

ESTUDIOS DE LA DISTRIBUCIÓN DE LA SARDINA DEL PACÍFICO *Sardinops sagax caeruleus* (Clupeiformes: Clupeidae): HISTORIA, ESTADO ACTUAL Y PERSPECTIVAS

Studies on the distribution of the pacific sardine *Sardinops sagax caeruleus* (Clupeiformes: Clupeidae): History, present state and perspectives

M Martínez-Porchas ✉

(RMP) Departamento de Tecnología de Alimentos de Origen Animal. Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo. Km. 0.6 Carretera a La Victoria Hermosillo, Sonora, México. marcel@ciad.mx.

Ensayo recibido: 11 de marzo de 2010, **aceptado:** 28 de noviembre de 2012

RESUMEN. La sardina del Pacífico (*Sardinops sagax caeruleus*) es una de las especies pelágicas de mayor importancia en el ecosistema del Pacífico Norte; además, contribuye significativamente al desarrollo de la industria pesquera. Sin embargo, esta especie se ha caracterizado por tener una dinámica poblacional compleja, marcada por colapsos naturales, sobrepesca, fenómenos climatológicos y otros. Por décadas, la comunidad científica ha intentado establecer un modelo de distribución para esta especie en aras de implementar adecuados programas de pesca y evitar la sobreexplotación de éste recurso e incluso para predecir su comportamiento ante un fenómeno climatológico. Los resultados de éstos esfuerzos han sido útiles, pero no responden a muchas de las preguntas e hipótesis que aún se tienen. Por medio de técnicas de morfometría, marcado-recaptura, genética y otras, se ha propuesto que la sardina se distribuye desde el Golfo de California hasta Canadá, agrupada en diferentes subpoblaciones que prosperan en ambientes distintos. Para realizar una pesca adecuada, cada sub población debe ser manejada como un solo stock; el problema es que ninguno de los estudios revela cuales son los límites geográficos de cada sub población así como la posible interacción entre ellas. En particular, los estudios de termorregulación representan una herramienta útil para establecer límites térmicos de especies marinas, los cuales podrían ser interpretados como límites geográficos. Con el conocimiento del comportamiento térmico de las diferentes subpoblaciones de sardina, sería posible tener un modelo más preciso de la distribución e interacción entre las diferentes subpoblaciones de la especie.

Palabras clave: Comportamiento térmico, distribución de sardina, grupos de sardina, subpoblaciones de sardina, *Sardinops sagax caeruleus*, termorregulación.

ABSTRACT. The pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) is one of the most important pelagic species in the north Pacific ecosystem; it also contributes significantly to the development of the fishing industry. However, this species has been characterized by a complex population dynamics, marked by natural collapses, overfishing, climatic phenomena and other aspects. For decades, the scientific community has tried to establish a distribution model for this species in order to design adequate fishing programs, avoid the overexploitation of the resource and even predict its behavior during a climatic phenomenon. The results of those efforts have been useful, but do not answer many questions and hypotheses. By using techniques of morphometry, mark and recapture data, genetics and others, it has been proposed that the sardine is distributed from the Gulf of California to Canada, grouped in different subpopulations that thrive in different environments. In order to carry out an adequate fishery, each subpopulation should be managed as a single stock; the problem is that no study indicates the geographic range of each subpopulation and the possible interactions among them. Thermoregulation studies, in particular, are a useful tool to establish the thermal limits of marine species, and may be interpreted as geographic limits. Having knowledge of the thermal behavior of the different sardine subpopulations would make it possible to build a more precise model of the distribution and interactions among the different subpopulations of the species.

Key words: Thermal behavior, sardine distribution, sardine groups, sardine subpopulations, *Sardinops sagax caeruleus*, thermoregulation.

INTRODUCCIÓN

Las sardinias son peces pelágicos pequeños que forman grandes cardúmenes y habitan aguas marinas subtropicales y templadas. El género *Sardinops* es encontrado en la zona éste del Océano Atlántico y Pacífico. Se han reportado hasta el momento 18 especies de sardinias (Hill *et al.* 2006).

La sardina del Pacífico (*Sardinops sagax caeruleus*) también llamada sardina "Monterrey" es una de las más importantes en el mundo por su contribución al ecosistema y a la pesca. Su distribución abarca desde el Noroeste de México hasta el Sureste de Alaska (60 y 50 °N) (Culley 1971; COSEWIC 2002).

Estos organismos pueden alcanzar una talla de hasta 41 cm y una edad de 14 años; sin embargo rara vez sobrepasan los 30 cm y los 5 años de edad, debido al continuo acoso de depredadores y a la actividad pesquera (Hill *et al.* 2006). Sus hábitos alimenticios son omnívoros, su dieta se basa principalmente en copépodos, huevos y diatomeas (McFarlane *et al.* 2005).

En períodos de verano se desplazan hacia el norte del continente, mientras que en invierno la migración es hacia el sur. Dentro de ese desplazamiento ocupa distintos lugares en donde soporta poblaciones de mamíferos marinos, peces y aves; además es un importante recurso pesquero para Canadá, Estados Unidos y México (COSEWIC 2002).

En las primeras décadas del siglo XX se contaba con una gran industria de pesca y enlatado de sardina en el este de Canadá y noreste de los Estados Unidos; sin embargo en los años 40 el volumen de pesca comenzó a reducirse hasta llegar a la desaparición de *S. sagax caeruleus* de ésta zona.

El colapso de la sardina en los años 40's llevó a los investigadores a estudiar sus causas (Radovich 1982); aunque la población de sardina desapareció de las zonas de Canadá y Washington, dicho colapso no ocurrió en las aguas de California, Baja California y el Golfo de California.

Una de las líneas de investigación sugería que el colapso de sardina fue causado por la sobreexplotación pesquera, mientras que la otra argumentaba que el colapso fue producto de cambios en las con-

diciones ambientales que se repiten cada "n" años. La primera teoría enfatizaba que el incremento en la flota de barcos pesqueros y la captura indiscriminada acabaron con la población de sardina; además, en períodos de verano los organismos del norte se pescaban en Canadá, mientras que en invierno estos mismos organismos migraban hacia el sur y eran nuevamente explotados en California, lo cual llevó al mencionado colapso (Radovich 1982).

Por otro lado, Soutar & Isaacs (1969) basados en el hecho de que las corrientes depositan materiales en ciertos lugares aislados de la presencia de organismos bentónicos, y que en éstos lugares se pueden encontrar restos de huesos, otolitos y escamas de organismos pelágicos, estudiaron los sedimentos de un localidad cercana a Santa Bárbara. En base a dichos estudios, los autores sostienen que la presencia y abundancia de sardina ha sido muy irregular en los últimos 200 años, además, en los estudios de los núcleos de caja se registraron al menos 12 colapsos en los últimos 1 850 años. Holmgren-Urba & Baumgartner (1993) obtuvieron resultados similares estudiando sedimentos en el Golfo de California.

También se llegó a pensar que la presencia de anchovetas afectaba a las poblaciones de sardina y que a medida que aumentaba la abundancia de anchoveta las poblaciones de sardina disminuían hasta llegar al colapso. Aunque por otro lado, es probable que en la ausencia de sardinias, las anchovetas hayan tomado prominencia al no haber una competencia por el uso de recursos; es decir, que el decremento en la abundancia de sardinias fue "balanceado" por el incremento en las poblaciones de anchoveta (Radovich 1982).

En el estudio de las causas del colapso, comenzó también a investigarse de manera más profunda la dinámica poblacional de las sardinias, ya que el conocimiento de la dinámica poblacional de los peces es pieza clave para la formulación de adecuados programas de captura y de esa manera evitar la sobrepesca.

Previo al colapso de sardina, se consideraba que la población de estos peces consistía de una sola población distribuida desde Canadá hasta Baja California. En la actualidad aún existe cierta controversia acerca de la distribución de *S. sagax caeruleus*

ya que las diferentes conclusiones a las que llegan diversos autores reflejan la complejidad de estudiar el comportamiento de esta especie (Smith 2005).

