

Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México.

J. L. Castro-Aguirre^{1,2},
E. F. Balart¹
y J. Arvizu-Martínez¹

¹Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., División de Biología Marina. Apdo. Postal 128, La Paz, B.C.S., México 23001.

²Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del I.P.N., Apdo. Postal 592, La Paz, B.C.S., México 23000.

Castro-Aguirre, J.L., E. F. Balart y J. Arvizu-Martínez, 1995. Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 5 (1-2): 57-78.

RESUMEN

Esta contribución revisa y propone algunos modelos teóricos para explicar diversos aspectos acerca del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California. Después de una descripción sucinta de su desarrollo costero, así como de un breve bosquejo acerca de su hidrología e historia geológica, se analizan las relaciones zoogeográficas de la ictiofauna del Golfo. Se hace hincapié en la gran afinidad existente entre los conjuntos ícticos de este mar, con los de otras regiones tropicales del mundo, particularmente del Caribe y, en general, con los del Atlántico noroccidental e Indo-Pacífico. Se plantea la hipótesis de que la ictiofauna actual del Golfo no parece diferir, sustancialmente, de la conformada desde fines del Plioceno y principios del Pleistoceno. Se sugiere que la ictiofauna de este mar tiene un origen que puede remontarse hasta fines del Cretácico y principios del Paleoceno, evento que podría corresponder al inicio del "protogolfo". Cuando la actual Península completó su desarrollo, habrían sucedido diversos fenómenos que resultaron en la característica ictiofauna del Golfo de la época actual, que es un complejo de especies tanto tropicales como subtropicales, templadas y, aún, ártico-boreales. Se analizan, en este contexto, las hipótesis que se han propuesto para explicar tales fenómenos, conjugando las ideas dispersalistas con los postulados de la teoría vicariante. Se discute la existencia de barreras zoogeográficas dentro del Golfo y su efecto en la presencia de ciertas asociaciones de peces. Se enfatiza que la oscilación térmica, en conjunción con los diversos tipos de ambientes costeros (rocosos, arenosos, limo-arcillosos), mantienen una estrecha relación con la composición ictiofaunística, así como con su distribución y abundancia. Se documentan aquellas poblaciones ícticas cuya distribución es típicamente "transpacífica" y que han logrado colonizar la costa del Pacífico mexicano, así como ciertas localidades del Golfo de California. En relación con su ictiofauna nerítica, se establecen consideraciones ecológicas y geográficas, particularmente los procesos de endemismo que se acentúan en especies de ambientes coralinos y rocosos. Se discuten las hipótesis que intentan explicar la presencia de diversas poblaciones de afinidad ártico-boreal. Asimismo, se analiza la relación que presentan los tres tipos de ambientes característicos de este mar (norte, centro y sur del Golfo), sobre los patrones distribucionales de diferentes conjuntos ícticos.

Palabras clave: Golfo de California, ictiofauna, origen, distribución.

ABSTRACT

This contribution reviews and proposes some theoretical models to explain several aspects about the origin and distribution of the ichthyofauna of the Gulf of California. After a brief description about its coastal development, hidrology and geological history, the zoogeographical relationships of the Gulf ichthyofauna are analyzed. It is emphasized the affinity between the fish-groups of this *mare nostrum* and other tropical regions of the world, mainly with the Caribbean and, in general, with the northwestern Atlantic and Indo-Pacific. It is posed the hypothesis that

the actual ichthyofauna of the Gulf it seems not differ much from that shaped out by the end of Pliocene and early Pleistocene. It is suggested that the origin of the ichthyofauna of this sea go back to the late Cretaceous and early Paleocene, when probably appeared the "protogulf". When the actual Peninsula completed its development would happen many phenomena resulting in the characteristic actual ichthyofauna, a complex of tropical and subtropical, temperate and even arctic-boreal species. In this context the proposed hypotheses to explain such kind of phenomena are analyzed, combining the dispersalist ideas with the propositions of the vicariant theory. The existing zoogeographic barriers inside the Gulf and their effects on some fish ensembles are discussed. It is stressed the relationships that the thermic fluctuation together with the bottom coastal type (rocky, sandy, mud-clayey) have with the ichthyic composition and their distribution and abundance. Those successful transpacific populations in colonizing the Mexican Pacific coasts, including some localities of the Gulf of California, are documented. In relation to the neritic ichthyofauna of the Gulf, some ecological and geographical considerations mainly related to the processes of endemism, more remarkable in rocky and coralline environments, are settled. The hypotheses intending to explain the presence of various population of arctic-boreal affinities are discussed. Likewise, the relationships between the three characteristics type of environment of this sea (north, center and south of the Gulf) and the distributional patterns of the different fish ensembles are analyzed.

Key words: Gulf of California, ichthyofauna, origin, distribution.

INTRODUCCIÓN

El Golfo de California, que por acuerdo internacional se considera como Mar Patrimonial Mexicano, es un área de gran importancia debido a sus peculiares características hidrológicas, geológicas, biológicas y pesqueras en general. Ello lo ha convertido en el cuerpo de agua más estudiado de México. Quizá, una de las primeras expediciones de tipo científico fué la realizada por la Academia de Ciencias de California en 1921 (Johnston, 1924). A partir de entonces se han verificado múltiples investigaciones, que prosiguen hasta la fecha. Así, Schwartzlose *et al.* (1992), dan una relación de 8,224 citas bibliográficas de diversos estudios realizados en este mar. En referencia particular a los trabajos de índole ictiológico, Chávez (1986) registró 2,287, es decir, más del 27% del total. Resalta, pues, el gran interés que prevalece por el conocimiento sistemático, biológico, ecológico y biogeográfico de los peces que habitan el Golfo de California.

Desde el punto de vista ictiofaunístico, numerosos autores han contribuido con sus estudios, ahora ya clásicos, al conocimiento de los peces del área que nos ocupa; asimismo, ya son bastantes numerosas las contribuciones recientes al conocimiento de la ictiofauna del Golfo de California, sin embargo, por cuestiones de espacio remitimos al lector a la consulta de los trabajos bibliográficos de Chávez, (1986); y Schwartzlose *et al.*, (1992) y a la bibliografía de Castro-Aguirre *et al.* (1994).

Gran parte de la información en dichas publicaciones trata de descripciones de nuevas especies y nuevos registros, listas faunísticas, ampliación del área conocida de distribución geográfica, aspectos ecológicos, etc. También se ha despertado un gran interés en la realización

de estudios biogeográficos, que en última instancia contribuyen a la comprensión de los fenómenos ecológico-evolutivos que se verifican en el ambiente marino. El Golfo de California ha sido poco estudiado en este contexto, por lo cual aquí se pretende analizar y caracterizar a su ictiofauna, haciendo hincapié en los distintos procesos de origen, dispersión y distribución de las diversos conjuntos ícticos que habitan en la plataforma continental.

Los estudios de zoogeografía marina, en particular aquellos que versan específicamente sobre peces, no son abundantes en comparación con los realizados en otros grupos zoológicos. Sin embargo, es importante señalar a varios autores que han contribuido de modo sobresaliente en estos aspectos. Sin duda, el primero fué Ekman (1953), quien dedicó un breve comentario sobre la fauna, a nivel general, de este mar interior mexicano. Específicamente sobre aspectos ictiogeográficos, sobresalen las contribuciones de Briggs (1960, 1961, 1964, 1967a y b, y 1974), Hubbs (1941 y 1960), Hubbs y Roden (1964), Rosenblatt (1963 y 1967) y Walker (1960).

Es necesario señalar que el origen y evolución de la fauna íctica de la plataforma continental del Golfo ha constituido la base central de las discusiones. Sin embargo, no ha sido así con los conjuntos ictiofaunísticos de las aguas profundas, probablemente debido a la poca información existente sobre el particular.

EL MEDIO FÍSICO

Topografía

El Golfo de California es un mar interior, en forma de un largo rectángulo que se extiende desde los 23° hasta los 32°

de latitud norte. Mide cerca de 1,100 km de longitud y su ancho varía entre 108 y 234 km. Este mar se orienta en dirección noroeste-sureste y está limitado por la península de Baja California hacia el oeste y por las costas de Sonora y Sinaloa hacia el este. Ambas costas difieren en sus rasgos fisiográficos, ya que las del lado bajacaliforniano son, en su mayoría, rocosas, con acantilados y accidentadas en su desarrollo. Las del lado continental, por el contrario, son predominantemente areno-lodosas. En ellas son frecuentes las playas arenosas de varios kilómetros de longitud. Frente a las costas de la Península, se localizan numerosas islas del tipo rocoso, al igual que la tierra firme adyacente y, en ocasiones, como la Isla Angel de la Guarda, separada de ella por canales estrechos y profundos.

Dos son las más grandes bahías de este litoral que presentan playas arenosas y pendiente suave: La Paz y Concepción. Dichas características son excepcionales en la costa oriental de la Baja California. Al norte de Bahía Concepción se prolonga el litoral rocoso, aunque existen pequeñas áreas sedimentarias, tal vez vestigios de antiguos estuarios, como por ejemplo San Luis Gonzaga. Entre esta localidad y la desembocadura del Río Colorado, la costa arenosa sólo es interrumpida por una punta rocosa en San Felipe. Desde el estuario de ese río hasta Puerto Peñasco, la costa es areno-lodosa, con un solo promontorio rocoso en esa localidad. Desde ahí hasta Bahía Kino, las playas arenosas son dominantes en el panorama. El área rocosa más notable, por su desarrollo, en el litoral oriental del Golfo de California, se encuentra desde Kino hasta el sur de la Bahía de Guaymas. De esta localidad hasta Mazatlán, los elementos fisiográficos básicos son las playas de arena, así como la notable abundancia de regiones estuarinas y lagunares, que muestran un desarrollo notable hacia el sur de Sinaloa y todo el estado de Nayarit. Una interesante excepción, ya que es la única isla de Sinaloa, es el llamado Farallón de San Ignacio, situado frente a Topolobampo. Las dos mayores islas del Golfo de California, una del lado occidental, Angel de la Guarda y la otra, del oriental, Tiburón, se encuentran separadas por una profundidad máxima de 1,000 metros. De allí, hacia el norte la profundidad se reduce hasta el Golfo de San Jorge, donde solamente en la cuenca Wagner o Humboldt la profundidad se acerca a los 200 metros. Al sur de dichas islas se presenta un relieve submarino muy escarpado, con numerosas depresiones y fosas, así como cordilleras y cantiles con pendientes muy abruptas. Existen seis depresiones con más de 2000 metros de profundidad: la Fosa del Carmen (2,700), Guaymas (2,100), Farallón (3,150), Cerralvo y Pescadero (3,600 y 3,700 metros, respectivamente) y la de Mazatlán (3,200). La desembocadura del Golfo, en su comunicación con el

resto del Pacífico Oriental, alcanza profundidades de 4,200 metros.

Una característica notable de las costas rocosas y acantilados, sobre todo en el lado oriental de la península, es la breve extensión o abrupta pendiente de la plataforma continental, que alcanza los 1,000 metros de profundidad a menos de un kilómetro de la costa, tal como sucede en la costa oriental de las islas San José y Cerralvo. Por el contrario, las costas del litoral oriental del Golfo presentan una vasta extensión de plataforma continental, por ejemplo, la gran área sedimentaria del alto Golfo y desde Guaymas hasta Mazatlán. En este tipo de costas, los bosques de manglar son elementos preponderantes en el panorama, y desempeñan un papel importante en la ecología de los sistemas lagunares asociados con estas comunidades vegetales. Dichas asociaciones, dentro del Golfo de California, se localizan en los alrededores de La Paz y Bahía Concepción, y desde Guaymas hasta la zona centro-sur de Sinaloa. Al norte de Concepción y Guaymas, el manglar ya no se desarrolla.

Hidrología

Aunque ha habido un incremento sustancial en las actividades de investigación oceanográfica en las últimas dos décadas, los diferentes procesos que se llevan a cabo dentro del Golfo todavía no se conocen lo suficiente. Sin embargo, para los fines presentes, los estudios de Allen (1938), Alvarez-Borrego (1983), Alvarez-Borrego y Galindo-Bect (1974), Alvarez-Borrego *et al.* (1975), Anderson *et al.* (1950), Bennett (1966), Gaxiola *et al.* (1978), Griffiths (1965 y 1968), Hubbs y Roden (1964), Robinson (1973), Roden (1958 y 1962), Roden y Groves (1959), Stevenson (1970), Sverdrup (1940), Sverdrup *et al.* (1959), Warsh y Warsh (1971) y Wyrki (1967), son adecuados para su caracterización sinóptica e indispensable, previo a entrar en materia.

La mayoría de los autores coinciden en señalar que el Golfo de California es una gran cuenca de evaporación, probablemente la única de todo el Pacífico Oriental. Este fenómeno es más patente en su porción norte, ya que durante el verano la salinidad se eleva a más de 38 o/oo y la temperatura alcanza valores de 32°C. El fenómeno de hipersalinidad, aunque explicable por la gran evaporación y las altas temperaturas atmosféricas que prevalecen durante el estiaje, también se debe al represamiento y uso subsiguiente de las aguas del Río Colorado, en su parte correspondiente a los Estados Unidos, por lo menos desde hace 60 años. De esta manera, lo que antiguamente era una

enorme región estuarina, en la actualidad es un antiestuario o estuario negativo.

Hacia la parte central del Golfo y sobre todo en el sur, las condiciones que prevalecen son de euhalinidad, con muy poca variación, exceptuando las cercanías de las lagunas costeras y desembocadura de ríos, donde pueden registrarse valores de oligo y mesohalinidad. Esto último se presenta, como es obvio, en las costas de Sinaloa. En Sonora, en cambio, se han detectado valores de hipersalinidad, especialmente en las lagunas costeras cercanas a Guaymas (Tastiota y El Soldado), que son zonas antiestuarías. En la costa occidental del Golfo, los únicos cuerpos de agua que tienen este tipo de comportamiento hidrológico son la Ensenada (también llamada Laguna de Aripes) dentro de la Bahía de La Paz, y la porción más sureña de Bahía Concepción. Al norte de Concepción, sólo el estuario del Río Mulegé podría ser considerado como positivo.

