



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

MOVIMIENTOS VERTICALES Y COMPORTAMIENTO
DE LA TOTOABA (*Totoaba macdonaldi*, Gilbert 1981) Y
SU RELACIÓN A VARIABLES AMBIENTALES EN EL
ALTO GOLFO DE CALIFORNIA

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Biología Marina)

P r e s e n t a

Cristina Hernández Tlapale

La Paz, Baja California Sur, enero de 2020

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:00 horas del día 21 del Mes de **Noviembre** del 2019, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

" Movimientos verticales y comportamiento de la totoaba (*Totoaba macdonaldi*, Gilbert 1981) y su relación a variables ambientales en el Alto Golfo de California"

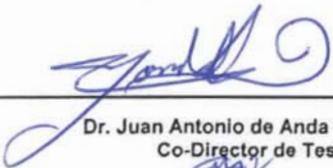
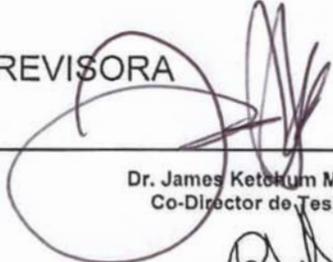
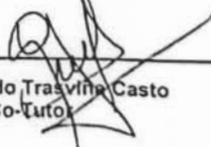
Presentada por el alumno:

Cristina Hernández Tlapale

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN Biología marina

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

 _____ Dr. Juan Antonio de Anda Montañez Co-Director de Tesis	 _____ Dr. James Ketokum Mejia Co-Director de Tesis
 _____ Dr. Fausto Valenzuela Quilfonez Co-Tutor	 _____ Dr. Armando Trastvina Casto Co-Tutor
 _____ Dr. Arturo Muhlia Melo Co-Tutor	
 _____ Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro, Directora de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos	

COMITÉ TUTORIAL

Dr. Juan Antonio De Anda Montañez
Co-Director
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR)

Dr. James Thomas Ketchum Mejía
Co-Director de Tesis
Pelagios Kakunjá A.C.

Dr. Armando Trasviña Castro
Co-Tutor
Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja
California, S.C. (CICESE)

Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez
Co-Tutor
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR)

Dr. Fabian Arturo Muhlia Melo
Co-Tutor
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR)

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. Juan Antonio De Anda Montañez
Dr. James Thomas Ketchum Mejía
Dr. Armando Trasviña Castro
Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez
Dr. Fabian Arturo Muhlia Melo

JURADO DE EXAMEN DE GRADO

Dr. Juan Antonio De Anda Montañez
Dr. James Thomas Ketchum Mejía
Dr. Armando Trasviña Castro
Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez
Dr. Fabian Arturo Muhlia Melo

SUPLENTE:

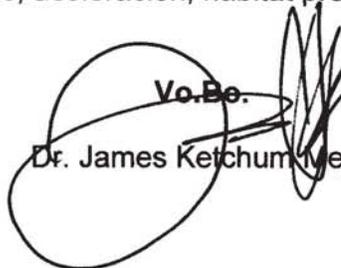
Dra. Elisa Serviere Zaragoza
Dr. Leonardo Huato Soberanis

Resumen

Comprender los movimientos y preferencia de hábitat de peces marinos es esencial para entender su biología del comportamiento, conocimiento sustancial no solo para la evaluación de especies de peces aprovechados comercialmente, sino también para la conservación de especies en peligro de extinción. Este estudio describe el comportamiento a nivel individual del desplazamiento y hábitat preferencial vertical en individuos de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) a fina escala, en el Alto Golfo de California. Para ello, se emplearon marcas satelitales tipo PSAT (Pop-up Satellite Archive Tag), que registraron datos de profundidad, temperatura cada 4 minutos y aceleración cada 10 segundos. Se colocaron marcas satelitales en 10 individuos, capturados en mayo de 2016 en la Reserva de la Biósfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado. Se analizó la información de dos marcas recuperadas con seguimiento continuo; una de 43 días y la otra de 75 días. Los resultados mostraron que los peces se movieron hacia el sur en las proximidades de la Isla Ángel de la Guarda, con un desplazamiento lineal de 223 km desde el lugar donde fueron marcados los individuos. Los peces invirtieron un 47% de su tiempo en un rango de profundidad de 25 a 35 m. La temperatura preferencial en la que se desplazaron tuvo un rango entre 21 y 23 °C. Un modelo lineal generalizado mostró que los movimientos verticales de los peces marcados fueron influenciados por la temperatura. Adicionalmente, se realizó un análisis de Wavelet (CWT por sus siglas en inglés) y modelos ocultos de Markov (HMM por sus siglas en inglés) para identificar periodicidad en los registros de profundidad. CWT mostró que totoaba realizó patrones de movimientos verticales diarios con formas de U-, V-, y W. HMM identificó cuatro posibles estados de comportamiento, los cuales fueron identificados como estado 1, con una profundidad promedio de ~ 20 m (± 5 DE); estado 2, fue registrado cerca de 30 m (± 2.7 DE); estado 3, fue registrado a >40.4 m (± 4.9 DE), estos dos últimos estados ocurrieron a mediados de Mayo a finales de Junio; y el estado 4, fue identificado >70.7 m (± 5.22 DE) a principios de Julio. Los datos sugieren que conforme la temperatura superficial del mar se incrementa, la especie se mueve a áreas más profundas, buscando temperaturas entre 21.20 y 22.59 °C. Esta información en la ecología del movimiento de totoaba puede contribuir a mejorar las medidas de protección para esta especie en peligro.

Palabras clave: totoaba, movimientos verticales, aceleración, hábitat preferencial.


Vo.Bo.
Dr. Juan Antonio De Anda Montañez

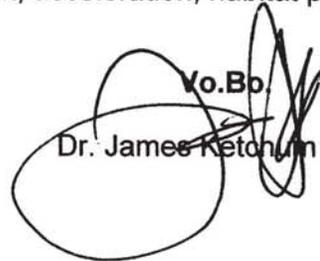

Vo.Bo.
Dr. James Ketchum Mejia

Summary

The description of the movements and habitat preference of marine fishes is essential to understand their biology and in the evaluation of commercially exploited species and the conservation of endangered ones. The present study describes, for the first time and at a daily fine scale, the vertical movements, behavior and habitat preferences of the totoaba (*Totoaba macdonaldi*) in the Upper Gulf of California. Pop-up satellite archival tags (PSATs) were used to record depth and temperature at 4-minute intervals and acceleration each 10 seconds. Ten individuals were caught and tagged in May 2016 in the Upper Gulf of California and Colorado River Delta Biosphere Reserve. All PSATs were either prematurely released or lost. Data derived from two recovered tags that saved data for 43 and 75 tracking days, respectively, were analyzed. The results showed that tagged fishes moved southward to the vicinity of Angel de la Guarda Island with a linear displacement of 223 km from deployment to pop-up sites. Fish spent 47% of the time within a depth range of 25 to 35 m. The preferred temperature of fishes ranged between 21 and 23 °C. A generalized linear model revealed that vertical movement was influenced by temperature. With the wavelet continue transform tool to evaluate depth distribution periodicity; also, a hidden Markov model was used to identify behavioral states related to vertical movements. The results show that totoaba display diel vertical movement patterns, including U-, V-, and W-shaped variations, as well as four potential behavioral states. In time series, State 1 was identified at an average of ~ 20 m depth (± 5 SD); State 2, was recorded near 30 m (± 2.7 SD); State 3, was recorded >40.4 m (± 4.9 SD), these two states occurred mostly in the period of mid-May to end of June; and State 4, was identified >70.7 m (± 5.22 SD) at the beginning of July. Data suggests that as the sea surface temperature increased, the species moved to deeper areas, looking for temperatures between 21.20 and 22.59 °C. This information on the movement ecology of totoaba can contribute to improving protection measures for this endangered species.

Key words: Totoaba, vertical movement, acceleration, habitat preference.


Dr. Juan Antonio De Anda Montañez


Dr. James Keton Jim Mejia

Dedicatoria

Con mucho cariño a mis padres que me motivan a seguir día con día, ¡los quiero!

^ ^
—

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, por haberme permitido realizar mis estudios de doctorado y por todas las facilidades otorgadas para realizar esta investigación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada, No. 342449

Al proyecto que financio el estudio de investigación Conacyt CB-2011-01;165376.

A mis Co-Directores de tesis Dr. Juan Antonio de Anda Montañez y Dr. James Ketchum Mejía, por su apoyo durante la elaboración del estudio.

A mis Co-Tutores Dr. Armando Trasviña Castro, Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez y al Dr. Arturo Muhlia Melo, por aportaciones al estudio, así como por sus revisiones.

Un especial agradecimiento y con mucho cariño a todas las personas que me apoyaron en campo, Dr. Antonio Juan Antonio de Anda, Horacio Bervera León, Fausto Valenzuela Quiñonez, Gastón Antonio Bazzino Ferreri, Oswaldo Rodríguez García y Crisalejandra Rivera Pérez, sin olvidar a personas tan importantes como los capitanes de las embarcaciones en San Felipe Raúl Bugarín, Héctor Aguilar, Arturo y Ramón Franco, porque sin su conocimiento y apoyo la captura de organismos habría sido más complicado.

A todo el personal del área de posgrado y biblioteca por su excelente apoyo en facilitar todos los procesos administrativos y académicos durante toda mi formación, Osvelia Ibarra, Leticia González Rubio Rivera, Lic. Claudia Elizabeth Olachea León, Tania Verónica Núñez Valdez, Horacio Sandoval Gómez, Ana María Talamantes Cota, María Esther Ojeda Castro, Susana Luna García.

Y por último muchas gracias a mis amigos José Ángel, Armando, Doris, Zule, Oswaldo, Marce, Esme y Perlita quienes, con palabras de aliento, chistes, gestos de cariño y de vez en cuando regaños, estuvieron a mi lado haciendo este trayecto más llevadero. Les agradezco mucho su apoyo cada vez que lo necesite, un gran abrazo a todos.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de figuras	vii
Lista de tablas.....	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1 Especie objeto de estudio.....	4
2.2 Distribución	5
2.3 Reproducción.....	7
2.4 Alimentación	7
2.5 Historia de la Pesquería	7
3. JUSTIFICACIÓN	9
4. HIPÓTESIS	10
5. OBJETIVOS	11
5.1 Objetivo general.....	11
5.2 Objetivos particulares	11
6. MATERIAL Y MÉTODOS	12
6.1 Área de estudio.....	12
6.2 Marcas satelitales	13
6.3 Colocación de marcas satelitales	14
6.4 Análisis de datos.....	16
6.4.1 Depuración de datos	16
6.4.2 Relación de movimientos verticales con variables ambientales	17
6.4.3 Estados de comportamiento con base en registros de profundidad y aceleración.	18
6.4.3.1 Acelerómetro	18
6.4.3.2 Pre-análisis estadísticos para datos del acelerómetro	18
6.4.3.3 Modelos Ocultos de Markov para datos de aceleración.....	20
6.4.4 Periodicidad en los registros de profundidad:.....	21
6.4.4.1 Transformada Wavelet continua.....	21
6.4.4.2 Modelos ocultos de Markov para datos de profundidad	21
7. RESULTADOS	22
7.1 Éxito de marcaje.....	22
7.2 Preferencia de temperatura y profundidad	28
7.3 Movimientos verticales con relación a variables ambientales	32
7.4 Movimientos horizontales	33
7.5 Caracterización e identificación de estados de comportamiento	34
7.6 Tasa de movimiento	36
7.7 Periodicidad de los movimientos verticales	39
7.8 Caracterización de los movimientos verticales	40

7.9 Caracterización de los movimientos verticales y la aceleración	45
8. DISCUSIÓN	48
9. CONCLUSIONES	55
10. LITERATURA CITADA	56

Lista de figuras

Figura 1. Migración teórica propuesta. Modificada de Cisneros-Mata et al. 1995..	6
Figura 2. Diagrama en el que se muestra la posición donde se colocó la marca satelital en cada individuo	15
Figura 3. Definición de los 3 ejes de la marca satelital.....	19
Figura 4. Puntos de liberación prematura de totoaba en el Golfo de California. Estrella: Sitio de marcado. Puntos: Sitios de liberación prematura de PSAT's.....	23
Figura 5. Tres marcas recuperadas físicamente con un zoom en el sistema de anclaje. Marcas (a) recuperada frente a punta norte de la Isla Ángel de la Guarda (C9), b) al sur de la Isla Ángel de la Guarda (B5) y c) hallada barada en playa de Puerto Peñasco (A3).....	26
Figura 6. Movimiento errático de dos marcas.....	27
Figura 7. Histograma de profundidad y temperatura para la Totoaba1 (B5) y Totoaba2 (C9).....	29
Figura 8. Perfiles de profundidad para la Totoaba1 y Totoaba2 durante a) mayo, b) junio y c) julio	29
Figura 9. Perfiles de temperatura para la Totoaba1 y Totoaba2 durante a) mayo, b) junio y c) julio	30
Figura 10. Registros de profundidad para la Totoaba1 a lo largo de 43 días; a) mayo y b) junio, las líneas verticales punteadas en estos últimos gráficos muestran un periodo de 7 días, el cual se muestra con mayor detalle en los gráficos de la derecha de los incisos A (mayo), B (junio). Los diferentes tonos en los círculos muestran la transición entre el día (gris) y la noche (negro)	31
Figura 11. Registros de profundidad para la Totoaba2 a lo largo de 76 días; a) mayo, b) junio y c) julio, las líneas verticales punteadas en estos gráficos muestran un periodo de 7 días, el cual se muestra con mayor detalle en los gráficos de la derecha en los incisos A (mayo), B (junio) y C (julio). Los diferentes tonos en los círculos muestran la transición entre el día (gris) y la noche (negro).....	31
Figura 12. Gráficos de diagnostico del modelo lineal generalizado: a) valores observados/devianza residual, b) Predichos/devianza residual, c) Observados/predichos	32
Figura 13. Histograma de la densidad de la aceleración dinámica. Las líneas punteadas representan los 2 estados de comportamiento en la aceleración, mientras que la línea continua-gruesa representa la distribución marginal, es decir, la variabilidad total explica	34
Figura 14. Estados de actividad (alto-rojo, negro-baja) asociados a profundidad y temperatura.....	35
Figura 15. Tasa de movimiento para la Totoaba1, mostrando las diferencias entre el día (gris claro) y la noche (gris oscuro) para el mes de mayo y junio.....	37
Figura 16. Tasa de movimiento para la Totoaba2 mostrando las diferencias entre el día (gris claro) y la noche (gris oscuro), para cada día del mes de mayo, junio y julio.....	38
Figura 17. Transformación Wavelet continua para la Totoaba1, donde se observan patrones cíclicos en registros de profundidad y como estos cambian a través del	

tiempo monitoreado. El eje x representa la fecha desde el inicio del marcado, El eje y es el periodo del patrón cíclico. Los patrones fuera del cono de influencia no son considerados debido al efecto de borde.....	39
Figura 18. La transformación Wavelet continua para la Totoaba2, donde se observan los patrones cíclicos en registros de profundidad y como estos cambian a través del tiempo monitoreado. El eje x representa la fecha desde el inicio del marcado. El eje y es el periodo del patrón cíclico. Los patrones fuera del cono de influencia no son considerados debido al efecto de borde.....	40
Figura 19. Histograma de la densidad de la profundidad para la a) Totoaba1 y b) Totoaba2, las líneas punteadas muestran cada una de los estados de comportamiento y las líneas azules muestran la distribución marginal, es decir, la variabilidad total explicada por el modelo	41
Figura 20. Secuencia más probable de estados para el caso de la a) Totoaba1 y b) Totoaba2. En el que cada tono de color hace referencia a un estado de comportamiento particular.....	42
Figura 21. Serie temporal para la Totoaba1, donde se observa la frecuencia más probable de los estados de comportamiento para 4 días de mayo. Estado 2 descensos (azul marino) y Estado 3 ascensos (azul)	42
Figura 22. Serie temporal para la Totoaba1, donde se observa la frecuencia más probable de los estados de comportamiento en junio. Estado 2 descensos (azul marino) y Estado 3 ascensos (azul).....	43
Figura 23. Serie temporal para la Totoaba2, donde se observa la frecuencia más probable de los estados de comportamiento en mayo. Estado 1, registros más somero; Estado 2, descensos (azul marino) y Estado 3 ascensos (azul)	43
Figura 24. Serie temporal para la Totoaba2, donde se observa la frecuencia más probable de los estados de comportamiento para 4 días de junio. Estado 2, descensos (azul marino) y Estado 3 ascensos (azul)	44
Figura 25. Serie temporal para la Totoaba2, donde se observa la frecuencia más probable de los estados de comportamiento para 4 días de julio, en particular del estado 4	44
Figura 26. Desplazamiento en forma de V, con una amplitud de desplazamiento de más de 20 m y alrededor de 8 hrs de inmersión, seguido de un desplazamiento oscilatorio en un estrato superior entre inmersiones.....	46
Figura 27. Variación del movimiento en forma de V, en el que los descensos fueron rectos y los ascensos presentaron movimientos oscilatorios.....	46
Figura 28. Movimientos verticales en forma de U, con movimientos de ascenso y descenso rectos, seguidos de movimientos oscilatorios en la capa más profunda y en la más somera de la inmersión	47
Figura 29. Movimientos verticales en forma de W en el cual la amplitud del desplazamiento entre ascenso y descenso fue muy similar	47

Lista de tablas

Tabla I. Datos de marcado de totoaba (<i>Totoaba macdonaldi</i>) y periodo de muestreo configurado en PSATs.	16
Tabla II. Sitio de captura y liberación prematura de marcas satelitales. GC: Golfo de California. EG: Ensenada grande, CG: Centro del Golfo. *Marcas liberadas prematuramente, ** Marca que se movió a carretera, ***Marca que se movió a Golfo de Santa Clara, ☺ Marca recuperada.....	24
Tabla II. Sitio de captura y liberación prematura de marcas satelitales. GC: Golfo de California. EG: Ensenada grande, CG: Centro del Golfo. *Marcas liberadas prematuramente, ** Marca que se movió a carretera, ***Marca que se movió a Golfo de Santa Clara, ☺ Marca recuperada.....	25
Tabla III. Promedios de profundidad y temperatura por mes para la Totoaba1....	28
Tabla IV. Promedios de profundidad y temperatura por mes para la Totoaba2....	28
Tabla V. Construcción y proceso de selección del modelo lineal generalizado que describe los movimientos verticales de totoaba (<i>Totoaba macdonaldi</i>) basado en el Criterio de Información de Akaike (AIC), Criterio de Información Bayesiano (BIC) y porcentaje de devianza explicada.....	33
Tabla VI. Modelo final ajustado GLM.....	33
Tabla VII. Construcción y proceso de selección de un modelo lineal generalizado del tipo binomial para identificar las variables ambientales que influyeron sobre los estados de comportamiento identificados en registros de aceleración de totoaba basado en el criterio de información de Akaike (AIC).	35
Tabla VIII. Variables del modelo final ajustado a un GLM binomial.	36
Tabla IX. Estadística descriptiva para los datos de velocidad.	36
Tabla X. Valores obtenidos para la prueba de Wilcoxon.	36
Tabla XI. Prueba X^2 para la relación entre estados de comportamiento de profundidad y aceleración.	45

1. INTRODUCCIÓN

Una definición sencilla de movimiento, puede entenderse como el cambio de ubicación de un organismo como resultado de la interacción de procesos internos y externos que ocurren en múltiples escalas espaciales y temporales, que a largo plazo determinan el destino de individuos, dinámica y estructura de poblaciones, comunidades y ecosistemas (Nathan *et al.*, 2008). El movimiento facilita incontables procesos ecológicos como búsqueda de alimento, eludir depredadores o condiciones adversas, buscar parejas aptas, utilización de áreas de desove y crianza. En su conjunto, estos movimientos ayudan en el transporte de nutrientes, biomasa y energía a través de distintos ecosistemas permitiendo mantener su función (Hussey *et al.*, 2015). Lo anterior no solo conlleva a entender el movimiento, sino también el cómo y porqué los organismos usan recursos específicos, cómo interactúan entre ellos y con otras especies y su ambiente (Demšar *et al.*, 2015).

En el ámbito marino, el movimiento de los peces durante sus primeras etapas en su ciclo de vida (huevos y larvas) es usualmente pasiva, es decir, su transporte o dispersión es inducido por mareas o corrientes oceánicas (Norcross y Shaw, 1984; Pittman y McAlpine, 2001). Durante el estado juvenil, los peces experimentan diferentes tipos de movimiento asociados con cambios ontogénicos en morfología y fisiología, frecuentemente asociado como respuesta a diferentes presiones de su ambiente (Kramer y Chapman, 1999). Los peces maduros se mueven para alimentarse, reproducirse y reaccionar a cambios en su ambiente (Block *et al.*, 2001; Pittman y McAlpine, 2001).

El estudio del movimiento de peces ha revelado información novedosa sobre patrones migratorios, estrategias de alimentación, condición fisiológica, preferencias oceanográficas, ámbito hogareño, comportamiento, cuyo conocimiento debe ser considerado en la elaboración de exitosas medidas de manejo y conservación de especies explotadas o con algún estado de protección

(Brill *et al.*, 2002; Furukawa *et al.*, 2014; Peklova *et al.*, 2012, 2014; Schaefer *et al.*, 2011; Thorstad *et al.*, 2013).

