

Variación temporal en la abundancia de postlarvas y juveniles de camarón azul (*Litopenaeus stylirostris*) y camarón café (*Farfantepenaeus californiensis*) en el estuario del Río Colorado

Temporal variation in the abundance of postlarval and juvenile blue shrimp (*Litopenaeus stylirostris*) and brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) in the Colorado River estuary

MS Galindo-Bect^{1*}, HM Page², RL Petty², JM Hernández-Ayón¹, EA Aragón-Noriega³, H Bustos-Serrano⁴

¹ Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 107 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada 22860, Baja California, México. * E-mail: salvador@uabc.mx

² Marine Science Institute, University of California, Santa Barbara, California, USA.

³ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC, Unidad Guaymas, Apartado postal 349, Guaymas 85400, Sonora, México.

⁴ Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 107 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada 22860, Baja California, México.

Resumen

Se estudió la variación temporal en la abundancia y composición de postlarvas y juveniles de camarones peneidos en un canal de mareas del estuario del Río Colorado. Se realizaron muestreos cada dos semanas durante flujo y reflujos de mareas de marzo a noviembre de 2000. Las postlarvas del camarón azul *Litopenaeus stylirostris* estuvieron presentes a partir de mayo, con mayor densidad durante el flujo de marea a principios de junio. A finales de septiembre se observó un pico de menor densidad, y en octubre y noviembre estuvieron presentes muy pocas postlarvas. Los juveniles de *L. stylirostris* estuvieron presentes con mayor densidad durante el reflujos de marea a mediados de junio, con picos menores a mediados de julio y finales de septiembre. Las densidades de postlarvas y juveniles del camarón café *Farfantepenaeus californiensis* fueron mucho menores que las de *L. stylirostris* y sin picos claramente definidos. La razón de crecimiento de los juveniles de *L. stylirostris* pareció similar a las reportadas (30–60 mm mes⁻¹) para camarones peneidos del Océano Pacífico, Golfo de México y Australia. Los tomadores de decisiones que afectan la Reserva de la Biosfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado deben tomar en consideración la importancia de mayo y junio como meses críticos en el uso de los canales estuarinos de mareas de estas especies comercialmente importantes.

Palabras clave: camarón, *Litopenaeus stylirostris*, *Farfantepenaeus californiensis*, postlarvas, estuario del Río Colorado.

Abstract

The temporal variation in the abundance and species composition of penaeid shrimp postlarvae and juveniles was studied in a tidal channel of the Colorado River estuary. Biweekly sampling during flood and ebb tide was conducted from March through November 2000. Postlarvae of the blue shrimp, *Litopenaeus stylirostris*, were observed beginning in May, with highest densities in early June during flood tide. A much smaller peak in densities occurred in late September, with few postlarvae found in October and November. Juvenile *L. stylirostris* were present in highest densities during ebb tide in mid-June, with smaller peaks in mid-July and late September. Densities of postlarval and juvenile brown shrimp, *Farfantepenaeus californiensis*, were much lower than those of *L. stylirostris* and without clearly defined peaks. The growth rate of juvenile *L. stylirostris* appeared similar to rates (30–60 mm month⁻¹) reported for penaeid shrimp from the Pacific Ocean, Gulf of Mexico, and Australia. Management decisions affecting the Upper Gulf of California and Colorado River Delta Biosphere Reserve need to be cognizant of the importance of May and June as critical months in the use of the estuarine tidal channels by these commercially important species.

Key words: shrimp, *Litopenaeus stylirostris*, *Farfantepenaeus californiensis*, postlarvae, Colorado River estuary.

Introducción

En el Alto Golfo de California se desarrolla una importante pesquería de arrastre de dos especies de camarones peneidos, el camarón azul *Litopenaeus stylirostris* y el camarón café *Farfantepenaeus californiensis*. Los desembarques de éstas y otras especies comercialmente importantes han variado en los últimos años influenciadas por la presión pesquera, la

Introduction

The Upper Gulf of California is the location of an important trawl fishery targeting two species of penaeid shrimp, the blue shrimp, *Litopenaeus stylirostris*, and the brown shrimp, *Farfantepenaeus californiensis*. Landings of these and other commercially important species have been variable in recent years, influenced by fishing pressure, habitat alteration, viral

alteración del hábitat, las enfermedades virales, y quizá otros factores (Snyder-Conn y Brusca 1975, Pantoja-Morales 1993, McGuire y Greenberg 1994, Rosas-Cota *et al.* 1996, Galindo-Bect *et al.* 2000). Típicamente, parte del ciclo de vida de los camarones peneidos (postlarvas, juveniles) transcurre en las aguas someras de estuarios y lagunas (García y Le Reste 1981, Benfield y Downer 2001, Ehrhardt *et al.* 2001).

El estuario del Río Colorado está localizado en la región más norteña del Golfo de California y dentro de la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera Alto Golfo y Delta del Río Colorado. Este estuario se ha reportado como importante zona de crianza de camarón y otras especies que dependen de los estuarios para sobrevivir (McGuire y Greenberg 1994, Glenn *et al.* 1996, Cudney-Bueno y Turk-Boyer 1998, Galindo-Bect *et al.* 2000, Calderón-Aguilera *et al.* 2002). Sin embargo, no existen datos publicados que soporten esta afirmación o que ayuden a entender el ciclo de vida de estas especies de importancia comercial. La presencia de postlarvas y juveniles de *L. stylirostris* en el estuario del Río Colorado ha sido descrita en un reporte no publicado de García-Pámanes y Chi-Barragán (1991), pero ellos no proporcionan estimaciones de densidad ni información sobre *F. californiensis*. Calderón-Aguilera *et al.* (2002) publicó estimaciones de densidades de postlarvas de *L. stylirostris* en dos localidades a lo largo de la línea de costa fuera del estuario (adyacentes al Golfo de Santa Clara y San Felipe). Su trabajo es de utilidad para describir la variación de corto plazo en las densidades de postlarvas a mediados del verano, aunque no proporciona información sobre la distribución y abundancia de largo plazo mayor en los estadios postlarvarios y juveniles. La presencia de juveniles de *L. stylirostris* y *F. californiensis* en el Alto Golfo de California fue descrita por Félix-Pico y Mathews (1975). No obstante, su estudio fue de corta duración (tres muestras de julio a septiembre de 1974), las muestras se tomaron fuera del estuario (de Puerto Peñasco al Golfo de Santa Clara) y los métodos (tipo de red, tamaño de malla) variaron en el tiempo. Por lo anterior, no ha habido muchos cambios desde que Snyder-Conn y Brusca (1975) concluyeron que hacía falta información documental adecuada acerca del ciclo de vida, la ecología y los patrones migratorios de los camarones peneidos en el Alto Golfo de California. Se requieren datos básicos acerca de los ciclos de vida para integrarlos en modelos pesqueros que permitan predecir las consecuencias de las decisiones de manejo que afectan estas especies de alto valor comercial (García 1985, Rothlisberg *et al.* 1996). Los objetivos del presente estudio consistieron en obtener los primeros datos cuantitativos acerca del uso de los canales de marea del estuario del Río Colorado por postlarvas y juveniles de camarones peneidos incluyendo composición de especies, temporada de reclutamiento y duración de su residencia en el estuario, y una estimación de la tasa de crecimiento de los juveniles.

Materiales y métodos

Zona de estudio

El estuario del Río Colorado es un estuario negativo, con mayores salinidades hacia su interior que en la boca,

diseases, and perhaps other factors (Snyder-Conn and Brusca 1975, Pantoja-Morales 1993, McGuire and Greenberg 1994, Rosas-Cota *et al.* 1996, Galindo-Bect *et al.* 2000). A portion of the life cycle of penaeid shrimp (postlarvae, juveniles) is typically spent in the shallow waters of estuaries and lagoons (García and Le Reste 1981, Benfield and Downer 2001, Ehrhardt *et al.* 2001).