La característica más importante de este mar, por otro lado, es su gran variación térmica. Así, en el norte, la variación media anual es de 18°C, (en el área de Puerto Peñasco), en tanto que, como comparación, en su porción meridional (Los Cabos), dicha oscilación es de apenas 9°C. Es decir, que mientras en el alto Golfo la temperatura invernal de la superficie del mar desciende hasta 9°C y la veraniega llega a 38°C, en la zona de La Paz, la mínima temperatura superficial registrada en invierno es de 14°C y la del verano se mantiene a 26°C. En contraste, en Mazatlán la mínima invernal es de 22°C y en el verano asciende hasta 28°C. Estas variaciones térmicas se reflejan hasta los 200 m de profundidad, donde, como promedio, durante el invierno la temperatura es de 14°C y la de verano de 18°C.

Una zona excepcional es la que rodea a la Isla Angel de la Guarda, en particular el Canal de Ballenas, donde existe casi de modo constante agua bastante fría proveniente del fondo, debido a la fuerte mezcla y movimientos generados por las intensas corrientes de marea y a las surgencias de invierno y primavera. A ello se debe que el contenido de oxígeno disuelto no tenga grandes variaciones. Hacia la parte norte del Golfo, sin embargo, y debido a los altos índices de evaporación y temperatura que se registran en verano, el contenido de dicho gas baja, registrándose en promedio 4 ppm. Hacia el sur del Golfo, sobre todo hacia el sureste de su desembocadura y desde Mazatlán hacia el sur, se presenta la capa de mínimo oxígeno, especialmente entre 200 y 1,000 m de profundidad, donde se detectan concentraciones de menos de 1 ppm (en ocasiones se han hallado hasta 0.2 ppm, según Sverdrup *et al.* [1959]). Otro factor importante son las grandes fluctuaciones del nivel de mareas, sobre todo al norte de la Isla Tiburón, donde

gradualmente y hacia el Golfo de Santa Clara, se han registrado amplitudes de marea desde 2.4 hasta 9.0 m.

En general, y para los fines presentes, se puede resumir lo anterior en los siguientes puntos:

1. El Golfo de California alcanza elevados valores de evaporación, incluso en invierno.
2. La temperatura superficial y subsuperficial es por lo menos 10 grados mayor que su correspondiente latitudinal en la costa oeste de la Península, durante los meses de abril a septiembre.
3. La variación térmica anual, es considerablemente mayor en la parte norte del Golfo (alrededor de 22°C, en el delta del Río Colorado), que en su desembocadura (9°C, de Mazatlán a Cabo Corrientes).
4. Temperatura superficial y subsuperficial constantemente baja en los alrededores de la Isla Angel de la Guarda.
5. Los valores de salinidad, en esos niveles, oscilan entre 35-36‰, como promedio. Estos valores son más de 2‰ superiores que los correspondientes, en las mismas latitudes, en la costa oeste de la Península.
6. En diversas lagunas costeras, principalmente de la costa de Sonora, se presentan condiciones de hipersalinidad que las convierten en sistemas antiestuarícos. Estos fenómenos también se observan en Bahía Concepción y en la Ensenada de La Paz. En dichas localidades son comunes valores salinos mayores a 37‰. En la desembocadura del Río Colorado, también se dan condiciones de hipersalinidad, registrándose valores hasta de 40‰.
7. Los procesos de mezcla que se originan por las corrientes de marea, tienen un papel muy importante en la estructura hidrológica, sobre todo en la parte norte del Golfo.
8. Una termoclina bastante desarrollada, que presenta diferencias hasta de 16°C entre la superficie y los 150 m de profundidad.
9. Valores de salinidad entre 34.6 y 34.8‰, entre 25 y 75 m de profundidad, durante agosto, como resultado de la penetración de agua proveniente de la desembocadura del Golfo.
10. La masa de agua localizada en el nivel inferior de la termoclina no difiere, sustancialmente, de la existente a igual profundidad en el Pacífico Ecuatorial (que es agua

antártica intermedia, con una salinidad y temperatura promedio respectivas de 34.5‰ y 5° C).

11. La masa de agua situada entre 2,500 y 3,000 m, tiene una temperatura mínima de 1.84° C.

12. La concentración de oxígeno disuelto en la desembocadura del Golfo, sobre todo en profundidades menores de 100 m, es superior a 1 ppm, en tanto que a partir de 150 m desciende a menos de 0.5 ppm. A 3,500 m de profundidad, sin embargo, el contenido de este gas se incrementa hasta más de 2.5 ppm.

Bosquejo histórico-geológico

Es indispensable para nuestro propósito hacer una referencia sinóptica acerca del origen y evolución de este mar interior y zonas aledañas, fundamentalmente a partir del Cretácico. Este resumen se basa en las contribuciones de Allison (1964), Angelier *et al.* (1981), Beal (1948), Biehler *et al.* (1964), Chase *et al.* (1970), Durham y Allison (1960), Fisher *et al.* (1964), Hausback (1984), Larsen *et al.* (1968), Maldonado-Koerdell (1964), Minch y Phillips (1983), Murphy (1983), Rusnak y Fisher (1964) y Rusnak *et al.* (1964).

La mayoría de las propuestas sobre el origen del Golfo de California, se han centrado en la Falla de San Andrés, así como en la magnitud de su desplazamiento lateral a lo largo de la misma, a partir del Jurásico. La falla se localiza al noroeste de la provincia que abarca toda la Península; sin embargo, solamente durante la evolución paleogeográfica del Eoceno-Plioceno, se sucedieron los mayores movimientos, en toda su longitud, como resultado de la expansión del borde continental sobre el Pacífico oriental. Es decir, que la Baja California, parte de California y su piso oceánico, se han movido hacia el noroeste como una placa rígida, en relación al resto de Norteamérica. La velocidad de su desplazamiento, con toda seguridad ha variado con el tiempo y a lo largo del Golfo; sin embargo, en la porción sur el promedio es de 3 cm/año, en tanto que al norte del paralelo 25°, dicho valor es de 1.6 cm/año.

La historia geológica de la Península se inició con la fase orogénica de principios y mediados del Cretácico, fundamentalmente con el plegamiento de las rocas volcánicas y sedimentarias de la formación Alisitos, que dió por resultado una península ancestral, misma que se modificó en eventos posteriores. En la actualidad, esta formación y sus equivalentes se localizan en la mayor parte del talud continental de la Península. Por lo que respecta a la porción sedimentaria de dicha formación, hay indicaciones

que permiten vislumbrar un mar tropical con poca influencia continental. Tal vez un archipiélago con áreas adecuadas para la formación de arrecifes coralinos. Estos procesos orogénicos abarcaron desde lo que actualmente es Columbia Británica hasta Baja California Sur. En esa misma época se originaron los granitos pre-miocénicos de la región de Los Cabos. La duración de esta orogenia fué relativamente corta y seguida de diversos episodios de erosión, emergencias y submergencias, por lo menos en la parte norte de la Península, en tanto que en su parte central, la erosión de varias de las grandes islas contribuyó de modo sobresaliente a la formación de los sedimentos que se encuentran en las formaciones del Paleoceno-Eoceno de esta región.

Con todo, la posibilidad de existencia de un Golfo ancestral no ha podido ser determinada con exactitud, puesto que no se han encontrado rocas pre-eocénicas dentro del Golfo. A pesar de ello, la formación de una depresión en el lado oriental de la Península no parece ser improbable. La existencia de rocas eocénicas al norte del Mar de Salton, es uno de los pocos ejemplos de procesos sedimentarios que se dieron durante el inicio del Cenozoico.

Dentro de este mismo contexto, las rocas del Paleoceno-Eoceno, que están relativamente expuestas e inalteradas en la zona de Malarrimo y Santo Domingo, contienen vestigios de organismos que habitaban un mar somero, aunque también se han detectado depósitos de origen terrestre.

Por otra parte, durante el Oligoceno se manifestaron grandes zonas de emergencia, por lo cual la línea de costa se encontraba muy retirada del mar, en comparación con la correspondiente del Eoceno. Posteriormente, en el Mioceno, el mar invadió grandes áreas costeras del sur de California y Baja California, de tal manera que algunas zonas de cierta altitud de toda la Península, como parte del desierto del Vizcaíno, sierra de la Victoria y gran parte de la zona de Los Cabos, incluyendo la sierra de La Laguna, permanecieron como islas a lo largo de todo ese período. Estas islas coincidieron en posición, aunque no en extensión, con otras islas semejantes que se formaron durante Eoceno, Paleoceno y fin del Cretácico. Es muy probable, que los sedimentos miocénicos se derivasen de éstas y de otras islas que existieron a lo largo de la parte que permaneció sumergida de la Península.

Entre Mioceno y Plioceno, es decir, hace 15 y 20 millones de años, la región norte de la actual Península inició su separación del macizo continental mexicano, como un resultado de la interacción de las placas. A fines del Plioceno se presentó el más relevante suceso geológico y

que es parte de la fisiografía actual de México: el Golfo de California se amplió y extendió desde la región de San Gorgonio, en las cercanías de San Bernardino (hoy California), hasta un punto equidistante entre las actuales Islas Mariás y la costa nayarita. Los subsiguientes efectos del vulcanismo contribuyeron a la formación de la porción centro-sur de la península y se estima que, desde principios del Plioceno, pudo haberse iniciado el contacto con toda la parte sur de la Península, es decir, a partir del actual paralelo 23°. Durante todo este período hubo una extensa comunicación entre la cuenca de Los Angeles, y la parte norte del Golfo de California.

Ya en el Pleistoceno el mar retrocedió hasta su nivel actual y, al mismo tiempo, el ambiente peninsular tuvo un incremento en la precipitación pluvial y una temperatura media anual 7 u 8°C, menor que la presente, como resultado directo del período glacial. También en dicho período, la línea de costa tuvo bastantes fluctuaciones, en concordancia con los cambios eustáticos del nivel medio del mar. En una de las últimas retracciones, aproximadamente hace 18 mil años, dicho nivel descendió entre 100 y 120 metros, por lo que la longitud del Golfo, como el número de sus islas fue menor. Se encuentra bien documentado el hecho de que su número y tamaño, se han incrementado con el transcurso del tiempo. Así, en el Mioceno surgieron las Islas Santa Cruz, San Diego y Cerralvo. Entre Mioceno y Plioceno, se formaron San Pedro Mártir, San Estéban, Santa Catalina, así como Montserrat, en tanto que entre el Plioceno-Pleistoceno se formaron las Islas San Lorenzo, Salsipuedes, Mejía y Angel de La Guarda. Esta última, en particular, descansa sobre un batolito que se ha desplazado unos 50 km hacia el sur. Esto pudo haber modificado, de algún modo, el comportamiento de las corrientes marinas debido al efecto combinado, entre esta isla y Tiburón. Finalmente, a principios del Holoceno se formaron las Islas Rasa y Tortugas, en tanto que las 31 islas y 43 islotes restantes surgieron como resultado del incremento general del nivel medio del mar en los últimos 18 mil años.

RELACIONES ZOOGEOGRÁFICAS GENERALES DE LA ICTIOFAUNA DEL GOLFO DE CALIFORNIA

Aunque nos enfocamos primordialmente al origen y evolución de la ictiofauna del Golfo de California, es muy difícil tratar de aplicar una división tajante entre éste y la gran cuenca del Océano Pacífico. Esto debido a que durante el Terciario existió un inmenso cuerpo de agua, conocido por los paleogeógrafos como Mar de Tethys, que prácticamente cubría de este a oeste nuestro planeta y dividía a los continentes en dos grupos, uno norteño y otro meridional. De tal forma que el Mar de Tethys unía a los

océanos Pacífico Oriental y Occidental e Indico, Atlántico central y al Mar Mediterráneo. La actual Centroamérica y la parte suroccidental de Asia, permanecían bajo el nivel del mar. También se encuentra bastante documentado que este gran océano existió desde el Cámbrico Inferior y que continuó, con algunas interrupciones de carácter local, hasta el período Terciario. Durante toda la era Mesozoica y hasta inicios de dicho lapso, el Mar de Tethys alcanzó su máximo desarrollo (Ekman, 1953). Es entonces lógica la gran similitud que guardan entre sí los diversos componentes ictiofaunísticos de la zona tropical costera del Indo-Pacífico, Pacífico central y oriental, Atlántico tropical y del Mediterráneo.

A partir del Paleoceno, sin embargo, la comunicación se empieza a interrumpir debido a la emergencia de una Centroamérica ancestral, misma que volvió a sumergirse durante el Oligoceno, e hizo su última emergencia a mediados del Plioceno. Probablemente el cierre definitivo de la comunicación entre el Pacífico oriental y el Atlántico occidental, produjo el inicio de una serie de fenómenos de tipo evolutivo que condujeron a la conformación y estabilización de la ictiofauna marina como se observa en la actualidad. Esta última emergencia aisló de modo efectivo a las poblaciones ícticas y conllevó tanto a la formación de nuevas especies, como a la desaparición de otras. En resumen, el Golfo de California a finales del Plioceno y principios del Pleistoceno, probablemente ya contenía diversos conjuntos ictiofaunísticos que no diferían mucho de los del tiempo presente.

Por lo anterior es claro que el Golfo de California y su ictiofauna, en general, pertenecen a la gran región del Pacífico oriental tropical, aunque su gran diversidad topográfica, batimétrica, climática, etc., proporciona un número elevado de hábitats para los peces y otros organismos que son característicos de este mar. Esto fue reconocido desde el siglo pasado, gracias a los estudios de Jordan *et al.* (1895) y confirmado por Gilbert y Starks (1904) y Meek y Hildebrand (1923-1928). Ekman (1953) fue, probablemente, el primer autor que se inclinó en favor de tales conclusiones, al manifestar que podría considerársele como una región distinta o subregión faunística. Esta hipótesis ha ganado mayor sustento, sobre todo por los estudios que se han realizado sobre diversos grupos de macroinvertebrados (Parker, 1964). En tiempos más recientes, varios autores (aunque el primer investigador que propuso formalmente su *status*, como una zona especial de la región del Pacífico oriental, fue Briggs [1974]) han hecho hincapié en este aspecto, considerándola como una provincia de la región del Pacífico nor-oriental, por lo menos en lo que a peces se refiere (Castro-Aguirre, 1978a y b, 1981, 1983 y 1991; Castro-Aguirre *et al.* 1970).