Se han realizado varios estudios (mostrados a lo largo de este trabajo) para determinar la dinámica poblacional de la sardina y diferenciar sus subpoblaciones a lo largo del Pacífico Norte en caso de que estas existan. Sin embargo, hay algunas hipótesis que aún deben ser probadas, así como algunas limitantes en la información con la que se cuenta hasta el día de hoy sobre esta especie. Nuevos métodos de estudio han de realizarse para contestar tales hipótesis y relacionar los estudios que se han realizado.

ESTUDIOS REALIZADOS PARA LA IDENTIFICACIÓN DE STOCKS DE SARDINA

En un principio, se llegó a considerar la existencia de una sola población de sardina que migraba desde la península de Baja California hasta Canadá (Hubbs 1925); sin embargo los posteriores estudios mostraron resultados contradictorios. Se ha estudiado la distribución y dinámica poblacional desde distintos enfoques, utilizando distintas metodologías que abarcan desde herramientas rudimentarias como datos de captura, hasta estudios específicos de diferenciación genética.

Estudios de crecimiento, merística y morfometría

En 1925 Hubbs realizó el primer esfuerzo por diferenciar a las sardinas del norte con respecto a las del sur. Bajo el antecedente de que la temperatura está relacionada con el número de vertebras de los peces, se realizó un conteo del número de vertebras de sardinas del norte con respecto a las del sur, encontrando que en las primeras era ligeramente más elevado que el de las del sur, aunque las diferencias no eran significativas. Se concluyó que las variaciones anuales pudieron tener un efecto individual en ciertos organismos y que por lo tanto no podía asumirse que existía una distinción racial entre ambas poblaciones. En este estudio, los autores no aceptaron por completo las diferencias entre las distintas poblaciones y atribuyeron los resultados a

individuos aislados que pudieron sesgar los datos, ya que en ese entonces la hipótesis era la existencia de una sola población de sardina. Sin embargo, Clark (1936 y 1947) realizó estudios similares, encontrando que los organismos de Alaska hasta Punta Eugenia poseían en promedio 51.7 vértebras mientras que los de Bahía Magdalena 50.9.

Otra herramienta utilizada ha sido la talla de los organismos con respecto a su edad. La talla de las sardinas ha mostrado ser una característica particular de las diferentes subpoblaciones de sardina; esto se debe a que las sardinas del Norte o lugares fríos presentan una mayor talla con respecto a su edad en comparación con las del sur. Uno de los primeros reportes de esto fue el publicado por Phillips (1948), quién analizó las tasas de crecimiento de sardinas de tres lugares de la parte norte, central y sur del Pacífico norte, documentando tasas de crecimiento mayores después de los cuatro años en las poblaciones norteñas. Vrooman (1964) reportó que las sardinas del sur (Guaymas) presentaban una talla menor con respecto a su edad (dos a tres años) en relación a las del norte (Bahía de Tomales). Resultados similares fueron encontrados al comparar sardinas de un año y medio de Bahía Magdalena contra las de la costa sur de California (Hedgecock *et al.* 1989); aunque no se ha explicado claramente la razón por la que sucede esto, es una evidencia tangible de que existen ciertas diferencias entre poblaciones de distintas latitudes.

Por último, los estudios anteriores que mostraban diferencias entre sardinas de lugares distantes fueron corroborados recientemente por medio de morfometría de otolitos de organismos obtenidos en tres diferentes lugares (California, Bahía Magdalena y Golfo de California) (Félix-Uraga *et al.* 2005), encontrando diferencias entre los tres grupos; aunque el grupo templado (Bahía Magdalena) presentó mayor similitud al grupo frío (California) que al grupo cálido (Bahía Magdalena). También en el mismo año se reportaron diferencias significativas en cuanto a la morfometría de organismos capturados en Isla Cedros y Bahía Magdalena (Figura 1., De la Cruz-Agüero & García Rodríguez 2005); sin embargo se argumentó que las diferencias encontradas pueden deberse en mayor parte al reflejo de morfo-

tipos inducidos por el ambiente.

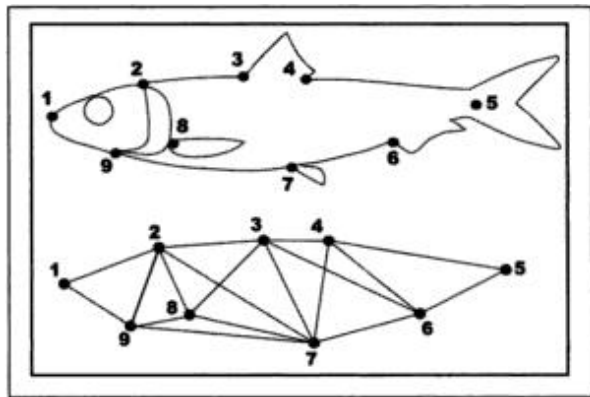


Figura 1. Estudios morfométricos realizados por De la Cruz-Agüero & García Rodríguez (2005).

Figure 1. Morphometric studies carried out by De la Cruz-Agüero & García Rodríguez (2005).

Aunque las diferencias morfométricas en todos éstos estudios son evidentes, todas presentan un grado de traslape entre las distintas poblaciones muestreadas, mientras que las diferencias se acentúan entre organismos de los extremos. Esto ha llevado a pensar que aunque hay evidencia de la existencia de diferentes subpoblaciones de sardina, existe un cierto grado de interacción entre ellos. A la fecha, no se sabe con exactitud cuándo y bajo qué condiciones ocurre la interacción entre subpoblaciones, aunque existen diferentes teorías que sugieren que esto sucede cuando ocurren fenómenos climatológicos o durante la migración estacional (Gutiérrez-Flores 2007).

Volúmenes de captura

Con base en los registros de captura de sardina a lo largo de los años, se han construido hipótesis y modelos acerca de su distribución. Aunque los registros de captura se tienen desde décadas pasadas, fue hasta hace unos años que se analizaron los datos con respecto a la temperatura, latitud y tiempo.

Los diferentes volúmenes de captura, han llevado a considerar la existencia de diferentes subpoblaciones de sardina. Félix-Uraga *et al.* (1996) reportaron que en la península de Baja California había dos puntos geográficos distantes (Ensenada y

Bahía Magdalena) en los cuales el volumen de captura era muy alto, mientras que la captura entre estos dos puntos era muy baja. Además, se observó que las temperaturas superficiales de ambas localidades eran muy diferentes, siendo alrededor de 17-18 °C para Ensenada y 23 °C para Bahía Magdalena, lo que llevó a inferir que se trataba de dos subpoblaciones de *S. sagax caeruleus* distintas, las cuales no solamente ocupaban diferentes zonas geográficas sino que su hábitat térmico era distinto.

Distribución por temperatura

Con base en los anteriores datos de volúmenes de captura, se analizaron las capturas y temperaturas registradas a lo largo de 21 años (1981-2002) en cuatro diferentes lugares (San Pedro, Ensenada, Isla Cedros y Bahía Magdalena). Los resultados sugirieron la existencia de tres subpoblaciones de sardina, las cuales estaban divididas por barreras térmicas y espaciotemporales, en donde la sub población o grupo frío se distribuía en un rango de temperatura de 13-17 °C, el grupo templado en 17-22 °C y el grupo cálido en temperaturas superiores a 22 °C (Félix-Uraga *et al.* 2004) (Figura 2).

En éste modelo hipotético, los tres grupos se desplazan hacia el norte en verano y hacia el sur en invierno. El modelo también muestra una mayor probabilidad de interacción entre los grupos norteños en comparación con un posible traslape con poblaciones del sur tal como se sugirió en los estudios morfométricos.

Áreas de desove

Los primeros estudios acerca de las áreas de desove de sardinas indicaban que sólo desovaban en temperaturas frías (Tibby 1937; Ahlstrom 1954; Lluch-Belda *et al.* 1991) ya que en ese entonces no se tenían reportes de los desoves del Golfo de California; por esta razón también se sustentaba la hipótesis de la existencia de una sola población.