The Colorado River estuary, located at the northernmost extent of the Gulf of California and within the core area of the Upper Gulf of California and Colorado River Delta Biosphere Reserve, is reportedly a large and important nursery ground for shrimp and other estuarine-dependent species (McGuire and Greenberg 1994, Glenn *et al.* 1996, Cudney-Bueno and Turk-Boyer 1998, Galindo-Bect *et al.* 2000, Calderón-Aguilera *et al.* 2002). However, there is a lack of published data that support this contention or that contribute to an understanding of the life cycle of these commercially important species. The presence of postlarvae and juveniles of *L. stylirostris* in the Colorado River estuary was described in an unpublished report by García-Pámanes and Chi-Barragán (1991), but density estimates were not provided and there was no information on *F. californiensis*. Calderón-Aguilera *et al.* (2002) published density estimates of postlarval *L. stylirostris* in two locations along the shoreline outside the estuary (adjacent to the Gulf of Santa Clara and San Felipe). This paper is useful in describing short-term variation in the densities of postlarvae during mid-summer, but information on the longer-term distribution and abundance of postlarvae and of juvenile stages was not provided. The presence of juvenile *L. stylirostris* and *F. californiensis* in the Upper Gulf of California was described by Félix-Pico and Mathews (1975); however, the study was of short duration (three samples from July to September 1974), the samples were taken outside of the estuary (from Puerto Peñasco to the Gulf of Santa Clara), and the methods (net type, mesh size) varied over time. Thus, little has changed since Snyder-Conn and Brusca (1975) concluded that there was a lack of adequate documentation on the life history, ecology or migration pattern of penaeid shrimp in the Upper Gulf of California. Basic life history data are needed that can be integrated into fisheries models to predict the consequences of management decisions that affect the exploitation of these commercially valuable species (García 1985, Rothlisberg *et al.* 1996). The objective of the present study was to obtain the first quantitative data on the use of tidal channels in the Colorado River estuary by postlarval and juvenile penaeid shrimp, including species composition, the timing of recruitment and duration of residence in the estuary, and an estimate of the growth rate of juveniles.

Material and methods

Study site

The Colorado River estuary is a negative estuary, with higher salinities in the inland portion than at the mouth except in years of abnormally high precipitation (Hernández-Ayón *et*

excepto en años de precipitaciones anormalmente elevadas (Hernández-Ayón *et al.* 1993, Lavín *et al.* 1998). Este estudio se llevó a cabo en el canal Santa Clara, un canal lateral fuera del canal fluvial principal del estuario (fig. 1). El sitio de muestreo se localiza aproximadamente a 200 m de la boca del canal. Las aguas en el canal en el sitio de muestreo durante mareas vivas tienen aproximadamente 50 m de ancho con 6 m de profundidad y se reducen a <1 m de profundidad hacia el final del refluo. Las corrientes durante las mareas vivas típicamente son de 35 a 50 cm s⁻¹ cerca de la superficie y considerablemente menores que en el canal principal donde las velocidades máximas de corriente pueden sobrepasar los 200 cm s⁻¹ (Galindo-Bect *et al.* datos no publicados). La vegetación en la zona intermareal del estuario consiste casi exclusivamente en pasto *Distichlis palmerii* que crece disperso en un rango aproximado de elevaciones entre la pleamar media y ~1 m por encima de ésta.

En la región normalmente prevalecen los vientos del sur desde finales de la primavera hasta principios del otoño, con velocidades de ~10 a 30 km h⁻¹; sin embargo, típicamente de cada semana a cada tres semanas ocurren episodios de vientos fuertes (>40 km h⁻¹) del noroeste que duran de 1 a 3 días (Lavín *et al.* 1997). Las temperaturas máximas del aire durante el periodo de estudio variaron de ~15°C en noviembre, a >40°C de junio a agosto.

Muestreo físico y biológico

Para explorar una posible relación entre las variables físicas y la densidad del camarón, durante cada muestreo se midieron temperatura y salinidad del agua superficial por medio de un termo/salinómetro YSI modelo 50. Se lanzó una sonda manual para cobrarla y medir su longitud, y así estimar la profundidad.

Para investigar la dinámica poblacional del camarón en el estuario, el muestreo se realizó de marzo a noviembre de 2000, tomando muestras cada dos semanas durante dos días a lo largo de al menos dos ciclos de mareas vivas (incluyendo flujo y refluo). Las muestras se tomaron con una red de plancton de 50 cm de diámetro y malla de 500 µm de luz que se tendió durante 10 min desde una embarcación menor fondeada a la mitad del canal. Los datos que se reportan en este trabajo corresponden a muestras tomadas justo debajo de la superficie del agua cuando la profundidad de agua en el canal era de 1 m y la velocidad de la corriente de marea era suficiente (>30 cm s⁻¹) para suspender los organismos y transportarlos hacia la red de muestreo. Se utilizó un arte de muestreo fijo (pasivo) dado que uno de arrastre hubiera resultado difícil de utilizar, impráctico y hasta peligroso en los canales de marea, particularmente en los muestreos a oscuras. El canal es relativamente angosto excepto durante las pleamares de las mareas vivas, y la profundidad del agua puede variar abruptamente. Además, el fondo del canal es irregular, sus sedimentos suaves, y su turbidez elevada, con un considerable transporte de restos de organismos (principalmente detritos de *Distichlis*) cerca del fondo.

Las muestras fueron preservadas en formol al 10% y transportadas al laboratorio para su procesamiento. Una vez allí, los

al. 1993, Lavín *et al.* 1998). This study was conducted in the Santa Clara Channel, a side channel off the estuary's main river channel (fig. 1). The sampling site was located about 200 m from the mouth of the channel. Channel waters at the sampling site during high spring tides are approximately 50 m across and 6 m deep, and drain to <1 m deep at low tide. Tidal currents during spring tides are typically 35 to 50 cm s⁻¹ near the surface, considerably less than in the main channel, where maximum current velocities can exceed 200 cm s⁻¹ (Galindo-Bect *et al.* unpublished data). Vegetation in the intertidal portion of the estuary consists almost exclusively of the grass *Distichlis palmerii*, which grows sparsely within an approximate elevation range of mean high tide to ~1 m above mean high tide.

Prevailing winds in this region are normally out of the south from late spring through early fall, with velocities of ~10 to 30 km h⁻¹; however, episodes of high winds (>40 km h⁻¹), from the northwest and lasting from 1 to 3 days, typically occur every 1 to 3 weeks (Lavín *et al.* 1997). Maximum daily air temperatures during the study period ranged from ~15°C (November) to >40°C (June to August).

Physical and biological sampling

To explore the possible relationship between physical variables and shrimp density, we measured surface water temperature and salinity using a YSI Model 50 temperature/salinity meter during each sampling. We dropped a weighted line and measured its length to the water surface to estimate water depth.

To investigate the population dynamics of shrimp in the estuary, sampling was conducted from March to November 2000. Samples were taken every two weeks during two days,

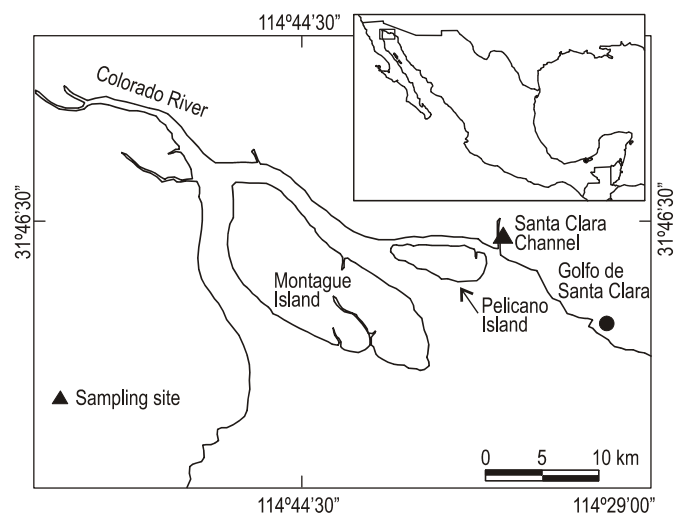


Figura 1. Ubicación del estuario del Río Colorado y la zona de estudio en el canal de Santa Clara.

Figure 1. Map showing the location of the Colorado River estuary and the study site in the Santa Clara Channel.

camarones fueron separados del resto de la muestra y contados. En las muestras en que se encontraron 50 o menos camarones, todos los organismos fueron identificados de acuerdo con Mair (1979, 1981) y su longitud total (LT) fue medida asistidos por un microscopio de disección, a una aproximación de 0.1 mm más próximo, de la punta del rostrum al final del telson. En las muestras con más de 50 camarones, se obtuvo una submuestra de ~50 organismos utilizando un separador de placton Folsom, y éstos fueron identificados y medidos extrapolando el resultado al número total de organismos en la muestra.

Las densidades de camarón (organismos m^{-3}) se calcularon dividiendo el número total de individuos capturados entre el volumen de agua filtrado a través de la red. Este volumen se calculó multiplicando el área de la sección transversal de la red (m^2) por el tiempo (s) que la red permaneció tendida y por la velocidad media de la corriente durante el tendido de la red ($m s^{-1}$). La velocidad de la corriente se midió a la mitad de la red por medio de un flujómetro General Oceanics y, periódicamente, también con un sensor de flujo Global.