Previo a esto, Walker (1960) observó que de las 526 especies de peces registradas dentro del Golfo de California, 346 (es decir, casi dos tercios del total), extienden su distribución hacia el sur, cerca de Panamá o hasta el norte de Perú. Por ello, él consideró que este mar, desde el punto de vista ictiogeográfico, podría pertenecer a la provincia panámica, punto de vista que también compartieron Thomson *et al.* (1979).

En realidad, las relaciones ictiofaunísticas del Golfo son bastante más complejas, ya que en su porción centro-norte existen varias especies, quizá 50 ó 60, que manifiestan una estrecha afinidad con las localizadas en la costa occidental de la Península, e incluso con algunas de distribución típicamente ártico-boreal, pero que no se hallan en el sur de California. Además de esto, Walker (1960) calculó que el 73% del total de las especies ícticas está constituido por elementos panámicos, 10% de formas ártico-boreales (incluyendo especies compartidas con la ictiofauna californiana, oregoniana y canadiense) y 17%, endémicas.

Con todo, Briggs (1974) consideró al Golfo de California como una localidad, perteneciente al Pacífico oriental pero que, debido a sus peculiares características, ha dado lugar a la formación de conjuntos ictiofaunísticos muy singulares, tanto en su origen como en su composición específica. Por ello, él propuso que la ictiofauna nerítica, es decir, de la plataforma continental, debería incluirse en una provincia distintiva y aparte, tanto de la sandieguina o californiana, como de la mexicana y panameña. Esto le condujo a proponer el nombre de *provincia de Cortés*, equivalente a la *sinus-californiana* de Castro-Aguirre (1983). Esta provincia pertenece, zoogeográficamente, a la gran región templado-cálida del hemisferio norte.

El Golfo de California, desde este punto de vista, es una localidad relativamente aislada. Los estudios sistemáticos, realizados durante los últimos veinte años, han demostrado que posee pocos elementos compartidos con la provincia californiense, que sus diversas formas endémicas derivaron de especies tropicales del sur, y el resto (con excepción de algunos elementos invasores del norte, de origen ártico-boreal o templado-cálido) está formado por especies tropicales euritérmicas.

Para caracterizar a una determinada provincia zoogeográfica marina, es necesario considerar no sólo la riqueza específica, sino también los conjuntos ictiofaunísticos desde el punto de vista de su estructura y funcionamiento dentro del ecosistema a que pertenecen. Tales estudios, por su costo y complejidad, no se emprenden fácilmente, sin embargo, con el apoyo del análisis bibliográfico es factible realizar comparaciones y extraer

algunas conclusiones. Infortunadamente son pocos los estudios integrales de tal naturaleza (como por ejemplo, catálogos, listas faunísticas, sinopsis, etc.). Sin embargo, compárense los estimados de Walker (1960), cuyos cálculos indican la existencia de 526 especies neríticas dentro del Golfo de California, con los de Randall (1976), quien detectó 681 en Hawaii (16 años antes se conocían, en esas mismas islas, sólo 306 [Gosline y Brock, 1960]), los de Hubbs *et al.* (1979), con 442 especies (únicamente las marinas y costeras) en California (Miller y Lea [1976] habían registrado 239), los de Bohlke y Chaplin (1992) quienes encontraron 567 (en 1970, ellos mismos habían notado la existencia de 323), los de Randall (1968 y 1983) quien menciona 300 especies de la región del Caribe, con los de Walls (1975) quien hace lo propio con los del norte del Golfo de México, enumerando 502, así como Hoese y Moore (1977) quienes en esa misma región detectaron 497.

Como puede colegirse de la información anterior, la ictiofauna costera del Golfo de California es una de las más diversas de América y del Pacífico oriental. Sobre este particular, Hildebrand (1946) registró un total de 600 especies tropicales euritérmicas que se localizan en una área geográfica bastante extensa: desde Bahía Magdalena, Baja California Sur hasta el norte de Perú, aunque muchas también se encuentran dentro del Golfo. Las contribuciones de otros autores, entre los que se encuentran: Breder (1926, 1927, 1928 y 1936), Berdegué (1956), Castro-Aguirre (1965, 1978a, 1983 y 1991), Castro-Aguirre *et al.* (1970, 1992 y 1993), Chirichigno (1962 y 1968), Hildebrand (1946), Meek y Hildebrand (1923 - 1928), Morrow (1957), Ramírez y Arvizu-Martínez (1965), Ramírez y Páez-Barrera (1965), Ramírez *et al.* (1965) y Torres-Orozco y Castro-Aguirre (1992), han confirmado estos patrones distribucionales.

Por otra parte, el Golfo de California tiene un mayor número de especies (pero no de géneros) en común con la región costera de la provincia sandieguina, que ninguna de las otras. Esto se explica, en lo fundamental, por la cercanía geográfica existente entre ellas, más que por las semejanzas de hábitat o medioambientales. De acuerdo con Thomson *et al.* (1979), quienes estudiaron a los peces de fondos rocosos de este mar, los conjuntos ictiofaunísticos tienen una gran similitud zoogeográfica con las Bahamas y Antillas (y en general con todo el Atlántico occidental tropical, excepto el norte del Golfo de México, que representa una extensión, algo modificada, de las comunidades ícticas de la provincia caroliniana). Esta situación fué señalada por Rosenblatt (1967), quien tabuló el número de géneros compartidos entre dicho océano y el Pacífico oriental (es decir, anfiamericanos), que especialmente se observa en especies de peces de fondos rocosos pertenecientes a las siguientes familias: Muraenidae, Serranidae, Lutjanidae, Haemulidae,

Pomacentridae, Chaetodontidae, Labridae, Scaridae, Blenniidae, Clinidae, Chaenopsidae, Labrisomidae, Gobiidae y Gobiesocidae. Estos grupos taxonómicos muestran extraordinarias semejanzas no sólo en su morfología externa, sino también en cuanto a su comportamiento y requerimientos ecológicos. Mayr (1970) definió como fraternas, gemelas, crípticas o pares, a todas aquellas especies que muestran esa notable similitud o por su difícil separación sistemática, debido a las pequeñas diferencias morfológicas que poseen. Esta situación, a veces, ha generado polémica entre algunos autores que interpretan las sutiles diferencias como suficientes para considerar la separación específica, y otros que cuestionan seriamente su validez. Ejemplos de ellas son las siguientes: *Centropomus nigrescens* y *C. poeyi*, *Elops affinis* y *E. saurus*, *Gobiomorus maculatus* y *G. dormitor*, *Dormitorator latifrons* y *D. maculatus*, *Chaetodipterus zonatus* y *C. faber*, *Lutjanus argentiventris* y *L. apodus*, *Rypticus bicolor* y *R. saponaceus*, *Mycteroperca jordani* y *M. bonaci*, *Ophioblennius steindachneri* y *O. atlanticus* (las primeras del Pacífico y las segundas del Atlántico).

Probablemente existen más de 100 formas fraternas en ambas costas de América tropical y subtropical, aunque esta cifra dista mucho de ser exacta, pues las investigaciones faunísticas continúan aportando elementos, indispensables para una conceptualización objetiva de tales fenómenos que, sin duda, son básicos para comprender mejor los procesos evolutivos. Solamente los análisis sistemáticos de los diversos géneros con especies de tipo fraternas, podría solucionar lo antes mencionado (por ejemplo: Allen y Woods (1980), Greenfield y Woods (1980), Hoese y Larson (1985), McCarthy (1979), Rivas (1986) y Rosenblatt y Waples (1986), entre otros).

Ese grado de afinidad o similitud taxonómica es el resultado de la última emergencia del actual istmo centroamericano, tal vez entre fines del Plioceno y principios del Pleistoceno (entre 2.5 y 3.0 millones de años, según Rosen [1975]). Por ello, la eficiencia actual de dicho istmo, en cuanto a barrera geográfica actual, es bastante considerable, quizá entre 90 y 93 % (si se supone que el número total de especies ícticas tropicales, en ambas costas, es de 1000 y son 100 las compartidas).

En síntesis, la ictiofauna del Golfo de California muestra una mayor afinidad con la del Atlántico occidental tropical, particularmente con la de la provincia caribeña, aunque por otra parte, es obvia su estrecha relación con los conjuntos ícticos que existen en las provincias mexicana y panámica, sobre todo con las especies tropicales euritéricas. En algunas de éstas se han producido formas derivadas, ahora restringidas a este mar, por lo que actualmente se consideran endémicas. Por otro lado, también existen relaciones con

algunas otras de ancestría ártico-boreal, circunscritas en lo esencial a la parte centro-norte del Golfo. De ellas se discutirá con mayor detalle en páginas siguientes.

Las relaciones ictiofaunísticas del Golfo de California con las provincias californiana, caribeña y panámica, tanto a nivel familiar, genérico y, en algunos casos, específico (exceptuando las que poseen una distribución cosmopolita) indican, desde luego, un origen común, cuya antigüedad, por regla general, estará en función del nivel sistemático de que se trate.

Por otra parte, algunos de los elementos ícticos de la región de Los Cabos, perteneciente a la provincia mexicana de Briggs (1974), mantienen un alto grado de similitud con las del Indo-Pacífico. Este mismo autor, en dos publicaciones previas (1961 y 1964) registró 62 especies de peces que podrían ubicarse en la categoría de "transpacíficas". Sobre este punto, Rosenblatt et al. (1972) señalaron algunos errores en la determinación de varios de los ejemplares mencionados por Briggs (*loc. cit.*). Al ser re-identificados, dicha cifra se redujo a 39.

Según lo anterior se desprende que, al menos 35 especies (6.6% del total) con amplia distribución en el Indo-Pacífico, han logrado transponer la denominada "barrera del Pacífico oriental" (definida por Ekman [1953]), al colonizar y establecer poblaciones reproductoras dentro del Golfo de California, en áreas adecuadas o similares a las de sus lugares de origen, y han contribuido, aunque ligeramente, a elevar la riqueza ictiofaunística de esta región (Tabla 1). Sin embargo, sus principales relaciones siguen siendo con el Caribe, en primer término y, en segundo, con las provincias mexicana y panámica, así como con la sandieguina.

BARRERAS ZOOGEOGRÁFICAS DEL GOLFO DE CALIFORNIA

Como se ha dejado establecido, la ictiofauna costera de esta región se encuentra algo aislada de la correspondiente a la provincia panameña, en lo fundamental por una barrera térmica y otra de naturaleza topográfica (batimétrica y sedimentaria).

Sobre ese particular, varios de los ya multicitados autores, entre ellos Briggs (1974), Rosenblatt (1963 y 1967) y Walker (1960), sostienen que dichas barreras no tienen el mismo efecto para todos los elementos de la ictiofauna del Golfo, por lo que es más adecuado considerarlas como *filtros faunísticos*. Al no actuar de la misma manera, las barreras han producido diferencias, a veces sutiles, entre ambas costas del Golfo de California.

Tabla 1. Especies transpacíficas colectadas dentro del Golfo de California. [Basado en Briggs (1961 y 1964), Castro-Aguirre y de Lachica-Bonilla (1973), Castro-Aguirre *et al.* (1970), Dawson (1985), Pietsch y Grobecker (1987), Rosenblatt y Walker (1963), Rosenblatt *et al.* (1972), Springer (1982) y Thomson *et al.* (1979, 1987)].

FAMILIA MURAENIDAE <i>Echidna zebra</i> (Shaw) <i>E. nebulosa</i> (Ahl) <i>Uropterygius tigrinus</i> (Lesson) <i>Uropterygius macrocephalus</i> (Bleeker)	FAMILIA FISTULARIIDAE <i>Fistularia commersoni</i> Rüppell
FAMILIA OPHICHTHIDAE <i>Myrichthys maculosus</i> (Cuvier)	FAMILIA SCARIDAE <i>Scarus rubroviolaceus</i> Bleeker <i>S. ghobban</i> Forskaal <i>Calotomus spinidens</i> (Quoy y Gaimard)
FAMILIA ANTENNARIDAE <i>Antennarius commersoni</i> (Latreille) <i>A. coccineus</i> (Cuvier)	FAMILIA KYPHOSIDAE <i>Sectator ocyurus</i> (Jordan y Gilbert)
FAMILIA HOLOCENTRIDAE <i>Myripristis leiognathos</i> Valenciennes <i>M. murdjan</i> (Forskaal)	FAMILIA ACANTHURIDAE <i>Acanthurus triostegus</i> (Linnaeus) <i>A. glaucopareius</i> Cuvier <i>A. xanthopterus</i> Valenciennes <i>A. achilles</i> Shaw <i>Zanclus canescens</i> (Linnaeus)
FAMILIA SYNGNATHIDAE <i>Doryrhamphus excisus</i> Kaup	FAMILIA BALISTIDAE <i>Alutera scripta</i> (Osbeck) <i>A. monoceros</i> (Osbeck) <i>Cantherines dumerilii</i> (Hollard)
FAMILIA AULOSTOMIDAE <i>Aulostomus chinensis</i> Lacépède	FAMILIA OSTRACIONTIDAE <i>Ostracion meleagris</i> Shaw <i>Lactoria diaphanus</i> (Bloch y Schneider)
FAMILIA KUHLIDAE <i>Kuhlia taeniura</i> (Cuvier)	FAMILIA TETRAODONTIDAE <i>Lagocephalus lagocephalus</i> (Linnaeus) <i>Arothron hispidus</i> (Linnaeus) <i>A. meleagris</i> (Bloch y Schneider)
FAMILIA CHAETODONTIDAE <i>Forcipiger flavissimus</i> Jordan y McGregor	FAMILIA DIODONTIDAE <i>Chilomycterus affinis</i> Günther
FAMILIA CIRRHITIDAE <i>Cirrhitichthys oxycephalus</i> (Bleeker) <i>Oxycirrhites typus</i> Bleeker	
FAMILIA LABRIDAE <i>Thalassoma lutescens</i> (Lay y Bennett) <i>Hemipteronotus pavoninus</i> (Valenciennes) <i>H. taeniourus</i> (Lacépède)	