Posteriormente, se observó que las sardinas desovan en zonas muy distantes entre sí; esto para aprovechar el alimento que se concentra en los diferentes lugares, con el objetivo de que las larvas se puedan desarrollar de una manera óptima (Hamann *et al.* 1988). Además, éstas zonas pue-

den presentarse en diferentes latitudes en donde a su vez persisten diferentes temperaturas; por ejemplo, existe un área de desove en las costas de California en donde se ha encontrado abundancia de huevos y larvas a temperaturas de 13-15 °C; en el sur de Baja California se localiza otra área de desove en donde huevos y larvas prosperan en temperaturas de 17-21 °C, mientras que en el Golfo de California se les encuentra en temperaturas de 22-25 °C (LluchBelda *et al.* 1991; Hamman *et al.* 1998; Hill *et al.* 2006); estos datos implican la existencia de diferentes grupos o subpoblaciones de sardina. Por su parte Marr (1960) también describió tres áreas de desove en las diferentes épocas del año desde Punta Concepción hasta el Golfo de California (Figura 3).

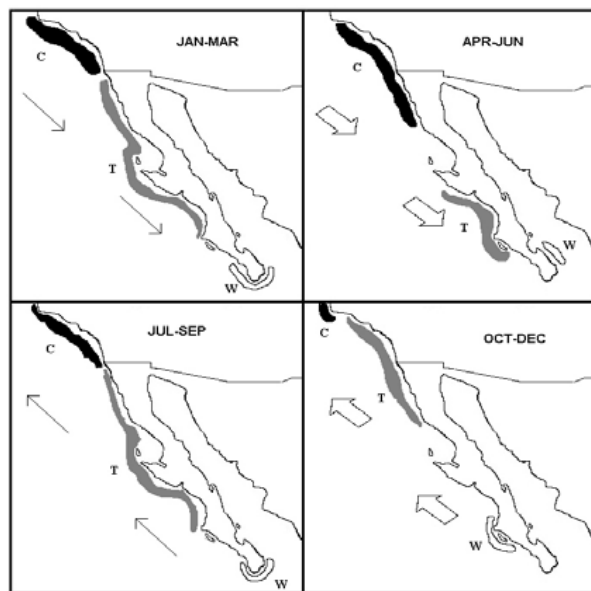


Figura 2. Modelo de distribución de sardina con respecto a espacio y temperatura en las diferentes épocas del año (Félix-Uraga *et al.* 2004).

Figure 2. Sardine distribution model with respect to space and temperature in the different seasons of the year (Félix-Uraga *et al.* 2004).

Estos ambientes tan distintos en donde comienza el desarrollo de las sardinas, puede ser la razón por la cual se encuentran diferencias fenotípicas entre algunas poblaciones, tal como lo han explicado los autores anteriormente citados. Sin embargo, es necesario comprobar si factores ambientales como la temperatura, alimento, intensidad de luz, entre

otros, tienen un efecto sobre el fenotipo de las sardinas, así como sobre la expresión de distintos genes de interés.

Marcado y recaptura

La estrategia de marcado y recaptura es una de las principales técnicas para estudiar la migración de organismos. Aunque es de gran utilidad, sólo existe un estudio reportado con respecto a la sardina del Pacífico (Clark 1947). Posiblemente la falta de éste tipo de estudios se deba a la alta mortalidad que se presenta cuando las sardinas son manipuladas.

Organismos de la costa sur de California fueron marcados y recapturados de 1936 hasta 1942; las sardinas que eran capturadas y marcadas en la costa sur de California eran recapturadas en la Columbia Británica en verano, mientras que en invierno la migración ocurría hacia el sur. Se observó también que las sardinas de San Sebastián Vizcaíno Baja California migraban hacia la Bahía de San Francisco, mientras que organismos de poblaciones más sureñas nunca fueron recuperados (Figura 4). Éstos resultados mostraban la presencia de al menos tres diferentes subpoblaciones de sardina con diferente comportamiento migratorio.

Desafortunadamente, a la fecha aún no es factible utilizar tecnología para llevar a cabo biotelemetría de los distintos cardúmenes de sardina, ya que son organismos constantemente acosados por depredadores y la pesca; además, son organismos extremadamente delicados y mortalidades masivas pueden ocurrir cuando son manipulados.

Genética

Al existir diferencias fenotípicas entre sardinas del norte y del sur, se pensó que estas eran producto de la diferencia genética que había entre las distintas poblaciones, por lo cual comenzaron a llevarse a cabo estudios con la intención de establecer una diferenciación genética.

Los primeros estudios de genética utilizaron reacciones cruzadas de antígenos de eritrocitos, ya que los anticuerpos son moléculas que resultan de la expresión de genes. En estos estudios, se observó que existían diferencias entre tres distintas poblaciones: la sub población de California-Ensenada, la sub

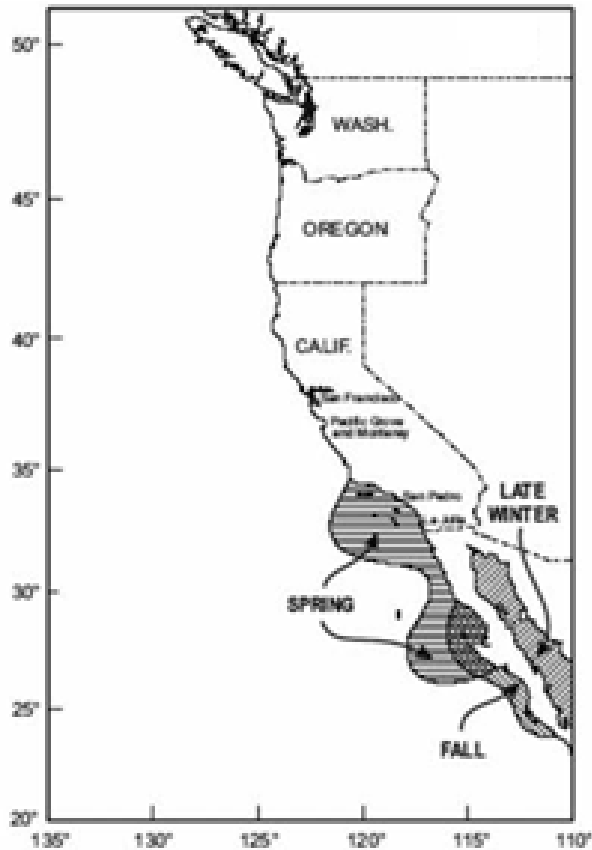


Figura 3. Áreas de desove de la sardina del Pacífico en diferentes estaciones del año (Marr 1960).
Figure 3. Spawning areas of the Pacific sardine in the different seasons of the year (Marr 1960).

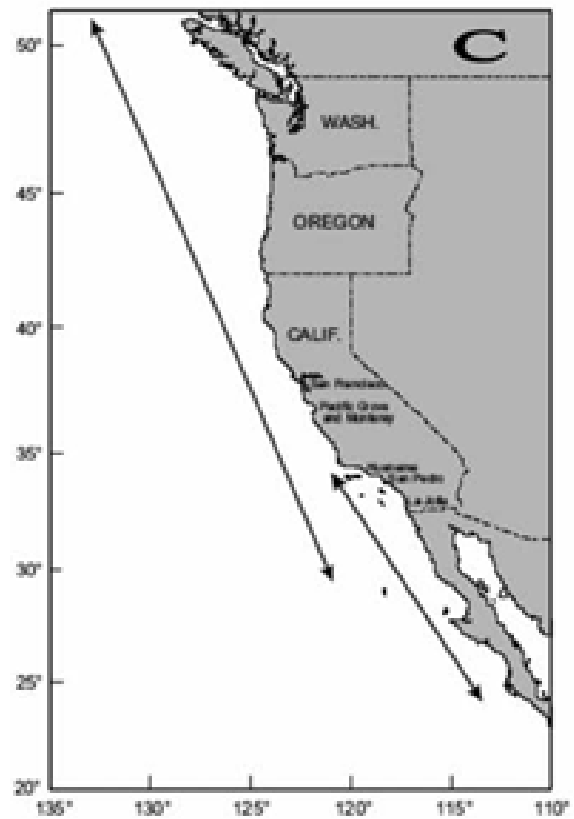


Figura 4. Comportamiento migratorio reportado por Clark (1947) en estudios de marcado y recaptura.
Figure 4. Migratory behavior reported by Clark (1947) in mark and recapture studies.

población de Bahía Magdalena y la sub población sureña del Golfo de California (Sprague & Vrooman 1962; Vrooman 1964). Los resultados sugerían la existencia de diferentes subpoblaciones.