Analisis de los datos

Los análisis estadísticos se realizaron usando el programa Systat 10 (SPSS 2000). El efecto del mes en las tallas medias de postlarvas y juveniles de *L. stylirostris* y *F. californiensis* se evaluó mediante un ANOVA de una vía. Para identificar las diferencias significativas en las tallas medias de postlarvas y juveniles entre meses se utilizaron pruebas a *posteriori* de Tukey.

Resultados

Parámetros físicos

La temperatura medida cuando la profundidad del agua era 1 m se incrementó de ~25°C en mayo a ~32°C a fines de agosto y después disminuyó a ~23°C en octubre, alcanzando los 15°C hacia fines de noviembre. Aunque la salinidad varió con el ciclo de mareas de 35.5 a 41.5 en junio, el rango de sus valores fue relativamente constante de ~37 a ~40, de mayo a octubre.

Variación temporal de las densidades de postlarvas y juveniles de camarón

No se encontraron postlarvas de *L. stylirostris* presentes en las muestras tomadas en marzo y abril de 2000, pero fueron encontradas en las muestras a partir del 15 de mayo. La mayor densidad media mensual de postlarvas ocurrió en junio ($10 \pm 2 m^{-3}$; fig. 2a), con un promedio de $17.5 \pm 8 m^{-3}$ durante el flujo de marea, y uno de $2 \pm 0.4 m^{-3}$ durante el reflujo. Se encontró un máximo de menor importancia ($7 m^{-3}$) durante el flujo del 24 de septiembre (fig. 3a). Las densidades disminuyeron dramáticamente a $\sim 3 m^{-3} \pm 1$ de julio a agosto, y ya para octubre y noviembre se encontraron muy pocas postlarvas (0.2 y $0.1 m^{-3}$, respectivamente; figs. 2a, 3a).

over at least two spring tide cycles (including ebb and flood tides). Samples were collected using a 50-cm diameter, 500- μm mesh plankton net deployed for 10 min from a small boat anchored in the middle of the channel. Data reported in this paper are from samples taken just below the water surface when channel water depth was 1 m and when tidal current velocities were rapid enough ($>30 cm s^{-1}$) to suspend and transport organisms into the sampling net. We used a passive sampling design because trawling is difficult, impractical, and can even be dangerous in tidal channels (especially in darkness). The channel is relatively narrow except at the highest tides and water depth can change rapidly. In addition, the channel bottom is irregular, sediments are soft, and turbidity is high, with considerable transport of debris (primarily *Dystichlis* detritus) near the bottom.

Samples were preserved in 10% formalin and transported to the laboratory for processing. In the laboratory, shrimp were separated from the remainder of the sample and counted. In those samples with ≤ 50 shrimp, all individuals were identified (following Mair 1979, 1981) and measured to the nearest 0.1 mm from the tip of the rostrum to the end of the telson (total length, TL), under a dissecting microscope. In those samples with >50 individuals, a subsample of ~50 individuals was obtained using a Folsom plankton splitter. These individuals were identified and measured and the result extrapolated to the total number of individuals in the sample.

Shrimp densities (organisms m^{-3}) were calculated by dividing the number of individuals captured by the volume of water flowing through the net. This volume was calculated by multiplying the cross-sectional area of the net (m^2) by deployment time (s) and the average current velocity during the deployment ($m s^{-1}$). Current velocity was measured in the middle of the net using a General Oceanics flow meter and, periodically, also a Global flow probe.

Data analysis

Statistical analyses were done using Systat 10 (SPSS 2000). The effect of month on the mean size of postlarval and juvenile *L. stylirostris* and *F. californiensis* was evaluated using one-way ANOVA. *Post hoc* Tukey tests were used to identify significant differences in mean size of postlarvae and juveniles between months.

Results

Physical measurements

Water temperature measured when water depth was 1 m increased from ~25°C in May to ~32°C in late August, then decreased to ~23°C in October, reaching 15°C in late November. Although salinity varied with the tide cycle from 35.5 to 41.5 in June, the range of values was relatively constant, from ~37 to ~40 between May and October.

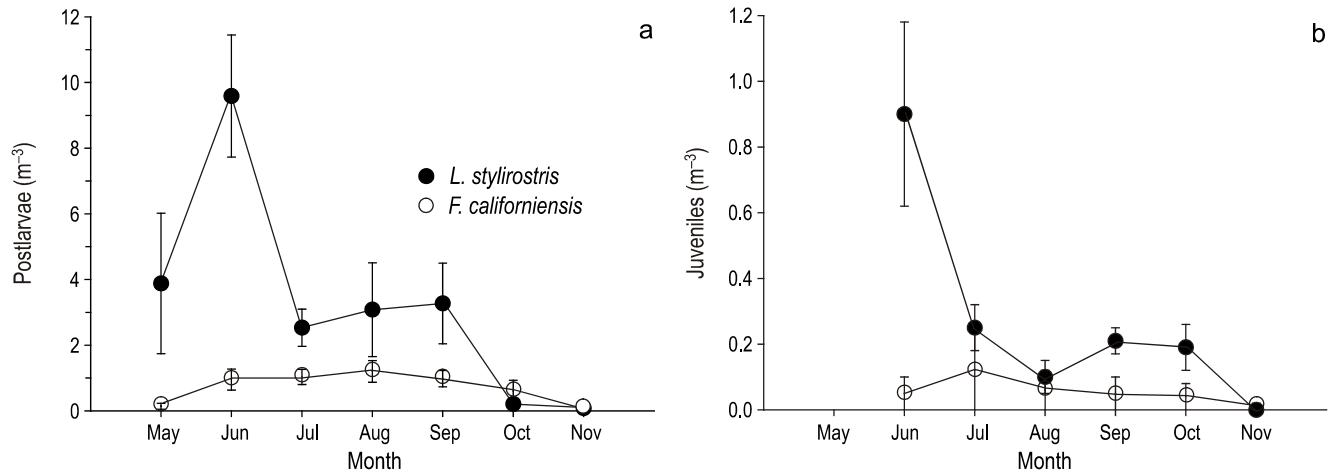


Figura 2. Media mensual y error estándar de la variación temporal de la densidad de postlarvas (a) y juveniles (b) de *Litopenaeus stylirostris* y *Farfantepenaeus californiensis* en el canal de Santa Clara.

Figure 2. Monthly mean and standard error of temporal variation in the density of postlarval (a) and juvenile (b) *Litopenaeus stylirostris* and *Farfantepenaeus californiensis* in the Santa Clara Channel.

En contraste, las densidades de postlarvas de *F. californiensis* fueron mucho menores ($\sim 1 \pm 0.3 \text{ m}^{-3}$) que las de *L. stylirostris* de mayo a noviembre, y no se observaron máximos de densidad de postlarvas claramente definidos (figs. 2a, 3b).

No se encontraron juveniles de *L. stylirostris* presentes en las muestras tomadas de marzo a mayo (fig. 2b). Sin embargo, se observó una densidad máxima de juveniles bien definida en junio ($\sim 1 \pm 0.3 \text{ m}^{-3}$). Las mayores densidades se encontraron durante el refluo ($4.5 \pm 1.3 \text{ m}^{-3}$) y el flujo ($\sim 1.4 \pm 0.5 \text{ m}^{-3}$) de mareas del 15 de junio, con un máximo menor (0.9 m^{-3}) durante el refluo del 15 de julio (fig. 3c). Posteriormente, las densidades disminuyeron dramáticamente de julio a octubre a $0.2 \pm 0.06 \text{ m}^{-3}$ (fig. 2b). En contraste, las densidades de juveniles de *F. californiensis* fueron mucho menores que las de *L. stylirostris* ($< 0.5 \text{ m}^{-3}$) y no mostraron máximos evidentes (figs. 2b, 3d).

Distribución de frecuencias de tallas

Las tallas medias de las postlarvas de *L. stylirostris* mostraron diferencias significativas entre meses ($P < 0.001$; $F = 10.64$; g.l. = 5, 2591; ANOVA de una vía; fig. 4). Las postlarvas fueron menores en mayo que en septiembre y octubre. También existieron diferencias significativas en las tallas medias de los juveniles de *L. stylirostris* entre meses ($P < 0.001$; $F = 13.99$; g.l. = 4, 1668; ANOVA de una vía; fig. 4); la talla media de los juveniles fue significativamente mayor en junio ($44.0 \pm 13.3 \text{ mm LT}$, $n = 114$) en comparación con los otros meses ($P < 0.05$, prueba *a posteriori* de Tukey).