Una de tales barreras, por lo menos actualmente, está constituida por la gran extensión de costa arenosa, localizada entre el sur de Guaymas y Mazatlán, que se caracteriza por la presencia de varios sistemas estuarino-lagunares bordeados de manglares. Este tipo de biotopos, como es obvio, ha restringido el establecimiento de especies típicas de fondos rocosos o coralinos, por lo que podría considerarse como una zona que ha aislado de manera más o menos efectiva a varias poblaciones de ambientes pedregosos, tales como blénidos, labrisómidos, góbidos, y gobiesócidos entre otros. Esto, aparentemente, ha propiciado la aparición de caracteres morfológicos diferentes (cuantificables, desde el punto de vista estadístico) entre las poblaciones, y que

han servido de base para considerarlos como de valor subespecífico. Lo anterior fue indicado por Briggs (1955), Hubbs (1952), Rosenblatt (1963), Springer (1958) y Stephens (1963). Este último autor, por ejemplo, demostró la presencia de cuatro especies de la Familia Chaenopsidae, desde Guaymas hacia el norte y una de Mazatlán al sur, con sólo una de ellas compartida. Springer (1958) determinó que el género *Malaccoctenus* (Familia Labrisomidae) está representado en el Pacífico oriental por 11 especies, de las cuales seis se restringen en su distribución al Golfo de California; de ellas, sólo dos se localizan al norte de Guaymas, en tanto que las cuatro restantes únicamente se han detectado en la costa oriental del Golfo, fundamentalmente

desde La Paz hasta Bahía Concepción, y sólo una de ellas se conoce de la región mazateca. Briggs (1955), por su parte, encontró poca influencia de esta barrera sobre la distribución de los peces de la Familia Gobiesocidae, en forma particular de las especies de los géneros *Gobiesox* y *Tomicodon*, aún cuando algunas de ellas son características en determinadas localidades de ambos litorales; por ejemplo, *Tomicodon humeralis*, que en la costa de Sonora se ha colectado desde Punta Borrascosa hasta Guaymas, y en Baja California, desde San Felipe a Cabo San Lucas, y *Gobiesox schultzi*, cuya distribución se restringe a un área situada entre las islas Tiburón y Cerralvo.

Pese a lo anteriormente señalado, la distribución diferencial de los fondos rocosos en el litoral no debe ser considerado como el único factor limitante en la distribución de algunas especies. Es probable que las temperaturas tan distintas que prevalecen entre Guaymas y Mazatlán, incluyendo su variación anual, sean otro factor importante en la dispersión de peces de ambientes rocosos. La presencia de grandes áreas estuarino-lagunares entre esos dos puntos, podría también ser reponsable de procesos de aislamiento poblacional, debido a la naturaleza estenohalina de las diversas especies propias de fondos pedregosos.

Por lo que se refiere a la ictiofauna de ambientes arenosos y lodosos, como *Urotrygon* spp., *Urolophus halleri*, *Rhinobatos* spp., *Mustelus* spp., *Opisthopterus dovii*, *Pliosteostoma lutipinnis*, *Lile stolifera*, *Anchoa* spp., *Bagre* spp., *Ariopsis* spp., *Eucinostomus* spp., *Mugil* spp., *Centropomus* spp. y otras, tienen su límite norte en varias localidades situadas entre Guaymas y Mazatlán. En ocasiones, sin embargo, algunas de ellas se vuelven a detectar en la parte norte del Golfo, especialmente durante el verano, y en las bahías de La Paz y Concepción prácticamente todo el año. Esto parece indicar que la temperatura tiene un papel importante como factor limitante en la distribución y abundancia de varias de las especies mencionadas, además de que poseen una fuerte componente estuarino-lagunar en alguna fase de su ciclo de vida, que les permite invadir las aguas continentales adyacentes; en algunas casos, determinadas poblaciones se han convertido completamente dependientes de tales regiones, como *Lile stolifera*, *Ariopsis* spp. y *Mugil* spp. Las costas rocosas y de pedregal, por supuesto, no son frecuentes en este tipo de panorama, por lo cual dichos ambientes parecen constituir una barrera topográfica difícilmente franqueable para especies de varios géneros como *Bairdiella*, *Stellifer*, *Umbrina*, *Menticirrhus* (Familia Sciaenidae), así como representantes de la Familia Ariidae. Esta situación es patente en diversas zonas del Golfo, por ejemplo en el área comprendida entre Cabo San Lucas y La Paz, o entre La Paz

y Bahía Concepción. En contraste dichas formas se encuentran bien representadas desde Guaymas a Mazatlán.

Esta distribución discontinua sugiere dos clases de planteamientos hipotéticos. El primero de ellos, es la idea de una elevación progresiva de la temperatura del mar poco después del Pleistoceno inferior. Esta situación hubiese facilitado la colonización progresiva a las poblaciones de especies características de fondos arenosos o lodosos, provenientes desde Mazatlán, estableciéndose paulatinamente en aquellas localidades más propicias para sus requerimientos fisiológicos. Esta hipótesis, aunque plausible, es incompatible con la existencia de los conjuntos ícticos de origen ártico boreal que se localizan en la parte norte del Golfo, desde el Plioceno, ya que tal calentamiento habría ocasionado la eliminación de tan peculiar ictiofauna. Cabe la posibilidad, sin embargo, que el aumento de temperatura pudiese haberse iniciado antes de dicha colonización, implicando que la ictiofauna de la zona de Los Cabos debería haber estado aislada bastante más tiempo del que se acepta actualmente; además, ello hubiera podido producir un mayor grado de diferenciación del observado en hoy en día.

La segunda idea, propuesta por Walker (1960), plantea que las especies tropicales, principalmente de fondos suaves y que no existen en el área de Los Cabos, pudieron haberse establecido después del desplazamiento de los elementos norteros hacia el alto Golfo, logrando transponer la barrera de aguas muy profundas localizadas en la desembocadura del Golfo de California. Esta hipótesis soslaya la gran profundidad (más de 4,000 m) que existe entre la punta de la Península y tierra firme, así como las corrientes de turbulencia que son comunes en esa área, además de la distancia misma entre esos dos puntos. Aunque algunas formas pelágico-neríticas, tales como carángidos, scómbridos y estromateidos, podrían cruzar tales barreras en cualquier fase de su ciclo de vida, la mayoría de los otros grupos taxonómicos, sobre todo los que presentan estereotaxis, o bien tendencia hacia la vida bentónica en alguna etapa de su bionomía (tales como los bagres de la Familia Ariidae, la mayoría de las especies de la Familia Sciaenidae, así como anchoas y sardinias tropicales, de las Familias Engraulidae, Clupeidae y Pristigasteridae), tendrían desventajas selectivas y quizá sólo durante la fase larvaria, mediante mecanismos de transporte por corrientes, podrían colonizar el extremo sur de la península. Es patente, entonces, la necesidad de estudiar más a fondo los ciclos de vida de las especies potencialmente capaces de realizar movimientos de dispersión de gran magnitud. El conocimiento que se tiene acerca de la duración de la fase meroplantónica en muchas formas tropicales es bastante

escaso. Tal vez algunos representantes de las Familias Muraenidae, Ophichthiidae, Mugilidae, etc., cuyas larvas antes de la metamorfosis pueden permanecer bastante tiempo formando parte del plancton temporal, tienen capacidad para transponer algunas barreras geográficas, incluso la del Pacífico oriental. En general, esta capacidad tiene ventaja selectiva, ya que la dispersión de las poblaciones y los subsecuentes procesos de colonización, permiten ampliar el área geográfica de la especie y, a la vez, aprovechar al máximo los recursos que existen en otras localidades.

Una tercera hipótesis que podría plantearse en torno a esta situación, implicaría que parte, si no la totalidad, de la fauna tropical de afinidad continental, fué "transportada" pasiva y paulatinamente desde tierra firme, cuando la placa basal sobre la que se encuentra la parte sur de la actual Península inició su movimiento hacia el noroeste. Esta idea, en esencia del ámbito vicariante, no se contrapone con las dos anteriores y tal vez podrían complementarse. Sin embargo, en todas ellas debiera de tomarse en consideración tanto el lapso transcurrido entre la separación poblacional, como el grado de posible diferenciación genética causada por los fenómenos de aislamiento.

Sin duda, los conceptos aquí vertidos deberán ser revisados a luz de los nuevos conocimientos histórico-geológicos, pues en última instancia todos los eventos y procesos que se han sucedido y aún ocurren, se manifiestan con el devenir del tiempo.

CONSIDERACIONES SOBRE LA EVOLUCIÓN DE LA ICTIOFAUNA COSTERA DEL GOLFO DE CALIFORNIA

El Golfo de California, como se ha mencionado insistentemente, es un mar muy particular e interesante dentro del Océano Pacífico oriental, ya que su ictiofauna costera ostenta gran similitud con la correspondiente del Perú, norte y centro de Chile, así como la de las Islas Marías, Revillagigedo, Cocos y del Archipiélago de las Galápagos. También muestra afinidad con los conjuntos ícticos del Atlántico occidental y del Indo-Pacífico. De hecho, la última emergencia del istmo centroamericano, hace alrededor de 3.5 millones de años, fue la causa primordial del aislamiento reciente de la ictiofauna de las dos costas de América, por lo cual existen diversas especies frateras. Este aislamiento, desde mediados del Plioceno, propició los fenómenos de microevolución subsiguientes en todo el Pacífico oriental tropical, incluyendo el Golfo de California, donde tal situación se hace más notoria, ya que

existen alrededor de 90 formas endémicas, la mayoría concentradas en los ambientes rocosos y de pedregales.

En la parte norte del Golfo, las comunidades ícticas propias de fondos duros, se limitan por la gran zona de fondo areno-fangoso, además de la enorme amplitud de las mareas. Así, por ejemplo, en los alrededores de Puerto Peñasco, durante la primavera, esta oscilación alcanza valores hasta de siete metros y por tal motivo quedan expuestos más del 66 % de los fondos, con la consecuente desaparición de la ictiofauna arrecifal de esas amplias zonas. Bajo tales circunstancias, las escasas pozas que se forman durante las bajas mareas, se convierten en refugio temporal de varias poblaciones residentes o en tránsito. Adicionalmente, se suma el efecto de las bajas temperaturas que prevalecen durante el invierno, que fluctúan entre 8 y 10°C (Thomson y Lehner, 1976). Tales factores, que limitan la distribución y riqueza específica en esta región, interactúan y tienen una acción selectiva sobre las poblaciones.

Hasta el momento se conocen alrededor de 750 especies que habitan en todos los ambientes del Golfo (Thomson y Gilligan, 1983). Esta cifra proporciona una idea de la magnitud de los procesos evolutivos que se han manifestado y se manifiestan todavía. De ese número, 271 corresponden a peces característicos de fondos duros, 282 a fondos suaves (arena, arcilla o lodo), 119 son pelágicos y 81 de profundidad. Sin embargo, hay que tomar en consideración que existen diversos procesos evolutivos y que los parámetros válidos para un grupo de especies, pueden no ser adecuados para otros.

Los conjuntos ícticos de las comunidades rocosas parecen formar un grupo relativamente homogéneo desde el punto de vista ecológico, ya que sus requerimientos se centran en los diversos recursos y protección que ofrecen este tipo de ambientes. Así, la mayor parte de ellos poseen una baja vagilidad cuando adultos, es decir, que sus desplazamientos dentro del arrecife son pequeños. Asimismo, sus huevos y larvas permanecen en el fondo, lo que los convierte en residentes primarios u obligados. Una pequeña proporción de ellos, sin embargo, presentan fases meroplanctónicas, por lo que se consideran como residentes secundarios. Por regla general, el endemismo en este grupo de especies es bastante elevado, lo cual es explicable en términos de selección de hábitat, así como de la acción de los factores ambientales, que actúan en conjunto y determinan una mayor probabilidad de especiación.

El patrón distribucional de ellas es bastante variable en toda la longitud del Golfo, debido a los gradientes térmicos, que son mayores en la costa que en la zona insular, así como a la influencia combinada de la variación mareal, los vientos

dominantes y la longitud de playas arenosas. Así por ejemplo, Thomson y Gilligan (1983), encontraron que la composición específica entre las islas y la costa rocosa adyacente, varía de modo significativo. Existen especies relativamente comunes en las islas de la parte norte del Golfo, como *Chromis atrilobata*, *Epinephelus afer*, *Serranus fasciatus*, *Malacoctenus tetranemus*, *Lytrypnus dalli*, *Tomicodon boehlkei*, que sólo se han capturado ocasionalmente al sur de Puerto Peñasco. Springer (1958), detectó que de las ocho especies del género *Malacoctenus* (Familia Labrisomidae), seis se localizan dentro del Golfo, en tanto que la distribución de las otras dos se extiende hasta Salina Cruz, Oaxaca. *Labrisomus*, un género similar al anterior, tiene tres formas que son características del Golfo. Por su parte, Stephens (1963), en su estudio de la Familia Chaenopsidae, demostró la existencia de 17 formas en el Pacífico oriental y de ellas, 11 dentro del Golfo, como por ejemplo *Acanthemblemaria crockeri*, *Emblemaria walkeri*, y *Coralliozetus angelica*. Otros peces propios de este tipo de ambientes son los Gobiiosocidae estudiados por Briggs (1955). El detectó 19 especies en el Pacífico oriental, de las cuales diez existen dentro del Golfo y cinco de ellas son endémicas (*Tomicodon humeralis*, *T. boehlkei*, *Gobiosox pinniger*, *G. schultzi* y *Pherallodiscus funebris*); nueve se encuentran desde las costas de Sinaloa hacia el sur, y ocho se han colectado en los litorales de Costa Rica y Panamá. Aparentemente, este grupo de peces no muestra tan alta diversidad como los labrisómidos; sin embargo, se encuentran bien representados.