Un gran porcentaje de los estudios acerca de movimientos en peces ha sido enfocado en los movimientos horizontales, a pesar de que los peces ocupan un ambiente tridimensional, en el que enfrentan cambios importantes en variables físicas como temperatura, luz y oxígeno durante los ascensos o descensos a través de la columna de agua en comparación a lo que experimentarían si se movieran en una distancia equivalente en el eje horizontal (Andrzejaczek *et al.*, 2019).

Los movimientos verticales han sido reportados en especies de peces pelágicos (Block *et al.*, 1998; Klimley *et al.*, 1993; Musyl *et al.*, 2003) y demersales (Hobson *et al.*, 2007, 2009; Wearmouth y Sims, 2009), con una mayor proporción de estudios realizados en los primeros (Andrzejaczek *et al.*, 2019). Los movimientos verticales han sido ligados a comportamientos de alimentación y exploración de condiciones ambientales favorables, en el cual la distribución vertical depende de la distribución en la columna de agua de las presas, en el que usualmente los peces se mueven hacia la superficie en el atardecer y descienden en el amanecer o puede observarse el comportamiento inverso (Block *et al.*, 1998; Furukawa *et al.*, 2014; Musyl *et al.*, 2003). Por otro lado, el movimiento vertical también puede estar relacionado a las propiedades físicas y químicas del agua, entre los principales precursores se encuentra la temperatura (Bessudo *et al.*, 2011; Block *et al.*, 1998; Ketchum *et al.*, 2014) y concentración de oxígeno (Jorgensen *et al.*, 2009), cuyas variaciones limitan su rango de distribución en la columna de agua.

Conocer y entender los movimientos verticales es importante porque dichos movimientos crean un flujo trófico a través de la cadena alimenticia por el consumo de presas a una profundidad y la subsecuente excreción de materia orgánica, carbono, nitrógeno y otros nutrientes en otros estratos de la columna de agua (Williams *et al.*, 2018). Este suministro de recursos de manera activa

promueve la relación espacial de distintos hábitats en el eje vertical, reflejado como el tránsito entre la superficie y aguas profundas más allá de la zona fótica (McCauley *et al.*, 2012).

Para el caso de especies que son objeto de captura, se ha observado que la disponibilidad de los peces a ciertos artes de pesca puede variar dependiendo de las propiedades de la estructura de la columna de agua y la hora del día (Abascal *et al.*, 2010; Afonso *et al.*, 2014; Bone y Moore, 2008; Chiang *et al.*, 2011; Sims *et al.*, 2008). Para el caso de especies como la totoaba, una especie en peligro de extinción que es capturada ilegalmente en el Alto Golfo de California durante su época reproductiva y de la que se desconoce hacia donde se mueve cuando la época termina (Valenzuela-Quiñonez *et al.*, 2015), el conocimiento acerca de sus movimientos puede aportarnos información importante acerca de los sitios y hábitats donde la especie puede ser potencialmente más vulnerable a la pesca furtiva después de su época reproductiva.

Los métodos para estudiar el movimiento de los peces son diversos, desde marcas convencionales hasta cámaras de alta resolución con múltiples sensores. Para este estudio fueron usadas las marcas satelitales de archivo tipo PSAT (por sus siglas en inglés Pop-up Satellite Archival Tags). Este tipo de marcas tienen la ventaja sobre otros métodos que pueden ser colocados en peces demersales dado que pueden recabar información del ambiente que rodea al pez, tal como temperatura, luz, profundidad, sin necesidad de que el pez se encuentre cerca de la superficie, además de que no es necesario recuperar las marcas para acceder a la información, ya que después de un periodo previamente configurado se liberan en la columna de agua, flotan en la superficie y comienzan a enviar un resumen de la información archivada al sistema satelital Argos (Seitz *et al.*, 2003). Lo anterior, confiere cierta ventaja para el estudio de la totoaba, dado que al ser un pez de hábitos demersales y a la activa hidrodinámica de su hábitat como el tener fuertes corrientes por mareas dificulta a su estudio.

2. ANTECEDENTES

Los sciaenidos comúnmente conocidos como corvinas, curvinas y roncadore, por hacer ruidos con su vejiga natatoria o conocido coloquialmente como “buche” (Ramcharitar *et al.*, 2006). Algunos de ellos son importantes económicamente por la comercialización de su buche, dado que es considerado un deleite gastronómico (Chao, 1978).

Los sciaenidos tienden a ser peces demersales, que habitan áreas con sustratos arenosos o lodosos. Estos peces usualmente son solitarios o viven en pequeñas agregaciones. Sin embargo, algunas especies forman grandes agregaciones durante su época reproductiva, características que adiciona vulnerabilidad. En general los sciaenidos juveniles y adultos son depredados por tiburones, teleósteos piscívoros y cetáceos odontocetos (Ramcharitar *et al.*, 2006).

2.1 Especie objeto de estudio

La totoaba (*Totoaba macdonaldi*, Gilbert 1891), es un sciaenido endémico del Golfo de California (GC), que sufre una sobreexplotación por la comercialización de su vejiga natatoria. Poco tiempo después del inicio de su pesquería a principios del siglo 20 su población se vio colapsada. Desde 1975 a la fecha se encuentra en veda y catalogada como en peligro de extinción (DOF, 1975; NOM-012-PESC-1993NOM, NOM-024-SEMARNAT-1993; La NOM-059-ECOL-1994; La NOM-059-ECOL-2001; CITES, UICN). A partir de 1993, en la Facultad de Ciencias Marinas de la UABC, inició investigaciones para establecer las bases de su cultivo con fines de repoblamiento (True, 2012).

Inicialmente la totoaba fue identificada como *Cynoscion macdonaldi* (Gilbert 1890) pero evidencias morfológicas como la vejiga natatoria y los poros en la mandíbula, condujeron a una reclasificación al género *Totoaba* (Villareal, 1980).

2.2 Distribución

Se ha propuesto teóricamente que la totoaba se encuentra exclusivamente en el Golfo de California, desde la desembocadura del Río Colorado hasta el Río Fuerte, Sinaloa en la costa oriental y hasta Bahía Concepción, Baja California Sur en la costa occidental (Arvizu y Chávez, 1972; Flanagan y Hendrickson, 1976). Recientemente se ha indicado que su distribución es similar a la que tenía antes de que su población colapsara e inclusive hay indicios de una amplitud en el rango de distribución previamente reportado (De Anda-Montañez *et al.*, 2013; Valenzuela-Quiñonez *et al.*, 2015, Rodríguez-García *et al.*, 2019).

Diversos estudios señalan que la totoaba realiza una migración de manera anual para reproducirse (De Anda-Montañez *et al.*, 2013; Cisneros-Mata *et al.*, 1995; Flanagan y Hendrickson, 1976; Valenzuela-Quiñonez *et al.*, 2015). Otros autores sugieren que su migración se encuentra relacionada a cambios en factores ambientales como la temperatura, ocasionando que se mueva para alejarse de las aguas cálidas que se presentan durante los meses de verano en la zona litoral del Golfo, impulsando a los peces a refugiarse en aguas profundas y frías (Arvizu y Chávez, 1972). Se ha señalado que ésta última migración a su vez se encuentra relacionada con sus hábitos alimenticios, como un reflejo del desplazamiento de sus presas (Nakashima, 1916). A finales de primavera y verano la sardina se concentra en un área cercana a la Isla Ángel de la Guarda, mientras que en octubre migra al sur, cerca de las costas de Guaymas y se dirige nuevamente hacia el norte a finales de febrero, lo cual han correlacionado con el desplazamiento de totoaba (Cisneros-Mata *et al.*, 1995).

Se ha propuesto que su ruta migratoria se centra en tres zonas: 1) una zona en el Alto Golfo de California (AGC) para el crecimiento de juveniles a lo largo del año y a finales de invierno principio de primavera para la reproducción de adultos, 2) una zona cercana a la Isla Ángel de la Guarda a finales de primavera principios de otoño para la alimentación de juveniles y adultos, que es consistente con la estancia de la sardina y 3) una zona cerca de Guaymas a finales de otoño y

principios de invierno, también como sitio de alimentación para juveniles y adultos, que coincide con la migración de la sardina para reproducirse (Cisneros-Mata *et al.*, 1995; Flanagan y Hendrickson, 1976).

Los estudios recientes señalan que existe una distribución temporal de la especie, donde se reporta a organismos adultos principalmente en el AGC a finales de invierno-principios de primavera, mientras organismos juveniles fueron capturados en el Alto y Medio Golfo. Estos últimos, permanecen alrededor de San Luis Gonzaga y Roca Consag, aunque a finales de otoño- principios de invierno se reportaron organismos de tallas similares tan lejos como Bahía Lobos (Valenzuela-Quiñonez *et al.*, 2015). También recientemente se ha reportado que su presencia en La Paz, Baja California Sur y Mazatlán, Sinaloa (Rodríguez-García *et al.*, 2019). Con relación a sus movimientos verticales, solo se sabe que algunos ejemplares se capturaron durante su pesquería a profundidades de 50 m. Por lo que, existía un desconocimiento de estos movimientos y su comportamiento.

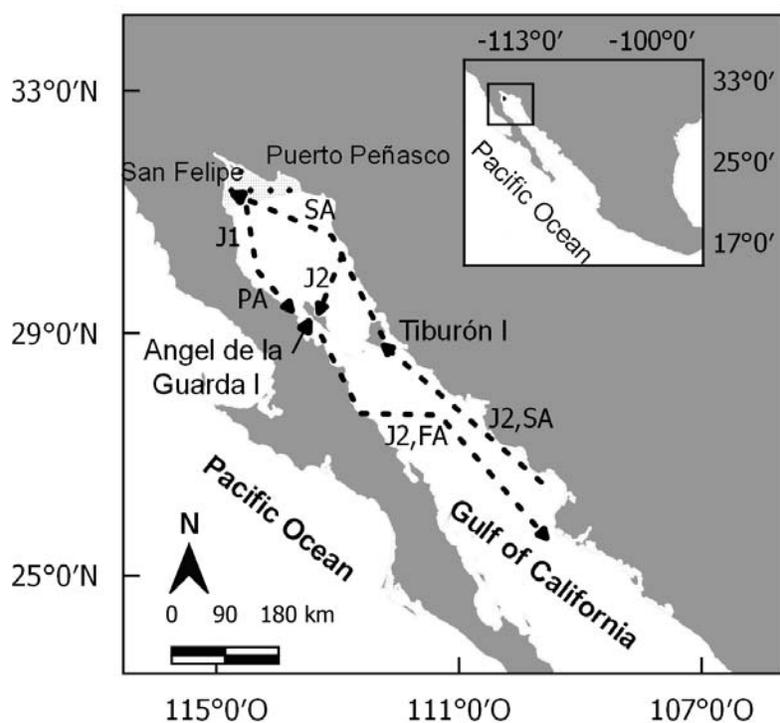


Figura 1. Migración teórica propuesta. Modificada de Cisneros-Mata *et al.* 1995

2.3 Reproducción

La totoaba no presenta caracteres sexuales externos. Recientemente se ha reportado que los ovocitos maduros en hembras son encontrados a partir de febrero (con baja frecuencia) y hasta mayo, con un pico en marzo-abril (De Anda-Montañez *et al.*, 2013).

El último reporte de la talla mínima de madurez poblacional para las hembras es de 1,311 mm LT y en machos de 1,183 mm LT y para los organismos en general es de 1,240 mm LT (De Anda-Montañez *et al.*, 2013).

2.4 Alimentación

La dieta de totoaba está constituida en orden de importancia por peces, crustáceos y cefalópodos. La anchoveta bocona *Cetengraulis mysticetus* y el pejerrey *Colpichthys* sp., son los peces más abundantes en su dieta en el Alto Golfo de California. Su conducta alimentaria se describe como especialista (De Anda-Montañez *et al.*, 2013; Román-Rodríguez, 1989).

Bajo condiciones de cultivo se ha observado que los pre adultos y adultos se alimentan en el fondo a una profundidad de alrededor de 20 m o más cuando no se encuentran desovando. En cambio, cuando se encuentran desovando no se alimentan y se encuentran asociados a rocas y hábitats de fondo suave (True, 2012).

2.5 Historia de la Pesquería

La pesquería de la totoaba inició antes de la década de los años 20's, como respuesta a la elevada demanda del "buche" (vejiga gaseosa) por la población china y la residente en San Francisco, California (Chute, 1928). La carne de la totoaba fue inicialmente un subproducto, ya que el buche podía alcanzar 5 dólares mientras el resto del pez solo 2 dólares (Chute, 1928). Su captura aumentó hasta alcanzar un máximo histórico en 1942 con 2261 toneladas (ton), que

posteriormente fueron disminuyendo (280 ton en 1958) hasta alcanzar un mínimo de 59 ton en 1975 (Rosales-Juárez y Ramírez-González, 1987).

Flanagan y Hendrickson (1976) propusieron hipótesis sobre las probables causas del colapso poblacional; sobrepesca, pérdida de área de reproducción y crianza, y captura incidental por parte de la flota camaronera, a la primera de ellas le atribuyen mayor peso.

El hábitat de crianza y reproducción se vio alterado por una disminución del flujo de agua dulce del Río Colorado al Alto Golfo de California (AGC) en 1928 como consecuencia de la construcción de presas de agua en USA. A mediados de los 1960's el flujo de agua dulce fue prácticamente nulo, modificando el régimen de salinidad y la hidrodinámica del AGC (Cisneros-Mata *et al.*, 1995). Sin embargo, poco después surgieron dudas sobre esta hipótesis, ya que se ha demostrado que juveniles de totoaba soportan cambios considerables de salinidad (Ortíz-Vivereos, 1999), y recientemente se ha reportado captura de juveniles y adultos en el AGC, es decir, siguen migrando para reproducirse y albergando como sitio de crianza (Valenzuela-Quiñonez *et al.*, 2015).

La totoaba estuvo bajo varias vedas temporales, hasta que en 1975 fue declarada en veda permanente por el gobierno mexicano (DOF, 1975). En 1976 es listada por la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES por sus siglas en inglés) en su apéndice I como en peligro de extinción. En 1979 el Servicio Nacional de Pesquerías Marinas de los Estados Unidos la incorporó a la lista de especies amenazadas bajo el registro federal 44(99): 29478-29480 (Barrera-Guevara, 1990). Actualmente se encuentra catalogada como "en peligro crítico" en la lista roja de la IUCN.

3. JUSTIFICACIÓN

Previo al inicio de la pesquería de totoaba no se contaba con estudios básicos sobre la población de esta especie. Durante su explotación comercial se obtuvieron escasos registros de captura y desde su veda en 1975 los estudios que se han realizado sobre la especie han sido pocos. Actualmente, la especie sigue soportando una pesquería ilegal, la cual hasta ahora no se ha dimensionado. Es bien conocido que la totoaba es susceptible durante su época reproductiva, dado que forma aglomeraciones en áreas someras muy cercanas a la costa en el Alto Golfo de California para poder reproducirse. Se desconoce hacia donde se mueve y donde permanece después de su reproducción y si dicho hábitat les confiere alguna susceptibilidad a actividades ilegales. Por lo que, es importante conocer cuál es el hábitat que ocupa para desarrollar sus actividades diarias, así como sus movimientos y comportamientos que la hagan más susceptible a la captura y su relación con factores ambientales.

4. HIPÓTESIS

Dado que uno de los promotores del movimiento de los peces se encuentra determinado por factores externos, en donde se ha sugerido que para totoaba la temperatura rige su patrón de migración y distribución a escala temporal anual. Entonces, se espera que el comportamiento de sus movimientos verticales a escala diurna responda a variaciones ambientales.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Analizar el comportamiento de los movimientos verticales diarios de la totoaba y su asociación a factores ambientales en el Alto Golfo de California.

5.2 Objetivos particulares

1. Describir los movimientos verticales de la totoaba y definir su preferencia ambiental dentro del hábitat vertical.
2. Identificar la relación entre sus movimientos verticales y variables ambientales.
3. Describir los movimientos horizontales de los organismos marcados.
4. Caracterizar e identificar estados de comportamiento de movimiento con base en registros de profundidad y cambios en la aceleración.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

El Golfo de California (GC) es una cuenca semi-cerrada con 1400 km de largo y de 150-200 km de ancho, se encuentra rodeado al oeste por la península de Baja California y al este por el continente mexicano y conectado al Océano por su extremo sur (Badan-Dangon *et al.*, 1991). Se encuentra entre la transición de la zona tropical-subtropical, lo que genera un ambiente complejo de procesos físicos y biológicos con intensas variaciones a lo largo del año (Lluch-cota, 1999).

Las condiciones atmosféricas propician vientos débiles del sureste en verano y fuertes del noroeste en invierno. El Golfo de California se caracteriza por una circulación estacional: ciclónica de junio a septiembre con una velocidad máxima (~ 0.20 m/s), y anticiclónica de noviembre a abril, donde no hay un patrón bien definido de circulación y corrientes débiles (~ 0.03 m/s) (Garcés-Rodríguez *et al.*, 2018; Lluch-Cota *et al.*, 2007).

El GC es un mar dinámico y productivo, donde el enriquecimiento de nutrientes es generado por surgencias inducidas por vientos, mezcla de marea y un cambio de masas de agua entre el Golfo y el Océano Pacífico. Las surgencias en el este del Golfo ocurren como consecuencia de los vientos del noroeste de diciembre a través de mayo y las surgencias en la costa oeste ocurren de julio a octubre con vientos del sureste (Alvarez-Borrego, 2010).

El Alto Golfo de California es separado del resto del Golfo por dos grandes islas (Ángel de la Guarda y Tiburón) que junto con una serie de pequeñas islas, son colectivamente llamadas la Zona de las Grandes Islas (ZGI). El Alto Golfo tiene una batimetría irregular con plataforma somera (desde < 30 m a 200 m), excepto para las cuencas que rodean la Isla Ángel de la Guarda (IAG). El canal de Ballenas ubicado al oeste de IAG donde las profundidades exceden los 1,600 m. Al sur del Golfo, la cuenca de Guaymas, tiene cerca de 1000 m de profundidad y

hacia la entrada del Golfo las profundidades exceden los 3000 m (Lavin y Marinone, 2003).

Las características de la marea en el Golfo de California, son producidas por cooscilación con el Océano Pacífico, su amplitud en el Alto Golfo alcanza los 7 m. Son mareas mixtas, principalmente semidiurna, con excepción de la región central donde es diurna.

La fuerte mezcla causada por la corriente de marea genera un frente estratificado que delimita el área somera bien mezclada del AGC de las áreas profundas y estratificadas del norte del Golfo de California (Argote *et al.*, 1995). Este frente estratificado (temperatura, salinidad, clorofila a, y gradientes de concentración de oxígeno disuelto) es una característica permanente y está ubicada en el borde sur del AGC, con variación estacional en su posición. Durante el verano, este frente es cercano a los 30 m de profundidad y en invierno este se ubica a 60 m de profundidad (Argote *et al.*, 1995; Lavin *et al.*, 1998).

La temperatura superficial media (TSM) decrece del sur hacia el interior del Golfo, alcanzando un mínimo en la región de las grandes islas y entonces incrementa ligeramente hacia el Alto Golfo. En el AGC la TSM varía entre 10° y 32°C de invierno a verano. En la región central entre 16° y 31°C, respectivamente, y la región sur, la cual se comunica con el Océano Pacífico Tropical tiene una hidrografía más compleja debido a la confluencia de diferentes masas de agua y la TSM es modificada por la evaporación (Soto-Mardones *et al.*, 1999).

6.2 Marcas satelitales

Las marcas satelitales que se colocaron fueron tipo PSATs modelo Sea Tag-MOD (27.5 cm de largo, 2.5 cm diámetro en el área más angosta, Desert Star Systems LLC, USA). Las marcas estaban equipadas con sensores que midieron la temperatura ambiente, profundidad y la aceleración en 3 ejes. La posición geográfica fue calculada a partir del campo magnético de la tierra (latitud) e incidencia luminosa (longitud). El sensor de temperatura tuvo una resolución de

0.001 °C, y una exactitud de 0.2 °C, con un rango de -40° a 85 °C. Mientras que el sensor de profundidad tuvo un alcance de 0 a 2000 m y experimentalmente se ha observado que la resolución es de 0.01m (Desert Start 2016).

Las marcas se programaron para registrar posición geográfica, temperatura, profundidad cada 4 minutos y la aceleración cada 10 segundos. Su liberación se configuro para liberarse en diferentes meses a lo largo de un año (Tabla 1) con el propósito de obtener información de los movimientos entre dos eventos reproductivos consecutivos. Una vez liberadas en la columna de agua, la marca flota hacia la superficie, en donde transmiten un resumen diario de la información al sistema satelital ARGOS (profundidad máxima, mínima y promedio, temperatura, aceleración promedio y posición).

6.3 Colocación de marcas satelitales

Se colocaron 10 marcas satelitales en totoabas capturadas durante la época reproductiva en el Alto Golfo de California (31°18'36.30"N y 114°52'1.14"W, Fig. 2), con red agallera de 120 m de longitud total con abertura de malla de 10 pulgadas bajo el permiso de colecta científica NÚM.SGPA/DGVS/00492/16.