Para *F. californiensis* también existieron diferencias significativas en las tallas medias de las postlarvas entre meses ($P < 0.001$; $F = 5.30$; g.l. = 6, 757; ANOVA de una vía; fig. 5). Aunque las diferencias máximas en la talla media entre meses resultaron significativas, éstas fueron pequeñas ($< 0.5 \text{ mm}$) y no se observó un patrón temporal claro. También existió una

Temporal variation in densities of postlarval and juvenile shrimp

Postlarvae of *L. stylirostris* were not present in samples taken in March and April 2000, but were found in samples beginning on 15 May and the highest densities ($10 \pm 2 \text{ m}^{-3}$) were recorded in June (fig. 2a). Postlarval densities were highest in June, with $17.5 \pm 8 \text{ m}^{-3}$ during flood tide and $2 \pm 0.4 \text{ m}^{-3}$ during ebb tide. A smaller peak (7 m^{-3}) occurred during flood tide on 24 September (fig. 3a). Densities declined dramatically to $\sim 3 \pm 1 \text{ m}^{-3}$ from July to August, and very few postlarvae were found in October (0.2 m^{-3}) and November (0.1 m^{-3}) (figs. 2a, 3a).

In contrast, postlarval densities of *F. californiensis* were significantly lower ($\sim 1 \pm 0.3 \text{ m}^{-3}$) than those of *L. stylirostris* from May to November, and clearly defined peaks in postlarval densities were not observed (figs. 2a, 3b).

Juveniles of *L. stylirostris* were not present in samples taken from March through May (fig. 2b); however, there was a well-defined peak in density ($\sim 1 \pm 0.3 \text{ m}^{-3}$) in June. The highest densities were found on 15 June during ebb tide ($4.5 \pm 1.3 \text{ m}^{-3}$) and flood tide ($\sim 1.4 \pm 0.5 \text{ m}^{-3}$), with a smaller peak (0.9 m^{-3}) during ebb tide on 15 July (fig. 3c). Later on, densities declined dramatically to $0.2 \pm 0.06 \text{ m}^{-3}$ from July to October (fig. 2b). In contrast, densities of juvenile *F. californiensis* were significantly lower than those of *L. stylirostris* ($< 0.5 \text{ m}^{-3}$) and no peaks in density were evident (figs. 2b, 3d).

Size-frequency distributions

There was a significant difference among months in the mean length of *L. stylirostris* postlarvae ($P < 0.001$; $F = 10.64$; d.f. = 5, 2591; one-way ANOVA) (fig. 4). Postlarvae were

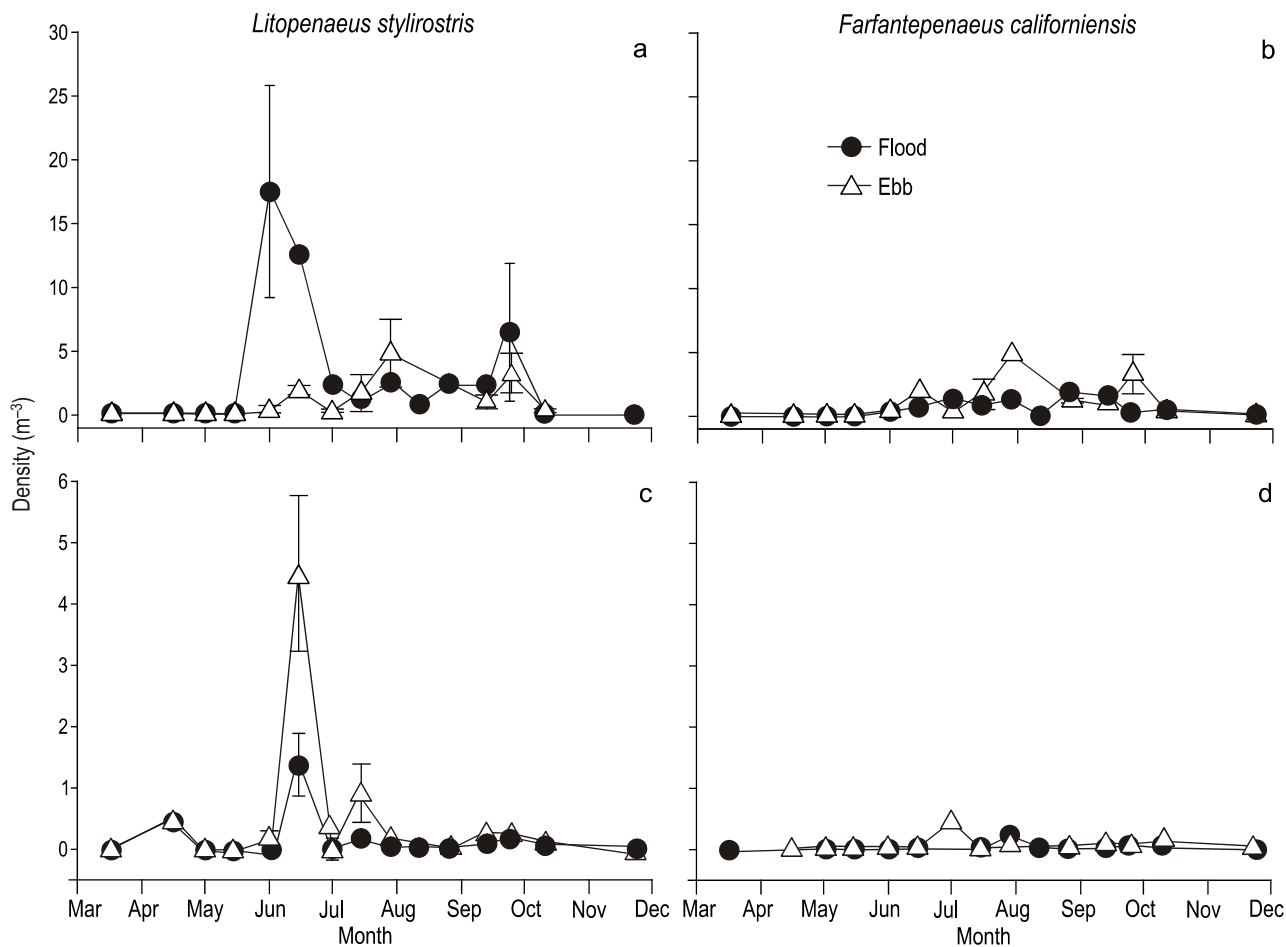


Figura 3. Variación temporal de la densidad de postlarvas (a, b) y juveniles (c, d) de *Litopenaeus stylirostris* y *Farfantepenaeus californiensis* en el canal de Santa Clara durante flujo y reflujó.

Figure 3. Temporal variation in the density of postlarval (a, b) and juvenile (c, d) *Litopenaeus stylirostris* and *Farfantepenaeus californiensis* in the Santa Clara Channel during flood and ebb tide.

diferencia significativa en la talla media de los juveniles de *F. californiensis* entre meses ($P = 0.002$; $F = 4.45$; g.l. = 4, 182; ANOVA de una vía; fig. 5). La comparación por pares de estos datos entre meses mostró que la talla media en agosto (31.0 ± 10.3 mm LT, $n = 5$) fue significativamente mayor que la de otros meses ($P < 0.05$, prueba *post hoc* de Tukey).

Discusión

Uso de los canales de marea por postlarvas y juveniles de camarón

Aunque con mucha frecuencia el estuario del Río Colorado es mencionado como una importante zona de crianza para especies de crustáceos y peces de importancia comercial (McGuire y Greenberg 1994, Glenn *et al.* 1996, Cudney-Bueno y Turk-Boyer 1998, Álvarez-Borrego 2001), se han publicado pocos datos que sustenten esta afirmación. Hasta donde se sabe, las proporcionadas en este estudio constituyen las primeras mediciones de densidades de postlarvas y juveniles

smaller in May than in September and October. There was also a significant difference among months in the mean length of juvenile *L. stylirostris* ($P < 0.001$; $F = 13.99$; d.f. = 4, 1668; one-way ANOVA) (fig. 4); the mean length of juveniles was significantly greater in June (44.0 ± 13.3 mm TL, $n = 114$) than in the other months ($P < 0.05$, Tukey *post hoc* test).

