclo anual. Cada par de láminas son denominadas como “varvas” por analogía a una formación similar con los lagos glaciares. En la cuenca de Santa Barbara la existencia de este par de capas anuales en conjunto con la adición de las escamas fósiles han provisto una memoria secuencial de la historia de poblaciones de peces pelágicos (Baumgartner *et al.*, 1992).

III.4. El registro de las escamas fósiles y su relación a la biomasa de las poblaciones.

Soutar e Isaacs (1974) utilizaron la acumulación de escamas para realizar por vez primera las estimaciones de las biomasa poblacionales de sardina, anchoveta y merluza en la Cuenca de Santa Barbara, CA. y Cuenca Soledad, B.Ca. en los últimos 200 años

de depositación. En las estimaciones de abundancia con este método indirecto, se encontró una fuerte declinación en la abundancia de escamas para los años posteriores al 1925; hecho que coincidió con los colapsos en las capturas de estos clupeidos, como fue el caso de la sardina monterrey durante la década de los 1930 a los 1940 en el Pacífico norte. La comparación entre los promedios de cinco años de estimaciones de biomasa provenientes de las capturas de sardina con las tasas de depositación, indicaron un patrón de cambio paralelo. En 1992 se publicó (Baumgartner *et al.*, 1992) un documento que nuevamente hizo uso de las escamas fósiles acumuladas en la cuenca de Santa Barbara para reconstruir las historias poblacionales de la sardina del Pacífico y anchoveta norteña en los últimos 1700 años. Baumgartner *et al.* (1992) encontraron que los stocks de sardina tienden a variar en un periodo aproximado de 60 años y que en los últimos 1700 años han tenido nueve recuperaciones principales, seguidas de nueve colapsos en las poblaciones de sardina. Este grupo de trabajo a través de recalibraciones entre las tasas de depositación de escamas con el total de biomasa de las subpoblaciones del norte y del sur durante los 1930's pudo realizar estimaciones de biomasa en el pasado y así pudieron definir que una recuperación poblacional se iniciaba cuando una población menor o igual a un millón de toneladas métricas (TM) ascendía a un nivel mayor de 4 millones de TM y que el colapso ocurre cuando la población iniciaba en 4 TM y descendía a biomasa menores de un millón de TM. Este trabajo también encontró que el tiempo promedio de recuperación de las poblaciones de sardina monterrey es de aproximadamente 30 años y que los procesos de recuperación actual de

las subpoblaciones de sardinas en ambas Californias son similares a los ocurridos en el pasado, tanto en su velocidad como en su magnitud.

III. 5. Cambios en las poblaciones actuales.

MacCall y Prager (1988) reportaron series de tiempo de las fluctuaciones que han tenido los índices de abundancia de seis especies de peces (en los que se incluyen a la sardina monterrey y anchoveta norteña) durante un período de 35 años. Basados sobre los muestreos de huevos y larvas del programa CalCOFI (con inicio en 1951) ellos modelaron las tendencias en los cambios en los índices de larvas de estas especies. Encontraron que la abundancia de larvas de la anchoveta norteña aumentó 50 veces entre 1951 y mediados de la década de los 1960. En el caso de la sardina monterrey y macarela del Pacífico se encontró que han disminuido desde 1951 hasta mediados de los 1970, para después aumentar rápidamente al inicio de 1980. Estos patrones de variación son paralelos a los cambios registrados en las capturas de estos pelágicos, como ha sido el caso de la anchoveta norteña, que ha sido objeto de pesca en la costa occidental de Norteamérica desde principios de siglo (Pedrín-Osuna *et al.*, 1993). Igualmente, se tienen bien documentados los cambios catastróficos que han mostrado las capturas de sardina en los principales sistemas productivos del mundo (LLuch-Belda *et al.*, 1992). En nuestro país, este recurso alcanzó su máximo en producción durante la temporada de 1936-1937 con 790,000 TM hasta caer a menos de 100 TM en los años setenta. Estos estudios han

señalado como las poblaciones de estos clupeidos han experimentado incrementos considerables en sus abundancias, seguidas generalmente por declinaciones abruptas y a menudo catastróficas durante el presente siglo (Shackleton, 1988).

III.6. Flujos de desprendimiento de escamas en condiciones de cautiverio.

En los primeros estudios del uso de escamas fósiles en los sedimentos laminados no fueron considerados los procesos de transferencia de escamas de los peces hacia el fondo marino. En algunas ocasiones se pensaba que las escamas acumuladas eran simplemente el resultado del sepultamiento de cadáveres de peces. En 1986 (Shackleton, 1986) se reportó la posibilidad del desprendimiento de escamas como otro proceso que contribuye con escamas al sedimento. Mediante el estudio y seguimiento de dos tanques de experimentación que contenían un total de 35 anchovetas (*Engraulis japonicus*) y 81 sardinas pilchard (*Sardinops ocellata*), se pudo cuantificar los flujos de escamas en organismos vivos. Los resultados de estos experimentos mostraron que aparentemente las sardinas pierden con mayor facilidad sus escamas en relación con las anchovetas y lo hacen en una proporción aproximada de 3:1. La aplicación de estos estudios de pérdida de escamas para comprender su preservación en los sedimentos laminados de la Bahía de Walvis, Namibia parecieron indicar que el desprendimiento de escamas es un proceso que contribuye con gran importancia a la acumulación de escamas en los sedimentos laminados de esta localidad.

En los estudios paleoecológicos que se basan en la presencia de escamas fósiles, es de vital importancia el poder cuantificar correctamente las escamas recobradas. Es sabido que la mayoría de los peces se encuentran cubiertos por una variedad de formas y tamaños, hecho que dificulta su identificación. En 1988 (Shackleton, 1988) fue publicada una referencia fotográfica de los distintos tipos de escamas presentes en sardina y anchoveta de Sudáfrica. En base a los sitios de inserción y principales características morfométricas (tamaño, forma, unión del ala, contorno de la escama, posición y apariencia de las fisuras) se propuso un criterio con el que se pudieron identificar seis tipos distintos de escamas en las sardinas pilchard y siete para la anchoveta (Shackleton, 1986). Este mismo criterio de clasificación fue utilizado durante el presente trabajo para identificar y clasificar las escamas presentes en la sardina monterrey (*Sardinops sagax caeruleus*) y anchoveta norteña (*Engraulis mordax*). Esto es de suma importancia para determinar el error en la identificación de las escamas de estas dos especies, basado sobre los porcentajes de los tipos de escamas de fácil identificación con las de difícil a identificar, ya que entre ambos géneros existe aproximadamente un tercio de escamas de difícil diferenciación (Shackleton, 1986).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS.

IV.1. Descripción e identificación de los tipos de escamas de la sardina monterrey (*Sardinops sagax caeruleus*) y anchoveta norteña (*Engraulis mordax*).

Para este estudio, es de vital importancia el realizar la correcta identificación de las especies involucradas a partir de las escamas que han sido depositadas. DeVries (1982) escribió que “no existía problema en la identificación y diferenciación entre las escamas de sardina y anchoveta”, pero una serie de estudios más detallados sobre materiales de las costas de Namibia, se mostró que aproximadamente un 30% de la morfología de las escamas de sardinas pilchard (*Sardinops ocellata*) y anchoveta sudafricana (*Engraulis capensis*) eran fácilmente confundibles (Shackleton, 1986). Es debido a esta problemática que se consideró necesario el realizar un estudio detallado sobre la descripción y comparación de los distintos tipos de escamas que cubren los cuerpos de sardina monterrey (*S. sagax*) y anchoveta norteña (*E. mordax*). El criterio de clasificación de los tipos de escamas presentes en estas dos especies, estuvo basado sobre un exhaustivo análisis de la relación de la morfología de la escama con su posición de inserción al cuerpo. Los tipos de escamas fueron definidos con base en las siguientes características propuestas por Shackleton (1986):

a) Tamaño, b) Forma, c) Unión del ala, d) Posición de las fisuras, e) Apariencia de las fisuras, f) Número y profundidad de las fisuras y g) Margen de la escama.

Estas características morfológicas de clasificación fueron aplicadas por Shackleton (1986) para nombrar a las distintas variedades de escamas que se encuentran distribuidas en distintas áreas de los cuerpos de estos clupeidos. En el caso de la sardina pilchard, los resultados obtenidos por esta autora, permitieron reconocer y nombrar seis principales tipos de escamas en la sardina y siete para la anchoveta. Los sistemas de clasificación y nomenclatura propuestos por Shackleton en 1986, fueron utilizados en las variedades morfológicas que existen en las escamas de la sardina y anchoveta del Pacífico Norte. Es debido a esta aplicación que se presenta aquí una breve descripción de los principales tipos de escamas de sardina y anchoveta del Atlántico Sur. La nomenclatura y descripción de estos tipos de escamas encontrados en estas dos especies por Shackleton (1986) se encuentran resumidos en la Tabla I.

El estudio realizado por Shackleton (1986) mostró que en la comparación de escamas típicas entre ambas especies, las escamas T de la sardina son fácilmente distinguibles de las escamas Y de la anchoveta (Fig. 2 a,b), pero también se resaltó la existencia de variedades no características que son de difícil diferenciación (Fig. 2 c y d).

El criterio para la identificación de escamas basado en su morfología que fue propuesto por Shackleton (1986) fue utilizado en la clasificación, identificación y nomenclatura de las variedades de escamas presentes en la sardina monterrey y anchoveta norteña. Para cumplir con este objetivo, se realizó una colecta de escamas que en caso de la primera especie, se empleó un organismo de 172 mm de longitud estándar que presentó al momento de su captura una edad de tres años (lectura de

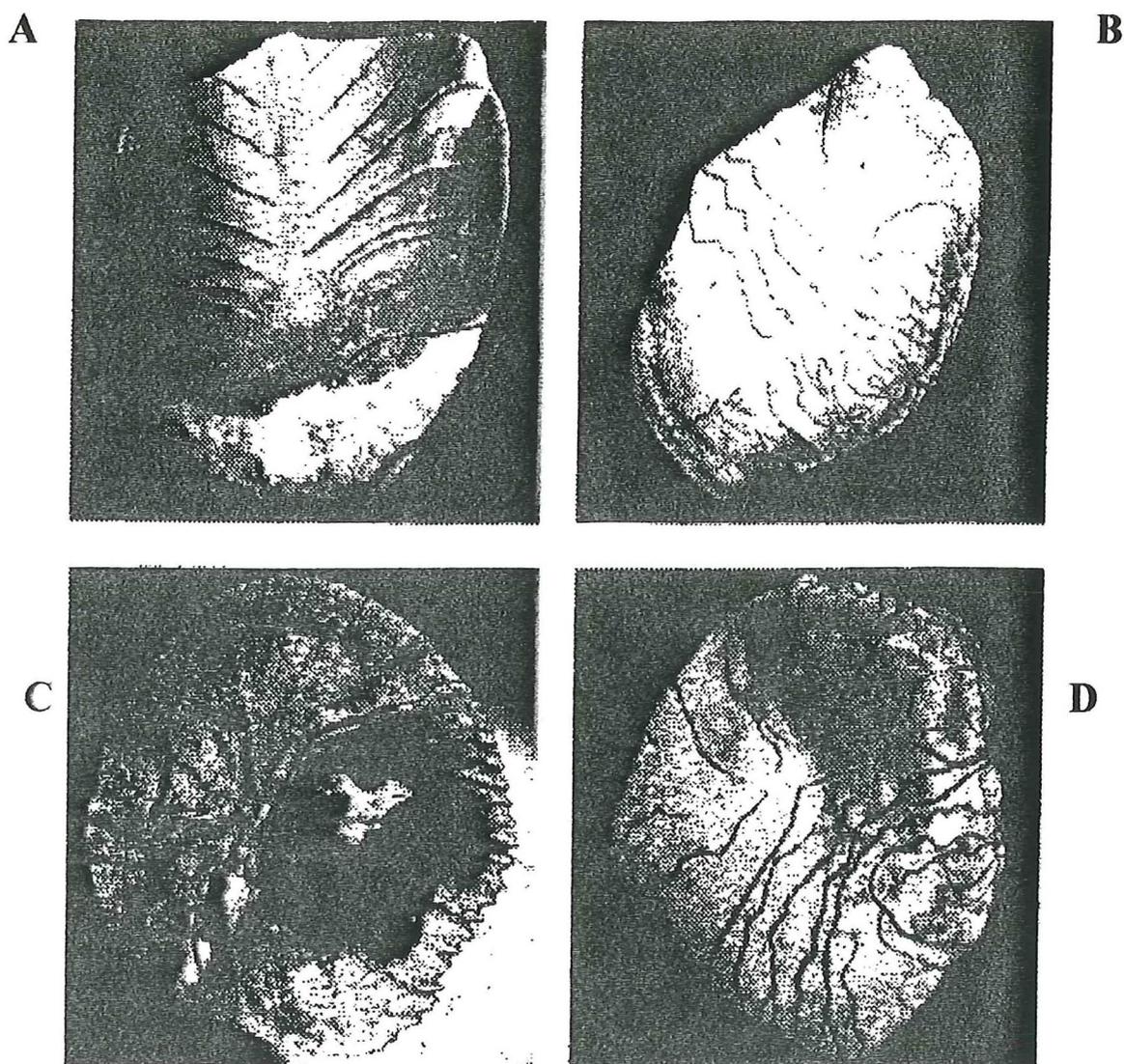


Figura 2. Representación fotográfica de las escamas típicas de la sardina pilchard *Sardinops ocellata* y anchoveta sudafricana *Engraulis capensis* (superior izquierda y derecha, respectivamente) y escamas no características (inferior izquierda para sardina y derecha para anchoveta). Tomado de Shackleton (1986).

Tabla I. Descripción y nomenclatura de las escamas presentes en la sardina pilchard (A) y anchoveta del Atlántico sur (B) según el sistema de clasificación propuesto por Shackleton (1986).

(A)

TIPO	DESCRIPCIÓN
<i>T</i>	Son las escamas típicas de esta especie. Se caracterizan por su forma rectangular con una distribución radial de las fisuras. La unión del ala es de forma radial y perpendicular al eje de la escama.
<i>C</i>	Son de apariencia similar a las tipo-T, pero son menor perfectas en la mayoría de sus características. Su forma varía de rectangular a cuadrada. Las fisuras son menos regulares y no radian claramente al eje de la escama. La unión del ala es de forma acurvada.
<i> S</i>	Escamas cuadradas o elongadas. Su característica principal son sus fisuras pseudoparalela al eje con una tendencia a radiar hacia el centro de la unión del ala.
<i>T/S</i> o <i>C/S</i>	La mitad de cada una de estas escamas presenta características de las tipo C o T y la otra parte lo hace como si fuera una escama-S.
<i>t</i>	Escamas de pequeño tamaño, con anchos menores a los tres milímetros. Sus formas y fisuras son anómalos.
<i>x</i>	Escamas anómalas que no se pueden asociar a ninguna de las anteriores categorías.

(B)

TIPO	DESCRIPCIÓN
<i>Y</i>	Escamas de forma oval a rectangular. Se caracterizan por presentar profundas fisuras; algunas de estas fisuras están presentes cerca del ala, pero son ausentes en los costados de la escama (Fig. 2b). Son consideradas como escamas típicas.
<i>X</i>	Son escamas de forma redondeada a cuadrada con profundas fisuras alrededor de la escama. También se consideran como típicas.
<i>S</i>	Son usualmente elongadas con fisuras semiparalelas al eje de la escama y que corren de extremo a extremo de la escama.
<i>L</i>	Escamas de forma variable, con apariencia reticulada debido a las intersecciones de sus fisuras. Son de pequeño tamaño.
<i>t</i>	Escamas pequeñas con formas y fisuras anómalas, son menores a los 4 mm.
<i>x</i>	Son escamas anómalas que no se asocian con ninguna de las características anteriores.

anillos anuales en par de otolitos) y en el caso de las escamas de la anchoveta norteña, se empleó un pez de 135 mm de longitud estándar que registró una edad de dos años (lectura de otolitos). Ambos organismos empleados fueron capturados en aguas adyacentes a la Bahía de Todos Santos, B.C. por la flota de carnada que desembarca en el Puerto de Ensenada. Estos organismos no fueron escogidos al azar, sino que fueron cuidadosamente seleccionados por presentar más de un 80% de cobertura corporal de escamas, hecho que es poco frecuente por la facilidad con la que estos clupeidos tienden a perder sus escamas durante las maniobras de captura y en los procesos de transportación. Las escamas fueron extraídas manualmente de las regiones de inserción propuestas por Shackleton (1986) y que se agruparon para su posterior identificación, conteo y medición. Los restos de piel, tejido y sangre adheridos a las escamas extraídas fueron removidos a través de un lavado con agua corriente y en los casos que fue necesario, se realizó un cepillado para poder observar con mayor claridad las estructuras de identificación. Las escamas fueron identificadas por una observación directa a través de un microscopio estereoscópico Wild Heeburg a una amplificación de imagen de 250 aumentos. Se trabajó con luz transmitida debido a que se resalta y facilita la observación de la mayoría de las características fundamentales en la identificación de las escamas (Shackleton, 1986). Se realizó una cuidadosa selección de las escamas-tipo de las principales variedades que se encuentran en ambas especies para ser montadas en preparaciones fijas y formar un catálogo de referencia para estas especies del Pacífico Norte. Con la identificación y conteo individual de las escamas

insertadas en los organismos seleccionados, se permitió establecer las abundancias y proporciones de cada uno de los distintos tipos de escamas presentes en la sardina monterrey y anchoveta norteña.

IV.2. Determinación de la relación entre los tamaños de escamas con las longitudes y edades.

IV.2.1. Obtención de la muestra.

La información necesaria para relacionar los tamaños de escamas con las longitudes y edades se obtuvieron a partir de los muestreos y colectas de escamas y otolitos de sardina monterrey y anchoveta norteña que fueron capturadas por la flota de carnada que opera en aguas adyacentes a la Bahía de Todos Santos y que desembarcan en el puerto de Ensenada. Se efectuaron visitas periódicas de los descargues de las capturas de estas especies para poder seleccionar aquellos organismos que contuvieran el mayor número de escamas posibles y que se encontraran en las mejores condiciones físicas. Durante tres meses de muestreos, se colectó un total de 100 sardinas monterrey y 50 anchovetas norteñas; se trató de cubrir el mayor espectro posible de longitud, logrando obtener en el caso de la sardina monterrey un intervalo de longitud estándar de 33 mm a los 258 mm y para la anchoveta norteñas, se colectaron ejemplares desde los 52 mm hasta 145 mm de longitud estándar.

IV.2.2. Extracción y colecta de escamas típicas

Para simplificar el procedimiento, se utilizaron las escamas típicas (ET) de las dos especies, las cuales se encuentran en forma general, sobre los costados del cuerpo (ver sección sobre descripciones y sitios de inserción). Se decidió sólo emplear las ET por tres razones. Primero, las ET son las que presentan los menores errores en las estimaciones de longitud estándar en la sardina monterrey a partir del radio de la escama (Philips, 1948; Ricker, 1992), la segunda fue porque esta variedad de escama es la que especies como la sardina y anchoveta pierden con mayor facilidad (Shackleton, 1986 y 1988) y por lo que son las escamas que se encuentran con mayor abundancia tanto en los sedimentos de Santa Barbara como en el fondo del tanque del experimento realizado en este trabajo (explicado más adelante). La información necesaria para la modelación entre anchos de ET con las tallas y edades se sustentó en la extracción de un total 30 ET (cuando fue posible) de los costados de cada ejemplar. Esta colecta de escamas se inició en la región anterior sobre la aleta pectoral y se finalizó en la posterior a la altura de la aleta pélvica y anal. De cada organismo capturado se registró su longitud total y longitud estándar, con ayuda de un ictiómetro con resolución de 0.05 centímetros. Así mismo, se procedió a realizar una disección de la cavidad ótica en ambas especies con la finalidad de extraer el par de otolitos sagitta para realizar posteriormente la estimación de edad en la escala de años (explicado más adelante).

IV.2.3. Medición de las escamas típicas.

Las escamas colectadas fueron identificadas con base en las características morfológicas de las escamas típicas según el criterio propuesto para cada especie por Shackleton (1986). Aquellas que no pertenecieran a esta categoría fueron excluidas de los análisis. Las escamas extraídas de cada organismo se introdujeron en agua para evitar su plegamiento por deshidratación y facilitar su manejo bajo el microscopio. Se utilizó la medición del ancho máximo de escama por ser una medida de mayor consistencia que la longitud de la escama, debido que en la parte anterior se encuentra la estructura denominada “ala de escama” que se caracteriza por su alta fragilidad y fácil desprendimiento, lo que representaría una fuente de error si se hubiera medido la longitud de las escamas. Cada escama se midió por su ancho máximo con ayuda de una reglilla milimétrica de resolución de 0.25 milímetros fijada en el campo de la placa por debajo de la muestra en un microscopio estereoscópico Wild Heerbrug.

IV.2.4. Estimaciones de las edades.

De cada sardina y anchoveta colectada, se determinó su edad a nivel anual. Esto se logró mediante la lectura de las bandas de incremento anual del par de otolitos sagitta de cada organismo, según lo propuesto Collins y Spratt (1969). Los pares de otolitos fueron extraídos de la cavidad ótica para su posterior limpieza. Cada par fue

lavado con agua, así como de un cuidadoso limpiado mecánico con un pincel fino para poder remover por completo los restos adheridos de tejido y sangre; posteriormente los otolitos se sometieron a un proceso de aclaramiento con una inmersión en cloro comercial al 10% durante de tres minutos. La determinación de la edad se realizó mediante un conteo de los incrementos anuales, que están determinados por una diferenciación en las velocidades de crecimiento del otolito y que bajo el microscopio estereoscópico se pueden identificar los llamados anillos hialinos y opácos, que en su conjunto forman en el ciclo de un año (Collins y Spratt, 1969).

IV.2.5. Análisis de datos.

La información proveniente de la medición de las aproximadamente 30 escamas por organismo capturado (100 sardina y 50 anchoveta) permitió obtener un valor promedio del ancho de escama para cada ejemplar analizado, este valor se utilizó en la modelación de las relaciones con la longitud y edad. En el primer caso, se aplicó un ajuste lineal entre el ancho promedio de ET con la longitud estándar tanto para la sardina como anchoveta. Estos modelos fueron ajustados linealmente por mínimos cuadrados con el paquete computacional Statistica 4.5. En la búsqueda de un coeficiente de proporcionalidad entre ancho promedio de ET con la edad estimada por lectura de anillos anuales de crecimiento en otolito, se encontró que el mejor ajuste en cada especie fue del tipo exponencial. Esta relación de segundo orden puede estar sugiriendo

en primer instancia que la escama mantiene su crecimiento durante toda la vida del pez, aún cuando el aumento en talla haya disminuido con la edad.

IV.3. Determinación de las tasas de desprendimiento de escamas de la sardina monterrey y su relación con abundancia en condiciones de cautiverio.

IV.3.1. El experimento: recolección de escamas.

Las escamas desprendidas de sardina monterrey que sirvieron para la cuantificación de las tasas de pérdida de escama, se obtuvieron de un grupo inicial de aproximadamente 170 individuos que eran mantenidos dentro del tanque de exhibición del acuario Stephen Birch del Instituto de Oceanografía de Scripps perteneciente a la Universidad de California en San Diego. El experimento consistió básicamente en una colecta diaria de las escamas desprendidas durante 24 semanas de muestreo. Mediante los procesos de limpieza que se realizaban en esta institución, se permitió la recuperación diaria de las escamas desprendidas por este conjunto de peces del período del 12 de noviembre de 1992 al 10 de mayo de 1993. Simultáneamente a esta colecta, se realizó por parte del personal del acuario, un registro diario de observación, en el que se incluyeron los procesos de limpieza, adiciones de medicamentos y desinfectantes, recuperaciones de cadáveres dentro y fuera del tanque y adiciones de nuevos organismos (ver anexo). La estimación inicial del número de organismos dentro del tanque de experimentación, se realizó a través del conteo visual obtenido mediante una

serie de fotografías tomadas de diferentes ángulos y en días distintos del tanque. Las escamas depositadas en el piso del tanque fueron colectadas diariamente mediante procesos de sifonéo. Con la finalidad de facilitar el manejo y análisis las muestras diarias fueron agrupadas en períodos de siete días. Estos grupos semanales fueron lavados con agua corriente y pasados por un tamiz para eliminar a los restos orgánicos de comida y excretas. posteriormente, las muestras se preservaron en etanol al 70% de concentración para su posterior identificación y medición.

IV.3.2. Clasificación y medición de las escamas depositadas.

Con el motivo de estimar las proporciones relativas de los tipos de escamas perdidas por el proceso del desprendimiento natural, se hizo una clasificación previa de las variedades de escamas presentes de la sardina. Dicha clasificación, se basó en una comparación con los sitios de inserción descritos para la sardina “pilchard” en los trabajos de Shackleton (1986 y 1988). Posteriormente, las escamas recobradas se identificaron por una comparación con una colección de referencia construida con las muestras de escamas de sardina monterrey (*S. sagax*) provenientes de la captura de la flota de carnada de las aguas adyacentes en el puerto de Ensenada. La medición de estas escamas recuperadas se basó sobre su ancho máximo con el mismo criterio y materiales empleados para la medición del ancho máximo de las escamas extraídas de los organismos muestreados de las capturas.

IV.3.3. Análisis de datos.

La información proveniente de la identificación y medición de las escamas depositadas del 12 de noviembre al 10 de mayo de 1993, permitió elaborar en primer instancia las series semanales de las abundancias y frecuencias de los tipos de escamas que se pierden principalmente en la sardina. Con esto se pudo establecer la variedad de escama que se desprende que se desprende con mayor facilidad. Adicionalmente, la comparación entre las proporciones de aparición de la escama dominante en el fondo del acuario con su proporción en el cuerpo de la sardina, sustentó la base para establecer lo que muy probablemente es el principal mecanismo de transferencia de escamas al fondo del acuario (y muy posiblemente a los sedimentos).

En la búsqueda de información aplicable al entendimiento de la relación entre el número de escamas depositadas con la abundancia de sardinas, se realizó una serie de tiempo entre estas dos variables para el período de experimentación. Debido a que no se encontró una relación clara, se construyó una serie de tiempo que involucrara la mortalidad dentro del acuario (sardinas muertas/semana). Este procedimiento indicó la fuerte influencia que tuvieron los eventos de mortalidad en los flujos semanales. Este efecto enmascarador de la mortalidad, motivó a construir una nueva serie de tiempo de los flujos de pérdida de escama (ET/pez/día) tratando de disminuir su efecto. Esto se realizó obteniendo el incremento del flujo dividido entre el número de muertos de la

semana. Sólo se utilizó la estimación del flujo de ET dentro de estos análisis por las razones anteriormente mencionadas.

El análisis de las variaciones de los anchos de escamas, se inició con la presentación gráfica de los histogramas semanales de los anchos de escamas. Esta es la forma más detallada de presentar los flujos de escamas, ya que se puede apreciar la variación en la estructura de tamaños y la variación en la abundancia de escamas. Con el propósito de encontrar información proveniente de las escamas desprendidas que pudiera ser utilizada como un indicador del aumento en longitud de las sardinas bajo estas condiciones en los seis meses de experimentación, se decidió obtener un valor de ancho promedio semanal de las escamas T para las 24 semanas de registro. Continuando con la cuantificación de posibles variaciones de los anchos de escamas durante el desarrollo de experimento, se aplicó el estadístico de sesgo como una herramienta para poder cuantificar y determinar una asimetría relativa de cada distribución semanal con respecto a una curva normal teórica, con valores cercanos a cero, indicando una simetría aproximada con una curva normal. Los valores positivos de este parámetro, indicaron una asimetría con los tamaños y edades de peces grandes que fueron más abundantes en forma relativa a la curva normal y cuando el sesgo es negativo, indica que la presencia de tamaños y edades menores, contribuyó más que lo normal. La fórmula para calcular el sesgo es:

$$\text{Sesgo} = \frac{n}{(n-1)(n-2)} \sum \left[\frac{(X_i - X)^3}{S} \right]$$

De igual forma se utilizó el estadístico de kurtosis para realizar una comparación entre las alturas de las curvas de cada una de las 24 distribuciones de los anchos semanales con respecto a la altura de una curva normal. La Kurtosis es una medida relativa de la elevación o anchura de una curva de distribución; valores de cero indican una simetría con las curvas normales, las kurtosis positivas señalan que la distribución en cuestión es menos estrecha en su base y con mayor altura que una normal. Valores negativos de este parámetro indican lo contrario. La fórmula para calcular la Kurtosis es:

$$Kurtosis = \frac{\sum [(X_i - \bar{X})/s]^4}{N-3}$$

Estos estadísticos fueron aplicados con ayuda del paquete computacional de Microsoft Excel 7.0.