Los organismos se subieron a la embarcación y se colocó una franela húmeda sobre los ojos para evitar el estrés por iluminación. Se proporcionó oxigenación por circulación continua de agua marina a través de las branquias, colocando una manguera de plástico dentro de la boca del pez previamente conectada a una bomba sumergible. Esta metodología se realizó siguiendo un protocolo de manejo y cuidado animal de la Universidad de California, Davis (Protocolo IACUC # 16022).

La marca satelital fue colocada entre las dos aletas dorsales (Fig. 2), con ayuda de una aguja de acero inoxidable (12 cm de largo) sujeta a un cincho de plástico (28 cm de largo) se atravesó el músculo entre las dos aletas dorsales, de acuerdo con metodologías de marcaje para pez dorado modificadas (sensu Kim Holland com. Pers. 2015). El cincho fue ajustado al pez y a través de este se cruzó

un monofilamento de nylon (20 cm de longitud) para evitar la fricción con las aletas dorsales y al cual previamente le fue adherida la marca. El tiempo de manipulación del marcado fue en promedio de 4 minutos, posteriormente, el pez fue liberado. La longitud total fue registrada para cada pez. Cada marca fue rotulada con los datos de contacto en caso de ser encontrada y que esta pudiera ser devuelta.

Algunas marcas se liberaron del pez antes de lo planeado, emergieron a la superficie y transmitieron la posición geográfica del punto final del seguimiento al sistema satelital Argos. La recuperación de las marcas en campo fue mediante un localizador tipo AI-1 PTT (Communications Specialists, INC. Canada).

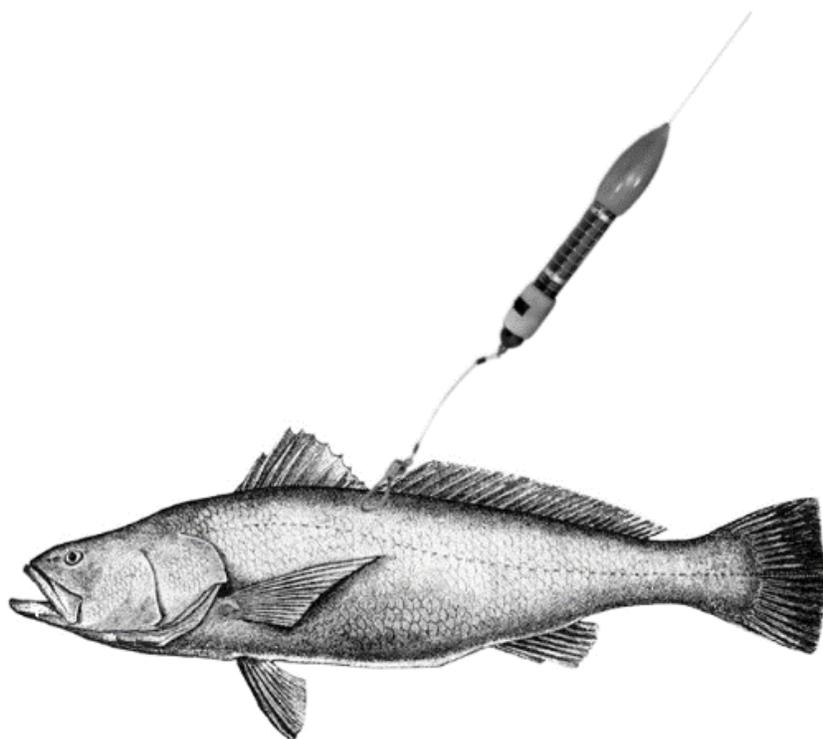


Figura 2. Diagrama en el que se muestra la posición donde se colocó la marca satelital en cada individuo

Tabla I. Datos de marcado de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) y periodo de muestreo configurado en PSATs.

Marcas	Fecha de captura	Tiempo de marcado (min)	LT (cm)	Liberación	Periodo de muestreo (meses)
A1	30/04/2016	4:00	107	Septiembre 2016	5
A2	29/04/2016	3:00	118		
A3	29/04/2016	8:55	159		
A4	29/04/2016	3:00	142		
B5	29/04/2016	5:00	132	Noviembre 2016	7
B6	29/04/2016	3:00	132		
B7	30/04/2016	2:00	131		
C8	01/05/2016	4:00	140	Enero 2017	9
C9	01/05/2016	3:00	131		
C10	01/05/2016	2:00	140		

LT (Longitud total).

Las variables ambientales incluidas en el análisis de datos fueron el promedio diario de la temperatura superficial de mar (TSM) y la fase lunar. Para TSM y clorofila *a* fue usado global nighttime, con una resolución espacial de 4 km, producto del satélite Aqua-MODIS (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/l3>).

Las predicciones de marea fueron obtenidas del Laboratorio del nivel del mar del CICESE (<http://redmar.cicese.mx>), y se empleó la serie de marea de San Felipe, para los meses de Mayo, Junio y Julio.

6.4 Análisis de datos

6.4.1 Depuración de datos

Previo al análisis estadístico de los datos obtenidos por las marcas satelitales, se realizó una depuración con el objetivo de descartar datos erróneos por efecto de la manipulación. La depuración consistió en eliminar el periodo de recuperación del

organismo, el cual es definido como el tiempo en el que el pez puede presentar un comportamiento atípico debido a la captura, manipulación y liberación. Los primeros tres días fueron eliminados en cada pez marcado, de acuerdo a (Hoolihan *et al.*, 2011).

6.4.2 Relación de movimientos verticales con variables ambientales

Los datos fueron separados en periodos de día y noche. El periodo día fue determinado con base en las horas luz entre el amanecer (6:00) y el atardecer (18:00), tomando de referencia el sitio donde los individuos fueron capturados <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/grad/solcalc/>.

Se realizó un modelo lineal generalizado (GLM) para determinar si las variables ambientales influyeron en los movimientos verticales de las totoabas. El promedio diario de la profundidad del pez fue evaluado con relación a las variables continuas, temperatura media diaria registrada por la marca (Tsensor) y la temperatura superficial del mar (TSM) y como variables categóricas a la fase lunar (Moon) y el mes de muestreo.

Previo al análisis estadístico, se usó un filtro tipo Godin (paso bajo) (Goding, 1972) con un poder medio de 24 horas para remover la tendencia diaria de los datos (alta frecuencia). Esta fue la señal residual que fue usada en el GLM.

El GLM seleccionado fue:

$$\log(Mv) = \beta_0 + \beta_1 SST + \beta_2 Month + \beta_3 Tsensor \quad (1)$$

Donde, la variable Mv , profundidad *in situ*, es la variable respuesta, la cual es dependiente del intercepto β_0 , TSM, mes de muestreo y Tsensor, mientras que la variable Moon no fue seleccionada. La distribución de probabilidad de la variable de respuesta fue tipo gamma, dado que los datos fueron continuos y positivos (Zuur *et al.*, 2009). El modelo se resolvió usando el paquete lme4 (Bates *et al.*, 2015) en R (Core Team, 2018).

Los modelos fueron construidos usando el paso hacia adelante, el cual consiste en adicionar variables explicativas al modelo nulo. El mejor modelo fue

seleccionado con el Criterio de Información de Akaike (CIA) y el Criterio de Información Bayesiano (CIB) en R (Core Team, 2018). Ambos CIA y CIB miden el buen ajuste y la complejidad del modelo. El valor de verosimilitud fue usado para medir el ajuste y el número de parámetros para medir la complejidad (Zuur *et al.*, 2009).

6.4.3 Estados de comportamiento con base en registros de profundidad y aceleración.

6.4.3.1 Acelerómetro

Existen varios métodos para analizar los datos de los acelerómetros, entre los más comunes se encuentra la clasificación de las formas de las ondas, que corresponden a un comportamiento o modo de movimiento conocido (Broell *et al.*, 2013). Algunos otros estudios han usado algoritmos de clasificación, sin embargo, muchos de ellos asumen independencia entre observaciones individuales, lo cual no sucede para el caso de registros de datos de acelerómetros, los cuales son secuenciales. Los estudios donde la dependencia serial ha sido modelada, han usado los modelos ocultos de Markov (HMMs por sus siglas en inglés, Hidden Markov Models). Estos son modelos estocásticos de series de tiempo que asumen que las observaciones de las series temporales, o los procesos de estado dependientes, son derivados por un proceso de estado no observable u oculto.

6.4.3.2 Pre-análisis estadísticos para datos del acelerómetro

Dado que las marcas satelitales no estaban completamente fijas y se encontraban flotando a una distancia de aproximadamente 20 cm (longitud de punto de anclaje entre el pez y la marca) de las totoabas, la información obtenida de los acelerómetros fue limitada, es decir, solo puede proveernos información acerca del ambiente en el cual se encontraban estos peces. Sin embargo, se ha considerado que un patrón repetido constantemente en los datos de aceleración puede proporcionar información valiosa acerca del comportamiento de los peces.

Los acelerómetros registran la aceleración total en tres ejes (x,y,z), la cual a su vez se divide en la aceleración estática y dinámica. La aceleración estática nos permite conocer la orientación que tienen los organismos mientras que la aceleración dinámica nos habla acerca de los movimientos que realizan. La aceleración dinámica fue calculada con base en Wilson *et al.*, (2006). El método consistió en obtener la aceleración dinámica de la aceleración total. Primero, los tres ejes (x, y, z) fueron individualmente suavizados usando una regresión polinomial “locally-weighted” con la función “lowess” con un lapso de 0.66 segundos, valor por defecto usando el paquete “Stats” en “R” (Bolar, 2019). Entonces, para cada registro de la aceleración total se sustrajo la aceleración estática los cuales fueron usados como un proxy de la aceleración dinámica total:

$$abs|(sqr(x^2 + y^2 + z^2)) - (sqr(x_{n-1}^2 + y_{n-1}^2 + z_{n-1}^2))| \quad (2)$$

Donde x, y, z son los tres ejes de la marca (Fig. 3). Adicionalmente, se calculó la velocidad con base en la primera integral de la aceleración.



Figura 3. Definición de los 3 ejes de la marca satelital

6.4.3.3 Modelos Ocultos de Markov para datos de aceleración

Se usó un modelo oculto de Markov (HMM por sus siglas en inglés, Hidden Markov Model) para identificar diferentes niveles de actividad (baja y alta) y caracterizar los datos de aceleración. Los HMM permitieron clasificar los comportamientos dentro de la más probable secuencia de estados dadas nuestras observaciones. El modelo involucra una componente observada llamada proceso estado-dependiente y una no observada correspondiente a una cadena de Markov de primer orden con N-estados que asumen una probabilidad de estar en el estado actual y es determinada solo por los previos estados (Zucchini *et al.*, 2016).

La aceleración dinámica fue especificada como la serie observable y fue asumida una distribución Gamma dado que fueron valores continuos positivos, con parámetros media y varianza de estado dependientes. Se usó el algoritmo de Viterbi para calcular la secuencia de estados más probable bajo el modelo ajustado.

Con el objetivo de examinar el efecto de variables ambientales en los datos de aceleración, se realizó un modelo lineal generalizado binomial en el que se hizo una evaluación entre la secuencia más probable de estados obtenida por Viterbi como variable respuesta en la que los estados fueron asignados como niveles de actividad baja (0) y alta (1) y variables ambientales entre ellas: la temperatura registrada por el sensor de las marcas, la profundidad *in situ*, horas luz (periodo), fase lunar del evento.

Los periodos de luz y oscuridad fueron determinados de las horas luz entre el amanecer (6:00) y el atardecer (18:00) como es reportado por el Earth System Research Laboratory, Global Monitoring Dividiso, de acuerdo a <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/grad/solcalc/>.

Los modelos fueron construidos usando un procedimiento de paso hacia adelante, el cual consiste en adicionar variables explicativas al modelo nulo. El modelo fue seleccionado con el criterio de información de Akaike (AIC) en R (Core Team, 2018). El AIC mide el buen ajuste del modelo y su complejidad. El valor de

la verosimilitud se usa para medir el buen ajuste y el número de parámetros mide la complejidad (Zuur *et al.*, 2009).

6.4.4 Periodicidad en los registros de profundidad:

6.4.4.1 Transformada Wavelet continua

Se realizó un análisis de transformada Wavelet continua (CWT por sus siglas en inglés Continuous Wavelet Transform) a los datos de profundidad para identificar periodicidades en el set de datos de PSATs recuperadas. Las transformaciones wavelet de tipo continuo son funciones de correlaciones matemáticas que dividen una serie de datos dentro diferentes componentes de frecuencia como una función de tiempo y escalas de frecuencia (Subbey *et al.*, 2008). Los wavelets se usan para examinar la frecuencia contenida en series de tiempo con cambios abruptos o datos no estacionarios como los comúnmente obtenidos por marcas satelitales. Se usó un escalograma para visualizar la frecuencia y magnitud de cualquier componente periódico en los datos, representando por una alta intensidad de color en el gráfico. El CWT de las funciones del Toolbox en Matlab R2015a (The MathWorks, Inc., Natick MA, USA). La confiabilidad dentro del cono de influencia y en el espectro Global Wavelet se encuentra definido con el 95% nivel de confianza.

6.4.4.2 Modelos ocultos de Markov para datos de profundidad

Para identificar diferentes estados de comportamiento en las inmersiones, de igual forma se aplicó un modelo oculto de Markov (HMM).

Los registros de profundidad fueron las series observables y la distribución de estado dependiente fue estimada usando un ajuste no paramétrico, basado en una combinación lineal de un número estandarizado de “splines”. Un modelo se ajustó por individuo. Se usó el algoritmo de Viterbi para calcular la secuencia de estados más probable bajo el modelo ajustado

7. RESULTADOS

7.1 Éxito de marcaje

En los meses de Abril y Mayo del 2016 y en las proximidades del estero La Bolsa en el Alto Golfo de California (Fig. 4), se colocaron 10 marcas satelitales en organismos con un rango de longitud total de 107 a 159 cm (134 ± 0.14 cm; promedio \pm DE) entre los meses de Abril y Mayo de 2016.

Todas las marcas satelitales fueron liberadas antes del periodo de tiempo configurado y solo tres fueron recuperadas físicamente. La primera marca fue liberada a una distancia lineal de 90 km a 35 días de haberla colocado y cinco más a diferentes tiempos en el mismo lugar a una distancia de 223 km hacia el sur de donde fueron colocadas inicialmente. Una de las marcas fue devuelta por un pescador y las tres restantes fueron perdidas (Tabla II).

Las posiciones de las marcas que se liberaron prematuramente se registraron en las cercanías de la Isla Ángel de la Guarda, a excepción de la que fue encontrada varada en Puerto Peñasco. Las totoabas marcadas viajaron en promedio a ~ 3 km por día (Fig. 4).

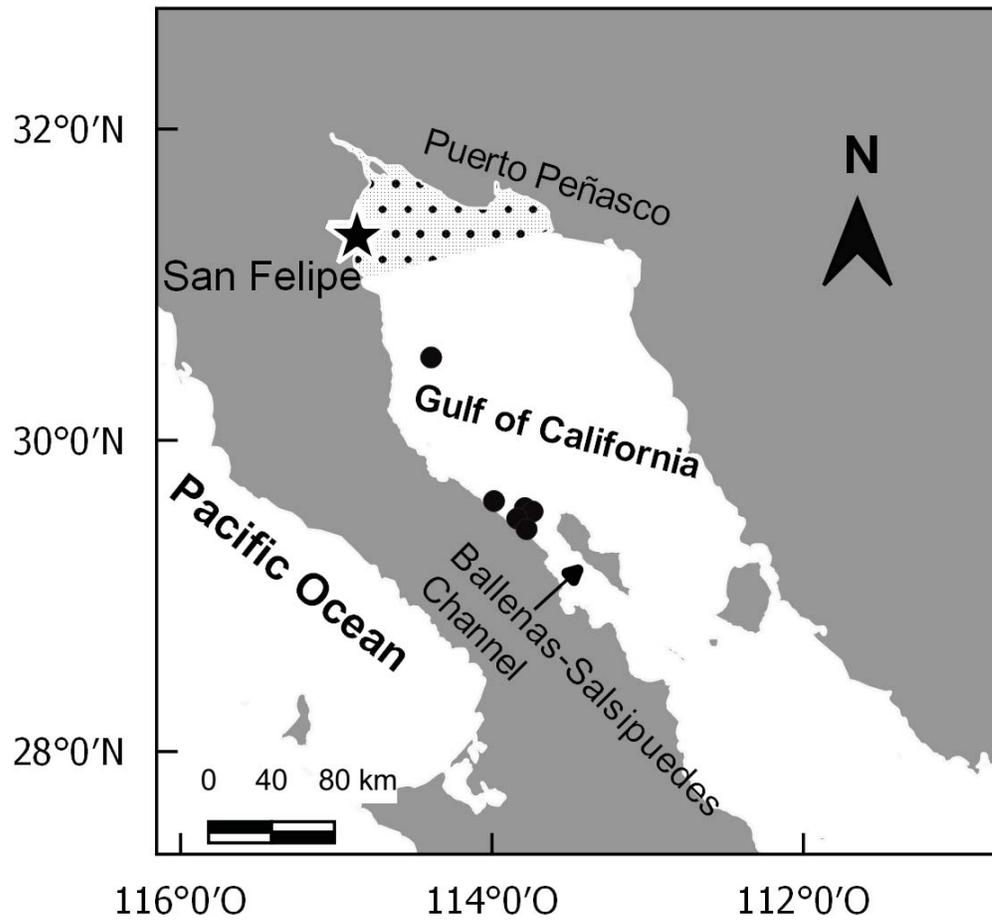


Figura 4. Puntos de liberación prematura de totoaba en el Golfo de California.
Estrella: Sitio de marcado. Puntos: Sitios de liberación prematura de PSAT's

Tabla II. Sitio de captura y liberación prematura de marcas satelitales. GC: Golfo de California. EG: Ensenada grande, CG: Centro del Golfo. *Marcas liberadas prematuramente, ** Marca que se movió a carretera, ***Marca que se movió a Golfo de Santa Clara, ☺ Marca recuperada.

Marca	Liberación Programada	Sitio de captura			Fecha de colocación	Liberación prematura	Días de registro	Sitio de liberación		
		Lat	Long	Localidad				Lat	Long	Localidad
***A1	Sep	31°18'36.30"	114°52'1.14"	AG	03/04/2016	24/06/2016	82	29° 33' 53"	113° 47' 21"	EG
A2	Sep	31°18'36.30"	114°52'1.14"	AG	29/04/2016					
*A3 ☺	Sep	31°18'36.30"	114°52'1.14"	AG	29/04/2016	Pocos días	...			EG
A4	Sep	31°18'36.30"	114°52'1.14"	AG	29/04/2016					
*B5 ☺	Nov	31°18'36.30"	114°52'1.14"	AG	29/04/2016	17/06/2016	49	29° 32' 35"	113° 44' 22"	EG

Continuación

Tabla III. Sitio de captura y liberación prematura de marcas satelitales. GC: Golfo de California. EG: Ensenada grande, CG: Centro del Golfo. *Marcas liberadas prematuramente, ** Marca que se movió a carretera, ***Marca que se movió a Golfo de Santa Clara, ☺ Marca recuperada.

Marca	Liberación Programada	Sitio de captura			Fecha de colocación	Liberación prematura	Días de registro	Sitio de liberación		
		Lat	Long	Localidad				Lat	Long	Localidad
*B6	Nov	31°18'36.30"	114°52'1.14"	AG	29/04/2016	04/06/2016	36	30° 31' 57"	114° 23' 28"	CG
B7	Nov	31°20'22.86"	114°51'22.56"	AG	30/04/2016					
**C8	Ene	31°18'36.30"	114°52'1.14"	AG	01/05/2016	29/06/2016	59	29° 29' 50"	113° 50' 18"	EG
*C9 ☺	Ene	31°18'36.30"	114°52'1.14"	AG	01/05/2016	25/07/2016	85	29° 25' 45"	113° 46' 42"	EG
*C10	Ene	31°18'36.30"	114°52'1.14"	AG	01/05/2016	02/07/2016	62	29° 36' 35"	113° 59' 14"	EG

El motivo por el que se liberaron prematuramente las marcas se desconoce, aunque la zona es conocida por ser un lugar donde existe un campamento de pescadores furtivos de totoaba. Una de las marcas tenía indicios de que la línea que la unía al pez fue cortada, mientras que las otras tenían el sistema de anclaje completo con el que fueron colocadas (Fig. 5). Con ayuda de las transmisiones al sistema satelital Argos, se pudo observar que dos marcas registraron movimientos después de salir a la superficie del océano, con posiciones por mar y tierra. La primera marca salió a la altura de Ensenada Grande y se movió hacia el norte por carretera. La segunda marca, atravesó el Golfo a la altura de la punta norte de la Isla Ángel de La Guarda y después bordeó la costa de Sonora hacia el norte hasta llegar a un campamento pesquero llamado El Tornillal cerca del Golfo de Santa Clara (Fig.6).