Sin embargo, 25 años después y con una técnica más avanzada, se estudió la genética poblacional de sardinias colectadas desde Bahía Tomales California hasta Guaymas Sonora mediante el uso de aloenzimas, en donde se encontró que la variabilidad entre poblaciones era de alrededor de 1% (Hedgecock *et al.* 1989). A pesar de los resultados, los autores no apoyaron la idea de la existencia de una sola sub población, sino que argumentaron que el hecho de que poblaciones de sardina tan distantes tuvieran los mismos alelos raros es una evidencia

clara de que hay un substancial flujo genético entre las poblaciones, tal como se ha considerado en los estudios de morfometría y merística.

Posteriormente un estudio de las secuencias nucleotídicas del gen mitocondrial citocromo b, reveló que organismos colectados de Vancouver, San Diego, Bahía de Todos los Santos y Guaymas, no mostraban diferencias significativas entre sí, llegando a la conclusión de que *S. sagax* posee una sola poza genética, al menos para el marcador molecular utilizado (Lacomte *et al.* 2004) (Figura 5). Además, se puntualizó nuevamente que las diferencias fenotípicas son respuestas ontogénicas que obedecen a las condiciones ambientales que experimentan los organismos y no a una adaptación local. Es posible que

el ambiente influya la expresión de genes particulares, por lo que un estudio bien elaborado utilizando micro arreglos para analizar la expresión de genes específicos pueda revelar información aun más precisa.

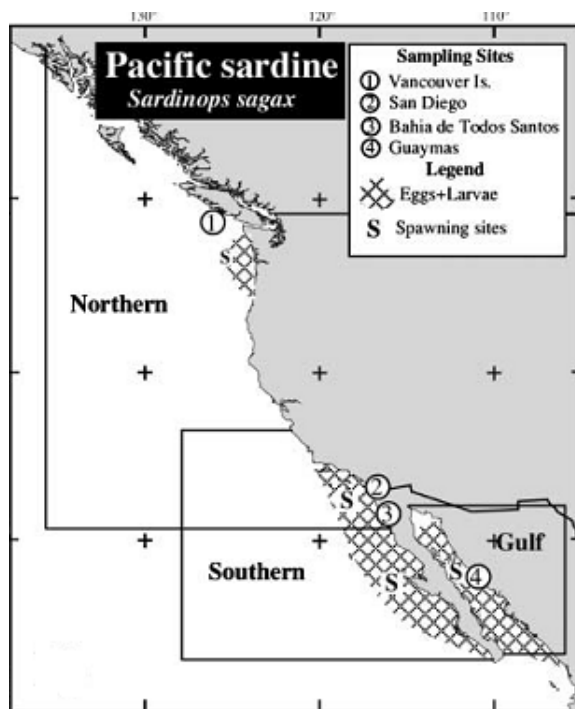


Figura 5. Sitios muestreados por Lacomte *et al.* (2004) para comparar secuencias nucleotídicas entre cuatro diferentes poblaciones.

Figure 5. Sites sampled by Lacomte *et al.* (2004) to compare nucleotide sequences among four different populations.

En estudios más recientes, se determinó la genética poblacional de la sardina estudiando secuencias de genes mitocondriales en organismos muestreados desde Vancouver hasta Guaymas, sin encontrar diferencias significativas; por el contrario se observó una homogeneidad espacio-temporal a lo largo de su distribución; aunque los valores más bajos de flujo genético se encontraron en los extremos de la distribución total de la sardina (Vancouver vs Golfo de California). El autor también atribuyó las diferencias fenotípicas de estudios anteriores a la alta plasticidad de la sardina dentro de su hábitat (Gutierrez-Flores 2007). En un estudio similar, pero utilizando organismos en sus etapas tempranas de vida se in-

tentó diferenciar genéticamente sardinias localizadas en la costa sur de California contra aquellas del Golfo de California, utilizando marcadores genéticos o microsatélites; aunque hubo ciertas diferencias entre las poblaciones, éstas no fueron significativas al tomar en cuenta todos los loci estudiados (Ríos-Vargas 2007).

Anteriormente, se había inferido que las altas fluctuaciones demográficas que se han presentado en las sardinias pudieron de algún modo contribuir a la pérdida de variabilidad genética de algunas poblaciones y por ende habría diferencias genéticas entre los distintos stocks de poblaciones. En contraste, Gaggiotti & Vetter (1999) argumentaron que la sardina posee características tales como largos períodos reproductivos y alta tasa de fecundidad, lo que crea un “efecto de almacenamiento genotípico”, ya que se reproducen desde el primer año de edad y libera hasta 200 000 huevos por estación. Estas características aunadas a las interacciones entre las subpoblaciones permiten suponer que no exista variabilidad genética significativa entre ellas.

Existen también distintos marcadores moleculares que han sido utilizados para la identificación de stocks (aloenzimas, ADN mitocondrial, microsatélites, polimorfismo de nucleótidos, etcétera) y que podrían ser de utilidad para lograr una diferenciación de subpoblaciones (Baldwin *et al.* 2012).

Otros estudios y teorías

La abundancia de alimento es uno de los factores que puede determinar la distribución de la sardina. Las distintas áreas geográficas que presentan abundancia de alimento atraen distintas subpoblaciones de sardina. Como se mencionó anteriormente, las surgencias que ocurren en los diversos océanos del mundo traen consigo nutrientes que se traducen en grandes cantidades de alimento, que puede ser aprovechado por las larvas así como por los adultos, por lo tanto las distintas subpoblaciones pueden estar separadas con base en las diferentes zonas donde existe abundancia de alimento (Lluch-Belda *et al.* 1991).

Por otra parte, las poblaciones del norte presentan anillos de edad mejor definidos que las del sur (Radovich 1982), posiblemente debido a que las

líneas de edad se forman en períodos de invierno cuando el crecimiento disminuye, pero en el caso de los organismos sureños el invierno es menos hostil que en el norte y por lo tanto la desaceleración en su crecimiento es menos pronunciada, impidiendo la formación de anillos definidos como en el caso de las sardinas del norte.

Se ha encontrado también que en ocasiones la edad promedio de una población es diferente con respecto a la otra (Emmett *et al.* 2005), e incluso se ha registrado como va aumentando la edad año con año de sardinas de cierta latitud, lo cual indica que éstos organismos permanecen en el mismo lugar gran parte del año. Considerando dichos patrones de crecimiento, se formuló la teoría de que la sub población de sardina Washington- Canadá es distinta a la observada en California.

También se ha propuesto el uso de parásitos como marcadores biológicos para identificar a las distintas subpoblaciones de sardina. Lo anterior se establece bajo el argumento que algunos parásitos son característicos de un determinado ambiente u área geográfica; además, el uso de parásitos puede revelar información ecológica a cerca del hospedero (migración, áreas de desove, etcétera) (Baldwin *et al.* 2012). Algunos parásitos pueden durar incluso años en el hospedero, por lo que se consideran como una herramienta útil para estudiar dinámica de poblaciones. Algunas de las características que debe tener un parásito que pretende ser utilizado como marcador biológico son: (1) que la infección que causa no resulte en mortalidades selectivas, (2) que sea fácil de recuperar e identificar, (3) que exista una diferencia sustancial en cuanto a la abundancia del parásito de una región geográfica con respecto a otra, (4) que el parásito dure en el hospedero por varios meses u años, y (5) que el parásito sea específico para la especie que se pretende estudiar (Baldwin *et al.* 2012). También se han encontrado algunas diferencias en la composición química de otolitos de diferentes stocks de sardina, aunque estos datos aun no se han publicado (Vetter, inf. pers.).

