

**Universidad Autónoma de Baja California**



**FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS**

---

**POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA**

---

**VARIABILIDAD INTERANUAL DEL HÁBITAT DE DESOVE DE PELÁGICOS  
MENORES EN LA REGIÓN SUREÑA DE LA CORRIENTE DE CALIFORNIA**

TESIS

Para obtener el grado de Doctor en Ciencias en Oceanografía Costera

Presenta:

**JOSÉ AUGUSTO VALENCIA GASTI**

Tutores académicos:

Co-Director: Dr. Timothy Baumgartner McBride

Co-Director: Dr. Reginaldo Durazo Arvizu

Sinodal: Dra. Bertha Lavaniegos Espejo

Sinodal: Dra. Gabriela Montaña Moctezuma

Sinodal: Dr. Roberto Félix-Uraga

Ensenada, Baja California, México, marzo del 2016.

## Variabilidad interanual del hábitat de desove de pelágicos menores en la región sureña de la Corriente de California

### Resumen

Un elenco de peces pelágicos con elevadas biomásas son claves en la función del ecosistema de la Corriente de California. Están representados principalmente por la sardina, anchoveta y las macarelas, y son el eslabón trófico intermedio entre el plancton y los niveles tróficos superiores. Su ciclo de vida es multianual, tienen una reproducción ovípara y desoves múltiples en el transcurso del año que les permiten ocupar una amplia distribución e incluso estar sujetas a pesquerías desde México hasta Canadá. Sin embargo, su distribución y abundancia está relacionada a las características de los ambientes que ocupan. Hábitats preferenciales identificados principalmente en el gradiente costa-océano regulados a través de la respuesta directa o indirecta de los diferentes estadios de vida, a los cambios estacionales e interanuales en la circulación y producción de alimento, así como la respuesta fisiológica a la temperatura. Los peces pelágicos menores por lo tanto, son indicadores de la respuesta del ecosistema frente a cambios en el clima del océano en la escala interanual-decadal.

La estructura de esta tesis consiste en tres capítulos que describen el ciclo de vida de las cuatro especies de pelágicos menores y evalúan los patrones de distribución y abundancia frente a la variabilidad interanual-decadal. Se utilizaron las observaciones derivadas de la distribución y abundancia de los huevos epipelágicos obtenidos por el sistema continuo de colecta CUFES (*Continuous Underway Fish Egg Sampler*) de los programas de investigación de CalCOFI (*California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*) e IMECOCAL (Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California). El primer capítulo se hace una revisión de los patrones de distribución y el ciclo de vida de las especies del Sur del Sistema de la Corriente de California, desde aguas de la Ensenada del Sur de California hasta la península de Baja California. Se discuten los principales forzamientos que mantienen y estructuran los hábitats de desove en las diferentes escalas temporales y espaciales, y se revisa el concepto biológico de las subpoblaciones (“stocks”). En el segundo capítulo se cuantifica el área de desove del stock norteño (también llamado Frío o subártico) en aguas de la Península de Baja California y su variación interanual en las primaveras de 2000 a 2013. Se construye un algoritmo de clasificación para interpolar y analizar el área de desove de la sardina y se estima la proporción del stock en base a la probabilidad del modelo y las temperaturas características del hábitat de desove. En el último capítulo, se evalúa el forzamiento regional del campo de presión atmosférica que controla los patrones de circulación del viento en el establecer la condición y uso de los hábitats preferenciales de la sardina, anchoveta y el charrito.

Los resultados del análisis de la información de CUFES sustentan la hipótesis de una preferencia por hábitats de desove, caracterizados por diferentes características ambientales. La anchoveta con una distribución relativa hacia aguas de surgencias costeras, la sardina en aguas más transicionales asociadas con la posición del frente de surgencia y el charrito hacia aguas más oceánicas correspondientes al flujo de la CC. El hábitat de desove puede contraerse/expandirse entre años en función de los cambios del rotacional del viento y la respuesta inter-correlacionada del océano. Una estructura e intensidad del campo de viento, controlada por la Alta Presión atmosférica centrada en

aguas sureñas del Sistema de la Corriente de California. Los forzantes cambian la intensidad del transporte geostrofico y el transporte de Ekman, modifican las características físico-químicas del hábitat que ocupan las especies. Una respuesta que es observada por los cambios interanuales en el área de sus hábitats de desove durante 2000 a 2005, utilizando la topografía dinámica como indicador de la extensión del hábitat. La mayor extensión latitudinal del hábitat de desove se observa en la sardina. Especie de mayor densidad de huevos y con centros de desove en aguas surcentrales de California (USA). Aunque su desove se extiende hasta aguas frente a la Bahía Magdalena (México), la proporción del hábitat asociado al stock norteño está limitada a una fracción máxima del 4.1% que ocurrió durante abril de 2002. En comparación, la anchoveta muestra ocupar principalmente aguas de la Ensenada del Sur de California, siendo la especie de menor densidad de huevos y registrando un mayor área de desove en la primavera de 2005 (dentro del período 2000 a 2005). El charrito, la especie más oceánica y adaptada a condiciones de hábitats más cálidos y oligotróficos, muestra ser la especie con densidades intermedias de huevos. Su mayor área de desove se observa en la primavera de 2003, por la convergencia del ambiente oceánico hacia regiones costeras y la reducción en el hábitat de desove de la anchoveta y la sardina. Aunque la meta global de este trabajo fue examinar la conexión del éxito de los eventos reproductivos y el cambio climático, el modelo probabilístico de Random Forest que evaluó probabilísticamente la distribución del hábitat del desove de la sardina durante las primaveras, fue insuficiente para discriminar los mecanismos involucrados en el cambio de distribución y abundancia. Es necesario acoplar en futuros trabajos modelos de circulación regional (ej. ROMS) para evaluar la respuesta espacial y temporal de las diferentes especies a la variabilidad de los procesos físicos dentro del sistema de la Corriente de California.

**Palabras claves:** Océano-atmósfera, hábitat de desove, distribución, densidad, variabilidad interanual.

## Distribución del hábitat de desove primaveral de la sardina en aguas del mar territorial de México y Estados Unidos

Valencia-Gasti<sup>1</sup>, J.A.; Weber<sup>2</sup>, E.; Baumgartner<sup>3</sup>, T.; Durazo<sup>1</sup>, R.; Lennert-Cody<sup>4</sup>, C.; McClatchie<sup>2</sup>, S.

<sup>1</sup> Facultad Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, C.P. 22800, Baja California, México \*e-mail: agosto.valencia@uabc.edu.mx;

<sup>2</sup> SWFSC (NOAA), Fisheries Oceanography

<sup>3</sup> Department of Biological Oceanography, CICESE, Ensenada, C.P. 22860. Baja California, México

<sup>4</sup> IATTC

### Resumen

La sardina (*Sardinops sagax*) es un pelágico menor que representa los mayores volúmenes de descarga en las pesquerías de México y USA. Sus capturas asociadas con la temperatura superficial sugieren por lo menos dos subpoblaciones (stocks) presentes en el Sistema de la Corriente de California, stocks con diferentes calendarios reproductivos. Sin embargo, estos stocks carecen de información sobre sus patrones de distribución y abundancia, información que limita el manejo de sus pesquerías nacionales y los esfuerzos para la conservación de la especie. En este estudio se utiliza un modelo de clasificación aleatoria basada en arboles de probabilidad (“Random Forest”) para estimar el área de desove la sardina del Pacífico (*Sardinops sagax*) en aguas de la Zona Económicamente Exclusiva de México y USA durante los meses de primavera de 2000 a 2013. El modelo es construido usando la concentración de clorofila-a y las variables relacionadas con la posición y tiempo de muestreo, que incluyen el tiempo de bombeo de CUFES para la recolección de huevos, y estima la distribución de huevos de sardina sobre una superficie regular de muestreo durante los meses de Marzo a Mayo de cada año de la serie. En las estimaciones, se utilizaron las Temperaturas Superficiales del Mar (TSM)  $\leq 16.4^{\circ}\text{C}$  para distinguir y cuantificar la presencia del stock reproductivo norteño dentro de las aguas territoriales de cada país. Se encontró una escasa fracción del hábitat de desove de la subpoblación norteña-fría en aguas territoriales de México, hábitat que alcanza un máximo de 4.1% en abril de 2002. Aunque la subpoblación norteña-fría fue el grupo dominante, algunos individuos de la subpoblación sureña y cálida ( $>17^{\circ}\text{C}$ ) también desovan en abril y mayo y su distribución se extiende a aguas de USA. Los resultados sugieren la presencia de dos subpoblaciones de sardina desovando en primavera, separadas espacialmente por su afinidad a umbrales hidrográficos específicos.

**Palabras clave:** Huevos, subpoblaciones, Random Forest, área.

## 1 **Introducción**

2  
3 La sardina del pacífico, *Sardinops sagax*, es una especie del complejo de peces  
4 pelágicos menores que habita el Sistema de la Corriente de California, (SCC, Checkley  
5 et al. 2009). Su distribución espacial histórica en el Pacífico Noroeste se extiende desde  
6 Vancouver (Canadá) hasta el Sur de la península de Baja California (México) (Clark  
7 1945). Su amplio rango de distribución sugiere algún grado de estructura poblacional.  
8 Dentro del ecosistema la sardina ocupa un nivel trófico intermedio y controla la  
9 abundancia del plancton y predadores como peces pelágicos mayores, aves y mamíferos  
10 (Cury et al. 2000, Kaplan et al. 2013). Durante las últimas tres décadas ha sido el pez  
11 pelágico menor migrante más abundante del SCC que ocurre estacionalmente en las  
12 Zonas Económicas Exclusivas (EEZ) de Canadá, México y US. Su comportamiento es  
13 agregativo y forma densos bancos o cardúmenes generalmente en la capa de mezcla.  
14 Todas estas características del ciclo de vida intrínsecamente dependientes con el  
15 ambiente, los hace sensibles a los forzamientos físicos y provoca cambios en su  
16 biomasa directamente proporcionales al área geográfica que ocupan (Murphy 1966,  
17 Parrish et al. 1981, Alheit et al. 2009). Los cambios comprometen la seguridad  
18 alimentaria dentro del ecosistema, modifican las cadenas alimenticias derivadas y  
19 alteran negativamente el desarrollo económico humano obtenido por su pesquería  
20 (Alder et al. 2008).

21 Las pesquerías de sardina distinguen diferentes grupos poblacionales que coexisten en  
22 el SCC sin traslape geográfico entre sí. Las subpoblaciones o stocks, una Norteña y otra  
23 Sureña, muestran una afinidad a diferentes masas de agua y tienen patrones de  
24 migración norte-sur sincrónicas asociados con las direcciones de los flujos geostróficos  
25 del SCC (Félix-Uraga et al. 2004). La evidencia biológica de esta estructura poblacional  
26 proviene de las características termohalinas del hábitat de desove, de los calendarios  
27 reproductivos, de sus datos morfométricos de otolitos y de los análisis de cohortes  
28 (Clark 1945, Félix-Uraga et al. 2005, Smith 2005, García-Rodríguez et al. 2011). Sin  
29 embargo, las técnicas moleculares muestran la carencia de diferenciación genética y  
30 sugieren una conectividad de las subpoblaciones fenotípicas en la escala interdecadal  
31 (Hedgecock 1986, Lecomte et al. 2004, García-Rodríguez et al. 2011)

32 La subpoblación Norteña presenta un patrón de migración relacionado con la afinidad a  
33 su hábitat subártico ( $33.3 < S < 33.7$ ,  $12 < T < 17^{\circ}\text{C}$ ), se extiende desde Bahía Vizcaíno-  
34 México hasta British Columbia-Canadá (Clark 1945). Los individuos tienen  
35 relativamente un crecimiento rápido, con tallas máximas de 41 cm, edades de 14 años y  
36 madurez sexual  $\sim 2$  años (Marr 1960). Los desoves ocurren en aguas de Baja California  
37 y California en primavera y esporádicamente en aguas del Pacífico Noroeste-PNW  
38 (Oregón) en inicios de verano (Lo et al. 2010), asociados a frentes hidrográficos con una  
39 alta disponibilidad de micro y mesozooplancton (Lynn 2003) y altas concentraciones de  
40 clorofila-a ( $0.18 \leq \text{CHLA} \leq 3.2 \text{ mg.m}^{-3}$ ) (Zwolinski et al. 2011).