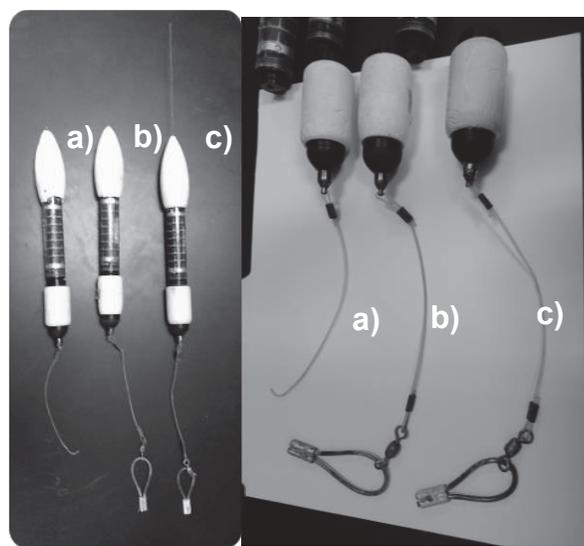


Figura 5. Tres marcas recuperadas físicamente con un zoom en el sistema de anclaje. Marcas (a) recuperada frente a punta norte de la Isla Ángel de la Guarda (C9), b) al sur de la Isla Ángel de la Guarda (B5) y c) hallada barada en playa de Puerto Peñasco (A3)

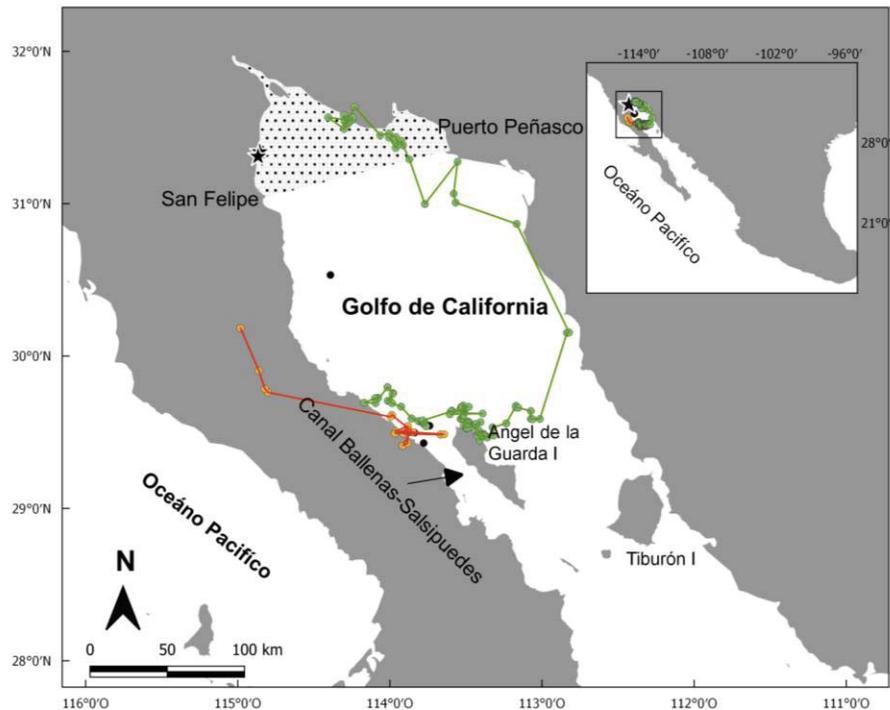


Figura 6. Movimiento errático de dos marcas

De las marcas liberadas prematuramente se lograron recuperar tres físicamente. Dos de ellas fueron localizadas con la ayuda de un receptor AL-1 PTT que recibe las frecuencias de las transmisiones Argos, el cual se traía a bordo de una embarcación de 28 pies con motor fuera de borda. Una de las marcas se ubicó en la península frente a la punta norte de la Isla Ángel de la Guarda cerca de Ensenada grande (Fig. 5a), mientras que la otra se ubicó en la punta sur de la Isla (Fig. 5b). Las marcas restantes dejaron de transmitir sus posiciones a Argos, por lo que fue imposible recuperarlas.

Las tres marcas recuperadas registraron información de 4 (A3), 46 (B5) y 79 (C9). La primera marca fue excluida del análisis de los datos, porque solo tuvo pocos registros. De aquí en adelante en el manuscrito, Totoaba1 se refiere al pez con 43 días de registro de mayo a mediados de junio y Totoaba2 al individuo con

76 días de registro de mayo a mediados de julio, excluyendo el periodo de recuperación en ambos casos.

7.2 Preferencia de temperatura y profundidad

Totoaba1 y Totoaba2 permanecieron 47% del tiempo total de muestreo en un rango de profundidad de 25 a 35 m (Fig. 7). Los perfiles de profundidad mostraron que los peces nadaron a aguas más profundas conforme transcurrió el tiempo del seguimiento. Sus movimientos verticales comprendieron desde los 10 m hasta los 50 m de profundidad para la Totoaba1 y hasta 76 m de profundidad para la Totoaba2 (Fig. 8). Totoaba1 y Totoaba2 permanecieron 80 % del tiempo total de seguimiento en una temperatura media entre 21 ° y 23 °C, con un rango de 17 °C a 26 °C (Fig. 7). Los perfiles de temperatura mostraron pequeñas variaciones durante los primeros 15 días del mes de mayo, en comparación a los meses restantes del seguimiento, sin embargo, los peces siempre permanecieron en el rango de 21 ° a 23 °C (Fig. 9).

Tabla IV. Promedios de profundidad y temperatura por mes para la Totoaba1.

Profundidad	Media	D.E.	Min	Max	Temperatura	Media	D.E.	Min	Max
Mayo	28.92	8.36	6.79	93	Mayo	21.53	1.16	17.10	23.28
Junio	35.35	4.81	19.72	54	Junio	21.76	0.90	18.40	23.46

D.E. Desviación estandar.

Tabla V. Promedios de profundidad y temperatura por mes para la Totoaba2.

Profundidad	Media	D.E.	Min	Max	Temperatura	Media	D.E.	Min	Max
Mayo	24.37	7.2	3.51	69.53	Mayo	22.13	0.92	17.34	23.35
Junio	39.22	13.38	3.71	93.01	Junio	22.24	1.28	18.33	26.27
Julio	73.11	2.7	57.63	81.46	Julio	21.27	0.99	19.00	23.84

D.E. Desviación estandar.

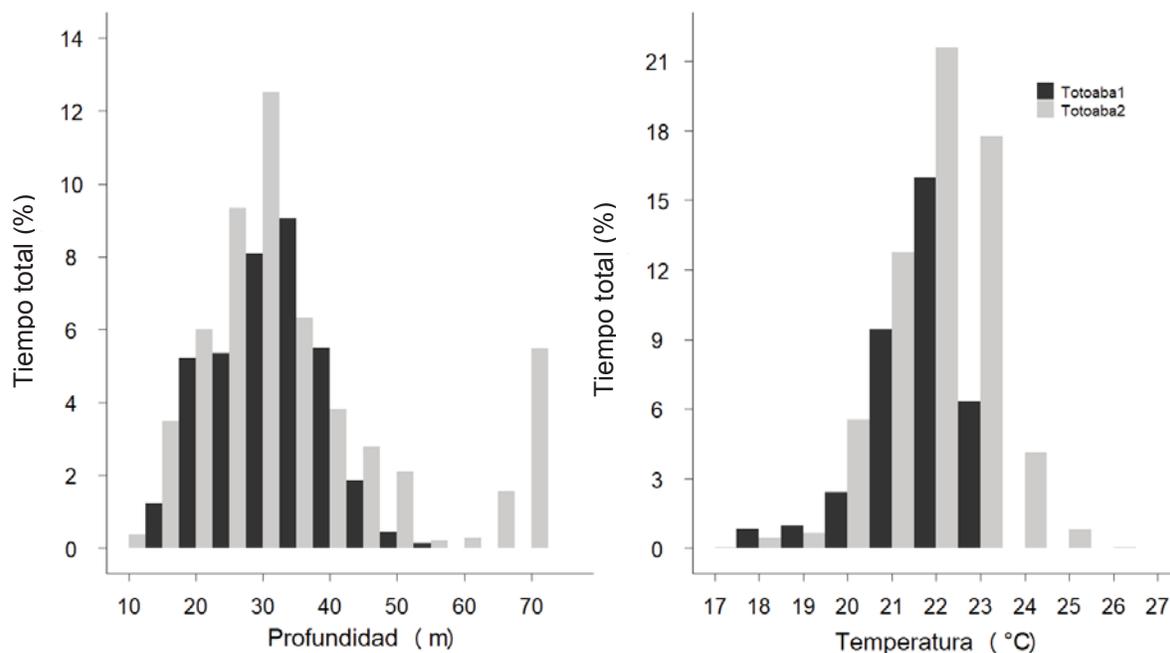


Figura 7. Histograma de profundidad y temperatura para la Totoaba1 (B5) y Totoaba2 (C9)

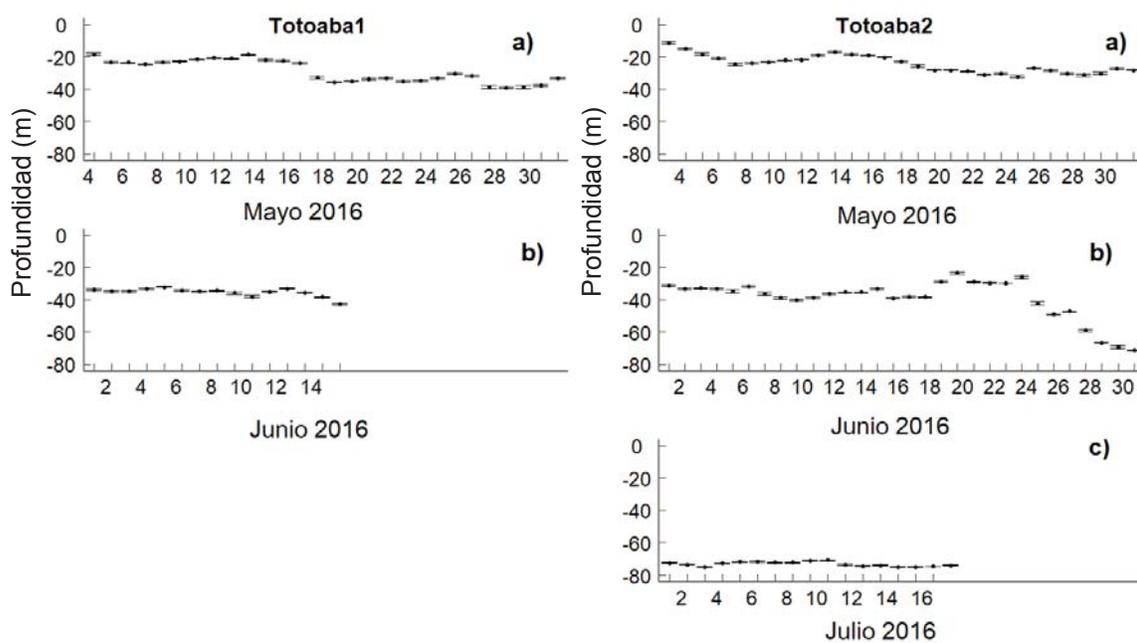


Figura 8. Perfiles de profundidad para la Totoaba1 y Totoaba2 durante a) mayo, b) junio y c) julio

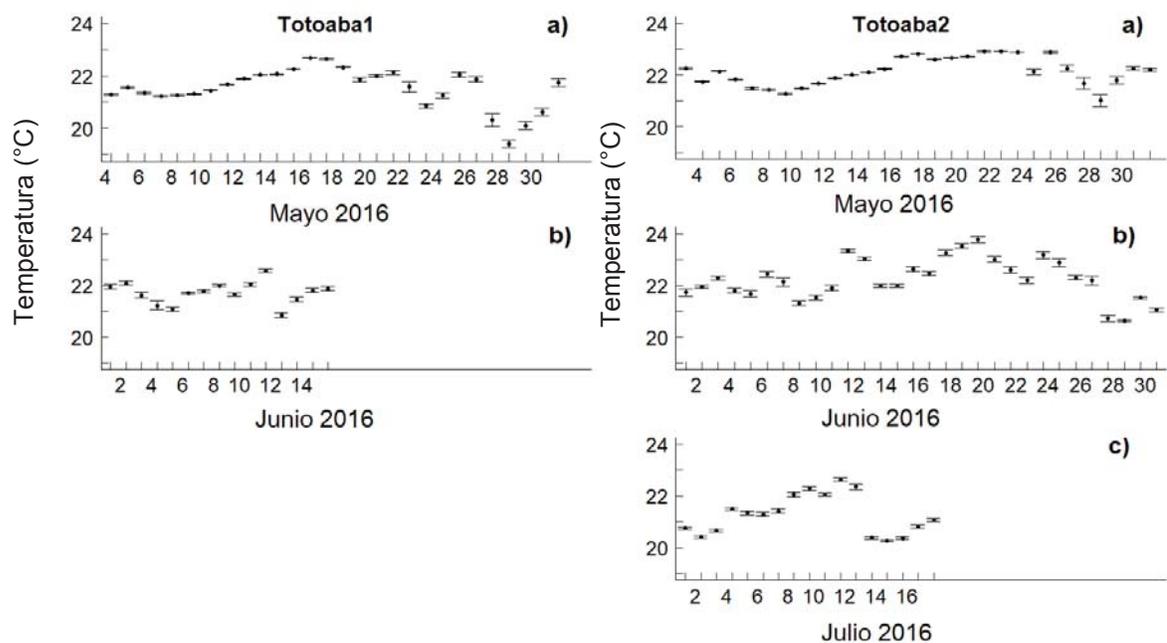


Figura 9. Perfiles de temperatura para la Totoaba1 y Totoaba2 durante a) mayo, b) junio y c) julio

Totoaba1 y Totoaba2 mostraron patrones de movimiento vertical combinado con descensos en las horas de luz y ascensos en horas de oscuridad en mayo y junio, aunque estos patrones no fueron constantes en el tiempo (Figs. 10 y 11). Por ejemplo, la Totoaba2 ocupó una profundidad similar tanto en horas luz como en horas oscuridad en julio (Fig. 11).

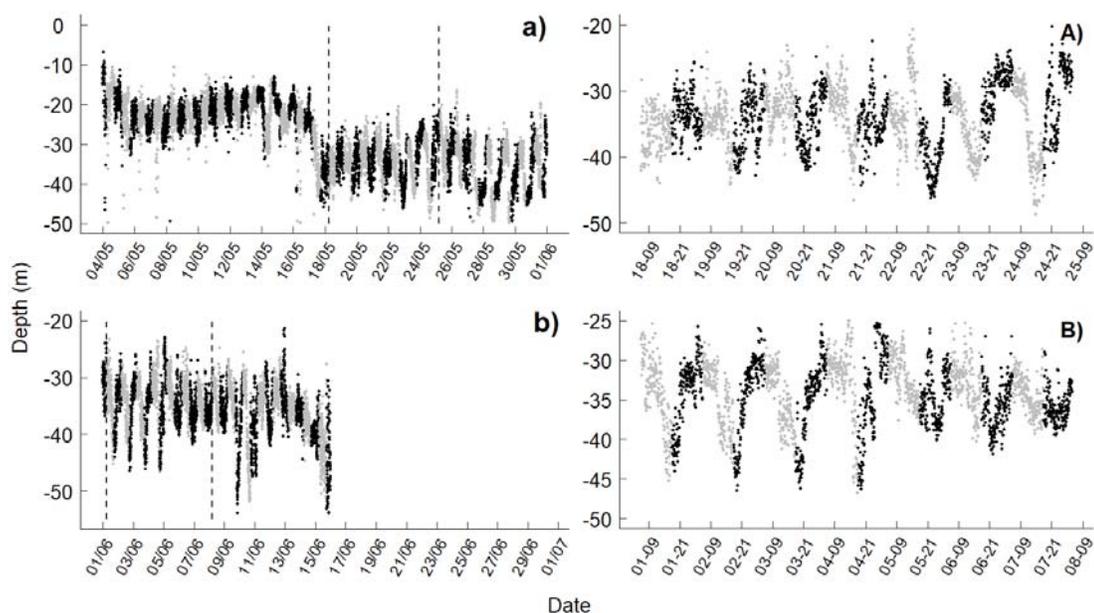


Figura 10. Registros de profundidad para la Totoaba1 a lo largo de 43 días; a) mayo y b) junio, las líneas verticales punteadas en estos últimos gráficos muestran un periodo de 7 días, el cual se muestra con mayor detalle en los gráficos de la derecha de los incisos A (mayo), B (junio). Los diferentes tonos en los círculos muestran la transición entre el día (gris) y la noche (negro)

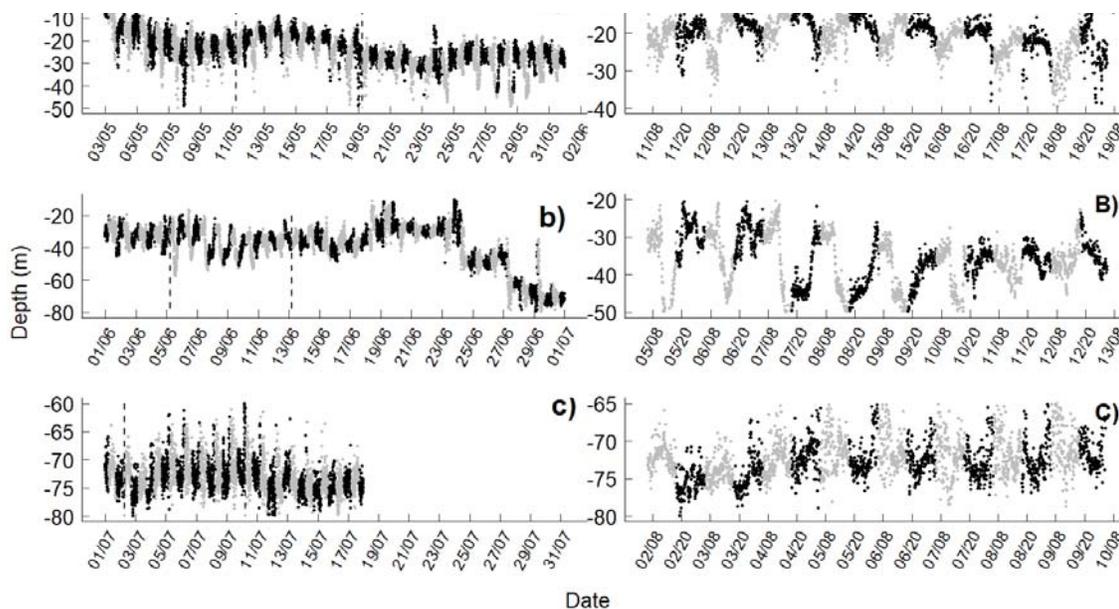


Figura 11. Registros de profundidad para la Totoaba2 a lo largo de 76 días; a) mayo, b) junio y c) julio, las líneas verticales punteadas en estos gráficos muestran un periodo de 7 días, el cual se muestra con mayor detalle en los gráficos de la derecha en los incisos A (mayo), B (junio) y C (julio). Los diferentes tonos en los círculos muestran la transición entre el día (gris) y la noche (negro)

7.3 Movimientos verticales con relación a variables ambientales

La selección del mejor modelo según el AIC y el BIC varió entre ellos. El mejor modelo según el AIC contiene los siguientes factores: TSM, Month, Tsensor y Moon, mientras que con el BIC considera las mismas variables a excepción de Moon. Dado que la devianza explicada por la variable Moon fue pequeña (2.02%), entonces la selección del mejor modelo es el integrado por TSM, Month y Tsensor. Para este modelo, todas las variables mostraron una relación significativa ($p < 0.05$, Tabla 2, y 3), en el que TSM y Month tuvieron la mayor devianza explicada (Tabla V y VI). El gráfico de residuales mostró que los datos fueron generalmente descritos por una distribución de errores normal y homogénea. Adicionalmente, una relación casi lineal entre los valores observados y predichos es evidente, confirmando un ajuste a los datos razonablemente bueno (Fig. 12).

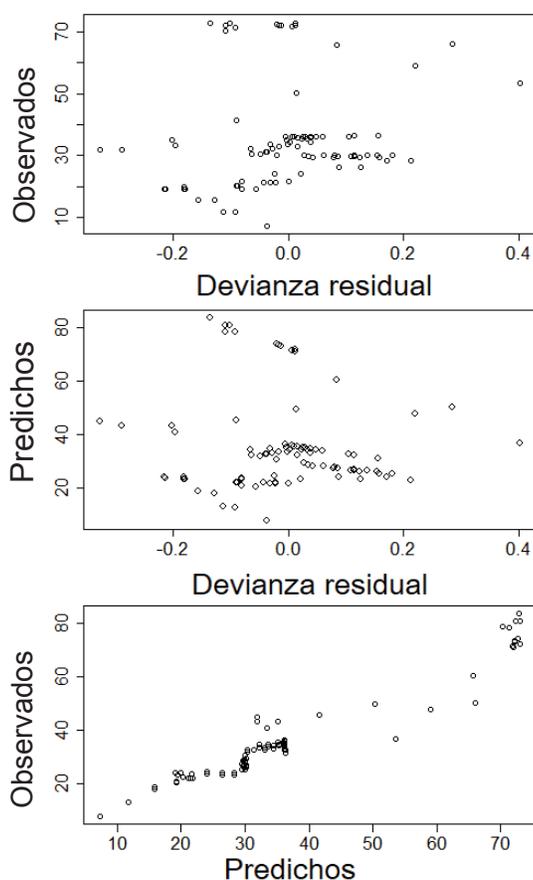


Figura 12. Gráficos de diagnostico del modelo lineal generalizado: a) valores observados/devianza residual, b) Predichos/devianza residual, c) Observados/predichos

Tabla VI. Construcción y proceso de selección del modelo lineal generalizado que describe los movimientos verticales de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) basado en el Criterio de Información de Akaike (AIC), Criterio de Información Bayesiano (BIC) y porcentaje de devianza explicada.