Con la finalidad de poder cuantificar la relación entre las tasas de desprendimiento de escama (número de escamas/pez/día) con las abundancias de sardina, se decidió construir un modelo de regresión múltiple en el que se consideró como variable de respuesta al número de escamas desprendidas y como variables independientes, a la abundancia de sardinas (X_1), el número de muertos en la semana (X_2) y como una posible consideración del factor estresante impuesto por el cautiverio, se involucró el número acumulativo de semanas de permanencia dentro del tanque de experimentación (X_3); se estableció que al inicio del experimento existía una estancia de cinco semanas de sardina en observación.

El último análisis en esta sección consistió en agrupar los 24 conjuntos semanales de ET para construir una base de datos que permitiera elaborar el histograma de la distribución de los 14,425 anchos de ET recobrados. Este análisis permitió establecer visualmente la existencia de cinco valores modales que fueron utilizados como clases de anchos. Se aplicaron los modelos 1 y 3 a esta distribución para realizar una estimación de las tallas y edades de las sardinas que fueron donantes de las escamas durante el experimento.

IV.4. Registro Paleosedimentario.

IV.4.1. Obtención de la muestra.

La información básica de las tasas de depositación y de los anchos de las escamas fósiles de sardina y anchoveta analizadas en el presente trabajo, fue generada como parte de un proyecto de Sea Grant de California titulado : “Variación en las poblaciones de peces pelágicos en los últimos dos milenios como una respuesta al cambio global e interacciones biológicas” dirigido por los Doctores T. Baumgartner y A. Soutar.

Las reconstrucciones de las series de tiempo de las abundancias y anchos de escamas fósiles fueron ensambladas a partir del análisis cronológico de sedimentos laminados de la cuenca de Santa Barbara, California, EUA. Los sedimentos se colectaron durante octubre de 1991 en la posición de $34^{\circ} 12'.0$ N y $120^{\circ} 00'.2''$ W con ayuda del B/O HORIZON y de un nucleador tipo Kasten que muestreo sedimentos en el fondo anóxico de la cuenca a una profundidad de 588 m. El núcleo se

denominó SBKC9110-1301. La longitud estimada de la columna de sedimento en este núcleo fue de 2.58 m y alcanzó una edad máxima cercana a los 1600 años (de antigüedad). Los análisis cronoestratigráficos previos al inicio de este trabajo de investigación, indicaron que sería factible analizar las escamas depositadas y preservadas aproximadamente del año 360 al 1900 dC.

La base de datos de las abundancias y anchos de escamas de sardina y anchoveta (entre otros) que generada por el proyecto antes mencionado, permitió el inicio de este trabajo. Se contaron con las abundancias y anchos de escamas de la sardina y anchoveta (entre otros) que se depositaron en 1540 años para cada una de las cuatro losas (secciones verticales del núcleo) en que se seccionó el núcleo. La resolución del submuestreo fue de cinco años (cinco pares de varvas). El procesamiento e identificación de estas muestras se realizó en el Laboratorio de Paleoceanografía del Marine Life Research del Instituto de Oceanografía Scripps. Esta metodología puede ser revisada en Soutar e Isaacs (1974).

IV.4.2. Análisis de datos.

Con la información proveniente de la identificación y medición previa de los anchos de escamas depositadas, se pudieron construir los cambios en números y anchos de escamas depositadas del año 360 al 1900 dC en la cuenca de Santa Barbara. Básicamente el análisis de la información proveniente de las escamas fósiles fue tratada en dos maneras distintas. Una forma consistió en utilizar el valor promedio de los

anchos de escamas depositados en períodos de cinco años. Esto permitió analizar con una alta resolución cambios en los anchos de escamas a lo largo de los 1540 años de depositación; sin embargo, el número de escamas por intervalo de varva es bajo, lo que impide aplicar análisis estadísticos basados sobre las distribuciones de los anchos. El segundo tratamiento general consistió en un agrupamiento de las unidades del submuestreo (cinco años) en conjuntos de 50 o 100 años para poder aumentar el número de escamas en análisis y aplicar de una manera más confiable pruebas estadísticas sobre las distribuciones de los anchos. La desventaja de esta aplicación es la baja resolución de los resultados. Cada uno de estos tratamientos fue aplicado a criterio y con base en los propósitos de cada análisis. Las ventajas y desventajas de cada tratamiento es discutido posteriormente.

En el caso del análisis de las variaciones de los anchos de escamas, se trabajó con el ancho promedio de las escamas preservadas dentro de cada intervalo de cinco varvas. Con la finalidad de observar tendencias a largo plazo, las series de tiempo fueron sometidas a un suavizado a través del análisis de promedios móviles con período de tres puntos. Se empleó este período por ser el de mínimo suavizado, lo que evita una fuerte transformación de la serie original.

Los análisis del registro sedimentario se iniciaron con la elaboración de las series de tiempo de las abundancias de escamas para la sardina y anchoveta para las 308 submuestras de cinco años. Las series se construyeron para cada losa analizada y para la suma de las cuatro. Con este procedimiento, se pudieron observar patrones de variación en la abundancia de escamas en la escala espacial de centímetros dentro del

núcleo. Adicionalmente, se realizó un análisis detallado de la variación en la abundancia de escamas entre y dentro de las cuatro losas muestreadas. La descripción de la estructura de variación dentro del núcleo, se inició con un análisis de correlación entre las abundancias de escamas de cada especie en los 1540 años recobrados. Este análisis mostró la necesidad de aplicar un análisis de varianza (ANOVA) para identificar las principales fuentes de variabilidad dentro de la serie. Estas fuentes de variación son la variabilidad dentro de losas, variación entre losas y una variabilidad no explicada. Las hipótesis planteadas (sección de resultados) fueron evaluadas a través de los cocientes de los cuadrados medios y con ayuda de una prueba F de Fisher.

Posteriormente se analizó la variación temporal en los anchos de escamas en ambas especies. Este estudio se inició con la obtención del anchos de escama por cada cinco años para los 1540 años. Esto permitió visualizar las tendencias de variación en las tallas de escamas. con la finalidad de observar alguna tendencia a largo plazo, las series fueron sometidas a un suavizado a través de promedios móviles con el período de tres puntos. Se empleo este período por ser el mínimo suavizado, lo que evita una fuerte transformación de las series originales.

IV.4.2.1. Reconstrucción de las longitudes y edades promedio.

Para establecer el posible uso de las escamas fósiles como una herramienta para estimar la estructura de edades de poblaciones de sardina y anchoveta en el pasado, es necesario tomar en cuenta el siguiente supuesto general.

Las muestras de las capturas de sardina y anchoveta en aguas adyacentes al Puerto de Ensenada, permitieron establecer los tipos y abundancias de escamas en cada individuo; así como una cuantificación de la relación entre los anchos de ET con las longitudes y edades. Se asume que los organismos muestreados de estas dos especies pertenecen a las mismas poblaciones que se localizan al sur de California; por lo que los modelos establecidos son válidos para la sardina y anchoveta que habitan en cercanía a la cuenca de Santa Barbara y que contribuyen con escamas al fondo de la cuenca. Así mismo, con base en que el desprendimiento de escama es el principal proceso que contribuye con escamas al fondo y considerando el gran número de escamas presentes por individuo y a la alta abundancia de organismos que conforman a las poblaciones de estos pelágicos, se considera muy baja la probabilidad que en los períodos de cinco años analizados, se encuentren dos escamas de un mismo individuo.

Con el análisis temporal de las abundancias de escamas dentro de las cuatro losas de sedimento muestreadas, se pudo comprobar que no existe una disolución diferencial de estos ictioarestos en el período analizado. Además, debido a la fuerte limitación espacial (los sedimentos laminados son un caso particular en los sedimentos marinos) y temporal (no es factible el submuestrear anualmente el sedimento recobrado) se asume que los anchos de escamas fósiles recobrados, son buenos indicadores de las longitudes y edades de los organismos donantes de estas escamas y que vivieron durante el período en que se realizó la depositación. Las estimaciones de las longitudes y edades de los individuos fueron utilizadas como una aproximación a las tallas y edades promedio de la población para la unidad de sedimentación utilizada (cinco años). para asumir estos

planteamientos hipotéticos es necesario establecer el supuesto que la variación existente entre las tallas y edades de los organismos de las poblaciones de estas especies es considerada como constante. Se decidió emplear en primer instancia el valor promedio de los anchos de escamas preservados por cada cinco años para poder iniciar la exploración del uso de las escamas fósiles como posible herramienta para visualizar cambios en las tallas promedio de las poblaciones. Con esta metodología, se obtienen resultados en una alta resolución (cinco años), pero debido a la relativa escasez de escamas por unidad de submuestreo, no es posible aplicar pruebas de distribución en esta escala de tiempo. Es por esto que para finalizar los análisis de esta sección, se elaboraron las distribuciones de los anchos de los conjuntos de escamas preservados por cada 20 submuestras de cinco varvas (100 años). Esto aumentó el tamaño de muestra en análisis 9 a una menor resolución), lo que permitió elaborar los histogramas de los anchos y visualizar en forma detallada los cambios distribución de los anchos y variaciones en la abundancia de escamas por cada 100 años.

Los modelos construidos previamente con la información proveniente de la sardina y anchoveta de las capturas (ecuaciones 1, 2, 3 y 4) fueron empleados para reconstruir a partir de las escamas fósiles las estimaciones de las longitudes y edades promedio de los peces donantes de escamas en las muestras de cinco años y poder realizar las series de tiempo de las variaciones.

V. RESULTADOS.

V.1. Descripciones y determinaciones de las proporciones de las escamas de la sardina monterrey y anchoveta norteña.

Para determinar los distintos tipos de escamas presentes en cada especie, se analizó una sardina monterrey (*S. sagax*) de 172 mm de longitud estándar con tres años de edad y una anchoveta norteña (*E. mordax*) de 135 mm con una edad de dos años. Se seleccionaron las escamas-tipo en las dos especies para formar referencias fotográficas, diferenciando y resaltando formas y detalles distintivos de cada variedad de escamas (Figs 3 y 4).

En el caso de la sardina se extrajo un total de 977 escamas. Con la observación e identificación individual de este conjunto de escamas se cuantificaron las proporciones y los sitios de inserción de cada tipo de escamas (Fig. 5). De este análisis, se pudo observar que las escamas típicas de la sardina (escamas-*T*) se encuentran sobre los costados del pez. Este hecho es importante de resaltar debido a que esta variedad de escamas fueron las que aparecen con mayor abundancia en los sedimentos (Soutar, 1969; Shackleton, 1986 y 1988) y en el fondo del tanque de experimentación.

La tabla II resume los resultados obtenidos de las abundancias parciales de cada tipo de escamas de la sardina monterrey y se compararon con los resultados de Shackleton (1986) para la sardina pilchard, *Sardinops ocellata*. De aquí se encontró una alta similaridad de las proporciones entre ambas especies; por ejemplo, el porcentaje de

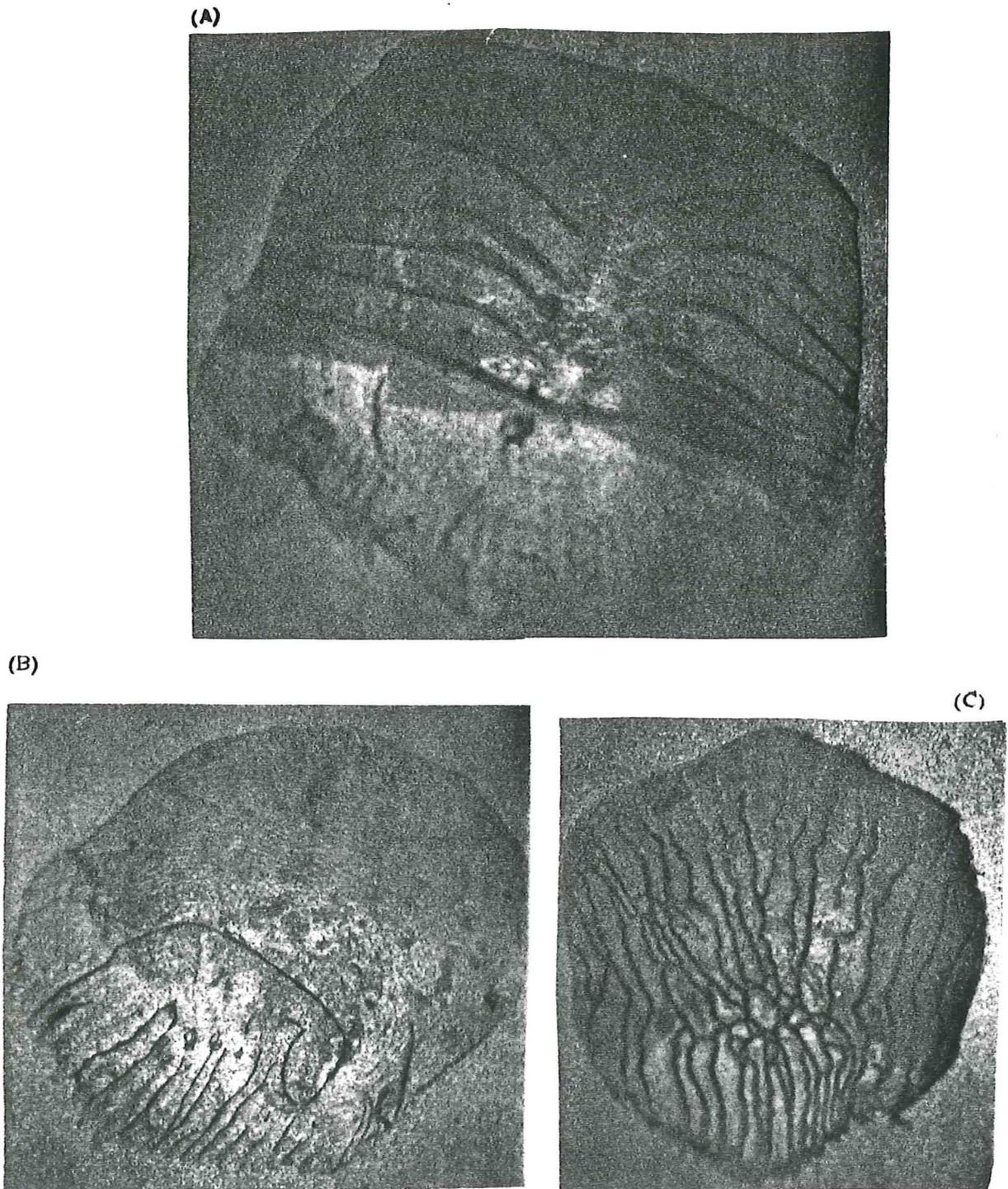


Figura 3. Representación fotográfica de los principales tipos de escamas de la sardina monterrey, Sardinops sagax caeruleus. (A) escamas-T, (B) escamas-C y (C) escamas-S.

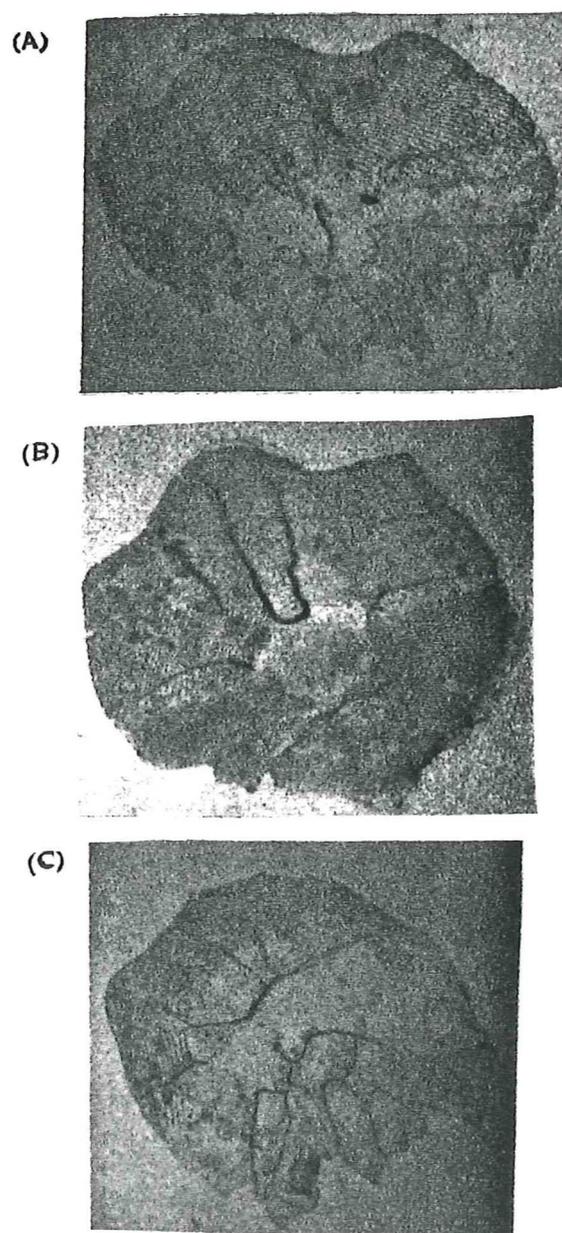


Figura 4. Representación fotográfica de los principales tipos de escamas de la anchoveta norteña *Engraulis mordax*. (A) escama-Y, (B) escama-X y (C) escama-R.

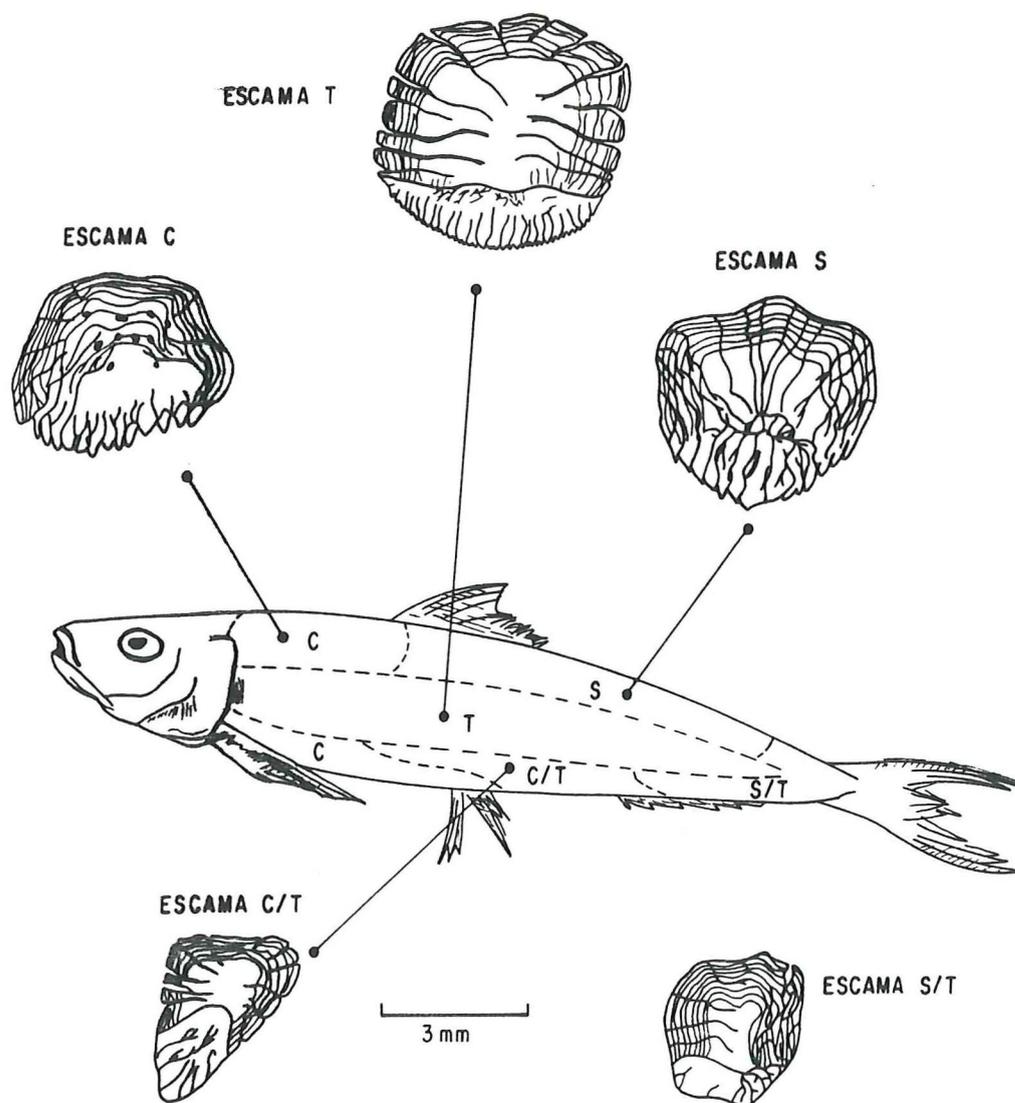


Figura 5. Representación esquemática de las morfologías y sitios de inserción de las cinco principales variedades de escamas presentes en la sardina monterrey, *Sardinops sagax caerulea*. La nomenclatura utilizada hace referencia a la propuesta por Shackleton (1986) para la sardina pilchard (*Sardinops ocellata*).

escamas-T para la sardina monterrey fue de 36% y en la pilchard de 34%. En los restantes tipos de escamas, se observaron proporciones muy similares. No se notaron grandes diferencias en las abundancias totales y parciales, tipos y morfologías de las escamas presentes entre *S. sagax* y *S. ocellata*.

La clasificación de los tipos de escamas de la anchoveta norteña, fue basada sobre la extracción de 615 escamas del ejemplar analizado. Los sitios de inserción, abundancias totales y parciales se resumen en la figura 6 y tabla II. Al igual que en el caso de la sardina, se encontró que las escamas que aparecen con mayor frecuencia en los sedimentos son aquellas que se encuentran sobre los costados del pez y que han sido denominadas como típicas (escamas *X* y *Y*). Con fines de comparación, se presenta en la tabla II las proporciones de escamas obtenidas para *E.s capensis* por Shackleton (1986), donde las escamas-*Y* de *E.s capensis* tuvieron una proporción del 29% que fue muy similar al 26.5% de la *E. mordax*. En forma general, no se encontraron grandes diferencias de las abundancias totales y parciales, sitios de inserción y morfología de las escamas de estas dos especies del género *Engraulis*.

V.2. Relaciones entre tamaños de escamas con longitudes y edades.

V.2.1. Estimaciones de las longitudes estándares a partir de los anchos de escamas típicas (ET).

Para la sardina monterrey se midieron los anchos máximos de 2,875 ET provenientes del muestreo de 100 organismos. Con esta información se estableció una

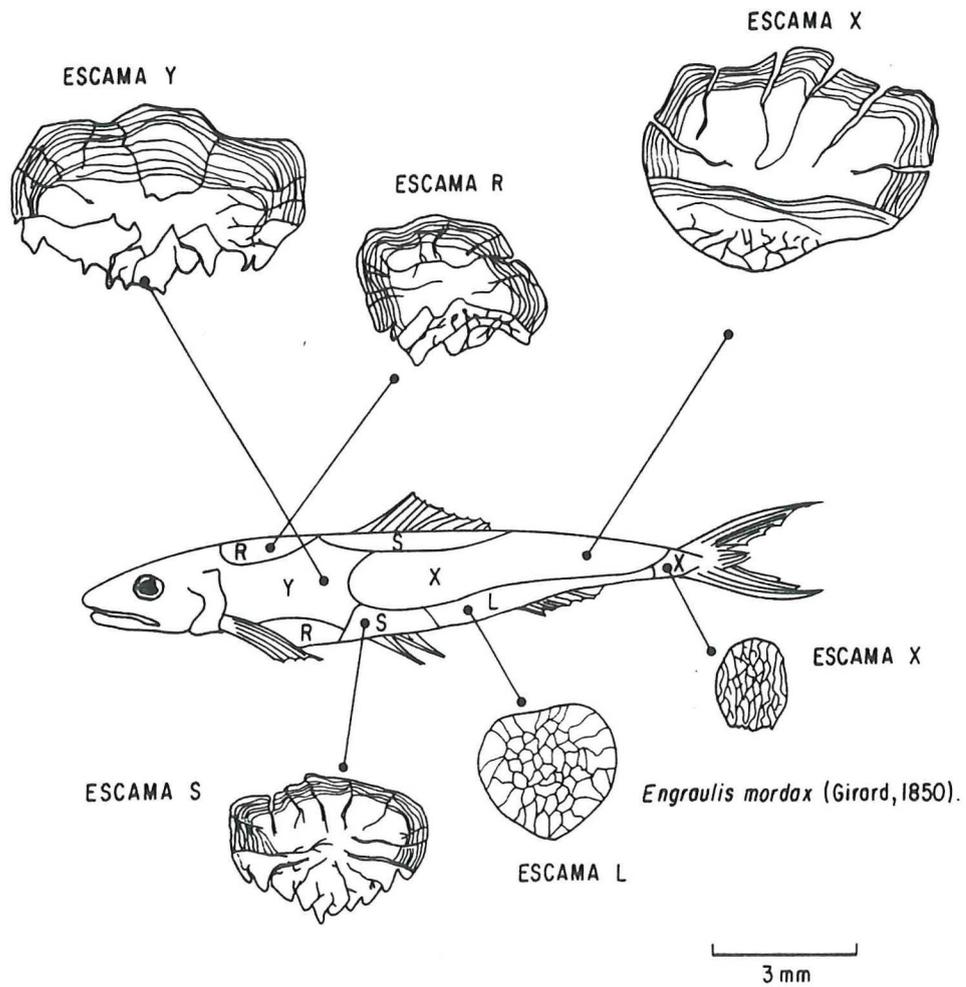


Figura 6. Esquema que indica la posición de inserción de las seis principales variedades de escamas que tiene la anchoveta norteña *Engraulis mordax*. La nomenclatura de las escamas es la establecida por Shackleton (1986) para la anchoveta sudafricana (*Engraulis capensis*).

Tabla II. Proporciones (%) y abundancias (N) de los distintos tipos de escamas encontrados sobre la sardina monterrey, *Sardinops sagax caeruleus* y anchoveta norteña *Engraulis mordax*. En la columna de la derecha se presentan las proporciones de los mismos tipos de escamas encontradas por Shackleton (1986) para las especies sudafricanas.

Tipo de escama	<i>Sardinops sagax caeruleus</i> (número total en el organismo)		<i>Sardinops ocellata</i> (Shackleton, 1986)	
	(N)	(%)	(N)	(%)
T	358	35.91	374	33.69
C	176	17.65	239	21.53
S	137	13.74	209	18.82
T/S	134	13.44	121	10.91
C/T	109	10.94		
t			110	9.99
x	83	8.32	44	3.96
Total	997	100.00%	1,110	100%
	<i>Engraulis mordax</i> (número total en el organismo)		<i>Engraulis capensis</i> (Shackleton, 1986)	
	(N)	(%)	(N)	(%)
X	163	26.5	203	29
Y	140	22.76	126	18
R	102	16.58	119	17
S	89	14.48	98	14
L	71	11.54	91	13
x	50	8.14	28	4
t			35	5
Total	615	100.00%	700	100%

relación entre la longitud estándar y el ancho promedio de ET. Se encontró un modelo lineal con el que fue posible hacer una estimación de las longitudes estándares de las sardinas muestreadas (Fig. 7). Con el ajuste lineal realizado por mínimos cuadrados se obtuvo la siguiente expresión :

$$Ls = 0.58 + 24.6 * AE \dots \dots \dots \text{(ecuación 1)}$$

donde,

$$Ls = \text{longitud estándar (mm)}.$$

$$AE = \text{Ancho promedio de escama T (mm)}.$$

El modelo lineal obtenido permite explicar un 92% ($r^2 = 0.92$) de la variabilidad de las longitudes estándares provenientes de los anchos promedios de las escamas. El análisis de los residuales mostró una distribución azarosa de los errores, con lo que se confirmó la existencia de los parámetros de este modelo.

La cuantificación de la relación en la anchoveta norteña estuvo sustentada sobre 1630 escamas (en su mayoría tipo Y) provenientes de 50 individuos muestreados. Se encontró una relación lineal (Fig. 8) que a través de un ajuste lineal por mínimos cuadrados se estableció el siguiente modelo:

$$Ls = -12.04 + 24.304 * AE \dots \dots \dots \text{(ecuación 2)}$$

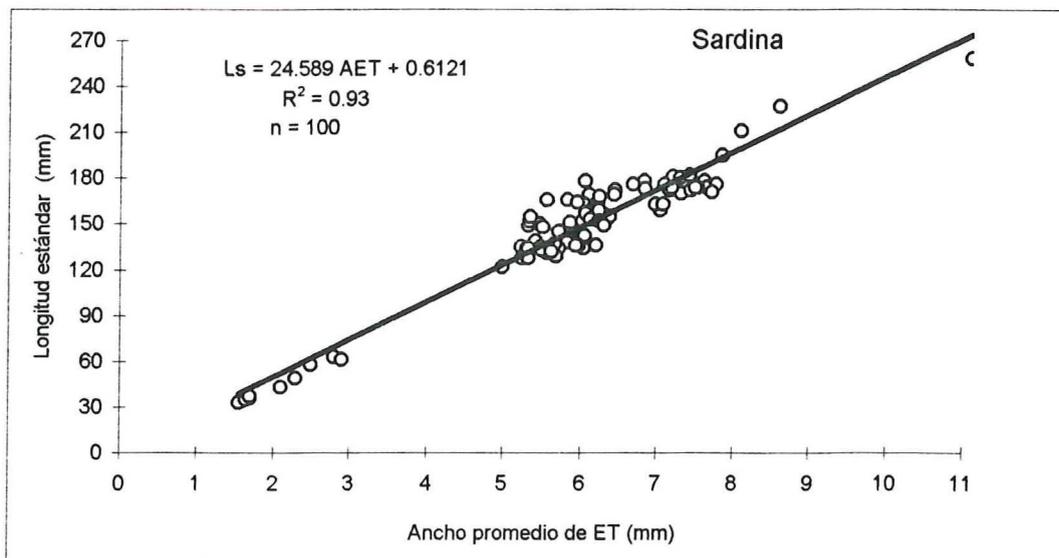


Figura 7. Relación lineal entre la longitud estándar (Ls) y el ancho promedio de las escamas típicas (AET) de 100 sardinas monterrey analizadas.