Otros factores que afectan la distribución de

la sardina

La dinámica poblacional de las sardinas puede ser afectada por diversos factores ambientales. El cambio climático es probablemente el factor que más afecta la distribución de la sardina; la variación térmica anual provoca el desplazamiento de las diferentes poblaciones hacia el norte en verano y al sur en invierno.

Fenómenos como el Niño, incrementan la temperatura del océano y la intensidad de las surgencias, provocando una migración masiva de sardinas hacia el norte (Butler *et al.* 1993), mientras que en años fríos (La Niña) la migración ocurre con mayor tendencia hacia el sur. Esto también provoca que las aéreas geográficas de desove sean desplazadas (Lynn 2003).

Estos fenómenos climatológicos afectan incluso la abundancia de alimento, desde el fitoplancton hasta el zooplancton, lo cual a su vez afecta a las sardinas, sobre todo en los primeros estadios larvarios.

Se ha llegado a considerar que el desorden en el desplazamiento de las diferentes subpoblaciones de sardina, influenciados por fenómenos climatológicos provoca una interacción entre ellas, lo cual puede ser explicado por el modelo de cuenca, que sugiere que las poblaciones de peces se contraen en una zona específica o refugio en condiciones desfavorables (McCall 1990).

SITUACIÓN DEL CONOCIMIENTO CIENTÍFICO DE LA SARDÍNA DEL PACÍFICO

Estudios realizados

Existen bastantes investigaciones relacionadas con la biología de la sardina del Pacífico (su alimentación, rol en el ecosistema, factores que afectan su ciclo de vida), su explotación, importancia ecológica y económica, fluctuaciones de biomasa, estructura genética, etcétera (Baumgartner *et al.* 1992; Bargmann 1998; DFO 2004; Lecomte *et al.* 2004). Incluso existen estudios relacionados con el aprovechamiento de *S. sagax caeruleus* como fuente de alimento y subproductos nutricionales (Castillo-Yañez *et al.* 2004, 2005). No obstante, dado el hecho de que varios de los estudios de ésta especie han sido

motivados por el colapso de la década de los 40 y a su rol en la industria pesquera, los esfuerzos se han enfocado básicamente en dos áreas: su distribución y su comportamiento reproductivo (Hammann *et al.* 1988; McFarlane *et al.* 2005), ya que los problemas de escasez de sardina que se han presentado han colocado al “manejo de stocks” como premisa para evitar una eventual sobreexplotación de este recurso.

La dinámica poblacional se ha estudiado utilizando diferentes disciplinas del conocimiento. Como se demostró (*op. cit.*), la identificación y movimiento de subpoblaciones de sardinas ha sido abordados desde puntos de vista morfométricos, merísticos y de distribución con respecto a temperaturas, condiciones ambientales, presencia de alimento, presencia de otras especies y diferenciación genética.

Carencias en el conocimiento científico de la especie

Los estudios mencionados, han ayudado en cierta medida a regular la pesca de esta especie. A pesar de lo anterior, varios de los estudios se llevan a cabo en zonas cercanas a los diferentes centros de investigación, y en muchas ocasiones se descartan subpoblaciones de sardina que pudieran ser importantes para motivos de diferenciación entre grupos. Por ejemplo, estudios del Norte de Estados Unidos y Canadá analizan diferencias entre sardinas de California y Vancouver, dejando de lado las sardinas de Baja California y el Golfo de California, o viceversa (Watson 1992; Vrooman 1964; de la Cruz-Agüero & García-Rodríguez 2005). Ha sido hasta las últimas dos décadas cuando se han comparado organismos tomando en cuenta todo el Pacífico Norte (Lacomte *et al.* 2004; McFarlane *et al.* 2005).

Por otro lado los estudios ya mencionados se han llevado a cabo en condiciones de campo, es decir, no existe un aislamiento de variables de tal manera que pudiera establecerse con mayor precisión cuales de ellas tienen un efecto sobre el comportamiento de la sardina. Como un ejemplo, podría citarse la teoría de que las sardinas se mantienen dentro de un gradiente óptimo de intensidad de luz, porque se ha observado que en el día permanecen a 20-30 m de profundidad y en la noche migran hacia

la superficie (Emmett *et al.* 2005); de esta manera parecería un hecho que las sardinas se mueven con respecto a la intensidad de luz, sin embargo existen otro tipo de variables que podrían estar interactuando, como la temperatura, alimento, depredadores, y demás. Como otro ejemplo podría mencionarse el hecho de que al no haber diferencias genéticas pero sí fenotípicas en las poblaciones, ha llevado a la hipótesis de que la historia ambiental es la que provoca las diferencias fenotípicas; pero esto solamente podría comprobarse observando el desarrollo de huevos o larvas de diferentes subpoblaciones bajo una misma condición. Algunas de las variables no pueden aislarse en el medio y por lo tanto las inferencias tienden a carecer de la precisión deseada en ciertas ocasiones. Más aún, varias de las conclusiones acerca de la dinámica poblacional de sardina terminan siendo muy generales y en ocasiones contradictorias, llegándose hasta el punto de argumentar que los resultados contradictorios obtenidos en algunos estudios se deben a que “las poblaciones de sardina y su comportamiento son muy variables o son muy complejos” (Barnes *et al.* 1992) lo cual si bien es verdad, no resuelve el problema.

Los estudios de laboratorio utilizando técnicas de acuicultura permiten aislar variables y llevar a cabo estudios más específicos en peces (nutrición, fisiología, genética, biología molecular, etcétera), de tal manera que permiten inferir con una mayor precisión el efecto que una variable ambiental puede llegar a tener sobre una o varias especies de peces. Sorprendentemente, esta herramienta de investigación, no se ha utilizado ampliamente en el estudio de *S. sagax caeruleus*, y no se sabe con certeza si el comportamiento en el campo realmente se debe a los factores atribuidos o existe otro factor interactuando; de esta manera los estudios de laboratorio ayudarían a probar o reforzar varias teorías acerca del comportamiento de la sardina.

Como ya se ha mencionado, en la tarea científica de la identificación de subpoblaciones de sardina, se han encontrado diferencias fenotípicas entre las diferentes subpoblaciones a lo largo del Pacífico Norte; pese a ello, la genética aún no ha validado tales diferencias, argumentándose que las diferencias fenotípicas son producto de la historia ambien-

tal de los distintos stocks. Con respecto a lo anterior, Gutiérrez-Flores (2007) mencionó que existen escasos estudios acerca de la fisiología de *S. sagax caeruleus* y es necesario llevarlos a cabo, ya que ellos se podrían explicar las diferencias entre las subpoblaciones, siendo un aporte significativo al conocimiento de la biología de la especie.

Aunque se ha señalado que los diversos factores ambientales influyen en el desarrollo de algunas características fenotípicas que le permiten a las sardinas explotar diferentes medios, no existe a la fecha algún estudio acerca del efecto de variables ambientales sobre la ontogenia de la sardina para poder validar dicho argumento. Para ello, primeramente debe conocerse y dominarse el ciclo reproductivo de éstos pelágicos, para lo cual tampoco existen estudios a diferencia de otras especies de sardina (Murayama *et al.* 1994). Quizás uno de los primeros esfuerzos por entender el ciclo reproductivo de la sardina del Pacífico en cautiverio se ha realizado en el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), donde se ha logrado madurar a sardinas adultas por medio de la aplicación de un fotoperiodo controlado a la par con una aclimatación térmica (Simon-Díaz 2009).