Modelo	AIC	BIC	Devianza explicada (%)
Nulo	772.42	777.50	0
Tsensor	764.82	772.45	9.41
TSM	624.62	632.25	79.13
Moon	772.43	789.15	2.02
Month	642.44	652.61	75.34
TSM + Month	547.96	560.68	91.11
TSM + Tsensor	607.07	617.24	83.03
TSM + Moon	626.50	641.76	80.02
TSM + Month + Tsensor	539.33	554.59	92.06
TSM + Month + Moon	539.68	560.02	92.36
TSM + Month + Tsensor + Moon	533.80	556.69	92.98

Tabla VII. Modelo final ajustado GLM

N	94		
Familia	Gamma		
Función de enlace	log		
Variable	Estimador	E.E	Valor de t
Intercepto	2.734	0.452	6.03*
TSM	0.101	0.007	13.99*
MonthJune	-0.395	0.048	-8.10*
MonthMay	-0.527	0.059	-8.91*
Tsensor	-0.060	0.019	-3.12*

* Diferencias Significativas ($p < 0.05$). Error estándar (E.E.).

7.4 Movimientos horizontales

Con base en los datos descargados de las marcas recuperadas no fue posible obtener posiciones geográficas del movimiento de las totoabas. Lo anterior, debido a que la calidad de los datos de incidencia luminosa y magnetismo presentaron lecturas erróneas, las cuales se cree están relacionadas con la permanencia y hábitos de los peces en zonas con poca visibilidad.

7.5 Caracterización e identificación de estados de comportamiento

El modelo oculto de Markov identificó dos estados de comportamiento utilizando los datos de aceleración (Fig.13). Con base al modelo lineal general binomial, el mejor modelo según el AIC fue conformado por la profundidad a la que los peces se encontraron y por la fase lunar (Tabla VII). Sin embargo, es importante mencionar que la devianza residual fue similar a la devianza nula, es decir, que el modelo solo explica una pequeña proporción de la devianza total (Tabla VIII).

En la figura 14 se muestra un ejemplo de la relación entre los estados de actividad y la profundidad y la temperatura. En él se puede observar un patrón en el que a una profundidad más somera y mayor temperatura predomina la alta actividad y por el contrario, una menor actividad cuando se desplaza a una mayor profundidad con menor temperatura.

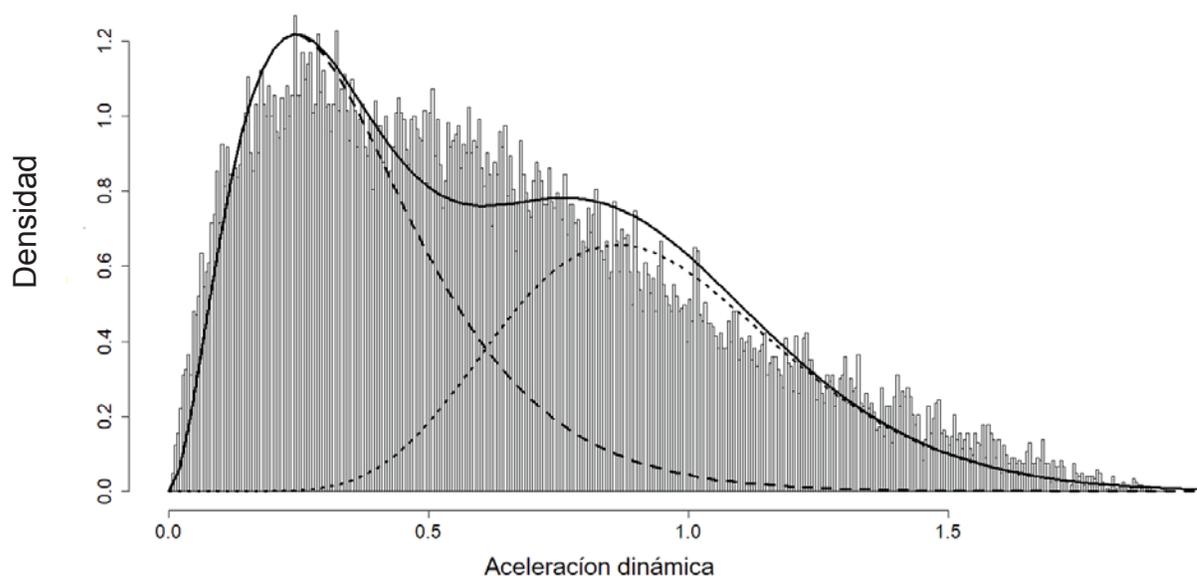


Figura 13. Histograma de la densidad de la aceleración dinámica. Las líneas punteadas representan los 2 estados de comportamiento en la aceleración, mientras que la línea continua-gruesa representa la distribución marginal, es decir, la variabilidad total explica

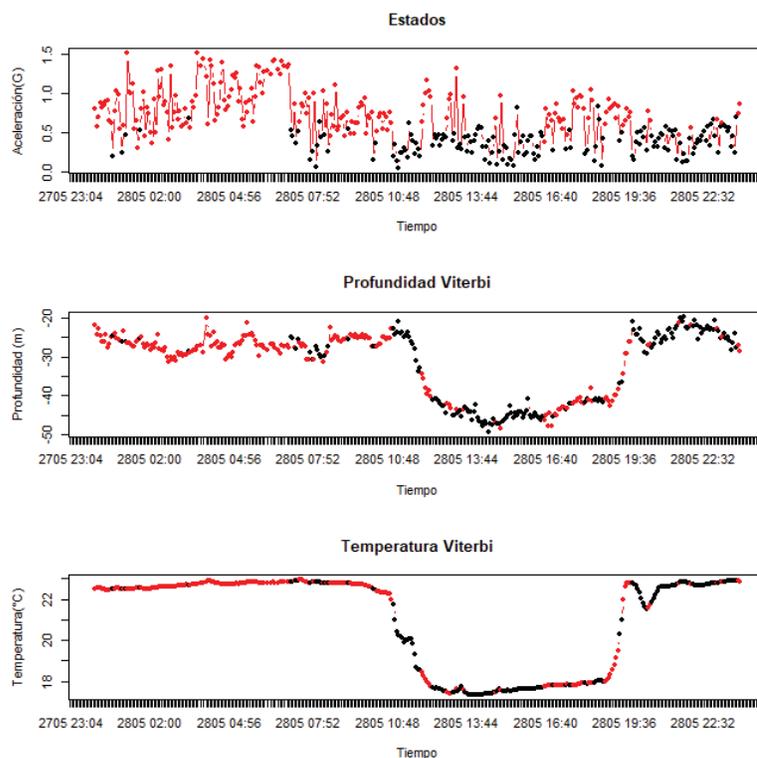


Figura 14. Estados de actividad (alto-rojo, negro-baja) asociados a profundidad y temperatura

Tabla VIII. Construcción y proceso de selección de un modelo lineal generalizado del tipo binomial para identificar las variables ambientales que influyeron sobre los estados de comportamiento identificados en registros de aceleración de totoaba basado en el criterio de información de Akaike (AIC).

Modelo	AIC
Nulo	23277.88
Temp	23267.08
Periodo	23279.86
Depth	23237.11
Moon	23237.90
Depth + Moon	23208.35
Depth + Periodo	23239.10
Depth +Temp	23235.25
Depth + Moon + Periodo	23210.33
Depth + Moon + Temp	23210.24
Depth + Moon + Temp + Periodo	23212.21

Tabla IX. Variables del modelo final ajustado a un GLM binomial.

n	24599			
Familia	Binomial			
Función de enlace	log			
Variable	Estimador	E.E	z value	P level
Intercepto	0.3170	0.0534	5.938	*
Depth	-0.0075	0.0013	-5.599	*
MooFullMoon	0.0583	0.0492	1.185	
MoonNewMoon	-0.0775	0.0405	-1.913	
MonnThirQuarter	-0.2178	0.0476	-4.575	*
Devianza nula	23276			
Devianza residual	23198			

* Diferencias significativas ($p < 0.05$) del intercepto. Error estándar (E.E).

7.6 Tasa de movimiento

En cuanto a la tasa de movimiento a la cual se movieron las totoabas, los registros para la Totoaba1 fueron muy similares entre mayo y junio, lo mismo que para la Totoaba2. Sin embargo, para esta última la velocidad durante el mes de julio varió con relación a mayo y junio (Tabla IX y X).

Tabla X. Estadística descriptiva para los datos de velocidad.

T1	Min	1Q	Mediana	Media	DE	3Q	Max	\bar{x} -Día	\bar{x} -Noche
B1May	0.098	0.43	0.43	0.43	0.24	0.44	0.44	0.43	0.433
B1Jun	0.17	0.43	0.44	0.43	0.23	0.44	0.45	0.432	0.437
T2									
B2May	0.079	0.37	0.381	0.386	0.02	0.401	0.432	0.38	0.39
B2Jun	0.16	0.377	0.386	0.393	0.02	0.414	0.433	0.395	0.395
B2Jul	0.119	0.416	0.424	0.419	0.01	0.428	0.432	0.419	0.419

DE Desviación estándar

Tabla XI. Valores obtenidos para la prueba de Wilcoxon.

Totoaba / Mes de muestreo	Estadístico de prueba
T1 May-Jun	W=134; p-level 0.32
T2 May-Jun	W=287; p-level 0.038
T2May-Jul	W=0; p-level 4.7 e-12
T2Jun-Jul	W=14; p-level 1.02e -9

La tasa de movimiento fue muy similar durante el día y la noche en general. No obstante, durante los días 20, 24, 28 de Mayo y 2, 6, 7 de Junio para la Totoaba, los diagramas de caja y bigote se muestra un ligero desfase, aunque este no haya sido significativo.

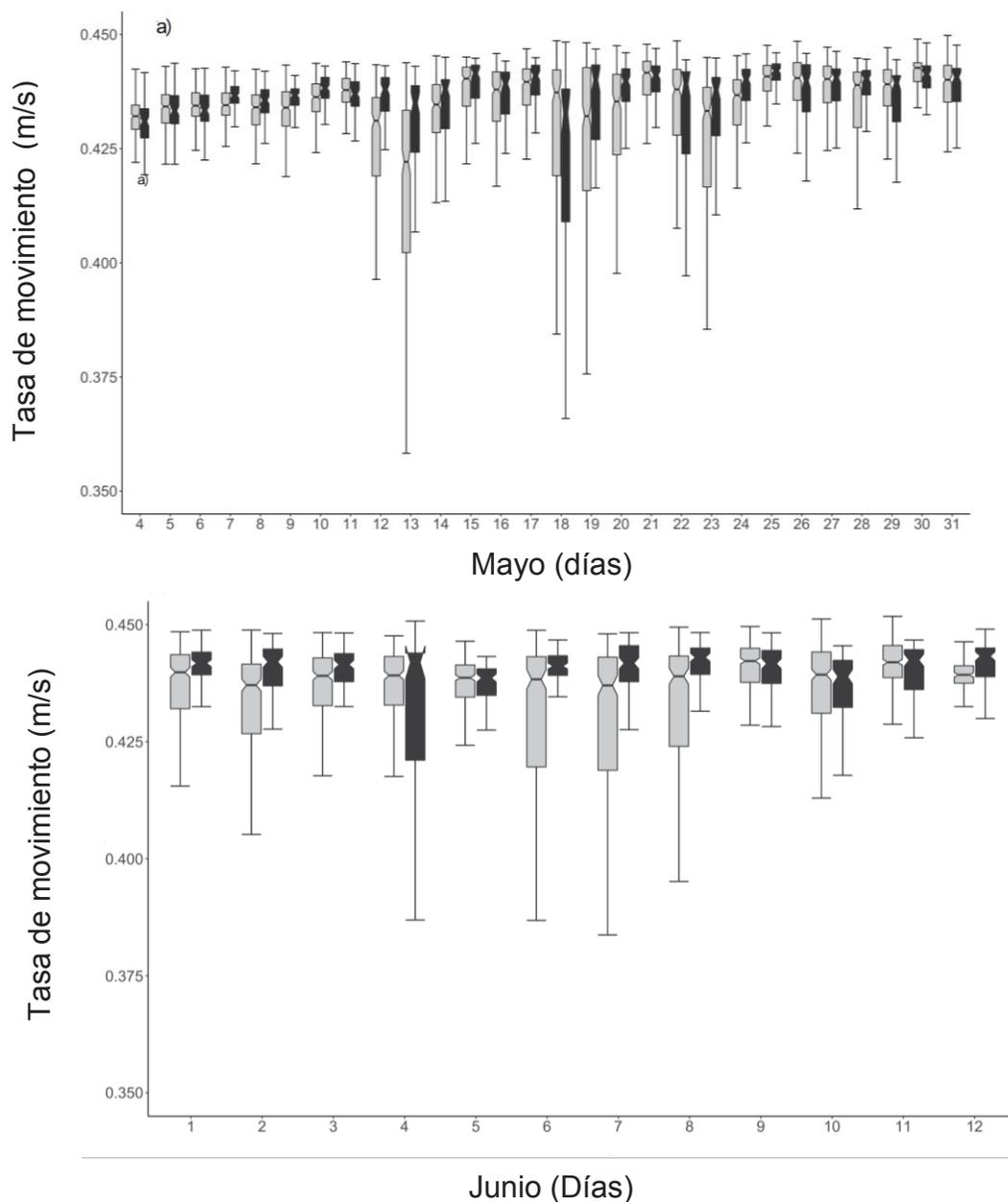


Figura 15. Tasa de movimiento para la Totoaba1, mostrando las diferencias entre el día (gris claro) y la noche (gris oscuro) para el mes de mayo y junio

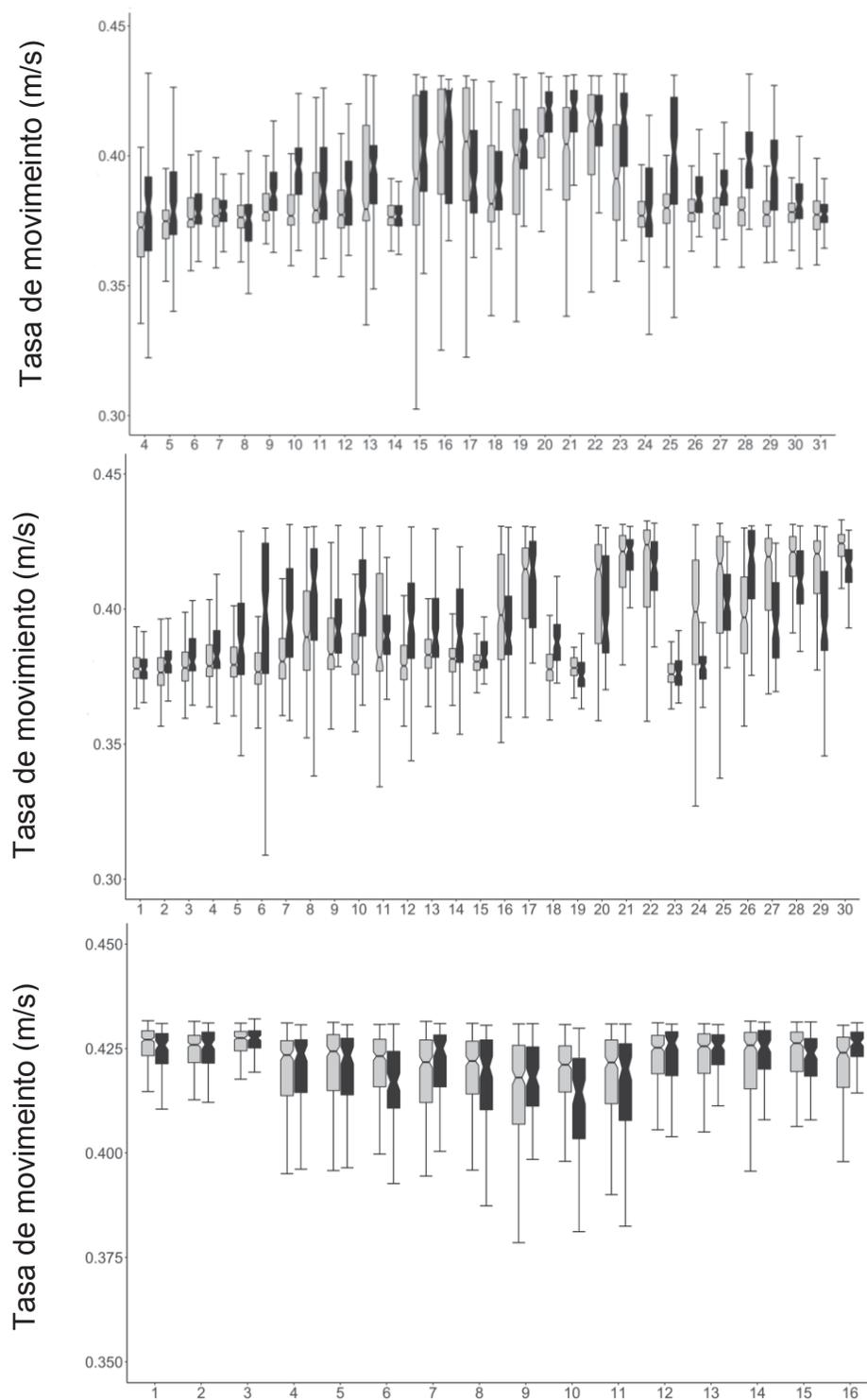


Figura 16. Tasa de movimiento para la Totoaba2 mostrando las diferencias entre el día (gris claro) y la noche (gris oscuro), para cada día del mes de mayo, junio y julio

7.7 Periodicidad de los movimientos verticales

Con relación a los Wavelets para identificar periodicidad en los registros de profundidad, se muestra un patrón diario en cada totoaba, aunque el comportamiento diario no fue consistente a lo largo del periodo de muestreo. El análisis mostró un patrón cíclico de 24 hrs para la Totoaba1, es decir, un ciclo circadiano con mayor incidencia a finales de mayo y junio. También pudo observarse un ciclo de 12 hrs con menor frecuencia a lo largo de todo el periodo de muestreo (Fig. 17). La Totoaba2 también mostró un ciclo diario desde mediados de mayo a junio, así como un patrón cada 12 hrs, aunque este fue más evidente que el caso previo. Adicionalmente, en la Totoaba2, se observó un patrón cada 5 días durante los primeros días del mes de Julio (Fig. 18).

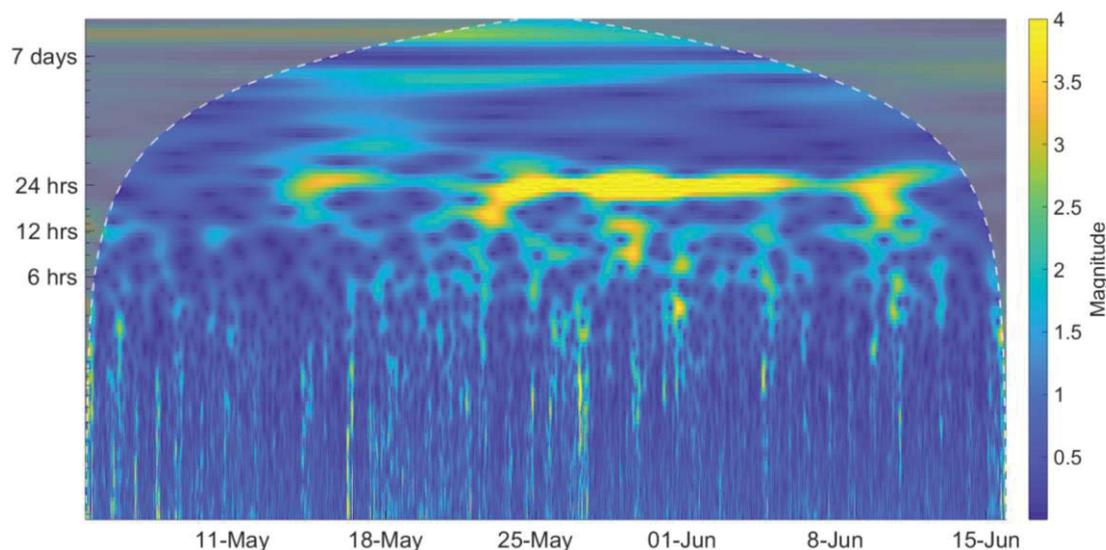


Figura 17. Transformación Wavelet continua para la Totoaba1, donde se observan patrones cíclicos en registros de profundidad y como estos cambian a través del tiempo monitoreado. El eje x representa la fecha desde el inicio del marcado, El eje y es el periodo del del patrón cíclico. Los patrones fuera del cono de influencia no son considerados debido al efecto de borde

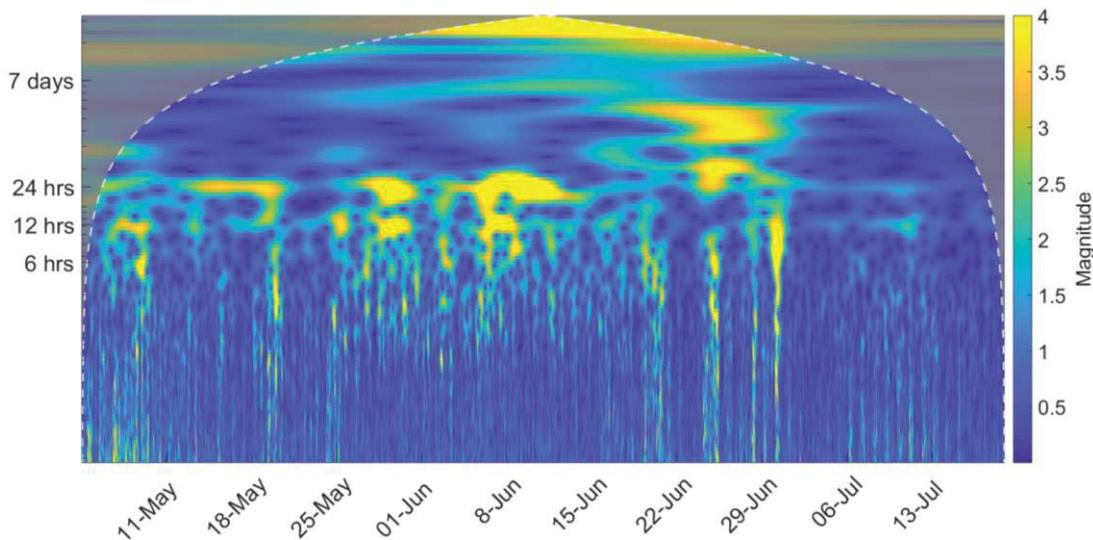


Figura 18. La transformación Wavelet continua para la Totoaba2, donde se observan los patrones cíclicos en registros de profundidad y como estos cambian a través del tiempo monitoreado. El eje x representa la fecha desde el inicio del mercado. El eje y es el periodo del patrón cíclico. Los patrones fuera del cono de influencia no son considerados debido al efecto de borde

7.8 Caracterización de los movimientos verticales

El modelo oculto de Markov identificó para la Totoaba1 tres estados de movimiento, mientras que para la Totoaba2 identificó 4, cuya distribución de probabilidad se observa en la figura 19, los cuales se caracterizaron de la siguiente manera: Estado 1, movimientos cercanos a la superficie ocurridos durante los primeros días de mayo, con un desplazamiento de ~ 20 m de profundidad (± 5 m DE). Estado 2, descensos ocurridos en mayo y junio (40.4 ± 4.9 m DE). Estado 3, ascensos entre mayo y junio (30 ± 2.7 m DE). Estado 4, inmersiones profundas en el mes de julio (70.7 ± 5.22 DE). La secuencia más probable se observa en la figura 20. Por otro lado, el estado 2 y 3 ocurren simultáneamente (Figs. 21-24), y el Estado 4 solo está presente en la Totoaba2 (Fig. 25).