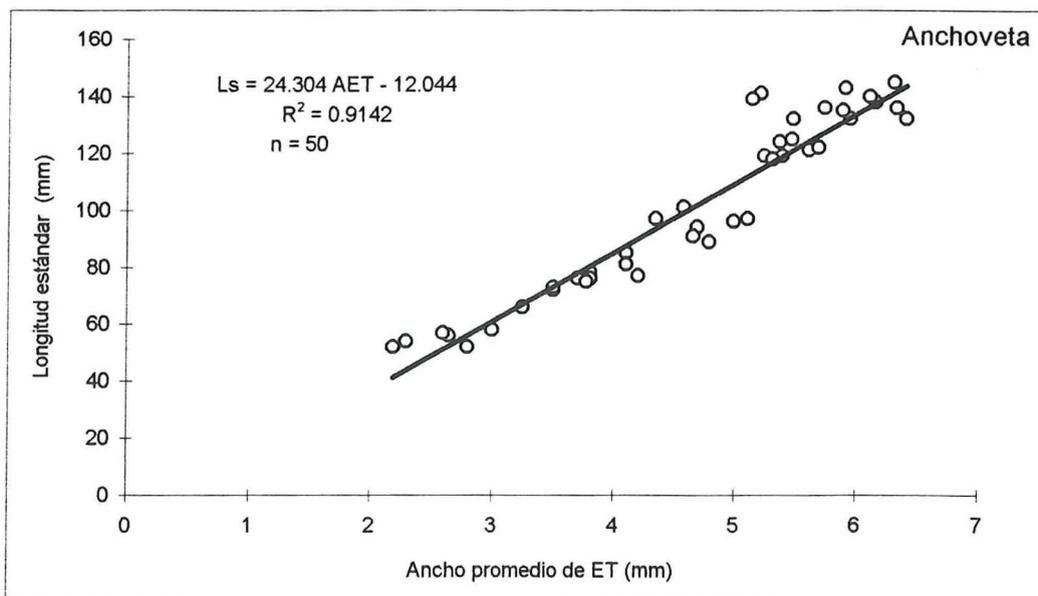


Figura 8. Relación lineal entre la longitud estándar (Ls) y el ancho promedio de las escamas típicas (AET) de 50 anchovetas norteñas.

donde:

L_s = Longitud estándar (mm)

AE = Ancho promedio de escama típica (mm)

El modelo obtenido explica un 91 % ($r^2 = 0.9142$) de la variabilidad encontrada entre la longitud estándar con el ancho promedio de escama típica. La distribución azarosa de los residuales de este modelo comprobó la existencia de sus parámetros.

V.2.2. Estimación de la edad (años) a partir del tamaño de ET.

En la búsqueda de una expresión que sirviera como un estimador de las edades de los peces que donaron las escamas que se preservaron en los sedimentos, se estableció una relación entre el ancho de escama con la edad determinada en años. En el caso de la sardina monterrey, se encontró una relación de tipo exponencial (Fig. 9) que logró explicar más del 85% de la variabilidad de la edad estimada para las 100 sardinas analizadas y que se expresó como:

$$\text{Edad (años)} = 0.0219 X^{2.5411} \dots\dots\dots (\text{ecuación 3})$$

La correlación encontrada entre ambas variables según este modelo, fue mayor al 90 % ($r = 0.911$).

En la anchoveta norteña, el modelo exponencial (Fig. 10) para estimar la edad fue:

$$\text{Edad (años)} = 0.004 X^{3.5461} \dots\dots\dots (\text{ecuación 4})$$

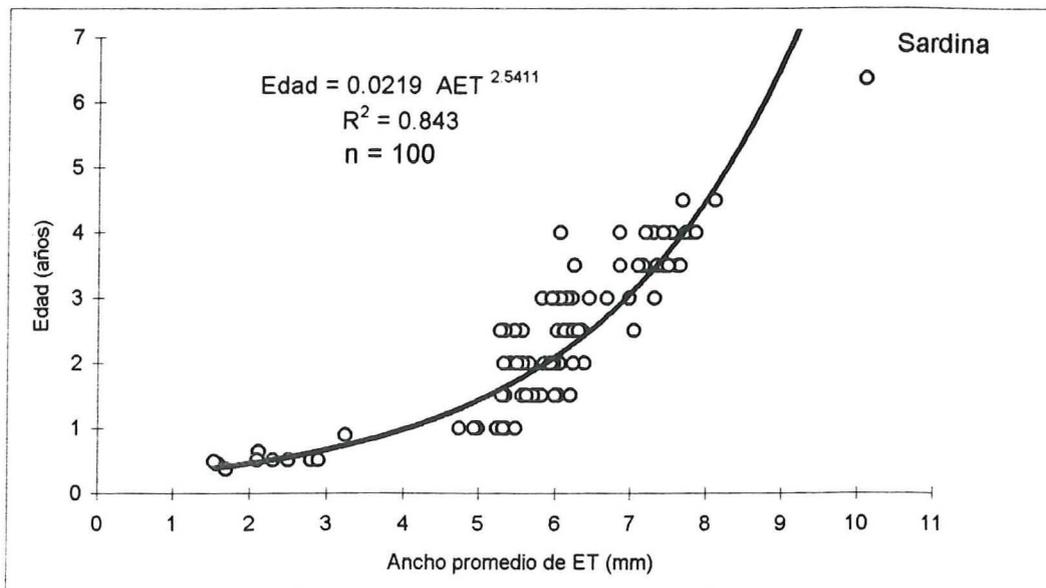


Figura 9. Relación exponencial entre el ancho promedio de escama típica (AET) y la edad estimada por lectura de otolitos (años) para 100 sardinas monterrey capturadas.

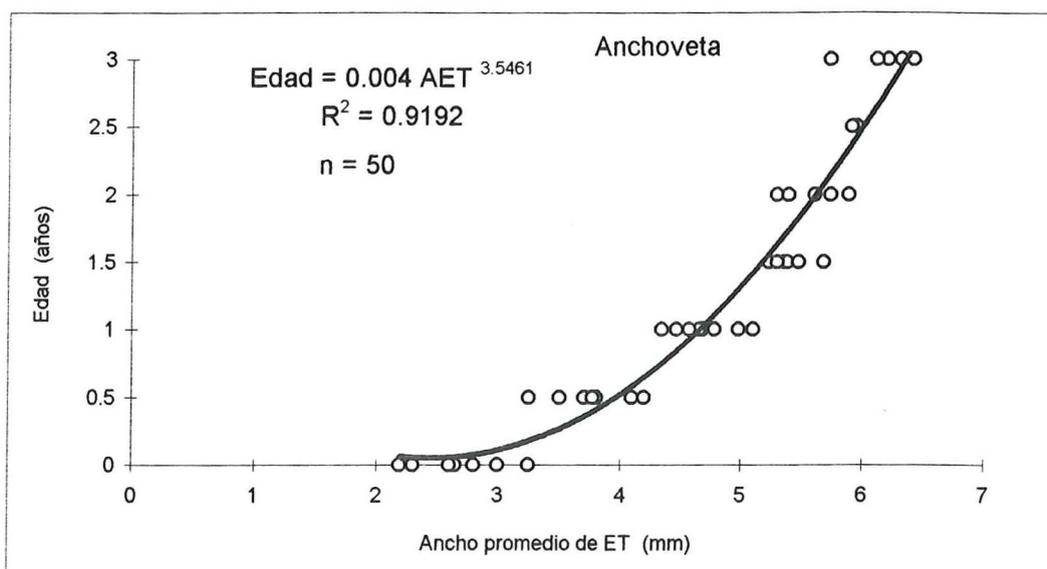


Figura 10. Relación exponencial que describe la interacción entre la edad (años) y el ancho promedio de las escamas típicas (AET) de 50 anchovetas norteñas.

Este modelo logró explicar poco más del 90% de la variabilidad encontrada entre ambas variables ($r^2 = 0.9068$).

En ambas especies, es mejor ajuste encontrado fue del tipo exponencial. Estas relaciones de segundo grado pueden estar mostrando que el crecimiento de la escama se mantiene durante toda la vida del pez, aún cuando el aumento en talla se haya disminuido. Este tipo de crecimiento ha sido descrito para otras estructuras de crecimiento (como ha sido la relación de la longitud del otolito con la edad) para la totoba, *Totoaba macdonaldi* (Román-Rodríguez y Hammann, en prensa).

Los modelos encontrados durante esta fase del trabajo, fueron aplicados a los anchos de las escamas fósiles para estimar las longitudes y edades de los peces donantes e iniciar el análisis exploratorio de las variaciones en la estructura de las poblaciones de sardina y anchoveta en el pasado.

V.3. Determinación de las tasas de desprendimiento de escamas de la sardina y su relación con abundancia en condiciones de cautiverio.

V.3.1. Tipos de escamas que se desprenden preferentemente.

Mediante el experimento semestral que se realizó con el grupo inicial de 170 sardinas monterrey (*S. sagax*) en el acuario Stephen Birch, se colectó un total de 16,874 escamas en el fondo del tanque de observación. Con el conteo e identificación individual de este conjunto de escamas fue posible establecer los tipos de escamas que se

depositaron con mayor abundancia a lo largo del experimento. Esta cuantificación mostró que las 14,416 ET desprendidas, tuvieron un dominio amplio en relación al resto de las escamas (Fig. 11). Se encontró que las proporciones semanales de ET siempre fueron mayores al 80% de los totales recuperados (Tabla III). Con las series de tiempo de pérdida de los tres principales tipos de escamas (Fig. 12) se encontró un patrón similar en el desprendimiento de las tres principales variedades de escamas (tipos T, S y C). Esto hace sugerir en primer instancia, que los mecanismos responsables del desprendimiento de escamas actúan homogéneamente sobre los principales tipos de escamas.

V.3.2. Cuantificación de las tasas de desprendimiento de escamas típicas.

Para hacer el análisis de las tasas de desprendimiento, se concentró sólo en las ET. El análisis temporal de la depositación de *ET* durante el período del experimento, indicó variaciones marcadas en las abundancias semanales (Tabla III). A primera vista no hay una clara relación entre el número de peces con la cantidad de escamas depositadas, según lo mostrado en la figura 13; se puede notar la existencia de dos períodos diferentes durante el desarrollo del experimento. El primero comprendió las once primeras semanas de registro y se caracterizó por una alta depositación de escamas a relativamente bajas abundancias de sardinas. La segunda fase, se inició con la adición de 166 organismos durante la semana 13 del experimento (11 de febrero, ver anexo) y que contrastó notoriamente por presentar un menor flujo de escamas a pesar de las altas abundancias de sardinas. Sin embargo, se puede notar en la figura 14 que existe una

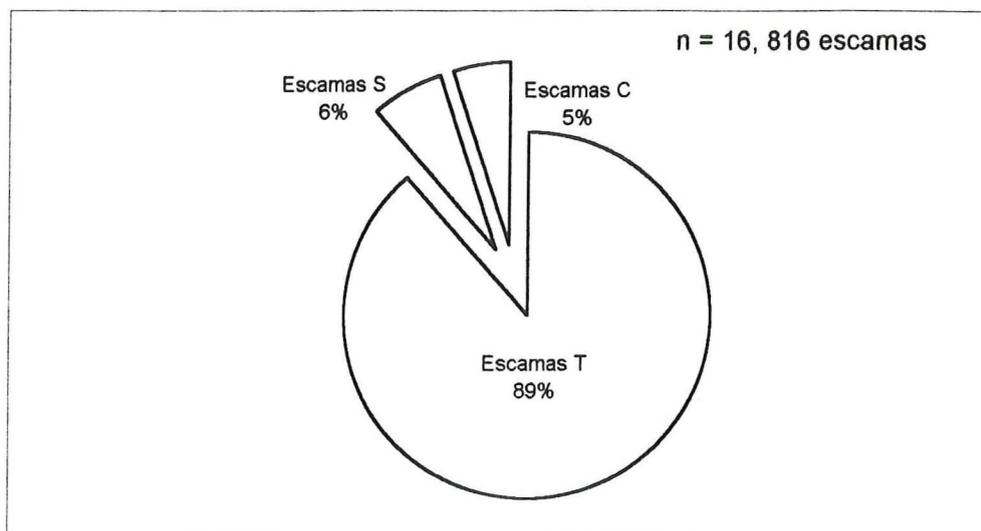


Figura 11. Representación esquemática de los porcentajes de aparición de los tres principales tipos de escamas desprendidos por la sardina durante los seis meses de monitoreo del acuario. Los porcentajes presentados están basados sobre un total de 16,816 escamas recobrado.

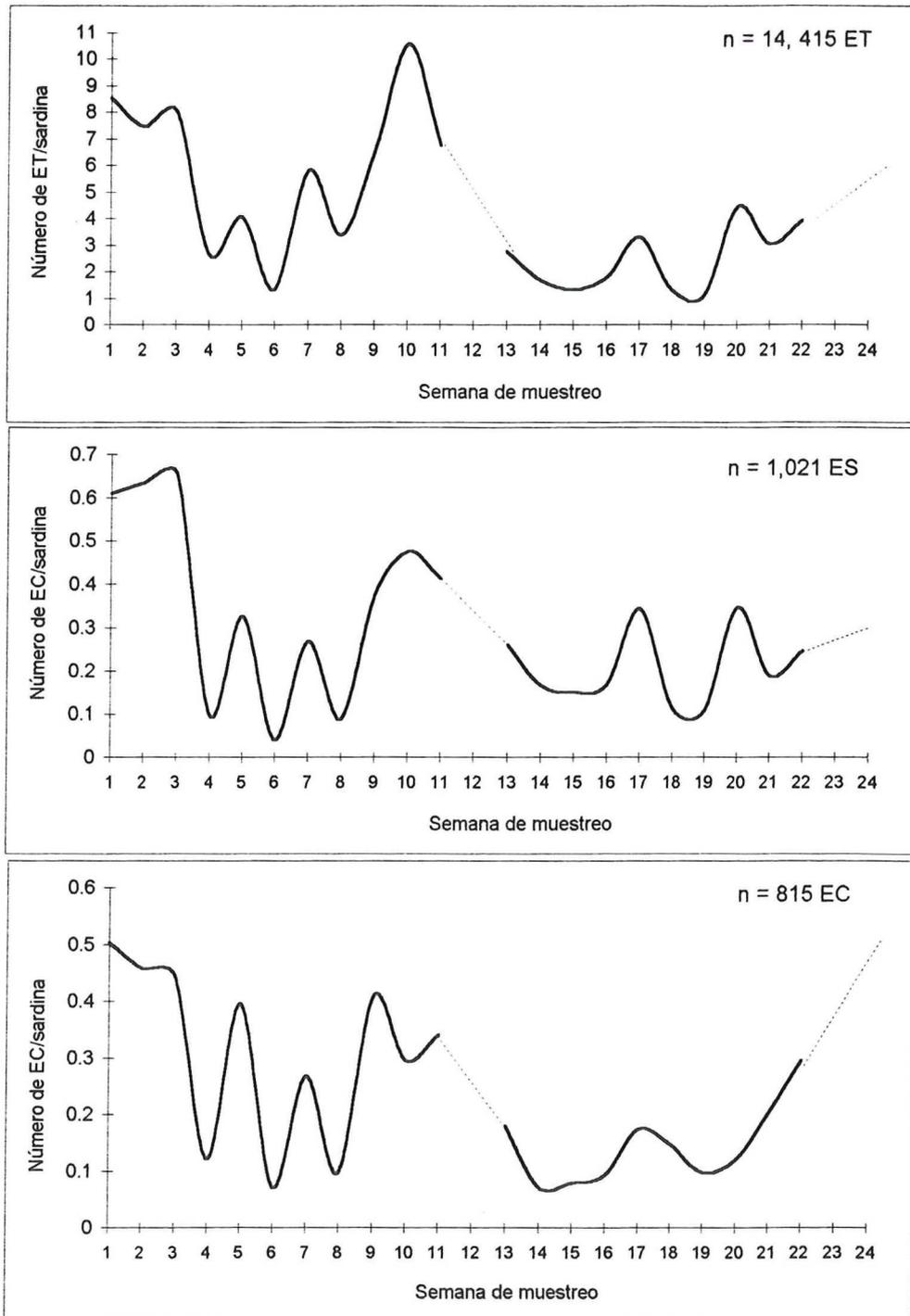


Figura 12. Series de tiempo semanales (12 noviembre -10 mayo 1993) de las tres principales variedades de escamas desprendidas por la sardina en cautiverio. La gráfica superior (A) hace referencia a las escamas típicas (ET), en (B) se presenta a las escamas S (ES) y en (C) se hace para las escamas C (EC). Las líneas punteadas denotan la falta de datos.

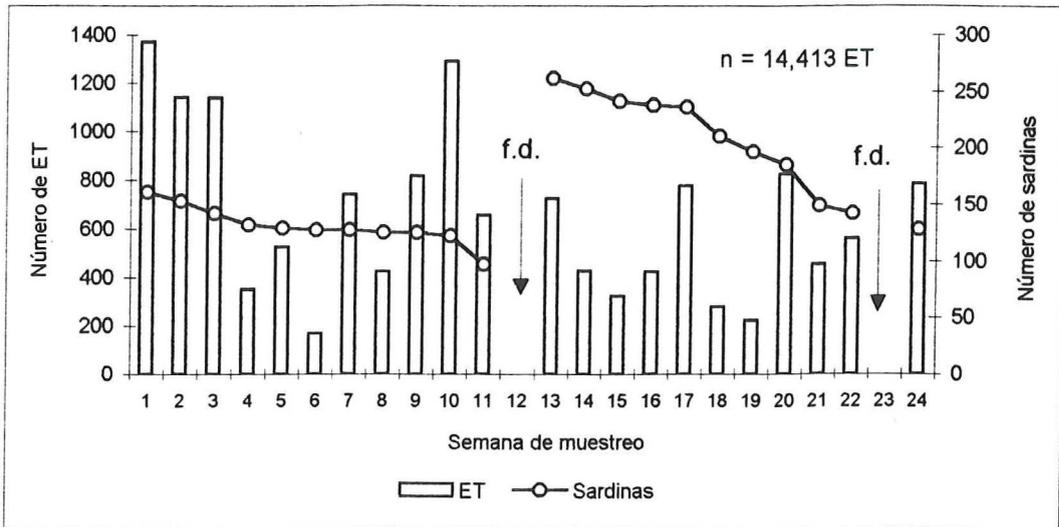


Figura 13. Serie de tiempo (12 noviembre al 10 mayo de 1993) del número de escamas típicas (ET) depositadas y abundancias de sardinas contenidas en seis meses de experimentación. Las siglas f.d. hacen referencia a las semanas en que no se realizó colecta de escamas (29-04 febrero y 23-31 abril).

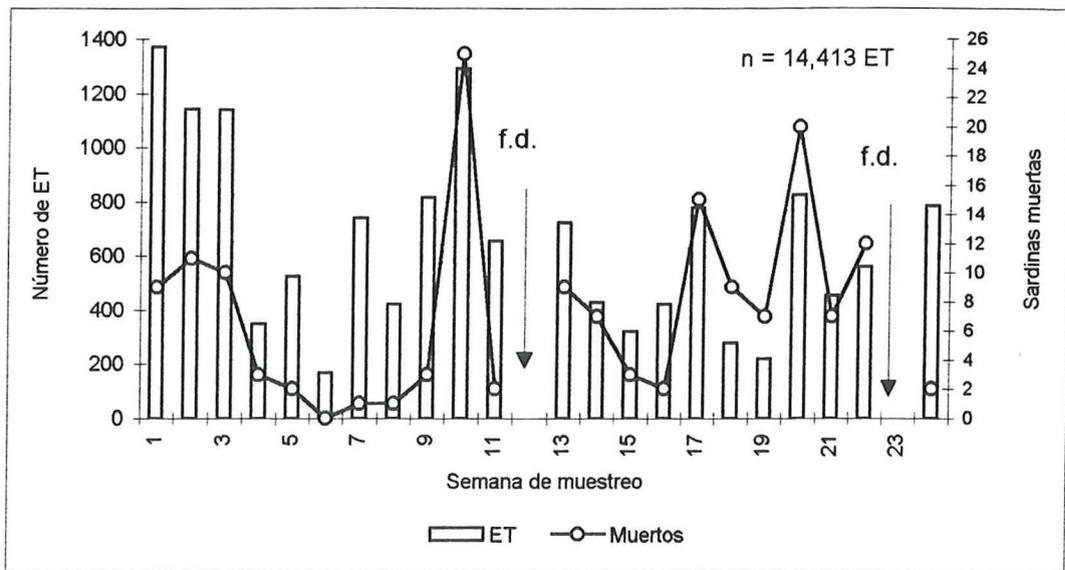


Figura 14. Serie de tiempo del número de escamas recobradas durante 24 semanas, así como el total de sardinas muertas por muestreo semanal. Las siglas f.d. hacen referencia a una falta de datos.

relación más clara entre las escamas desprendidas con la mortalidad de los peces en el acuario. Existieron distintos eventos de mortalidad a lo largo del experimento que provocaron incrementos en los números de sardinas muertas que a su vez se reflejaron en aumentos considerables en las escamas depositadas en el fondo del tanque. Se pueden mencionar como ejemplos de estos eventos, la sobredosis del antibiótico dylox aplicada el 17 de enero (anexo) que provocó la muerte de 24 organismos o la adición de oxitetraciclina (2 de marzo) que seguramente causó condiciones estresantes que provocaron la muerte a 23 sardinas a los cinco días de su aplicación (anexo).

Con los conjuntos de escamas recobrados semanalmente, se cuantificaron los flujos de desprendimiento de las *ET* del tanque (como número de *ET*/peces-día), el resultado obtenido mostró una alta variación semanal en las tasas de desprendimiento con un intervalo de 1.32 a 0.16 escamas pez-día (semanas 10 y 19, respectivamente) como se observa en la figura 15. En la tabla III se resumen los valores de estos flujos semanales estimados.

Para el mejor entendimiento de los procesos que contribuyen con escamas al fondo del acuario, se realizó un ajuste para separar el ruido causado por la mortalidad. Esto se logró con el cálculo de una nueva serie de depositación con valores ajustados compensados por efectos estimados de los organismos muertos, que puede ser vista en la figura 15 (serie sin mortalidad). Al quitar el efecto de la mortalidad, se encontraron bajas tasas de depositación durante la segunda mitad de experimentación, con un valor promedio de 0.22 ± 0.16 , que contrastó con la primera mitad del experimento, que tuvo

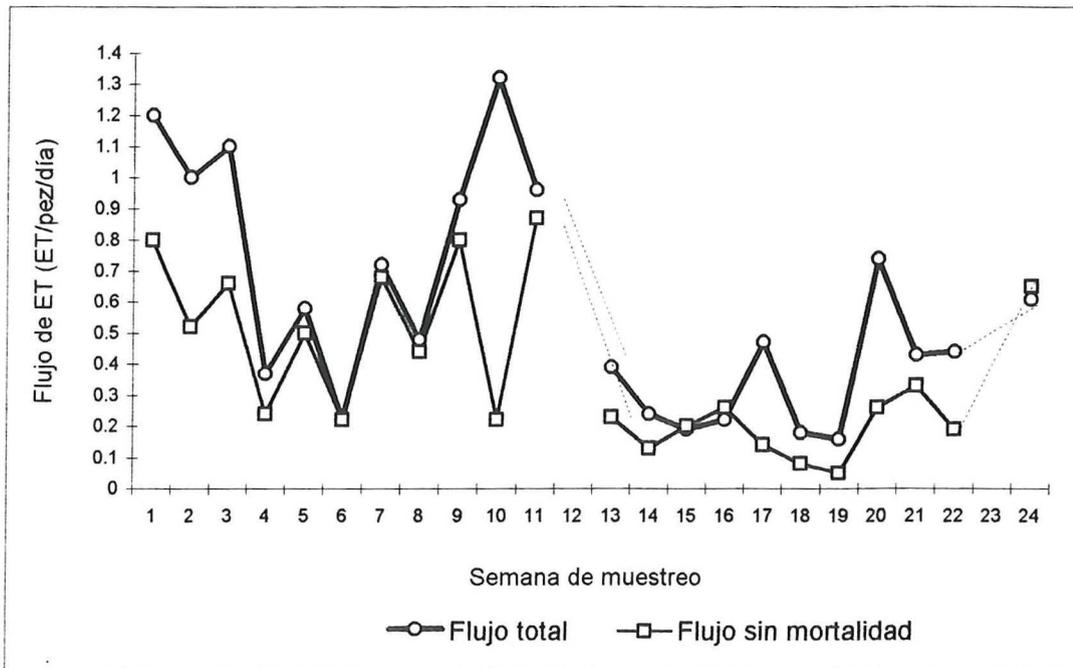


Figura 15. Variación temporal de la tasa de depositación semanal de ET (ET/pez/día) para los 24 muestreos en el tanque de experimentación (círculo). La serie con cuadrados representa los flujos compensados por efecto estimado de la mortalidad.

una depositación promedio de 0.54 ± 0.24 . Estas dos tasas de depositación promedio fueron muy similares al 0.76 escamas T/pez-día ± 0.59 encontrado por Shackleton (1986) con dos tanques de observación bajo dos condiciones distintas de cautiverio para *S. ocellata* (Tabla IV).

Se realizó una estimación de las tasas de depositación por unidad de área ($ET/\text{año} \cdot 1000 \text{ cm}^2$), esto fue para realizar una posible comparación con las tasas de depositación de escamas en los sedimentos. Con este análisis se estableció un flujo estimado de 3.65 ± 1.74 escamas/año/ 1000 cm^2 (del 12 de noviembre al 28 enero) y 1.46 ± 1.16 escamas/año/ 1000 cm^2 (5 febrero al 10 mayo). Estas tasas de depositación no son lejanas a las encontradas en los sedimentos (4.55 ± 3.99 escamas/año/ 1000 cm^2) por Baumgartner *et al.* (1992). Estos valores de flujo se presentan en la tabla V.

En base a que el desprendimiento de escamas tuvo relación tanto con las abundancias de sardina con sus mortalidades y con el estres impuesto por el cautiverio, se construyó un modelo de regresión múltiple que incluyera estas variables y que permitiera cuantificar la variabilidad del desprendimiento de ET . Este modelo fue expresado como :

$$DET = 2496.42 - 8.12 X + 39.96 Y - 83.03 Z \dots\dots\dots (\text{Ecuación } 5)$$

donde,

DET = desprendimiento de escamas típicas.

X = número de sardinas.

Tabla IV. Comparación de tasas de depositación de las escamas típicas en condiciones de cautiverio según el experimento de Shackleton (1986) para la sardina pilchard y sardina monterrey por el presente trabajo. Así mismo, se presenta un resumen de los parámetros que sustentaron a cada experimento.

	Shackleton (1986)	Este trabajo	
		(12 nov -28 de enero 1993)	(05 feb- 10 de mayo de 1993)
Días de experimentación.	80	78	94
Número máximo de organismos.	81	132 ± 17.6	203 ± 47.1
Total de escamas analizadas.	~ 2000	9,997	6,819
Flujo promedio de escamas (ET/pez/día)	0.76 ± 0.59	0.54 ± 24	0.22 ± 0.16

Tabla V. Presentación de los valores del flujo promedio encontrados durante 24 semanas de muestreo para un grupo de sardina monterrey mantenido en cautiverio. En la segunda columna de la tabla se presentan las unidades del flujo determinado en número de escamas típicas (ET) por año por 1000 cm² y se comparan con tasas de depositación promedio (escamas/año/1000 cm²) de la cuenca de Santa Barbara, Ca (E.U.A.) del año 1820 al 1920, según lo reportado por Baumgartner *et al.* (1992).

Flujo promedio (ET/pez/día)	Unidad del flujo estimado (ET/ año / 1000 cm ²)	Tasa promedio de 100 años de depositación (escamas/año/1000 cm ²) en la cuenca de Santa Barbara del 1820 al 1920 dC (Baumgartner <i>et al.</i> , 1992)
0.54 ± 0.24 (12 nov al 28 enero)	3.65 ± 1.74	4.55 ± 3.99
0.22 ± 0.16 (5 feb. al 10 mayo)	1.46 ± 1.16	

Y = número de sardinas muertas.