Por otro lado, se ha observado en los laboratorios de CICESE que las sardinas son organismos muy susceptibles al ataque de microorganismos y parásitos, presentándose mortalidades masivas en períodos cortos de tiempo. Cabe resaltar que tampoco existe algún estudio de inmunología de *S. sagax caeruleus*, y que además no se sabe si las altas mortalidades presentadas en diferentes subpoblaciones pueden deberse también a epizootias que hayan afectado el estado fisiológico de la sardina.

Finalmente, aunque el conocimiento en la distribución y comportamiento de la sardina del Pacífico ha avanzado considerablemente en los últimos años, el estudio científico acerca de su funcionamiento fisiológico se encuentra atrasado con respecto al de otras especies tal como la sardina Japonesa (*Sardinops melanosticus*) en la cual además de su comportamiento y distribución (Wada & Jacobson 1998), se han llevado a cabo estudios relacionados con su ontogenia (Matsouka 2002), maduración sexual (Matsubara 1995), condición nutricional (Ha-

yashi 1994), respuesta fisiológica al marcado y recaptura (Mitani 1983), fisiología muscular (Kamal 1991), entre otros.

De inicio, es necesario estudiar el comportamiento térmico de los peces con el objetivo de relacionar sus límites térmicos con su distribución, así mismo es importante conocer el efecto que la temperatura podría tener en la condición fisiológica de las distintas subpoblaciones de sardina. Para esto existen estudios específicos llamados, estudios del comportamiento térmico o termorregulación (Armour 1991).

TERMORREGULACIÓN COMO HERRAMIENTA ANALÍTICA DE LA DISTRIBUCIÓN DE SARDINA

Termorregulación

Los estudios de termorregulación o comportamiento térmico son útiles para establecer los límites térmicos de los peces y otros organismos acuáticos; es decir que es posible conocer las temperaturas óptimas de peces sin necesidad de seguirlos en el medio natural, además es posible conocer aquellas temperaturas que un determinado pez evita en el medio, así como temperaturas letales y críticas (Armour 1991). Estos datos ayudan a inferir la posible distribución geográfica de una especie con respecto a la temperatura, incluso pueden ser útiles para predecir el comportamiento de poblaciones de peces ante un evento climático o bien para propósitos de acuicultura. También, es útil para determinar diferencias en el comportamiento térmico entre diferentes subpoblaciones de una misma especie.

Estudios de comportamiento térmico de *S. sagax caeruleus*

En el pasado, se había enfatizado la dificultad de establecer límites térmicos para la sardina del Pacífico, debido al constante movimiento horizontal y vertical que presentan (Lluch-Belda *et al.* 1991).

Esta herramienta fue utilizada para establecer los límites térmicos de la sub población o grupo de Ensenada (propuesto por Félix-Uraga *et al.* 2004). Se estudió el comportamiento térmico de *S. sagax* y se observó que la temperatura preferida era de al-

rededor de 18 °C con un rango de 13 a 22 °C; las temperaturas letales inferiores y superiores fueron de 7 y 25 °C respectivamente (Martínez-Porchas *et al.* 2009). Además, al estudiar la condición fisiológica de sardinas aclimatadas a diferentes ciclos térmicos, se observó que cuando las sardinas eran aclimatadas en altas temperaturas que son comunes en localidades del sur (e.g. Isla Cedros, 18-23°C) la integridad fisiológica de las sardinas se veía afectada negativamente (Martínez-Porchas *et al.* 2011), ya que en esta temperatura se elevaban distintos indicadores fisiológicos y de estrés tales como cortisol, glucosa, aspartato aminotransferasa y eritrocitos; mientras que cuando fueron aclimatadas a bajas temperaturas que son características de regiones más al norte (San Pedro, 13-18 °C) éstos indicadores permanecían en niveles normales, similares a los obtenidos cuando se aclimataron sardinas a una temperatura óptima constante (18 °C).

Estos resultados sugieren que el grupo templado es diferente a la de Bahía Magdalena, ya que según lo reportado por Félix-Uraga *et al.* (1996 y 2004) la sub población de Bahía Magdalena experimenta de manera rutinaria temperaturas mayores a 22 °C, condición ambiental que sería fisiológicamente adversa para la sub población de Ensenada; además se observó que los mayores volúmenes de captura para el grupo templado se encuentran en aguas con temperatura superficial de 18 a 20 °C, que no son comunes en las aguas de Baja California Sur y el Golfo de California (en verano). Además, los límites térmicos y capacidad fisiológica no le permiten a la sub población de Ensenada explotar hábitats más sureños en tiempo de verano, ya que encontraría temperaturas críticas e incluso letales.

Por el contrario, los límites térmicos y fisiológicos muestran que el grupo templado puede soportar temperaturas comunes en áreas como el norte de California y Oregón, sin que esto implique un efecto negativo en su integridad fisiológica y supervivencia. Éstos resultados sugieren la existencia de diferentes subpoblaciones de sardina, además de que surge la hipótesis de una mayor interacción entre el grupo templado con grupos más norteños, en tanto que la interacción con sub grupos más sureños (o sardinas de Bahía Magdalena y el Golfo de California)

parece ser menos probable; los resultados encontrados refuerzan el modelo de Félix-Uraga *et al.* (2004) así como los estudios de morfometría de otolitos y genética de poblaciones (Gutierrez-Flores 2007).

Los estudios de termorregulación han mostrado su eficacia en el establecimiento de límites térmicos de la sardina; este ha sido un primer paso, sin embargo es necesario establecer los límites térmicos de las demás subpoblaciones para poder inferir con mayor exactitud la posible interacción entre ellas. Además, es importante considerar en futuros estudios las características morfo fisiológicas encontradas en estudios anteriores, como posibles factores determinantes del comportamiento termorregulador de esta especie.

DISCUSIÓN

Existencia de diferentes subpoblaciones

Las evidencias mostradas descartan por completo la teoría de una sola población distribuida a lo largo del Pacífico Norte.

Partiendo de los datos de captura, se observa que los picos de abundancia y ausencia de sardina a lo largo del Pacífico Norte parece indicar la existencia de poblaciones separadas y distintas, además se ha demostrado que no solamente se encuentran separadas por un cuerpo de agua, sino por barreras térmicas en donde cada población tiene su ciclo de vida bajo diferentes temperaturas ambientales (crecimiento, maduración, desove); a este respecto es difícil considerar que aunque la sardina tiene una gran plasticidad fisiológica, migre hacia zonas en donde el cambio térmico es mayor a 15 °C y es menos probable que permanezca períodos prolongados en esas condiciones. De igual manera, los estudios de comportamiento térmico y el análisis del estatus fisiológico de sardinas aclimatadas a diferentes ciclos térmicos soportan la existencia de diferentes subpoblaciones; en éstos estudios se trabajó con organismos de la Bahía de Ensenada (grupo templado según Félix-Uraga *et al.* 2004) en donde se observó que temperaturas mayores a 23 °C eran letales para éste grupo, es decir, temperaturas que las poblaciones sureñas experimentan comúnmente son letales para el grupo templado; además se concluyó que

había una mayor posibilidad de interacción entre el grupo de templado y el de frío que entre el cálido y el templado, ya que el estatus fisiológico no se veía afectado por las bajas temperaturas (13-18 °C), pero sí por altas (23 °C). Esto último ha sido corroborado por los estudios de morfometría y genética, que indican que aunque existe un cierto grado de traslape entre poblaciones el grado es mayor entre los grupos del norte, presentando al grupo del sur como una sub-población más aislada.

En cuanto a los estudios de genética, sólo uno de ellos ha demostrado diferencias significativas entre las distintas subpoblaciones, sin embargo, todos los autores concluyen que las diferencias fenotípicas encontradas se deben a las condiciones ambientales que experimentan las sardinas durante su desarrollo, ya que son organismos con una alta plasticidad. Hochachka & Somero (2002) explicaron que en ocasiones las diferencias fenotípicas entre individuos de la misma especie pueden deberse a su bagaje filogenético y no precisamente a una variación adaptativa lo cual implicaría cambios genéticos.