Aunque hasta ahora no existe una sinopsis disponible de los Gobiidae, los datos de Thomson et al. (1987) nos permiten señalar a las siguientes especies como endémicas del Golfo: *Gobiosoma chiquita*, *G. etheostoma*, *Barbulifer mexicanus*, *Aruma histrio*, *Gobulus hancocki*, *Chriolepis zebra*, *C. minutillus*, *Pycnomma semisquamatum* y *Gillichthys seta*. El endemismo en este grupo taxonómico es muy bajo, más aún si se toma en consideración que existen alrededor de 2000 formas descritas en todo el mundo.

Un fenómeno detectado por dichos autores, es que el promedio de cambio a nivel de especie, dentro y entre islas y tierra firme, no es equivalente. Sin embargo, el cambio de lugar a lugar es menor dentro de las islas que en la costa. Esto podría indicar que las especies de los ambientes insulares tienen poca o nula vagilidad, o bien que su capacidad de dispersión está limitada por la distancia que separa a la isla de tierra firme. En este caso se ubicarían aquellas formas sedentarias en las diversas fases de su ciclo de vida, o bien las que posean una etapa larvaria meropláctónica muy corta.

El endemismo, que es más acentuado en los peces de lugares rocosos, se debe más al aporte numérico de las especies residentes primarias que al correspondiente de las secundarias. Esto es obvio, si se recuerda que uno de los requerimientos para la formación de especies es el aislamiento. Así, el hecho de que Thomson y Gilligan (1983) hayan encontrado que en varias islas del Golfo exista una riqueza específica mayor a la que se detecta en la tierra firme, podría indicar que, además del aislamiento relativo, se llevan a cabo procesos tales como la competencia interespecífica generada por el uso de recursos compartidos. Lo anterior incluye, además, los procesos de migración y colonización, que en el mar son continuos y frecuentes, aunque azarosos en su naturaleza misma.

La ictiofauna propia de fondos arenosos y lodosos tiene menos elementos endémicos que la de fondos rocosos, aunque su riqueza específica es ligeramente mayor (282 en comparación con 271). Otra característica notable, es la ausencia de varias especies en la costa occidental del Golfo que son relativamente comunes en la oriental, como es el caso de las familias Ariidae y Sciaenidae. De hecho, el límite nórdico promedio de la distribución de los bagres parece situarse en las inmediaciones de Altata, localizada en una extensa zona estuarino-lagunar. Así, de las treinta y dos especies conocidas en el Pacífico oriental tropical, sólo ocho parecen alcanzar la parte sudoriental del Golfo, principalmente de los géneros *Ariopsis*, *Bagre* y *Galeichthys*; en comparación, son 22 las que se conocen desde Costa Rica a Panamá, Ecuador o el norte de Perú. Por lo que se refiere a la Familia Sciaenidae, constituida por cerca de 40 especies en el Pacífico mexicano y centroamericano, sólo 22 llegan hasta Mazatlán o Altata y 12 de ellas hasta Guaymas, incluyendo el litoral oeste del Golfo, pero únicamente siete (de las 12) son compartidas y llegan tan al norte como el Golfo de Santa Clara. Entre ellas se encuentran, por ejemplo, *Micropogonias altipinnis*, *M. megalops*, *Cynoscion squamipinnis*, *C. othonopterus*, *C. reticulatus* y *Ophioscion strabo*. Otras familias con especies restringidas a este tipo de ambientes son Rhinobatidae, Urolophidae, Clupeidae, Engraulidae, Achiridae, Mugilidae, Gerreidae, y Centropomidae. En algunos de estos casos, existe un componente mixohalino en alguna fase de su ciclo de vida, como en el caso de las lisas, mojarras y robalos (pertenecientes, respectivamente, a las últimas tres familias mencionadas), por lo que su presencia en zonas con fondos suaves, agua de salinidad variable y gran cantidad de sedimento es casi obligada. Los patrones de distribución de estos peces son amplios y continuos, salvo en ambientes rocosos, donde su presencia es puramente incidental.

En este contexto, es importante indicar que las áreas estuarino-lagunares no son lugares propicios para la formación de especies, debido a lo efímero de su existencia desde el punto de vista geológico. Es probable que el reducido número de especies endémicas detectado en estos ambientes se relacione con ello (Castro-Aguirre *et al.*, 1994). Asimismo, este hecho podría explicar la continuidad ictiofaunística que se manifiesta a lo largo de las costas arenosas del Pacífico oriental tropical.

Por otra parte, dentro del Golfo de California existen diversas especies ícticas que muestran poca o ninguna relación con las especies propias del Pacífico tropical. En efecto, se trata de formas de origen ártico-boreal, restringidas en su distribución a la región norte y centro del Golfo. El componente íctico boreal está formado por especies endémicas, probablemente originarias del Golfo, pero que mantienen características morfológicas, ecológicas y etológicas muy afines a las localizadas en la costa del Pacífico nororiental, de las cuales han derivado. Algunos ejemplos de ellas son *Raja corteziensis*, *Leuresthes sardina* y *Atherinops regis*. Las formas boreales no endémicas, pero poblacionalmente restringidas al Golfo, son bastante numerosas y quizá más que las autóctonas. Entre ellas, se mencionan a *Heterodontus francisci*, *Cetorhinus maximus*, *Triakis semifasciata*, *Prionace glauca*, *Sphyrna zygaena*, *Squatina californica*, *Raja inornata*, *Hydrolagus collieii*, *Sardinops caeruleus*, *Engraulis mordax*, *Anisotremus davidsoni*, *Scorpaena guttata*, *Stereolepis gigas*, etc. Todas ellas también forman parte de las comunidades ícticas de la provincia sandieguina y, la distribución de algunas se extiende hasta el Golfo de Alaska. La hipótesis más conocida para tratar de explicar su presencia dentro del Golfo, debida a Hubbs (1941), y modificada por Walker (1960) y Briggs (1974), supone una dispersión masiva de las diversas poblaciones de origen ártico-boreal hacia el sur, debido a las bajas temperaturas del mar que se presentaron durante la última glaciación. Su penetración al Golfo rodeado la región del Cabo presupone temperaturas muy bajas. Esta situación es improbable, ya que el descenso térmico no fue tan pronunciado y las formas septentrionales encontraron casi la misma barrera térmica que existe actualmente en esa misma latitud (23.5° N).

Existen dos hipótesis alternas que han sido propuestas por Briggs (1974). Toda vez que la disminución de la temperatura del Pacífico oriental tropical durante el Pleistoceno (Emiliani, 1961) fue de sólo 4 a 6°C, la ictiofauna de tipo norteño no pudo haber transpuesto dicha barrera térmica. Por esto sugirió, con base en Beal (1948), que a finales del Pleistoceno existió una comunicación entre las regiones

actuales de La Paz y Todos Santos e incluso un poco más al norte, en un punto cercano al sistema lagunar de Bahía Magdalena y Almejas, la cual pudo haber facilitado el paso de esos grupos faunísticos de una a otra costa, desde el punto de vista de los requerimientos térmicos. Como un complemento de lo anterior, propuso que durante el Pleistoceno, el movimiento de dispersión hacia el sur de los componentes boreales, pudo haberse facilitado a través de otro hipotético "canal interpeninsular" localizado en la actual región del Vizcaíno. Este movimiento fue, supuestamente el más efectivo, porque la temperatura en esta zona era menor que en la vía La Paz-Todos Santos (en la actualidad estas características térmicas todavía prevalecen).

Hacemos notar, sin embargo, que Durham y Allison (1960) demostraron que casi toda la Península de Baja California, había alcanzado desde principios del Pleistoceno, un desarrollo de costa muy semejante al actual. Además, las áreas del Vizcaíno y de La Paz realizaron su última emergencia poco antes de finalizar el Plioceno, quedando así unidas al resto de la península.

Es también probable que hayan ocurrido invasiones y colonizaciones previas, fundamentalmente durante el Oligoceno, cuando se dio un descenso en la temperatura y la Península todavía no alcanzaba su forma actual. Otra posibilidad, que implicaría aceptar eventos vicariantes, sería suponer que tales grupos ictiofaunísticos estuvieron presentes en el "protogolfo" de California desde antes del desprendimiento de la península (entre Paleoceno-Eoceno), y que su distribución era continua en toda la costa del Pacífico noreste, por lo menos hasta el actual paralelo 24° N. Esta hipótesis implicaría, asimismo, que los procesos de microevolución que llevaron a la formación de especies endémicas en la parte centro-norte del actual Golfo, fueron posteriores a la conformación de la actual península. Esto explicaría, en parte, la interesante conjunción de especies que se observa en la actualidad, es decir, algunas idénticas a las presentes en la costa noroccidental de América y otras, sin duda, derivadas de ellas, que ahora se consideran como endémicas. Tales endemismos pudieran ser explicados, entonces, no por aislamiento geográfico en sentido estricto, sino por factores de tipo biológico como competencia y selección de hábitat.

Demostrar tal idea requiere de un conocimiento preciso de la antigüedad relativa de los conjuntos ícticos norteños que ahora se encuentran restringidos al Golfo. Esto no es fácil, debido a que probablemente su presencia en la costa del "protogolfo" fue diferencial, es decir, que estos grupos colonizaron en forma parcial y paulatina las costas de

referencia. Quizá algunos de ellos lo realizaron en tiempos y localidades diferentes, pero con una fenomenología común y general para todas las poblaciones ícticas: el aprovechamiento y explotación de los recursos alimenticios y zonas adecuadas para la reproducción, que son requerimientos básicos para lograr una exitosa colonización y adaptación a las nuevas áreas geográficas. Quizá el resultado de tales procesos se observa en la actualidad, en el grupo de especies de tipo boreal, que algunos autores como Walker (1960) consideran como "relictos pleistocénicos". Esta idea implicaría considerarlas como poblaciones geográficamente restringidas a la porción centro-norte del Golfo, con pocas probabilidades de intercambio genético con las poblaciones de la costa noroeste de la Península, de las cuales derivaron. Podría darse el caso, sin embargo, que mediante el fenómeno de submergencia isotérmica (Briggs, 1974; Ekman, 1953), ambas poblaciones pudiesen realizar dicho intercambio. Con todo, esta situación nunca ha sido comprobada y realmente, dentro del Golfo de California, coexisten diferentes grupos ícticos en distintos grados y niveles de sus procesos evolutivos. Una última consideración al respecto, es que durante los últimos períodos glaciales recientes (después del Pleistoceno), pudieron presentarse condiciones ideales de temperatura que, tal vez, permitieron el paso a las poblaciones norteñas y, al mismo tiempo, el intercambio genético con las ya establecidas dentro del Golfo. Algunos ejemplos típicos de esas especies se ofrecieron en páginas precedentes.

AMBIENTES CARACTERÍSTICOS DENTRO DEL GOLFO, DESDE EL PUNTO DE VISTA ECOLÓGICO-GEOGRÁFICO

Dentro del Golfo de California existen por lo menos tres diferentes áreas, cuyas características ictiofaunísticas coinciden bastante bien con las divisiones oceanográficas y geológicas mencionadas por Fisher *et al.* (1964), Hubbs y Roden (1964) y Walker (1960). Aunque este último autor propuso cuatro zonas, aquí se acepta el criterio de Thomson *et al.* (1979), quienes distinguieron tres ambientes bien delimitados:

1) El Alto Golfo, localizado al norte de una línea imaginaria que se extiende desde la Bahía de San Francisquito, Baja California, toca la porción sur de la Isla Tiburón y llega hasta Bahía Kino, Sonora. Esta región presenta diversos tipos de ambientes como costas de tipo rocoso, pedregales, cantos rodados, así como arenas y arcillas.

2) El área central del Golfo, cuyo límite sur es una línea imaginaria que principia en la Bahía de La Paz y llega hasta

Guaymas. Gran parte del litoral occidental del Golfo pertenece a esta zona, fundamentalmente rocosa y con profusión de acantilados.

3) La región sureña del Golfo incluye, en su litoral oriental, desde Guaymas hasta Mazatlán, con un desarrollo costero de tipo bajo, con fondos arenosos o lodosos y una gran cantidad de sistemas estuarino-lagunares. En su litoral oeste, incluye a la Isla Cerralvo y a Los Cabos. La costa oriental es la zona menos distintiva de todo el Golfo, probablemente debido a la notable ausencia de ambientes rocosos y de la ictiofauna correspondiente. Aquí predominan elementos característicos de la provincia mexicana (*sensu* Briggs, 1974), con la consiguiente disminución de especies endémicas. Tal área podría ser considerada como el límite norteño en la distribución de muchas especies subtropicales y tropicales estenotérmicas, muchas de ellas invasoras ocasionales provenientes de la provincia panameña.

La más interesante, aunque a veces poco conspicua, es la ictiofauna propia de los ambientes rocosos, por la existencia de casi 100 elementos endémicos. Rosenblatt (1963) puso de relieve este elevado grado de endemismo, que podría alcanzar hasta el 20% del total. El encontró que existen 37 especies de muy amplia distribución en el Golfo, 26 confinadas a la porción norte, 30 sólo colectadas en la región sureña, y alrededor de 10 que parecen existir sólo en la zona de Los Cabos. Un fenómeno interesante, es que la mayor parte de la formas endémicas de las áreas centro y sur del Golfo, habitan principalmente las aguas someras y pozas de marea. Contrastando con ésto, casi todas las especies autóctonas o confinadas a la parte norte del Golfo se localizan en profundidades que oscilan entre 10 y 100 metros. Esta distribución batimétrica preferencial podría ser debida a los fenómenos de submergencia isotérmica.