Z = número de semanas dentro del tanque de experimentación.

Mediante esta expresión se pudo explicar un 49% ($r^2 = 0.49$ a una $n=24$) de la variabilidad de la tasa de depositación de *ET*. El análisis de la distribución de los errores comprobó la existencia de los parámetros de este modelo.

V.3.3. Análisis de las variaciones en los anchos de escamas.

La figura 16 (a-v) muestra la secuencia de las colecciones de escamas semanales en función de su ancho. Esta es la forma gráfica más detallada de representar los flujos de escamas, ya que se puede apreciar los cambios en la estructura de los tamaños y la abundancia de las escamas en una forma simultánea. Hay dos maneras de resumir la información de los histogramas de la figura 16. La primera es graficando el ancho promedio con su dispersión (desviación estándar) de cada semana (Fig. 17). La segunda manera para resumir la información de la figura 16 es calcular secuencias de los sesgos asociados. Los valores del sesgo semanal obtenidos para las 24 semanas de muestreo indicaron las tendencias en los cambios en las distribuciones de los anchos de escamas. Por ejemplo, el aumento en el valor del sesgo (de -0.7 a 0.3) refleja el cambio en la presencia de escamas pequeñas en las colecciones. La aplicación del sesgo a las distribuciones semanales de los anchos recobrados, permitió diferenciar dos períodos

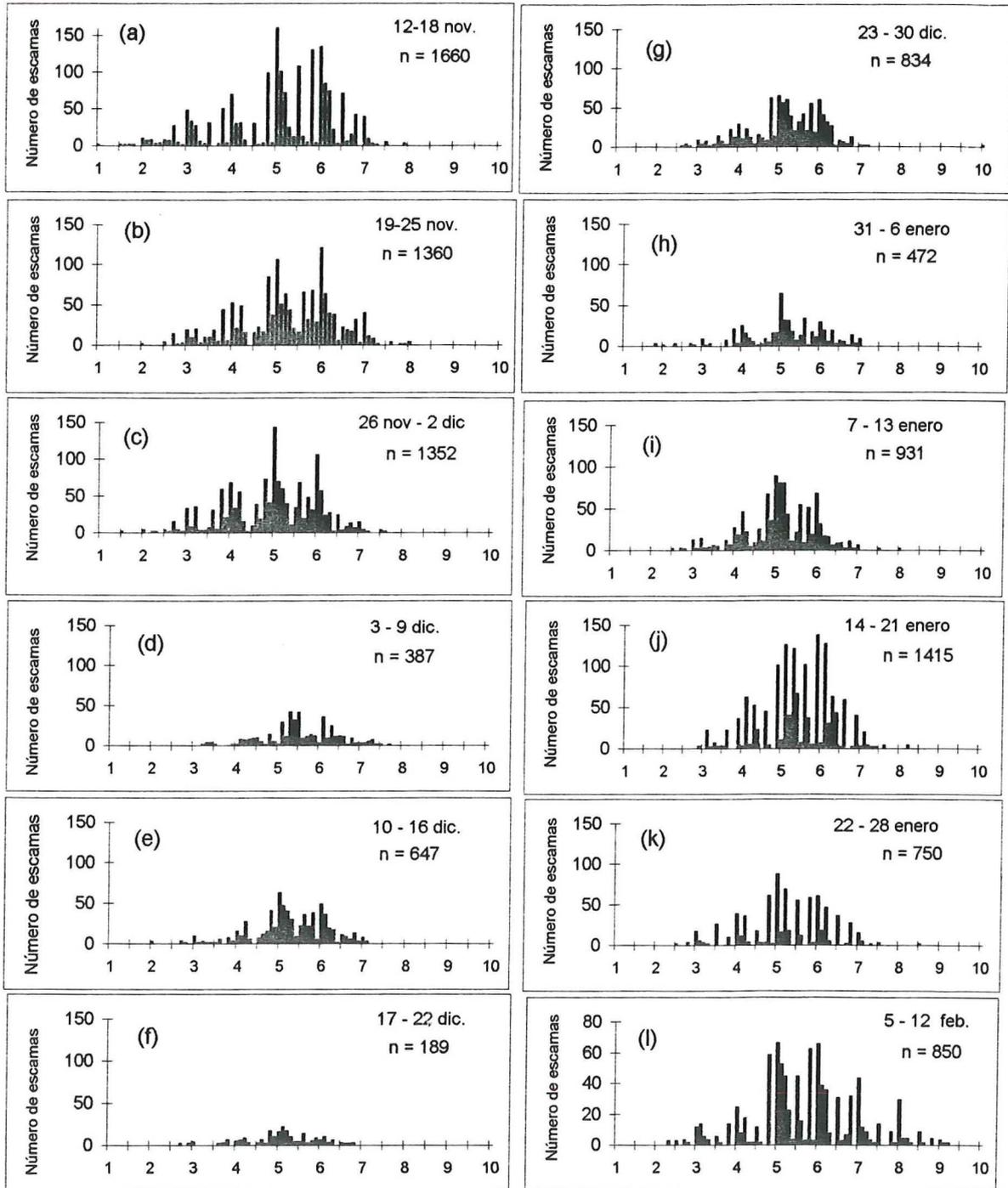
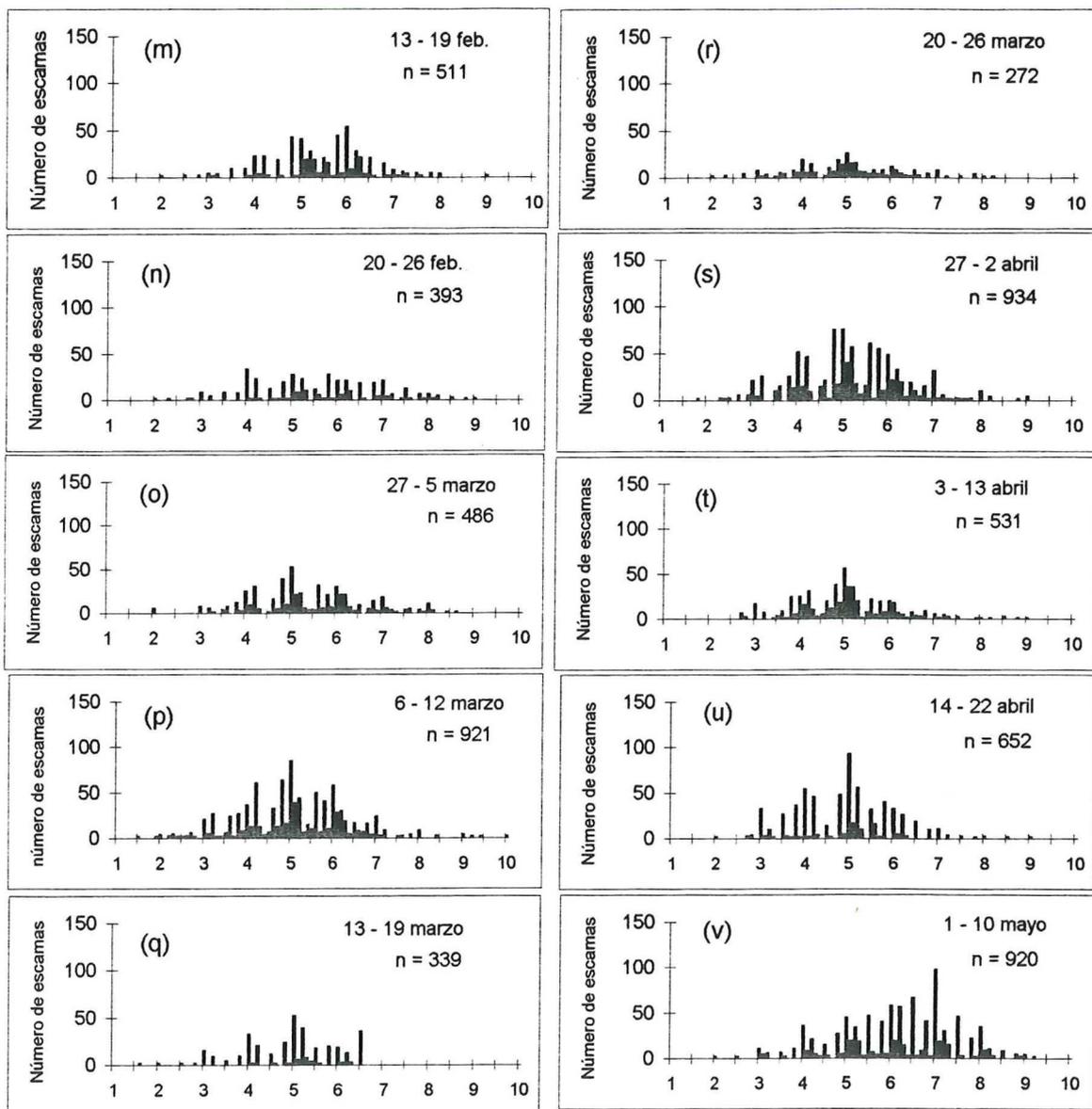


Figura 16. Variación semanal del 12 de noviembre al 10 de mayo de 1993 de la depositación de escamas desprendidas por un grupo de sardinas monterrey bajo condiciones de cautiverio. En el eje vertical se presentan las abundancias de escamas.

CONTINUACIÓN



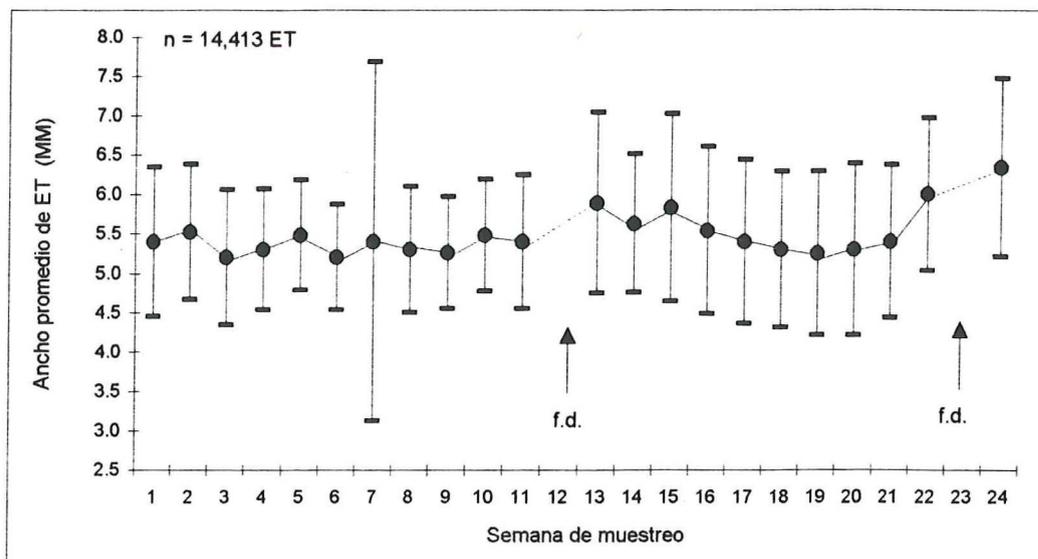


Figura 17. Variación temporal del ancho promedio de escamas típicas (ET) en las 24 semanas de muestreo (círculo). Las líneas verticales significan la desviación estándar del valor medio. Las siglas f.d. significan falta de datos.

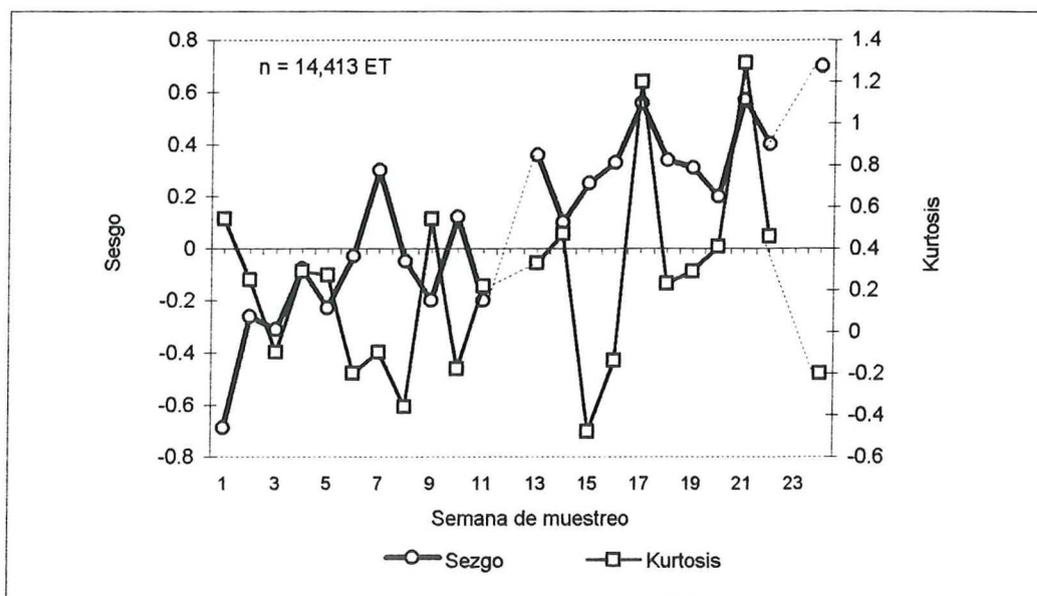


Figura 18. Variación temporal del sesgo (círculo blanco) y kurtosis (cuadro) de las distribuciones semanales de los 14413 anchos de escamas-T recobradas en los seis meses de experimentación en el acuario. Las líneas punteadas representan las semanas en las que no se realizó colecta de escamas (semanas 12 y 23).

claves durante este experimento. La primera fase se registró en las once primeras semanas y se caracterizó por presentar sesgos negativos (Fig. 18) que provinieron de la depositación de escamas pequeñas (entre 2 y 3.5 mm) según lo indican las distribuciones semanales de los anchos (Fig. 16 a-j). La segunda etapa tuvo en contraste altos valores de sesgo que se originaron por el dominio de escamas con anchos mayores a los 5.0 mm y llegando en algunos casos a sobrepasar los 9.0 mm (Fig 16 k-v). Las figuras 16 (a-v) y 18 se complementaron para establecer diferencias en la depositación de las tallas de escamas a lo largo de una serie de tiempo.

De una forma similar se calcularon los valores de kurtosis para determinar la altura de las distribuciones semanales en comparación con una curva normal teórica. Se puede ver que la kurtosis tiende a bajar en las primeras siete semanas mientras que el sesgo aumenta. Esto hace notar que el sesgo es muy sensible a cambios en los extremos de la distribución, mientras que la kurtosis es más sensible a cambios en medio de la distribución. El sesgo indica una diferencia clara en la distribución de los anchos de escamas perdidas entre la primera y segunda parte del experimento. Esto hace sugerir que durante la segunda fase no hubo una depositación de escamas pequeñas. Es importante entender como se reflejan los cambios en las distribuciones de los anchos a través del análisis de parámetros como el promedio, sesgo y kurtosis, ya que es factible su aplicación a las colecciones naturales de escamas en los sedimentos.

V.3.4. Estimación de las longitudes estándares y grupos de edad.

La distribución de los anchos de las 14,412 *ET* recobradas durante el experimento permitió establecer visualmente la existencia de cinco tendencias modales (Fig. 19 a). Estas modas encontradas se distribuyeron alrededor de los anchos de escamas de aproximadamente 3.0, 4.2, 5.0, 6.2, y 7.0 mm. La marcada existencia de estos valores modales hizo sugerir la posibilidad de utilizar el ancho de escamas como una herramienta para establecer una aproximación a una estructura de longitudes y edades. Con ayuda de la ecuación 1 fue posible construir la distribución de las longitudes a partir de cada escama. Se encontraron cinco longitudes modales en los 70, 100, 120, 165 y 190 mm; la existencia de estas modas hace sugerir en primer instancia la existencia de grupos de edad (fig. 19 b).

Con la intención de realizar un acercamiento y estimación de los grupos de edad, se aplicó individualmente la ecuación 3 al conjunto de 14,412 *ET* recobrado. Este procedimiento estimó la edad de cada escama para ser dividido por los 150 organismos confinados. La distribución de sus frecuencias acumuladas indicó que más del 80 % de las escamas provinieron de peces con más de un año de edad y que el 60% de sardinas en estudio se encontraba entre uno y dos años de edad (Fig. 19 c).

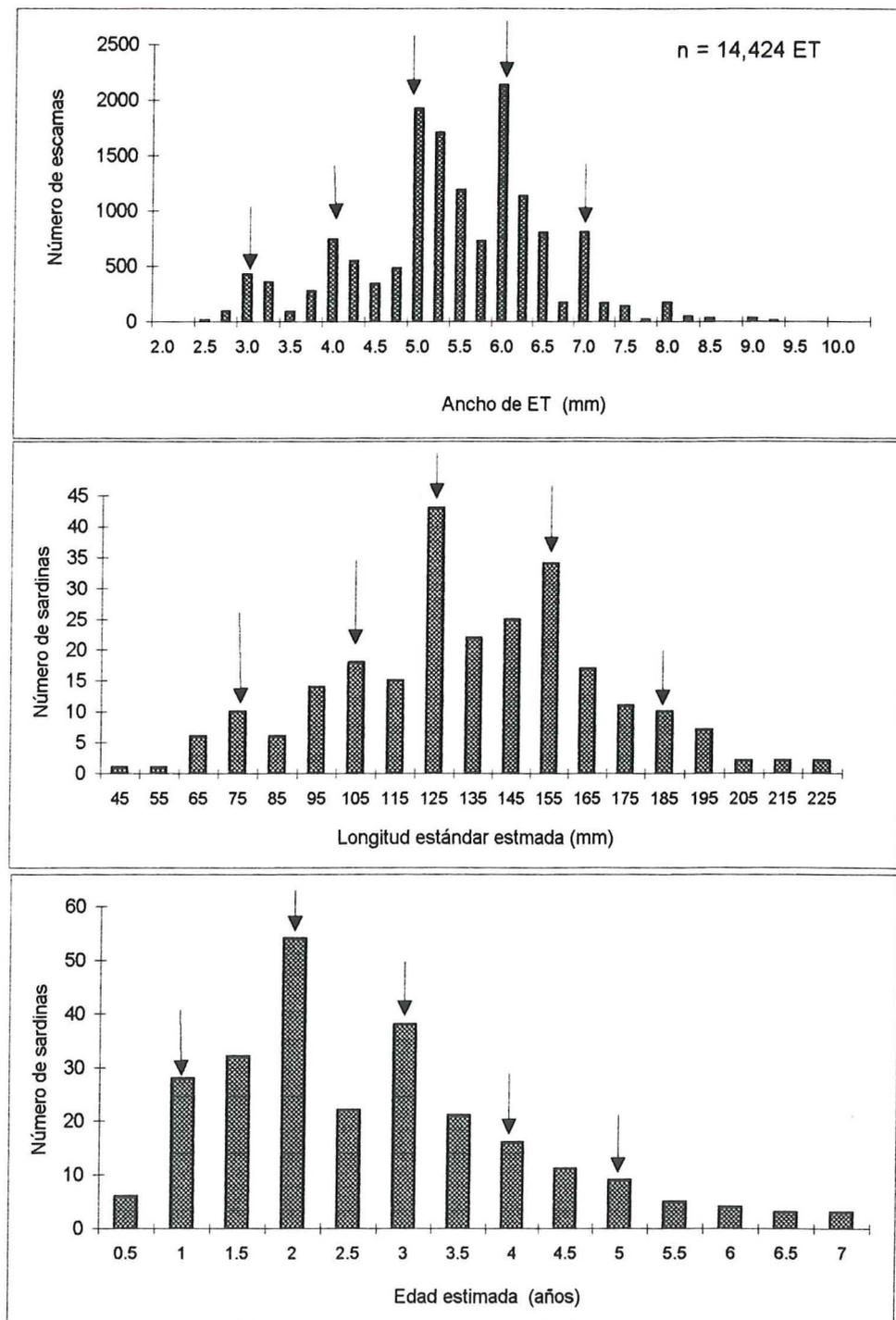


Figura 19. (A) Distribución de frecuencias de los 14425 anchos de escamas típicas (ET) registrados en los seis meses de colecta. (B) Estimación de las longitudes a partir de los anchos de escamas. (C) Estimaciones de las edades del grupo de sardinas en experimentación. Las flechas hacen referencia a los valores modales determinados visualmente. Las reconstrucciones de las longitudes y edades fueron basadas en las ecuaciones 1 y 3.

V.4. Registro sedimentario.

V.4.1. Variación temporal en las abundancias de escamas de sardina y anchoveta recobradas en 1,540 años de depositación.

Se determinaron las abundancias de escamas de la sardina monterrey en las muestras de cinco años de sedimentación en la serie de las 308 submuestras de cinco varvas. Estos contéos permitieron establecer los cambios en las abundancias de escamas a lo largo de este período de depositación que comienza en el año 360 y se extiende hasta el 1900 dC. Se presenta en la figura 20 la variabilidad en las abundancias de escamas a lo largo de las series para cada una de las losas y la suma total de escamas entre las cuatro losas. Se observa una consistencia en la tasa de depositación de escamas entre las cuatro losas, en las que se pueden reconocer una coherencia en las variaciones de la abundancia de escamas (Fig. 20). También se nota que el número total de escamas a lo largo de cada losa (dentro de cada losa) es similar para las cuatro (187, 173, 193 y 198 escamas).

No se encontraron diferencias notorias en las concentraciones de escamas de anchoveta para las cuatro losas (Fig. 21). Las abundancias de escamas para la anchoveta norteña son notoriamente más altas que para la sardina. La diferencia en los números de escamas de anchoveta por losa son claramente superiores a los de sardina ($n= 456, 337, 413$ y 428). Esta diferencia es consistente con las observaciones de Baumgartner *et al.* (1992) en otros núcleos de la cuenca de Santa Barbara.

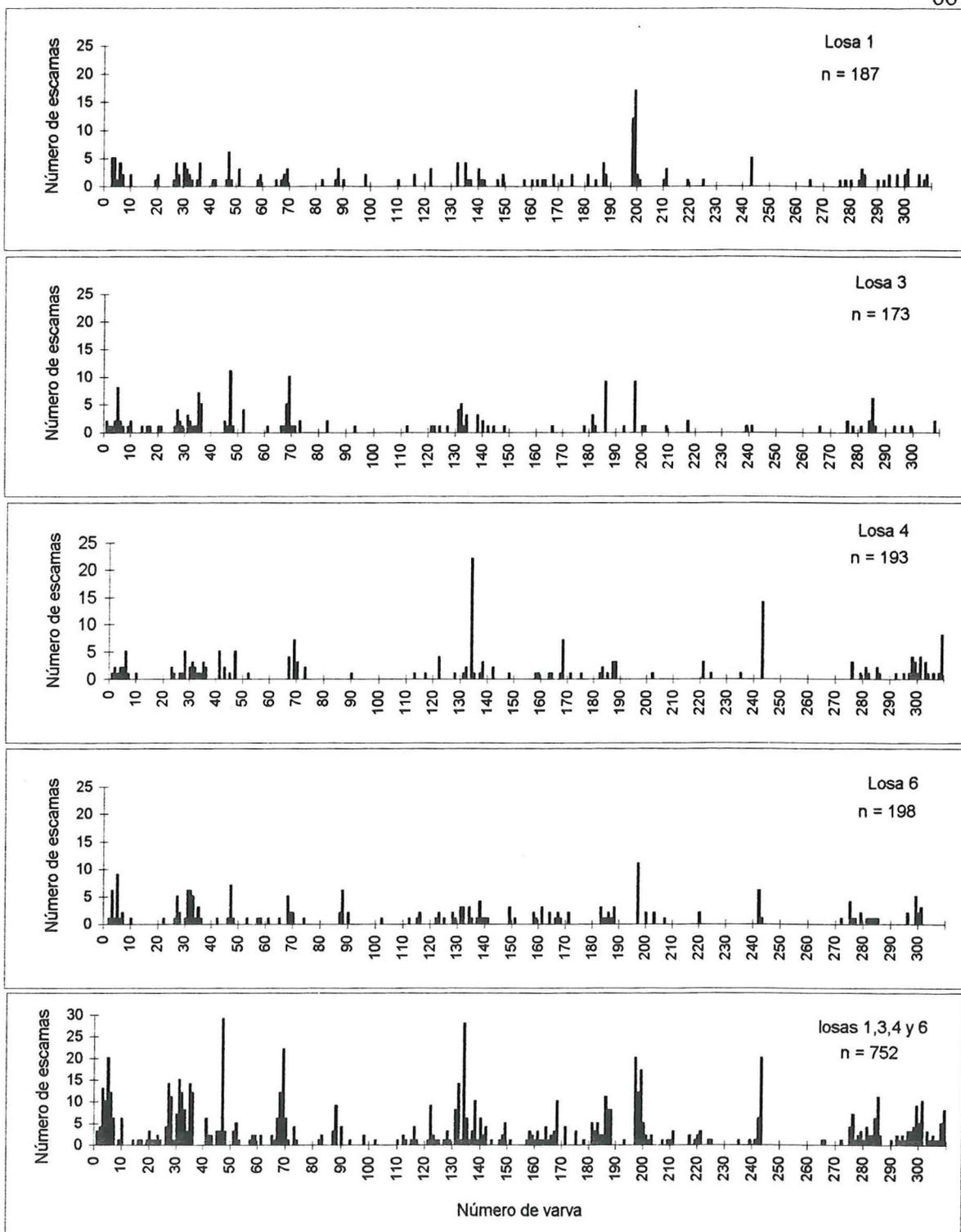


Figura 20. Variaciones cronoestratigráficas de las abundancias de escamas fósiles de la sardina monterey para las losas 1,3,4 y 6. En la parte inferior se muestra el total de escamas recobrado del nucle 1301 tipo Kasten. La serie de tiempo estimada de esta cronología es de aproximadamente 1520 años. La varva 1 corresponde a la mayor antigüedad y la 309 a la más reciente.

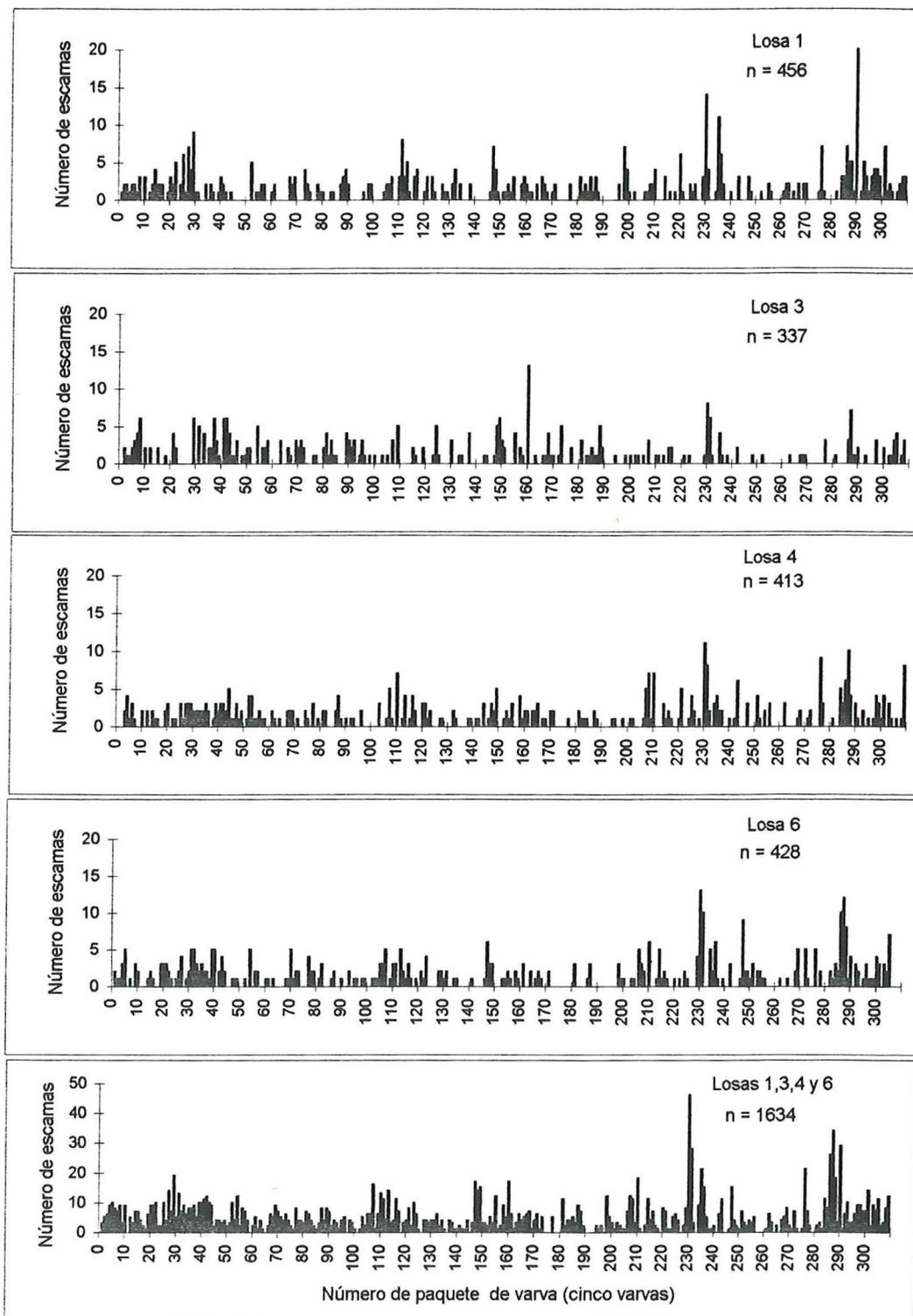


Figura 21. Variación cronoestratigráfica de las abundancias de escamas fósiles de la anchoveta norteña para las losas 1, 3, 4 y 6. En la parte inferior se muestra el total de escamas recobrado del núcleo 1301 tipo Kasten. La serie de tiempo estimada de esta cronología es de aproximadamente 1540 años. La varva 1 corresponde a la de mayor antigüedad y la 308 a la más reciente.

