Artículos y ensayos

Evidencia de la vagancia en las postlarvas pelágicas de camarón en el Golfo de Tehuantepec

Carlos Enrique Medina-Reyna*, Jaime Färber-Lorda** y José María Robles-Pacheco**

Resumen

Evidencia de la vagancia en las postlarvas pelágicas de camarón en el Golfo de Tehuantepec. La hipótesis miembro/vagante establece que la persistencia de una población marina depende de los procesos hidrográficos. En especies meroplanctónicas, la advección es la causante de la dispersión larvaria. En este trabajo, se presentan por primera vez la distribución y abundancia de las postlarvas pelágicas de camarón en el Golfo de Tehuantepec, que es afectado por el forzamiento por vientos de noviembre a marzo. Se realizaron dos cruceros con distintas condiciones oceanográficas: un evento "Norte" en enero de 1989 y una condición típica de época de lluvias en agosto del mismo año. De acuerdo a la hidrografía del evento "Norte" y a las colectas de zooplancton en ambas campañas, se evidenció el arrastre advectivo provocado por la circulación local y su efecto en la distribución de las postlarvas pelágicas de camarón. Se discuten los resultados de ambas campañas en el contexto del reclutamiento pesquero de este recurso.

Palabras clave: Postlarvas pelágicas, camarón, forzamiento por viento, Golfo de Tehuantepec

Abstract

Evidence of shrimp postlarval vagrancy in the Gulf of **Tehuantepec.** *The member/vagrant* hypothesis states that persistence of marine populations depends largely on hydrographic processes. In meroplanktonic species, larval dispersion is due mainly by advection. Previously unknown distribution and abundance of pelagic postlarval shrimps in the Gulf of Tehuantepec are presented here. The Gulf of *Tehuantepec* is affected seasonally by wind forcing ("Nortes") from November to March. In order to asses variations in zooplankton distribution two gulf-wide cruises were undertaken under different oceanographic conditions: one with wind forcing conditions, in January 1989, and another in August 1989, during the rainy season, when shrimp reproduction is at its peak.

Zooplankton samples collected in booth seasons suggest that advective dragging, caused by wind forcing, could be responsible for the observed differences among seasons in postlarval shrimp distribution. Results are discussed in the context of the effect that such advective dragging has on recruitment.

Keywords: Early postlarvae, shrimp, wind forcing, Gulf of Tehuantepec.

Résumé

Evidence de l'errence de postlarves pélagique de crevette dans le Golfe du Tehuantepec, au sud du **Mexique** L'hypothèse member/vagrant établit que la persistence d'une population marine dépend des processus hydrographiques. Chez les espèces méroplanctoniques, l'advection est la cause principale de la dispersion larvaire. Dans ce travail, on présente pour la première fois la distribution ainsi que l'abondance des post-larves pélagiques des crevettes dans le golfe du Tehuantepec, lequel est affecté par le forcement des vents de novembre à mars. On a réalisé 2 croisières scientifiques dans différentes conditions océanographiques: un phénomène appelé "Norte" en janvier 1989 et des conditions typiques d'époque des pluies au mois d'aout de la même année. D'après l'hydrographie du phénomène "Norte" et les collectes de zooplancton au cours des 2 campagnes, on a mis en évidence le draînage provoqué par la circulation locale et l'effet de celui-ci dans la distribution des post-larves pélagiques de crevette. On appréhende les résultats des 2 campagnes dans le contexte du prélèvement de cette ressource par les pêcheurs.

Mots clés: Post-larves pélagiques, crevettes, forcement des vents, Golfe du Tehuantepec.

^{*}Instituto de Industrias, Universidad del Mar

^{**}Departamento de Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada (CICESE)

Introducción

La variabilidad interanual en el reclutamiento postlarvario lagunar y litoral de los camarones es el resultado de la acción de los procesos físicos sobre un evento reproductivo exitoso (Staples *et al.* 1988). Sin duda, la dispersión larvaria y postlarvaria de los organismos marinos es el resultado del movimiento de las masas de agua, la conducta de larva y la duración de las etapas larvarias (Day y McEdward, 1984), sin olvidar la intensidad del pulso de la población desovante que da origen a las postlarvas pelágicas (PL, en lo sucesivo).