Por otra parte, la fauna íctica de la región central de la costa occidental, principalmente, muestra un desarrollo considerable de especies propias de fondos rocosos y proporcionalmente menos de ambientes arenosos-lodosos, ya que los únicos lugares propicios para su existencia son las bahías de La Paz y Concepción, así como el estuario del Río Mulegé. En esta última localidad y en la Ensenada de La Paz, existe una ictiofauna muy semejante, en su composición taxonómica y requerimientos ecológicos, a la presente en las lagunas litorales del norte de Sinaloa y sur de Sonora. Esta notable similaridad se evidencia en los registros de varias especies de los géneros *Ariopsis*, *Haemulopsis*, *Pomadasis*, *Lile*, *Centropomus*, *Cetengraulis*, y *Anchoa*, características de los ambientes estuarino-lagunares de las zonas antes señaladas. En esta región, asimismo, existen varios elementos endémicos como *Taeniconger canabus*, aparentemente restringida a la isla Cerralvo, *Protemblemaria*

lucasana y *Chaenopsis alepidota*, comunes en La Paz y la isla Espíritu Santo.

Debido a esas características y a la presencia del único estuario positivo de la costa oeste del Golfo, localizado en la desembocadura del Río Mulegé, la región central puede ser considerada como bastante "típica", ya que se hallan bien representados diversos ambientes y, por ende, hábitats. Es importante mencionar que ni la variación térmica, ni la amplitud de las mareas, es tan grande en esta zona como en el norte. Estos factores podrían ser los que han propiciado, a través de los procesos selectivos, el relativo número de elementos endémicos en esta zona.

Finalmente, la región sudoccidental del Golfo se extiende desde el sur de La Paz hasta Los Cabos, en tanto que la sudoriental se considera desde Guaymas a Mazatlán (algunos autores suelen incluir Bahía Banderas, en esta división). En tales localidades las mareas presentan menos de dos metros de amplitud y la temperatura superficial del mar varía entre 18 y 28°C. El desarrollo de la costa sudoeste es esencialmente de acantilados y con poca plataforma continental. También existe una transparencia muy alta, debida a la baja productividad, que permite equiparar a esta zona con aguas oceánicas subtropicales. Su ictiofauna de aguas someras presenta notables semejanzas con los ambientes insulares. Además de estas similitudes, la ausencia casi total de elementos norteños, así como la presencia de algunas formas endémicas y otras que se localizan casi exclusivamente en esta región (y, a veces, de Mazatlán hacia el sur), indican que debe ser considerada como una localidad claramente diferente de las otras. Además, en la costa sudoccidental del Golfo, en el área de Bahía Pulmo (Brusca y Thomson, 1975), existe un desarrollo coralino muy importante (aunque no hermatípico), con el consiguiente aumento en riqueza de especies propias de este tipo de comunidades. Aquí es común encontrar formas como *Lutjanus viridis*, *Kyphosus elegans*, *Johnrandallia nigrirostris*, *Sufflamen verres*, *Holacanthus clarionensis*, *Thalassoma lucasanum* y *Halichoeres chierchiae*. Ocasionalmente, en invierno y primavera, se pueden encontrar elementos de la ictiofauna sandieguina como *Hypsypops rubicundus*, *Girella nigricans*, *Hermosilla azurea*, *Chaetodon falcifer*, *Halichoeres semicinctus* y *Semicossyphus pulcher*. Es interesante, entonces, que la extensión de litoral entre el sur de La Paz y Los Cabos, que es relativamente corta, exhiba una de las más altas riquezas específicas del continente americano, en cuanto a peces de ambientes rocosos se refiere.

Esto podría explicarse en función de la relativa estabilidad térmica anual y la profusión de fondos adecuados para el desarrollo de este tipo de conjuntos ícticos. Es

importante aclarar que las diversas especies de peces propias de los fondos coralinos que aquí se localizan se desarrollan bajo condiciones diferentes a las de sus equivalentes ecológicos del Indo-Pacífico. En efecto, en esta región no existen arrecifes coralinos hermatípicos, sino fondos rocosos donde se ha desarrollado una asociación de corales y algas calcáreas que ofrecen a los peces protección, alimento, refugio para los juveniles, etc., de forma análoga a los corales hermatípicos del Indo-Pacífico.

Hay que mencionar que en el Pacífico oriental tropical, solamente se han detectado tres zonas con formaciones coralinas auténticamente hermatípicas, en las que se han registrado conjuntos ictiofaunísticos muy semejantes, tanto taxonómica, como ecológicamente, a los que existen en la región del Indo-Pacífico: 1) en las inmediaciones de la Isla Jaltimba, Nayarit, México (Greenfield *et al.*, 1970); 2) la Isla Clipperton (Walker, 1966) y 3) Diversas islas que se encuentran dentro del Golfo de Chiriqui, Panamá (Rosenblatt y Walker, 1963; Rosenblatt *et al.*, 1972).

En la costa sudoriental del Golfo la situación cambia radicalmente debido al predominio de ambientes con fondos blandos y con un gran número de sistemas estuarino-lagunares. Muchos de estos complejos se encuentran interconectados a través de redes de canales y "esteros". La plataforma continental adyacente presenta abundantes sedimentos cuyo alto contenido de materia orgánica procede de esos sistemas. En estas localidades se observa ya el impacto sobre la fauna tropical de las continuas labores de pesca como los arrastres realizados por barcos camaroneros (*cf.* Chapa-Saldaña, 1976; Chávez y Arvizu-Martínez, 1972; Rosales, 1976). La ictiofauna de esta región mantiene una estrecha afinidad con la de las provincias mexicana y panameña. Así, varias de esas especies tienen su límite norte de distribución en Guaymas, Topolobampo, Altata o Mazatlán y los límites meridionales de algunas, tal vez las más euritéricas, alcanzan Panamá-Ecuador y otras, hasta Perú e incluso Chile.

Diversas poblaciones ícticas que dependen de los ambientes mixohalinos en alguna fase de su ciclo de vida, alcanzan su máximo desarrollo en esta región. Algunas otras, que no tienen este requerimiento *in stricto*, como las del componente marino-eurihalino (*sensu* Castro-Aguirre, 1978b), pero que son características de fondos suaves, también son comunes aquí. Entre ellas destacan *Ariopsis* spp. y *Galeichthys peruvianus* (Familia Ariidae); *Mugil* spp. y *Chaenomugil proboscideus* (Familia Mugilidae); *Eucinostomus* spp., *Diapterus* spp., *Eugerres* spp. y *Gerres cinereus* (Familia Gerreidae); *Centropomus* spp. (Familia Centropomidae); *Anchoa* spp., *Anchovia* spp. y *Cetengraulis mysticetus* (Familia Engraulidae); *Harengula thrissina*,

Opisthonema spp., *Lile stolifera* (Familia Clupeidae); *Haemulopsis* spp., *Pomadasis* spp. (Familia Haemulidae); *Micropogonias* spp., *Umbrina* spp., *Bairdiella* spp., *Menticirrhus* spp. (Familia Sciaenidae); *Citharichthys* spp., *Etopus* spp., *Syacium* spp., *Cyclosetta* spp. y *Paralichthys* spp. (Familia Paralichthyidae); *Achirus* spp. y *Trinectes* spp. (Familia Achiridae). Además de diversos elasmobranchios como *Mustelus* spp., *Rhinobatos* spp., *Dasyatis* spp., *Urolophus halleri* y *Urotrygon* spp., etc.

En general, la ictiofauna de esta región presenta muy pocos elementos distintivos, pues casi todas las especies tienen una distribución bastante amplia a lo largo de la costa del Pacífico oriental tropical. En particular, sin embargo, destacan algunas especies que podrían considerarse típicas de la costa sudoriental del Golfo: *Anchoa walkeri*, *A. curta* y *A. lucida* (Familia Engraulidae); *Pseudophallus starksi* (Familia Syngnathidae); *Quietula guaymasiae* y *Gobionellus mystax* (Familia Gobiidae); *Atherinella evermanni*, *Atherinella nephente*, *Atherinella eriarcha* y *Membras gilberti* (Familia Atherinidae); diversas especies de los géneros *Dactylagnus*, *Dactyloscopus* y *Myxodagnus* (Familia Dactyloscopidae); *Halichoeres aestuaricola* (Familia Labridae) y *Lonchopisthus sinuscalifornicus* (Familia Opisthognathidae). La consulta de las contribuciones de los autores siguientes, realizadas en esta zona y en relación a diversos relevamientos ictiofaunísticos o ecológicos, es recomendable: Amezcua Linares (1977 y 1985), Balart *et al.* (1992), Berdegué (1956), Bussing (1972), Castro-Aguirre (1978b), Castro-Aguirre y García Domínguez (1984), Castro-Aguirre y Villavicencio-Garayzar (1988), Castro-Aguirre *et al.*, (1970), Hiyama y Kumada (1940), Pérez-Mellado y Findley (1985), van der Heiden (1985), van der Heiden y Findley (1988), Walford (1974) y Warburton (1978).

Finalmente, los conjuntos ictiofaunísticos de esta región, inician la declinación, en cuanto a su frecuencia de aparición y abundancia, al norte de Los Cabos en el litoral occidental de la Península, debido al efecto de la Corriente de California. Sin embargo, dentro y en las inmediaciones del sistema lagunar de Bahía Magdalena-Almejas, existe un buen número de especies tropicales y subtropicales euritérmicas, aparentemente aisladas de los conjuntos ícticos de la región sureña del Golfo. Sobre este particular es conveniente referirse a las contribuciones de Castro-Aguirre *et al.* (1992 y 1993), Castro-Aguirre y Torres-Orozco (1993) y Torres-Orozco y Castro-Aguirre (1992).

CONSIDERACIONES FINALES

Por lo que respecta a la ictiofauna de ambientes costeros, el Golfo de California representa un área

relativamente aislada del resto del Pacífico oriental tropical. Se estiman alrededor de 600 especies neríticas y un endemismo que oscila entre 25 y 30%. Esta es una de las principales razones para considerar a este mar, como una provincia zoogeográfica diferente: la *sinus-californiana*.

En el Golfo de California coexisten formas que derivan tanto de grupos geológicamente antiguos, tales como los mixinoideos (v. gr.: *Eptatretus*), como de otros relativamente recientes (p. ej., los góbidos, gobiesócidos y un sciénido: *Totoaba macdonaldi* [cf. Villamar, 1980]).

La ictiofauna costera del Golfo contiene elementos clasificados de la siguiente manera (de acuerdo a Castro-Aguirre, 1978a):

a) Formas tropicales euritérmicas que penetran al Golfo, durante sus movimientos migratorios tróficos o reproductivos, principalmente durante el verano (como los peces vela, *Istiophorus* spp. y el jurel de Castilla, *Seriola lalandi*). Algunas especies tienen poblaciones que soportan las bajas temperaturas invernales que se presentan en el norte (varias formas de *Epinephelus*).

b) Formas de origen ártico-boreal localizadas en la porción norte del Golfo, que son auténticos relictos pleistocénicos, o aún pre-pleistocénicos. Estas muestran adaptaciones secundarias, interpretadas como de gran valor selectivo; toleran el aumento térmico durante el verano mediante modificaciones ecofisiológicas, o por medio de desplazamientos batimétricos hacia niveles con bajas temperaturas (como *Cetorhinus maximus*, *Squatina californica*, *Sardinops caerulea*, *Engraulis mordax*, *Merluccius productus* y *Atractoscion nobilis*).

c) Especies endémicas, originadas mediante procesos de aislamiento geográfico y, por ende, genético (como *Totoaba macdonaldi*, *Taenioconger canabus*, *Girella simplicidens*, *Lonchopisthus sinuscalifornicus*, *Malacoctenus hubbsi*, *Xenomedeia rhodopyga*, *Acanthemblemaria crockeri*, etc.).

d) Especies compartidas, es decir, que se localizan en ambas costas de la Península. A este grupo pertenecen la mayoría de las formas que se encuentran en el Golfo. A pesar de la separación espacio-temporal que ha mediado, no ha sido posible distinguir procesos de tipo microevolutivo (aunque en ciertas especies existen algunos indicios de lo contrario, como en *Sardinops caerulea*). Entre las formas compartidas están *Triakis semifasciata*, *Mustelus henlei*, *Heterodontus francisci* y *H. mexicanus*, *Myliobatis longirostris*, *Semicossyphus pulcher*, *Halichoeres semicinctus*, *Lythrypnus dalli*, *Gillichthys mirabilis* y *Mycteroperca jordani*.

e) Finalmente, aquellas especies tropicales o subtropicales de tipo estenotérmico, cuyas poblaciones no se han adaptado a las condiciones medioambientales tan oscilantes de la parte norte del Golfo, localizándose casi exclusivamente en la costa oriental de la región meridional de este mar. Muchas de ellas, típicas de fondos arenosolodosos y con un componente mixohalino en su ciclo de vida. Su distribución geográfica se extiende hasta el norte de Perú, como por ejemplo *Ariopsis* spp. y *Bagre* spp. (Familia Ariidae), *Anchoa* spp. y *Anchovia* spp. (Familia Engraulidae), *Opisthonema* spp., *Lile stolifera*, *Harengula thrissina* (Familia Clupeidae), la mayoría de las especies de las familias Sciaenidae, Mugilidae, Gerreidae, Centropomidae, Haemulidae, y Batrachoididae.

La situación geográfica de las grandes islas (Tiburón y Angel de la Guardia), produce turbulencia en sus cercanías, principalmente a causa de las intensas corrientes de marea, las cuales originan procesos de mezcla considerables así como surgencias y, por ende, las bajas temperaturas que se presentan a lo largo del año. Esta peculiar situación ha generado una zona ideal para el establecimiento de poblaciones ícticas de origen boreal. Algunas de ellas son relictos pre o pleistocénicos y otras, quizá, colonizaron el Golfo, posterior a la última glaciación.

La presencia de especies transpacíficas dentro del Golfo (y, en general, en todo el Pacífico oriental tropical) podría explicarse tanto con los postulados dispersalistas, como con las hipótesis vicariantes. Ambas filosofías, lejos de contraponerse y para esta situación particular, son de gran importancia para comprender los procesos que han conducido a la conformación de la ictiofauna actual del Golfo de California.

La evolución geológica del Golfo no ha concluido, puesto que la placa tectónica subyacente se mueve hacia el noroeste, y en los últimos 18,000 años, su desembocadura aumentó 900 m. Cabe esperar, por lo tanto, que sigan sucediendo diversos procesos biológicos conducentes a la modificación, en algún grado, de los conjuntos ícticos que habitan tanto la zona nerítica, como oceánica, en la columna de agua y en las cercanías del piso submarino.

Los diversos estudios sobre la ictiofauna del Golfo de California, han proporcionado bastante información sobre su estructura y funcionamiento. Es obvio que aún falta mucho por descubrir, describir y comprender, antes de proceder a la proposición de modelos que permitan conceptualizar, de algún modo, las complejas interrelaciones que se dan en los diversos ambientes existentes dentro del Golfo. Un problema del mayor interés e importancia para entender los hechos evolutivos, pero pocas veces abordado,

se refiere al conjunto de factores que intervienen en los procesos de extinción a mediana y gran escala.

Finalmente debe mencionarse que el Golfo de California es un mar único en el mundo, de acuerdo con sus características hidrológicas y biológicas. Las investigaciones ictiológicas deberán proseguir, haciendo hincapié tanto en aspectos de ciencia básica como aplicada. La biogeografía marina del futuro, como parte indisoluble de la biosistemática, deberá contribuir a la comprensión de los fenómenos del origen y distribución de la fauna pero, en forma paralela, encontrar el camino para concatenarse con la parte aplicada de la Ictiología, tal como lo señalaron Myers (1940) y Osorio-Tafall (1943, 1944 y 1946) en planteamientos que contienen, a pesar del tiempo transcurrido, premisas que siguen siendo válidas hoy en día.

LITERATURA CITADA

- ÁLVAREZ-BORREGO, S., 1983. Gulf of California. pp. 427-449. En: B.H. KETCHUM (Comp.). *Estuaries and enclosed seas*. Amsterdam. Elsevier Sci. Publ. Co.
- ÁLVAREZ-BORREGO, S. y L.A. GALINDO-BECT, 1974. Hidrología del Alto Golfo de California. I. Condiciones de otoño. *Ciencias Marinas* 1(1): 46-64.
- ÁLVAREZ-BORREGO, S., P. FLORES-BÁEZ y L.A. GALINDO-BECT, 1975. Hidrología del Alto Golfo de California. II. Condiciones durante invierno, primavera y verano. *Ciencias Marinas* 2(1): 21-36.
- ALLEN, G.R. y L.P. WOODS, 1980. A review of the damselfishes genus *Stegastes*, from the Eastern Pacific with the description of new species. *Rec. West. Australian Mus.*, 8(2): 171-198.
- ALLEN, W.E., 1938. The Templeton Crocker Expedition to the Gulf of California in 1935. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 62(4): 328-335.
- ALLISON, E.C. 1964. Geology of areas bordering Gulf of California. pp. 3-29. En: T.H. VAN ANDEL y G.G. SHOR, JR. (Comps.) *Marine Geology of the Gulf of California. A symposium*. The American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Mem., 3.
- AMEZCUA LINARES, F., 1977. Contribución al conocimiento ictiológico del sistema lagunar de Huizache-Caimanero, Sinaloa, Méx. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México*, 4(1): 1-26.
- AMEZCUA LINARES, F., 1985. Recursos potenciales de peces capturados con redes camaroneras en la costa del Pacífico de México. pp. 39-94. En: A. YÁÑEZ-ARANCIBIA (Comp.). *Recursos Pesqueros Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón*. Programa Universitario de

- Alimentos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Instituto Nacional de la Pesca, UNAM, México.
- ANDERSON, C.A., J.W. DURHAM, F.P. SHEPARD, M.L. NATLAND y R. REVELLE, 1950. 1940 cruise to the Gulf of California. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 43: parts 1-5.
- ANGELIER, J., B. COLLETTA, J. CHOROWICZ, L. ORTLIEB y C. RANGIN, 1981. Fault tectonics of the Baja California Peninsula and the opening of the Sea of Cortez, Mexico. *Journ. Estruct. Geol.*, 3(4): 347-357.
- ARVIZU-MARTÍNEZ, J., 1987. Origen y evolución de los peces del Golfo de California, con énfasis particular sobre los de aguas profundas y su endemismo. Ensayo Predoctoral. Sección de Graduados de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N., México, 56 p.
- BALART, E.F., J.L. CASTRO-AGUIRRE y R. TORRES-OROZCO, 1992. Ictiofauna de las bahías de Ohuira, Santa María y Topolobampo, Sinaloa, México. *Inv. Mar. CICIMAR*, 7(2): 89-101.
- BEAL, C.H., 1948. Reconnaissance of the geology and oil possibilities of Baja California, Mexico. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 31: 1-138.
- BENNETT, E.B., 1966. Monthly charts of surface salinity in the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, 11(1): 3-44.
- BERDEGUÉ, J., 1956. *Peces de importancia comercial en la costa nor-occidental de México*. Secretaría de Marina, Talleres Gráficos de la Nación, México, 318 p.
- BIEHLER, S., R.L. KOVACH y C.R. ALLEN, 1964. Geophysical framework of northern end of Gulf of California structural province. *Mem. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 3: 126-143.
- BOHLKE, J.E. y C.G.G. CHAPLIN, 1970. *The fishes of Bahamas and adjacent tropical waters*. Livingston Publ. Co., Wynnwood, xxiii + 771 p.
- BOHLKE, J.E. y C.C.G. CHAPLIN, 1992. *Fishes of Bahamas and adjacent tropical waters*. 2nd. ed. Austin: Univ. of Texas Press, 850 p.
- BREder, C.M., 1926. Nemathognathi, Apodes, Isospondyli, Syntognathi, and Thoracostraci from Panama to Lower California. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 2(2): 1-56.
- BREder, C.M., 1927. The Fishes. *En: Scientific Results of the First Oceanographic Expedition of the "Pawnee"*. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 1(1): 1-90.
- BREder, C.M., 1928. Elasmobranchii from Panama to Lower California. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 2(1): 1-13.
- BREder, C.M., 1936. Heterosomata to Pediculati from Panama to Lower California. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 2(3): 1-56.
- BRIGGS, J.C., 1955. A monograph of the clingfishes (Order Xenopterygii). *Stanford Ichthyol. Bull.*, 6: 1-224.
- BRIGGS, J.C., 1960. Fishes of worldwide (circumtropical) distribution. *Copeia*, 1960(3): 171-180.
- BRIGGS, J.C., 1961. The East Pacific Barrier and the distribution of marine shore fishes. *Evolution*, 15(4): 545-554.
- BRIGGS, J.C., 1964. Additional transpacific shore fishes. *Copeia* 1964(4): 706-708.
- BRIGGS, J.C., 1967a. Dispersal of tropical marine shore animals: Coriolis parameters or competition. *Nature* 216: 350.
- BRIGGS, J.C., 1967b. Relationships of the tropical shelf regions. *Tropical Oceanography, Miami*, 5: 569-578.
- BRIGGS, J.C., 1974. *Marine zoogeography*. McGraw-Hill Book Co., New York, xi + 475 p.
- BRUSCA, R.C. y D.A. THOMSON, 1975. Pulmo Reef: The only "coral reef" in the Gulf of California. *Ciencias Marinas* 2(2): 37-53.
- BUSSING, W.A., 1972. *Halichoeres aesturicola*, a replacement name for the Tropical Eastern Pacific labrid fish, *Iridio bimaculata* Wilson, with a redescription based on new material. *Brenesia*, 1: 3-9.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., 1965. Peces sierra, rayas, mantas y especies afines de México. *An. Inst. Nal. Invest. Biol.-Pesq., Méx.*, 1: 169-256.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., 1978a. Posible impacto sobre la fauna del Pacífico oriental tropical, con especial referencia al Golfo de California, por la apertura de un nuevo canal interoceánico a nivel del mar. *Mem. I Simp. Biol. Mar.*, La Paz, B.C.S., Méx., pp. 111-128.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., 1978b. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Depto. de Pesca, México, *Ser. Científica* 19: xi + 298.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., 1981. Sobre las especies de la Familia Scyliorhinidae (Elasmobranchii, Galeoidea), de la costa occidental de México, con especial referencia a *Cephalurus cephalus* (Gilbert). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Méx.* 24: 71-93.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., 1983. Aspectos zoogeográficos de los elasmobranchios mexicanos. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Méx.* 27: 77-94.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., 1991. Nuevos registros de peces mesopelágicos y bentónicos en el Golfo de California, México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* 35: 71-89.

- CASTRO-AGUIRRE, J.L. y F. GARCÍA-DOMÍNGUEZ, 1984. Una nueva especie de *Peristedion* (Osteichthyes: Scorpaeniformes: Peristediidae) de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* 28: 29-38.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L. y R. TORRES-OROZCO, 1993. Consideraciones acerca del origen de la ictiofauna de Bahía Magdalena-Almejas, un sistema lagunar de la costa occidental de Baja California Sur, México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* 38: 67-73.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L. y C. VILLAVICENCIO-GARAYZAR, 1988. Una nueva especie de *Lonchopisthus* (Pisces: Perciformes: Opisthognathidae) del Golfo de California, México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* 32: 109-115.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., J. ARVIZU-MARTÍNEZ y J. PÁEZ-BARRERA, 1970. Contribución al conocimiento de los peces del Golfo de California. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 31: 107-181.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., E.F. BALART y J. ARVIZU-MARTÍNEZ, 1994. Consideraciones generales sobre la ictiofauna de las lagunas costeras de México. *Rev. Zool. Informa* 27: 47-84.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., J.C. RAMÍREZ-CRUZ y M.A. MARTÍNEZ-MUÑOZ, 1992. Nuevos datos sobre la distribución de lenguados (Pisces: Pleuronectiformes) en la costa oeste de Baja California, México; con aspectos biológicos y zoogeográficos. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. México* 37: 97-119.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L., J.J. SCHMITTER-SOTO, E.F. BALART y R. TORRES-OROZCO, 1993. Sobre la distribución geográfica de algunos peces bentónicos de la costa oeste de Baja California Sur, México, con consideraciones ecológicas y evolutivas. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* 38: 75-102.
- CHAPA-SALDAÑA, H., 1976. La fauna acompañante del camarón, como un índice de monopesca. pp. 174-186. En: J.L. CASTRO-AGUIRRE (Ed.) *Mem. Simp. Biol. y Din. Pobl. Camarones*, Guaymas, Son., México.
- CHASE, C.G., H.W. MENARD, R.L. LARSON, G.F. SHERMAN y S.M. SMITH, 1970. History of sea-floor spreading west of Baja California. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 81: 491-498.
- CHÁVEZ, H., 1986. Bibliografía sobre los peces del Golfo de California. *Inv. Mar. CICIMAR*, núm. esp. 1: 1-267.
- CHÁVEZ, H. y J. ARVIZU-MARTÍNEZ, 1972. Estudio de los recursos demersales del Golfo de California, 1968-1969. III. Fauna de acompañamiento del camarón (peces finos y "basura"). *Mem. IV Congr. Nac. Oceanogr. Méx.* 1969: 361-378.
- CHIRICHIGNO, N., 1962. Algunos peces nuevos y poco conocidos de la fauna marina del Perú. *Serv. Pesq. Perú, Ser. Divulg. Cient.*, 17: 1-29.
- CHIRICHIGNO, N., 1968. Nuevos registros para la ictiofauna marina del Perú. *Bol. Inst. Mar del Perú*, 1(8): 377-404.
- DURHAM, J.W. y E.C. ALLISON, 1960. The geologic history of Baja California and its marine faunas. Symposium: The biogeography of Baja California and adjacent seas. *Syst. Zool.*, 9(2): 47-91.
- EKMANN, S., 1953. *Zoogeography of the sea*. Sidwick and Jackson, London, xiv + 417 p.
- EMILIANI, C., 1961. Cenozoic climatic changes as indicated by the stratigraphy and chronology of deep-sea cores of globigerina-ooze facies. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 95(1): 521-536.
- FISHER, R.L., G.A. RUSNAK y F.P. SHEPARD, 1964. Submarine topography of Gulf of California. *Mem. Amer. Ass. Petr. Geol.*, 3: 76-92.
- GAXIOLA, C.G., S. ÁLVAREZ-BORREGO y R.A. SCHWARTZLOSE, 1978. Sistema del bióxido de carbono en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 5(2): 53-71.
- GILBERT, C.H. y E.C. STARKS, 1904. The fishes of Panama Bay. *Mem. Calif. Acad. Sci.*, 4: 1-304.
- GOSLINE, W.A. y V.E. BROCK, 1960. *Handbook of Hawaiian Fishes*. Univ. of Hawaii Press, Honolulu, 372 p.
- GREENFIELD, D.W. y L.P. WOODS, 1980. Review of the deep-bodied species of *Chromis* (Pisces: Pomacentridae) from the Eastern Pacific, with description of three new species. *Copeia*, 1980(4): 626-641.
- GREENFIELD, D.W., D. HENSLEY, J.W. WILEY, y S.T. ROSS, 1970. The Isla Jaltemba coral formation and its zoogeographical significance. *Copeia*, 1970(1): 180-181.
- GRIFFITHS, R.C., 1965. A study of the oceanic fronts in the mouth of the Gulf of California, an area of tuna migration. *FAO Fish. Rept.*, 6(3): 1583-1609.
- GRIFFITHS, R.C., 1968. Physical, chemical and biological oceanography of the entrance to the Gulf of California, spring of 1960. U.S. Fish and Wildlife Service, *Spec. Sci. Rept.* 573: 1-47.
- HAUSBACK, B.P., 1984. Cenozoic volcanic and tectonic evolution of Baja California Sur, Mexico. En: V.A. FRIZELL (Comp.) *Geology of Baja California Peninsula*: Pacific section, 39: 219-236.
- HILDEBRAND, S.F., 1946. A descriptive catalog of the shore fishes of Peru. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, 189: 1-530.
- HIMAYA, Y. y T. KUMADA, 1940. *Peces marinos de la costa mexicana del Pacífico*. México: Talls. Gráfs. de la Nación, México, 78 p.