V.4.2. Análisis de la variación entre y dentro de las losas del muestreo sedimentario.

Un análisis básico para describir la estructura de variación dentro del núcleo muestreado, consistió en determinar las correlaciones lineales simples tanto para las abundancias de escamas como para sus anchos registrados dentro de cada una de las cuatro losas. El análisis de correlación entre las abundancias de escamas en los 1,540 años de depositación se encuentra resumido en la tabla VI. Existen coeficientes de correlación cercanos al 0.5 (en dos casos tan altos como 0.56) para ambas especies, estos bajos valores de correlación (aunque significativos a $\alpha = 0.05$) sólo están explicando en el mejor de los casos, un 30 % de la varianza encontrada ($R^2 = 0.31$). Las bajas correlaciones entre la abundancia de escamas en las cuatro losas muestreadas ($gl = 305$) son similares a los valores reportados por Baumgartner *et al.* (1992) utilizando dos núcleos tipo pistón ($gl = 95$). A pesar de que el nucleador Kasten aumenta el tamaño de muestra ($gl = 304$ vs. $gl = 95$ del pistón) se mantuvieron bajos valores de correlación, lo que indica la existencia de ruido no correlacionado (variabilidad no explicada) que fue detectado por el análisis de correlación.

En el caso de las tallas de las escamas, las correlaciones obtenidas entre losas en ambas especies, mostraron bajos, pero significativos valores de correlación ($\alpha = 0.05$) para la sardina, en la anchoveta no se obtuvo una significancia en este parámetro (Tabla VII) .

Tabla VI. Matrix de correlación entre las abundancias de escamas fósiles de la sardina monterrey (A) y anchoveta norteña (B) en las cuatro losas analizadas del núcleo 1301. Se relacionaron 308 casos que representan aproximadamente 1540 años de depositación. Todos las correlaciones son significativas a un 95 % para ambas especies (r crítica = 0.104 a una $N = 300$).

(A) Sardina monterrey

	Losa 1	Losa 3	Losa 4	Losa 6
Losa 1				
Losa 3	0.234648			
Losa 4	0.214617	0.296216		
Losa 6	0.245383	0.568137	0.261687	

(B) Anchoveta norteña

	Losa 1	Losa 3	Losa 4	Losa 6
Losa 1				
Losa 3	0.185054			
Losa 4	0.486067	0.21668		
Losa 6	0.460336	0.26208	0.567471	

Tabla VII. Matrix de correlación entre los anchos de escamas fósiles de la sardina monterrey (A) y anchoveta norteña (B) en las cuatro losas analizadas del núcleo 1301. Se relacionaron 308 casos que representan aproximadamente 1540 años de depositación. Los valores con asterisco (*) indican una significancia a un 95 % (r crítica = 0.104 a una $N = 300$).

(A) Sardina monterrey

	Losa 1	Losa 3	Losa 4	Losa 6
Losa 1				
Losa 3	0.157*			
Losa 4	-0.16*	-0.142*		
Losa 6	0.292*	0.087	0.283*	

(B) Anchoveta norteña

	Losa 1	Losa 3	Losa 4	Losa 6
Losa 1				
Losa 3	0.008			
Losa 4	0.22*	-0.063		
Losa 6	0.113*	-0.088	0.111*	

Con la finalidad de poder determinar el efecto del ruido dentro de la serie de depositación, se aplicó un análisis de varianza de dos vías de las abundancias de escamas para poder separar e identificar las principales fuentes de variabilidad dentro de la serie cronológica de sedimentación construida, la variabilidad dentro de las losas, variación entre losas y la señal del ruido no correlacionado. Fue necesario aplicar una prueba de no aditividad de Tukey para verificar la no interacción entre las variables. El modelo no aditivo utilizado fue : $X_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \epsilon_{ij}$

Las hipótesis a probar fueron:

(1) H_0 : el modelo es aditivo o no existe interacción.

H_a : el modelo no es aditivo o sí existe interacción.

(2) H_0 = la varianza del ruido es equivalente al efecto de la señal a lo largo del núcleo (dentro del núcleo).

H_a = la varianza a lo largo del núcleo es significativamente mayor que la del ruido.

Así mismo,

(3) H_0 = la varianza del ruido es equivalente al efecto sobre la varianza de la señal entre losas.

H_a = la varianza entre losas es significativamente mayor que el efecto del ruido.

En el caso de la sardina Monterrey, la primer hipótesis nula es rechazada, ya que el valor de F (2.65) es mayor que el valor tabulado (1.16) para 95% de confianza. El ANOVA aplicado pudo claramente distinguir entre el efecto de la señal a lo largo del núcleo con la del ruido, ya que el cuadrado medio dentro de las losas fue más del doble que el del ruido (Tabla VIII). En esta misma tabla, se observa que no es posible rechazar la segunda hipótesis nula, donde el valor observado (0.37) es

Tabla VIII. Resultados del análisis de varianza de las abundancias de escamas fósiles de la sardina monterrey para las cuatro losas examinadas del núcleo 1301. Se analizaron 308 casos que representan aproximadamente 1540 años de sedimentación.

Resumen del análisis

	Casos	Total de escamas
Losa 1	308	187
Losa 3	308	173
Losa 4	308	193
Losa 6	308	198

Análisis de varianza de dos vías sin repetición y prueba de No-aditividad de Tukey

Fuente de variación	Sum. cuadrados	gl	Cuadrados medios	F	P	F crit
Dentro de losas	1482.43	308	4.81	2.65	0.0004	1.16
Entre losas	1.13	3	0.37	0.2	0.89	2.61
Interacción	1677.11	924	1.81			
No-aditividad	0.11	1	0.11	0.06		3.85
Balance	1677	923	1.82			
Total	3160.68	1235				

Tabla IX. Resultados del análisis de varianza de las abundancias de escamas fósiles de la anchoveta norteña para las cuatro losas examinadas del núcleo 1301. Se analizaron 308 casos que representan aproximadamente 1540 años de sedimentación.

Resumen del análisis

	Casos	Total de escamas
Losa 1	308	456
Losa 3	308	337
Losa 4	308	413
Losa 6	308	428

Análisis de varianza de dos vías sin repetición y prueba de No-aditividad de Tukey

Fuente de variación	Sum. cuadrados	gl	Cuadrados medios	F	P	F crit
Dentro de losas	2375.84	308	7.71	3.31	0.0000008	1.16
Entre losas	25.14	3	8.38	3.6	0.013	2.61
Interacción	2152.86	924	2.33			
No-aditividad	0.36	1	0.36			
Balance	2152.5	923	2.33	0.15		2.61
Total	4553.84	1235				

considerablemente menor que el valor crítico (2.61) al 95 % de confianza. Esto probablemente significa que el ANOVA aplicado puede distinguir el efecto sobre la varianza del ruido con el efecto entre losas.

La tabla IX muestra que ambas hipótesis nulas son rechazadas para la serie de la anchoveta. Los cuadrados medios obtenidos, indicaron que este análisis claramente pudo distinguir los efectos de la varianza dentro de losas y entre losas con el efecto de la variabilidad no explicada (ruido). En los anovas aplicados a cada especie, siempre la varianza dentro de las losas fue mayor que la proveniente del ruido, lo que indica que este análisis aplicado tiene el poder de evaluar las fuentes de variación dentro de los sedimentos muestreados. La prueba de no aditividad de Tukey indicó que si fue posible aplicar los análisis de varianza, ya que no existió interacción entre ambas variables.

V.4.3. Variación temporal en los anchos de escamas de sardina y anchoveta en 1540 años de depositación.

Con el propósito de reconstruir la variabilidad de los anchos dentro y entre losas con la mayor resolución posible (cinco años) es que se decidió emplear los valores promedio por cada cinco años para las 308 secciones de cinco varvas. En la figura 22 se resumen los resultados obtenidos y se muestra la existencia de tendencias paralelas, aunque no de una fuerte constancia, de los anchos promedios en las cuatro losas. En forma general, se observó una tendencia hacia la depositación de escamas de mayor tamaño en la mitad de la serie cronológica (de la varva 130 a la 210); también es notoria la ausencia de escamas de la varva 230 a la 270 (Fig. 22).

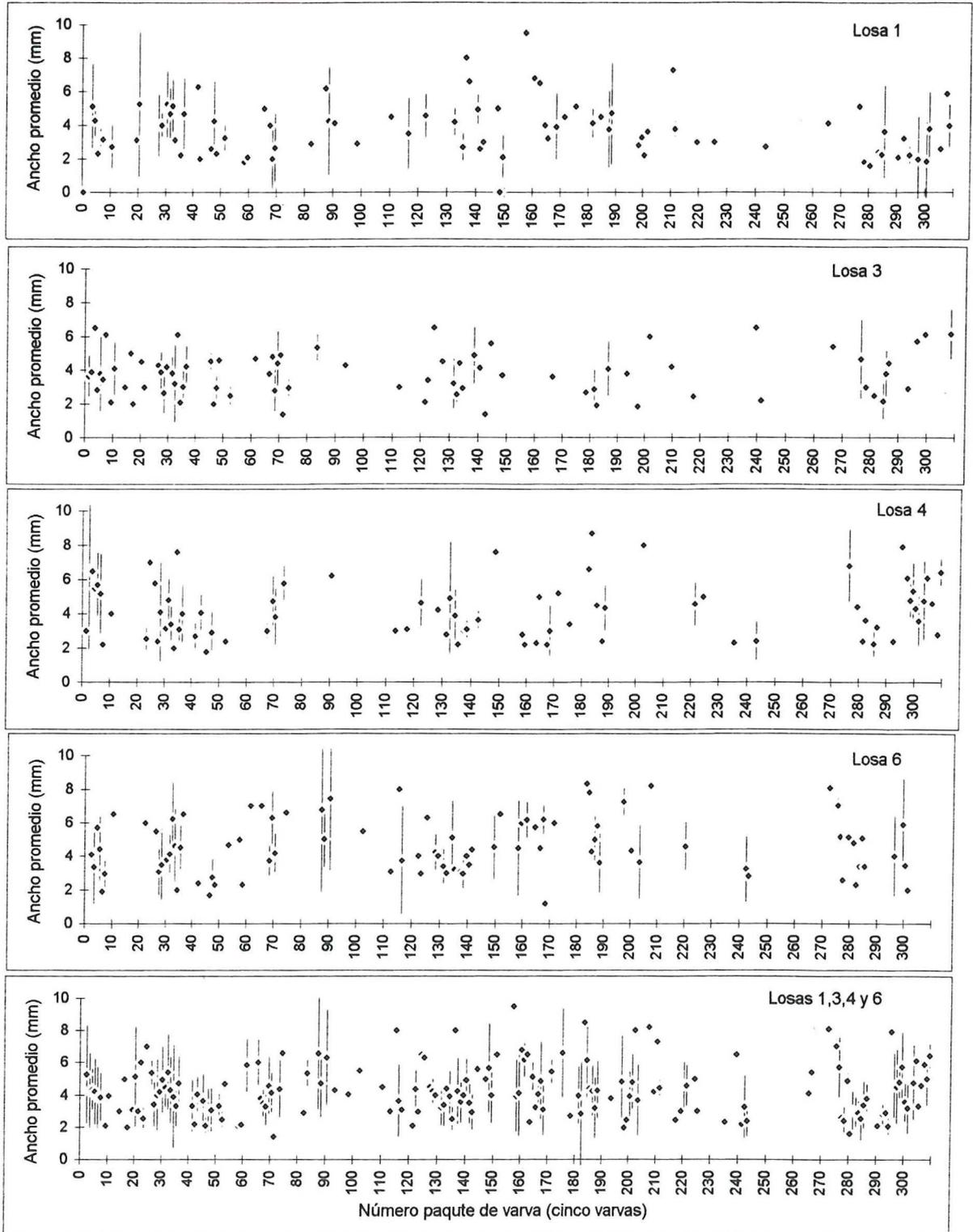


Figura 22. Variación cronoestratigráfica en los anchos promedio de las escamas de la sardina monterrey (rombo negro) para las losas 1,3,4 y 6. La desviación estándar del ancho medio está representado por la longitud de las líneas verticales. En la parte inferior se muestra el promedio del ancho por grupo de varva de las cuatro losas del núcleo 1301.

La obtención de los valores medios de los anchos de las escamas de la anchoveta norteña entre las cuatro losas muestreadas, no pudo mostrar una clara tendencia de variación en los anchos promedios, pero se pudo notar ligeramente un aumento en el tamaño promedio de escamas que se depositaron del intervalo de varva del 220 al 280 (Fig. 23).

Con la finalidad de enfatizar las tendencias de largo plazo en la variación, se aplicó un suavizado a la serie de tiempo por promedios móviles usando una ventana de tres términos (15 años). La serie resultante permite una mejor visión de la variación en las tallas promedios de escamas. En el caso de la sardina monterrey, la varianza parece estar concentrada en dos escalas temporales. Hay un período largo de 200 a 300 años que está reflejado en el aumento del tamaño de las escamas depositadas en los años 1000 al 1300 dC. La segunda es una variación más abrupta que tiene períodos menores a 100 años. Es posible que el patrón de disminución del 1500 al 1800 dC (Fig 24 a) es un reflejo asociado con la escasez de escamas en esta época.

Para la anchoveta norteña, se encontró que la variación temporal de los anchos promedios de mayor magnitud con una serie más continua en comparación con la sardina. Nuevamente, se encontró la existencia de dos escalas de variación, una con un período largo de variación mayor a 300 años y la segunda en períodos menores de 100 a 150 años (Fig. 24).

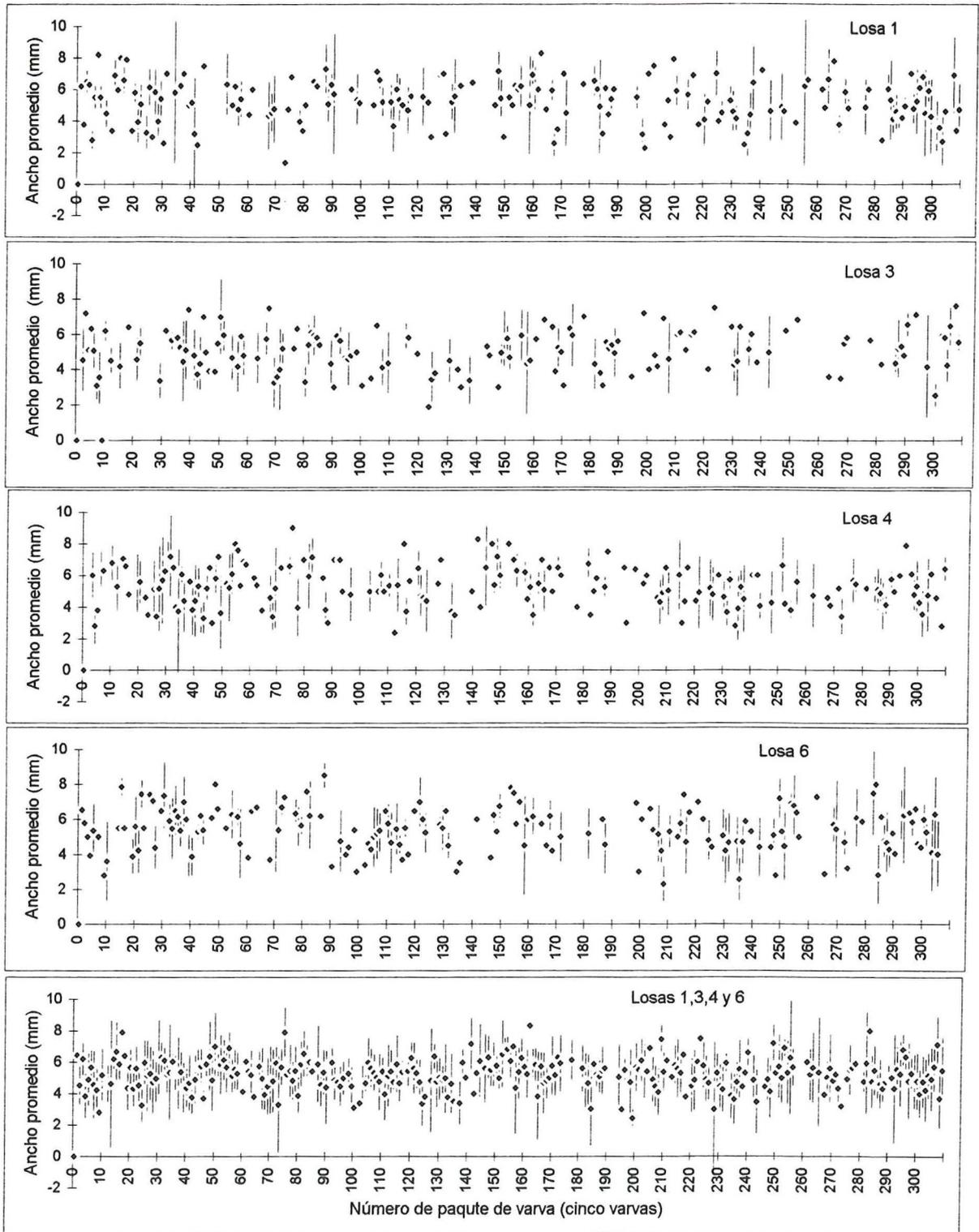


Figura 23. Variación cronoestratigráfica en los ancho promedio de escamas de anchoveta norteña (rombo en negro) para las losas 1,3,4 y 6. Las líneas verticales representan la desviación estándar de ancho medio. En la parte inferior se muestra el promedio del ancho de las cuatro losas del núcleo 1301.

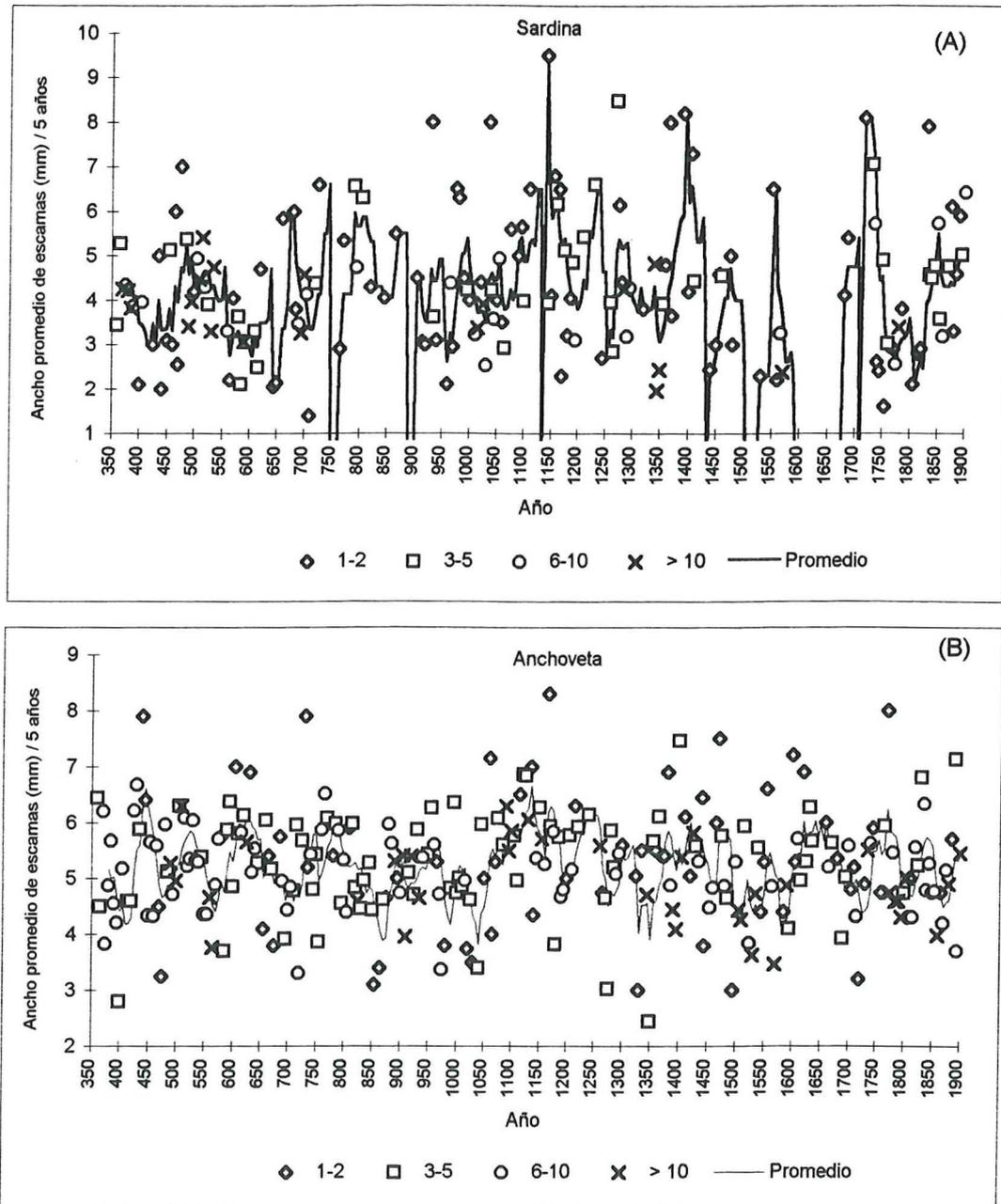


Figura 24 . Variación temporal de los anchos promedio de escamas de sardina (A) y anchoveta (B) por cada cinco años de muestreo. La simbología que se presenta en la leyenda hace referencia a la abundancia de escamas que se recobraron en el intervalo muestreado. La línea continúa de ambos gráficos representa el promedio suavizado (período=3) de los anchos.

V.4.4. Reconstrucción de la variación temporal en la estructura de las poblaciones de sardina monterrey y anchoveta norteña .

Usando los modelos previamente establecidos para la longitud y edad a partir de las tallas de las escamas de las sardinas y anchovetas provenientes de las capturas (ecuaciones 1, 2, 3 y 4), fue posible transformar los anchos promedio de las escamas a valores estimados de longitud y edad promedio para las muestras de cinco años de la serie total de depositación. Los resultados obtenidos para la sardina, se resumen en la figura 25, con valores de edad en el eje a la izquierda y con longitudes a la derecha. Se observa una tendencia de tallas que en promedio fueron más grandes y de mayor edad durante los períodos del 600-850 dC, 950-1200 dC y 1300 dC (Fig. 25). En el gráfico inferior de la figura 25 se presentan los números de escamas depositados en una escala logarítmica (base e) y suavizada con promedios móviles ($s = 3$) para reducir los máximos en abundancia y poder observar con mayor claridad la tendencia en la depositación de escamas y evaluar la autenticidad de las longitudes y edades obtenidas. Se encontró un período que se caracterizó por la falta de escamas de esta especie en las cuatro losas y que tuvo una duración aproximada de 100 años (1575-1670 dC). La posible relación de estas variaciones con algún evento climático será discutido posteriormente. En el caso de la anchoceta esta información se resume en la figura 26.

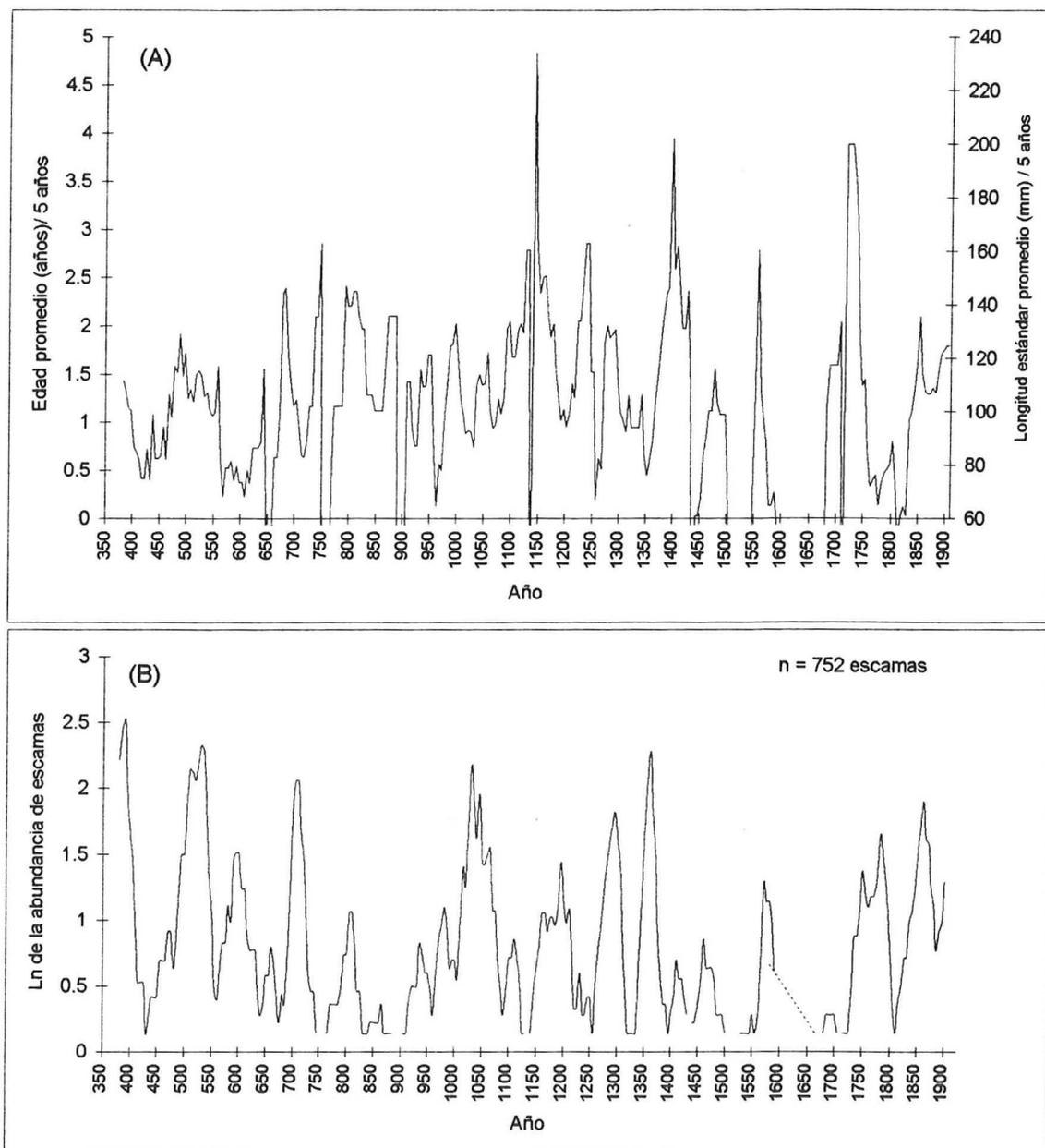


Figura 25. (A) Variaciones en longitudes y edades poblacionales promedio de la sardina para la serie de tiempo del año 360 al 1900 dC que fue reconstruida con los sedimentos laminados recobrados por el núcleo 1301. La serie fue sometida a un suavizado con promedios móviles (período = 3). El gráfico inferior (B) presenta las abundancias de escamas en valores de logaritmos naturales bajo un suavizado con promedios móviles ($s = 5$) para una mejor visión de la tendencias en la depositación.