Por lo tanto, el hecho de que no haya diferencias genéticas no significa que la población sea una sola, sino que son diferentes subpoblaciones con un flujo considerable de genes entre sí. Este flujo de genes puede deberse a la interacción de las subpoblaciones cuando ocurren grandes desplazamientos (migración), sobre todo cuando ocurren fenómenos climatológicos y se restringe su hábitat; por otro lado, la distribución y transporte de huevos por causa de las surgencias puede ser otra causa que promueva el intercambio genético, especialmente en años fríos (La Niña). Aunque no se han reportado diferencias significativas, no puede descartarse el hecho de que las pocas diferencias encontradas se acentúan en los extremos de la distribución; a medida que avanza la ciencia, las técnicas de genómica y proteómica se han ido refinando, y por lo tanto no puede descartarse la posibilidad de encontrar diferencias significativas en algún punto específico.

Tomando en cuenta que no se han encontrado diferencias genéticas, podría decirse que las diferentes subpoblaciones representan distintas "razas fisiológicas". En el campo de la genética, se ha observado que aunque organismos son idénticos gené-

ticamente, pueden presentar diferencias biológicas con respecto a susceptibilidad a enfermedades, factores ambientales, también diferencias morfológicas y merísticas, las cuales son provocadas por las condiciones ambientales y no por una mutación genética (Vernberg 1962). Por lo tanto, parece evidente la existencia de tres (o más) diferentes grupos de sardina a lo largo del Pacífico norte, sin embargo sus límites o fronteras de distribución aún no están completamente definidas.

Por otro lado, varias de las investigaciones para identificar a los diferentes grupos de sardina no han contemplado al grupo del Golfo de California, o lo han identificado como el grupo cálido que se encuentra entre Bahía Magdalena y el Golfo de California; además, aunque varios estudios se han enfocado en la migración de sardina (Demer *et al.* 2012), la mayoría de las veces se ha prestado más atención a la migración que ocurre de Baja California a California y de California a Canadá, pasando por alto el hecho de que dentro del Golfo de México se han observado patrones de migración de la sardina, en donde hay un movimiento de norte a sur de un grupo de sardinas, desde Guaymas hasta Topolobampo en invierno, e incluso en años fríos (La Niña) se han llegado a encontrar en las costas de Mazatlán (Lluch-Belda *et al.* 1986).

Este conjunto de datos muestra la existencia de diferentes grupos que interactúan entre sí; existen al menos, tres grupos de sardina y posiblemente un cuarto grupo localizado en las aguas del Golfo de California; por lo tanto cada uno debe manejarse como una unidad individual en los programas de pesca.

Situación del conocimiento científico de *S. sargax caeruleus*

Se tienen suficientes estudios de campo concernientes a la distribución y migración de la sardina, pero a pesar de la gran relevancia que tiene la sardina del Pacífico a nivel del ecosistema y de economías locales, es notable que no existan estudios acerca de su funcionamiento fisiológico. Una de las razones de este atraso en cuanto al conocimiento profundo de la especie en comparación con otras, puede deberse al hecho de que por varios años hu-

bo ausencia de sardinas en Canadá, por lo que no había investigación en ese lugar; además, se ha reportado que en la zona de México aun en los años 60 todavía no existían incluso datos registrados de captura de esta especie (Marr 1960). Otra razón, puede ser el hecho de que las sardinas son organismos delicados y ocurren altas mortalidades cuando son manipulados (pesca y transporte).

Las investigaciones ya mencionadas han aportado datos valiosos y han sentado la base para la continuación de los estudios acerca de la sardina del Pacífico. Es a partir de éstos estudios generales que deben comenzar a derivar estudios más específicos para contestar las diferentes incógnitas e hipótesis que aún se tienen. Es entonces importante comenzar a llevar a cabo estudios fisiológicos de la especie. Una de las áreas de la fisiología que podría ayudar en gran medida a establecer límites térmicos y geográficos para las diferentes subpoblaciones de sardina son los estudios del comportamiento térmico.

Comportamiento térmico como herramienta alternativa

Los estudios de termorregulación han mostrado su eficacia para establecer posibles límites geo-

gráficos. Además, el único estudio que se ha realizado (Martínez-Porchas *et al.* 2009) ha reforzado modelos de comportamiento como el descrito por Félix-Uraga *et al.* (2004). Es importante continuar con este tipo de investigaciones en los diferentes grupos de sardinas y de igual manera es importante estandarizar metodologías de manejo, análisis de comportamiento térmico, etcétera y aislar todas las posibles variables que puedan afectar los resultados. Los factores que presentan una mayor dificultad de ser evitados son el estrés causado por los observadores y sobre todo los espacios reducidos en los que a veces se realizan este tipo de experimentos.

Como conclusión general se reafirma la existencia de diferentes subpoblaciones o grupos de sardina. Los estudios realizados no son suficientes para entender por completo la dinámica poblacional de esta especie, por lo que es necesario continuar realizando estudios e incluso llevar a cabo estudios específicos en condiciones de laboratorio. Es de suma importancia tener conocimiento acerca de la fisiología térmica de la sardina para seguir estructurando el modelo de la dinámica poblacional de la sardina del Pacífico.

LITERATURA CITADA

- Ahlstrom EH (1954) Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine. U.S. Fish. Wildl. Serv. Fishery Bulletin 56: 83-140.
- Ahlstrom EH (1957) Distribution and abundance of eggs of the Pacific sardine, 1952-56. U.S. Fish Wildl. Serv., Fishery Bulletin 60: 185-213.
- Armour CL (1991) Guidance for evaluating and recommending temperature regimes to protect fish. U.S. Fish Wild. Serv. Biological Reports 90: 1-13.
- Baldwin RE, Banks MA, Jabocson KC (2012) Integrating fish and parasite data as a holistic solution for identifying the elusive stock structure of Pacific sardines (*Sardinops sagax*). Reviews in Fish Biology and Fisheries 22: 137-156.
- Bargmann G (1998) Forage fish management plan: a plan for managing the forage fish resources and fisheries of Washington. Washington Fish and Wildlife Commission.
- Castillo-Yáñez FJ, Pacheco-Aguilar R, García-Carreño FL, Navarrete-Del Toro ML (2004) Characterization of acidic proteolytic enzymes from Monterey sardine (*Sardinops sagax caerulea*) viscera. Food Chemistry 85: 343-350.
- Castillo-Yáñez FJ, Pacheco-Aguilar R, García-Carreño FL, Navarrete-Del Toro ML (2005) Isolation and characterization of trypsin from pyloric caeca of Monterey sardine *Sardinops sagax caerulea*. Comparative Biochemistry and Physiology Part B 140: 91-98.