- HOESE, H.D. y R.H. MOORE, 1977. *Fishes of the Gulf of Mexico, Texas, Louisiana and adjacent waters*. Texas A. & M. Univ. Press, xv + 327 p.
- HOESE, H.D. y H.K. LARSON, 1985. Revision of the eastern Pacific species of the genus *Barbulifer* (Pisces: Gobiidae). *Copeia* 1985(2): 333-339.
- HUBBS, C., 1952. A contribution to the classification of the blennioid fishes of the Family Clinidae, with a partial revision of the Eastern Pacific forms. *Stanford Ichthy. Bull.* 4(2): 41-165.
- HUBBS, C.L., 1941. The relation of hydrological conditions to speciation in fishes. A symposium in Hydrobiology. Univ. Wisconsin Press, pp. 182-194.
- HUBBS, C.L., 1960. The marine vertebrates of the outer coast. *Syst. Zool.* 9(3): 134-147.
- HUBBS, C.L. y G.I. RODEN, 1964. Oceanography and marine life along the Pacific coast of Middle America. pp. 143-186. En: R. WAUCHOPE y R.C. WEST (Comps.) *Handbook of Middle American Indians*. Vol. 1. Univ. of Texas Press.
- HUBBS, C.L., W.I. FOLLET, y L.J. DEMPSTER, 1979. List of the fishes of California. *Ocass. Papers Calif. Acad. Sci.* 133: 1-51.
- JOHNSTON, I.M., 1924. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf in 1921. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 12: 951-1218.
- JORDAN, D.S., E.C. STARKS, G.B. CULVER y T.M. WILLIAMS, 1895. The fishes of Sinaloa. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 5: 377-514.
- LARSEN, R.L., H.W. MENARD y S.M. SMITH, 1968. Gulf of California: a result of ocean floor spreading and transform faulting. *Science* 161: 781-784.
- MALDONADO-KOERDELL, M., 1964. Geohistory and palaeogeography of Middle America. pp. 3-32. En: R. WAUCHOPE y R.C. WEST (Comps.) *Handbook of Middle American Indians*. Vol. 1. Texas Univ. Press.
- MAYR, E., 1970. *Populations, species and evolution*. The Belknap Press of Harvard Univ., Cambridge, xv + 453 p.
- MCCARTHY, L.V., 1979. Eastern Pacific *Rypticus* (Pisces: Grammistidae). *Copeia*, 1979(3): 393-400.
- MEEK, S.E. y S.F. HILDEBRAND, 1923-1928. The marine fishes of Panama. *Publ. Field. Mus. Nat. Hist. zool. ser.* 15(1-4): 1-1045.
- MILLER, D.J. y R.N. LEA, 1976. Guide to the coastal marine fishes of California. Sacramento: Calif. Dept. of Fish and Game, *Fish Bull.* 157: 1-235.
- MINCH, J. y R.P. PHILLIPS, 1983. The geology and ages of the Islands. pp. 13-25. En: T.J. CASE y M.L. CODY (Comps.) *Island Biogeography in the Sea of Cortez*. Univ. of Calif. Press.
- MORROW, J.E., 1957. Shore and pelagic fishes from Peru, with new records and description of a new species of *Sphoeroides*. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 16(2): 5-54.
- MURPHY, R.W., 1983. The reptiles: origins and evolution. pp. 130-158. En: T.J. CASE y M.L. CODY (Comps.) *Island biogeography in the Sea of Cortez*. Univ. of Calif. Press.
- MYERS, G.S., 1940. The fish fauna of the Pacific ocean, with special reference to zoogeographical regions and distribution as they affect the international aspects of the fisheries. *Proc. Sixth Pacific Sci. Congr.*, 3: 201-210.
- OSORIO-TAFALL, B.F., 1943. El Mar de Cortés y la productividad de sus aguas. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* 3: 78-118.
- OSORIO-TAFALL, B.F., 1944. Los estudios hidrobiológicos en México y la necesidad de impulsarlos. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 5: 127-153.
- OSORIO-TAFALL, B.F., 1946. Contribución al conocimiento del Mar de Cortés. *Bol. Soc. Mex. Geogr. y Estadística* 62: 89-139.
- PARKER, R.H., 1964. Zoogeography and ecology of macroinvertebrates, Gulf of California and continental slope of western Mexico. *Mem. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 3: 331-376.
- PÉREZ-MELLADO, J. y L.T. FINDLEY, 1985. Evaluación de la fauna acompañante del camarón comercial capturado en las costas de Sonora y norte de Sinaloa. pp. 95-200. En: A. YÁÑEZ-ARANCIBIA (Comp.) *Recursos pesqueros potenciales de México: La pesca acompañante del camarón*. Progr. Univ. Alim. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nac. Pesca. UNAM. México.
- RAMÍREZ, E. y J. ARVIZU-MARTÍNEZ, 1965. Investigaciones ictiológicas en las costas de Baja California. I. Lista de peces marinos de Baja California, colectados en el período 1961-1965. *An. Inst. Nac. Inv. Biol. Pesq. Méx.*, 1: 293-324.
- RAMÍREZ, E. y J. PÁEZ-BARRERA, 1965. Investigaciones ictiológicas en las costas de Guerrero. I. Lista de peces marinos de Guerrero colectados en el período 1961-1965. *An. Inst. Nac. Inv. Biol.-Pesq. Méx.*, 1: 325-351.
- RAMÍREZ, E., N. VÁZQUEZ, R. MÁRQUEZ y C. Guerra, 1965. Investigaciones ictiológicas en las costas de Sinaloa (I). Lista de peces marinos colectados en las capturas camaroneras (agosto 1961, abril a octubre 1962 y mayo y septiembre 1963). *Publ. Inst. Nac. Inv. Biol. Pesq. Méx.*, 12: 1-36.
- RANDALL, J.E., 1968. *Caribbean reef fishes*. T.F.H. Publ. Inc., New Jersey, 318 p.
- RANDALL, J.E., 1976. The endemic shore fishes of the Hawaiian Islands, Lord Howe Island, and Easter Island. *O.R.S.T.O.M., Trav. et Documents* 47: 49-73.

- RANDALL, J.E., 1983. *Caribbean reef fishes*. 2nd. ed. rev. T.F.H. Publ. Inc., New Jersey, 350 p.
- RIVAS, L.R., 1986. Systematic review of the perciform fishes of the genus *Centropomus*. *Copeia*, 1986(3): 579-611.
- ROBINSON, M.K., 1973. Atlas of monthly mean sea temperatures in the Gulf of California, Mexico. *Mem. San Diego Soc. Nat. Hist.* 5: 1-19.
- RODEN, G.I., 1958. Oceanographic and meteorologic aspects of the Gulf of California. *Pacific Science*, 12(1): 21-45.
- RODEN, G.I., 1962. Oceanographic aspects of the Gulf of California. pp. 30-58. En: T.H. VAN ANDEL y G.G. SHOR (Comps.) *Marine geology of the Gulf of California*. Amer. Assoc. Petrol. Geol.
- RODEN, G.I. y G.W. GROVES, 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. *Journ. Mar. Res.* 18(1): 10-35.
- ROSALES, F.I., 1976. Contribución al conocimiento de la fauna de acompañamiento del camarón del alta mar, frente a la costa de Sinaloa, México. En: J.L. CASTRO-AGUIRRE (Ed.) *Mem. Reunión Sobre los Recursos de la Pesca Costera de México*, Veracruz, Ver., Subsecretaría de Pesca, México, 1: 25-80.
- ROSEN, D.E., 1975. A vicariance model in caribbean biogeography. *Syst. Zool.*, 24(4): 431-464.
- ROSENBLATT, R.H., 1963. Some aspects of speciation in marine shore fishes. pp. 171-180. En: J.P. HARDING y N.B. TEBBLE (Comps.) *Speciation in the Sea*. London: The Systematics Assoc. Publ., 5.
- ROSENBLATT, R.H., 1967. The zoogeographical relationships of the marine shore fishes of Tropical America. *Stud. Trop. Oceanogr. Miami* 5: 579-592.
- ROSENBLATT, R.H. y B.W. WALKER, 1963. The marine shore fishes of the Galapagos Islands. *Ocass. Papers Calif. Acad. Sci.*, 44: 97-106.
- ROSENBLATT, R.H. y R.S. WAPLES, 1986. A genetic comparison of allopatric populations of shore fish species from the Eastern and Central Pacific Ocean: dispersal or vicariance? *Copeia*, 1986(2): 275-284.
- ROSENBLATT, R.H., J.E. MCCOSKER y I. RUBINOFF, 1972. Indo-west Pacific fishes from the Gulf of Chiriqui, Panama. Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist. *Contrib. Sci.* 293: 1-22.
- RUSNAK, G.A. y R.L. FISHER, 1964. Structural history and faults of the Gulf of California. *Mem. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 3: 144-156.
- RUSNAK, G.A., R.L. FISHER y F.P. SHEPARD, 1964. Bathymetry and faults of Gulf of California. *Mem. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 3: 59-75.
- SCHWARTZLOSE, R., D. ALVAREZ-MILLÁN y P. BRUEGGEMAN, 1992. *Golfo de California: Bibliografía de las Ciencias Marinas*. Univ. Autón. de Baja California, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Ensenada, B.C., México, iii + 425 p.
- SPRINGER, V.G., 1958. Systematics and zoogeography of the clinid fishes of the Subtribe Labrisomini Hubbs. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas* 5: 417-492.
- SPRINGER, V.G., 1982. Pacific plate biogeography, with special reference to shorefishes. *Smithson. Contrib. Zool.*, 367: iv + 182.
- STEPHENS, J.S., 1963. A revised classification of the Blennioid fishes of the American Family Chaenopsidae. *Publ. Zool. Univ. Calif.*, 68: 1-113.
- STEVENSON, M.R., 1970. On the physical and biological oceanography near the entrance of the Gulf of California, october 1966-august 1967. *Bull. Inter.-Amer. Trop. Tuna Comm.* 14: 389-504.
- SVERDRUP, H.U., 1940. The Gulf of California. *Proc.-Verb. Assoc. Ocean. Phys.* 14: 170-171.
- SVERDRUP, H.U., M.W. JOHNSON y R.H. FLEMING, 1959. *The oceans, their physics, chemistry, and general biology*. New Jersey: Prentice-Hall, Inc., x + 1087 p.
- THOMSON, D.A. y M. GILLIGAN, 1983. The rocky-shore fishes. pp. 98-129. En: T.J. CASE y M.L. CODY (Comps.) *Island biogeography in the Sea of Cortez*. Berkeley: Univ. of Calif. Press.
- THOMSON, D.A. y C.E. LEHNER, 1976. Resilience of a rocky intertidal fish community in a physically unstable environment. *Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 22: 1-29.
- THOMSON, D.A., L.T. FINDLEY y A.N. KERSTITCH, 1979. *Reef fishes of the Sea of Cortez*. John Wiley and Sons, New York, xvii + 302 p.
- THOMSON, D.A., L.T. FINDLEY y A.N. KERSTITCH, 1987. *Reef fishes of the Sea of Cortez*. 2nd. ed. The Univ. of Arizona Press, xviii + 302 p.
- TORRES-OROZCO, R. y J.L. CASTRO-AGUIRRE, 1992. Registros nuevos de peces tropicales en el complejo lagunar de Bahía Magdalena-Bahía Almejas, Baja California Sur, México. *An. Inst. Biol., Univ. Nal. Autón. Méx. ser. zool.* 63(2): 281-286.
- VAN DER HEIDEN, A., 1985. Taxonomía, biología y evaluación de la ictiofauna demersal del Golfo de California. pp. 149-200. En: A. YÁÑEZ-ARANCIBIA (Comp.) *Recursos pesqueros potenciales de México: La pesca acompañante del camarón*. Progr. Univ. Alimentos, Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nac. de Pesca, UNAM, México.

- VAN DER HEIDEN, A. y L.T. FINDLEY, 1988. Lista de los peces marinos del sur de Sinaloa. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. Méx.*, 15(2): 209-224.
- VILLAMAR, A., 1980. *Totoaba*, un nuevo género de la Familia Sciaenidae del Golfo de California, México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* 23: 129-133.
- WALFORD, L.A., 1974. *Marine game fishes of the Pacific coast from Alaska to Equator*. Repr. of the 1937 ed. with new introduction. T.F.H. Publ. Inc., New Jersey 205 p.
- WALLS, J.G., 1975. *Fishes of the Northern Gulf of Mexico*. T.F.H. Publ. Inc., New Jersey, 432 p.
- WALKER, B.W., 1960. The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. *Syst. Zool.*, 9(3): 123-133.
- WALKER, B.W., 1966. The origins and affinities of the Galapagos shorefishes. pp. 172-174. En: R.I. BOWMAN (Comp.) *The Galapagos*. Univ. of California Press, Berkeley.
- WARBURTON, K., 1978. Community structure, abundance, and diversity of fish in a Mexican coastal lagoon system. *Estuarine and Coastal Mar. Sci.* 7: 497-519.
- WARSH, C.E. y K.L. WARSH, 1971. Water exchange at the mouth of the Gulf of California. *Journ. Geophys. Res.*, 76: 8098-8106.
- WYRTKI, K., 1967. Circulation and water masses in the eastern equatorial Pacific ocean. *Intern. Journ. Oceanol. and Limnol.*, 1(2): 117-147.

Recibido: 11 de abril de 1995.

Aceptado: 22 de noviembre de 1995.