For *F. californiensis*, there was also a significant difference among months in the mean length of postlarvae ($P < 0.001$; $F = 5.30$; d.f. = 6, 757; one-way ANOVA) (fig. 5). Although significant, the maximum differences in mean length among months were small (<0.5 mm) and there was no clear temporal pattern. There was also a significant difference among months in the mean length of *F. californiensis* juveniles ($P = 0.002$; $F = 4.45$; d.f. = 4, 182; one-way ANOVA) (fig. 5). The pairwise comparison between months for these data showed that the mean length in August (31.0 ± 10.3 mm TL, $n = 5$) was significantly greater than in the other months ($P < 0.05$, Tukey *post hoc* test).

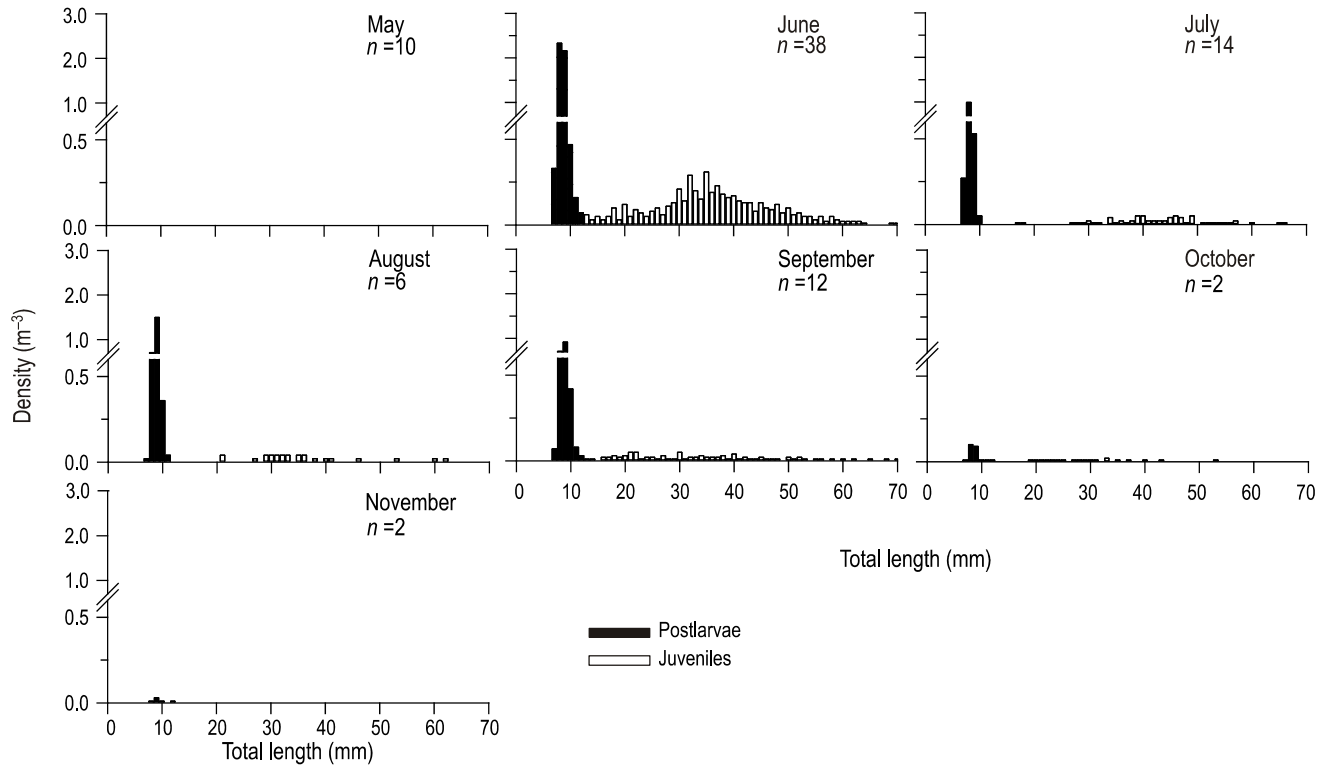


Figura 4. Variación temporal de la distribución de frecuencias de tallas de *Litopenaeus stylirostris* en el canal de Santa Clara de marzo a noviembre de 2000 (n = número de muestras).

Figure 4. Temporal variation in the size frequency distribution of *Litopenaeus stylirostris* in the Santa Clara Channel from March to November 2000 (n = number of samples).

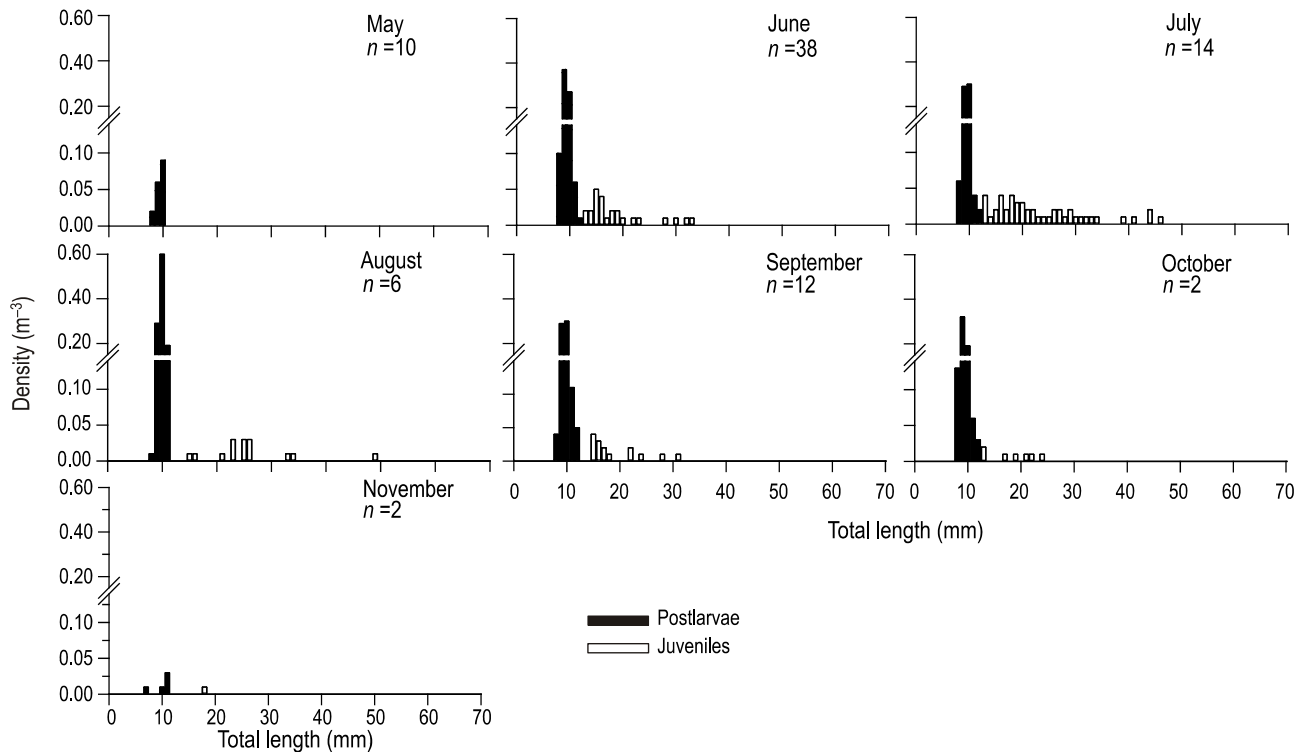


Figura 5. Variación temporal de la distribución de frecuencias de tallas de *Farfantepenaeus californiensis* en el canal de Santa Clara de marzo a noviembre de 2000 (n = número de muestras).

Figure 5. Temporal variation in the size frequency distribution of *Farfantepenaeus californiensis* in the Santa Clara Channel from March to November 2000 (n = number of samples).

de *L. stylirostris* y *F. californiensis* en un canal de marea en el estuario del Río Colorado. Aragón-Noriega y Calderón-Aguilera (2000) y Calderón-Aguilera *et al.* (2002) documentaron la presencia de postlarvas cerca de la costa fuera de este estuario (en el Golfo de Santa Clara), en el Alto Golfo de California. Sin embargo, estos autores no reportaron la presencia de camarón juvenil en sus muestras, pero mencionaron la posibilidad de que este estadio pudiera también ocurrir en áreas cercanas a la costa del Alto Golfo.