- Clark FN (1936) Variations in the number of vertebrae of the sardine, *Sardinops caerulea*-(Girard). Copeia 3: 147-150.
- Clark FN (1947) Analysis of populations of the Pacific sardine on the basis of vertebral counts. California Department Fish and Game, Fishery Bulletin 61: 7-42.
- Culley M (1971) The pilchard-biology and exploitation. Pergamon Press Limited. Oxford.
- COSEWIC (2002) COSEWIC assessment and update status report on the Pacific sardine *Sardinops sagax* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. 19 pp.
- De la Cruz-Aguero J, García-Rodríguez FJ (2005) Morphometric stock structure of the Pacific sardine *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) off Baja California, México. Capítulo 9, 115-125. En: Elewa AMT (ed). Morphometrics: Applications in Biology and Paleontology. Springer, Netherlands.
- Demer DA, Zwolinski JP, Byers KA, Cutter GR, Renfree JS, Sessions TS, Macewicz BJ (2012) Prediction and confirmation of seasonal migration of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the California Current Ecosystem. Fishery Bulletin 110: 52-70.
- DFO (2004) Pacific sardine. No. Report (2004/037). DFO Can. Sci. Advis. Sec.
- Emmett RL, Brodeur RD, Miller TW, Pool SS, Krutzkowsky GK, Bentley PJ, Mc Crae J (2005) Pacific sardine (*Sardinops sagax*) abundance, distribution, and ecological relationships in the Pacific Northwest. CalCOFI Report 46: 122-143.
- Félix-Uraga R, Alvarado-Castillo KM, Carmona-Piña R (1996) The sardine fishery along the western coast of Baja California, 1981 to 1994. CalCOFI Report 37: 188-193.
- Félix-Uraga R, Gómez-Muñoz VM, García-Franco W, Quiñonez-Velázquez C, Melo-Barrera FN (2004) On the existence of Pacific sardine groups off the west coast of Baja California and southern California. CalCOFI Report 45: 146-151.
- Félix-Uraga R, Gómez-Muñoz VM, Quiñonez-Velázquez C, Melo-Barrera FN, García-Franco W (2005) Pacific sardine (*Sardinops sagax*) stock discrimination off the west coast of Baja California and southern California using otolith morphometry. CalCOFI Report 46: 113:121.
- Gaggiotti OE, Vetter RD (1999) Effect of life history strategy, environmental variability, and overexploitation on the genetic diversity of pelagic fish populations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 1376-1388.
- Gutierrez-Flores C (2007) Estructura genética poblacional de la sardina del Pacífico Nororiental *Sardinops sagax caeruleus*. Tesis de Maestría. CICESE. 127pp.
- Hammann HG, Baumgartner TR, Badan-Dangon A (1988) Coupling of the Pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) life cycle with the Gulf of California pelagic environment. CalCOFI Report 29: 102-109.
- Hamman HG, Nevarez-Martínez MO, Green-Ruiz Y (1998) Spawning habitat of the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the Gulf of California: Egg and larval distribution 1956-1957 and 1971-1991. CalCOFI Report 39: 169-179.
- Hayashi A (1994) Nutritional conditions of Japanese sardine (*Sardinops melanosticta*) larvae in the Kuroshio and its adjacent waters. Bulletin of the Japanese Society of Fisheries and Oceanography 58: 145-152.
- Hedgecock D, Hutchinson ES, Li G, Sly FL, Nelson K (1989) Genetic and morphometric variation in the Pacific sardine, *Sardinops sagax caerulea*: Comparisons and contrasts with historical data and with variability in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fishery Bulletin 87: 653-671.

- Hill KT, Lo NCH, Macewicz BJ, Félix-Uraga R (2006) Assessment of the Pacific Sardine (*Sardinops sagax caerulea*) population for U.S. management in 2006.
- Hochachka PW, Somero NS (2002) Biochemical adaptation, mechanisms and process in physiological evolution. Oxford University press. 460 pp.
- Holmgren-Urba D, Baumgartner TR (1993) A 250-year history of pelagic fish abundances from the anaerobic sediments of the central Gulf of California. CalCOFI Report 34: 60-68.
- Hubbs CL (1925) Racial and seasonal variation in the Pacific herring, California sardine and anchovy. State of California fish and game commission fish bulletin No. 8. United States.
- Kamal M (1991) Postmortem changes in myofibrillar ATPase of sardine (*Sardinops melanosticta*) ordinary and dark muscles. Bulletin of the Japanese Society of Fisheries and Oceanography 57: 1077-1184.
- Lacomte F, Grant WS, Dodson JJ, Rodríguez-Sánchez R, Bowen BW (2004) Living with uncertainty: genetic imprints of climate shifts in East Pacific anchovy (*Engraulis mordax*) and sardine (*Sardinops sagax*). Molecular Ecology 13: 2169-2182.
- Lluch-Belda D, Magallón FJ, Schwartzlose RA (1986) Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: Possible causes. CalCOFI Report 27: 136-140.
- Lluch-Belda D, Lluch-Cota DB, Hernandez-Vazquez S, Salina-Zavala CA (1991) Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current system. CalCOFI Report 32: 105-111.
- Lynn RJ (2003) Variability in the spawning habitat of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off southern and central California. Fisheries Oceanography 12: 541-553.
- Marr JC (1960) The causes of major variations in the catch of the Pacific sardine, *Sardinops caerulea* (Girard). In Proceedings of the World Scientific meeting on the Biology of Sardines and Related Species. Rosa H, Murphy GI (eds). Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy.
- Martinez-Porchas M, Hernández-Rodríguez M, Bückle-Ramírez LF (2009) Thermal behavior of the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) acclimated to different thermal cycles. Journal of Thermal Biology 34: 372-376.
- Martinez-Porchas M, Hernández-Rodríguez M, Herzka-Llona SZ, Gutierrez-Millán LE (2011) Evaluation of the physiological status of the Pacific sardine, *Sardinops sagax caeruleus*, acclimated to different thermal regimes based on selected blood parameters. Environmental Biology of Fishes 91: 39-49.
- Matsouka M (2002) Development of sense organs in the Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. Fisheries Science 67: 1036-1045.
- Matsubara T (1995) Seasonal changes in serum levels of vitellogenin and estradiol-17beta related to sexual maturation in rearing female Japanese sardine *Sardinops melanostictus*. Bulletin Hokkaido National Fishery Research Institute 59: 19-29.
- McCall AD (1990) Dynamic geography of marine fish populations. Univ of Washington Pr Seattle. 163 pp.
- McFarlane GA, Schweigert J, MacDougall L, Hrabok H (2005) Distribution and biology of Pacific sardines (*Sardinops sagax*) off British Columbia, Canada. CalCOFI Report 46: 144-160.
- Mitani I (1983) Mortality and physiological changes of sardine *Sardinops melanostictus* after tagging. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 49: 1049-1055.

- Murayama T, Shiraishi M, Aoki I (1994) Changes in ovarian development and plasma levels of sex steroid hormones in the wild female Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) during the spawning period. *Journal of Fish Biology* 45: 235-245.
- Phillips J (1948) Growth of the sardine *Sardinops caerulea*, 1941-42 trough 1946-47. *Fish Bulletin* 71: 33.
- Radovich J (1982) The collapse of the California sardine fishery. What have we learned?. *CalCOFI Report* 8: 56-78.
- Rios-Vargas Y (2007) Evaluación genética de las etapas tempranas de vida de *Sardinops sagax caeruleus*. Tesis de Maestría. CICESE. 126 pp.
- Simon-Diaz M (2009) Maduración gonadal e inducción al desove de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax caeruleus*. Tesis de Maestría. CICESE, Ensenada, México. 106 pp.
- Smith PE (2005) A history proposals for subpopulation structure in the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) population off Western North America. *CalCOFI Report* 46 :76-82.
- Soutar A (1967) The accumulation of fish debris in certain California coastal sediments. *CalCOFI Report* 11: 136-139.
- Soutar A, Isaacs JD (1969) History of fish populations inferred from fish scales in anaerobic sediments off California. *CalCOFI Report* 13: 63-70.
- Sprague LM, Vrooman AM (1962) A racial analysis of the Pacific sardine *Sardinops caeruleus* based on studies of erythrocyte antigens. *Ann. N.Y. Academy of Science* 97: 131-138.
- Tibby RB (1937) The relation between surface water temperature and the distribution of spawn of the California sardine *Sardinops caerulea*. *California Department Fish and Game, Fishery Bulletin* 23: 132-137.
- Vernberg FJ (1962) Comparative physiology: Latitudinal effects of physiological properties of animal populations. *Annual Reviews of Physiology* 24: 517-544.
- Vrooman AM (1964) Serologically differentiated subpopulations of the Pacific sardine, *Sardinops caerulea*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 21: 691-701.
- Wada T, Jacobson LD (1998) Regimes and stock-recruitment relationships in Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*), 1951-1995. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 2455-2463.
- Watson W (1992) Distribution of larval Pacific sardine, *Sardinops sagax*, in shallow coastal waters between Oceanside and San Onofre, California: 1978-1986. *CalCOFI Report* 33: 89-99.