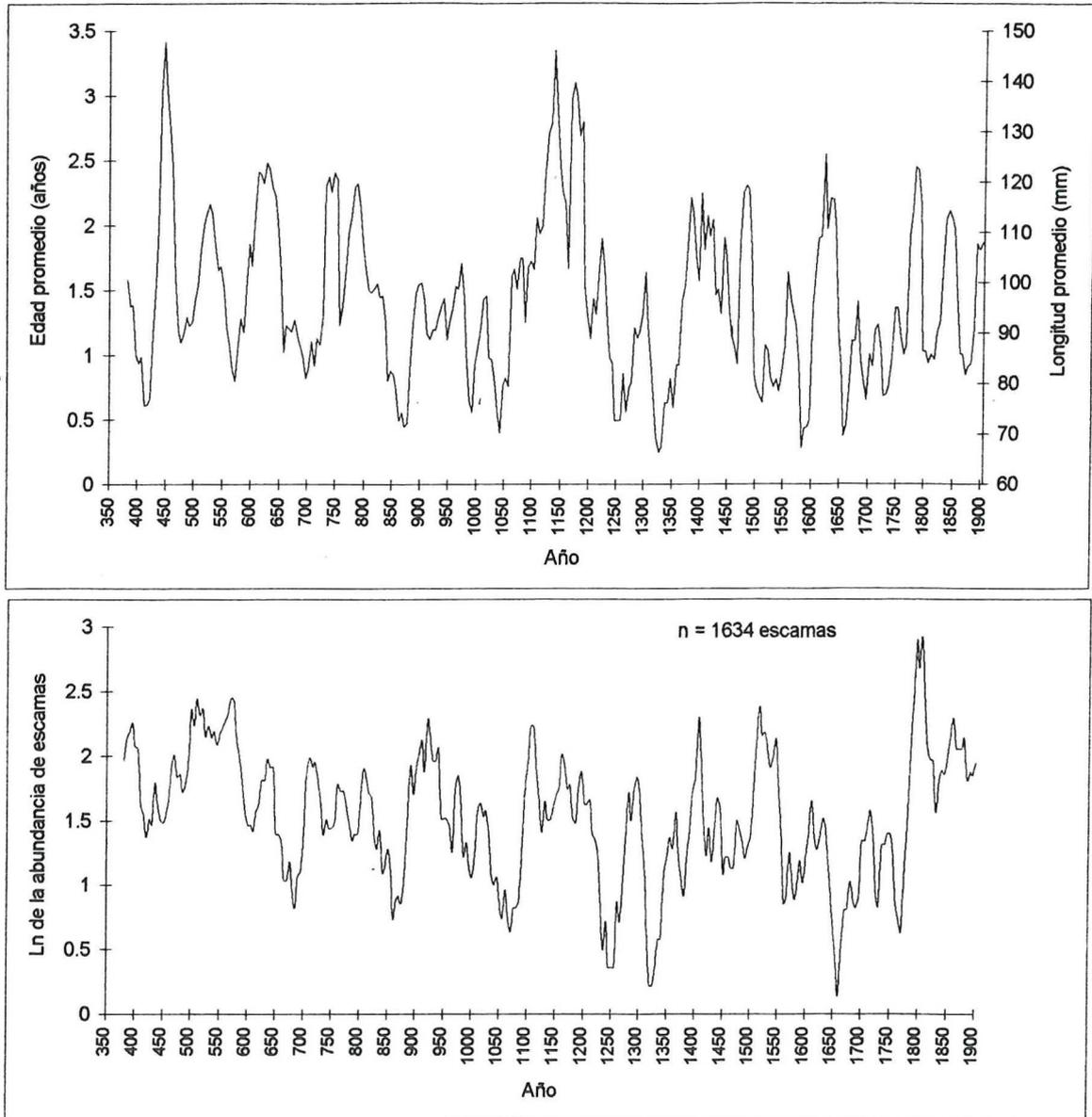


Figura 26. Variaciones en longitudes y edades promedio / 5 años de la anchoveta para la serie de tiempo del año 360 al 1900 dC. En el gráfico inferior, se presentan las abundancias de escamas recobradas por el nucleador en valores de logaritmos naturales para una mejor visión de las tendencias en la depositación. Ambas series fueron sometidas a un suavizado con promedios móviles (período = 3).

Un segundo método de análisis para estimar los cambios en la estructura de las poblaciones de estos clupeidos, fue considerar las distribuciones de los anchos de escamas. Se inició con la distribución de frecuencias de las tallas de las 752 escamas de sardinas recobradas. En la figura 27 se estableció visualmente la posible existencia de valores modales en los anchos de 2, 2.5, 3, 4, 4.75 y 6 mm (la resolución de las mediciones es de 0.25 mm). De este mismo análisis se pudo señalar que las escamas de sardina con un ancho comprendido entre los 2.0 y 4.0 mm fueron las más abundantes, ya que representaron aproximadamente el 50% del total recuperado.

En el caso de la anchoveta norteña, se contó con una base de información sustentada en 1,663 escamas fósiles. El análisis de frecuencia de sus anchos mostró la posible existencia de anchos modales en 3.0, 4.0, 5.0, 6.0 y 7.0 mm (Fig 28). Este análisis indicó que el intervalo de ancho de escama entre 5.0 y 7.0 representó aproximadamente el 60% de la abundancia total recobrada, lo que marca una diferencia notoria entre las proporciones y tallas de las escamas de sardina.

Se estimaron las edades de cada una de las 753 escamas de sardina. Esto indica que las edades menores a los dos años, dominaron con un 70 % del total de grupos de edad estimado (fig. 29).

En la anchoveta, más del 60% de las escamas encontradas se originaron de peces con edades de dos a seis años y sólo el 30 % de las escamas se originó de anchovetas juveniles menores de dos años (Fig. 30).

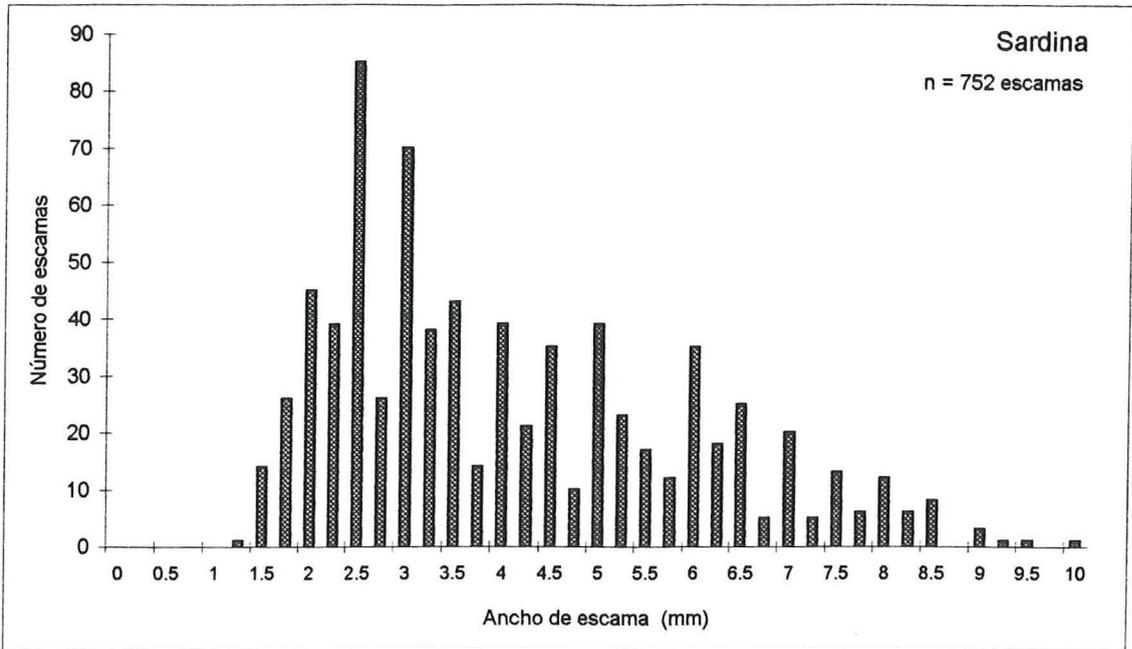


Figura 27. Distribución de frecuencias de los 752 anchos registrados de las escamas de sardina monterey que se depositaron del año 360 al 1900 dC.

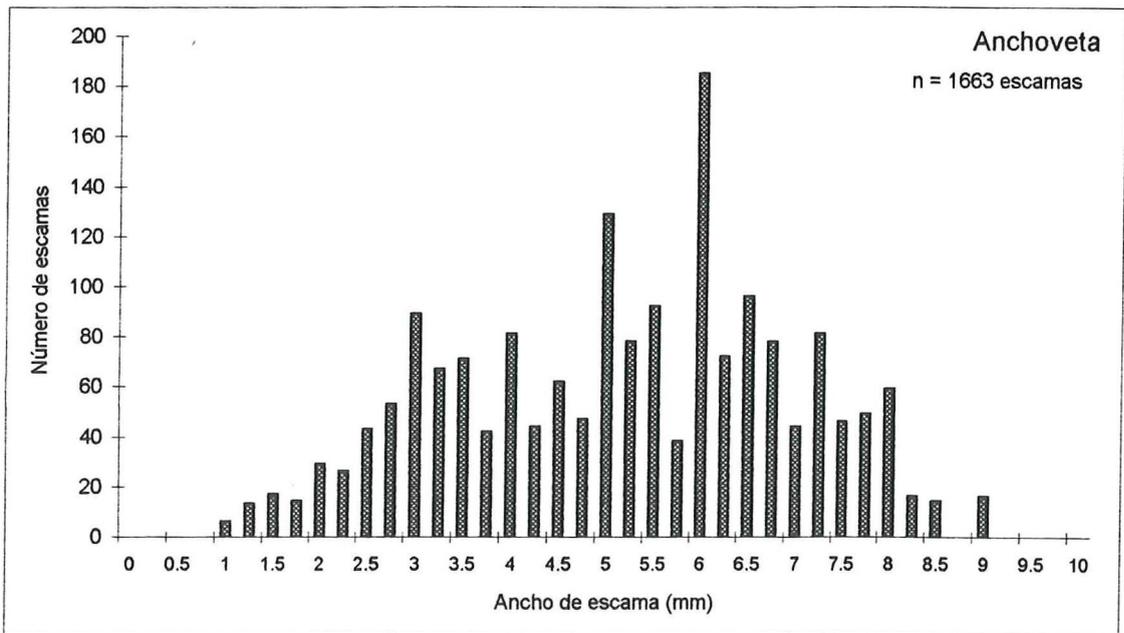


Figura 28. Polígono de frecuencias de los anchos registrados provenientes de las 1663 escamas de anchoveta norteña depositadas del año 360 al 1900 dC.

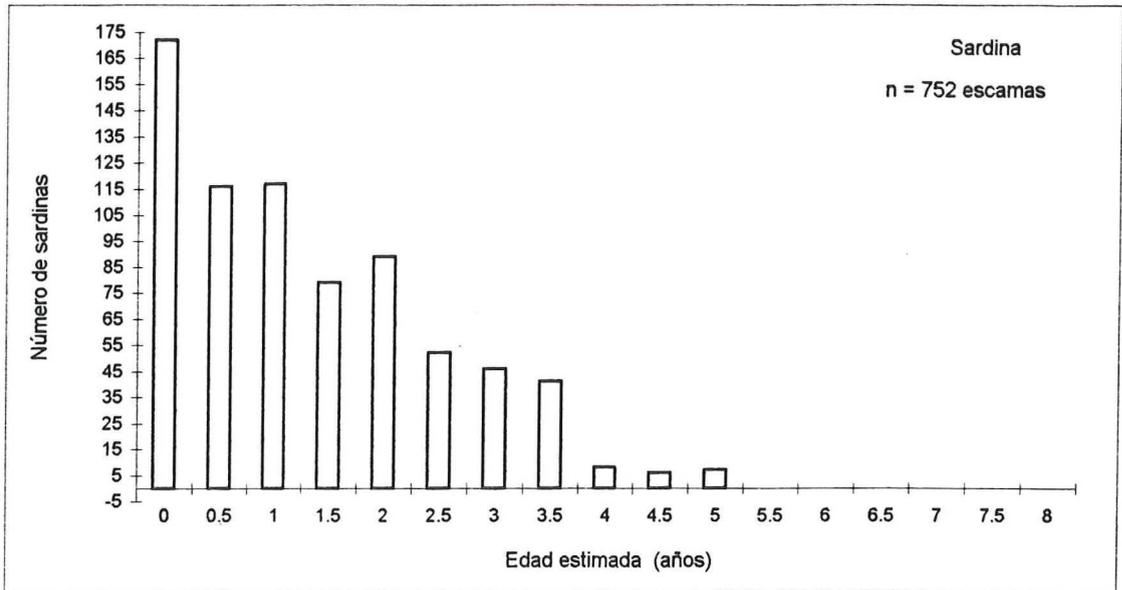


Figura 29. Distribución de frecuencias de las edades estimadas de cada una de las 752 escamas de sardina monterrey depositadas del año 360 al 1900 dC.

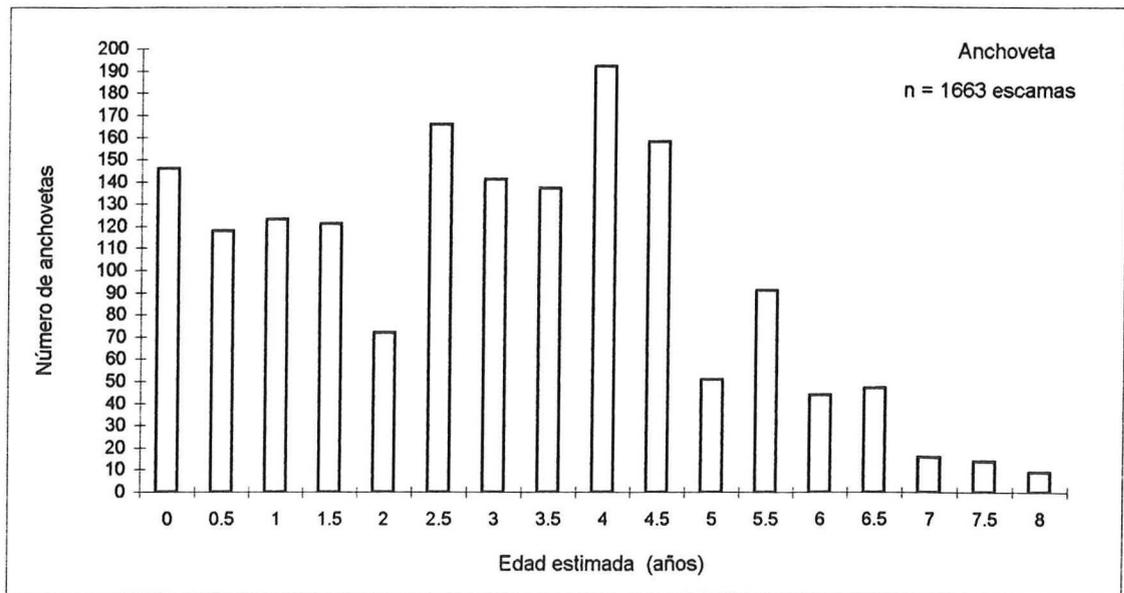


Figura 30. Distribución de frecuencias de las edades estimadas de cada una de las 1634 escamas de anchoveta depositadas del año 360 al 1900 dC.

Adicionalmente, se realizó la representación gráfica de la dispersión de los anchos promedios en relación a la abundancia de escamas recobradas para cada especie (Fig. 31). Estos gráficos aportaron información que fue interpretada de la siguiente manera; cuando las abundancias de escamas recobradas fueron bajas, se tuvo un amplio intervalo de tamaños; para la sardina, densidades menores de tres escamas pudieron tener anchos promedios de 1.0 a 9.0 mm. En la anchoveta, este patrón de variación fue similar, aunque el intervalo de tallas es más estrecho (3.0 a 6.0 mm). Cuando los números poblacionales de estos clupeidos son bajos, resultando en bajas tasas de depositación de escamas, se encuentran bajo un régimen de colapso o contracción de su hábitat que produce una agrupación de los organismos adultos (escamas con anchos mayores a 6.0 mm) con los juveniles (anchos menores a 5.0 mm).

La cronología reconstruida de 1540 años permitió explorar la variación de las edades estimadas en ambas especies en dos escalas de tiempo, la primera en una baja frecuencia de largo plazo (períodos mayores a 100 años) y otra en la escala decadal menor a los 100 años (variación de alta frecuencia). Para el primer caso, se realizó un suavizado con un filtro de 125 años de la serie original de edades estimadas. En la figura 32 a, se observó que esta tendencia de baja frecuencia presenta un patrón de oscilación con un período de 200 a 300 años entre crestas. En la variación de alta frecuencia, se observa un espectro definido de 16 picos de oscilación. Este patrón regular, enfatiza la alta variabilidad de las edades estimadas en lapsos de tiempo de 50 a 70 años.

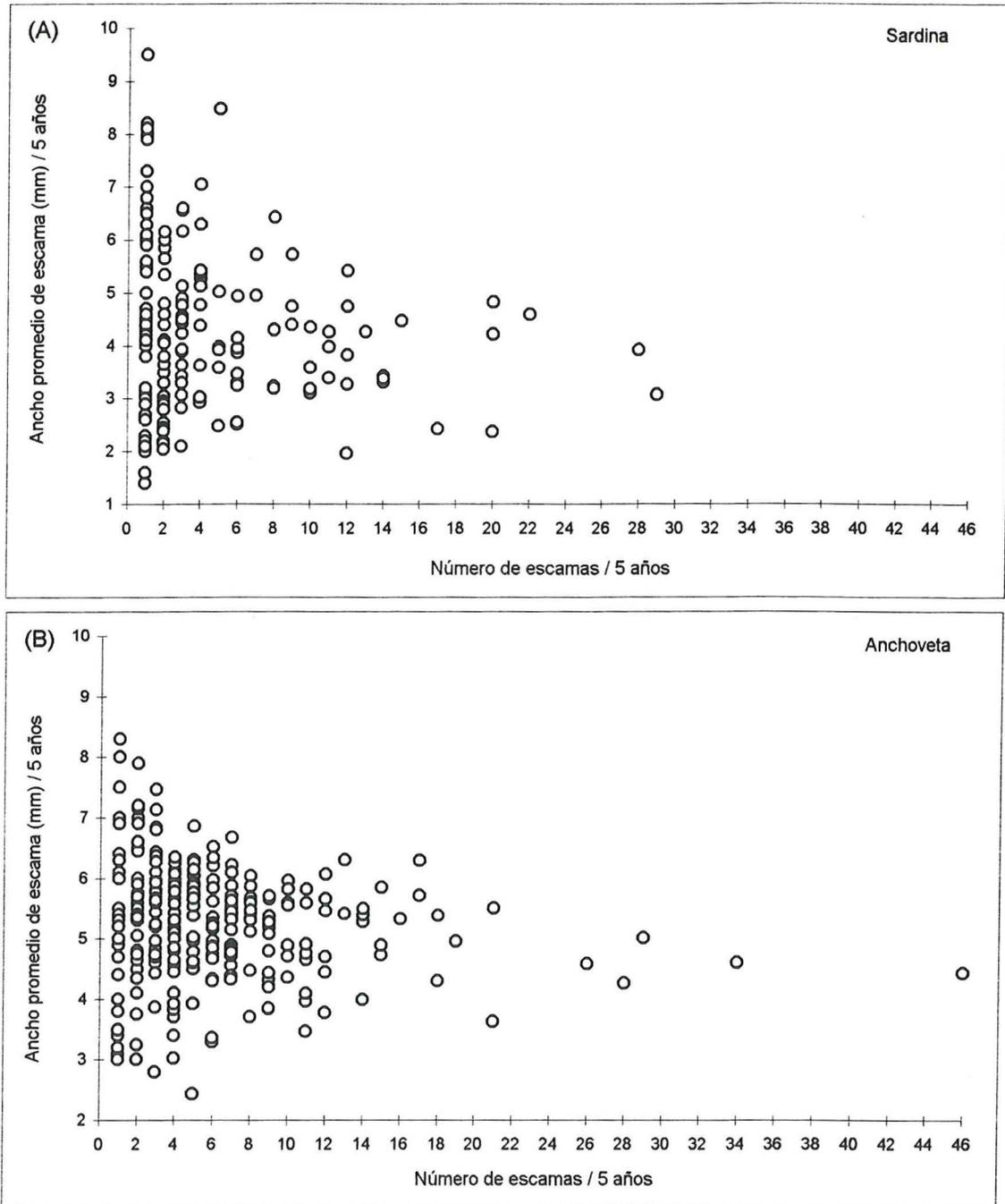


Figura 31. Representación gráfica de la dispersión de los anchos promedio de escamas de sardina monterey (A) y anchoveta norteña (B) en relación a las abundancias de escamas recobradas.

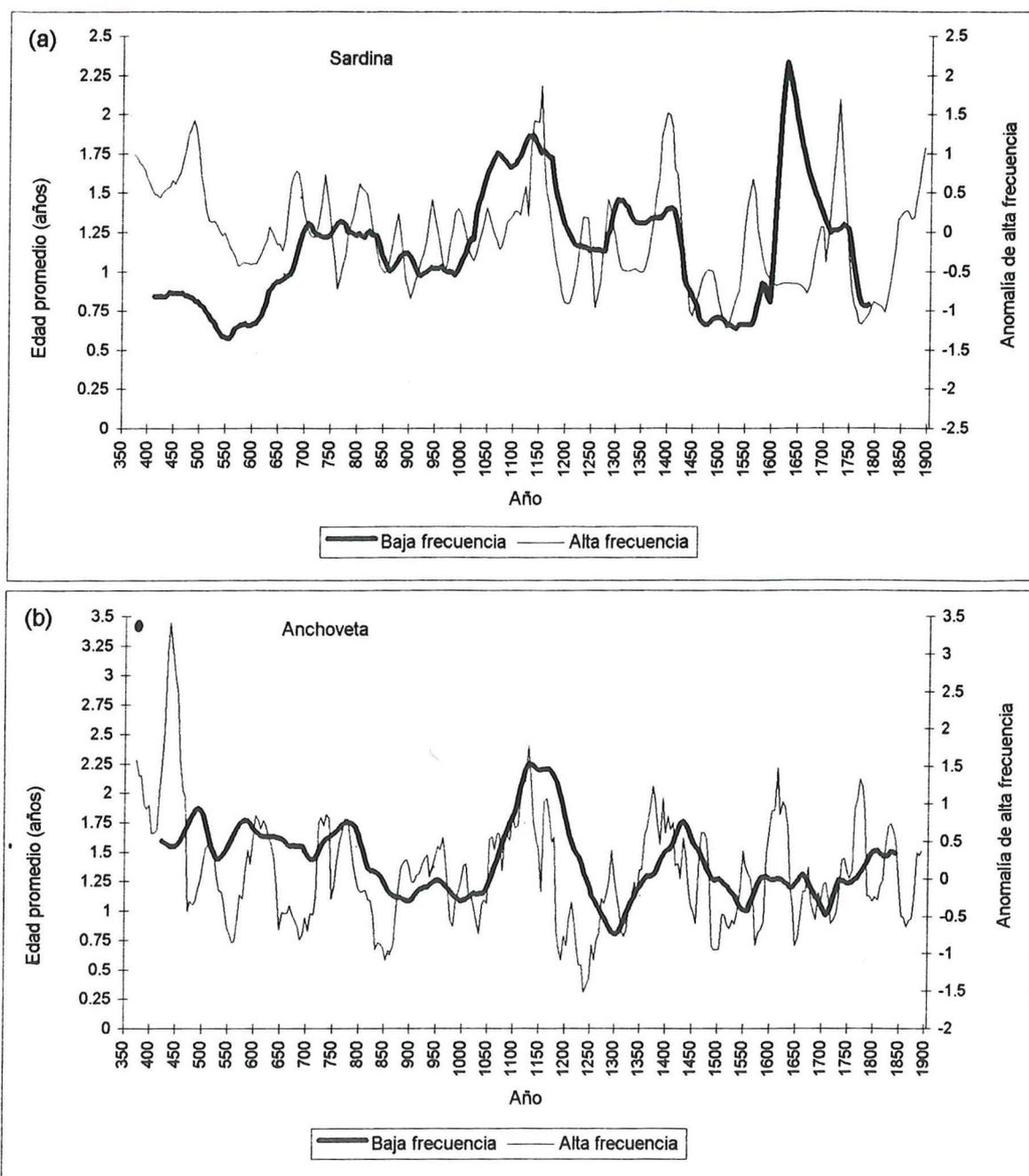


Figura 32. Representación gráfica de las variaciones de largo plazo mayores a 125 años de las edades promedio / 5 años de la sardina (a) y anchoveta (b) como se indica con la línea gruesa. Así mismo, se presentan las variaciones de alta frecuencia menores a 100 años para las dos especies (línea fina).

En la anchoveta, no se encontró un patrón definido de variación de baja frecuencia; sin embargo, se reconocen dos crestas alrededor de los años 1150 y 1400 dC con una duración aproximada de 200 años cada uno (Fig. 32 b). En una forma muy gruesa, se presenta una tendencia de disminución de las edades del año 900 al 1500 dC para un aumento en los extremos de la serie (400 al 900 dC y 1500 al 1900 dC). Las variaciones menores a 100 años presentaron 17 picos de alta frecuencia que en algunos casos coinciden con los de la sardina (como son los períodos alrededor de los años 450, 1125 y 1700 dC) como se puede observar en la figura 32 b.

Con el propósito de valorar la autenticidad de las oscilaciones de las edades promedios provenientes de los anchos de escamas, se realizaron los histogramas de frecuencia en intervalos de 100 años con 50 años de traslape.