En el Pacífico de México, los estudios generales sobre los camarones peneidos han sido enfocados a la pesquería. A principios de la década antepasada comenzó el estudio serio y continuo de los mecanismos de reclutamiento lagunar. A la fecha, se han cubierto los siguientes aspectos de la biología de peneidos silvestres: la identificación específica de PL, la distribución y abundancia en la zona costera y lagunar, la relación con la pesquería artesanal en las lagunas e industrial en alta mar (Medina-Reyna *et al.* 1998); a pesar de ello, ninguno aborda el tema de la dispersión larvaria.

El Golfo de Tehuantepec es la tercera provincia oceanográfica de importancia en el Pacífico mexicano y es singular por la alta productividad estacional que proporciona una igual producción de camarón y túnidos (Blackburn y asociados, 1962; Lluch-Cota *et al.* 1997; Tapia-García y Gutiérrez-Díaz, 1998). Sin embargo, existen pocos estudios que permiten una administración sustentable de los recursos dimensionada a sus atributos ambientales.

Como contribución al estudio de la ecología de los camarones peneidos del Golfo de Tehuantepec, este trabajo evalúa el patrón de distribución y abundancia PL de camarón en dos regímenes oceanográficos diferentes: una circulación típica de la temporada de lluvia y un evento "Norte" durante la época de estiaje.

Materiales y métodos

Área de estudio

El Golfo de Tehuantepec se encuentra localizado en la costa Pacífica del sur de México entre los 92°-96° 40' O y los 14° 50'-16° N. Se le considera como una gran bahía limitada al Oeste por Puerto Ángel y al Sur por Puerto Madero.

El Golfo de Tehuantepec presenta dos temporadas bien definidas: una de lluvias y otra de secas. La primera comprende de abril a octubre y la segunda de noviembre a marzo. La época de lluvias es afectada principalmente por la proximidad de la zona de convergencia intertropical con sus efectos de estabilización. La temporada de secas está caracterizada por la presencia de fuertes vientos (10-20 m s⁻¹) denominados "Nortes", originados por su paso a través de la cañada de Chivela (Roden, 1961; Blackburn, 1962a, b; 1963; Alvarez *et al.* 1989; Steenburgh *et al.* 1998).

Durante la temporada de secas, la corriente fluye hacia el sur con una velocidad media de 0.20 m s⁻¹. A lo largo de la costa, las corrientes medias van hacia Salina Cruz para reemplazar el agua que se ha movido por causa del "Norte". La temperatura superficial del mar es baja (23°C), donde la velocidad del viento es alta y en las regiones adyacentes por una difusión de agua fría hacia las áreas contiguas (Roden, 1961; Blackburn, 1962a, 1963). La presencia de los "Nortes" propicia condiciones de surgencia a escala regional (Stumpf, 1975; McCreary et al. 1989) causada por el proceso de abordaje ("entrainment") de las aguas subsuperficiales (Trasviña et al. 1995), además de la entrada vertical de agua fría a lo largo del eje del viento y la formación de giros anticiclónicos mesoscálicos (Alvarez et al. 1989; Lavín et al. 1990; Barton et al. 1993). En la época de lluvias, las corrientes superficiales van hacia el Oeste y el Noroeste, con velocidades menores de 0.15 m s⁻¹. La temperatura superficial del mar es de 28 °C a 30 °C, y son las más altas del Pacífico Oriental Tropical, a excepción del Golfo de California (Roden, 1961). El nivel medio del mar presenta

un claro ciclo anual con un cruce ascendente de cero en el mes de mayo, lo cual coincide con el principio de la época de lluvias. El cruce descendente de cero en el mes de noviembre concuerda con el inicio de la temporada de "Nortes". En este último, los cambios del nivel del mar son más notables que en el primero (Ramírez *et al.* 1990).