Cronología de eventos críticos

Las postlarvas de *L. stylirostris* estuvieron presentes en el estuario de mayo a octubre. Sin embargo, las densidades máximas ocurrieron durante los flujos de marea a principios de junio con un máximo menor a fines de septiembre. Este patrón de reclutamiento es consistente con el modelo presentado como "típico" de los peneidos por García (1985). En este modelo, el desove y subsecuente reclutamiento de postlarvas de peneidos en un estuario ocurre más frecuentemente con un patrón bimodal con un máximo importante y predecible en la primavera y uno de menor importancia y menos predecible en el otoño. Estos eventos típicamente coinciden con cambios en parámetros ambientales tales como la temperatura del agua, que ocurren entre la estación fría y la cálida.

Las fluctuaciones estacionales de la densidad de postlarvas de camarón parecieron estar asociadas con los cambios en la temperatura. La temperatura media del agua incrementó de ~25°C en mayo a ~32°C a mediados de agosto y luego disminuyó abruptamente a 26°C en septiembre y a ~15°C hacia fines de noviembre. Las mayores densidades de postlarvas de *L. stylirostris* ocurrieron en mayo y junio cuando las temperaturas del agua variaron entre 20°C y 29°C. Se ha reportado que estas temperaturas son las más favorables para el desove (Chamberlain y Lawrence 1981, Robertson *et al.* 1991) y el crecimiento (Dall *et al.* 1990, Jiann-Chu *et al.* 1996) de *L. stylirostris* y *F. californiensis*. Después del descenso abrupto de la temperatura, en octubre y noviembre prácticamente no hubo postlarvas de *L. stylirostris* y *F. californiensis* en las muestras. Se ha visto que la temperatura del agua tiene un mayor efecto que la salinidad en el crecimiento y la supervivencia en experimentos de laboratorio con otras varias especies de peneidos (Lester y Pante 1992, Jiann-Chu *et al.* 1996). Aunque la salinidad varió con el ciclo de mareas de 35.5 a 41.5 en junio, su intervalo de valores fue relativamente constante de ~37 a ~40 de mayo hasta octubre.

El máximo y la subsecuente declinación en la densidad de postlarvas de *L. stylirostris* durante las dos primeras semanas de junio, seguidos por un incremento en la densidad de juveniles durante las últimas dos semanas de junio (figs. 3a, 3c, 4) sugirieron que la tasa de crecimiento individual de esta especie es muy elevada. Desafortunadamente, no existió alguna cohorte de individuos bien definida a la cual se pudiera dar seguimiento en el tiempo, lo que impidió el uso del análisis de cohortes para estimar la tasa de crecimiento. Sin embargo, los

Discussion

Use of tidal channels by postlarval and juvenile shrimp

Although the Colorado River estuary is frequently cited as an important nursery area for commercially important crustaceans and fishes (McGuire and Greenberg 1994, Glenn *et al.* 1996, Cudney-Bueno and Turk-Boyer 1998, Álvarez-Borrego 2001), there are few published data that support this contention. To our knowledge, the data provided in this study are the first measurements of densities of *L. stylirostris* and *F. californiensis* postlarvae and juveniles in a tidal channel in the Colorado River estuary. The presence of shrimp postlarvae in inshore areas outside the estuary (Gulf of Santa Clara) in the Upper Gulf of California (Aragón-Noriega and Calderón-Aguilera 2000, Calderón-Aguilera *et al.* 2002) has been documented. These studies did not report whether juvenile shrimp were present in their samples, but mentioned the possibility that this stage could also occur in inshore areas of this region.

Timing of critical events

Postlarval *L. stylirostris* occurred in the estuary from May through October; however, peak densities occurred during flood tides in early June, with a small peak in late September. This pattern of recruitment is consistent with the model presented for a "typical" *Penaeus* by García (1985). In this model, spawning and the subsequent recruitment of penaeid postlarvae in an estuary occurs most frequently in a bimodal pattern, with a large, predictable peak in the spring and a small, less predictable peak in the fall. These events typically coincide with changes in environmental parameters, such as water temperature, which occur between cool and warm seasons.

Fluctuations in the density of postlarval shrimp on seasonal scale appeared associated with changes in water temperature. Mean water temperature increased from ~25°C in May to ~32°C in the middle of August, and then decreased sharply to 26°C in September and to ~15°C at the end of November. The densities of postlarval *L. stylirostris* were highest in May and June when water temperatures ranged from ~25°C to ~29°C. These temperatures are reported to be most conducive to the spawning (Chamberlain and Lawrence 1981, Robertson *et al.* 1991) and growth (Dall *et al.* 1990, Jiann-Chu *et al.* 1996) of *L. stylirostris* and *F. californiensis*. Postlarval *L. stylirostris* and *F. californiensis* were nearly absent from samples in October and November following the rapid decline in water temperature. Water temperature has been shown to have a greater effect on growth and survival than salinity in laboratory experiments on several other penaeid species (Lester and Pante 1992, Jiann-Chu *et al.* 1996). Although salinity varied with the tide cycle from 35.5 to 41.5 in June, the range of values was relatively constant, from ~37 to ~40 between May and October.

The peak and subsequent decline in the density of postlarval *L. stylirostris* during the first two weeks of June, followed

datos de frecuencias de talla sugieren que los organismos podrían haber incrementado su talla de ~13 a ~35 mm de longitud en menos de cuatro semanas, alcanzando algunos individuos tallas de más de 60 mm durante este periodo (fig. 4). Esta estimación de la tasa de crecimiento de las postlarvas y juveniles de *L. stylirostris* resulta similar a tasas generalmente entre 30 y 60 mm mes⁻¹ reportadas para juveniles de camarón del Océano Pacífico, el Golfo de México y Australia (García y LeReste 1981, Vance *et al.* 1998). Los juveniles sólo fueron abundantes en el estuario en junio, lo que indica que aunque el patrón general de reclutamiento hacia fines de la primavera e inicios del verano es similar al de muchas otras especies de peneidos, el tiempo de residencia en el estuario es menor (~1 mes) que el de otras especies (3 meses; García 1985). También es poco probable que los individuos reclutados al estuario en el otoño permanezcan en él durante el invierno ya que se encontraron muy pocos juveniles presentes después de septiembre.

El reclutamiento de postlarvas de *F. californiensis* también fue continuo, pero sin máximos de densidad al final de la primavera y principio del verano. También otras características del ciclo de vida de *F. californiensis* difirieron de las de *L. stylirostris*. Las densidades de *F. californiensis* fueron mucho menores (<5 m⁻³) que las de *L. stylirostris*, y los datos de frecuencia de tallas de mayo y junio sugieren que la tasa de crecimiento de *F. californiensis* fue mucho más lenta que la de *L. stylirostris* (~5 mm mes⁻¹ con un incremento máximo de 25 mm mes⁻¹). Además, los juveniles de *F. californiensis* estuvieron presentes en el canal de mareas por un periodo más largo (hasta julio) que los juveniles de *L. stylirostris*.

De manera interesante, la proporción de postlarvas de *L. stylirostris* y *F. californiensis* en nuestras muestras (80% y 20% del total, respectivamente) fue similar a la proporción de adultos reportada en los desembarques comerciales del Alto Golfo de California (Mathews 1981, Rosas-Cota *et al.* 1998). Puede ser que los adultos de *F. californiensis* sean menos abundantes que los de *L. stylirostris* en las relativamente someras aguas de esta región; los primeros se han reportado a profundidades de 19–38 m, mientras que los últimos típicamente ocurren a profundidades de 9–27 m (Aragón-Noriega *et al.* 1999). Si los desembarques de camarón reflejan de manera precisa la abundancia relativa de estas especies, la diferencia en las abundancias de postlarvas de *L. stylirostris* y *F. californiensis* puede simplemente ser un reflejo de las abundancias de adultos reproductivos de cada especie.

Las postlarvas de camarón usan los estuarios como sitios de crianza y ya juveniles migran a mar abierto (García y Le Reste 1981). Las condiciones estuarinas en el Delta del Río Colorado han cambiado debido a la construcción de presas en el río desde principios de los años treinta, lo que lo ha convertido en un estuario inverso o un antiestuario (Álvarez-Borrego *et al.* 1975, Hernández-Ayón *et al.* 1993, Cupul-Magaña 1994); nuestros datos muestran que, no obstante, las postlarvas de *L. stylirostris* y *F. californiensis* lo utilizan como sitio de crianza. *Farfantepenaeus californiensis* se encuentra principalmente en

by an increase in the density of juveniles during the last two weeks of June (figs. 3a, 3c, 4), suggested that the individual growth rate of this species was very rapid. Unfortunately, a well-defined cohort of individuals that could be followed over time was absent, precluding the use of cohort analysis to estimate growth rate. Nevertheless, the size-frequency data suggest that individuals could have increased in size from ~13 to ~35 mm length in <4 weeks, with some individuals reaching lengths in excess of 60 mm during this period. This estimate of the growth rate of postlarval and juvenile *L. stylirostris* is similar to rates generally between 30 and 60 mm month⁻¹ reported for juvenile penaeid shrimp from the Pacific Ocean, Gulf of Mexico, and Australia (García and LeReste 1981, Vance *et al.* 1998). Juveniles were abundant in the estuary only in June, indicating that, although the general pattern of recruitment in late spring and early summer is similar to many other penaeid shrimp, residence time in the estuary is less (~1 month) than that of other species (~3 months) (García 1985). It is also unlikely that individuals recruited into the estuary in the fall overwinter there since very few juveniles were found after September.