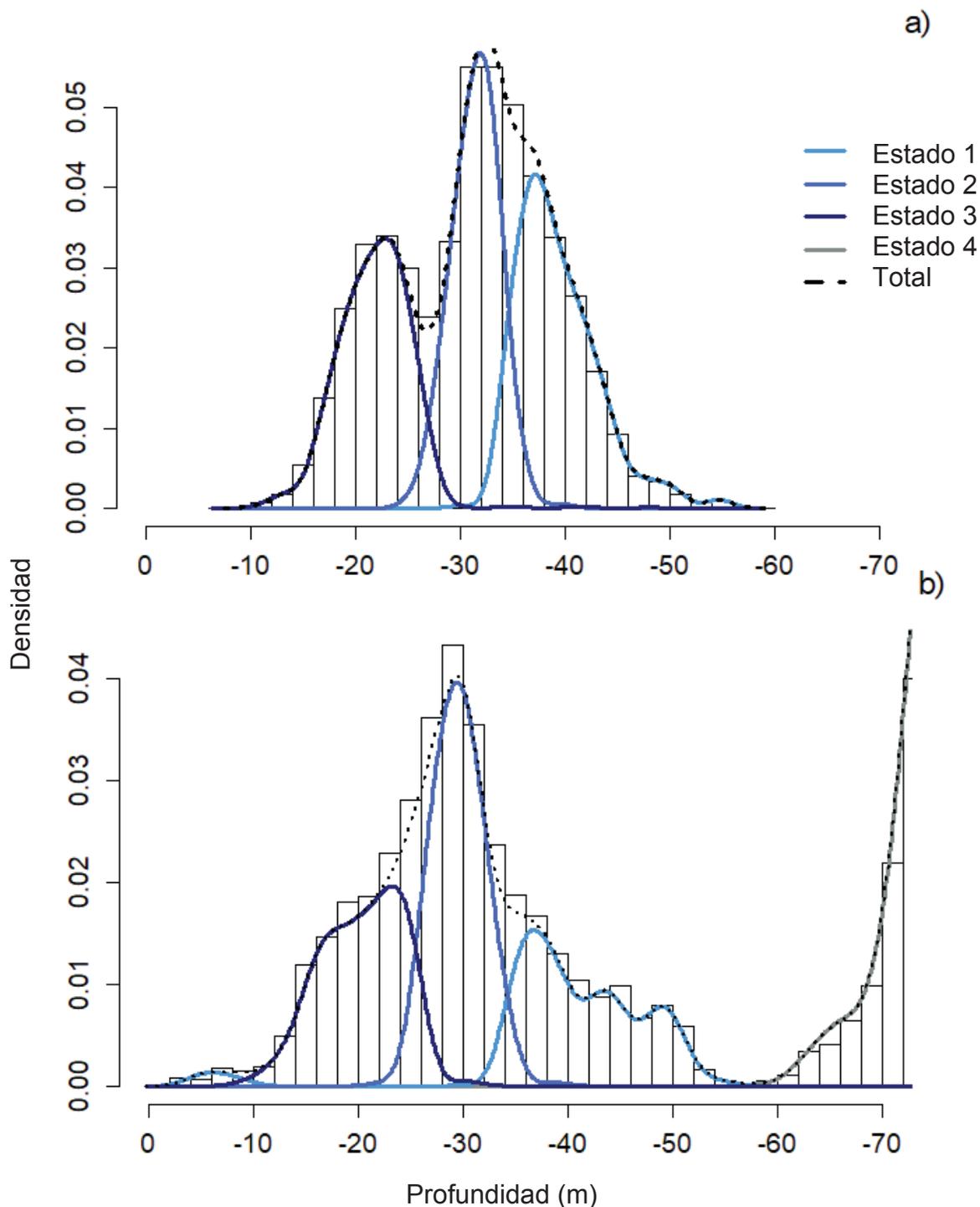


Figura 19. Histograma de la densidad de la profundidad para la a) Totoaba1 y b) Totoaba2, las líneas punteadas muestran cada una de los estados de comportamiento y las líneas azules muestran la distribución marginal, es decir, la variabilidad total explicada por el modelo

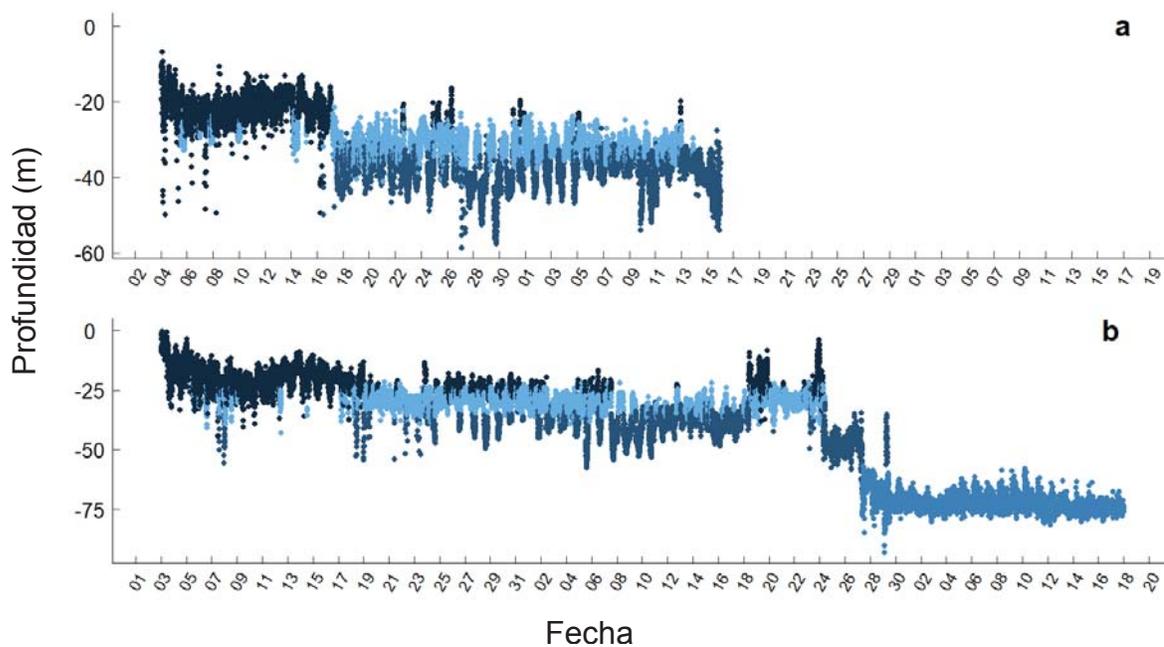


Figura 20. Secuencia más probable de estados para el caso de la a) Totoaba1 y b) Totoaba2. En el que cada tono de color hace referencia a un estado de comportamiento particular

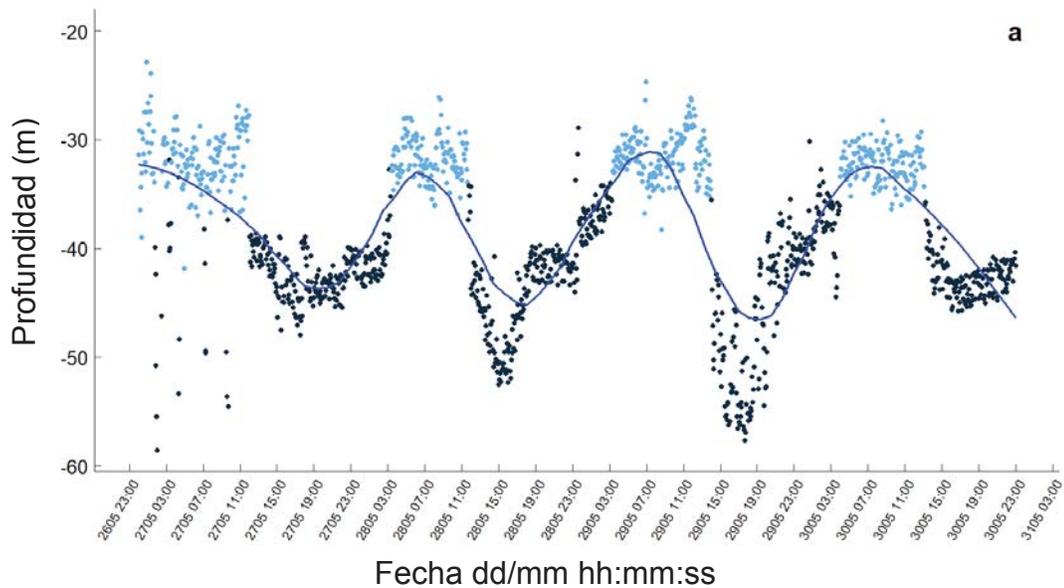


Figura 21. Serie temporal para la Totoaba1, donde se observa la frecuencia más probable de los estados de comportamiento para 4 días de mayo. Estado 2 descensos (azul marino) y Estado 3 ascensos (azul)

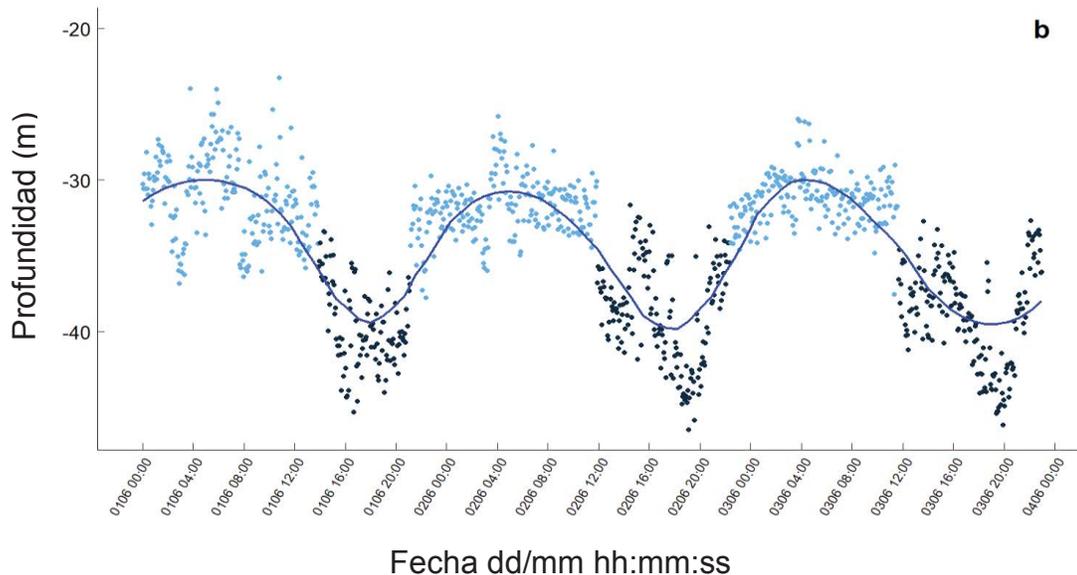


Figura 22. Serie temporal para la Totoaba1, donde se observa la frecuencia más probable de los estados de comportamiento en junio. Estado 2 descensos (azul marino) y Estado 3 ascensos (azul)

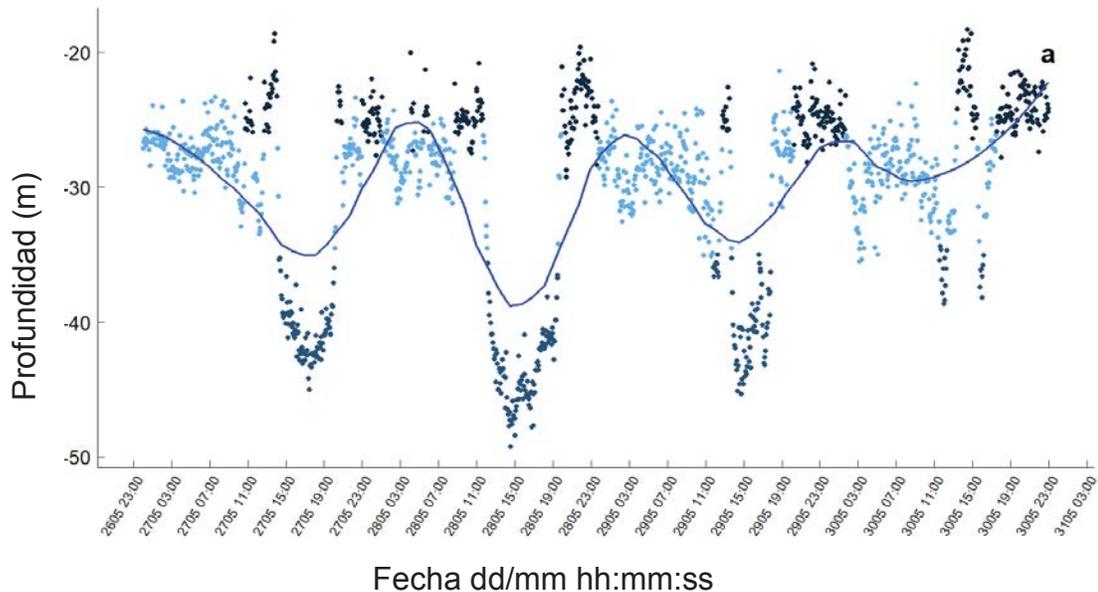


Figura 23. Serie temporal para la Totoaba2, donde se observa la frecuencia más probable de los estados de comportamiento en mayo. Estado 1, registros más somero; Estado 2, descensos (azul marino) y Estado 3 ascensos (azul)

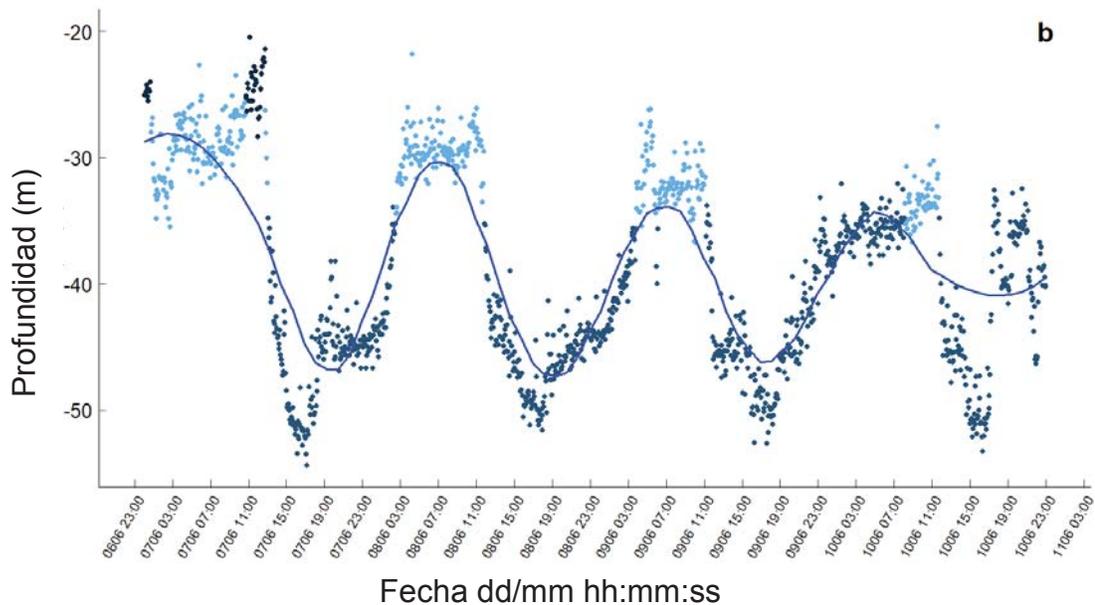


Figura 24. Serie temporal para la Totoaba2, donde se observa la frecuencia más probable de los estados de comportamiento para 4 días de junio. Estado 2, descensos (azul marino) y Estado 3 ascensos (azul)

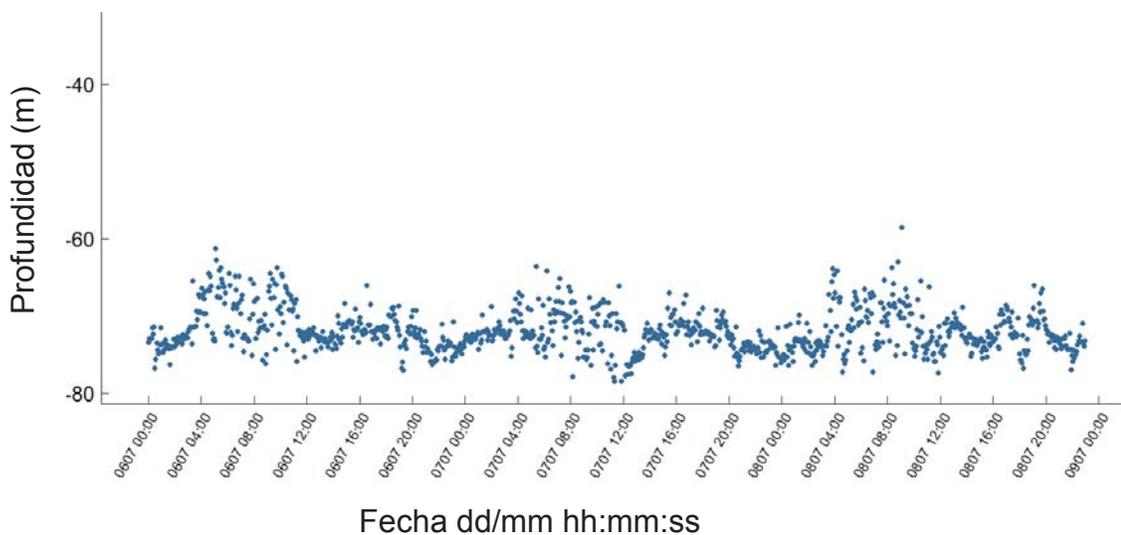


Figura 25. Serie temporal para la Totoaba2, donde se observa la frecuencia más probable de los estados de comportamiento para 4 días de julio, en particular del estado 4

7.9 Caracterización de los movimientos verticales y la aceleración

Con relación a los estados de aceleración predominantes en los estados de profundidad se pudo observar que existieron diferencias significativas para todas las profundidades, sin embargo, la probabilidad de que el estado de aceleración alta o baja ocurriera es muy similar entre ellos (Tabla XI).

Tabla XII. Prueba X^2 para la relación entre estados de comportamiento de profundidad y aceleración.