Cruceros oceanográficos

Se realizó un crucero oceanográfico del 15 al 31 de enero de 1989 en todo el Golfo de Tehuantepec a bordo del B/O "el Puma", realizándose 14 lances de zooplancton. Los arrastres fueron hechos con una red Bongo de 0.60 m de diámetro y una luz de malla de 333 micras, con un flujómetro digital acoplado en la boca de la misma. Se siguieron los procedimientos de colecta de zooplancton descritos por Kramer *et al.* 1972. Los datos de

salinidad y temperatura fueron obtenidos con un CTD Modelo Bisset-Berman.

Se realizó un crucero de prospección pesquera abordo del B/M "Ventosa VII" del 5 al 10 de Agosto de 1989. Las 27 estaciones muestreadas corresponden al Programa Camarón del Pacífico del Instituto Nacional de la Pesca (INP). La embarcación fue habilitada para la ejecución de lances superficiales. Dichos arrastres fueron hechos con una red del tipo WP-2 con malla de 200 micras y un peso de 20 kg como depresor. Se adoptó el protocolo de arrastre y tratamiento de muestras descrito por Dobkin, 1970. Las profundidades de los arrastres fueron de 10 m en zona costera y de 15 m para las más profundas.

La identificación de PL de camarón colectadas de ambos cruceros fue realizada utilizando las claves de Mair, 1979; Calderón-Pérez *et al.* 1989; y Jackson *et al.* 1989.

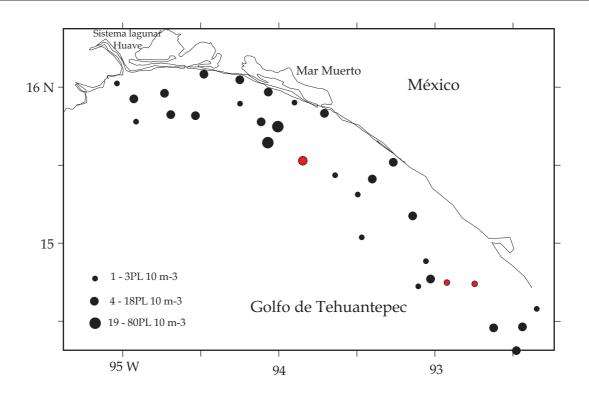


Figura 1: Distribución y abundancia de las postlarvas pelágicas de camarón en Golfo de Tehuantepec. En rojo se indican los efectivos colectados en enero de 1989; en negro, las de agosto del mismo año.

Resultados

En el crucero realizado en temporada de Nortes (Enero), las PL fueron encontradas en solo dos estaciones, ambas situadas en los extremos opuestos del Golfo (en el eje Oeste-Este). Tales ejemplares fueron identificados como *Farfantepenaeus californiensis*. En este crucero, las estaciones positivas (con PL) tuvieron menos de 4.0 PL 10 m⁻³ (Figura 1).

En el crucero correspondiente a la época de lluvias (agosto), las PL de camarón se distribuyeron cerca de las bocas de los complejos lagunares del Golfo de Tehuantepec. La abundancia de PL de camarón en esta campaña varió de 3.0 a 34 PL 10 m³. Las mayores abundancias fueron encontradas en la cercanía de la boca de Zacapulco, en el extremo Norte del complejo Lagunar del Soconusco (Figura 1).

La información oceanográfica de los cruceros ha sido descrita ampliamente por Lavín *et al.* 1990 y Färber-Lorda *et al.* 1994; e INP (1990) para Enero y Agosto, respectivamente.

Discusión

Es bastante generalizada la tendencia a realizar estudios observacionales en ecología marina, como el único método para intentar probar predicciones acerca de la naturaleza. A pesar de sus restricciones lógicas, las observaciones no limitan la descripción de patrones que constituyen las bases para cualquier estudio ecológico ya que, una vez descrito el patrón, se pueden invocar modelos explicatorios acerca de los procesos (Underwood et al. 2000). Este trabajo trata de describir el patrón de dispersión larvaria de camarón producido por dos procesos oceanográficos alternantes y continuos, considerando que los eventos reproductivos de camarón en la zona ocurren durante el año (Medina-Reyna et al. 1998).