The recruitment of postlarval *F. californiensis* was also continuous, but without a peak in density in late spring and early summer. Other features of the life history of this species also differed from those of *L. stylirostris*. Densities of *F. californiensis* were much lower (<5 m⁻³) than those of *L. stylirostris* and the size-frequency data for May and June suggest that the growth rate of the former was slower than that of the latter: ~5 mm month⁻¹ with a maximum increase of 25 mm month⁻¹. In addition, juvenile *F. californiensis* occurred in the tidal channel for a longer period of time (through July) than juvenile *L. stylirostris*.

Interestingly, the proportion of *L. stylirostris* and *F. californiensis* postlarvae in our samples (80% and 20% of total, respectively) was similar to the proportion of adults reported in commercial shrimp landings in the Upper Gulf of California (Mathews 1981, Rosas-Cota *et al.* 1998). Adult *F. californiensis* may be less abundant than *L. stylirostris* in the relatively shallow waters of this region; the former are reported from depths of 19–38 m, while the latter typically occur at depths of 9–27 m (Aragón-Noriega *et al.* 1999). If the shrimp landing data accurately reflect the relative abundance of these species, the difference in abundances of *L. stylirostris* and *F. californiensis* postlarvae may simply reflect the abundances of reproductive adults of each species.

Shrimp postlarvae use estuaries as nurseries and migrate as juveniles to the open ocean (García and Le Reste 1981). The estuarine conditions at the Colorado River delta have changed since the damming of the river in the early 1930s, and the delta is now an inverse estuary (Álvarez Borrego *et al.* 1975, Hernández-Ayón *et al.* 1993, Cupul-Magaña 1994); nevertheless, our data show that it is used by *L. stylirostris* and *F. californiensis* postlarvae as a nursery area. The latter species is mainly found in coastal lagoons without river influence and it

lagunas costeras sin influencia fluvial y distribuido a lo largo del Golfo de California (Aragón-Noriega 2006); sus postlarvas son más sensibles a cambios en la salinidad (García 1985), por lo que las nuevas condiciones antiestuarinas podrían estar propiciando su presencia en el delta del Río Colorado.

Durante los periodos de máxima abundancia las densidades de postlarvas de *L. stylirostris* fueron mayores durante el flujo de marea que durante el reflujó. Este patrón podría explicarse con base en la retención de postlarvas dentro del canal durante la bajamar. La retención podría verse favorecida por comportamientos tales como la regulación de la posición en la columna de agua (e.g., Cronin y Forward 1982, Epifanio *et al.* 1989), que reduce la exposición de las postlarvas a las corrientes de marea. Las menores densidades de postlarvas durante el reflujó de marea que durante el flujo podría también ser debidas a mortandad dentro del canal. La depredación es probablemente la mayor causa de mortalidad en postlarvas de peneidos, y la importancia de éstas en la dieta de los predadores estuarinos ha sido documentada en varias localidades (Salini *et al.* 1990, 1998). Aunque no fueron cuantificados, en las muestras tomadas en junio y julio abundaron los juveniles de peces que incluían anchovetas altas (*Anchoa compressa*) y curvinas (Sciaenidae), quienes se sabe se alimentan de camarones pequeños. La mortalidad causada por la depredación por peces pudo también haber contribuido a la cíclo veces menor densidad de postlarvas que la de estadios juveniles. En contraste con el patrón mostrado por las postlarvas, la mayor densidad de juveniles de *L. stylirostris* se registró durante el reflujó de marea. Cambios en el comportamiento, tales como una mayor actividad en la columna de agua durante el reflujó habrían facilitado el transporte de camarón juvenil fuera de los canales de marea.

En conclusión, los canales de marea del estuario del Río Colorado sirven como "zona de crianza" para el desarrollo de *L. stylirostris*, pero en mucho menor medida para *F. californiensis*. El patrón bimodal de reclutamiento y el rápido crecimiento de *L. stylirostris* es similar al de muchas otras especies de peneidos, pero el uso intensivo del estuario se encontró restringido principalmente a mayo y junio. Las decisiones de manejo que afecten la Reserva de la Biosfera del Alto Golfo y el Delta del Río Colorado deben considerar la gran importancia de los meses de mayo y junio en el desarrollo temprano de *L. stylirostris*. Es importante que los datos sobre tiempos de reclutamiento, densidades de postlarvas y juveniles, y crecimiento, sean vinculados en los esfuerzos de modelación con datos de parámetros ambientales tales como descargas del río (Galindo-Bect *et al.* 2000), patrones de corrientes y esfuerzo pesquero, recabados a lo largo de varios años, esto con el fin de entender la importancia relativa de éstos y otros factores y su influencia en la variación temporal de la abundancia del camarón adulto.

Agradecimientos

Agradecemos a E Álvarez su ayuda en el laboratorio, y a TK Camiro, C de la Huz e I Amezaga su ayuda en el campo.

is distributed throughout Gulf of California (Aragón-Noriega 2006). Since *F. californiensis* postlarvae are more sensitive to salinity changes (García 1985), the new inverse estuarine conditions may be propitious for their occurrence in the Colorado River delta.

During periods of peak abundance, the densities of postlarval *L. stylirostris* were higher during flood than ebb tide. One explanation for this pattern could be the retention of postlarvae within the channel during ebb tide. Retention could be facilitated through behavior, such as regulation of position in the water column (e.g., Cronin and Forward 1982, Epifanio *et al.* 1989), that reduces the exposure of postlarvae to ebb tidal currents. The lower densities of postlarvae during ebb than flood tides could also be due to mortality within the channel. Predation is probably the major cause of mortality in postlarval penaeids, and their importance in the diet of estuarine predators has been documented for several locations (Salini *et al.* 1990, 1998). Although not quantified, juvenile fish, including deep body anchovy (*Anchoa compressa*) and croakers (Sciaenidae), which are known to feed on small shrimp, were abundant in our samples taken in June and July. Mortality due to fish predation could also have contributed to the approximately five-fold lower maximum densities of postlarval than juvenile stages. In contrast to the pattern for postlarvae, the highest density of juvenile *L. stylirostris* was recorded during ebb tide. Changes in behavior such as increased activity in the water column during ebb tide would facilitate the transport of juvenile shrimp out of tidal channels.

In conclusion, the tidal channels of the Colorado River estuary serve as nursery grounds for developing *L. stylirostris*, and to a much lesser extent for *F. californiensis*. The bimodal pattern of recruitment and rapid growth of *L. stylirostris* is similar to that of many other penaeid species, but intense use of the estuary by this species was restricted primarily to May and June. Management decisions affecting the Upper Gulf of California and Colorado River Delta Biosphere Reserve need to be cognizant of the critical importance of May and June in the early development of *L. stylirostris*. Data on the timing of recruitment, postlarval and juvenile densities, and growth need to be linked in modeling efforts with data on environmental parameters such as river discharge (Galindo-Bect *et al.* 2000), current patterns, and fishing pressure, collected over a period of several years, to understand the relative importance of these and other factors in influencing temporal variation in the abundance of adult shrimp.

Acknowledgements

We thank E Álvarez for assistance in the laboratory, and TK Camiro, C de la Huz, and I Amezaga for assistance in the field. We also thank J Campoy for use of the Gulf of Santa Clara field station. This research was supported by the UC Mexus and UC Mexus-CONACYT grant programs of the University of California Institute for Mexico and the United States, and Defenders of Wildlife.

También agradecemos a J Campoy el uso de la estación de campo en el Golfo de Santa Clara. Esta investigación fue financiada por los programas UC Mexus y UC Mexus-CONACYT del Instituto para México y los Estados Unidos de la Universidad de California, y los *Defenders of Wildlife*.

Traducido al español por Manuel Gardea.