La serie de tiempo de la figura 33 muestra en su inicio un período aproximado de 300 años (360 - 660 dC) caracterizado por la relativa alta abundancia de escamas de gran tamaño (mayores de 5.0 mm). Posterior a este lapso de tiempo, se presenta una dramática disminución de los anchos y abundancias de las escamas durante aproximadamente 200 años (710 - 860 dC) para un igualmente repentino aumento de las abundancias con un claro dominio del ancho comprendido entre 2.0 - 4.0 mm (900 - 1010 dC). Este patrón se presenta aparentemente en forma regular hasta llegar al año 1460 dC con una fuerte disminución de la abundancia de escamas hasta llegar a los 1700 donde hay una recuperación de la abundancia con incrementos considerables de sus anchos. Con la finalidad de resumir la información proveniente de esta serie de histogramas, se construyó un mapa de superficie de las distribuciones de los anchos de

SARDINA

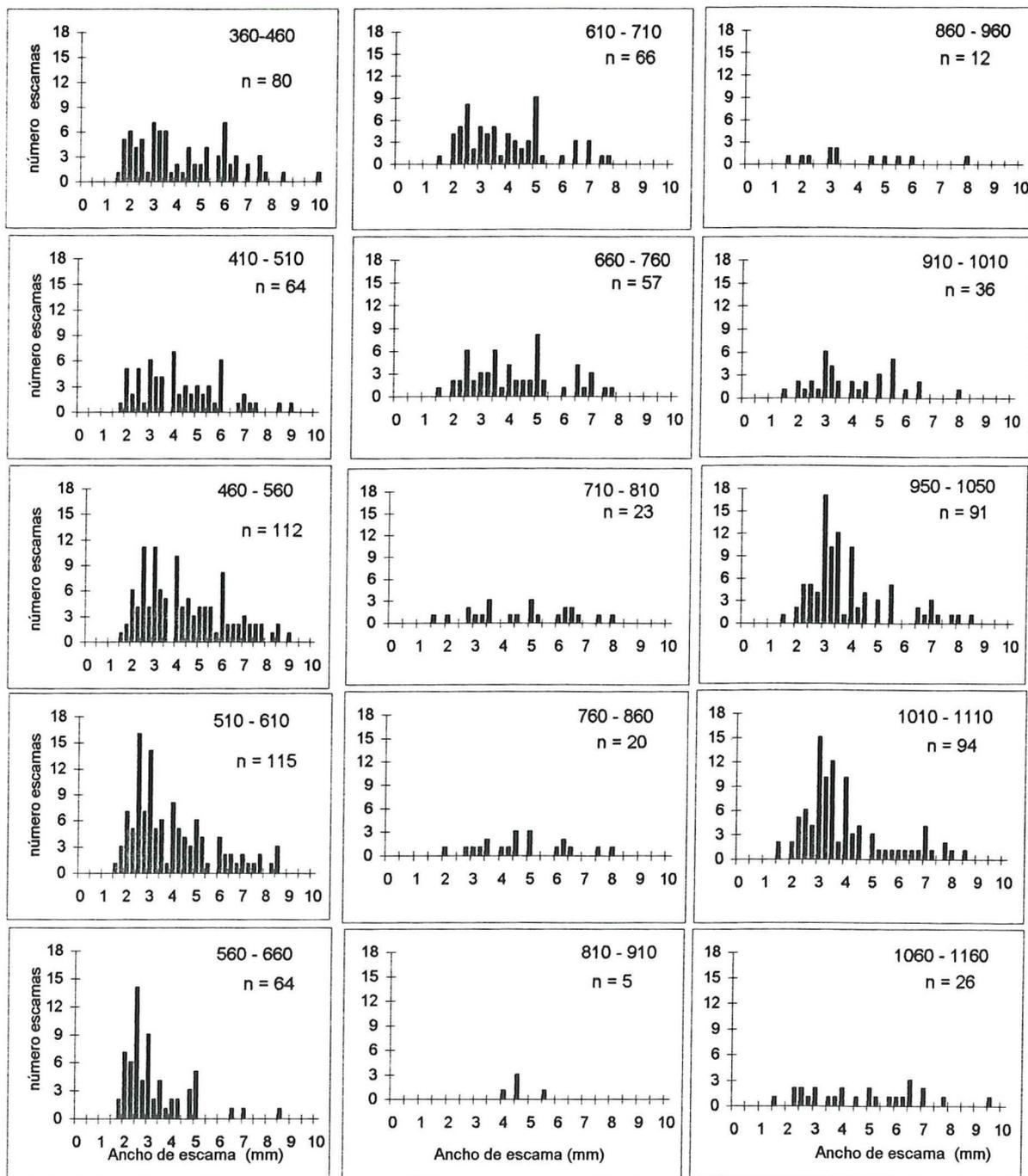
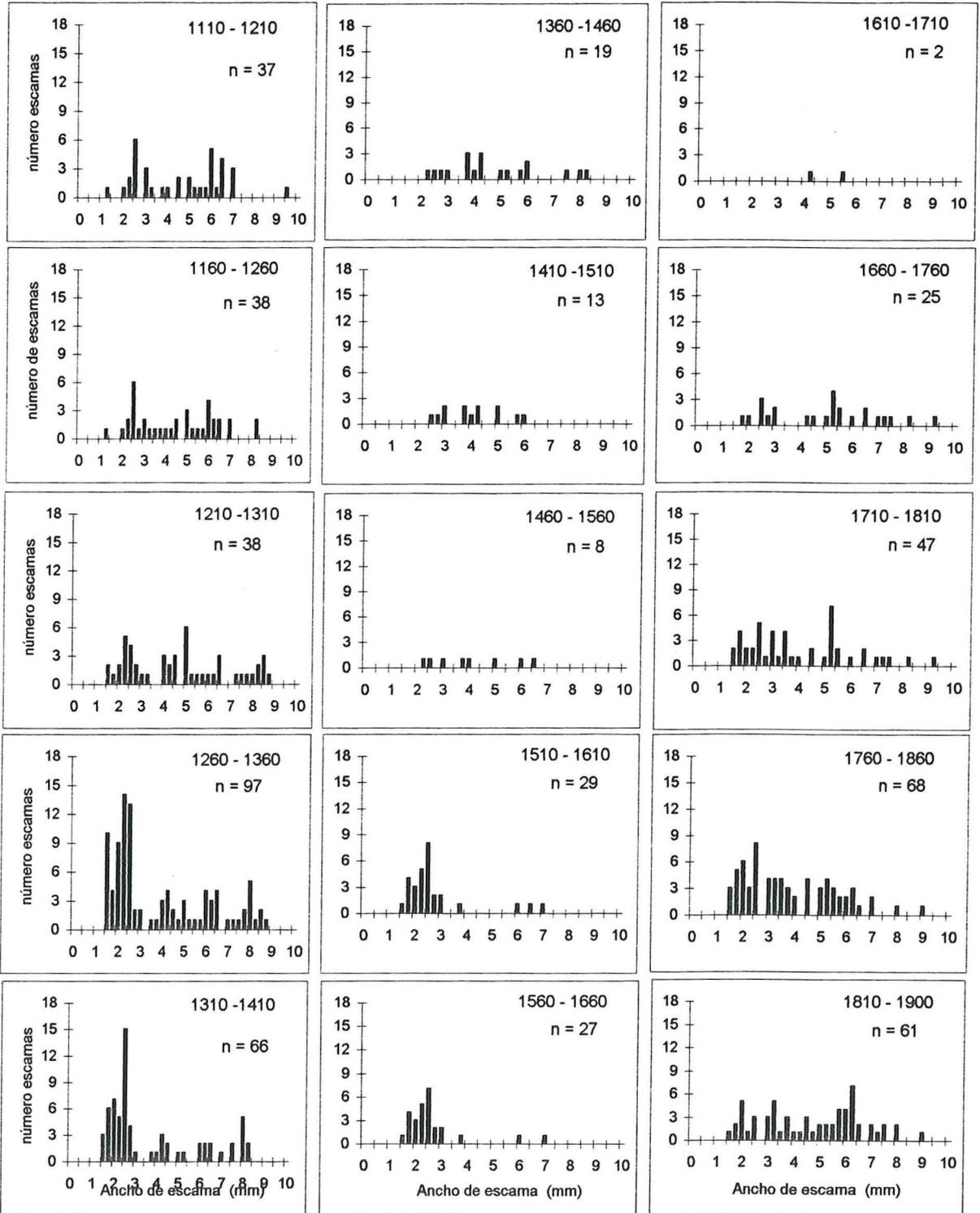


Figura 33. Distribución de frecuencias de los anchos de escamas por cada 100 años de muestreo. Sobre el eje Y se presentan las abundancias de escamas por intervalo de ancho (0.25 mm). Se presenta la serie con un retraso de 50 años para observar el espectro de variación de los anchos de escamas de sardina. La serie de tiempo comprende del año 360 al 1900 dC (en la siguiente página se presenta la continuación de esta serie gráfica).

SARDINA (continuación)



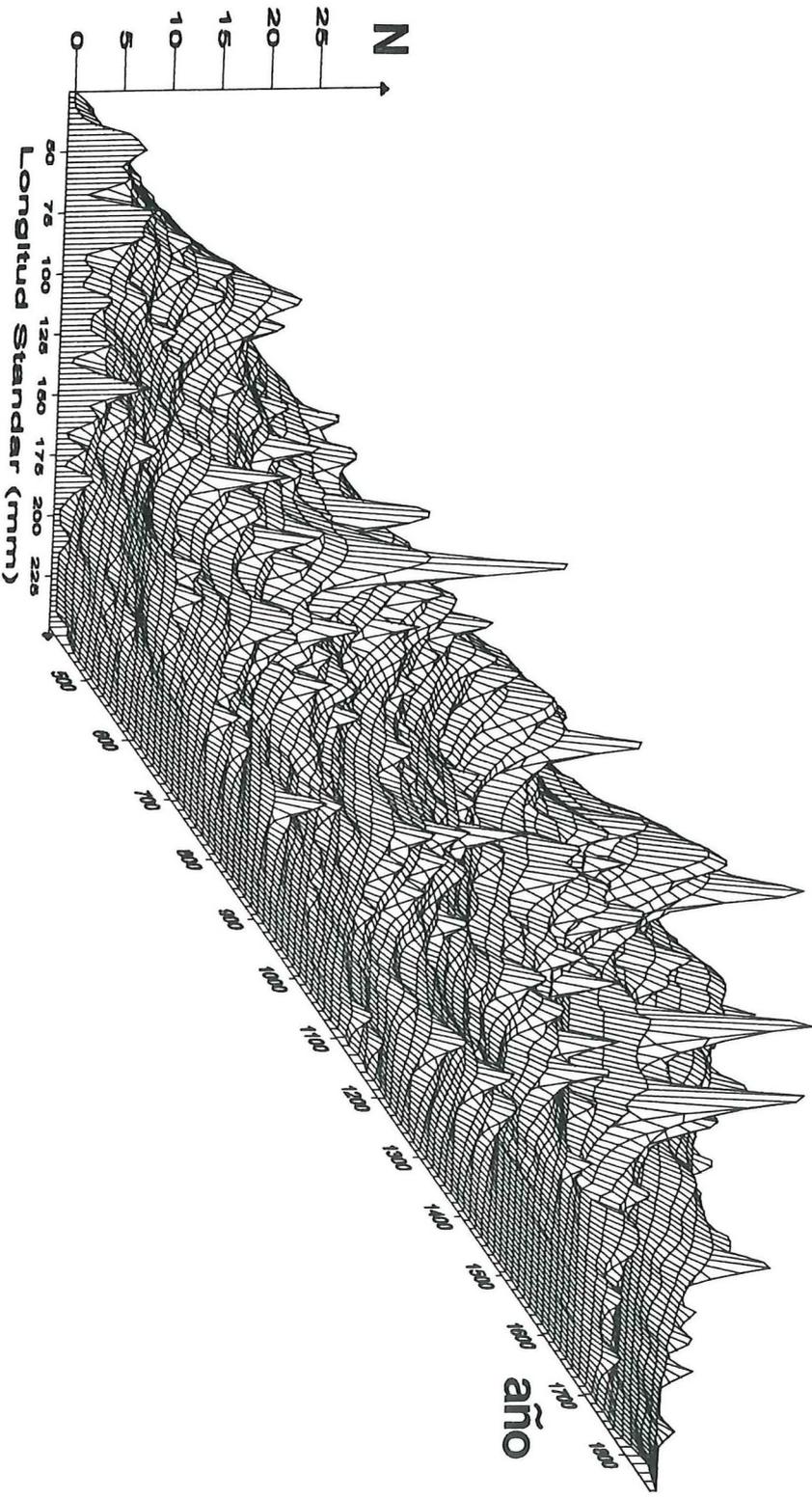


Figura 34. Variación temporal de las distribuciones de las longitudes estándares estimadas a partir de los anchos de escamas preservados por cada 100 años. La sigla N denota la abundancia de escamas por período de depositación.

escamas por cada 100 años. En el caso de la sardina, esta técnica de visualización se resume en la figura 34.

En el caso de la anchoveta no se observa cambios en abundancias o tamaños de escamas tan drásticos como en la sardina (fig.35). En forma general, se reconoce un período de baja abundancia con escamas pequeñas de los años 1260's a los 1350's seguido de una recuperación y un relativamente fuerte incremento de los anchos y abundancias durante inicios de los 1700's hasta finales de los 1800's. El mapa de superficie que resume esta información se presenta en la figura 36.

ANCHOVETA

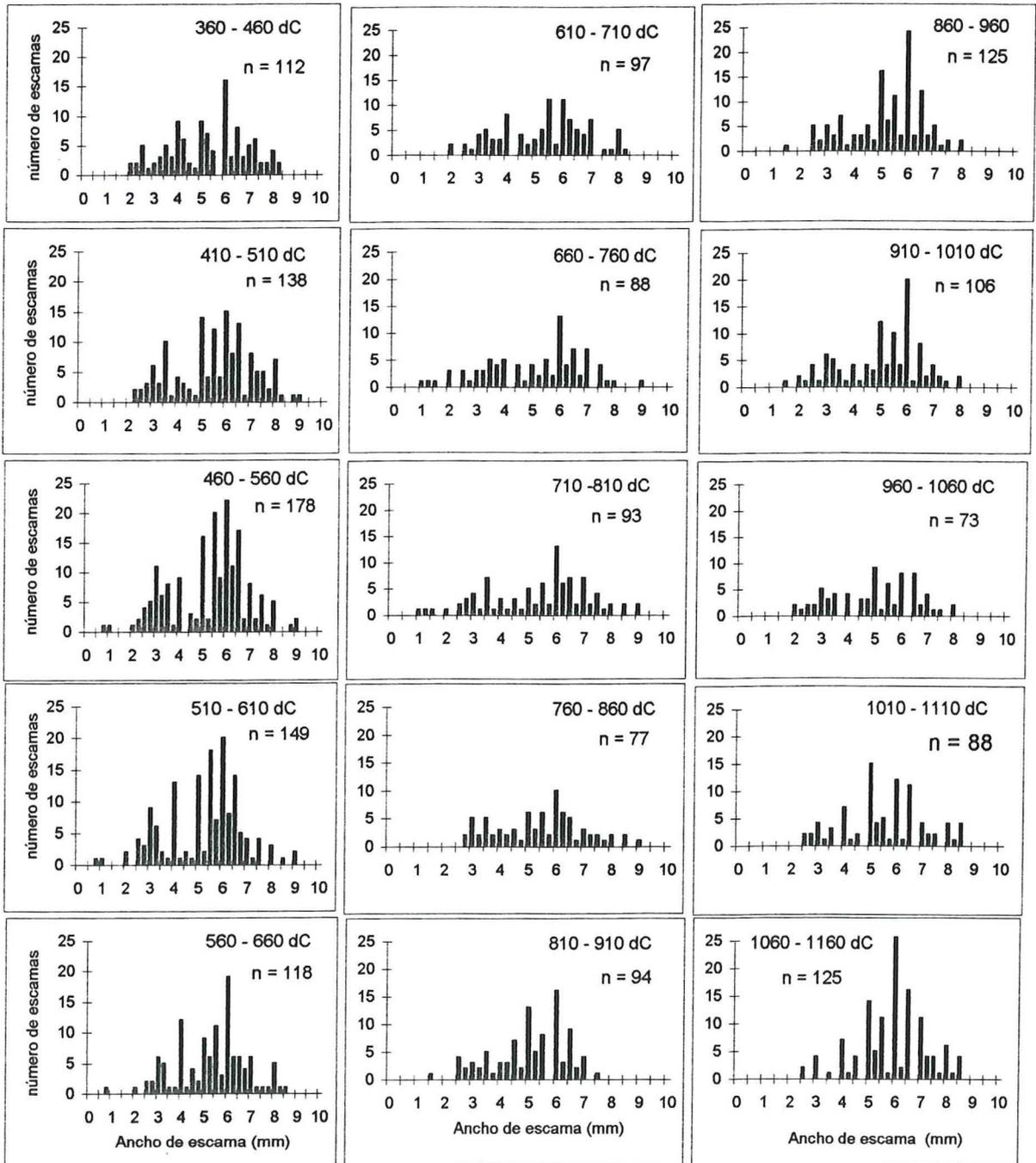
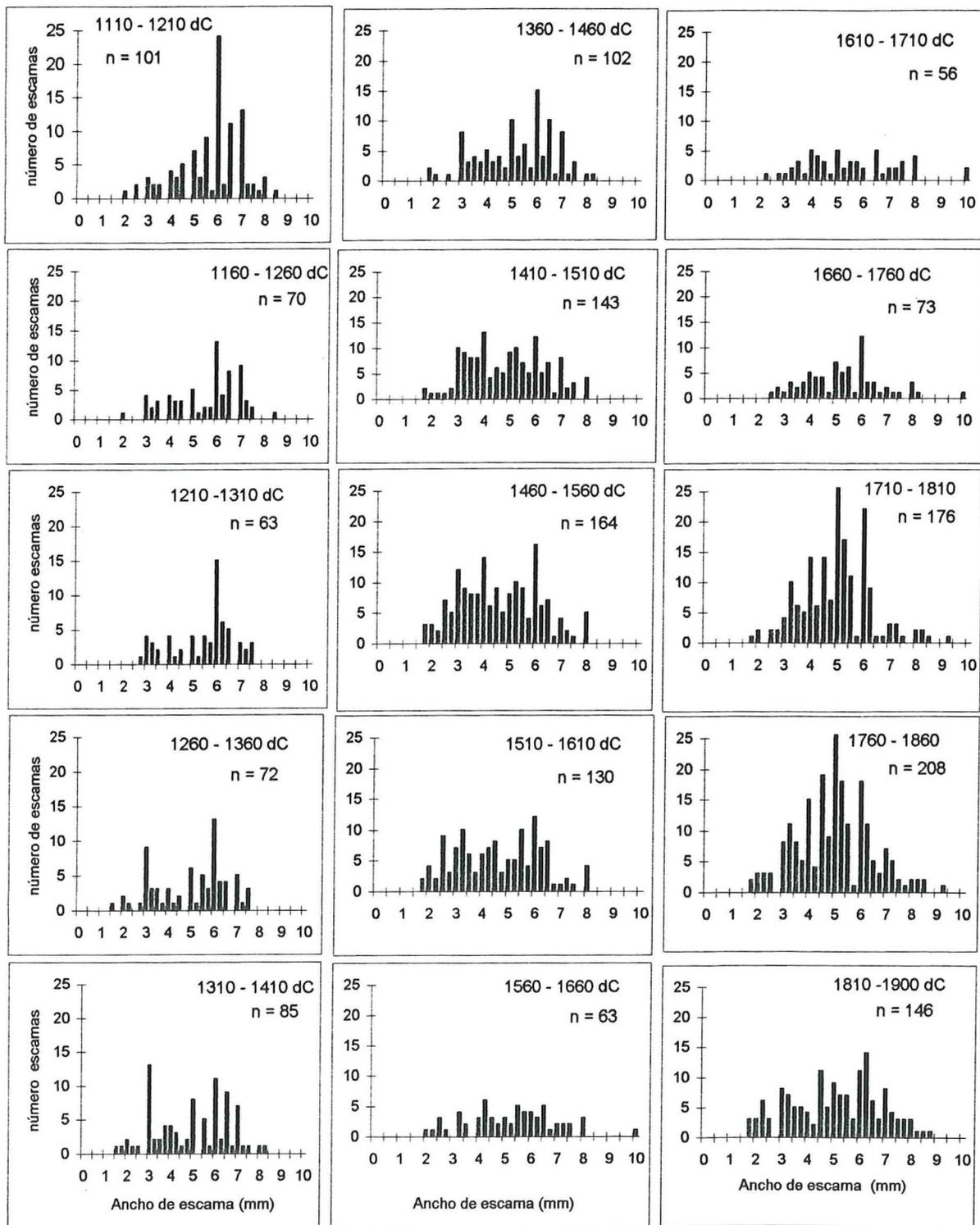


Figura 35. Distribución de frecuencias de los anchos de escamas por cada 100 años de muestreo. sobre el eje Y se presentan las abundancias de escamas por intervalo de ancho (0.25 mm). Se presenta la serie con un retraso de 50 años para observar el espectro de variación de los anchos de escamas de anchoveta. La serie de tiempo comprende del año 360 al 1900 dC (en la siguiente página se presenta la continuación de esta serie gráfica).

ANCHOVETA (continuación)



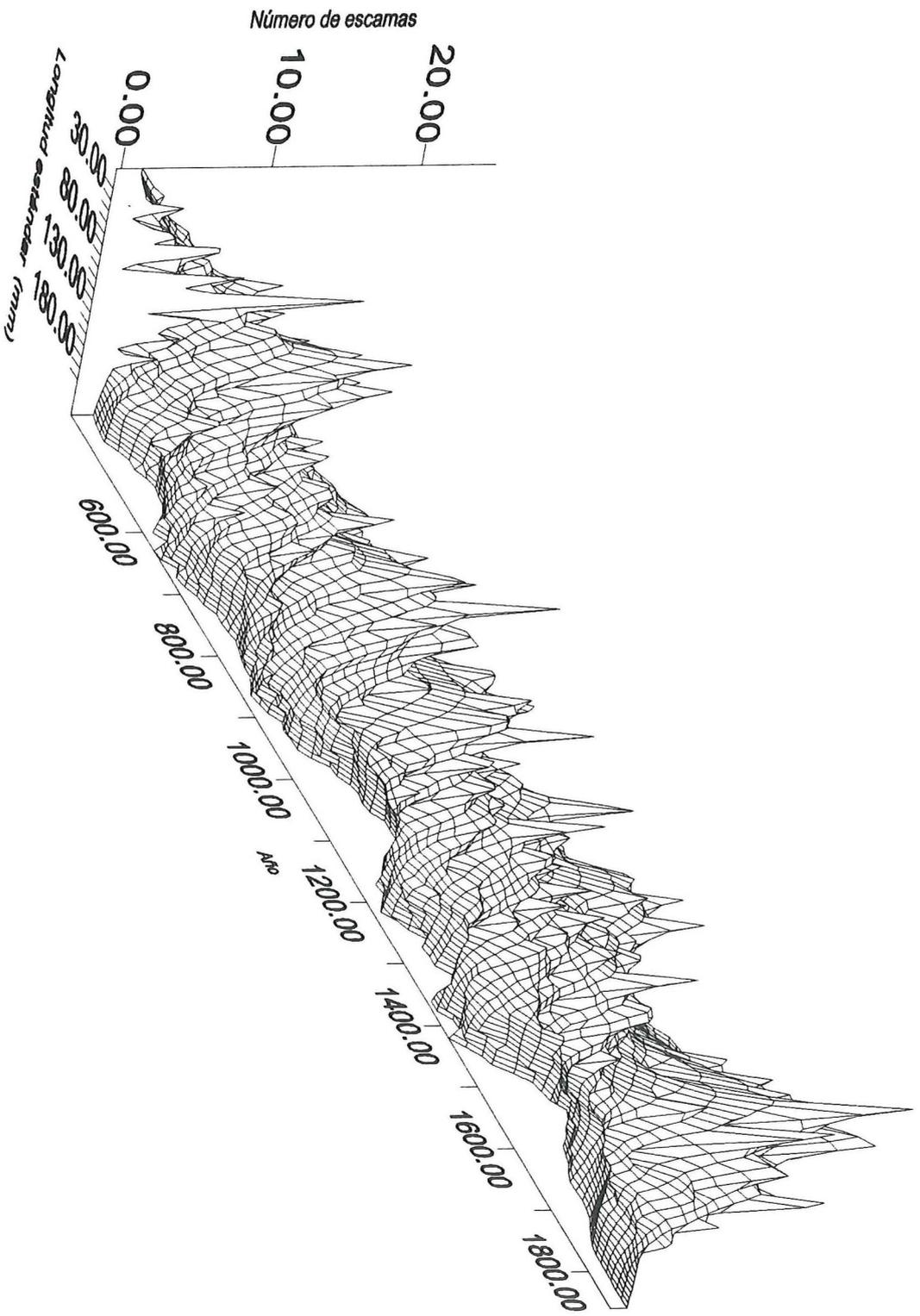


Figura 36. Variación temporal de las distribuciones de las longitudes estándares de anchoveta estimadas a partir de los anchos de escamas depositados por cada 100 años.

VI. Discusión.

VI. 1. Desprendimiento de escamas de sardina en condiciones de cautiverio.

Las abundancias y sitios de inserción de las cinco principales variedades de escamas de *Sardinops sagax caeruleus* son prácticamente iguales a los descritos para *Sardinops ocellata* por Shackleton (1986). En el caso de la anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) no se encontraron diferencias notorias con su similar del Atlántico Sur (*Engraulis capensis*) según lo reportado por Shackleton (1986). Los resultados obtenidos señalan la existencia de morfologías similares entre las escamas de sardina y anchoveta. Se estima que el 30% de las escamas son muy parecidas, pero sólo un 10% es difícil de diferenciar. Con esta observación se estableció un margen de error del 10% en la identificación de las escamas fósiles de ambas especies, lo que significa una base para indicar que las diferencias en abundancias de las escamas de estas especies en los sedimentos no es producto de una incorrecta identificación. Este margen de error en la identificación, contrasta con los resultados de Shackleton (1988) en donde se indicó que más de un 30% de las escamas de las especies de sardina y anchoveta del Atlántico Sur son imposibles de diferenciar.

Se recobraron 14,416 ET del experimento desarrollado en cautiverio y que representaron más del 80% del total. Esto marca claramente que la variedad de escamas que se encuentra sobre los costados del pez (ET) fueron las que se desprendieron con mayor frecuencia. La clara dominancia de las ET en la depositación

ha sido consistente tanto en otros experimentos (Shackleton, 1986) como en los sedimentos laminados (Baumgartner, *com. pers.*). Esta dominancia puede ser explicada por sus sitios de inserción sobre los costados del pez. Los movimientos de locomoción de peces, como la sardina, están basados en ondulaciones que se concentran en la mitad posterior del cuerpo (Wootton, 1989). Esto favorece el desprendimiento de ET durante el nado o en movimientos bruscos causados por persecución y depredación, que se consideran como la principal causa de muerte en ambientes naturales (Wootton, 1989).

La proporción esperada de ET en el fondo del tanque por producto de un simple hundimiento de sardinas muertas es entre 30 y 40% (proporción de ET en la sardina). El 80% de ET en la abundancia total indica que las ET recobradas en el experimento se desprendieron durante la actividad del nado. Esta observación también es similar a lo propuesto por Shackleton (1986), quien propuso el desprendimiento de escamas como el principal proceso que contribuye con estas a los sedimentos. Estas observaciones contrastan con las observaciones de DeVries y Percy (1982), en las que se asume que las escamas recobradas en los sedimentos son producto de una simple acumulación de cadáveres depositados y sepultados.

Las altas proporciones encontradas de ET en los sedimentos de Santa Barbara, sugieren que el desprendimiento de escamas es el principal proceso que contribuye con escamas en la base de esta cuenca. Esto es similar a las observaciones de Shackleton (1986 y 1988) para los sedimentos laminados de Bahía Walvis, Namibia. Las bajas proporciones de los restantes tipos de escamas en el fondo del acuario, confirman que estas son perdidas durante la natación del pez.

Un hecho más que apoya el desprendimiento de escamas a partir de organismos que se encuentran en la superficie como principal vía de acumulación en los sedimentos, es que las escamas son fácilmente digeridas en los ácidos gástricos de los predadores (Wilson *et. al.*, 1985) y las escamas recobradas, generalmente se encuentran en buen estado de conservación. Lo que indica muy probablemente que no provienen de las heces de los predadores.

VI.2. Variabilidad en los flujos de escamas en condiciones de cautiverio.

En el modelo desarrollado para la cuantificación de las tasas de pérdida de escamas (ecuación 5) se encontró que la acumulación de estrés contribuyó de manera notoria, enmascarando la relación con la abundancia de sardinas. Adicionalmente, no se logró la aclimatación de las sardinas cautivas en los seis meses de experimentación, ya que la longevidad promedio dentro del tanque fue de 56 días. Estas altas mortandades en cautiverio no son inusuales en estos clupeidos, en donde se han registrado mortalidades semanales superiores al 70% (Loukashkin y Groody, 1955). Se encuentra bien documentada la delicada naturaleza de la sardina en cautiverio (Kimura y Sakawa, 1972; Shackleton, 1986 y 1988). Esto hace prácticamente imposible su estancia por largos períodos en ambientes controlados (Loukashkin y Grooddy, 1955). Un posible factor que pudo contribuir a las elevadas mortandades fue la alta densidad de organismos confinados. Se mantuvieron concentraciones aproximadas de 80 sardinas / 1000 galones. Estas abundancias exceden a lo recomendado por Loukashkin y Groody

(1955) en que enfatizan no manejar más de 50 sardinas / 1000 galones. Este experimento señaló la fuerte relación entre las condiciones del medio con la debilidad, enfermedad y número de escamas perdidas. Las altas variaciones en las tasas de desprendimiento de escamas en este estudio, estuvieron fuertemente afectadas por agentes estresantes (envenenamiento accidental por sobredosis de medicamentos, entre otros. Ver anexo). El fuerte efecto de esta variable hace difícil una comparación real del flujo de escamas con el medio marino. Es importante recordar que los peces del Suborden Clupeoidea son anatómicamente y fisiológicamente entre los más sensibles de los peces marinos (Loukashkin y Grooddy, 1955). Por ejemplo, variaciones de temperatura y salinidad causaron una pérdida superior al 90 % de las escamas de sardinas en cautiverio (Loukashkin y Groody, 1955).

A pesar de que las sardinas son organismos de temperamento nervioso, el flujo promedio de escamas encontrados en los tres primeros meses del experimento (0.54 escamas / pez/ día \pm 0.24) es muy similar al flujo promedio en cautiverio descrito por Shackleton en 1986 (0.76 escamas / pez / día \pm 0.59). Esto indica una consistencia en las tasas de pérdida de escamas de la sardina en ambientes controlados posiblemente como una respuesta al estrés impuesto por estos ambientes.

VI.3. Interpretación de los anchos de escamas provenientes de sardinas en cautiverio.

La medición de las 14,413 ET desprendidas del conjunto aproximado de 200 sardinas, mostró una tendencia de distribución como una curva normal con una tendencia central alrededor de los 5 mm y con la posible existencia de cinco modos definidos visualmente. Los modelos aplicados (ecuaciones 1 y 3) a esta distribución, permitieron realizar una estimación de las longitudes y edades de los peces donantes de escamas. Esto resaltó la existencia de clases de longitud y edad (Fig. 20 b y c). Las longitudes estimadas (100-180 mm) guardan relación con las observadas directamente en el tanque. Las estimaciones de longitud son una contribución objetiva de este experimento. Se sabía que existía una proporción entre el tamaño de la escama con la longitud del organismo, pero se desconocía esta constante de proporcionalidad (MacCall, 1979). Este experimento establece la clara posibilidad de utilizar las distribuciones de los anchos de escamas (al menos de ET) como una herramienta para visualizar en forma general una estructura de longitudes y en menor grado la de edades. Esto considerando que la variabilidad entre longitud y edad es constante entre los organismos a lo largo de su vida.

La distribución de las edades estimadas en el acuario mostró una dominancia de los grupos de dos y tres años. Esta distribución fue vista como un acercamiento a una estructura de edades que contrasta fuertemente con la proveniente de las escamas

fósiles de los sedimentos, donde los grupos de sardinas de dos años o menores fueron los dominantes. Esto puede ser explicado por la presencia de las sardinas juveniles en las aguas superficiales de Santa Barbara y que constituyen un dominio natural en la abundancia de los organismos de las poblaciones.