Estados profundidad	P1= Baja, P2=Alta, Chi-cuadrada = X^2		
1	$P_1=0.54$	$P_2=0.45$	$X^2=97, p<0.05$
2	$P_1=0.43$	$P_2=0.56$	$X^2=280.24, p<0.05$
3	$P_1=0.50$	$P_2=0.49$	$X^2=4.7, p<0.02$
4	$P_1=0.85$	$P_2=0.14$	$X^2=1304.6, p<0.05$

Los movimientos verticales caracterizados fueron de tres tipos. El primero fue caracterizado por una forma V, con descensos de más de 10 m y 8 h de tiempo de inmersión alrededor de las 15:00 h, durante este tipo de movimiento todo el tiempo se observó un movimiento oscilatorio (Fig. 26). Una variación en este movimiento es que los descensos fueron rectos de mayor alcance (~20 m) y los ascensos fueron con movimientos oscilatorios (Fig. 27). Un segundo movimiento en forma de U, con descensos y ascensos rectos seguidos de movimientos oscilatorios después del descenso y después del ascenso. Estos movimientos también ocurrieron alrededor de las 15:00 h con alrededor de 8 h de inmersión (Fig. 28). Finalmente, un tercer movimiento en forma de W, en el cual la amplitud del desplazamiento entre ascensos y descensos fue muy similar, estos fueron muy característicos cuando la totoba se encontraba en las mayores profundidades (Fig. 29), mientras que los movimientos en forma de U y V fueron más frecuentes durante finales de Mayo y principios de Junio.

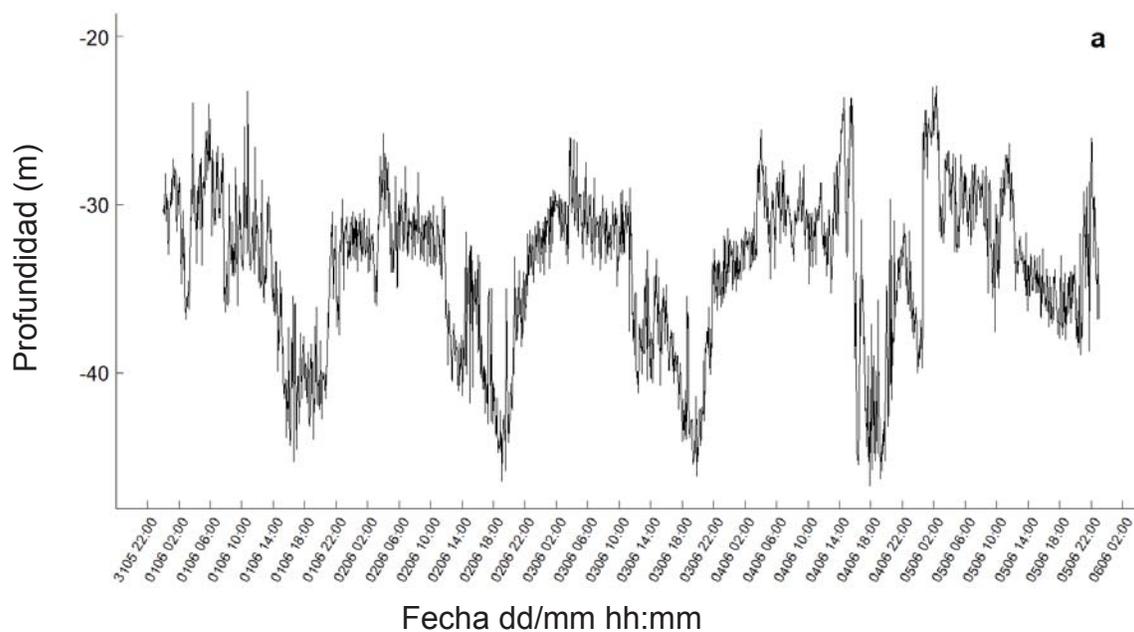


Figura 26. Desplazamiento en forma de V, con una amplitud de desplazamiento de más de 20 m y alrededor de 8 hrs de inmersión, seguido de un desplazamiento oscilatorio en un estrato superior entre inmersiones

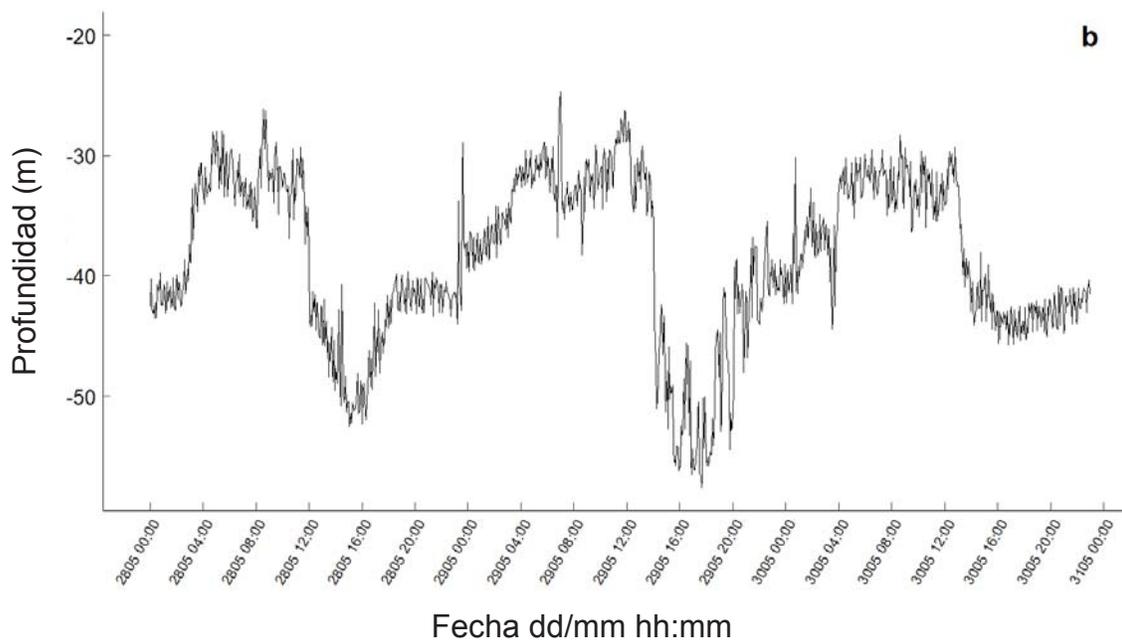


Figura 27. Variación del movimiento en forma de V, en el que los descensos fueron rectos y los ascensos presentaron movimientos oscilatorios

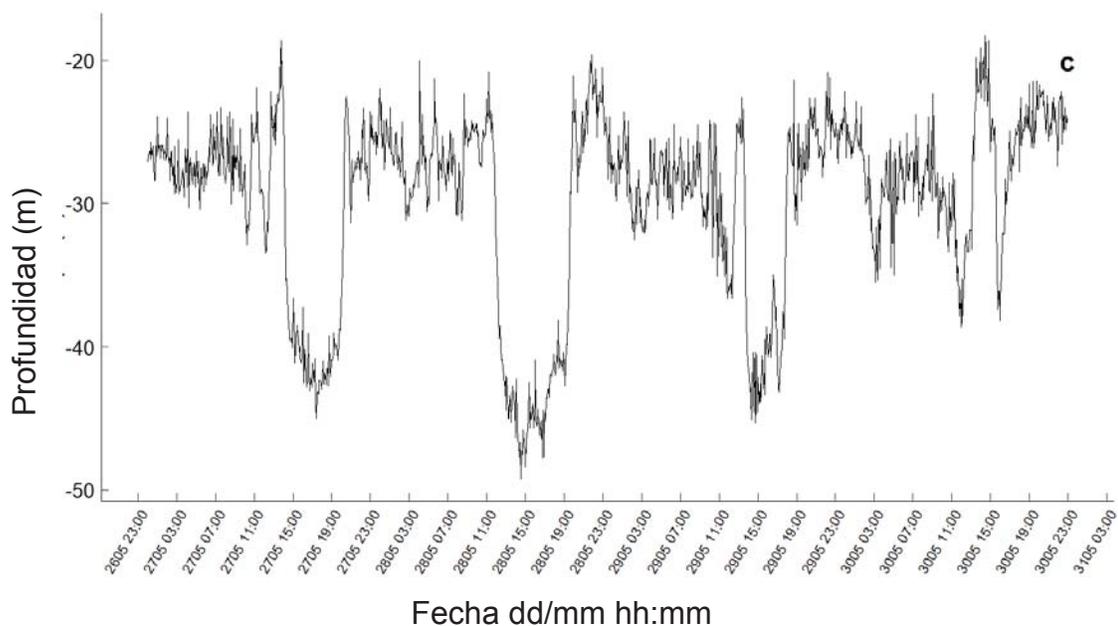


Figura 28. Movimientos verticales en forma de U, con movimientos de ascenso y descenso rectos, seguidos de movimientos oscilatorios en la capa más profunda y en la más somera de la inmersión

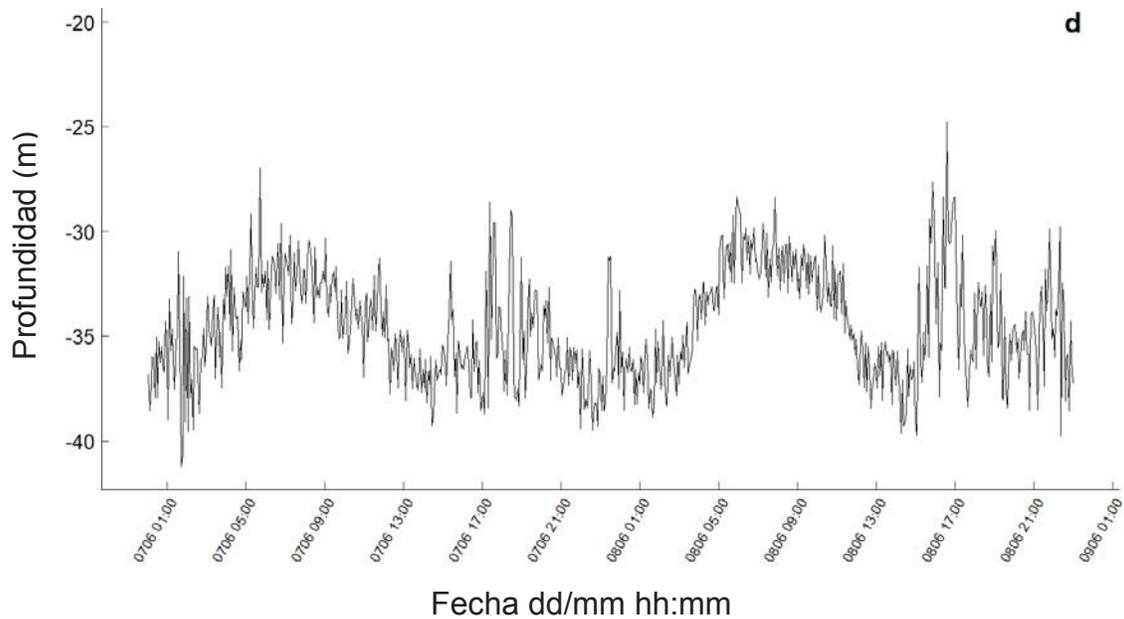


Figura 29. Movimientos verticales en forma de W en el cual la amplitud del desplazamiento entre ascenso y descenso fue muy similar

8. DISCUSIÓN

Solo tres PSATs fueron físicamente recuperadas de las diez marcas colocadas inicialmente, pero solo dos fueron analizadas con información de 43 y 75 días. La longitud total de las totoabas tuvieron un rango de 107 a 159 cm (134 ± 0.14 cm, media \pm DE); acorde al tamaño de primera madurez de 124 cm de longitud total descrita por De Anda-Montañez *et al.*, (2013), el 80% de los organismos capturados fueron adultos. Las posiciones geográficas a lo largo del seguimiento no pudieron ser calculadas debido a la mala calidad de los registros de incidencia luminosa, una posible explicación es que la zona de las grandes islas, donde fueron liberadas las marcas se caracteriza por presentar fuertes corrientes de marea causando turbulencia en la columna de agua. Se ha reportado que las especies de peces que viven en profundidades cercanas a 300-400 m, o realizan inmersiones frecuentemente durante el amanecer o atardecer, o residen en aguas costeras turbias, pueden generar posiciones geográficas incorrectas debido a problemas con lecturas erróneas debido a la sensibilidad de la luz (Morais y Daverat, 2016).

La posición geográfica de liberación prematura del 50% de la marcas colocadas coincide con la ruta migratoria (Flanagan y Hendrickson, 1976; Márquez-Farías y Rosales-Juárez, 2013; Valenzuela-Quiñonez *et al.*, 2015).

Los resultados del presente estudio indican que la temperatura influyó sobre los movimientos verticales de los organismos marcados. El rango preferido de temperatura fue de 21 ° a 23 °C, consistente con el rango de temperatura superficial del mar (15 °-29 °C) reportado durante la captura de juveniles y adultos en el Alto Golfo de California antes de la prohibición de su captura (Hernández-Aguilar *et al.*, 2017; True *et al.*, 1997). El desplazamiento de una totoaba marcada a aguas más profundas coincide con el incremento en la temperatura superficial del mar y la preferencia de ambos organismos por permanecer en un rango definido de temperatura, y apoya que dicha variable es clave para el movimiento y el hábitat ocupado por totoaba. Sin embargo, dado el pequeño número de

muestras, es necesario realizar más seguimientos y por un tiempo más prolongado para reafirmar que el movimiento y hábitat ocupado es afectado por la temperatura y/u otras condiciones oceanográficas.

Estudios previos sobre totoaba habían sugerido que sus movimientos en el Golfo de California eran influenciados por dos factores, temperatura y alimento, de tal manera que se desplazaba en el Golfo hacia las grandes islas buscando aguas frías y ricas en nutrientes (Flanagan y Hendrickson, 1976; Márquez-Farías y Rosales-Juárez, 2013; Valenzuela-Quíñonez *et al.*, 2015) y como consecuencia un área con alta productividad biológica. Esto coincide con el área de captura de las totoabas marcadas y como resultado la liberación prematura de las marcas, donde se ha reportado que tiene los registros más bajos de temperatura durante el año en el Golfo de California (Lluch-Cota *et al.*, 2007; Marinone y Lavín, 2003; Soto-Mardones *et al.*, 1999). Además, esta zona tiene una serie de características como tener una fuerte corriente de marea que causa turbulencia a través de la columna de agua, alcanzando más de 50 m de profundidad, dando como resultado la resuspensión de los sedimentos y trayendo consigo nutrientes y agua fría a la superficie (Alvarez-Borrego, 2010). Estos eventos incrementan la productividad, generando la abundancia de pelágicos menores, entre ellos, anchoveta bocona (*Cetengraulis mysticetus*). Especies que han sido reportadas como el mayor componente de la dieta de totoaba (De Anda-Montañez *et al.*, 2013; Román-Rodríguez, 1989).

Cisneros-Mata *et al.*, (1995) sugirieron que el desplazamiento de la totoaba hacia el sur en el Golfo de California era consecuencia de la migración de las sardinas. Recientemente, Rubio-Rodríguez *et al.*, (2018) mencionan que las sardinas y anchovetas son abundantes en la columna de agua en un rango de 30-40 m de profundidad en la región de las grandes islas, lo cual es consistente con la profundidad preferida por los individuos marcados. Entonces, los movimientos horizontales y verticales de la totoaba probablemente si estén relacionados al desplazamiento de sus presas. En otras especies de peces, el desplazamiento a

media agua sugiere que esta puede ser una estrategia preferencial cuando el fondo del océano cambia continuamente, mientras una profundidad máxima sostenida podría ser llevada en un fondo continuo (Hobson *et al.*, 2009). Desde el Alto Golfo de California hasta la Isla Ángel de la Guarda, donde las totoabas fueron capturadas y las marcas satelitales fueron liberadas, la batimetría se caracteriza por tener un escenario complejo, desde áreas tan someras de 10 m hasta cuencas de ~ 200 a 2000 m de profundidad y crestas de mareas en promedio de 8-9 m de relieve vertical (Alvarez *et al.*, 2009). Por lo que, el desplazamiento a media agua de la totoaba podría ser estratégico para evitar un gasto energético.

Los organismos marcados realizaron movimientos verticales consistentes con descensos durante las horas luz y ascensos con las horas oscuridad. Abundantes pequeños peces pelágicos, tales como; la anchoveta bocona, son principalmente localizados en aguas someras (menos de 25 m) en la noche y con desplazamientos en un amplio rango de distribución durante las horas luz (Rubio-Rodríguez *et al.*, 2018). Entonces, los movimientos verticales de los organismos marcados probablemente reflejen un comportamiento asociado a la alimentación. Estudios relacionados con el movimiento en otros sciaenidos han resultado ser consistentes con la marea, tales como; *Argyrosomus japonicus* (Næsje *et al.*, 2012) y *Cynoscion regalis* (Turnure *et al.*, 2015), donde se ha sugerido que estas especies parecen usar las mareas como una estrategia de alimentación minimizando el gasto de energía en sus movimientos, por alimentarse de sus presas que siguen las mareas. Aunque la influencia de la fase lunar no fue bien diferenciada en este estudio, es conocido que el Alto Golfo de California es una región donde la amplitud de marea puede llegar a ser > 7 m, con una velocidad de $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Alvarez-Borrego, 2010; Lavin *et al.*, 1998). Además, la colecta científica de organismos durante la época reproductiva coincidió con el ciclo de marea, este hecho fue observado durante los 4 años de muestreo para evaluar el estatus de la población (Com per.De Anda *et al.*, 2013).

Los sciaenidos en su mayoría son peces de hábitos demersales, aunque algunos permanecen una considerable parte de su tiempo en el estrato de la columna de agua (Chao, 1978). Usualmente, son capturados con redes de arrastre, las cuales son remolcadas a lo largo del piso marino, pero reciente evidencia muestra que algunas especies pasan una gran parte de su tiempo en capas intermedias en la columna de agua más que en el fondo, donde hay un rol general en el que los peces permanecen en el fondo durante el día y por la noche se mueven a aguas más superficiales (Beamish, 1966; Ramcharitar *et al.*, 2006).

En este estudio, los organismos marcados presentaron movimientos verticales en ciclos de 24 horas, aunque no fueron constantes a lo largo del todo el experimento. Hay una amplia literatura acerca de los factores que impulsan los movimientos verticales, entre los más importantes se encuentran mencionados la alimentación y la regulación fisiológica, que a su vez están relacionadas con variables físicas (Braun *et al.*, 2015). Los movimientos verticales en peces pelágicos son una característica descrita como una estrategia usada en el proceso de alimentación, termoregulación, navegación y ahorro energético, entre otras; estos movimientos pueden ocurrir en periodos de segundos a escalas de años (Andrzejczek *et al.*, 2019).

Una potencial explicación a los movimientos verticales de totoaba es que se encuentren relacionados a su comportamiento de alimentación, el cual a su vez esté asociado a la distribución de sus presas. Como anteriormente se mencionó, la totoaba se alimenta de pequeños peces pelágicos de los cuales se ha reportado que realizan migraciones verticales diarias, permaneciendo en el día a mayores profundidades y durante la noche en aguas más someras (Rubio-Rodríguez *et al.*, 2018). Se ha propuesto que los movimientos verticales oscilatorios son una estrategia de alimentación en la cual se incrementa la probabilidad de detectar por medio de señales (olfatoria, visual, electrosensorial) la presencia de alimento (Klimley *et al.*, 2002). Otra posible explicación, es la búsqueda de adecuadas condiciones ambientales. Variables físicas como la temperatura, luz y oxígeno han

sido propuestas como detonadores de movimientos verticales (Braun *et al.*, 2015). En este caso los organismos marcados mostraron movimientos verticales fuertemente asociados con un rango preferencial de temperatura (21-23 °C). La incidencia luminosa es un factor que también se ha registrado como detonador de movimientos verticales, relacionado a su vez con el proceso de alimentación, en este caso los ascensos y descensos de totoaba no ocurrieron durante todo el seguimiento completo, lo que podría haber influido en el que las horas luz no fueron estadísticamente significativas. Sin embargo, esto no implica que las diferencias entre día y noche no sean biológicamente importantes. Lo cual necesita corroborarse con estudios de un mayor número de organismos. Es conocido que los peces cambian su comportamiento y requerimientos de hábitat conforme crecen (Kramer y Chapman, 1999). En este sentido es necesario incrementar el número de muestras, la cobertura espacial y temporal, dado que los resultados de este estudio pueden no ser representativos de todos los estados ontogénicos de totoaba.

Por otro lado, en el presente estudio en los movimientos verticales de totoaba se identificaron patrones diarios en sus inmersiones, se describieron y se asociaron a posibles comportamientos. De la clasificación de movimientos verticales descritos por Andrzejczek *et al.*, (2019) para peces epipelágicos, nuestros resultados coinciden con los movimientos en forma de yoyo que ocurren sobre un periodo de pocos minutos a horas, tanto los de forma de V como U, si bien estos movimientos pueden ocurrir en la superficie o en el fondo en nuestro caso ocurrieron en un estrato medio de la columna de agua.

Seis de las 10 marcas colocadas inicialmente emitieron señal de manera prematura al sistema satelital Argos, mientras el resto no envió señal al satélite. Broell *et al.* (2016), quien uso el mismo tipo de marcas satelitales junto con marcas acústicas en peces demersales, mencionan que algunas de las marcas que colocaron fueron liberadas prematuramente y no enviaron información al satélite, aunque las causas no fueron mencionadas. La razón por la cual fallan las marcas

satelitales son diversas, Musyl *et al.* (2011) mencionan que un gran porcentaje de las marcas (80%) son extraviadas antes de la fecha programada de liberación; las causas de la liberación prematura mencionadas incluyen la falla de la batería, el daño de la antena o en el sistema de liberación, un incremento en la fuerza de dragado como un resultado de la bioacumulación o la infección del área donde fue marcado el organismo. En nuestro caso, las marcas transmitieron señal antes de la fecha de liberación programada, lo que podría sugerir que los peces fueron recapturados.