La distribución y abundancia de las PL de peneidos es el resultado de uno o varios pulsos reproductivos exitosos de una población que ex profeso migra hacia aguas someras cercanas a algún aporte continental (García y Le-Reste, 1981). Se reconoce que las PL son activas

nadadoras y presentan migración vertical (Temple y Fisher, 1965; García, 1976); dado lo anterior, las PL de camarón presentan gran dispersión por advección (Rothlisberg, 1982; Rothlisberg *et al.* 1983; Rosthlisberg, 1988; Rothlisberg y Church, 1994; Jackson *et al.* 2001).

El patrón obtenido de las campañas oceanográficas desde el punto de vista sistémico deriva que durante los "Nortes", la abundancia de adultos, medida como captura por unidad de esfuerzo (CPUE), se incrementa por la abundancia de camarones acanalados (café y cristal) que siguen el afloramiento de la termoclina, existiendo caladeros grandes cerca de Salina Cruz (Cruz-Romero y Edén-Reyna, 1976). En Enero de 1989, se presentaron "Nortes" intermitentes que duraron cerca de 15 días (Ramírez et al. 1990). El estudio oceanográfico reveló que al SO del Golfo se formó un giro baroclínico anticiclónico de 250 km de diámetro y 100 m de profundidad y corrientes superiores de 1 m s⁻¹. Las corrientes sobre la plataforma continental se dirigieron hacia Salina Cruz, y hacia el SSE en el talud continental, al sur del Golfo. El "Norte" moderado provocó un levantamiento de la termoclina por bombeo de Ekman, intensa mezcla vertical y frentes térmicos de hasta 10 °C (Lavin et al. 1990). La madurez gonadal sugirió que una alta proporción de hembras están en desove (INP, 1990) y, por el patrón de abundancia y distribución postlarvaria de camarón, es probable que haya fracasado el evento reproductivo. Esto nos conduce a que i) La reproducción existió y las larvas o PL de camarón presentaron un alto índice de mortalidad, o ii) No existió una reproducción exitosa a nivel poblacional por las bajas temperaturas. En ambos casos, el arrastre por advección provocada por el forzamiento de los "Nortes" puede indicar un mecanismo de vagancia (Sinclair, 1988; Fortier y Gagné; 1990) para las PL de camarón donde los factores hidrográficos y depredación por mesozooplancton e ictioplancton (Färber-Lorda et al. 1994), determinaran la sobrevivencia de esta cohorte. Asimismo, el efecto del arrastre advectivo de PL de camarón puede magnificarse debido a la variabilidad en y entre "Nortes"

subsecuentes y, por lo tanto, puede determinar las variaciones intermensuales e inclusive interanuales del reclutamiento lagunar de este recurso, ya que la masa de agua que alimenta a la corriente de chorro que se origina en Salina Cruz proviene de la plataforma continental oriental donde habita la población desovante de camarón.

El patrón de la época de lluvias esta caracterizado por ser la época de alta actividad reproductiva: ca. 27 y 40 % de hembras están desovando en julio y agosto, respectivamente (INP, 1990). Los datos aquí presentados sobre distribución y abundancia sugieren que las PL de camarón no sufrieron un transporte larvario considerable, ya que éstas quedan atrapadas por los frentes salinos que se forman por la descarga de los grandes complejos lagunares de la región (Medina-Reyna, 1991). Parece ser que el desove en zonas someras donde están tales cinturones larvarios es una estrategia reproductiva bien desarrollada por los peneidos (Del-Valle, 1990; Rothlisberg et al. 1995). La poca dispersión de PL de camarón pudo ser ocasionada por los débiles vientos que soplan hacia el NO (Ramírez et al. 1990). En suma, la abundancia postlarvaria de camarón está en función de la fecundidad, y la distribución de PL es el resultado de la estrategia reproductiva, acentuado por los mecanismos de reclutamiento lagunar. En esta época, el transporte de PL de camarón es mínimo y la mortalidad natural se reduce.