La aplicación del sesgo en las distribuciones como un criterio de simetría de una distribución con respecto a una curva normal (Koch y Link, 1971), señaló una clara tendencia a incrementarse en los seis meses de observación. Esto es posiblemente un reflejo del crecimiento de los organismos y de sus escamas. En otros estudios con sardinas en cautiverio, se ha cuantificado una tasa de crecimiento de 0.47 cm / mes para la sardina monterrey (Kimura y Sakawa, 1972). Esta velocidad de crecimiento provocaría (en 24 semanas) un incremento aproximado de 28 mm de longitud estándar, que promovería un incremento de 0.8 mm del ancho promedio de ET. Esto sería suficiente para explicar el incremento continuo de los sesgos semanales en el experimento.

En la cuantificación de las relaciones entre ancho de escamas con las edades de la sardina y anchoveta, se encontró que la función exponencial fue la que mejor describió esta interacción. Este ajuste puede estar indicando un crecimiento indefinido de la escama durante toda la vida del pez, y que aún cuando el crecimiento en talla se disminuya con la edad, el incremento en el diámetro de la escama se mantiene; esto no implica que su velocidad de crecimiento sea constante. Este tipo de crecimiento

indefinido ha sido descrito para otras estructuras de crecimiento en peces. Se ha documentado una relación exponencial entre la longitud del otolito con la edad de la totoaba, *Totoaba macdonaldi*; esto fue explicado como una formación continua de los anuli del otolito durante la vida del pez (Roman-Rodríguez y Hammann, en prensa).

VII.4. Registro Paleosedimentario.

VII.4.1. Variación de las abundancias de escamas.

La consistencia en las abundancias de escamas de sardina y anchoveta dentro de las cuatro losas, es un resultado ilustrativo de la homogeneidad espacial en la escala de centímetros de los sedimentos de la cuenca de Santa Barbara. Esta observación es reforzada por la coherencia en las variaciones temporales de las abundancias de las escamas en las dos especies analizadas en los 1540 años de depositación. Las variaciones paralelas en las abundancias y anchos de escamas en la sardina en las cuatro losas y que son notoriamente diferentes a las de anchoveta, indicaron que la degradación de escamas no entra como factor para cubrir las tendencias de depositación.

Las abundancias de escamas de anchoveta son significativamente más altas que las de sardina (en una proporción aproximada de 2:1). Esto es consistente con las abundancias recobradas en otros núcleos en la cuenca (Baumgartner *et. al.*, 1992). Sin embargo, estudios en cautiverio (Shackleton, 1986 y 1988) han mostrado que la tasa de pérdida de escama de la anchoveta sudafricana es muy inferior (0.48 escamas / pez /

ida) a la de la sardina pilchard (1.5 escamas / pez / día). Las altas concentraciones de escamas de anchoveta norteña en Santa Barbara pueden ser explicados por la biología de esta especie. Es una especie que no presenta migraciones tan marcadas como la sardina y que sus huevos y larvas son más abundantes en las primeras 20 millas náuticas fuera de la costa (Smith *et al.*, 1989). Esto indica que el centro de la población de anchoveta (cuando menos la sección norte) se encuentra prácticamente sobre la cuenca de Santa Barbara, lo que provoca la existencia de un mejor registro en los sedimentos de la población de anchoveta que de sardina. Es posible que también que el centro de abundancia de la sardina en el sur de California se encuentre más afuera de la costa.

Los bajos coeficientes de correlación de los números de escamas entre losas, pone de manifiesto la existencia de una cantidad sustancial de ruido no correlacionado (variabilidad “no explicada”) dentro de la serie de tiempo obtenida. Se encontró que las correlaciones de las abundancias de escamas son mayores y de menor variación que las de los tamaños de escamas. Como es de esperarse, esto indica que el estudio de las abundancias de escamas fósiles es de mayor consistencia que el análisis de sus anchos. En gran parte, esto es por que los tamaños de las escamas dependen de un mayor número de variables que las abundancias de escamas (número, morfología y sitio de inserción al cuerpo vs. número de peces).

El ANOVA aplicado pudo claramente distinguir en el caso de la sardina, la señal temporal (dentro de losas) del efecto del ruido a lo largo de la serie. Esto indica que no existen diferencias sustanciales en las tasas de depositación para las cuatro losas en análisis. Este resultado es similar a los obtenidos por otros núcleos de la cuenca (Soutar

e Isaacs, 1974; Baumgartner *et. al.*, 1992), lo que resalta que la variación en la escala de centímetros entre losas es similar a la variación en la escala de kilómetros.

En el caso de la anchoveta norteña, al ANOVA pudo diferenciar los efectos de la variabilidad temporal dentro y espacial entre losas con los del ruido. Este análisis aplicado tuvo el poder de evaluar las fuertes variaciones de abundancia de escamas dentro de los sedimentos. Sin embargo, se considera necesario el realizar múltiples muestreos con nucleadores similares en la cuenca para comparar la información provenientes de cada núcleo y tener un mayor espectro de la variabilidad espacial de las tasas de depositación de escamas.

Las series de tiempo de los anchos promedios de las escamas de sardina mostraron en forma general un incremento de las tallas durante el intervalo de submuestras del 130 al 210 que corresponde a los años 1000 al 1450 dC. Esta tendencia de incremento es coincidente con el período de calentamiento global en el hemisferio norte, conocido como calentamiento de la edad media (CEM) según Wigley *et al.* (1981) y Wyman (1991). Este régimen de temperatura pudo haber favorecido el crecimiento de la población, reflejado en un aumento en la presencia de adultos.

El estudio de las tallas de escamas contenidas en los sedimentos laminados muestra que especies de clupeidos como la sardina y anchoveta no sólo fluctúan en sus abundancias de escamas (vistas como densidades poblacionales) sino también presentan fuertes cambios en las distribuciones de sus anchos de escamas, las cuales se proponen aquí como una aproximación del promedio de longitudes poblacionales. Estos cambios se presentan en la escala de décadas a cientos de años. Esto establece la fuerte

posibilidad de que estas poblaciones no sólo tuvieran cambios en sus biomásas poblacionales (como lo propuesto por Baumgartner *et al.*, 1992) sino también tuvieran cambios importantes en sus tallas en períodos previos a las pesquerías industriales. Esto modifica lo planteado por Clark y Marr (1955) y Radovich (1982) en donde presentan evidencias que la magnitud de las variaciones en abundancias de sardina en el presente siglo son sólo por efecto de la pesca. El uso de las escamas fósiles puede dar una perspectiva histórica importante de estos cambios. La información generada durante el período pre-industrial elimina el efecto de las pesquerías comerciales y permite la posibilidad de establecer algún patrón de cambio de largo plazo.

La metodología empleada para el análisis exploratorio del uso de las tallas de escamas fósiles como indicadores de variaciones poblacionales, se sustentó básicamente en el empleo de valores de ancho promedio por cada cinco años. Se utilizó este criterio para poder iniciar los análisis de las variaciones en los anchos con una alta resolución (cinco años) para el período de sedimentación recobrado. Debido al bajo número de escamas por submuestra analizada, no fue posible aplicar modelos basados sobre la distribución de las escamas, por lo que no se puede comparar con estos resultados con variaciones en la estructura de longitudes y edades en las poblaciones actuales. Debido a este criterio empleado, la interpretación de los cambios en los anchos promedios, por ejemplo, una disminución en la talla promedio de la población, pudo haber sido originado por un aumento en las abundancias de los juveniles por procesos de reclutamientos exitosos o pudo haber sido causado por una alta mortalidad en los adultos. Con base en que no se presentaron incrementos en las abundancias de escamas

pequeñas dentro de las submuestras, se asumió que los cambios en las tallas promedio fueron causados por cambios en la presencia de los organismos adultos, ya sea por eventos de mortalidad o por patrones de migración. Se reconoce que el empleo del ancho promedio limita las interpretaciones sobre las poblaciones. Se recomienda emplear las distribuciones de los anchos de escamas para tener mayor objetividad en los resultados. Para realizar esto, es necesario aumentar el tamaño de muestra de las escamas. Se recomienda realizar los análisis de tamaño de escamas sobre unidades de sedimentación de 50 o 100 años. Así mismo, para poder establecer si los cambios en la presencia de los reproductores se debe a efectos de la mortalidad o cambios en su distribución espacial, se considera necesario el realizar muestreos en otras cuencas anóxicas al sur (cuenca Soledad, BC) y al norte (fiordos de Vancouver, Ca., Baumgartner com. pers.).

Para la estimación de las tallas y edades promedio/cinco años se aplicaron las ecuaciones 1, 2, 3 y 4 que permitieron transformar por primera vez los anchos de escamas fósiles a valores de longitud y edad, lo que mostró las tendencias generales de variación en las longitudes y edades promedio de las poblaciones de sardina y anchoveta en 1540 años de depositación.

Debido a las limitaciones del empleo del promedio del ancho de escama y del bajo número de escamas por muestra, se decidió utilizar la distribución de los anchos de escamas por cada 100 años (con un traslape de 50 años). Esto presenta la ventaja de que aumenta el número de escamas en análisis y permite realizar comparaciones por lo menos en comportamiento con los cambios actuales en las composiciones de tallas y

edades de las poblaciones de estos peces. La escala de tiempo en que fueron contruidos las distribuciones de los anchos (100 años) dificultan una comparación directa con los cambios decadales en las estructuras de estas poblaciones.

La obtención de las series de baja frecuencia (mayores a 125 años) de la serie de 1540 años de las estimaciones de las edades promedio de sardina, indicó un patrón de variación de edades promedio de uno a dos años en periodos aproximados de 250. Se presentó la última cresta de oscilación a principios de los 1700's (que es considerado como un período cálido dentro de la edad de hielo, Wyman, 1991). Si este patrón de variación se mantuviese, se podría esperar un incremento en las edades poblacionales promedio a mitades del presente siglo. Esto coincidiría con las máximas capturas de sardina en el Pacífico durante los 1930's y 40's (Wolf, 1992). La serie de alta frecuencia (menores a 100 años) resalta la enorme variación de las edades promedio en períodos de 30 a 40 años.

En el caso de la anchoveta norteña, no se encontró un patrón de variación tan definido. Se notó un ligero decremento durante los años 900-1300 dC (condiciones cálidas del CEM) para un ligero aumento a poblaciones de mayor edad que se mantuvo hasta los 1900's. Sin embargo, se observó una ligera tendencia de fluctuación cíclica de las edades promedio dentro de un intervalo de 150 a 200 años. Este patrón de oscilación es similar en duración al de sardina, pero con una menor definición.

Las escamas recobradas de sardina mostraron que más del 70% provinieron de organismos de dos años o menores. Esto contrasta con el 30% de las de anchoveta. La curva de la sardina puede ser amplificada por los fuertes patrones de migración de los

organismos adultos de sardina (Schwegert, 1988; Hargreaves *et al.*, 1994). Esto impide su registro en los sedimentos de edades mayores y que al tener un centro de desove al sur de California (Hernández, 1995), se explica la dominancia de escamas pequeñas provenientes de organismos juveniles. La escasez relativa de las edades menores a los dos años de la anchoveta, puede ser explicado por su distribución en el sentido costa-oceáno. Son pelágicos de hábitos más costeros en aguas menores a 50 m de profundidad que desovan principalmente dentro de los 56 km. (30 millas náuticas) dentro de la costa (Smith *et al.*, 1989; Hernández, 1995). Esto probablemente impide su registro en la cuenca (Baumgartner com. pers.). Es por esto que se considera el registro de la población de anchoveta es más sesgado a las edades grandes que en el caso de la sardina. La distribución de las edades de sardina son coincidentes con las distribuciones teóricas de abundancias poblacionales.

Actualmente, eventos climáticos y su influencia sobre los stocks, no parecen ser suficientes para explicar las recuperaciones de poblaciones como la sardina. Cury (1989) considera necesario estudios de ecología marina y de biología evolutiva para un mejor entendimiento de los procesos biológicos para mantener y recobrar las biomásas colapsadas de sardina. Por otro lado, MacCall (1986) señaló que la declinación en las abundancias poblacionales de anchoveta a mediados de los 1970's y la recuperación de la sardina en este período en la corriente de California, no fueron originados por efecto de la pesca, sino por cambios ambientales que actúan independientemente. Es notoria la gran cantidad de evidencias generadas que apoyan la relación entre cambios climáticos y cambios en los patrones de distribución y abundancia de peces pelágicos. Sin embargo,

debido a la complejidad de estas interacciones, no es factible una predicción de los cambios poblacionales.

Aunque no hay comparaciones directas con el cambio climático en este estudio, las fluctuaciones en las poblaciones de sardina y anchoveta (abundancias y estructuras de edad) parecen estar en forma general relacionadas a cambios climáticos de largo plazo. Esta observación es similar a la realizada en los sedimentos laminados del Golfo de California desde 1730 (Holmgren-Urba y Baumgartner, 1993). Así mismo, estos dos trabajos son coincidentes con las observaciones en que la presencia de anchoveta se asocia a períodos en que la temperatura es baja, mientras que la sardina es abundante en períodos cálidos.

La aparente relación entre abundancias y tamaños de escamas con regimos de temperatura es más compleja de lo que aparenta en primera instancia. Smith y Moser (1988) concluyen que aún no se conoce el efecto del ambiente y su interacción con los controladores poblacionales. Sharp (1989) enfatiza la necesidad de establecer los mecanismos físicos que influyen en las poblaciones. Kawasaki (1989) manifiesta la necesidad del estudio de los ciclos de vida para entender el comportamiento de las poblaciones. Es por esto que se considera indispensable la obtención a futuro de núcleos (Kasten) en la cuenca de Santa Barbara para comparar la variabilidad espacial en las tasas de depositación de escamas y relacionarla con regímenes de temperatura de largo plazo. Así mismo, es indispensable la obtención de sedimentos laminados al sur (Cuenca Soledad, B.C) y al norte (Vancouver, Canadá) para establecer si los cambios en

abundancias y grupos de edad corresponden a disminuciones poblacionales o por patrones de migración. Adicionalmente, se considera de vital importancia estudiar los posibles mecanismos controladores de las variaciones poblacionales en una menor escala de tiempo (decadal, anual o diaria) .con especial énfasis en su efecto en el ciclo de vida de los organismos.

VII. Conclusiones.

1.- Del estudio de los individuos capturados:

- a) Las escamas de sardina monterrey y anchoveta norteña presentan una amplia variación de formas y tamaños (ver anexo). Se identificaron seis tipos de escamas en la sardina y siete en la anchoveta. Cada uno de estos tipos de escama se localiza en una región diferente de los cuerpos de estos peces.

- b) Las escamas típicas en la sardina son las tipo-T y en la anchoveta son las X y Y. Estas escamas-tipo se encuentran en ambos costados, extendiéndose desde la cabeza hasta el inicio de la aleta caudal.

- c) Las escamas tipo-T de la sardina fueron las que presentaron menor variación en forma y tamaño, por lo que sólo este tipo de escama fue utilizado en los modelos para estimar la longitud y edad.

- d) La información proveniente de la medición de las escamas fósiles de sardina y anchoveta, establece una clara posibilidad de utilizar la distribución de los anchos de escamas (al menos de las escamas típicas) como una herramienta para visualizar en forma general cambios en longitudes promedio.

2.- Del experimento en cautiverio:

- a) Del conjunto de escamas que se desprenden de la sardina Monterrey, las escamas típicas son las que se pierden con mayor facilidad (75-90 %). La comparación de la proporción de las escamas típicas en el cuerpo de la sardina con las recobradas del piso del tanque, sugiere que el desprendimiento es la principal fuente de escamas al fondo del acuario (y muy probablemente a los sedimentos).
- b) Las proporciones de escamas típicas desprendidas por número de sardinas casi se mantuvieron constantes en el fondo del tanque; a pesar que las variaciones de abundancias de individuos cambiaron en un amplio intervalo. Lo que indica claramente que las escamas típicas en la sardina son la variedad de escamas que se desprende con mayor facilidad. Esto reduce la posibilidad de cometer error en la identificación de las escamas fósiles entre sardinas y anchovetas.
- c) El experimento desarrollado mostró la fuerte relación entre la salud de los peces (presencia de heridas) con enfermedades y números de escamas perdidas. El factor de estrés impuesto por el cautiverio hace difícil una comparación real de las tasas de desprendimiento de escamas con el medio marino. A pesar de este efecto enmascarador, se cuantificó al inicio del experimento una tasa de pérdida de escamas muy similar a la registrada para la sardina pilchard en cautiverio (Shackleton, 1986).

d) Se estableció para la sardina monterrey y anchoveta norteña una constante de proporcionalidad entre los anchos promedios de escamas típicas con las longitudes y edades. Esto permitió establecer a partir de los anchos de estas escamas, las longitudes y edades de los organismos que fueron donantes de las escamas fósiles y poder hacer una aproximación a las distribuciones de la población.

3.- De los sedimentos:

- a) No se encontraron diferencias significativas entre las tasas de depositación de escamas en las cuatro losas en análisis. La constancia en las abundancias de escamas fósiles de sardina y anchoveta dentro de las cuatro losas, indica la existencia de una homogeneidad espacial en los sedimentos laminados de la Cuenca de Santa Barbara en la escala de centímetros entre losas del mismo núcleo.
- b) Las tasas de depositación de escamas de anchoveta en los sedimentos son significativamente más altas que las de sardina (en una proporción aproximada de 2:1).
- c) Los resultados obtenidos del estudio de las abundancias de escamas fósiles son más objetivos (por depender de menos variables) que en caso de los provenientes del análisis de los anchos (variación en abundancia, forma y posición de inserción).

d) El estudio de los anchos de escamas de la sardina y anchoveta contenidas en los sedimentos laminados mostró en el caso de la sardina y anchoveta que no sólo fluctúan en las abundancias de escamas (que fueron vistas como densidades poblacionales) sino también presentan grandes cambios en las distribuciones de sus anchos (que fueron utilizados como una aproximación de la estructura de longitudes poblacionales).

LITERATURA CITADA.

- Baumgartner, T. R., A. Soutar y V. Ferreira-Bartrina. 1992. Reconstruction of the history of Pacific sardine and northern anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara Basin, California. CalCOFI Rep. Vol 33:24-40 p.
- Clark, F. N. y J. C. Marr. 1955. Populations dynamics of the Pacific sardine. Calif. Coop. Oceanic fish Invest., Prog. Rep. 1953-1955:11-48 p.
- Collins, R.A. y J.D. Spratt. 1969. Age determination of northern anchovies, *Engraulis mordax*, from otoliths. In J. Messersmith, The northern anchovy, *Engraulis mordax* and its fishery 1965-1968. Calif. Dept. Fish Game, Fish Bull No. 147: 39-55 p.
- Cury, P. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 46 (4):670-680.
- De Vries, T. J., y W. G. Pearcy. 1982. Fish debris in sediments of the upwelling zone off Central Perú: a late Quaternary record. Deep Sea Res. 28:87-109 p.
- Emery, K.O. 1960. Basin plains and aprons off southern California. J. Geol. Vol. 48. 464-479 p.
- Escudero, M. A. 1984. Estudio de la pesquería de anchoveta (*Engraulis mordax*) en guas mexicanas. Tesis de Maestría. UNAM. 74 p.
- Gallardo-Cabello, M., 1989. Problemática y alternativas de solución en las investigaciones para el manejo de las pesquerías menores : sardina y anchoveta. Cap. 8 :227-254.

En : Rosa-Vélez J. de la F. González-Farías. Temas de Oceanografía Biológica en México. Ensenada. 337 pp.

- Hargreaves, N. B., D. M. Ware y G. A. McFarlane. 1994. Return of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) to the British Columbia Coast in 1992. Can. J. Fish. Aquat. Ssci. Vol. 51 (2): 460-463 p.
- Hernández-Vázquez, S. 1995. Distribución y abundancia de huevos y larvas de sardina y anchoveta en las costas de California y Baja California y su relación con factores ambientales:1951-1988. Tesis de Doctorado. CICESE. 178 p.
- Holmgren-Urba, D. y T. R. Baumgartner. 1993. A 250-year history of pelagic fish abundance from the anaerobic sediments of the Central Gulf of California. CalCOFI Rep. Vol 34: 60-67 p.
- Kawasaki, T. 1989. Long-term variability in the pelagic fish populations, p. 47-60. En: Long-term variability of pelagic fish populations and their environment (Kawasaki, T., S. Tanaka, Y. Toba y A. Tanaguchi, eds.). Proc. Intern. Symp. Sendai, Japan, 14-18 Nov.1989.
- Kimura, M. y Sakagawa, G. T. 1972. Observations on scale patterns and growth of the Pacific sardine reared in the laboratory. Fishery Bulletin: Vol. 70 (3): 1043-1052.
- Koch, G. S. y R.F. Link. 1971. Statistical analysis geological data. Dover Publications, Inc. New York, N. Y. (E.U.A.). 438 p.
- Loukashkin A.S., y T.C. Groody. 1955. On the Pacific sardine (*Sardinops caerulea* Girard) in aquaria: transportation, handling, maintenance and survival. Proceedings of the California Academy of Sciences. Fourth Series. Vol. XXVIII, (7): 339-353 p.

- Lluch-Belda, D., D. B. Lluch-Cota, S. Hernández-Vázquez, C.A. Salinas-Zavala and R.A. Schwartzlose. 1991. Sardina and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current System. *CalCOFI Rep.* Vol. 32: 105-111 p.
- Lluch-Belda, D., R. A. Schwartzlose, R. Serra, R. Parrish, T. Kawasaki, D. Hedgerock y R. J. Crawford. 1992. Sardine and anchovy fluctuations of abundance in four regions of the world ocean: a workshop report. *Fisheries Oceanography* 1 (4): 339-347 p.
- Mais, K. F. 1981. Composición de edad y cambios en la anchoveta norteña *Engraulis mordax* en su población central. *CalCOFI. Rep.* Vol. XXII. 82-87 p.
- MacCall, A. D. 1979. Recent anaerobic varved sediments of the Sante Barbara and Guaymas basins with special reference to occurrence of fish scales. Reporte administrativo No. LJ-79-24. Southwest Fisheries Center. 29 p.
- MacCall, A. D. 1986. Changes in the biomass of the California Current Ecosystem, p. 33-54. En: *Variability and management of large marine ecosystems* (K. Sherman y L. M. Alexander, eds.). AAAS Select. Symp. Ser., No. 99: 494 p.
- MacCall, A. y M. Prager. 1988. Historical changes in abundance of six fish species off southern California based on the CalCOFI egg and larva examples. *CalCOFI Rep.* Vol. XXIX. 91-101 p.
- Pedrin Osuna, O.A., Ma L. Granados Gallégo y A.C. Villavicencio. 1993. Análisis de la explotación de la anchoveta (*Engraulis mordax*, Girard, 1856) en la costa occidental de la Península de B.C., México del período de 1974 a 1989. *Ciencia pesquera.*, Inst. Nal. Pesca., Sria. de Pesca. México (9):49-62 p.

- Philips, J. B. 1948. Comparasion of calculated fish lengths based on scales from differents body areas of the sardine, *Sardinops caerulea*. Bureau of Marine Fisheries, California Division of Fish and Game, Pacific Grove, California. 99-107 p.
- Radovich, J. 1982. The Collapse of the California sardine fishery: What have we learned?. Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep. Vol. 27: 56-78 p.
- Ricker, W.E. 1992. Back-Calculation of fish lengths based on proportionality between scale and length incrementes. Can. J. Fish. Aquatic Sci. Vol 49 (5):1018-1025 p.
- Schweigert, J. F. 1988. Status of the Pacif sardine, *Sardinops sagax*, in Canada. Can. Field. Nat. Vol. 2: 296-303 p.
- Shackleton, L. 1986. an assesment of the reliability of fossil pilchard and anchovy scales as fish population indicador off Namibia. Tesis de Maestría. Universidad de Cape Town. 93 p.
- Shackleton, L.Y. 1988. Scale shedding: An important factor in fossil scale studies. J. Cons. int. Explor. Mer. Vol 44:259-263.
- Sharp, G. D. 1989. Climate and fisheries: cause and effect- A system review-, p. 239-258. En: Long-term variability of pelagic fish populations and their environment (kawasaki, T., S. Tanaka, Y. Toba y A. Tanaguchi, eds.). Proc. Intern. Symp. Sendai, Japan, 14-18 Nov.1989.
- Smith. P. E. y H.G. Moser. 1988. CaLCOFI time series: an overview of fishes. CaLCOFI Rep. 29: 66-77 p.

- Smith, P. E., H. Santander y J. Alheit. 1989. Comparations of the mortality rates of Pacific sardine, *Sardinops sagax*, and Peruvian anchovy, *Engraulis riggens*, eggs off Perú. Fish. Bull. Vol. 87 (5): 497-508 p.
- Soutar A. 1967. The acumulation of fish debris in certain California coasta sediments. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. Vol. 11:136-139 p.
- Soutar, A., y J. D. Isaacs. 1969. History of fish populations inferred from fish scales in anaerobic sediments off California. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. Vol. 13:63-70 p.
- Soutar, A., y J. D. Isaacs. 1974. Abundance of pelagic fish during the 19th and 20 th centuries as recorded in anaerobic sediment of the Californias. Fish . Bull. 72:257-273 p.
- Vidal, R. 1985. Estructura poblacional y crecimiento de la anchoveta (*Engraulis mordax*, Girard 1856) en Baja California durante 1981 y 1982. Tesis de Maestría, CICESE. 149 p.
- Wigley, T. M., M. J. Ingram, G. Farmar. 1981. Climate and History. Studies in past climates and their impact on Man. Cambridge University Press. 523 p.
- Wilson, R. P., G. P. La Cock, M. P. Wilson, F. Molagee. 1985. Differential digestion of fish and squid in Jackass Penguins, *Spheniscus demersus*. Ornith. scan. 16: 77-79 p.
- Wolf, P. 1992. Recovery of the Pacific sardine and the California Sardine fishery. CaLCOFI Rep. Vol. 33: 76-86 p.

Wootton, R. J. 1989. Ecology of Teleost fishes. Chapman and Hall Press. 385 p.

Wyman, R. L. 1991. Global climate change and life on earth. Chapman and Hall, Inc.
New York, N.Y. 282 p.

ANEXO

**REGISTRO DIARIO DEL 18 DE NOVIEMBRE DE 1992 AL 10 DE MAYO
1993 DE LA DEPOSITACIÓN DE ESCAMAS DE SARDINA MONTERREY
EN EL ACUARIO STEPHEN BIRCH DEL INSTITUTO OCEANOGRÁFICO
SCRIPPS, UCSD.**

	Semana	Muertos	Observaciones		Semana	Muertos	Observaciones
1	12-18 Nov			7	23-30 Dic		
	12				23		
	13	1			24		
	14	2			25		
	15	1			26		
	16	3			27		
	17	1			28		
	18	1			29	1	
2	19-25 Nov			8	31-06 Ene		
	19	2			31	1	
	20	3			1		
	21				2		
	22				3		
	23	3			4		
	24	2			5		
	25	1			6		
3	26-02 Dic			9	7-13 Ene		
	26	1			7	1	
	27	1			8		
	28	3			9		
	29	1			10		
	30	1			11		
	1	2			12		
	2	1			13	2	
4	3-9 D3ic			10	14-21 Ene		
	3	1			14	1	
	4	1			15		
	5				16		
	6				17	24	Sobredosis de Dylox
	7				18		
	8				19		
	9	1			20		
5	10-16 Dic			11	22-28 Ene		
	10				22		
	11				23		
	12	1			24		
	13				25	1	
	14				26		
	15	1			27		
	16				28	1	
6	17-22 Dic			12	29-04 Feb		
	17				29		
	18				30		
	19				31		
	20				1		
	21				2	1	
	22				3	1	
					4	1	

	Semana	Muertos	Observaciones		Semana	Muertos	Observaciones
13	5-12 Feb			18	13-19 Mar		
	5				13		
	6	1			14	2	
	7				15	9	9 sacrificados.
	8				16		
	9	5			17	1	
	10				18		
	11		Adición de 166 sardinas.		19	1	
	12	3		19	20-26 Mar		
14	13-19 Feb				20		
	13	1			21		
	14				22		
	15	7	Sacrificados por hemorragias.		23		
	16				24	9	9 sacrificados
	17	3	1 sardina saltó del tanque.		25	2	
	18				26		
	19			20	27-2 Abr		
15	20-26 Feb				27		
	20	1			28		
	21				29	2	
	22	1			30	33	33 sacrificados por heridas.
	23	1			31	1	
	24				1		
	25				2		
	26			21	3-13 Abril		
16	27-5 Mar				3		
	27				4		
	28				5		
	1				9	2	
	2		Adición de Oxitetraciclina		10	3	
	3	1			11		
	4				12		
	5				13	1	
17	6-12 Mar			22	14-22 Abr		
	6	2			14	1	
	7				15	2	
	8				16	4	2 sardinas saltaron fuera del tanque.
	9				17		
	10	24	23 sacrificados por heridas.		18		
	11				19	2	
	12	1			20	1	
					21	4	

	Semana	Muertos	Observaciones
24	1-10 May	1	
	1		
	2		
	3	1	
	4		
	5	1	
	6		
	7		
	8		
	9		
	10		