41 En la subpoblación sureña la falta de información biológica no permite caracterizar su  
42 afinidad al ambiente de manera adecuada, ya que la información disponible proviene de  
43 datos de la pesquería. La subpoblación está distribuida principalmente en aguas al sur de  
44 la península de Baja California, asociado con características mezcladas del agua  
45 subártica y agua subtropical superficial (Félix-Uraga et al. 2004, Baumgartner et al.  
46 2008, Demer and Zwolinski 2014). Debido a que los individuos de esta subpoblación se  
47 presentan en aguas más cálidas, podrían mostrar potencialmente altas demandas  
48 metabólicas y energéticas, con individuos precoces en su madurez sexual y más

49 pequeños en relación a la subpoblación norteña (Peck et al. 2013). Los desoves de la  
50 subpoblación sureña ocurren todo el año (aunque reducidos en octubre) cercanos a la  
51 costa y hacia el sur de Baja California, asociados con altas temperaturas y salinidades  
52 ( $33.6 < S < 34.6$ ,  $18 < T < 22^{\circ}\text{C}$ ) (Maccall 2009). Aunque los datos de la pesquería sustentan  
53 la delineación de las dos subpoblaciones asociados intrínsecamente con la temperatura  
54 superficial del mar (TSM), hay un sesgo en la escala de operación de la flota y en el  
55 esfuerzo de pesca que debe ser considerado para su delimitación espacial y temporal.

56 Una alternativa que permite cuantificar la escala espacial del desove de ambas  
57 subpoblaciones es desarrollar modelos predictivos en la época en que ocurren los picos  
58 reproductivos. Se han desarrollado modelos empíricos que incorporan predictores  
59 biofísicos (TSM, Clorofila-a, derivados del nivel del mar, etc.) para cuantificar (Reiss et  
60 al. 2008) y delimitar el área potencial de reproducción (Weber and McClatchie 2010,  
61 Zwolinski et al. 2011, Asch and Checkley 2013). Aunque los modelos son indicadores  
62 del hábitat potencial de la subpoblación norteña frente a California, los límites del  
63 hábitat y su evolución temporal son elucidados mediante extrapolaciones de la  
64 información. Estimaciones que no Un modelo de este tipo requiere integrar la  
65 información de la distribución de huevos proveniente de México para localizar la  
66 identidad de los hábitats de desove, y de esta forma establecer la identidad biológica de  
67 las subpoblaciones de forma independiente a la pesquería. Esta demarcación se  
68 establece con datos de un sistema continuo de colecta de huevos y larvas de peces  
69 CUFES (Continuous Underway Fish Egg Sampler, Checkley et al. 2000). CUFES es un  
70 método independiente de la pesquería que permite caracterizar el estado natural de las  
71 poblaciones mediante descriptores de la condición y uso del ambiente de los primeros  
72 estadios del ciclo de vida. En este trabajo, esta estimación se realizó mediante un  
73 modelo probabilístico de "Random Forest" que permite construir un algoritmo de  
74 clasificación de la presencia o ausencia de los huevos basado en predictores  
75 ambientales. Con este modelo es posible estimar la proporción del hábitat de cada  
76 subpoblación que ocurre dentro de aguas territoriales de cada país.

77 En este áreas, la adquisición de la información con el sistema CUFES se ha realizado  
78 coherentemente entre países desde 2000 hasta 2013. El muestreo CUFES se realiza  
79 durante las primaveras, centrados regularmente en Abril, desde aguas del Centro de  
80 California hasta Sur de la península de Baja California, y ocasionalmente se extiende  
81 hacia la porción norte del SCC (Figura 1, ver McClatchie 2013 para la descripción de  
82 la escala espacial de muestreo realizado por CalCOFI con el sistema CUFES). Para  
83 visualizar la distribución del stock en desove se integraron las bases de datos a partir de  
84 los muestreos CUFES en las áreas CalCOFI e IMECOCAL desde el 2000. Esta  
85 temporalidad coincide con la estación reproductiva del stock norteño y la concomitancia  
86 de las dos bases de datos. En objetivo de este trabajo es evaluar la proporción del hábitat  
87 de desove de la subpoblación norteña en aguas económicas exclusivas (EEZ) de México  
88 y U.S.. Específicamente, se ilustra y cuantifica la distribución de huevos presente en  
89 aguas de México durante el período de 14 años y mediante el modelo predictivo de la  
90 presencia de huevos se estima la proporción del hábitat de desove que ocurre  
91 interanualmente durante los meses de primaveras (Marzo a Mayo) en esta región sureña  
92 del SCC. Este índice cuantitativo del hábitat de desove puede reflejar el potencial  
93 reproductivo de la subpoblación y usarse en las reglas de manejo de las pesquerías  
94 nacionales como medida de la proporción de la subpoblación que se traslapa entre  
95 ambos países, México y U.S.

96

## 97 **Materiales y métodos**

98

99

### 1. Datos de huevos de sardina

100 Los huevos de sardina fueron obtenidos mediante el sistema de colecta continua de  
101 ictioplancton CUFES. El sistema opera con un flujo continuo aproximado de  $630 \text{ L min}^{-1}$   
102 que filtra el ictioplancton en una malla de  $200 \mu\text{m}$  (Ver Checkley et al. 2000 para  
103 descripción del sistema de muestreo). Los tiempos de filtrado son regularmente de 30  
104 min y se realizan a una velocidad de 5-12 nudos. El colector de huevos actúa de forma  
105 continua y filtra los huevos y larvas a una profundidad de 3 m durante todo el derrotero.  
106 Esta profundidad de muestreo coincide con la distribución de los huevos concentrados  
107 en los primeros 25 m de la capa superior del océano (Ahlstrom 1959). La condición  
108 hidrográfica del hábitat donde se encuentran los huevos es mapeada mediante el registro  
109 continuo de temperatura y salinidad a la misma profundidad y productos satelitales  
110 como temperatura superficial del mar y clorofila-a. La separación e identificación de los  
111 huevos se realiza en el laboratorio, procedimientos que utilizan las características  
112 morfométricas descritas por Moser (1996). Los conteos fueron normalizados por tiempo  
113 de muestreo y transformados a unidad de volumen.

114

115

### 2. Cuantificación del hábitat de desove en aguas EEZ

116 Como predictor del hábitat de desove se utilizaron los datos de clorofila-a, un indicador  
117 de la productividad primaria. Los datos de concentración de Clorofila-a fueron  
118 obtenidos del radiómetro Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS) para el  
119 período 2000-2005 y del Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS-  
120 Aqua) para el período 2006-2013. Posteriormente, estos productos de escala temporal  
121 mensual fueron interpolados a resolución espacial de 4 km.

122 Para obtener el patrón general de distribución de la subpoblación desovante y estimar la  
123 proporción del hábitat que ocurre en las dos zonas EEZ, se utilizó un modelo de  
124 Random Forest (Breiman 2001, ver Cutler et al. 2007, para aplicaciones ecológicas). El  
125 modelo construye un algoritmo de clasificación para la presencia de huevos de sardina  
126 que usa los datos de clorofila-a y un conjunto de descriptores del muestreo. Los  
127 predictores son distintivos del uso y de la condición del ambiente que ocupa la sardina  
128 para desovar. Para la calibración del modelo, se excluyó la Temperatura superficial del  
129 Mar (TSM), variable que define la presencia y separación de las subpoblaciones, debido  
130 a los gradientes latitudinales de la variable y a su peso en la definición del stock  
131 (argumento circular). Una vez calibrado el modelo se procedió a evaluar y cuantificar la  
132 presencia del hábitat potencial de desove en cada región territorial.

133 Random Forest combina el remuestreo y la selección aleatoria de variables para la  
134 construcción de nodos en los árboles de clasificación. Estos dos procedimientos  
135 incrementan la precisión de la clasificación y reducen potenciales sobreajustes del  
136 modelo. Se usaron un total de 17865 observaciones para el entrenamiento y la prueba de  
137 bondad de ajuste del modelo. Dos terceras partes de los datos (11,910) se usaron  
138 aleatoriamente para la construcción de los árboles de entrenamiento que determinan el  
139 criterio de clasificación, y los restantes (5,955) para evaluar la tasa de éxito del método  
140 de clasificación. El ajuste del modelo se evaluó con la validación cruzada del área bajo  
141 la curva (AUC) de la Característica Operativa del receptor (ROC), con un intervalo de  
142 probabilidad de 0 a 1. El AUC es un gráfico comparativo entre la proporción de predecir  
143 correctamente las muestras positivas (tasa positiva verdadera) en función de predecir

144 incorrectamente las muestras negativas (tasa positiva falsa). Un modelo binomial  
145 perfecto tiene un area bajo la curva (AUC) de 1, indicando que todas las muestras  
146 positivas fueron correctamente predichas. En este caso, el modelo tiene una tasa positiva  
147 verdadera de 1 y una tasa positiva falsa de 0. Otra medida de la bondad de ajuste  
148 proporcionada por el modelo es la tasa de error de clasificación, asociada  
149 aproximadamente con el error de los datos (Breiman 2001). Para evitar un sobreajuste  
150 por el modelo se utilizaron solo tres variables seleccionadas aleatoriamente. El modelo  
151 se implemento en el software de libre acceso R (Liaw and Wiener 2002).

152 Las diferencias asociadas con la metodología de muestreo en cada uno de los programas  
153 se redujeron en función de variables descriptoras incorporadas al modelo. Las variables  
154 usadas fueron posición de colecta de los huevos, tiempos de bombeo y tiempo de  
155 muestreo (día y año). Los datos descriptores del tiempo integran la escala temporal del  
156 desove, posibles cambios fenológicos en el pico de reproducción y las fechas de  
157 desarrollo del crucero (periodo del muestreo). La posición de muestreo fue integrada en  
158 el modelo para compensar la dominancia numérica de los datos CalCOFI en la base de  
159 datos. Posteriormente, la longitud y latitud fueron transformadas a línea y estación de  
160 muestreo CalCOFI para tomar en cuenta la desviación de 30 grados en la orientación de  
161 la malla de muestreo (Eber and Hewitt 1979).

### 162 3. Delimitación espacial del stock al utilizar la TSM

163 La estructura espacial de la población se discrimino mediante datos de TSM- La TSM se  
164 obtuvo de datos satelitales de AVHRR pathfinder (Enero-2000 a Julio 2003) y  
165 NESDIS-GCA (Agosto-2003-Diciembre 2013). Un umbral de 16.4°C fue utilizado para  
166 clasificar la presencia del stock en el hábitat de desove realizado y el hábitat de desove  
167 potencial (Demer and Zwolinski 2014). Temperaturas menores de este umbral han sido  
168 asociadas con la presencia del stock norteño en las capturas comerciales (Félix-Uraga et  
169 al. 2004, Demer and Zwolinski 2014).

## Resultados

### 1. Distribución de los huevos de sardina

El patrón distribución espacial del desove de sardina, expresado en términos de la densidad de huevos colectados a lo largo de la costa de México y U.S., exhibe variaciones interanuales indicadas por un desplazamiento del centro de mayor abundancia de huevos norte-sur y hacia-fuera de la costa (Figure 1). En la primera parte de la serie (2000 a 2004), el desove se presenta desde las latitudes desde San Francisco (38°N) hasta Punta Eugenia (~28°N). El centro del desove es ubicado en aguas circundantes de punta Concepción, donde las densidades superan los 45 huevos  $m^{-3}$ , y alcanza un máximo de 176 huevos  $m^{-3}$  en la primavera de 2003. En las primaveras de 2006 a 2009, las densidades de huevos de sardina disminuyen en el centro de California y el centro de desove enteramente se presenta hacia aguas del sur de California. Una distribución contrastante con las primaveras de 2003 a 2005 y 2010, cuando el centro de desove se desplaza hacia aguas del centro de California. Con excepción del 2004, son primaveras coincidentes con eventos El Niño, en los cuales el patrón de desove se contrae hacia la costa y se observa un desplazamiento hacia la porción centro-norte frente a California. Sin embargo, en la mayoría de esta serie temporal de las primaveras la cobertura espacial del muestreo hacia la porción norte del SCC no permite observar su frontera. Un desove que podría extenderse hasta aguas cercanas a Cabo Mendocino (~41°N) durante la primavera de 2006. En el resto de la serie, 2008 y 2011 a 2013, se ha observado una reducción significativa en la densidad de huevos en aguas U.S., sin superar el rango de 12-28 huevos  $m^{-3}$  en el núcleo de desove (umbrales en densidad de huevos observados en la primavera 2012 y 2013, respectivamente).

En las primaveras de 2002 a 2005, la línea 97 captura la presencia de huevos en las estaciones de IMECOCAL y proporciona una visión sinóptica de la continuidad espacial del desove desde aguas U.S hacia aguas mexicanas. Sin embargo, en el resto de la serie de tiempo la presencia del giro del sur de California establece una barrera física para la continuidad del hábitat a aproximadamente 550 km de la costa. Es factible que el acarreo de aguas oceánicas oligotróficas transportadas por la porción occidental del giro, con características de mayor temperatura y mayor salinidad, puedan establecer una limitante fisiológica para la reproducción y por ende, la ausencia de huevos. Solo la bifurcación hacia el sur de la de la CC cerca de la costa proporcionaría el hábitat ideal de desove, asociado con el núcleo de la corriente de California con temperaturas <17°C.

En aguas de México, el desove se observa disperso hacia áreas costeras y registra menores densidades a las encontradas en aguas de U.S (Figura 1). Durante 2000 a 2002 y 2004, el desove en aguas mexicanas representa en promedio  $3.8 \pm 1.4\%$  de la fracción total de huevos registrada en CCS. La presencia de huevos de sardina se concentra entre aguas de Punta Baja (30°N) y Punta Eugenia, y alcanza densidades de por lo menos 4 huevos  $m^{-3}$ . En contraste, los centros de altas densidades anteriormente descritos desaparecen en 2003 y 2005 a 2010. Periodos donde el desove se reduce a proporción <1.4% del total de huevos en el CCS o incluso desaparece en las primaveras de 2005, 2007 y 2009 (fracción <0.1%). Cuando se registró la reducción del desove (2003, 2006, 2008, 2010), la presencia de huevos de sardina se observó distribuida en parches generalmente ubicados

en aguas fronterizas al norte de la península de Baja California (sobre la línea 97 y 100, latitudes  $>31.4^{\circ}\text{N}$ ), donde las densidades de huevos alcanzan un máximo de 8 huevos  $\text{m}^{-3}$  en la primavera de 2010.

A partir de la primavera de 2011 se observa un aumento en las abundancias y extensión espacial del desove hacia aguas al sur de Punta Eugenia. Una extensión espacial del desove hacia el sur del CCS que llega hasta aguas circundantes de Bahía Magdalena, pero con centros de alta densidad de huevos frente a Punta Eugenia (7 a 10 huevos  $\text{m}^{-3}$ ). Durante estas primaveras de 2011 a 2013, la porción del desove que ocurre en aguas mexicanas representa el 4.3 a 10.2% de la abundancia total de huevos encontrados en el CCS. Una distribución más sureña e incremento en la fracción total del desove contrastante con el inicio de la serie y antagónica a la tendencia a la reducción del desove observada en aguas U.S.

## 2. Hábitat de desove modelado con el algoritmo de clasificación

La evaluación del dominio espacial del desove de la sardina en aguas Mexicanas presenta el mismo problema de cobertura espacial del muestreo descrita para la porción norte del SCC en aguas de U.S. Además debido al recorrido de los barcos de investigación, las estaciones son distribuidas de forma irregular sobre el dominio del SCC. Para contrarrestar este problema de delimitación de la escala espacial del desove se procedió a construir un algoritmo de clasificación RF que nos permitió interpolar la presencia de huevos de sardina sobre una malla regularmente espaciada de muestreo.

El hábitat de desove modelado durante las primaveras mostro un buen poder de predicción para capturar la distribución observada de los huevos de sardina durante toda la serie CUFES. La validación cruzada por AUC estima un 96% de probabilidad de predecir la presencia de huevos de sardina con el algoritmo de clasificación. En la construcción del algoritmo RF, las variables con mayor orden de importancia fueron la fracción del año y día, línea y estación de muestreo, seguida por la clorofila-a (Figure 2). Estos predictores mostraron una relación no-lineal con las probabilidades estimadas obtenidas del modelo RF para la presencia de huevos de sardina (Figure 3). En el predictor día del año se observan aproximadamente tres modas para la probabilidad de encontrar huevos de sardina (Figure 3d). La presencia de estas tres modas podría estar relacionada con la frecuencia del desove de la especie, si es factible la premisa de una sola subpoblación que desova en todo el área de muestreo durante condiciones de primavera. Para la fracción del año (Figure 3c), la escala logarítmica de la probabilidad predicha de encontrar huevos muestra una relación mas caótica y podríamos asumir un relación sinusoidal con aproximadamente 2 ciclos. El primer ciclo aumenta desde la primavera de 2000 hasta 2002 y luego decrece a un mínimo en 2005. Comportamiento cíclico que se observa en los siguientes 5 años con un máximo durante 2007 y que decae en la primavera de 2010. Esta dependencia indicaría la importancia de las distribuciones observadas de huevos durante el 2002 y 2007 para modelar la presencia del desove de la especie, distribuciones que capturan el patrón general de distribución desde el centro de California hasta la Bahía de Vizcaíno y que se extiende  $\sim 300$  km en aguas oceánicas de U.S.

Evidencia de esta mayor probabilidad de encontrar el desove en aguas oceánicas de U.S fue observada en la relación entre la probabilidad de predecir la presencia del desove (en

escala logarítmica) y la ubicación costa-océano de las estaciones (Figure 3b). En las estaciones costeras la relación fue constante hasta aproximadamente la estación 55 y luego aumenta de forma abrupta para las estaciones oceánicas. En aguas mexicanas la probabilidad de predecir la presencia de huevos decae de forma casi lineal entre las líneas 100 a 137 (Figure 3a), coincidentes con el decaimiento en el poder de predicción de las primaveras de 2005 y 2010 (observadas en la figura 3c para la relación entre las probabilidades estimadas en relación al año), cuando el desove es principalmente restringido a aguas costeras del centro-sur de California. Estos resultados coinciden con la expectativa de encontrar el núcleo de desove en aguas U.S. durante marzo a abril. Lugares donde la comunidad del zooplancton puede ejercer una fuerte presión de pastoreo sobre los productores primarios y en el caso de la sardina garantizaría un aumento en disponibilidad de presas y calidad nutricional. En el algoritmo de clasificación esta relación trófica estaría indirectamente relacionada por la importancia del predictor clorofila-a. Con un rápido incremento en la concentración de este pigmento desde un umbral de  $0.13 \text{ mg m}^{-3}$  ( $\ln(\text{CHL}) > -2.0$ ) hay una respuesta análoga en la probabilidad de encontrar el desove.

Todos las variables predictores en conjunto interactúan para predecir el patrón de distribución del desove observado en la figura 1. Predictores que describen atributos o propiedades biológicas del hábitat, y en caso de predictores relacionados con la escala temporal y espacial del muestreo engloban la respuesta interrelacionada con otras variables. Las predicciones del modelo indican la extensión del desove desde aguas de U.S. hasta aguas al Sur de Punta Eugenia en México, o incluso durante 2011 a 2013 cuando llegan hasta aguas de Bahía Magdalena. Sin embargo, al evaluar la bondad de ajuste del modelo ( $\text{AUC} = 0.96$ ), el 4% del error que no se explica esta principalmente asociado a la subestimación de la presencia de huevos en aguas Mexicanas. Aguas donde ocurre el desove pero el modelo presenta una limitada sensibilidad para predecir su ocurrencia (Figura 4, Tabla 2). En comparación, en aguas de U.S. la ocurrencia observada pero no predicha de huevos se presenta hacia los extremos de las líneas donde se registra la mayor probabilidad de encontrar huevos. Estos dos resultados indican un hábitat marginal para la especie, en donde el modelo captura la distribución promedio de las observaciones de toda la serie y las anomalías (margen del hábitat) con relación a este patrón general promedio de distribución no serían explicadas. Por lo tanto, la subestimación del modelo para predecir la presencia de huevos en aguas mexicanas incrementa y es inestable en toda la serie debido a la escasa (o nula) representatividad de estaciones con presencia de huevos, en comparación a las predicciones no sesgadas en U.S. donde encontramos el núcleo del desove (Ver Tabla 2)

### 3. La TSM como indicador de la subpoblación desovante

En el hábitat marginal de la sardina se podría presentar la interacción entre los dos stocks poblacionales. Hipótesis que podría explicar los resultados negativos del modelo para predecir la presencia de huevos. Para discriminar la presencia de los stocks en las predicciones positivas realizadas por el modelo, se utilizó la TSM a un umbral comparativo de  $16.4$  y  $17^\circ\text{C}$ , utilizados en la literatura para indicar la presencia de los stocks en las capturas comerciales (Félix-Uraga et al. 2004, Demer and Zwolinski 2014). Los resultados sugieren la dominancia del stock frío que desova en todo el área de muestreo, mientras la presencia del stock templado ocurre principalmente en aguas de

México (Ver Tabla 2). Probablemente este stock, restringido espacialmente a aguas al sur de la península de Baja California durante primavera y con desoves que ocurren principalmente en verano-otoño (Félix-Uraga et al. 2004), estaría desovando mas temprano en el año por fuera de su estación del pico reproductivo. Su presencia dentro de las predicciones del modelo, relativo a los dos umbrales de temperatura ocurre en las primaveras de 2004, 2006 y 2011 a 2013. Las temperaturas mayores a 16.4°C discriminan espacialmente y temporalmente la presencia del stock templado hacia los extremos sureños del hábitat, sin embargo, en 2000 se presenta de forma intermedia en aguas del Sur de California rodeado por el stock frío. Stocks que esperaríamos tuvieran una distribución continua geográficamente y sin desconexión de individuos asociados con la misma unidad poblacional. Por lo tanto, aunque los dos umbrales de temperatura muestran ser consistentes para la diferenciación de los stocks en las predicciones realizadas por el modelo, el umbral de 17°C presenta una mayor probabilidad de diferenciación. Temperaturas por arriba de este umbral serian consistentes con la hipótesis de la presencia del stock templado que interactúa en el hábitat marginal del stock frío y las observaciones de presencia de huevos no explicadas por el modelo (TrueNegative) principalmente en aguas Mexicanas (ver temperaturas de desove en Tabla 1). Con relación a este criterio de clasificación de los stocks, podríamos observar el desove del stock templado en aguas de U.S que ocurre estacionalmente dentro del pico reproductivo del stock frío durante las primaveras de 2006 y 2013.

Con el objetivo de cuantificar el área del hábitat de desove del stock frío de la sardina que ocurre en aguas del mar territorial de México se utilizaron las imágenes de Clorofila-a como predictores de la presencia de huevos en un dominio espacial equidistante de muestreo para aguas de U.S. y México. Las predicciones retrospectivas para la serie de 2000-2013 nos indican un núcleo de desove en aguas centrales de California durante los meses de primavera y una fracción  $\leq 4.1\%$  del hábitat total de desove que se extiende a aguas costeras mexicanas en Abril 2002 (Ver figura 5 a 7). La evolución temporal de las predicciones del modelo muestran un área amplia de desove en aguas de U.S. en los meses de Marzo, cuando las predicciones indican un área de desove que inicia en aguas oceánicas del centro de California-Oregón y se extiende en forma de cuña hacia aguas del sur de California (Figura 5). En este mes, la presencia de los huevos del stock frío en aguas de México ocurre en escasa proporción,  $\leq 0.3\%$  del hábitat total de desove y ocurre principalmente en aguas fronterizas con U.S y en menor área frente a Punta Eugenia. Un área que incrementa en los meses de Abril, cuando se observa un rango entre 1.0-4.1% del desove total (Figura 6). Durante estos meses se mantiene la tendencia de una mayor probabilidad de encontrar el desove del stock frío en aguas de U.S.. El stock se concentra hacia aguas frente al centro de California y reduce su extensión fuera de la costa. Las temperaturas asociadas con las probabilidades de encontrar huevos de sardina indican también la presencia del stock templado durante los abriles de 2005 y 2010-2011, stock que ocurre en aguas de México en las márgenes del hábitat predicho. En los meses de Mayo, la presencia de los dos stocks en aguas de México se limita a aguas fronterizas. El área del stock frío representa entre 0.3-0.7% del hábitat total de desove, pero en algunos años desaparece de aguas mexicanas ( $< 0.1\%$ ). El área del stock templado incrementa y se extiende a aguas del Sur de California en casi toda la serie de mayo, a excepción del 2002-2003 (Figura 7).

## Discusión

En esta investigación se predice y cuantifica la actividad de desove de la sardina durante los meses de primavera en las Zonas Económicas Exclusivas (EEZ) de U.S. y México ocurridas en el período 2000 a 2013. El hábitat de desove de la sardina se extiende latitudinalmente desde aguas alrededor de Cabo Mendocino - U.S. hasta Bahía Magdalena – México, y alcanza los 500 km hacia fuera de la costa en la Ensenada del Sur de California. En aguas mexicanas el desove se caracteriza en forma de una cuña, y denota una reducción en área y extensión oceánica, con la presencia de huevos principalmente hacia aguas costeras. Para cuantificar el hábitat de desove de la subpoblación norteña que ocurrió en aguas mexicanas se utilizó un algoritmo de clasificación denominado Random Forest (RF), excluyendo la TSM como predictor del modelo. Los resultados del modelo indican una condición óptima del hábitat de desove de la subpoblación norteña en aguas de U.S. y solo un estimado del 4.1% del hábitat total podría ocurrir en aguas mexicanas. Los resultados de este trabajo confirman además la hipótesis de la presencia de dos subpoblaciones en aguas mexicanas diferenciadas por las temperaturas del hábitat de desove. Las subpoblación norteña y la sureña, esta última con desoves por fuera de su estación reproductiva y principalmente restringidos en área a aguas de México, pueden desovar juntas durante períodos de contracción del hábitat.

El modelo que se presenta aquí, predice de forma retrospectiva la presencia de huevos de sardina en respuesta a un conjunto de variables predictores del hábitat de desove. El algoritmo que se fundamenta en la construcción de un conjunto de árboles de decisión con nodos de clasificación seleccionados de forma aleatoria de las variables predictores (Cutler et al. 2007), capturó el patrón general de distribución del desove en aguas de U.S, mientras en aguas de México ocurre un sesgo debido al carácter marginal del hábitat. Aunque el algoritmo reduce la varianza al promediar todos los árboles de clasificación, no reduce el sesgo asociado al conjunto de datos de entrenamiento utilizado para la construcción del modelo (Elith et al. 2008). El sesgo está presente en algunas primaveras de la serie, particularmente en el periodo 2005 a 2010, y es explicado por la escasa (o nula) representatividad de estaciones con presencia de huevos en aguas de México. En relación a las predicciones no sesgadas en U.S. donde encontramos el núcleo del desove, en aguas Mexicanas la distribución variable y anómala limitaría la sensibilidad del modelo para predecir la ocurrencia de huevos. Sin embargo, al comparar la habilidad predictiva del modelo con otras metodologías como los GLM (Weber and McClatchie 2010) y GAM (Zwolinski et al. 2011, Nieto et al. 2014), el ajuste fue superior (con un AUC igual a 0.96) y sustenta la presencia de un hábitat desove en aguas de México. Un hábitat que se extiende a aguas al Sur de Punta Eugenia o incluso durante 2011 a 2013, llega hasta aguas frente a Bahía Magdalena. Al utilizar GAM con la misma base de datos, no observamos ningún efecto estadístico significativo diferente al reportado en trabajos previos. Incluso se realizaron predicciones de abundancia, pero los modelos fallan en su calibración por la gran varianza de los datos, resultados similares a los reportados por Weber and McClatchie (2010).

La influencia relativa de cada variable utilizada como predictor de la presencia de huevos indican un hábitat de desove en la zona de transición entre aguas oceánicas-costeras. La respuesta parcial para encontrar los huevos de sardina mediante el conjunto de predictores indican un desove preferencial de la sardina ocurriendo aproximadamente

cada 30 días en aguas del núcleo de la Corriente de California (CC) en el centro-sur de California, y en concentraciones de clorofila superiores a  $0.2 \text{ mg m}^{-3}$ . Consistente con la escala temporal observada en la frecuencia del desove (Fig. 3d), Lo y colaboradores (2010) reportan que el desove en el PNW (Oregón y Washington) puede ocurrir en intervalos de 20 a 40 días. Para justificar la presencia de dos ciclos en la fracción del año podríamos pensar que las distribuciones observadas de huevos durante el 2002 y 2007 fueron significativas para capturar el patrón general de desove en aguas de U.S., en comparación con el decaimiento en el poder de predicción en las primaveras de 2005 y 2010 cuando el desove desaparece de aguas EZZ de México. En el programa CalCOFI, la sta.60 coincide con la isobata de 3000 m de profundidad y marca la presencia del núcleo de la CC (McClatchie 2013). Su distancia zonal varía entre 130 a 260 km de la costa, desde la línea 60 frente a San Francisco y la línea 90 en el Sur de California. En esta última línea, la sta.60 es asociada con la transición entre la región del rotacional negativo del viento y convergencia de la Corriente de California y la región de rotacional positivo del viento y surgencia de la costa (Song et al. 2012, McClatchie 2013). Zwolinski y colaboradores (2011) indican que  $\text{CHL} < 0.18 \text{ mg m}^{-3}$ , son la frontera fuera de la costa asociado con agua oceánica y cálida en la cual la sardina evita desovar. Como la relación de la especie con el hábitat es invariante, la CHL en un intervalo de  $0.2\text{-}2.2 \text{ mg m}^{-3}$  serían un indicador consistente en la escala temporal y espacial del hábitat de desove (Reiss et al. 2008, Song et al. 2012, Asch and Checkley 2013).

El dominio espacial equidistante de las imágenes mensuales de CHL nos permite cuantificar el área del hábitat de desove del stock frío de la sardina. Pertinente a estas estimaciones, los estudios son limitados al trabajo de Reiss et al. (2008). Reiss y colaboradores (2008) estiman un área de desove que en promedio es de  $60.000 \text{ km}^2$  durante abril, hábitat potencial que se extiende desde la frontera de U.S. hasta San Francisco. Ellos además derivan un modelo que utiliza la información satelital (CHL y TSM) coincidente con la presencia de los huevos para predecir el área en aguas del centro-sur de California. Sus resultados muestran un área que excede los  $100.000 \text{ km}^2$  de diciembre a abril, con un máximo en febrero y posterior a este mes decae hasta alcanzar un mínimo en septiembre. La cobertura en área del hábitat potencial y la variación en área registrada en los meses de primavera, sustentan nuestras predicciones retrospectivas para la serie de 2000-2013 en el cual el núcleo de desove se observa exclusivamente ocurriendo en aguas centrales de California, con una extensión zonal y meridional máxima en Marzo y mínima en Mayo. En aguas EEZ de México, nuestras predicciones indican que la mayor área ocurre en los meses de abril, cuando se observa un rango entre 1.0-4.1% del desove total. En Marzo y Mayo, el hábitat de desove que se extiende desde aguas de U.S. es nulo o representa una mínima proporción,  $<0.7\%$  del hábitat total de desove. Durante las primaveras de 2003 y 2004, se observa un incremento en más de un orden de magnitud en su proporción (0.3 a 3.7%). Durante este periodo, Lo y colaboradores (2010) calculan un incremento en la producción total de huevos en Julio en el PNW, de 1.46% (2003) a 2.2% (2004), asociada con la extensión sur-oeste del hábitat de desove, de  $10.716 \text{ km}^2$  a  $14260 \text{ km}^2$ . El cambio sería una respuesta a la condición cálida el Niño registrada en 2003, en el cual el hábitat de desove se contrae hacia la costa y la porción norte del sistema, desplazamiento que limita su presencia en aguas mexicanas y consistente en una reducción en área del hábitat de desove (Reiss et al. 2008).

El modelo tiene la habilidad de discriminar las subpoblaciones en el SCC. La identificación de las subpoblaciones se realizó en referencia a la escala espacio-temporal del desove y con las temperaturas asociadas con la presencia de huevos en las estaciones CUFES y las predicciones positivas realizadas por el modelo. La separación en ambas bases de datos fue consistente con la dominancia del stock frío desovando en todo el área de muestreo, mientras la presencia del stock templado ocurre principalmente en aguas cálidas de México, con TSM superiores a los 17°C. Este umbral relativo a  $TSM > 16.4^\circ\text{C}$ , sería consistente para la identificación de las subpoblaciones que mostrarían una distribución continua geográficamente y sin desconexión de individuos y sus movimientos serían una respuesta al cambio en sus ambientes característicos. Estos indicadores son independientes de la información utilizada para la separación de las subpoblaciones que realiza la pesquería, en función de la cobertura operacional de la flota (Félix-Uraga et al. 2004, Demer and Zwolinski 2014). Durante las primaveras de 2000 a 2004, el hábitat de desove asociado con temperaturas frías de 11 a 17°C, se extendía desde San Francisco hasta Punta Eugenia y presentaba un área núcleo con altas densidades de huevos, en aguas circundantes de punta Concepción. En este período, el hábitat de desove muestra la mayor extensión espacial de los 14 años de muestreos, por una distribución de huevos continua entre U.S. y México. Sin embargo, durante 2005 a 2013 hay una tendencia a la reducción en las densidades de huevos, con un núcleo de desove variable espacialmente entre el centro de California y aguas del sur de California.

Un cambio temporal que podría ser indicativo de la variación en la condición ambiental y uso del hábitat o el desacoplamiento entre muestreo y el pico anual de reproducción de la subpoblación. La primera hipótesis es sustentada al hecho de que la sardina desde principios de la década de 1990, localiza su principal centro de desove frente a la parte central de California, con desplazamientos zonales y meridionales asociados con los fenómenos de El Niño y La Niña (Checkley et al. 2000, Lynn 2003). El patrón de desove de la subpoblación norteña se contrae hacia la costa y hay un desplazamiento hacia la porción centro-norte frente a California durante condiciones cálidas El Niño asociadas con una reducción en el transporte de Ekman y el calentamiento superficial de la columna de agua (Baumgartner et al. 2008, Song et al. 2012). En contraste, durante condiciones frías La Niña hay un incremento en el transporte de Ekman producto de un incremento en las surgencias costeras, y el área de distribución del desove de la sardina se extiende hacia aguas fuera de la costa. El incremento en el flujo geostrofico puede provocar un desplazamiento del hábitat de desove hacia aguas sureñas de la Corriente de California, hasta aguas de Punta Eugenia. La segunda hipótesis alternativa para explicar la progresiva disminución abundancia y cambios en área del desove es asociada a un sesgo en el muestreo. El calendario estático de los muestreos de investigación del hábitat de los pelágicos menores en el SCC, centrado principalmente al mes de Abril, podría perder los cambios fenológicos en el pico anual de desove de primavera a otras estación del año. Evidencia de estos cambios fenológicos ha sido presentada por Asch (2015). Ella sugiere que el grupo que incluye la sardina (anchoveta y otras especies), exhibe cambios en la estación regular de desove de aprox. 2 meses entre décadas, que estarían relacionados con una pérdida del acoplamiento entre el crecimiento y supervivencia larval y las condiciones idóneas del medio. Los resultados apoyarían las observaciones recientes en todo el SCC que muestran una disminución progresiva de las capturas por un cambio interdecadal en la condición del hábitat (Zwolinski and Demer 2012).

En la región fronteriza de la Ensenada del Sur de California (SCB), la continuidad del hábitat de desove hacia aguas mexicanas no presenta la misma extensión espacial hacia fuera de la costa que la observada en aguas de US. El rotor positivo del esfuerzo del viento induce una circulación ciclónica en la región del SCB que separa la región norcentral de California de la cuenca del Sur de California y las aguas baja californianas en punta Concepción (34°N) (Durazo 2015). El borde sur de este gran remolino se conoce como el Frente de Ensenada (centrado ~31°N) y es responsable de concentraciones relativamente bajas de clorofila en la zona costera del norte de la Península de Baja California. El remolino arrastra aguas oceánicas oligotróficas y de la CC hacia la costa que cambian la composición y abundancia fitoplanctónica (Venrick 2015). La comunidad fitoplanctónica de la zona costera del SCB dominada por diatomeas, es sustituida por cocolitofóridos transportados en el agua cálida y oligotrófica desde la zona oceánica por el remolino. Como consecuencia, la producción primaria disminuye en la zona costera del sur del SCB y el norte de la Península, y el frente de Ensenada se convierte en un delimitador ecológico e hidrográfico para la fauna de la región norcentral de California (Santamaría-del-Ángel et al. 2011). Una modificación en sus propiedades físicas (magnitud, persistencia, periodicidad) a escala interanual-decadal se ha relacionado con la variabilidad en producción de la sardina (Rykaczewski y Checkley 2008), resaltado la importancia de este mecanismo en la reestructuración del ecosistema pelágico frente a modificaciones en las condiciones ambientales. Las mayores temperaturas y salinidades también pueden causar un estrés fisiológico para la sardina y en respuesta ellos evitan la reproducción, y por ende hay una ausencia de huevos. Solo la bifurcación hacia el sur y cerca de la costa de la CC en la región del norte de la península de Baja California, proporcionaría el hábitat ideal de desove de la subpoblación norteña, asociado con el núcleo de la corriente de California con temperaturas <17°C.

En aguas de México una distribución esparcida de huevos de sardina y las densidades relativamente menores a U.S., 3.8% en promedio de la fracción total de huevos registrada en CCS, indican un hábitat periférico para el desove de la subpoblación norteña. Esta variabilidad temporal y espacial es característica de hábitats marginales o periféricos, donde los individuos de la población se muestran fragmentados, su densidad y fecundidad declinan y por lo tanto, la población local tiene una alta dependencia de individuos emigrantes desde los hábitats núcleo para sostener la población (Kawecki 2008). Los individuos migrantes pueden ocupar estos ambientes sub-óptimos y reflejar desoves esporádicos, pero la limitación en la calidad de presas (ver fig. 11 en Lo et al. 2005, Baumgartner et al. 2008) y el cambio estacional en la condición del ambiente declinan su potencial reproductivo y conllevan a una reducción en su densidad poblacional (Zwolinski and Demer 2014). Sin embargo, frente a las variaciones climáticas recurrentes en el SCC, la especie puede mostrar una contracción de la biomasa hacia el hábitat marginal. En los últimas primaveras de la serie del desove (2010 a 2013), una tendencia a reducir la densidad de huevos en aguas U.S. en contrastante con un aumento en las abundancias y extensión espacial del desove a aguas costeras de México. Posterior a la primavera de 2010, el desove en aguas Mexicanas muestra una distribución mas sureña, hasta aguas circundantes de Bahía Magdalena y un aumento en la abundancia total de huevos encontrados en el SCC, con una fracción total máxima de 10.2%. El incremento en abundancia es contrastante con el inicio de la serie, en la cual se registró un 5.7% de la fracción total de huevos colectadas en el SCC (primavera de 2001).

Zwolinski and Demer (2014) atribuyen de forma reiterativa las causas de la compresión del stock norteño, a la mortalidad natural y la falta de éxito reproductivo inicialmente propuestas por Marr (1960). Ellos indican una disminución en el potencial reproductivo significativo entre 2006-2011, con una pesca dominada por 2 conjuntos de clases de edad contiguas (cohortes), la primera de 2003, 2004 y 2005, y la segunda de 2009 y 2010, las cuales no han producido una nueva cohorte. Durante este nuevo periodo de contracción de la población se mezclarían peces de ambas subpoblaciones, norteña y sureña, como sucedió probablemente en el periodo de enfriamiento prolongado de la década de 1940, hasta mediados de la década de 1970. La posible mezcla y reproducción entre individuos de las dos subpoblaciones sería la responsable de una composición genética similar (Smith 2005).

El flujo genético que se establece entre los hábitats núcleo y los marginales es crítico para la preservación de la especie y el manejo binacional de la pesquería de sardina. La dependencia a un trabajo conjunto está ligada a las características demográficas de los individuos residentes en los hábitats marginales, en los cuales la diversidad alélica es reducida por un incremento en su mortalidad (Kawecki 2008). En contraste, los hábitats núcleo con una mayor producción de progenie tiene mayor probabilidad de presentar y fijar nuevas mutaciones que le permiten a la especie una adaptación a las condiciones que anteriormente eran periféricas a la población. En relación a esta premisa, Lecomte et al. (2004) observaron una alta diversidad genética (mtDNA) en la población de la sardina en aguas de San Diego, que declina hacia los extremos del SCC. Los peces fueron recolectados durante 1995, 1999 y 2001, años incluidos en el período de máxima expansión geográfica de la población, y en los cuales el núcleo de la población residía en aguas sur-central de California (Lo et al. 1996, Lynn 2003, Félix-Uraga et al. 2004). Esta premisa nos lleva a pensar en la necesidad de preservar los peces longevos y fecundos en los hábitats marginales. Por su historia de vida, ser fecundos y tener alta movilidad (Lo et al. 2010), recombinan los genes con la población local durante su reproducción, y los huevos serían el probable mecanismo para la adaptación a los hábitats marginales.

En la implementación del modelo, las variables usadas como predictores para la presencia del desove limitan su potencial uso como modelo predictivo. Como predictores del hábitat de desove se han utilizado indicadores de las masas de agua (ej. Temperatura y salinidad), la productividad primaria (CHL), y propiedades verticales y horizontales de la columna de agua. Entre ellos, el indicador mas robusto del hábitat productivo de la sardina es la altura dinámica (Asch and Checkley 2013). Sin embargo por la distribución costera del desove en aguas mexicanas, los datos del altímetro tienen poca confiabilidad en los primeros 50 km de la costa, cobertura espacial que limita su uso como variable predictiva en este modelo. Para compensar esta falencia podríamos estimar la altura dinámica de los datos de temperatura y salinidad obtenidos en la malla regular de muestreo de IMECOCAL, similar a lo realizado por Ash y Checkley (2013). Sin embargo, como la mayoría de predictores fueron relacionados con la escala temporal y espacial del muestreo, estos no reflejan relaciones causales directas con el hábitat de desove. Por ejemplo, el intervalo de muestreo cambia en respuesta a la abundancia de huevos e implícitamente indicaría posibles zonas de mortalidad natural relacionada con la presencia del zooplancton carnívoro.

En resumen, en esta investigación se evaluó y cuantificó la actividad de desove de la sardina en aguas de U.S. y México durante los meses de primavera de 2000 al 2013. El hábitat de desove de la sardina se extiende latitudinalmente desde aguas alrededor de Cabo Mendocino - U.S. hasta Bahía Magdalena – México, y alcanza los 500 km hacia fuera de la costa en la Ensenada del Sur de California. En aguas mexicanas el desove se caracteriza en forma de una cuña que denota una reducción en área y extensión oceánica, con la presencia de huevos principalmente hacia aguas costeras. Sin embargo, el patrón de distribución y abundancia de los huevos de sardina no es estable y muestra variaciones entre primaveras asociados con la variabilidad climática y la condición oceánica del hábitat. Una variabilidad que podría resultar en cambios geográficos en el reclutamiento de juveniles hacia la población adulta y consecuentemente pueden modificar la abundancia relativa de los individuos capturados por las flotas comerciales de todo el SCC. Para cuantificar esta variación en la condición y uso del hábitat se utilizó un algoritmo de clasificación, que excluye la TSM como predictor. El modelo indica la proporción del hábitat de desove asociado con la subpoblación nortea que ocurre en aguas mexicanas. Nuestros resultados confirman la condición óptima para el desove de la subpoblación nortea en aguas de U.S., con una presencia limitada a un 4% del hábitat total de desove a aguas Mexicanas. La presencia de la subpoblación sureña desovando en primavera, por fuera de su estación reproductiva, se extiende hasta aguas fronterizas en el Sur de California. Las subpoblaciones diferenciadas por la TSM (y probablemente salinidad), pueden desovar juntos en los márgenes del hábitat, una mezcla que incrementa durante períodos de contracción del hábitat, y explicaría la carencia de diferenciación genética entre las dos subpoblaciones.

### **Agradecimientos**

A Ssalto/Duacs and distributed by Archiving, Validation, and Interpretation of Satellite Oceanographic (AVISO), with support from Cnes (<http://www.aviso.oceanobs.com/duacs/>). NOAA CoastWatch (<http://coastwatch.pfel.noaa.gov>).

### **Referencias**

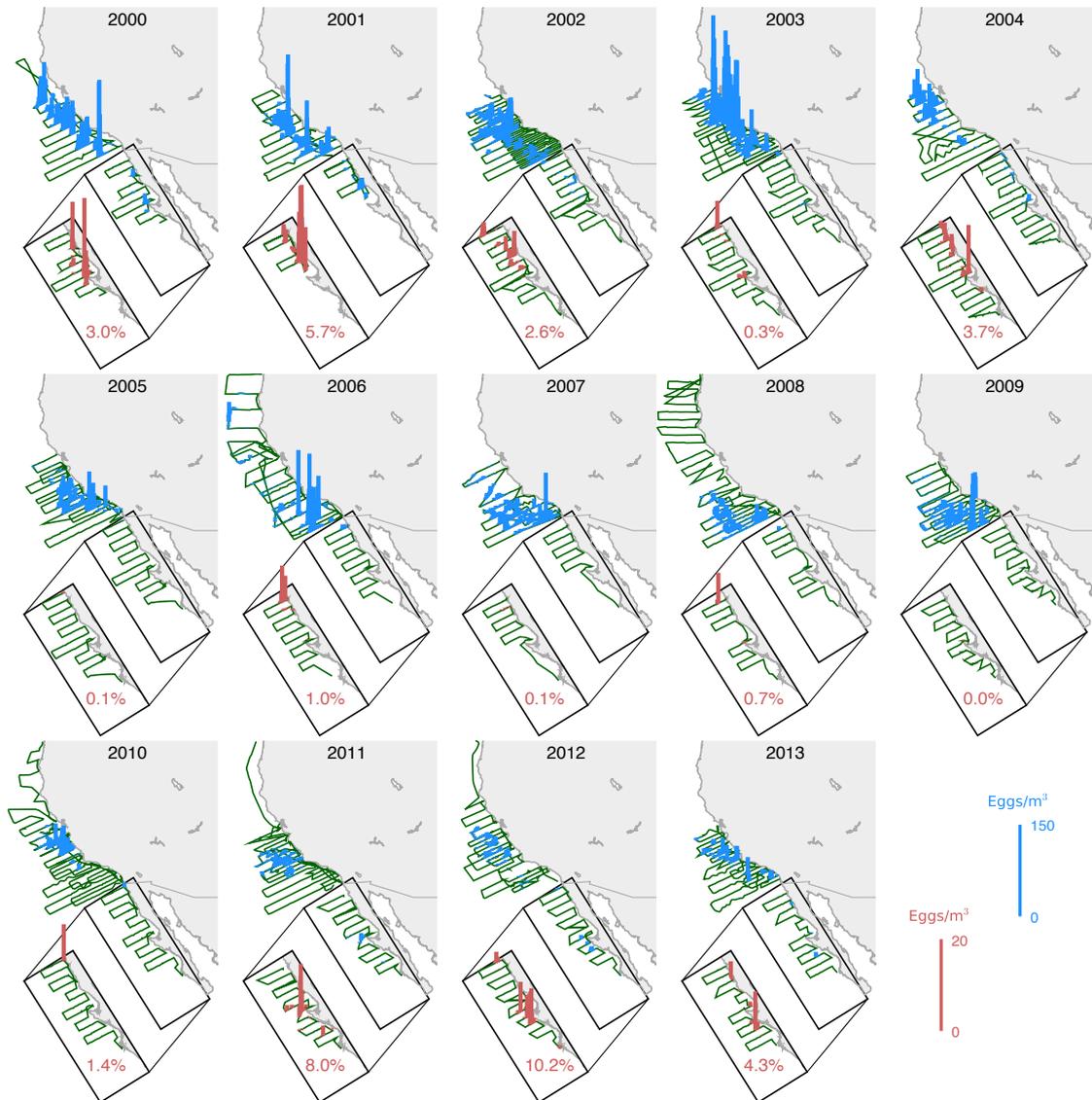
- Ahlstrom EH. 1959. Vertical Distribution of Pelagic Fish Eggs and Larvae Off California and Baja California. *Fish Bull* 60: 107–146.
- Alder J, Campbell B, Karpouzi V, Kaschner K, Pauly D. 2008. Forage Fish: From Ecosystems to Markets. *Annu Rev Environ Resour* 33: 153–166.
- Alheit J, Roy C, Kifani S. 2009. Decadal-Scale Variability in populations. In: Checkley D, Alheit J, Oozeki Y, Roy C (eds) *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 64–87.
- Asch RG. 2015. Climate change and decadal shifts in the phenology of larval fishes in the California Current ecosystem. *Proc Natl Acad Sci* 112 : 201421946.
- Asch RG, Checkley DM. 2013. Dynamic height: A key variable for identifying the spawning habitat of small pelagic fishes. *Deep Sea Res Part I Oceanogr Res Pap* 71: 79–91.

- Baumgartner T, Durazo R, Lavaniegos B, Gaxiola G, Gómez J, García J. 2008. Ten years of change from IMECOCAL observations in the southern region of the California Current Ecosystem. *GLOBEC Int Newsl* 14: 43–54.
- Breiman L. 2001. Random forests. *Mach Learn* 45: 5–32.
- Checkley DMJ, Ayon P, Baumgartner T, Bernal M, Coetzee JC, Emmett R, Guevara-Carrasco R, Hutchings L, Ibaibarriaga L, Nakata H, Oozeki Y, Planque B, Schweigert J, Stratoudakis Y, Lingen CD Van der. 2009. Habitats. In: Checkley D, Alheit J, Oozeki Y, Roy C (eds) *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 12–44.
- Checkley DMJ, Dotson RC, Griffith D a. 2000. Continuous, underway sampling of eggs of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) and northern anchovy (*Engraulis capensis*) in spring 1996 and 1997 off southern and central California. *Deep Res Part II*: 1139–1155.
- Clark FN. 1945. Results of Tagging Experiments in California Waters on the Sardine (*Sardinops caerulea*). *Fish Bull* 61: 1–93.
- Cury P, Bakun A, Crawford R, Jarre A, Quiñones R, Shannon L, Verheye H. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES J Mar Sci* 57: 603–618.
- Cutler DR, Edwards TC, Beard KH, Cutler A, Hess KT, Gibson J, Lawler JJ. 2007. Random forests for classification in ecology. *Ecology* 88: 2783–2792.
- Demer DA, Zwolinski JP. 2014. Corroboration and refinement of a method for differentiating landings from two stocks of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the California Current. *ICES J Mar Sci* 71: 328–335.
- Durazo R. 2015. Seasonality of the transitional region of the California Current System off Baja California. *J Geophys Res Ocean* 120: 1173–1196.
- Eber LE, Hewitt RP. 1979. Conversion algorithms for the CalCOFI station grid. *CalCOFI Rep* 20: 135–137.
- Elith J, Leathwick JR, Hastie T. 2008. A working guide to boosted regression trees. *J Anim Ecol* 77: 802–813.
- Félix-Uraga R, Gómez-Muñoz VM, Quiñónez-Velázquez C, Melo-Barrera FN, García-Franco W. 2004. On the existence of Pacific sardine groups off the west coast of Baja California and southern California. *CalCOFI Rep* 45: 146–151.
- Félix-Uraga R, Gómez-Muñoz VM, Quiñónez-Velázquez C, Melo-Barrera FN, Hill K, García-Franco W. 2005. Pacific sardine (*Sardinops sagax*) stock discrimination off the west coast of Baja California and Southern California using otolith morphometry. *CalCOFI Rep* 46: 113–121.
- García-Rodríguez FJ, García-Gasca SA, Cruz-Agüero JD La, Cota-Gómez VM. 2011. A study of the population structure of the Pacific sardine *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) in Mexico based on morphometric and genetic analyses. *Fish Res* 107: 169–176.
- Hedgecock D. 1986. Recognizing subpopulations in California’s mixed pelagic fish stocks. In: Hedgecock D (ed) *Identifying Fish Subpopulations*. Proceedings of a California Sea Grant Workshop: January 27, 1984. California Sea Grant College Program, institute of marine resources, university of california, La Jolla, CA, pp. 26–31.
- Kaplan IC, Brown CJ, Fulton EA, Gray IA, Field JC, Smith ADM. 2013. Impacts of

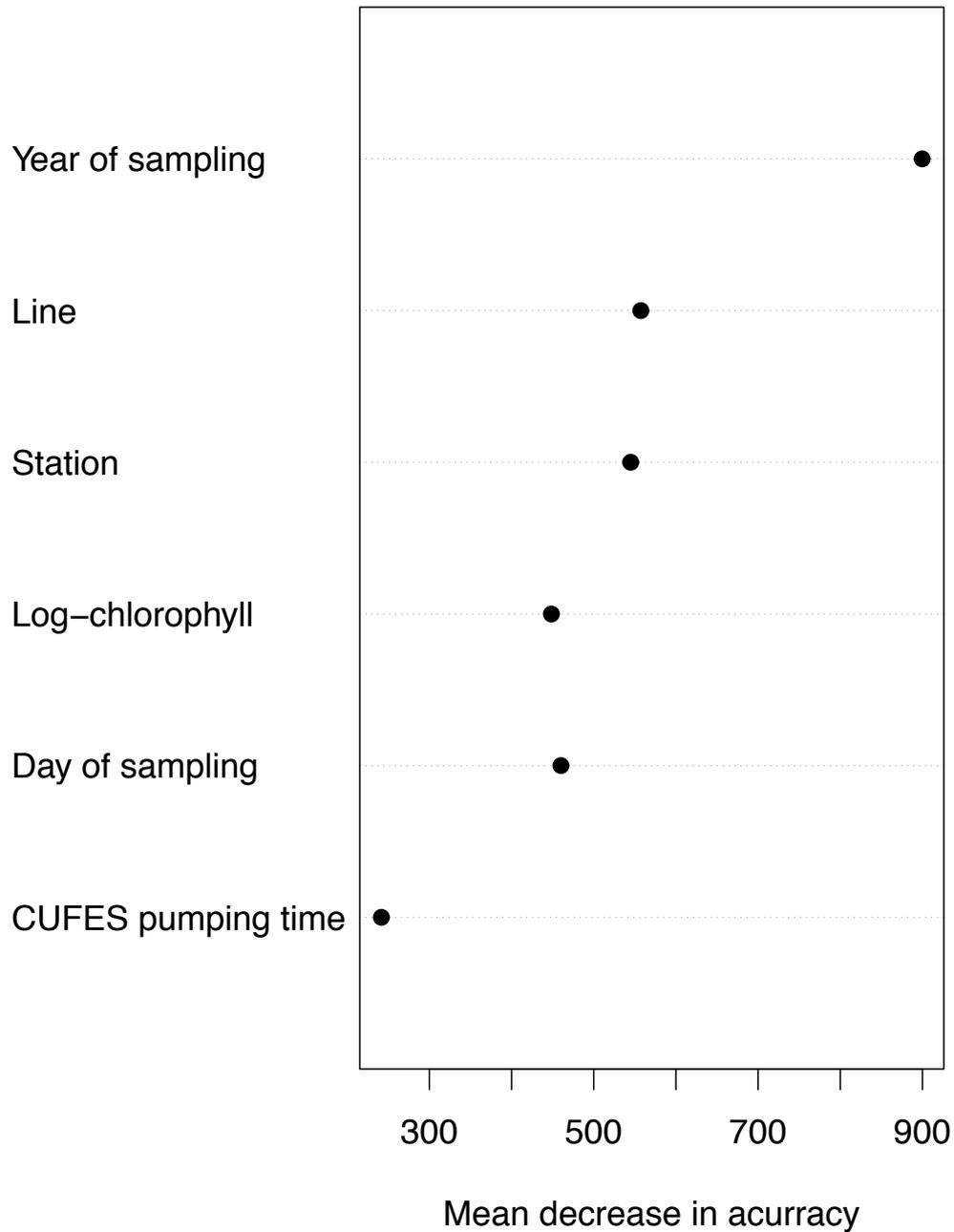
- depleting forage species in the California Current. *Environ Conserv*: 1–14.
- Kawecki TJ. 2008. Adaptation to Marginal Habitats. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39: 321–342.
- Lecomte F, Grant WS, Dodson JJ, Rodríguez-Sánchez R, Bowen BW. 2004. Living with uncertainty: genetic imprints of climate shifts in East Pacific anchovy (*Engraulis mordax*) and sardine (*Sardinops sagax*). *Mol Ecol* 13: 2169–2182.
- Liaw A, Wiener M. 2002. Classification and regression by Random Forest. *R News* 2: 18–22.
- Lo NCH, Macewicz BJ, Griffith DA. 2010. Biomass and reproduction of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off the Pacific northwestern United States. *Fish Bull* 108: 174–192.
- Lo NCHH, Macewicz BJ, Griffith D a., J. MB, Griffith D a., Charter RL. 2005. Spawning biomass of Pacific sardine (*Sardinops sagax*), from 1994-2004 off California. *CalCOFI Rep* 46: 93.
- Lo NCH, Y.a GR, Cervantes M., Moser HG, Lynn RJ. 1996. Egg Production and Spawning Biomass of Pacific Sardine (*Sardinops Sagax*) in 1994, Determined By T E Daily Egg Production Method. *CalCOFI Rep* 37: 160–174.
- Lynn RJ. 2003. Variability in the spawning habitat of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off southern and central California. *Fish Oceanogr* 12: 541–553.
- Maccall AD. 2009. Mechanisms of low-frequency fluctuations in sardine and anchovy populations. In: Checkley D, Alheit J, Oozeki Y, Claude R (eds) *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 285–299.
- Marr JC. 1960. The causes of major variations in the catch of the Pacific sardine, *sardinops caerulea* (Girard). In: Rosa J, Murphy G (eds) *Proceedings of the world scientific meeting on the biology of sardines and related species*, FAO. FAO, Rome, pp. 667–791.
- McClatchie S. 2013. *Regional fisheries oceanography of the California Current System*. Springer, La Jolla, CA
- Moser H. 1996. The early stages of fishes in the California current region. *California cooperative oceanic fisheries investigations, Atlas No. 33*. Allen Press, Lawrence, Kansas, 1505 pp.
- Murphy GL. 1966. Population biology of the Pacific sardine (*Sardinops Caerulea*). *Proc Calif Acad Sci* 34: 1–79.
- Nieto K, McClatchie S, Weber ED, Lennert-Cody CE. 2014. Effect of mesoscale eddies and streamers on sardine spawning habitat and recruitment success off Southern and central California. *J Geophys Res Ocean* 119: 1–10.
- Parrish RH, Nelson CS, Bakun A. 1981. Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. *Biol Oceanogr* 1: 175–203.
- Peck MA, Reglero P, Takahashi M, Catalán IA. 2013. Life cycle ecophysiology of small pelagic fish and climate-driven changes in populations. *Prog Oceanogr* 116: 220–245.
- Reiss CS, Checkley DMJ, Bograd SJ. 2008. Remotely sensed spawning habitat of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) and Northern anchovy (*Engraulis mordax*) within the California Current. *Fish Oceanogr* 17: 126–136.
- Santamaría-del-Ángel E, González-Silvera A, Millán-Núñez R, Callejas-Jiménez M, Cajal-Medrano R. 2011. Determining dynamic biogeographic regions using remote

- sensing data. In: Morales J, Stuart V, Platt T, Sathyendranath S (eds) Handbook of satellite remote sensing image interpretation: Applications for marine living resources conservation and management. EU PRESPO and IOCCG, Dartmouth, Canada, pp. 273–293.
- Smith PE. 2005. A history of proposals for subpopulation structure in the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) population off western North America. Calif Coop Ocean Fish Investig Reports 46: 75–82.
- Song H, Miller AJ, McClatchie S, Weber ED, Nieto KM, Checkley DM. 2012. Application of a data-assimilation model to variability of Pacific sardine spawning and survivor habitats with ENSO in the California Current System. J Geophys Res Ocean 117: 1–15.
- Venrick EL. 2015. Phytoplankton species in the California Current System off Southern California: The spatial dimensions. CalCOFI Rep 56: 1–17.
- Weber E, McClatchie S. 2010. Predictive models of northern anchovy *Engraulis mordax* and Pacific sardine *Sardinops sagax* spawning habitat in the California Current. Mar Ecol Prog Ser 406: 251–263.
- Zwolinski JP, Demer DA. 2012. A cold oceanographic regime with high exploitation rates in the Northeast Pacific forecasts a collapse of the sardine stock. Proc Natl Acad Sci 109: 4175–4180.
- Zwolinski JP, Demer DA. 2014. Environmental and parental control of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) recruitment. ICES J Mar Sci J du Cons 71: 2198–2207.
- Zwolinski JP, Emmett RL, Demer D a. 2011. Predicting habitat to optimize sampling of Pacific sardine (*Sardinops sagax*). ICES J Mar Sci 68: 867–879.

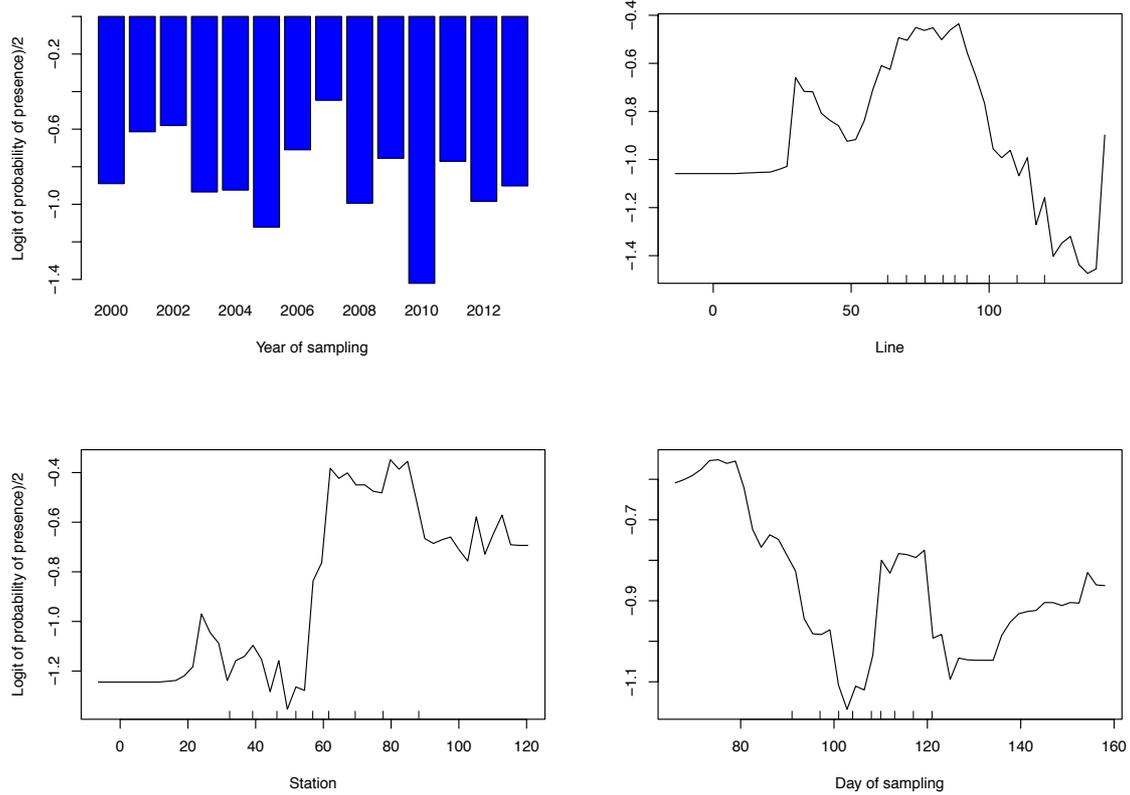
## Figuras



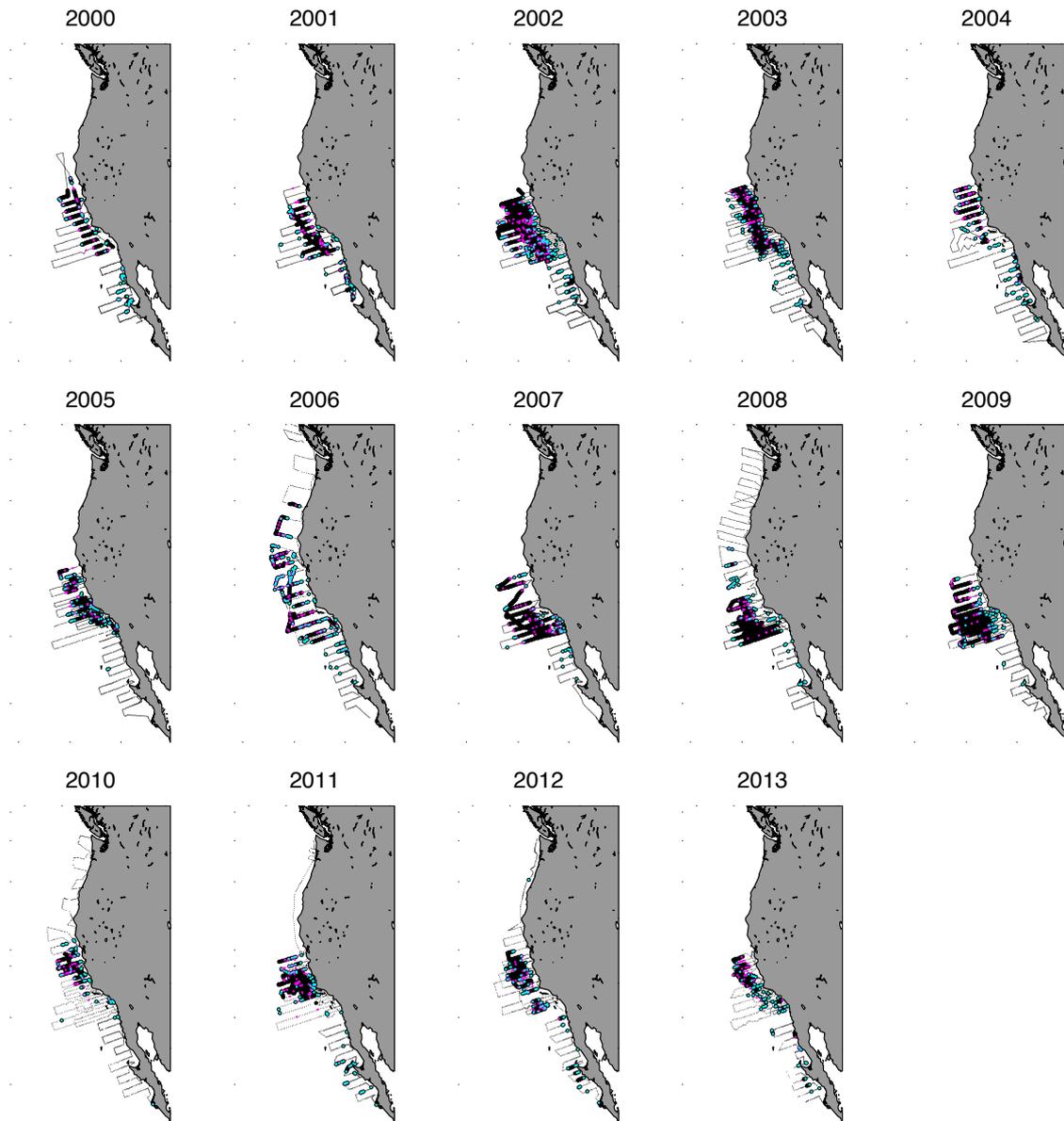
**Figura 1.** Hábitat de desove de la sardina en el Sistema de la Corriente de California durante los meses de primavera, centrado en los abriles desde 2000 a hasta 2013. La densidad de huevos de sardina (barras azules) por  $m^3$  de agua filtrada en el sistema CUFES indica un desove preferencial en la región CalCOFI en U.S., comparado a la región IMECOCAL en México (densidad en la misma escala). Una ampliación en la región IMECOCAL indica cambios en la densidad de huevos (barras rojas). El porcentaje en cada panel expresa la porción del total de huevos encontrada en Zonas Económicamente Exclusivas de México. Las estaciones donde se realiza el muestreo continuo de huevos CUFES (líneas verdes) está demarcado por el derrotero fijo de estaciones discretas de muestreo en CalCOFI e IMECOCAL.



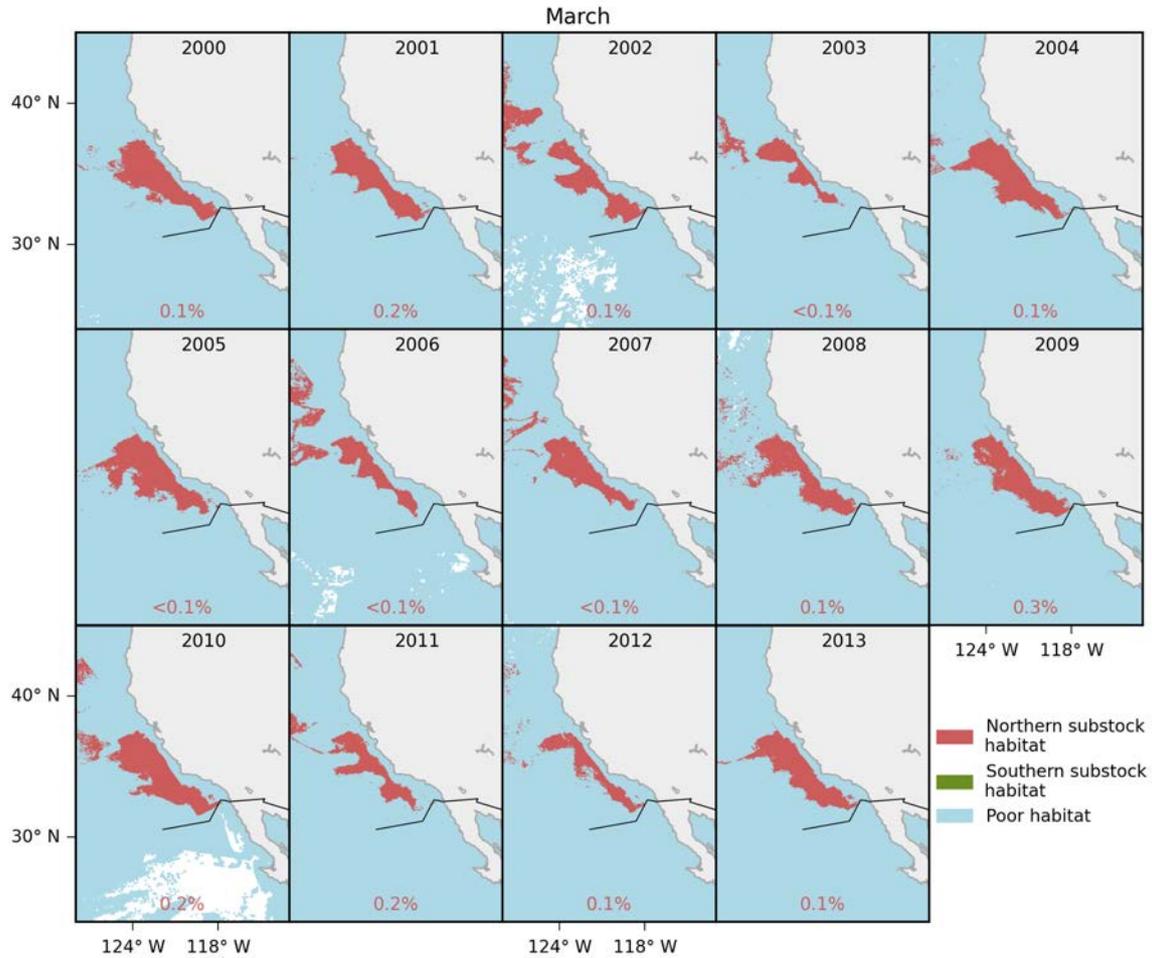
**Figura 2.** Importancia de las variables predictoras del modelo de clasificación aleatoria Random Forest usado para predecir la presencia de huevos de sardina en la Corriente de California durante los meses de primavera de 2000 a 2013. “The mean decrease in accuracy” indica la contribución de los datos observados para cada predictor para reducir el error cuando es incluida en el algoritmo de clasificación. La fracción del año fue el predictor más importante en el algoritmo.



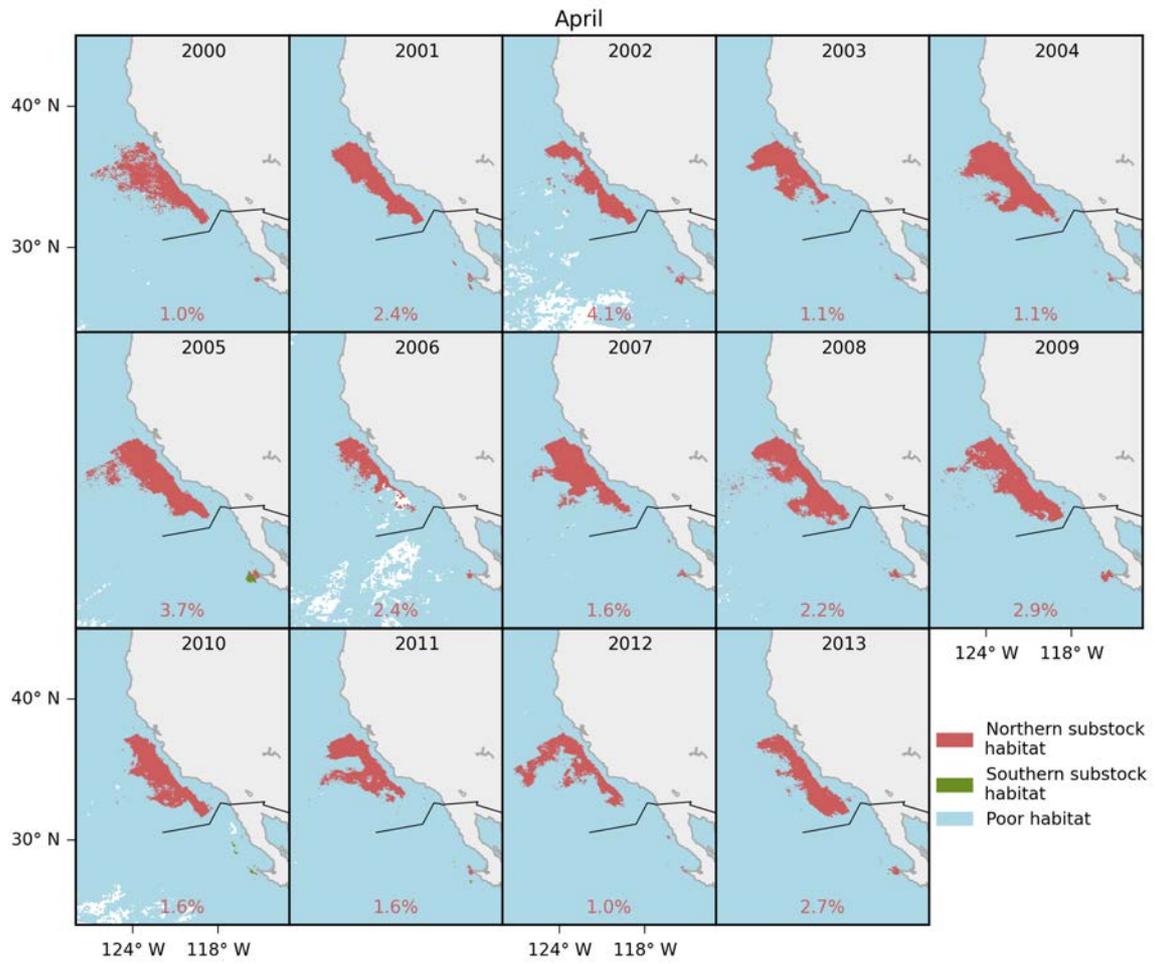
**Figura 3.** Dependencia parcial del algoritmo de clasificación por cada predictor usado para predecir la presencia de huevos de sardina. La variable dependiente indica la probabilidad y su relación con los cuatro predictores. La variable más importantes fueron el año y el día de muestreo (a y b) con línea y estación CalCOFI/IMECOCAL (c y d). Las marcas de escala dentro de cada panel (eje inferior) muestran la distribución de la base de datos a través del predictor, con unidades en deciles.



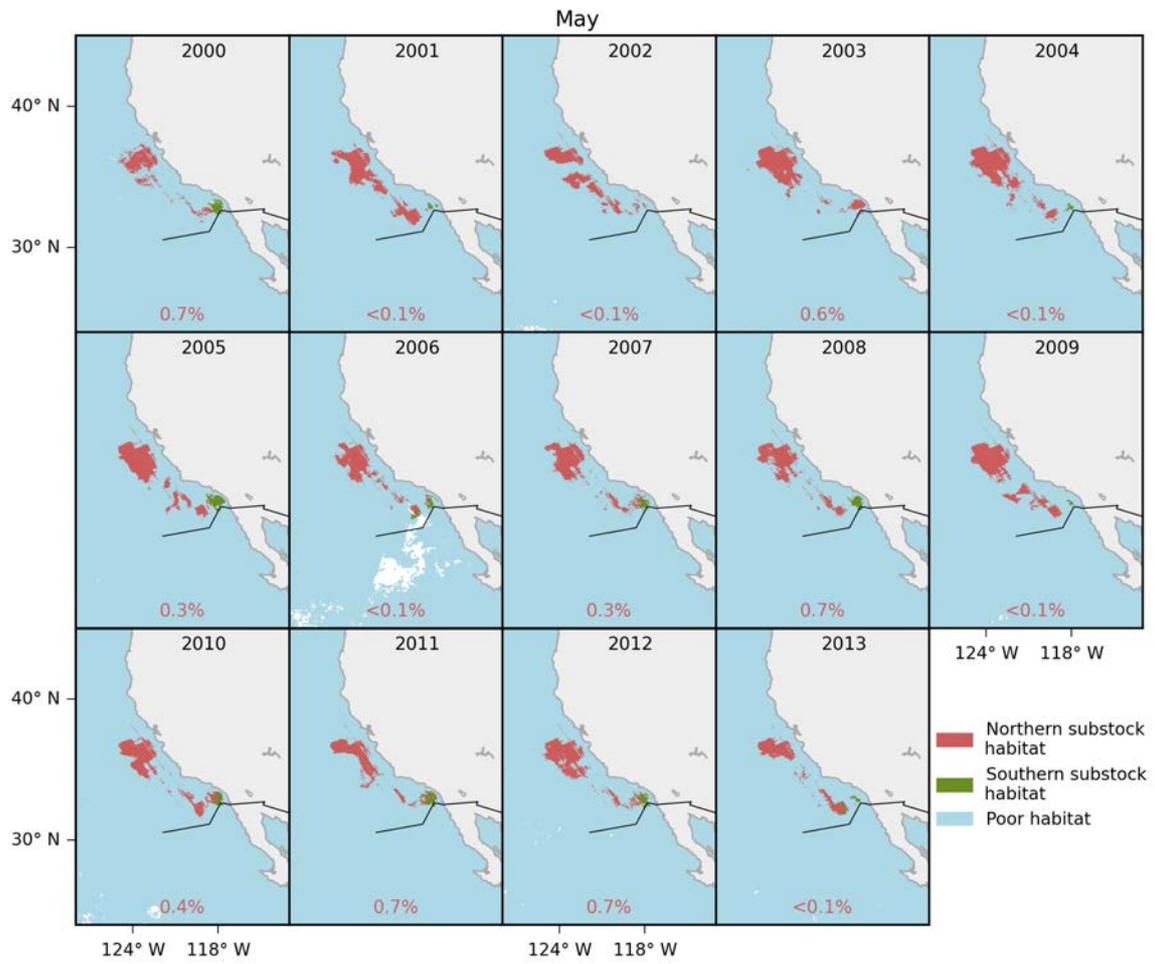
**Figura 4.** La bondad del ajuste estadístico para el hábitat de desove de la sardina. La comparación entre las predicciones y los datos observados para la presencia de huevos mostró ser positiva y consistente (círculos negros), sin embargo, diferencias fueron observadas (círculo de color) indicando la presencia de huevos pero el modelo contradice las observaciones (“Verdadero-Negativo”; color magenta) y, en el caso contrario (“Falso-Positivo”; color azul marino). Los puntos indican del derrotero de estaciones cubiertas por el barco y las estaciones CUFES carentes de huevos.



**Figura 5.** Predicción del modelo Random Forest para la presencia de huevos de sardina durante el mes de Marzo desde 2000 a 2013. Los números rojos en la parte inferior de cada gráfica indican el porcentaje del hábitat total del stock norteño de la sardina en la Zona Económicamente Exclusiva de México. La presencia del stock norteño es clasificada usando las probabilidades del modelo  $>0.5$ , y temperaturas menores a  $16.4^{\circ}\text{C}$ . El área del hábitat de desove fue calculada usando la proporción de cada pixel ( $4 \times 4 \text{ km}$ ).



**Figura 6.** Lo mismo de la figura 5, pero las predicciones son para el mes de Abril.



**Figura 7.** Lo mismo de las figuras 5 y 6, pero para el mes de Mayo.

## Tablas

**Tabla 1.** Muestreos CUFES realizados en aguas de U.S. y México. El número N (segunda columna) indica las estaciones realizadas por cada uno de los programas de investigación CalCOFI (U.S) e IMECOCAL (México). Asociada a esta distinción, se cuantifica el número de estaciones con la presencia de huevos de sardina (Sardine presence) y sus condiciones ambientales descritas por la temperatura y la concentración de clorofila-a (Spawning temperature and Spawning Chl-a). Las variables hidrográficas y la biológica provienen de satélite, de información diaria compuesta a la escala mensual, y fue obtenida de la NOAA CoastWatch (<http://coastwatch.pfel.noaa.gov>).

Year	N	Dates	U.S.		
			Sardine presence	Spawning temperature (°C)	Spawning Chl-a (mg.m <sup>-3</sup> )
2000	801	April-7 to April-29	262	12.13 to 16.67	0.23 to 3.03
2001	928	April-6 to May-2	425	10.84 to 15.64	0.16 to 4.90
2002	1609	March-21 to April-14	818	11.44 to 15.11	0.10 to 2.46
2003	1287	April-4 to April-30	514	11.36 to 15.96	0.15 to 3.25
2004	781	March-23 to April-22	251	11.79 to 15.05	0.24 to 3.78
2005	961	March-28 to May-1	297	11.76 to 16.20	0.16 to 8.25
2006	1376	April-6 to May-8	476	10.40 to 18.05	0.09 to 5.00
2007	952	March-28 to April-30	599	11.76 to 15.99	0.10 to 11.13
2008	1638	March-25 to May-1	556	10.98 to 15.70	0.13 to 12.94
2009	1110	March-8 to May-7	573	11.56 to 16.06	0.12 to 12.18
2010	1052	April-2 to May-16	242	11.94 to 17.45	0.18 to 9.58
2011	921	March-25 to April-26	333	11.70 to 18.20	0.09 to 19.49
2012	959	April-1 to April-28	274	11.15 to 15.20	0.20 to 1.25
2013	684	April-7 to May-3	179	11.35 to 19.20	0.27 to 5.64

Year	N	Dates	Mexico		
			sardine presence	Spawning temperature (°C)	Spawning Chl-a (mg.m <sup>-3</sup> )
2000	654	April-4 to April-21	58	14.85 to 16.91	0.20 to 5.42
2001	420	April-5 to April-14	78	14.21 to 15.64	0.12 to 5.31
2002	834	April-19 to May-8	82	14.38 to 17.01	0.12 to 1.21
2003	650	April-4 to April-23	37	15.07 to 16.95	0.12 to 1.26
2004	734	April-15 to May-7	79	14.40 to 18.84	0.11 to 1.97
2005	590	April-14 to May-6	3	15.75 to 17.57	0.12 to 1.34
2006	425	April-20 to May-2	29	14.63 to 17.14	0.08 to 10.70
2007	332	April-26 to May-7	12	13.99 to 16.96	0.23 to 11.02
2008	464	April-16 to May-1	15	13.30 to 15.76	0.46 to 21.54
2009	455	April-9 to April-24	4	15.63 to 16.19	0.10 to 0.91
2010	511	March-30 to April-17	5	15.49 to 20.32	0.34 to 0.17
2011	505	April-20 to May-7	42	14.40 to 18.25	0.16 to 7.69
2012	339	March-8 to March-24	39	13.74 to 19.00	0.28 to 9.30
2013	335	May-23 to Jun-7	30	14.70 to 19.85	0.10 to 9.39