El patrón de la abundancia postlarvaria de camarón en eventos "Nortes" es importante porque puede provocar la reducción de la cohorte de lluvias, la que soporta a la pesquería industrial. El efecto del arrastre esta en función del acople de los eventos reproductivos con la presencia e intensidad de los "Nortes", que se presentan aún en época de lluvias (Ramírez et al. 1990). Todo el cuadro ambiental y poblacional para el camarón en esta zona del Pacifico puede provocar una ausencia de PL de peneidos en el sistema Lagunar del Istmo de Tehuantepec, la cual ha sido reportada en febrero de 1974 (Barrera-Huerta, 1976). En este estudio, se observó la ausencia de PL de Litopenaeus sp. y Farfantepenaeus brevirostris, y la presencia única de F. californiensis en enero, por lo que es probable que lo anterior se deba al fin de un episodio reproductivo (Bassanesi-Poli y Cabrera-Jímenez, 1983), limitado por la acción de los "Nortes", lo cual sirve como evidencia a la premisa de este trabajo.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Raúl Ulloa y Pablo Jacinto Nolasco por la ayuda desinteresada en la edición de este trabajo, así como a los revisores anónimos que lo enriquecieron.

Bibliografía

Álvarez, L. G., A. Badán D. y A. Valle, 1989. On coastal currents of Tehuantepec. Est. Coast. Shelf Sci. 29: 89-96.

Barrera, H. R. R., 1976. Algunos aspectos a considerar para la determinación de vedas, apertura y cierre de tapos y reglamentación de la luz de malla de las atarrayas de pesca de camarón en las lagunas y marismas del Estado de Oaxaca. Mem. Simp. Biol. y Dinám. Pobl. de Camarones. SIC/Subsecretaría de Pesca. Inst. Nal. Pesca. 8-13 Agosto, 1976. p. 125 130. Guaymas, Son. México.

Barton, E. D., M. L. Argote; J. Brown; P. M. Kosro; M. Lavin; J. M. Robles; R. L. Smith; A.Trasviña y H. S. Vélez, 1993. Supersquirt: Dynamics of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Oceanography 6(1): 23-30.

Bassanesi-Poli, A. T. y J. A. Cabrera-Jiménez, 1983. Postlarvae of white shrimp. Note on and absence period of white shrimp *Penaeus vannamei* (Bonne) postlarvae in the southern littoral of Sinaloa, México. An Inst. Biol. UNAM. (Zool.) 53(1):433.

Blackburn, M. 1962a. An Oceanographic study of the Gulf of Tehuantepec. U. S. Fish and Wildlife Service. Spec. Sci. Rep. Fisheries. 404: 10-42.

Blackburn, M. 1962b. Distribution and abundance of tuna related to wind and ocean condition in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. World Scientific Meeting on the Biology of tunas and related species. Contribution 1391. La Jolla, Cal. U.S. A., 2-14 July 1962.

Blackburn, M. 1963. Distribution and abundance of tuna relation to wind and ocean conditions in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. FAO Fisheries Reports No. 6.3 1557-1582.

Blackburn, M. y asociados, 1962. Tuna oceanography in the eastern tropical pacific. U. S. Fish and Wildlife Serv. Spec. Sci. Rep. Fisheries 400:48 p.

Calderón-Pérez J.A., E. Macías-Regalado y S. Rendón-Rodríguez, 1989. Clave de identificación para los estadios de postlarvas y primeros juveniles de camarón del género *Penaeus* (Crustácea, Decapoda) del Golfo de California, México. Ciencias Marinas 15 (3): 5770.

Cruz-Romero, M. y Eden-Reyna I., 1976. Análisis de algunos parámetros poblacionales del camarón de altamar en Salina Cruz, Oaxaca, en: Castro-Aguirre, J. L. (Ed.) Mem. Simp. Sobre biología y dinámica poblacional de camarones. SIC/Subsecretaría de Pesca. Inst. Nal. Pesca. 8-13 Agosto, 1976. Guaymas, Son. México. Tomo I:387-412.

Day, R. y McEdward, L., 1984. Aspects of the physiology and ecology of pelagic larvae of marine benthic invertebrate, en: Steidinger, K. A. y Walker, L. N. (Eds.). Marine plankton life cycles strategies. CRS Pres. Boca Raton, Florida. 93-120.

Del Valle, I. R., 1990. Estrategia de producción y explotación en una laguna costera de México. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Cataluña. 266 p.

Dobkin, S., 1970. Manual de métodos para el estudio de larvas y primeras postlarvas de camarones y gambas. México. Inst. Nal. Inv. Biol. Pesq. Serv. Div. Instructivo 4:76 p.

Färber-Lorda, J., M. F. Lavin, M. A. Zapatero and J. M. Robles-Pacheco, 1994. Distribution and abundance of euphausiids in the Gulf of Tehuantepec during windforcing. Deep-Sea Research 41(2):359-367.

Fortier, L. y J. A. Gagné, 1990. Larval herring (*Clupea harengus*) dispersion, growth, and survival in the St. Lawrence estuary: match/mismatch or membership/vagrancy?. Can. J. Fish. Aquatic Sci. 47(10):1898-1912.

García, S., 1976. Les migrations des crevettes penaeides tropicales. Océanis 2(8): 365-380.

García, S., Le-Reste, L., 1981. Cycles vitaux, dynamique, explotation et amenagement des stocks de penaeides cötieres. FAO Doc. Tech. Peches 203: 210 pp.

INP, 1990. Dictamen de la pesquería de camarón para la temporada 1989-1990. Programa Camarón del Pacífico. Centro Regional de Investigación Pesquera. Mazatlán, Sin. 75 pp.

Jackson C. J., Rothlisberg, P. C., Pendrey, R. C. y Beamish, M. I., 1989. A key to genera of the Penaeid larva and early postlarvae of the Indo-West pacific region, with descriptions of the larval development of *Atypopenaeus formosus* DALL and *Metapenaeopsis palmensis* HASWELL (Decapoda:Penaeoidea:Penaidae) reared in the labotory. Fish. Bull. 87(3):703733.

Jackson, C. J., P. C. Rothlisberg y R. C. Pendrey, 2001. Role of larval distribution and abundance in overall life-history dynamics: A study of the prawn *Penaeus semisulcatus* in

Albatross Bay, Gulf of Carpentaria, Australia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 213:241-252.

Kramer, D., Kalin, M. M., Stevens, E. G., Thrailkill, J. R., Zwifel, J. R., 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California current region. NOAA Tech. Rep. NMFS. Circ. 370:38 p.

Lavín, M. F., J. M. Robles, M. L. Argote, E. D. Barton, R. Smith, J. Brown, M. Kosro, A. Trasviña, H. S. Vélez y J. García, 1990. Física del Golfo de Tehuantepec. Ciencia y Desarrollo 18 (103): 97-108.

Lluch-Cota, S. E., S. Alvarez-Borego, E. M. Santamaría-del-Angel; F. E. Muller-Karger y S. Hernández-Vazquez, 1997. The Gulf of Tehuantepec and adjacent areas: spatial and temporal variation of satellite-derived photosynthetic pigments. Ciencias Marinas 23(3):329-340.

Mair, J. McD, 1979. The identification of postlarvae of four species of *Penaeus* (Crustacea:Decapoda) From the Pacific Coast of Mexico. J. Zool. Lond. 188: 347-351.

McCreary, J.P. Jr., H.S. Lee y D.B. Enfield, 1989. The response of the coastal ocean to strong offshore winds: with application to circulations in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo. J. Mar. Res. 47(1):81-109.

Medina-Reyna C. E., O. Morales-Pacheco y H. T. Salinas-Orta, 1998. El reclutamiento de las postlarvas de camarón blanco (*Penaeus vannamei*) en el Golfo de Tehuantepec: una revisión. *Ciencia y Mar* 2(5): 33-44.

Medina-Reyna, C. E., 1991. Distribución y abundancia de las postlarvas pelágicas del género *Penaeus* (Crustacea: Decapoda) en la zona costera del Golfo de Tehuantepec durante el verano de 1990. Tesis Profesional, Fac. de Ciencias Marinas, UABC. 79 pp.

Ramírez, I., Grivel, F. y Ramos, S., 1990. Nivel del Mar, Presión y viento superficial en Salina Cruz, Oaxaca (1952-1989): Informe de datos. Inf. de datos. Inf. Téc. CICESE-CIOFID9OO1.52 pp.

Roden, G. I., 1961. On the wind-drive circulation in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Geofísica Internacional 1 (3): 5576.

Rothlisberg, P. C., 1982. Vertical migration and its effect on dispersal of penaeid shrimp larvae in the Gulf of Carpentaria, Australia. Fish. Bull. 80(3): 541-554.

Rothlisberg, P. C., Church, J. A. y Forbes, A. M. G., 1983. Modelling the advection of vertically migrating shrimp larvae. J. Mar. Res. 41: 511-538.

Rothlisberg, P. C., 1988. Larval transport in coastal Crustacea: Three case histories. En: Jansson, B. O. (ed.) Coastal-Offshore Ecosystem Interactions. Lecture Notes on Coastal and Estuaries Studies 22: 272-290.

Rothlisberg, P. C. y J. A. Church, 1994. Processes controlling the larval dispersal and postlarval recruitment of penaeid prawns. En: Proc. of Boden Workshop on larval dispersal and recruitment. Coastal and estuarine studies-The Biophysics of marine larval dispersal. P. W. Sanmmarco y M. Heron (eds.) AGU. 235-252 p.

Rothlisberg, P.C., Church, J.A. y Fandry, C.B, 1995. A mechanism for near-shore concentration and estuarine recruitment of post-larval *Penaeus plebejus* Hess (Decapoda, Penaeidae). Estuar. Coast. And Shelf Sci. 40: 115-138.

Sinclair, M., 1988. Marine populations: an essay on population regulation and speciation. University of Washington Press. Seattle, WA. 252 pp.

Staples, D. J., Rothlisberg, P. C., Garcia, S. M. (eds.), 1988. IOC-FAO workshop on recruitment of penaeid prawns in the Indo-west Pacific Region (PREP). IOC Workshop Rep. 56: 23 pp.

Steenburgh, W. J., D. M. Schultz y B. A. Colle, 1998. The structure and evolution of gap outflow over the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Mon. Weather Rev. 126 (10):2673-2691.

Stumpf, H. G., 1975. Satellite detection of upwelling in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Jour. of Phys. Ocean., 5: 363 388

Tapia-García, M. y B. Gutiérrez-Díaz, 1998. Recursos pesqueros de los estados de Oaxaca y Chiapas. En: M. Tapia-García (Ed.). El Golfo de Tehuantepec. El ecosistema y sus recursos. 149-162. Universidad Autónoma Metropolitana, México.

Temple, R. F. y Fischer, C. C., 1965. Vertical distribution of the planktonic stages of penaeid shrimps. Pub. Inst. Mar. Sci. Texas 10: 59-67.

Trasviña, A., E. D. Barton, J. Brown, H. S. Vélez, P. M. Kosro y R. L. Smith, 1995. Offshore Wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: The asymmetric circulation. Journal of Geophysical Research 100 (10): 20,649-663.

Underwood, A. J., M. G. Chapman y S. D. Connell, 2000. Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. J. Exp. Mar. Biol.. Ecol. 250:97-115.

Recibido: 23 de Septiembre del 2002 Aceptado: 8 de noviembre del 2002