Referencias

- Álvarez-Borrego S. 2001. The Colorado River Estuary and the Upper Gulf of California, Baja, Mexico. In: Seeliger U, Kjerfve B (eds.), Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Ecological Studies 144, Springer Verlag, Berlin, 360 pp.
- Aragón-Noriega EA, Calderón-Aguilera LE. 2000. Does damming of the Colorado River affect the nursery area of blue shrimp *Litopenaeus stylirostris* (Decapoda: Penaeidae) in the Upper Gulf of California? *Rev. Biol. Trop.* 48: 867–871.
- Aragón-Noriega EA, Cervantes-Valle C, García-Juárez AR, Calderón-Aguilera LE. 1999. Distribución y abundancia de la población desovante de camarones del norte del Golfo de California durante verano de 1996. *Ciencia y Mar* 3(9): 37–48.
- Benfield MC, Downer RG. 2001. Spatial and temporal variability in the nearshore distributions of postlarval *Farfantepenaeus aztecus* along Galveston Island, Texas. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 52: 445–456.
- Calderón-Aguilera LE, Aragón-Noriega EA, Licón HA, Castillo-Moreno G, Maciel-Gómez A. 2002. Abundance and composition of penaeid postlarvae in the Upper Gulf of California. In: Hendrickx ME (ed.), Contribution to the Study of East Pacific Crustaceans. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, pp. 281–291.
- Chamberlain GW, Lawrence AD. 1981. Effect of light intensity and male and female eyestalk ablation on reproduction of *Penaeus vannamei* and *P. stylirostris*. *J. World Maricult. Soc.* 12: 357–372.
- Cronin TW, Forward RB Jr. 1982. Tidally timed behavior: Effects on larval distributions in estuaries. In: Kennedy VS (ed.), Estuarine Comparisons. Academic Press, New York, pp. 505–520.
- Cudney-Bueno R, Turk-Boyer PJ. 1998. Pescando entre Mareas del Alto Golfo de California. Centro Intercultural de Estudios de Desiertos 7 Océanos, Puerto Peñasco, Sonora, México, 166 pp.
- Cupul Magaña AL. 1994. Flujos de sedimentos en suspensión y de nutrientes en la cuenca estuarina del Río Colorado. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Marinas, UABC. Ensenada, BC, México, 117 pp.
- Dall W, Hill BJ, Rothlisberg PC, Staples DJ. 1990. The biology of the Penaeidae. In: Blaxter JH, Southward AJ (eds.), Advances in Marine Biology Vol. 27. Academic Press, Cornwall, 489 pp.
- Ehrhardt NM, Legault CM, Restrepo VR. 2001. Density-dependent linkage between juveniles and recruitment for pink shrimp (*Farfantepenaeus duorarum*) in southern Florida. *ICES J. Mar. Sci.* 58: 1100–1105.
- Epifanio CE, Masse AK, Garvine RW. 1989. Transport of blue crab larvae by surface currents off Delaware Bay, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54: 35–41.
- Félix-Pico E, Mathews CP. 1975. Estudios preliminares sobre la ecología del camarón en la zona cercana a la desembocadura del Río Colorado. *Cienc. Mar.* 2(2): 68–85.
- Galindo-Bect MS, Glenn EP, Page HM, Fitzimmons K, Galindo-Bect LA, Hernández-Ayón JM, Petty RL, García-Hernández J, Moore D. 2000. Penaeid shrimp landing in the Upper Gulf of California in relation to Colorado River freshwater discharge. *Fish. Bull.* 98: 222–225.
- García S. 1985. Reproduction, stock assessment models and population parameters in exploited Penaeid shrimp populations. In: Rothlisberg PC, Hill BJ, Staples DJ (eds.), Second Australian National Prawn Seminar, NOS2. Cleveland, Australia, pp. 139–158.
- García S, Le Reste L. 1981. Life cycles, dynamics, exploitation and management of coastal penaeid shrimp stocks. *FAO Fish. Tech. Pap.* 203, 215 pp.
- García-Pámanes F, Chi-Barragán G. 1991. Biología reproductiva y dinámica poblacional del camarón azul *Penaeus stylirostris* (Stimpson) en el Alto Golfo de California. Informe Final de Investigación del Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México, 100 pp.
- Glenn EP, Lee C, Felger R, Zengel S. 1996. Effects of water management on the wetlands of the Colorado River Delta, Mexico. *Conserv. Biol.* 10: 1175–1186.
- Hernández-Ayón JM, Galindo-Bect MS, Flores-Báez BP, Álvarez-Borrego S. 1993. Nutrient concentrations are high in the turbid waters of the Colorado River Delta. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 37: 593–602.
- Jiann-Chu C, Jin-Nien L, Cheng-Tin C, Min-Nan L. 1996. Survival. Growth and intermolt period of juvenile *Penaeus chinensis* (Osbeck) reared at different combinations of salinity and temperatura. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 204: 169–178.
- Lavín MF, Beier E, Badán A. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: Escalas estacional e interanual. In: Lavín MF (ed.), Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Unión de Geofísica Mexicana, Monografía 3, pp. 41–171.
- Lavín MF, Godínez VM, Alvarez LG. 1998. Inverse-estuarine features of the Upper Gulf of California. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 47: 769–795.
- Lester LJ, Pante MJR. 1992. Penaeid temperature and salinity responses. In: Fast AW, Lester J. (eds.), Marine Shrimp Culture: Principles and Practices. Elsevier Science Publishers BV, Amsterdam, pp. 515–534.
- Mair JM. 1979. The identification of postlarvae of four species of *Penaeus* (Crustacea:Decapoda) from the Pacific coast of Mexico. *J. Zool.* 188: 347–351.
- Mair JM. 1981. Identification of small juvenile penaeid shrimp from the Pacific coast of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 31: 174–176.
- Mathews CP. 1981. A review of the North American penaeid fisheries, with particular reference to Mexico. *Kuwait Bull. Mar. Sci.* 2: 325–409.
- McGuire TR, Greenberg JB. 1994. Comunidad marítima y la Reserva de la Biosfera: Crisis y reacción en el Alto Golfo de California. *Occ. Pap. 2. Bureau of Applied Research in Anthropology, Univ. of Arizona, Tucson*, 165 pp.
- Pantoja-Morales CR. 1993. Prevalencia del virus IHHNV en poblaciones silvestres de camarón azul (*Penaeus stylirostris*) en la costa de Sonora, México. Tesis de maestría, Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey, Campus Guaymas, México, 43 pp.
- Ramírez-Rojo RA, Aragón-Noriega EA. 2006. Postlarval ecology of the blue shrimp (*Litopenaeus stylirostris*) and brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) in the Colorado River Estuary. *Cienc. Mar.* 32: 45–52.
- Robertson L, Bray W, Lawrence A. 1991. Reproductive response of *Penaeus stylirostris* to temperature manipulation. *J. World Aquac. Soc.* 22: 109–117.
- Rosas-Cota JA, García-Tirado VM, González-Camacho JR. 1996. Análisis de la pesquería de camarón de altamar en San Felipe, B.C., durante la temporada de pesca 1995–1996. *Bol. CRIP Ensenada INP-SEMARNAP* 2: 23–30.

- Rosas-Cota JA, González-Camacho JR, García-Tirado VM. 1998. Informe técnico del muestreo de camarón de altamar realizado en la parte norte del Golfo de California durante el mes de junio y julio de 1998. Proyecto Camarón del Alto Golfo de California. Centro Regional de Investigación Pesquera, Instituto Nacional de la Pesca, Ensenada, BC, 8 pp.
- Rothlisberg CP, Craig PD, Andrewartha JR. 1996. Modelling penaeid prawn larval advection in Albatros Bay, Australia: Defining the effective spawning population. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 47: 157–168.
- Salini JP, Blaber SJM, Brewer DT. 1990. Diets of piscivorous fishes in a tropical Australian estuary with particular reference to predation on penaeid prawns. *Mar. Biol.* 105: 363–374.
- Salini JP, Brewer DT, Blaber SJM. 1998. Dietary studies on the predatory fishes of the Norman River estuary, with particular reference to penaeid prawns. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 46: 837–847.
- Snyder-Conn E, Brusca RC. 1975. Shrimp population dynamics and fishing impact in the northern Gulf of California, 1967–1968. *Cienc. Mar.* 2(2): 54–67.
- Vance DJ, Haywood M, Heales D, Kenyon R, Loneragan N. 1998. Seasonal and annual variation in abundance of post-larval and juvenile banana prawns *Penaeus merguensis* and environmental variation in two estuaries in tropical northeastern Australia: A six year study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 163: 21–36.

*Recibido en octubre de 2006;
aceptado en mayo de 2007*