Cinco de las seis marcas fueron liberadas en diferentes tiempos y cercano entre ellas, en un área desolada fuera de los límites de la Reserva de la Biosfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado, donde es conocido por los lugareños como sitio ideal para la pesca furtiva de totoaba. Como observación adicional, durante los muestreos para el estudio de Valenzuela-Quiñonez *et al.* (2015), se tuvo acceso al sitio y se pudo apreciar que esa área es tiradero de cadáveres de organismos de totoaba.

Es poco probable que dos meses después de haber sido marcados hayan muerto por estrés del proceso de captura-marcado-liberación o infección. Se sabe que el efecto de estrés por manipulación se ve reflejado en movimientos erráticos, principalmente en los movimientos verticales, horas o días después de haber sido marcados (Comfort y Weng, 2015), en nuestro caso los resultados de los movimientos verticales de las dos marcas recuperadas muestran un patrón similar en registros de profundidad después del proceso de marcado y durante el tiempo en que permanecieron en el pez.

A pesar de la liberación prematura, la información proporcionada en este estudio provee los primeros reportes de los movimientos verticales de esta especie en el área de estudio. Los resultados mostraron que, después de la reproducción, ambos individuos migran al sur del Golfo de California a media agua buscando una temperatura particular (21-23 °C). Este patrón podría reflejar su preferencia por un hábitat específico durante el verano, sin embargo, un

seguimiento más prologado a través del año e incluyendo más individuos es necesario para confirmar esta información. Sin embargo, este conocimiento sirve como premisa para el mejoramiento de planes de conservación de la especie, en el cual exhorta a considerar que es la totoaba puede ser susceptible a captura incidental a media columna de agua y que su rango preferencial de temperatura es muy específico, de tal manera que un incremento en la temperatura del agua por efecto de calentamiento global puede alterar sus movimientos.

9. CONCLUSIONES

- El movimiento hacia el sur en el Golfo de California de las dos totoabas analizadas coincide con la migración teórica.
- La temperatura influyó sobre los movimientos verticales, dado que ambas totoabas prefirieron un rango de 21°-23 °C y una de ellas descendió en profundidad conforme se incrementó la temperatura superficial del mar.
- Permanecieron en el estrato medio de la columna de agua, realizando movimientos verticales con ascensos y descenso, que probablemente estén relacionados con la distribución de sus presas.
- Se identificaron 4 posibles estados de comportamiento de la totoaba asociados a la profundidad y dos a los acelerómetros.

10. LITERATURA CITADA

- Abascal, F.J., J. Mejuto, M. Quintans, A. Ramos-Cartelle 2010. Horizontal and vertical movements of swordfish in the Southeast Pacific. *ICES J. Mar. Sci.* 67(3):466-474.
- Afonso, P., N. Mcginty, G. Graca, J. Fontes, M. Inácio, A. Totland, G. Menezes 2014. Vertical Migrations of a Deep-Sea Fish and Its Prey. *PLoS One.* 9(5):1-10.
- Alvarez-Borrego, S. 2010. Physical, chemical and biological oceanography of the Gulf of California. En: Brusca R.C. (eds.) *The Gulf of California Biodiversity and Conservation.* The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum,
- Alvarez, L.G., F. Suárez-Vidal, R. Mendoza-Borunda, M. González-Escobar 2009. Bathymetry and active geological structures in the Upper Gulf of California. *Bol. la Soc. Geol. Mex.* 61(1):129-141.
- De Anda-Montañez, J.A., F.J. García-De León, T. Zenteno-Savin, E.F. Balart-Paez, L.C. Méndez-Rodríguez, M.J. Bocanegra-Castillo, S. Martínez-Aguilar, L. Campos-Dávila, M.J. Román-Rodríguez, F. Valenzuela-Quiñonez, M.E. Rodríguez-Jaramillo, M.E. Meza-Chávez, J.J. Ramírez-Rosas, I.J. Saldaña-Hernández, N.O. Olguín-Monroy, M.E. Martínez-Delgado 2013. Estado de salud y estatus de conservación de la(s) población(es) de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) en el Golfo de California: una especie en peligro de extinción. Informe Final, SNIB-CONABIO. Proyecto No. HK050/10, .
- Andrzejaczek, S., A.C. Gleiss, C.B. Pattiaratchi, M.G. Meekan 2019. Patterns and drivers of vertical movements of the large fishes of the epipelagic. *Rev. Fish Biol. Fish.* 29(2):335-354.
- Argote, M.L., A. Amador, M.F. Lavín 1995. Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. 100(C8):16,103-16,118.
- Arvizu, J., H. Chávez 1972. Sinopsis sobre la biología de la totoaba, *Cynoscion macdonaldi* Gilbert, 1890. *FAO Fish. Synopsis.* 108(1):26.
- Badan-Dangon, A., C.E. Dorman, M.A. Merrifield, C.D. Winant 1991. The lower atmosphere over the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 96(C9):16877-16896.
- Barrera-Guevara, J.C. 1990. The conservation of *Totoaba macdonaldi* (Gilbert), (Pisces: Sciaenidae), in the Gulf of California, Mexico. *J. Fish Biol.* 37:201-202.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, S. Walker 2015. *Fitting Linear Mixed-Effects*

- Models Using lme4. J. Stat. Softw. 1(67):1-48.
- Beamish, F.W.H. 1966. Vertical Migration by Demersal Fish in the Northwest Atlantic. J. Fish. Res. Board Canada. 22(1):109-139.
- Bessudo, S., G. a Soler, P. a Klimley, J. Ketchum, R. Arauz 2011. Vertical and Horizontal Movements of the Scalloped Hammerhead Shark (*Sphyrna Lewini*) Around Malpelo and Cocos Islands (Tropical Eastern Pacific) Using Satellite Telemetry. Boletín Investig. Mar. Costeras. 40:91-106.
- Block, B.A., H. Dewar, C. Farwell, E.D. Prince 1998. A new satellite technology for tracking the movements of Atlantic bluefin tuna. Proc. Natl. Acad. Sci. 95(16):9384-9389.
- Block, B.A., H. Dewar, S. Blackwell, T.D. Williams, E.D. Prince, C.J. Farwell, A.M. Boustany, S.L.H. Teo, A.C. Seitz, A. Walli, D. Fudge 2001. Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. Science (80-.). 293:1310-1314.
- Bolar, K. 2019. STAT: Interactive document for Working with Basic Statistical Analysis. .
- Bone, Q., R.H. Moore 2008. Biology of Fishes. Taylor & Francis Group, New York.
- Braun, C.D., M.B. Kaplan, A.Z. Horodysky, J.K. Llopiz 2015. Satellite telemetry reveals physical processes driving billfish behavior. Anim. Biotelemetry. 3(1):2.
- Brill, R., M. Lutcavage, G. Metzger, P. Bushnell, M. Arendt, C. Watson, D.G. Foley 2002. Horizontal and vertical movements of juvenile bluefin tuna (*Thunnus thynnus*), in relation to oceanographic conditions of the western North Atlantic, determined with ultrasonic telemetry. Fish. Bull. 100:155-167.
- Broell, F., T. Noda, S. Wright, P. Domenici, J.F. Steffensen, J.-P. Auclair, C.T. Taggart 2013. Accelerometer tags: detecting and identifying activities in fish and the effect of sampling frequency. J. Exp. Biol. 216(8):1522-1522.
- Broell, F., A.D. Taylor, M.K. Litvak, A. Bezanson, C.T. Taggart 2016. Post-tagging behaviour and habitat use in shortnose sturgeon measured with high-frequency accelerometer and PSATs. Anim. Biotelemetry. 4(11):1-13.
- Chao, L.N. 1978. Sciaenidae. En: Fischer W. (eds.) FAO species identification sheets for fishery purposes.
- Chiang, W.C., M.K. Musyl, C.L. Sun, S.Y. Chen, W.Y. Chen, D.C. Liu, W.C. Su, S.Z. Yeh, S.C. Fu, T.L. Huang 2011. Vertical and horizontal movements of sailfish (*Istiophorus platypterus*) near Taiwan determined using pop-up satellite tags. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 397(2):129-135.

- Chute, G.R. 1928. The totuava fishery of the California Gulf. Calif. Fish Game. 14(4):275-281.
- Cisneros-Mata, M.A., G. Montemayor-López, M.J. Román-Rodríguez 1995. Life History and Conservation of Totoaba Macdonaldi. Soc. Conserv. Biol. 9(4):806-814.
- Comfort, C.M., K.C. Weng 2015. Vertical habitat and behaviour of the bluntnose sixgill shark in Hawaii. Deep. Res. Part II. 115:116-126.
- Core Team, R.C. 2018. R: A language and environment for statistical computing. .
- Demšar, U., K. Buchin, F. Cagnacci, K. Safi, B. Speckmann, N. Van de Weghe, D. Weiskopf, R. Weibel 2015. Analysis and visualisation of movement: an interdisciplinary review. Mov. Ecol. 3(1):5.
- Flanagan, C.A., J.R. Hendrickson 1976. Observation on the commercial fishery and reproductive biology of the totoaba, *Cynoscion macdonaldi*, in the Northern Gulf of California. Fish. Bull. 74(3):531-544.
- Furukawa, S., Y. Tsuda, G.N. Nishihara, K. Fujioka, S. Ohshimo, S. Tomoe, N. Nakatsuka, H. Kimura, T. Aoshima, H. Kanehara, T. Kitagawa, W.C. Chiang, H. Nakata, R. Kawabe 2014. Vertical movements of Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) and dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) relative to the thermocline in the northern East China Sea. Fish. Res. 149:86-91.
- Garcés-Rodríguez, Y., L. Sánchez-Velasco, N. Díaz-Viloria, S.P.A. Jiménez-Rosenberg, V. Godínez, J. Montes-Arechiga, A. Munguia-Vega 2018. Larval distribution and connectivity of the endemic Sciaenidae species in the Upper Gulf of California. J. Plankton Res. 0(0):1-13.
- Goding, G. 1972. Analysis of tides. Univerity of Toronto Press,
- Hernández-Aguilar, S.B., T. Zenteno-Savin, J.A. De-Anda-Montañez, L.C. Méndez-Rodríguez 2017. Temporal variation in oxidative stress indicators in liver of totoaba (*Totoaba macdonaldi*) Perciformes: Sciaenidae. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom. 1-12.
- Hobson, V.J., D. Righton, J.D. Metcalfe, G.C. Hays 2007. Vertical movements of North Sea cod. Mar. Ecol. Prog. Ser. 347(October):101-110.
- Hobson, V.J., D. Righton, J.D. Metcalfe, G.C. Hays 2009. Link between vertical and horizontal movement patterns of cod in the North Sea. Aquat. Biol. 5(May):133-142.
- Hoolihan, J.P., J. Luo, F.J. Abascal, S.E. Campana, G. De Metrio, H. Dewar, M.L. Domeier, L.A. Howey, M.E. Lutcavage, M.K. Musyl, J.D. Neilson, E.S.

- Orbesen, E.D. Prince, J.R. Rooker 2011. Evaluating post-release behaviour modification in large pelagic fish deployed with pop-up satellite archival tags. ICES J. Mar. Sci. 68(5):880-889.
- Hussey, N.E., S.T. Kessel, K. Aarestrup, S.J. Cooke, P.D. Cowley, A.T. Fisk, R.G. Harcourt, K.N. Holland, S.J. Iverson, J.F. Kocik, J.E. Mills Flemming, F.G. Whoriskey 2015. Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. Science. 348(6240):1255642-1,1255642,9.
- Jorgensen, S.J., A.P. Klimley, A.F. Muhlia-Melo 2009. Scalloped hammerhead shark *sphyrna lewini*, utilizes deep-water, hypoxic zone in the gulf of California. J. Fish Biol. 74(7):1682-1687.
- Ketchum, J.T., A. Hearn, A.P. Klimley, E. Espinoza, C. Peñaherrera, J.L. Largier 2014. Seasonal changes in movements and habitat preferences of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) while refuging near an oceanic island. Mar. Biol. 161(4):755-767.
- Klimley, A.P., J. Castillo Geniz, I. Cabrera Mancilla 1993. Descripción de los movimientos horizontales y verticales del tiburón martillo *Sphyrna lewini*, del sur del Golfo de California, México. Ciencias Mar. 19(1):95-115.
- Klimley, A.P., S.C. Beavers, T.H. Curtis, S.J. Jorgensen 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. Environ. Biol. Fishes. 63:117-135.
- Kramer, D. I., M.R. Chapman 1999. Implications of fish home range size and relocation for marine reserve function. Environ. Biol. Fishes. 55:65-79.
- Lavin, M.F., M.V. Godínez, L.G. Alvarez 1998. Inverse-estuarine Features of the Upper Gulf of California. Estuarine, Coast. Shelf Sci. 47:769-795.
- Lavin, M.F., S.G. Marinone 2003. An overview of the physical oceanography of Gulf of California. En: Velasco-Fuentes O. et al. (eds.) Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 173-204p.
- Lluch-cota, S.E. 1999. Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. Oceanol. Acta. 23(6):731-740.
2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. Prog. Oceanogr. 73(1):1-26.
- Marinone, S.G., M.F. Lavín 2003. Residual flow and mixing in the large islands region of the central Gulf of California. En: Velasco Fuentes O. et al. (eds.) Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics. 213-236p.

- Márquez-Farías, J.F., F.J. Rosales-Juárez 2013. Intrinsic rebound potential of the endangered (*Totoaba macdonaldi*) population, endemic to the Gulf of California, México. *Fish. Res.* 147:150-153.
- McCauley, D.J., H.S. Young, R.B. Dunbar, J.A. Estes, B.X. Semmens, F. Micheli 2012. Assessing the Effects of large mobile predators on ecosystem connectivity. *Ecol. Appl.* 22(6):1711-1717.
- Morais, P., F. Daverat 2016. An introduction to Fish Migration. CRC Press, Taylor & Francis Group,
- Musyl, M.K., R.W. Brill, C.H. Boggs, D.S. Curran, K. Kazama, Thomas, P. Seki, Michael 2003. Vertical movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) associated with islands, buoys, and seamounts near the main Hawaiian Islands from archival tagging data. *Fish. Oceanogr.* 12(3):152-169.
- Musyl, M.K., M.L. Domeier, N. Nasby-Lucas, R.W. Brill, L.M. McNaughton, J.Y. Swimmer, M.S. Lutcavage, S.G. Wilson, B. Galuardi, J.B. Liddle 2011. Performance of pop-up satellite archival tags. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 433:1-28.
- Næsje, T.F., P.D. Cowley, O.H. Diserud, A.-R. Childs, S.E. Kerwath, E.B. Thorstad 2012. Riding the tide: Estuarine movements of a sciaenid fish, *Argyrosomus japonicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 460:221-232.
- Nakashima, F. 1916. *Cynoscion macdonaldi*, Gilbert. *Copeis.* 35:85-86.
- Nathan, R., W.M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz, P.E. Smouse 2008. Movement Research. *Pnas.* 105(49):19052-19059.
- Norcross, B.L., R.F. Shaw 1984. Oceanic and estuarine transport of fish eggs and larvae: a review. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113(2):153-165.
- Ortíz-Viveros, D. 1999. Regulación iónica y osmótica de los juveniles de *Totoaba macdonaldi* ante cambios de salinidad. Universidad Autónoma de Baja California,
- Peklova, I., N.E. Hussey, K.J. Hedges, M.A. Treble, A.T. Fisk 2012. Depth and temperature preferences of the deepwater flatfish Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in an Arctic marine ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 467:193-205.
- Peklova, I., N.E. Hussey, K.J. Hedges, M.A. Treble, A.T. Fisk 2014. Movement, depth and temperature preferences of an important bycatch species, Arctic skate *Amblyraja hyperborea* , in Cumberland Sound, Canadian Arctic. *Endanger. Species Res.* 23:229-240.
- Pittman, S.J., C.A. McAlpine 2001. Movements of marine fish and decapod

- crustaceans: process, theory and application. *Adv. Mar. Biol.* 44:205-294.
- Ramcharitar, J., D.P. Gannon, A.N. Popper 2006. Bioacoustics of Fishes of the Family Sciaenidae (Croakers and Drums). *Trans. Am. Fish. Soc.* 135(5):1409-1431.
- Rodríguez-García, O., E. Morales-Bojorquez, J.A. De-Anda-Montañez, F.J. García-De León, L. Campos-Dávila, H. Bervera-León, L. Rivera-Rodríguez 2019. New features on spatial distribution, age and growth of the protected species *Totoaba macdonaldi* in the Gulf of California. In press. Biotecnia.
- Román-Rodríguez, M.J. 1989. Análisis de los contenidos estomacales de la totoaba *Totoaba macdonaldi* (Gilbert 1891) (Pisces: Scianidae) durante la época reproductiva en la parte norte del Alto Golfo de California. Universidad Nacional Autónoma de México,
- Rosales-Juárez, F.J., E. Ramírez-González 1987. Estado actual sobre el conocimiento de la totoaba (*Cynoscion macdonaldi*, Gilbert 1890).
- Rubio-Rodríguez, U., H. Villalobos, M.O. Nevarez-Martinez 2018. Acoustic observations of the vertical distribution and latitudinal range of small pelagic fish schools in the Midriff Islands Region, Gulf of California, México. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 46(5):989-1000.
- Schaefer, K.M., D.W. Fuller, B.A. Block 2011. Movements, behavior, and habitat utilization of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Pacific Ocean off Baja California, Mexico, determined from archival tag data analyses, including unscented Kalman filtering. *Fish. Res.* 112(1-2):22-37.
- Seitz, A.C., D. Wilson, B.L. Norcross, J.L. Nielsen 2003. Pop-up Archival Transmitting (PAT) Tags : A Method to Investigate the Migration and Behavior of Pacific Halibut *Hippoglossus stenolepis* in the Gulf of Alaska. *Alaska Fish. Res. Bull.* 10(2):18.
- Sims, D.W., E.J. Southall, N.E. Humphries, G.C. Hays, C.J.A. Bradshaw, J.W. Pitchford, A. James, M.Z. Ahmed, A.S. Brierley, M.A. Hindell, D. Morritt, M.K. Musyl, D. Righton, E.L.C. Shepard, V.J. Wearmouth, R.P. Wilson, M.J. Witt, J.D. Metcalfe 2008. Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature.* 451(7182):1098-1102.
- Soto-Mardones, L., S.G. Marinone, A. Parés-Sierra 1999. Time and spatial variability of sea surface temperature in the Gulf of California. *Ciencias Mar.* 25(1):1-30.
- Subbey, S., K. Michalsen, G.K. Nilsen 2008. A tool for analyzing information from data storage tags: The continuous wavelet transform (CWT). *Rev. Fish Biol. Fish.* 18(3):301-312.

- Thorstad, E.B., A.H. Rikardsen, A. Alp, F. Okland 2013. The Use of Electronic Tags in Fish Research - An Overview of Fish Telemetry Methods. Turkish J. Fish. Aquat. Sci. 13(January):881-896.
- True, C.D., A.S. Loera, N.C. Castro 1997. Technical Notes: Acquisition of Broodstock of *Totoaba macdonaldi*: Field Handling, Decompression, and Prophylaxis of an Endangered Species. Progress. Fish-Culturist. 59(3):246-248.
- True, C.D. 2012. Desarrollo de la biotecnia de cultivo de *Totoaba macdonaldi*. Universidad Autonoma de Baja California,
- Turnure, J.T., K.W. Able, T.M. Grothues 2015. Patterns of intra-estuarine movement of adult weakfish (*Cynoscion regalis*): Evidence of site affinity at seasonal and diel scales. Fish. Bull. 113(2):167-179.
- Valenzuela-Quiñonez, F., F. Arreguín-Sánchez, S. Salas-Márquez, F.J. García-De León, J.C. Garza, M.J. Román-Rodríguez, J.A. De-Anda-Montañez 2015. Critically Endangered totoaba *Totoaba macdonaldi*: Signs of recovery and potential threats after a population collapse. Endanger. Species Res. 29(1):1-11.
- Wearmouth, V.J., D.W. Sims 2009. Movement and behaviour patterns of the critically endangered common skate *Dipturus batis* revealed by electronic tagging. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 380(1-2):77-87.
- Williams, J.J., Y.P. Papastamatiou, J.E. Caselle, D. Bradley, D. Jacoby 2018. Mobile marine predators: an understudied source of nutrients. Proceeding. Biol. Sci. 285:20172456.
- Wilson, R.P., C.R. White, F. Quintana, L.G. Halsey, N. Liebsch, G.R. Martin, P.J. Butler 2006. Moving towards acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in free-living animals: The case of the cormorant. J. Anim. Ecol. 75:1081-1090.
- Zucchini, W., I.L. MacDonald, R. Langrock 2016. Hidden Markov models for Time Series : An Introduction Using R. Taylor & Francis Group,
- Zuur, A.F., E.N. Ieno, N.J. Walker, A.A. Saveliev, G.M. Smith 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer,