



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



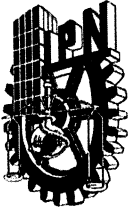
Caracterización del comportamiento gregario de los peces pelágicos menores en el golfo de California mediante métodos acústicos

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS
PRESENTA**

URIEL RUBIO RODRÍGUEZ

LA PAZ, B.C.S., OCTUBRE DE 2018



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 24 del mes de Septiembre del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"CARACTERIZACIÓN DEL COMPORTAMIENTO GREGARIO DE LOS PECES PELÁGICOS MENORES EN EL GOLFO DE CALIFORNIA MEDIANTE MÉTODOS ACÚSTICOS"

Presentada por el alumno:

RUBIO
Apellido paterno

RODRÍGUEZ
materno

URIEL
nombre(s)

Con registro:

B	1	4	0	3	0	4
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

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

LA COMISION REVISORA

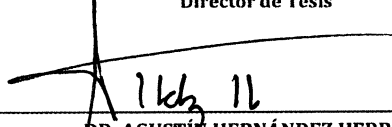
Directores de Tesis



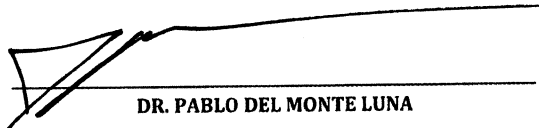
DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ
Director de Tesis



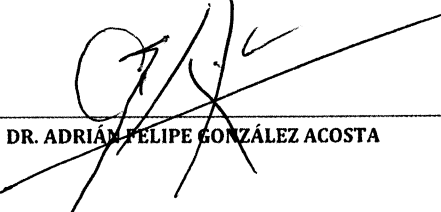
DR. MANUEL OTILIO NEVÁREZ MARTÍNEZ
2º. Director de Tesis



DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

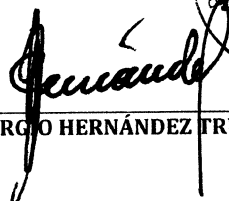


DR. PABLO DEL MONTE LUNA



DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN





**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 25 del mes de Octubre del año 2018

El (la) que suscribe M en C. URIEL RUBIO RODRÍGUEZ Alumno (a) del Programa

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro B140304 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. HÉCTOR VILLALOBOS ORTIZ y DR. MANUEL OTILIO NEVÁREZ MARTÍNEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"CARACTERIZACIÓN DEL COMPORTAMIENTO GREGARIO DE LOS PECES PELÁGICOS

MENORES EN EL GOLFO DE CALIFORNIA MEDIANTE MÉTODOS ACÚSTICOS"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo

sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la

siguiente dirección: urubio33@gmail.com - hvillalo@ipn.mx - manuel.nevarez@inapesca.gob.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

M en C. URIEL RUBIO RODRÍGUEZ

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

A mi esposa Jessica Adriana Navarro González y a nuestra hija Sira Valentina Rubio Navarro, por ser la parte emocional que se requería para un proceso de formación académica como lo es el doctorado. Sin ambas hubiera sido muy difícil llevar el barco a puerto.

A mis padres Dulce María Rodríguez Cuevas y José Luis Rubio Galindo, porque a pesar de la distancia siempre he tenido presente el apoyo de su parte, lo cual es valioso en los momentos buenos, pero se vuelve necesario durante los momentos difíciles. Sus enseñanzas desde hace 33 años me han convertido en la persona que soy y que en todo momento aspira a ser alguien mejor.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Héctor Villalobos por aceptarme como su discípulo, porque además de obtener enseñanzas técnicas, aprendí una nueva forma de comprender a la ciencia. Le agradezco la paciencia y valoro su amistad.

Al Dr. Manuel O. Nevárez Martínez por sus observaciones y su involucramiento con el trabajo, pero sobre todo por comprender la importancia que tienen este tipo de trabajos para el conocimiento biológico de los recursos mexicanos.

A mi comité de tesis: Dr. Adrián F. González Acosta, Dr. Pablo Del Monte Luna y Dr. Agustín Hernández Herrera por su tiempo y dedicación en las sugerencias que mejoraron el trabajo.

Al Instituto Politécnico Nacional, y a todos los que forman parte del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, porque es un centro de formación académica reconocido a nivel internacional que se encuentra al servicio de México. Es por esto que soy Politécnico por convicción y no por circunstancia.

Al instituto Nacional de Pesca por facilitar los datos y permitir el involucramiento de nuestra institución en el desarrollo de la investigación pesquera.

A las becas y proyectos que financiaron este trabajo: La beca nacional de posgrado del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, la beca de Estimulo Institucional de formación de Investigadores.

Al grupo de amigos que nos dedicamos a la acústica pesquera y que hemos formado un equipo de trabajo y discusión: Carlos A. Godínez Pérez, Airam N. Sarmiento Lezcano, Antonio López Serrano, Marcia Valenzuela, Violeta E. González Máynez Alejandro Valdez Pelayo y Fernando Manini.

Por último y no menos importante, a la familia, la cual durante todo este tiempo mostro interés y preocupación por mi trabajo: Estela Rubio, Esteban González, Leticia González, Carlos Navarro, Erika Navarro, Jennifer Navarro, Pamela Navarro, Jaime Rubio, Jorge Rubio, Alicia Orozco, Margarita Rubio, Gaspar Montejo y a todos mis muy estimados primos.

ÍNDICE

RELACIÓN DE FIGURAS	III
RELACIÓN DE TABLAS	VIII
GLOSARIO	IX
RESUMEN	XIII
ABSTRACT	XIV
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	6
OBJETIVOS	12
ÁREA DE ESTUDIO	13
MATERIAL Y MÉTODOS	19
Datos ambientales	19
Datos acústicos	20
Análisis estadísticos	32
RESULTADOS	36
Análisis ambiental	36
Distribución geográfica de cardúmenes	40
Aparición de cardúmenes en los periodos del día	50
Influencia de las fases lunares en la aparición de cardúmenes	58
Influencia lunar en la distribución vertical de los cardúmenes y la fuerza de retrodispersión	62
Modelación de la influencia lunar sobre el área y la profundidad	66
DISCUSIÓN	69
CONCLUSIONES	83
RECOMENDACIONES	84
REFERENCIAS	85
ANEXOS	100
Anexo I.- Localidades donde se extrajeron los valores para los ciclos temperatura superficial del mar y productividad primaria neta	100

Anexo II.- Esfuerzo de muestreo acústico representado por el número de millas náuticas (ESU) navegadas en las distintas zonas y subzonas establecidas para cada uno de los años.	101
Anexo III.- Mapas de la proporción de especies formadoras de cardúmenes capturados durante los lances de control en las campañas de prospección acústica de 2012 a 2014	102
Anexo IV.- Pruebas estadísticas referentes a la distribución vertical e influencia lunar.	106
Anexo V.- Número de ESU muestreadas por fase lunar durante las campañas de prospección acústica analizadas.	107
Anexo VI.- Distribución del número de cardúmenes y millas náuticas navegadas (ESU) por fase lunar y ángulo de elevación.	107
Anexo VII.- Distribución del número de cardúmenes nocturnos y millas náuticas navegadas (ESU) durante la noche, indicando Fase lunar y ángulo de elevación cuando la luna se encontraba en el firmamento.	108
Anexo VIII.- Gráficos diagnósticos de los modelos aditivos generalizados	109

RELACIÓN DE FIGURAS

Figura 1.- Ubicación geográfica y limite sur (línea punteada) del golfo de California.

13

Figura 2.- Regionalización del golfo de California basado en Lavín y Marinone (2003). Alto golfo de California (AGC); golfo de California Norte (GCN); zona de las Grandes Islas (RGI); golfo de California Sur (GCS); zona de entrada (ZE).

18

Figura 3.- Localidades de extracción de las series de tiempo de la temperatura superficial del mar y la productividad primaria neta: Margen oriental de isla Ángel de la Guarda (1); costa occidental de isla Tiburón (2); parte central del canal de Ballenas-Salsipuedes (3); inmediaciones de bahía San Rafael (4); frente a puerto Lobos, Sonora (5); frente a punta Bufe, Baja California (6); San Carlos, Sonora (7); costa oeste del GC, Baja California Sur (8).

21

Figura 4.- Derroteros de las prospecciones acústicas realizadas a bordo del “BIP XI” en el golfo de California, durante el periodo del 2012 al 2014. Las campañas de 2012 (13 de mayo al 1 de junio), 2013 (2 al 19 de mayo) y 2014 (20 de junio al 6 de julio) se enfocaron a la evaluación de peces pelágicos menores, mientras que la campaña de invierno de 2014 (14 al 27 de febrero) estuvo orientada a la evaluación de merluza.

23

Figura 5.- Esquema que muestra la diferencia entre la longitud verdadera (L_t) y la longitud de la imagen (L_m) al comienzo o al final de la detección se representada como $\Delta L = 2Z \tan(\phi_a/2)$ (tomada de Simmonds & MacLennan (2005) y modificada a partir de Diner (1999)).

27

Figura 6.- Mapa que muestra la división del área de muestreo en tres zonas con sus correspondientes subzonas. Zona norte del golfo de California: costa este (GNE) y costa oeste (GNO); Zona de las grandes islas: costa este de isla Ángel de La Guarda (CAG), canal de Ballenas Salsipuedes (CBS), subzona centro (SC), costa oeste de isla Tiburón (CT); Zona sur del golfo de California: costa este (GSE) y costa oeste (GNO).

30

Figura 7.- Índice Oceánico El Niño correspondiente al periodo de 2000 a 2015. Se observaron cuatro eventos El Niño (anomalías > 0.5 °C) y seis eventos fríos (La

Niña, < -0.5), sin embargo, durante el periodo de estudio no se observaron eventos anómalos. _____ 36

Figura 8.- Serie de tiempo (valores promedio de 8 días) de la temperatura superficial del mar (TSM, panel superior) y de la productividad primaria neta (PPN, panel inferior) en ocho localidades del golfo de California. Golfo norte (líneas punteadas oscuras), zona de las grandes islas (líneas continuas) y golfo sur (líneas punteadas claras). Las bandas verticales en gris indican los periodos de muestreo acústico. _____ 38

Figura 9.- Imágenes satelitales de la temperatura superficial del mar (TSM, panel superior) y productividad primaria neta (PPN, panel inferior) en el golfo de California. Cada imagen representa el promedio de las dos semanas correspondientes a las cuatro campañas de prospección acústica analizadas. En el caso de la PPN los valores superiores a $5,000 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ fueron homogeneizados para observar mejor la productividad durante las temporadas con valores bajos. _____ 39

Figura 10.- Mapas de la distribución geográfica de cardúmenes detectados durante las campañas de prospección acústica, realizadas a bordo del “BIP XI” en el golfo de California durante el periodo de 2012 a 2014. _____ 41

Figura 11.- Distribución geográfica de los cardúmenes detectados durante las campañas (a) del 13 de mayo al 1 de junio de 2012 y (b) del 2 al 19 de mayo de 2013. Los polígonos denotan las subzonas del GC definidas para el análisis: zona norte del golfo (polígonos azules), zona de las grandes islas (polígonos multicromáticos) y zona sur del golfo (polígonos verdes). _____ 44

Figura 12.- Distribución geográfica de los cardúmenes detectados durante la campaña (a) del 20 de junio al 6 de julio de 2014 y (b) del 14 al 27 de febrero de 2014. Los polígonos denotan las subzonas del GC definidas para el análisis: zona norte del golfo (polígonos azules), zona de las grandes islas (polígonos multicolor) y zona sur del golfo (polígonos verdes). _____ 45

Figura 13.- Variación interanual de la distribución de los cardúmenes de peces en ambas costas del golfo de California. _____ 46

Figura 14.- Densidad de cardúmenes de peces por campaña en las diferentes subzonas del golfo de California. _____	49
Figura 15.- Comparación del número de cardúmenes de peces detectados (puntos rojos) y millas náuticas prospectadas (puntos azules) por hora durante las cuatro campañas acústicas analizadas. Las líneas verticales señalan, de izquierda a derecha: alba, salida del sol, ocaso y puesta del sol. _____	52
Figura 16.- Número de cardúmenes observados por milla náutica recorrida durante los periodos del día dividido en las cuatro campañas analizadas. _____	53
Figura 17.- Distribución vertical de los cardúmenes detectados durante los diferentes periodos del día. La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos (están a una distancia de la mediana mayor a 1.5 veces el rango intercuartílico). _____	54
Figura 18.- Distribución vertical de los cardúmenes detectados por periodo del día y por campaña de prospección. La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos. _____	56
Figura 19.- Distribución vertical diurna de los cardúmenes en cada una de las subzonas del periodo de 2012 a 2014 (simbología descrita en párrafos anteriores). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos (están a una distancia de la mediana mayor a 1.5 veces el rango intercuartílico). _____	57
Figura 20.- Distribución vertical nocturna de los cardúmenes en cada una de las subzonas del periodo de 2012 a 2014 (simbología descrita en párrafos anteriores). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos (están a una distancia de la mediana mayor a 1.5 veces el rango intercuartílico). _____	57

Figura 21.- Fases lunares durante las campañas de prospección acústica del periodo del 2012 al 2014. Luna llena (amarillo); cuarto menguante (gris oscuro); luna nueva (negro) y cuarto creciente (gris claro). _____ 59

Figura 22.- Distribución vertical de los cardúmenes detectados durante la noche y el día con luna visible en el firmamento (ángulo de elevación $> 0^\circ$). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos. ____ 63

Figura 23.- Relación entre la fuerza de retrodispersión por volumen (S_v , dB re 1 m^{-1}) y la fase lunar de cardúmenes detectados durante periodos diurnos y nocturnos, con luna visible en el firmamento (ángulo de elevación $> 0^\circ$). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos. ____ 63

Figura 24.- Distribución vertical de los cardúmenes detectados durante la noche y con luna visible en el firmamento (ángulo de elevación $> 0^\circ$). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos. ____ 65

Figura 25.- Relación entre la fuerza de retrodispersión por volumen (S_v , dB re 1 m^{-1}) y la fase lunar de cardúmenes detectados durante periodos nocturnos, con luna visible en el firmamento (ángulo de elevación $> 0^\circ$). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos. _____ 65

Figura 26.- Efecto del ángulo de elevación de la luna (Panel superior izquierdo) y de la fase lunar (Panel superior derecho, valores de 0 y 1 equivalen a la fase de luna nueva y 0.5 a la fase de luna llena), sobre la profundidad del centro geométrico de los cardúmenes. En el panel inferior se muestran las mismas relaciones considerando únicamente a los cardúmenes detectados con luna visible en el firmamento. Las líneas punteadas representan intervalos de confianza al 95 %, mientras que las marcas sobre el eje X, son las distribuciones marginales de las observaciones. _____ 67

Figura 27.- Efecto sobre el área de los cardúmenes del ángulo de elevación (Panel izquierdo) y de la hora del día (Panel derecho). Las líneas punteadas representan

intervalos de confianza al 95%, mientras que las marcas sobre el eje X son las distribuciones marginales de las observaciones. _____ 68

RELACIÓN DE TABLAS

Tabla 1.- Valores umbrales usados para el reconocimiento de cardúmenes (en Movies+). _____	29
Tabla 2.- Acrónimos y denominaciones empleados para la regionalización del área de estudio. _____	31
Tabla 3.- Número de cardúmenes detectados por zona, subzona y año. Golfo norte (GNORTE); golfo sur (GSUR); grandes islas (RGI); costa de isla Ángel de la Guarda (CAG); canal de Ballenas Salsipuedes (CBS); costa de isla Tiburón (CT); costa este del golfo norte (GNE); costa oeste del golfo norte (GNO); costa este del golfo sur (GSE); costa oeste del golfo sur (GSO); subzona centro (SC). _____	42
Tabla 4.- Número de cardúmenes por milla náutica prospectada durante cada campaña, por zona y subzona. Golfo norte (GNORTE); golfo sur (GSUR); grandes islas (RGI). Costa de isla Ángel de la Guarda (CAG); canal de Ballenas Salsipuedes (CBS); costa de isla Tiburón (CT); costa este del golfo norte (GNE); costa oeste del golfo norte (GNO); costa este del golfo sur (GSE); costa oeste del golfo sur (GSO); subzona centro (SC). _____	48
Tabla 5.- Duración de los momentos crepusculares durante las campañas acústicas analizadas. _____	51
Tabla 6.- Relación de número de cardúmenes por milla náutica durante las diferentes fases lunares analizadas. _____	61
Tabla 7.- Relación del número de cardúmenes nocturnos por milla náutica durante las fases lunares analizadas con luna en el firmamento. _____	62

GLOSARIO

Agregativo: Que agrega o tiene virtud de agregar. A pesar de ser un término anticuado define de mejor manera a aquello que genere la intención de agruparse (RAE, 2017).

Agregación: Bajo el contexto del presente trabajo, representa un nivel de agrupación que involucra a un conjunto de peces que comparten tiempo y espacio, atraídos por diferentes factores como la dieta, refugio, etc. Puede estar conformada por individuos de diferentes especies con orientación relativamente aleatoria que no necesariamente deriva en una atracción social (Pitcher, 2001; Rubio-Rodríguez *et al.*, 2017).

Agrupación: Conjunto de personas u organismos que se asocian con algún fin (RAE, 2017). En este trabajo se emplea el término para referirse a un grupo de peces.

Cardumen: Nivel de agrupación que involucra a tres o más peces con condiciones ontogénicas y fisiológicas similares, que exhiben una alta relación de atracción mutua entre los individuos resultante en un alto nivel de coordinación en el nado. Este alto nivel de coordinación produce un efecto discriminatorio entre los miembros, permitiendo a los peces de la misma especie y cohorte ser parte del grupo, o en algunos casos individuos de otras especies con tamaños, fase ontogénica, y reacciones similares de nado unirse al grupo (Radakov, 1973; Pitcher, 1983; Pitcher & Parrish, 1993; Pavlov & Kasumyan, 2000; Rubio-Rodríguez *et al.*, 2017). De manera similar, un **banco** describe a un grupo de tres o más peces, no necesariamente en la misma etapa ontogénica, con características sociales bien definidas y donde cada individuo reacciona a los movimientos de peces contiguos, ajustando su velocidad y dirección de nado, aunque sin mostrar un alto nivel de sincronía en respuesta a estímulos externos. Generalmente se conforman por individuos con un tipo específico de nado, lo cual permite que un grupo pueda ser conformado por varias especies (Partridge, 1982;

Pitcher, 2001; Rubio-Rodríguez *et al.*, 2017). En inglés es comúnmente referido como *shoal*, sin embargo, en el idioma español este término es utilizado como sinónimo de cardumen.

Cardumen acústico: Imagen acústica de una agrupación de múltiples peces que no se pueden distinguir de forma individual, con continuidad horizontal y vertical entre las muestras acústicas (Reid *et al.*, 2000).

Centro Geométrico: Se define como el promedio de los valores x (distancia o posición geográfica) y y (profundidad) de las muestras que definen al cardumen acústico (Diner *et al.*, 2006).

Ecograma: Imagen bidimensional constituida por la emisión consecutiva de pulsos acústicos (*pings*), divididos en muestras de 10 cm y representadas como píxeles en la imagen, cuyo valor de energía retrodispersada se asocia con una escala de colores. Estas imágenes pueden contener características de fácil interpretación como el fondo marino, coregistros, profundidad y superficie.

Ecointegración: Es el proceso mediante el cual se suma la energía acústica de todo el ecograma o una fracción de interés. Este procedimiento puede realizarse principalmente en dos modalidades: por capa de profundidad o por agregación.

Ecoregistro: También referido como ecotrazo, es la energía acústica reflejada por uno o más objetos biológicos en la columna de agua (Reid, 2000).

ESU: Siglas en inglés de “Unidad Elemental de Muestreo”, se puede definir en número de pulsos, tiempo o distancia, siendo esta última la más empleada para discretizar el recorrido del crucero durante las mediciones acústicas (Reid *et al.*, 2000; Simmonds & MacLennan, 2005).

Ecosonda: Tipo específico de sonar que tiene su haz acústico dirigido hacia abajo y de forma vertical (Simmonds & MacLennan, 2005).

Fases lunares: Las fases de la luna según Tohmé (2018) son ocho, de las cuales cuatro marcan los momentos más conspicuos del ciclo lunar y son:

Fase 1: Luna nueva. Fase donde la luna se encuentra ubicada a lo largo de una línea recta con el sol y la tierra en cada uno de sus extremos, su proximidad al Sol en el firmamento terrestre durante esta fase impide su observación directa.

Fase 2: Cuarto creciente. Durante los días que siguen a la luna nueva, se suceden fases en las que el porcentaje iluminado de la cara visible de la luna aumenta progresivamente, hasta llegar a la fase conocida como cuarto creciente y luna llena, el 50 % de su cara visible es iluminada por el sol, por lo que la luna muestra, en el hemisferio norte, la mitad derecha iluminada y la mitad izquierda oscura.

Fase 3: Luna llena. Fase donde nuestro planeta se encuentra situado entre el sol y la luna. En este momento el ángulo de elongación o de fase de nuestro satélite natural es de 180° y una de sus caras cuenta con total iluminación solar, lográndose ver su circunferencia.

Fase 4: Cuarto menguante. Durante los días que siguen a la luna llena, se suceden fases en las que el porcentaje iluminado de la cara visible de la luna disminuye progresivamente hasta llegar a la fase de luna nueva.

Gregario: Animal que vive en grupos que pueden ser enjambres, parvadas, etc. (RAE, 2017).

Milla náutica: Medida de longitud usada por los marineros, equivalente a 1852 metros.

Nado polarizado: Tipo de nado donde cada individuo reacciona a los movimientos de todos los peces adyacentes, ajustando constantemente la velocidad y dirección.

Pulso acústico (*ping*): Es una emisión corta de sonido de alta frecuencia que resulta de la conversión de energía eléctrica en energía acústica por medio de un transductor.

Sonar: Aparato capaz de transmitir pulsos de sonido de manera horizontal que se usa en embarcaciones o dispositivos subacuáticos para detectar objetos en la columna de agua (SIMRAD, 2017).

Talud continental: Declive de la corteza terrestre, posterior a la plataforma continental, que se inicia a los 200 m de profundidad y termina en los fondos marinos (Lalli & Parsons, 1997).

RESUMEN

En el golfo de California, los peces pelágicos menores (e.g. sardinas, anchovetas y macarelas) tienen un alto valor ecológico y económico. Un rasgo distintivo de este grupo de peces es su tendencia a formar cardúmenes, los cuales pueden definirse por su tamaño, densidad, posición y localización en la columna de agua. El presente trabajo pretende analizar el comportamiento gregario y su dinámica en la columna de agua, mediante el análisis de información acústica obtenida en los meses de mayo y junio del 2012 y 2013, y febrero, junio y julio de 2014, así como por su relación con las variables ambientales (temperatura superficial del mar y la productividad primaria neta) predominantes en el golfo de California. Se reconocieron en total 1,100 cardúmenes, los cuales fueron más abundantes durante el 2012, cuando se presentaron los valores más elevados de productividad primaria neta (PPN). En el mismo sentido se corroboró la importancia que representa la zona de las grandes islas, para la distribución de los cardúmenes de peces pelágicos menores, debido al registro de los valores más bajos de temperatura superficial del mar (TSM), los más altos de PPN y elevado número de detecciones de cardúmenes por milla náutica prospectada. La distribución vertical de los cardúmenes analizados, fue diferente a la reportada para otras regiones del mundo, encontrándose cerca de la superficie durante la noche y a mayor profundidad durante el día; sin embargo, la gran cantidad de cardúmenes nocturnos observados, podría obedecer a las mismas razones que en las agregaciones diurnas, como defensa o reproducción. También, los resultados siguieron una influencia de los factores lunares en el comportamiento de agrupación de los pelágicos menores, reflejado en una mayor profundidad al momento de aparición de la luna y una mayor cercanía con la superficie durante noches de luna llena; este comportamiento podría ser motivado por una alta presencia de presas de zooplancton en capas superficiales durante noches de luna llena.

ABSTRACT

In the Gulf of California (GC), small pelagic fish (sardines, anchovies and mackerels) have a high ecological and economic value. A distinctive feature of these species is their ability to form schools, which can be defined by their size, density, position and location in the water column. The objective of the present work is characterize its aggregative and dynamic behavior in the water column by analyzing the acoustic information obtained in May and June of 2012 and 2013, and February, June and July of 2014 and its relationship with the prevailing environmental variables in the GC. A total of 1100 schools were recognized, which were more abundant during 2012 when the net primary productivity values in the area were highest. The importance that the Midriff island zone (lowest sea surface temperature and highest productivity) represents for the distribution of many species was corroborated, especially for the small pelagic schools, obtaining in this zone the highest number of detections per nautical mile prospected. The significant number of schools detected during the twilights and the night suggest that within the GC the typical dispersal behavior of the small pelagic schools during the night is not fulfilled. This could have favored traditional fishing methods in this area. The moon elevation and the phases, appear to have an influence in the schooling behavior of the small pelagic species, reflected in a greater depth at the time of the moon's appearance and a greater proximity to the surface during full moon nights; this behavior could be motivated by a high presence of zooplankton prey in shallow layers during full moon nights.

INTRODUCCIÓN

La región noroeste de México, comprendida por los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa y Nayarit, es la más productiva en cuanto a recursos pesqueros se refiere (CONAPESCA, 2004; INEGI, 2010). Muchos de estos recursos son capturados dentro del golfo de California (GC), el cual es un mar semi-cerrado de alta diversidad y abundante vida marina que soporta a diversas pesquerías industriales y de pequeña escala (Álvarez-Borrego, 2010). Su elevada productividad biológica se atribuye a la existencia de tres principales mecanismos de fertilización: surgencias inducidas por el viento, mezcla por mareas e intercambio de agua entre el GC y el océano Pacífico; siendo las zonas con mayor productividad biológica aquellas sujetas a una fuerte mezcla mareal (Case & Cody, 1983; Álvarez-Borrego & Lara-Lara, 1991; Cudney-Bueno *et al.*, 2009). Las condiciones de temperatura y productividad determinan no solo los límites fisiológicos en los que los peces pueden vivir, sino que también indican aquellos sitios con condiciones favorables para realizar actividades de su ciclo biológico como alimentación, reproducción, etc.

Dentro del golfo de California, diversas especies de sardinas y anchovetas se capturan como parte de la pesquería de peces pelágicos menores, cuyos altos volúmenes de pesca registrados han convertido a este recurso pesquero en el más importante para el país en las últimas décadas (Nevárez-Martínez *et al.*, 2006, 2014; Martínez-Zavala *et al.*, 2010). Llegando a constituir la proporción más alta de las capturas totales dentro de las pesquerías mexicanas (37 – 40 % aproximadamente), alcanzando un registro histórico en 2009 de 827,000 toneladas capturadas (Nevárez-Martínez *et al.*, 2014; Conapesca, 2009, 2014).

La sardina del Pacífico *Sardinops sagax* es la principal especie capturada por la flota sardinera mexicana, llegando a representar más del 70 % de las descargas (Nevárez-Martínez *et al.*, 1999, 2001; Nevárez-Martínez, 2000), aunque otras especies como la anchoveta (*Engraulis mordax*), la sardina crinuda (*Opisthonema*

libertate, *O. bulleri* y *O. medirastre*), la macarela (*Scomber japonicus*), la “sardina” bocona (*Cetengraulis mysticetus*), la sardina japonesa (*Etrumeus teres*) y el charro (*Trachurus symmetricus*) también son objetivo de la flota pesquera (Ponce-Díaz & Lluch-Belda, 1990; Nevárez-Martínez *et al.*, 2014). Al igual que en otras regiones, estas especies experimentan notables fluctuaciones en su abundancia que se han relacionado con el ambiente (Kawasaki & Omori, 1988; Lluch-Belda *et al.*, 1992, 1995; Schwartzlose *et al.*, 1999; Nevárez-Martínez *et al.*, 2001, 2015). En este sentido, en años recientes las capturas han estado dominadas por *Opistonema spp.* y *C. mysticetus* (50 y 30 % respectivamente) (Nevárez-Martínez *et al.*, 2014, 2015).

Estas especies no solo tienen importancia económica, además forman la base de muchos ecosistemas marinos costeros, en el sentido de que son, una importante fuente de alimentación para una amplia variedad de peces (algunos de ellos también de importancia comercial), aves, mamíferos marinos, entre otros (Emmett *et al.*, 2005; O'Donoghue *et al.*, 2010; Nevárez-Martínez *et al.*, 2014).

Un rasgo distintivo de las especies de pelágicos menores es su tendencia a formar cardúmenes, los cuales se definen biológicamente como grupos de tres o más peces en la misma etapa ontogénica, con características sociales de una alta relación de atracción mutua entre los individuos, donde cada miembro reacciona a los movimientos de todos los peces adyacentes, ajustando la velocidad y dirección de nado, misma que deriva en un elevado nivel de coordinación que beneficia a todos los individuos del grupo durante momentos de evasión de depredación permitiéndoles reaccionar rápidamente (Radakov, 1973; Pitcher, 1983; Pitcher & Parrish, 1993; Pavlov & Kasumyan, 2000).

La gran mayoría de estas especies son objetivos importantes en la pesca no por su valor individual, sino porque al encontrarse agrupados las vuelve relativamente fáciles de capturar y su abundancia global hace económicamente redituable su extracción (Pitcher & Parrish, 1993). Por ello, el conocimiento conductual de los peces formadores de cardúmenes ha tenido un impacto directo en su captura y en

consecuencia ha sido relevante tomarlo en cuenta para el manejo de la pesquería (Pitcher, 1995; Brehmer *et al.*, 2013).

La comprensión del comportamiento agregativo de estos peces ha permitido obtener mayores volúmenes de pesca con un menor esfuerzo, desarrollando artes de pesca y métodos de captura acordes con ello (Johannes, 1981; Pitcher, 1995; Parrish, 1999). Diversas técnicas de pesca han sido desarrolladas para el aprovechamiento de estas agrupaciones de peces (ver Rubio-Rodríguez *et al.*, 2017). Sin embargo el arte de pesca más empleado en el mundo para este tipo de pesquería es la red de cerco, que involucra la existencia de cardúmenes grandes para que resulte rentable la realización del lance de pesca. Por esta razón, en embarcaciones modernas la detección de los cardúmenes es llevada a cabo de manera complementaria con instrumentos acústicos. Cuando los cardúmenes nadan por debajo de los 60 metros de profundidad ya no es posible observar rastros de ellos desde la superficie, por lo que en la mayoría de países que mantienen una flota industrial, se emplean ecosondas de tipo comercial (Cifuentes *et al.*, 1986; SAGARPA, 2006; KinoshitaFishingNet, 2009).

Hasta hace poco, el comportamiento de los cardúmenes era mayormente estudiado con descripciones de observaciones realizadas con peces confinados en tanques o acuarios. Mientras que el estudio del comportamiento agregativo de estos organismos en estado silvestre, ha sido estudiado en menor medida, comparado con la atención que se le ha puesto en el laboratorio (Pitcher & Parrish, 1993), debido principalmente a que las mediciones *in situ* del comportamiento básico de agrupación son complejas de obtener y de interpretar (Brehmer *et al.*, 2007).

La acústica pesquera se entiende como el conjunto de técnicas que utilizan sonido de alta frecuencia para el estudio de los ecosistemas acuáticos, tanto dulceacuícolas como marinos (Simmonds & MacLennan, 2005). En el caso de los recursos pelágicos, los métodos acústicos son los más importantes en la estimación de la distribución y la abundancia de las especies (Koslow, 2009). Estos métodos se han venido desarrollando desde finales del siglo pasado y se

emplean para evaluar el nivel absoluto o los cambios relativos en los stocks de peces de un año a otro (Hood & Huggins, 1987; Fréon & Misund, 1999). Aunado a esto, no solo es importante para la cuantificación de peces sino que además, de manera paralela, se ha convertido en una herramienta útil para observar el comportamiento *in situ* de las agrupaciones de peces. Esto se ha logrado mediante dispositivos montados en una embarcación que emiten pulsos acústicos cuyos ecos resultantes se integran, obteniéndose información del tamaño, densidad, estructura del cardumen, y de su ubicación en la columna de agua (Simmonds & MacLennan, 2005).

Esta forma indirecta de observar la vida marina se fundamenta en que, si se conoce la cantidad de energía de sonido que es emitida por la ecosonda, se le puede entonces comparar con la que se recibe como eco (energía retrodispersada), y atribuir la diferencia a la cantidad de dispersores presentes en el agua (Simmonds & MacLennan, 2005). De tal modo, que si se conoce la energía que un solo pez es capaz de reflejar, entonces la relación entre esas dos cantidades permitirá estimar el número de peces presentes en el agua (Foote, 1983; Castillo *et al.*, 2009). En este sentido, los métodos acústicos de observación se vuelven poco apropiados para algunas especies que se encuentran estrechamente asociadas al bentos, debido a que el fuerte eco generado por el fondo marino podría enmascararlos. De la misma manera, para aquellas especies que se localizan muy cerca de la superficie su eco puede verse perturbado por el ruido de la embarcación o por el “efecto del campo cercano” donde en la proximidad a la cara del transductor existe una alteración de las ondas emitidas. A pesar de esto, muchas especies de importancia comercial como clupeidos, engráulidos, escómbridos, etc. se encuentran a media agua fuera de estas zonas (Simmonds & MacLennan, 2005).

En cuanto al comportamiento vertical típico de las agrupaciones de peces pelágicos menores, en términos generales se acepta que estos son más compactos y se ubican a mayor profundidad durante las horas de iluminación solar, mientras que durante la noche se aproximan a la superficie dispersándose

(Nilsson *et al.*, 2003). No obstante en el GC parece no ser así, ya que para su explotación se utilizan diferentes tipos de embarcaciones (sardineros y camareros adaptados) de características variables, las cuales pescan esencialmente durante la noche utilizando la red de cerco (Doode-Matsumoto, 1990). El éxito de esta técnica de captura depende principalmente de que las especies objetivo se encuentren agrupadas en cardúmenes (Misund, 1997).

La distribución espacial de los pelágicos menores en México, y de manera particular dentro del GC, se ha documentado principalmente mediante datos procedentes de la pesquería (Cisneros-Mata *et al.*, 1991), sin embargo, esta información es de carácter general, por lo que no aporta detalles sobre la distribución vertical de los cardúmenes en la columna de agua ni de su dinámica de agrupación y dispersión. Por ello, en el presente trabajo se utilizan herramientas y métodos acústicos para analizar la presencia y características de los cardúmenes de peces pelágicos menores en el golfo de California. Por lo tanto, se describe la distribución geográfica de las agrupaciones detectadas y se discute su posible relación con variables ambientales que pudieran influenciar los patrones de agrupación, tales como la temperatura superficial del mar, la productividad primaria, ciclos lunares, elevación lunar y ciclo diurno-nocturno.

ANTECEDENTES

El estudio y comprensión de la estructura de los cardúmenes ha sido de interés desde hace tiempo debido a que puede estar relacionado con diversos factores que motivan el agrupamiento de los peces. Por un lado, los estudios en laboratorio utilizando técnicas de acuicultura permiten aislar variables y llevar a cabo análisis más específicos en peces. Sobre esta base se comenzaron a desarrollar experimentos en estanques o acuarios intentado determinar la posición espacial de cada uno de los integrantes del cardumen en función del tiempo (e.g. (Keenleyside, 1955; Hemmings, 1966; Hunter, 1966).

Los primeros trabajos experimentales en los que se realizaron observaciones de peces pelágicos en estanques, estuvieron a cargo de Parr (1927) y Breder (1954). Con la información generada de estas primeras observaciones y muchas otras posteriores, se han desarrollado modelos matemáticos para simular y describir la sincronización entre los individuos (Aoki, 1982; Huth & Wissel, 1992, 1994; Shinchí *et al.*, 2002a; Strogatz, 2003). En la actualidad los modelos matemáticos que se desarrollan en esta área de conocimiento, analizan las observaciones captadas en imágenes o video grabaciones en estanques (Shinchí *et al.*, 2002b). También, algunos estudios del comportamiento reproductivo requieren mantener agregaciones de peces controladas en estanques; un ejemplo es la maduración de sardinas en cautiverio para la comprensión del ciclo reproductivo de estos peces con un fotoperiodo regulado (Simón-Díaz, 2009).

Por otro lado, el comportamiento gregario de los peces pelágicos en agregaciones silvestres, ha sido estudiado en menor medida en comparación con la atención que se le ha puesto en el laboratorio (Pitcher & Parrish, 1993). Para conocer la forma y tamaño de los cardúmenes en su medio natural, se han puesto en práctica diferentes metodologías alrededor del mundo. La observación aérea ha sido una de ellas, donde a través del registro de la compactación y dispersión durante eventos de alimentación o evasión de depredadores, se han podido observar los cambios rápidos en la forma y estructura de los mismos (Hampton *et al.*, 1979; Hara, 1985; Fréon & Misund, 1999).

Durante los últimos años ha aumentado el interés por estudiar las características y el comportamiento de los cardúmenes, con relación al manejo de las pesquerías (Pitcher, 2001). La ecología conductual ha tomado ventaja como un conocimiento complementario de los estudios pesqueros, dado que algunos aspectos del comportamiento de los peces como la distribución, crecimiento, mortalidad, etc. se relacionan estrechamente con la implementación de tecnología pesquera (Fréon & Misund, 1999).

En la región del noroeste de México, las aproximaciones para la comprensión del comportamiento de las agrupaciones silvestres, se encuentran apoyadas en su mayoría con estudios de distribución espacial y dinámica poblacional. Dichos estudios son dirigidos principalmente hacia especies de interés comercial como la sardina monterrey *Sardinops sagax*, cuyos datos de captura han facilitado este tipo de investigaciones (Clark, 1947; Ahlstrom, 1954; Marr, 1960; Lluch-Belda *et al.*, 1991; Félix-Uraga *et al.*, 2004; Lecomte *et al.*, 2004; Mc-Farlane *et al.*, 2005; Hill *et al.*, 2006).

En estos estudios se ha planteado que las agrupaciones de *S. sagax* pueden realizar migraciones latitudinales a lo largo de la costa occidental de la península de Baja California y aumentar o disminuir su distribución de acuerdo con variaciones intra e interanuales de las condiciones ambientales (Clark & Janssen, 1945; Lluch-Belda *et al.*, 1991). Posteriormente, empleando volúmenes de captura y registros de temperaturas, se sugirió la existencia de tres stocks de sardina que se encontraban separados por barreras térmicas (Félix-Uraga *et al.*, 2004). Por otra parte, se comenzaron a investigar de manera más profunda las causas que han generado colapsos en la pesquería observando la relación existente entre las variaciones interanuales y cambio climático con la dinámica poblacional de las sardinias (Castro-Aguirre, 1983; Lluch-Belda *et al.*, 1986, 1992; MacCall, 1990; Butler *et al.*, 1993; Lynn, 2003; Emmett *et al.*, 2005; Demer *et al.*, 2012).

Los estudios realizados a este respecto en el interior del golfo de California, también abordan la distribución espacial de sardinias y anchovetas, involucrando datos concernientes a los arribos de pesca y evaluaciones pesqueras (Lluch-Belda

et al., 1986; Cisneros-Mata *et al.*, 1987, 1991; Ruiz & Lyle, 1992; Nevárez-Martínez *et al.*, 2006, 2014; Martínez-Zavala *et al.*, 2010). Algunos de estos estudios han arrojado conclusiones valiosas del comportamiento de las agregaciones de estos peces. Ejemplo de esto es el conocimiento que se tiene de los movimientos migratorios estacionales de los cardúmenes de sardina que comienzan su desplazamiento hacia el sur a finales de otoño y su retorno hacia el norte a finales de la primavera. Lo anterior se relaciona con los patrones de dirección del viento y los eventos de surgencia (Sokolov, 1974; Cisneros-Mata *et al.*, 1987, 1991; Nevárez-Martínez, 2000). Así también, la información biológica que se ha generado de la relación inversa que mantienen las sardinas monterrey y crinuda en la expansión y contracción del hábitat dentro de esta cuenca con ambientes marinos cálidos o fríos (Lluch-Belda *et al.*, 1986; Cisneros-Mata *et al.*, 1987; Lyle, 1995).

Una técnica más que se ha empleado para la observación de agrupaciones de peces silvestres, es la acústica pesquera (al no conocer el grado de polarización de los grupos de peces, en adelante se referirá a “cardúmenes” en el sentido de “cardúmenes acústicos”). Con el desarrollo de esta herramienta, se ha generado información importante tanto cualitativa como cuantitativa, en las evaluaciones de los stocks de peces (ICES, 2007). Desde hace tiempo las evaluaciones acústicas han dejado de ser una simple herramienta de estimación de biomasa y se han empleado como una fuente de información de la distribución de peces (Aukland & Reid, 1998). En este sentido, en Europa se han desarrollado proyectos coordinados por varias instituciones de diferentes países (*e.g.* (Petitgas, 2001), los cuales han estado encaminados a caracterizar cardúmenes y agregaciones de stocks de especies de interés para la pesca comercial (Petitgas *et al.*, 2003).

Con el objetivo de estudiar la estructura interna de los cardúmenes, se han realizado trabajos que involucran análisis *in situ* de técnicas tanto acústicas como visuales, a partir de la cual se determinó que su morfología externa se ve afectada cuando una embarcación pasa por sobre ella, sin embargo en la morfología interna se observan menos alteraciones (Fréon *et al.*, 1992; Gerlotto *et al.*, 2004). Reid *et al.* (2000), sistematizaron la manera de extraer información del tamaño,

forma, estructura y posición de las agrupaciones a partir de ecogramas, definiendo un intervalo amplio de dichas características, de tal manera que cubriera los mayores aspectos posibles de los cardúmenes. Esto con el fin de establecer medidas y protocolos para el análisis de las agregaciones de peces en imágenes acústicas que permitieran la comparación entre grupos de datos.

En la década de los 1990's, fue llevado a cabo el proyecto europeo multinacional T-ECHO, derivando en algunos trabajos interesantes acerca de la descripción de cardúmenes acústicos. En este reporte algunos autores (*e.g.* Azzali *et al.*, 1997) mostraron una clasificación de la distribución espacial de la biomasa de los cardúmenes de pelágicos menores en aguas del mar Mediterráneo, aunado a observaciones de los cambios en la densidad cuando existen depredadores cerca del área de estudio. Otros trabajos (*e.g.* Bahri *et al.*, 1997) presentaron una metodología para la obtención de características detalladas de los cardúmenes acústicos que finalmente derivó en la creación de una base de datos. Además, estos autores mostraron la variabilidad diurna de las agrupaciones de peces y algunos descriptores que pueden ser tomados en cuenta para el entendimiento del comportamiento en dichos periodos.

Para la comprensión de la distribución espacial de los pelágicos menores, Petitgas & Levénez (1996) empleando la información acústica, definen y nombran algunos "tipos" de agregaciones analizando coregistros obtenidos en la costa senegalesa, demostrando así la existencia de diferentes patrones de agrupación en los ecogramas tales como: peces dispersos, cardúmenes en forma de torre, compactos, en forma de zigzag, macroestructuras, entre otros. También observaron que las morfologías de los ecos se relacionaban con la profundidad del fondo marino y el ciclo diario, pero podían depender o no del nivel de biomasa. Otros estudios encuentran una relación similar, obteniendo que las diferencias en la compactación de los cardúmenes son más evidentes entre distintas zonas batimétricas, puesto que los cardúmenes costeros parecen estar mejor estructurados y con valores más altos de densidad que los cardúmenes fuera de la costa. Estas diferencias, aunadas a las marcadas variaciones del tamaño y posición en la columna de agua de los cardúmenes entre momentos matutinos y

vespertinos del día, pueden estar relacionadas con la distribución de las especies que componen el coregistro (Scalabrin & Massé, 1993).

Para determinar si los resultados de Petitgas y Leveze (1996) eran similares para otras comunidades, Brehmer *et al.* (2007) realizaron un análisis comparativo del comportamiento de los cardúmenes en asociaciones similares de peces situadas en los bordes del Atlántico tropical en aguas de Senegal y Venezuela. Para ello utilizaron los criterios y definiciones propuestos por Gerlotto *et al.* (2004) para definir la morfología y estructura de los cardúmenes, concluyendo que la dinámica de agregación *in situ* de los pelágicos menores es variable y el comportamiento de cardumen pareciera ser más una expresión fenotípica de los individuos en relación con la motivación conductual.

Empleando el criterio de discriminación de ecos propuesto por Petitgas y Leveze (1996), se llevó a cabo un estudio del comportamiento de agregaciones y cardúmenes comparando las características del tipo de eco de dos comunidades de pelágicos menores en ambos extremos del Atlántico. Con estos resultados se planteó la idea de que ambas comunidades presentan un comportamiento gregario similar visto desde los registros acústicos, con la particularidad de que la longitud en los cardúmenes siempre fue mayor que su altura, debido quizá a que en ambas áreas existen las mismas especies dominantes (Brehmer *et al.*, 2013). Las observaciones del comportamiento agregativo de los pelágicos menores reflejan su tendencia a lo largo del día al desplazamiento vertical positivo y a la dispersión de los cardúmenes durante la noche, aunque la diferencia en profundidad entre un área y otra indicó que al menos para peces de la misma familia el comportamiento gregario puede ser diferente (Brehmer *et al.*, 2013).

Otra serie de estudios acústicos ha buscado investigar la relación entre el tipo de sedimentos del fondo marino y la estructura de la distribución espacial de los coregistros de cardúmenes de pelágicos menores, que en general muestran como hábitat preferido los fondos con arenas gruesas (gravas) (Maravelias, 1999; Maravelias *et al.*, 2000; Manik *et al.*, 2006). Sin embargo hay otros trabajos donde se ha observado una preferencia (posiblemente especies de mayor afinidad

pelágica) por fondos marinos de arena con una granulometría más fina (D'Elia *et al.*, 2009).

Otra línea de conocimiento abordada con métodos acústicos es el análisis tridimensional de la estructura de los cardúmenes, para lo cual se ha observado que en la región centro y sur de Chile, los cardúmenes no presentaron reacciones evasivas a los cruceros y prevalecieron dos principales categorías de agregación: “los cardúmenes” que tienen un diámetro menor que tres veces la altura, y “las capas” con un diámetro mucho más grande que la altura (por encima de 10 veces). Ninguna de las dos presentan cambios significativos en la densidad o estructura interna, pero son diferentes en todas las dimensiones y posición en la columna de agua (Gerlotto *et al.*, 2004).

En México, los métodos acústicos se usaron por primera vez a mediados de la década de 1970 y estuvieron dirigidos a recursos pesqueros como la anchoveta norteña (*Engraulis mordax*), con la finalidad de obtener estimaciones de biomasa y conocer la distribución geográfica de peces agrupados en cardúmenes frente a la costa occidental de la península de Baja California (García-Franco, 1976; Melcer *et al.*, 1976). Estas investigaciones se apegaban al método desarrollado por el Departamento de Caza y Pesca de California, E.U.A. (Mais, 1974); sin embargo, presentaban una serie de inconvenientes durante la captura y el procesamiento de los datos descritos en los propios informes. Entre ellos destaca, por un lado, la pérdida de asociación entre los ecotrazos y el muestreo biológico al operar los equipos acústicos durante el día y realizar la pesca de control durante las noches; y por otro lado, la ausencia de un equipo de cómputo capaz de medir el voltaje pico de la señal acústica en tiempo real (Melcer *et al.*, 1976).

Después de esos primeros trabajos, la acústica como herramienta de estudio se dejó de practicar por algunos años en México. Recientemente el Instituto Nacional de Pesca ha comenzado a llevar a cabo evaluaciones acústicas enfocadas al recurso pelágicos menores dentro del golfo de California. A partir de esto, se han logrado obtener estimaciones de biomasa y densidad mediante métodos acústicos (Villalobos *et al.*, 2014; González-Máynez *et al.*, 2017a, 2017b).

OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar el comportamiento gregario de los peces pelágicos menores más abundantes en el golfo de California y su relación con las variables ambientales a partir de información acústica recolectada de 2012 a 2014.

Objetivos particulares

Describir las condiciones ambientales (productividad primaria neta, temperatura superficial del mar y ciclos lunares) prevalecientes en la zona de estudio durante el periodo de muestreo.

Describir la distribución geográfica y vertical, así como las características de los cardúmenes de peces pelágicos menores en el golfo de California.

Determinar qué factores ambientales modifican el nivel de agrupación de los cardúmenes de pelágicos menores en el golfo de California.

ÁREA DE ESTUDIO

El golfo de California es un mar semi-cerrado de la costa occidental de América del Norte, que se localiza en el Noroeste de México, entre los paralelos 20° y 32° de latitud norte y entre los meridianos -105° y -115° de longitud oeste (Figura 1). Su morfología es alargada en sentido NO-SE, una anchura que varía entre 108 y 234 km aproximadamente y cuenta con una extensión máxima de 1,400 km, desde el delta del río Colorado en su porción más al norte hasta su límite sur establecido frecuentemente como una línea imaginaria que va desde Cabo Corrientes en Jalisco hasta Cabo San Lucas en Baja California Sur (Gutiérrez *et al.*, 2004).

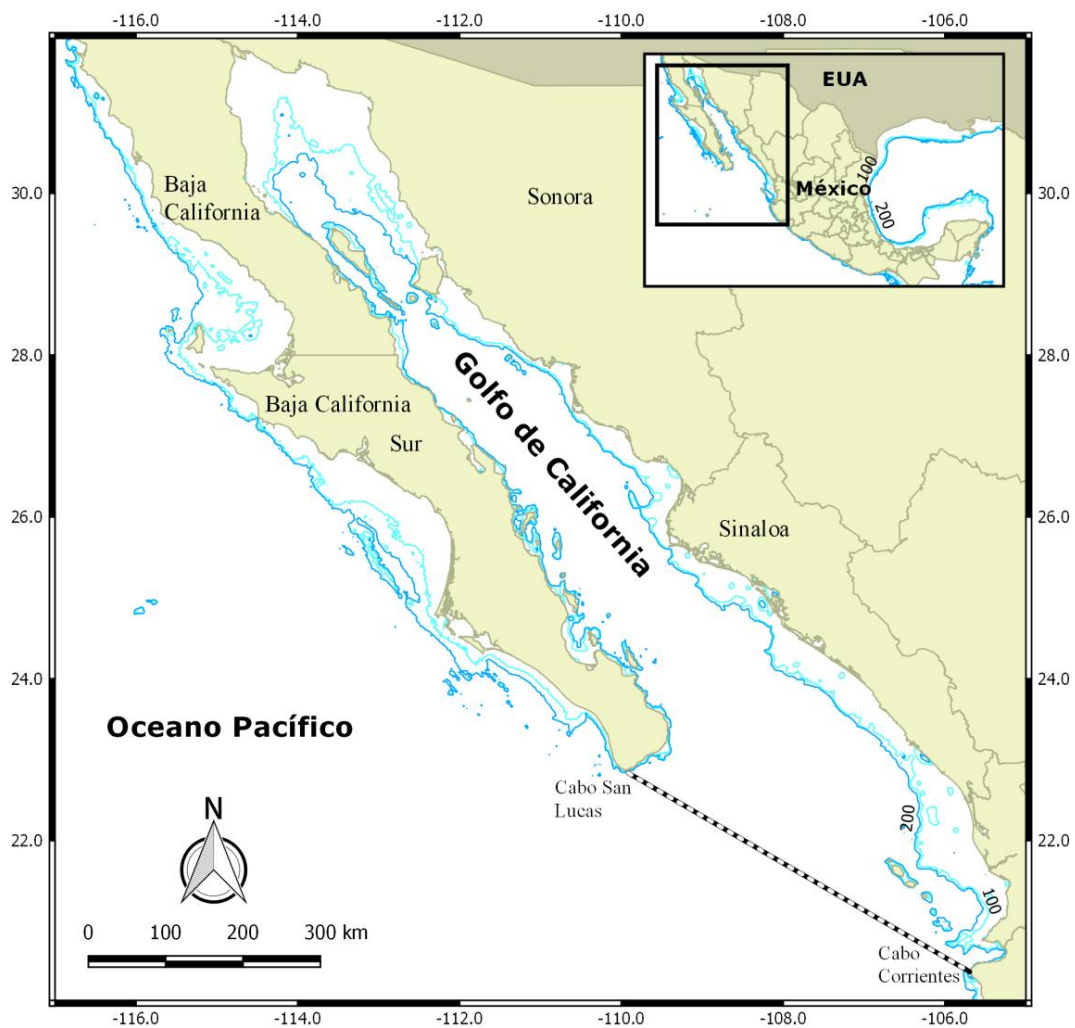


Figura 1.- Ubicación geográfica y límite sur (línea punteada) del golfo de California.

Este mar de administración exclusivamente mexicana, se encuentra delimitado al oeste por la península de Baja California (Baja California y Baja California Sur) y al este por el macizo continental de las entidades federativas de Sonora, Sinaloa, Nayarit y una pequeña porción de Jalisco.

La zona costera del borde occidental se encuentra representada, en su mayoría, por elevaciones montañosas con acantilados muy pronunciados, que en ocasiones son interrumpidos por deltas de arroyos y bahías, además una plataforma continental generalmente rocosa, estrecha o inexistente en algunas localidades. En el margen oriental la zona costera, presenta una pendiente suave desde las faldas de la Sierra Madre Occidental, lo que provoca la presencia de un mayor número de lagunas costeras creadas por el drenaje de numerosos ríos; su plataforma continental es ancha (hasta 30 km) con una pendiente suave y arenosa (Castro-Aguirre, 1983).

La porción más somera del golfo, denominada alto golfo de California, es una cuenca de evaporación sujeta a mezcla por mareas con profundidades menores a 30 m que se localiza en la porción más al norte. Antes de la interrupción del flujo natural del río Colorado, esta región presentaba características de un extenso ambiente estuarino, al menos durante la máxima descarga del río; en la actualidad es un antiestuario o estuario negativo (Lavín & Marinone, 2003).

La topografía de la zona oceánica se divide en una serie de cuencas y trincheras separadas por fallas transversales. Las cuencas más profundas se localizan en la región de la entrada del golfo (> 3,000 m), en contraste, al norte de las grandes islas son menos profundas (~200 m) (Álvarez-Borrego, 2010).

En términos hidrográficos, el golfo de California es considerado como una gran cuenca de evaporación que mantiene un flujo de calor entre el agua y la atmósfera (Castro-Aguirre *et al.*, 1996). Sin embargo, éste presenta seis principales masas de agua, de las cuales tres son profundas (agua subsuperficial subtropical, agua intermedia del Pacífico y agua profunda del Pacífico) y otras tres son superficiales:

el agua del golfo de California, el agua de la corriente de California y el agua superficial ecuatorial (Álvarez-Borrego, 2010).

Estas últimas presentan una relación más cercana con los intervalos de distribución de los peces formadores de cardúmenes, como es el caso de los pelágicos menores. Por ejemplo, la invasión hacia el norte del agua superficial ecuatorial es estacional, observándose su ingreso al golfo hacia el verano, llegando más allá de la cuenca de Guaymas; no obstante, durante el invierno se limita a la cercanía de la zona de entrada (con excepción de años El Niño). Lo inverso ocurre con el agua de la corriente de California durante el invierno, donde se incrementa la intensidad de esta corriente del Pacífico llegando a estar presente en la boca del golfo (Álvarez-Borrego, 2010).

Al interior del golfo, el agua profunda tiene su aparición de manera más constante dentro de la zona de las grandes islas, donde la topografía es muy irregular y aunado a la dinámica de las mareas se produce un flujo ascendente de aguas frías subsuperficiales enriquecidas (Marinone *et al.*, 2011).

La pronunciada estacionalidad en la temperatura del golfo de California genera durante el invierno una columna de agua bien mezclada hasta una profundidad de 100 a 120 m con una capa hipóxica ($< 1.5 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$) relativamente profunda. Asimismo, durante el verano existe una mayor estratificación de la columna de agua que en el resto del año, generada por el incremento de la radiación solar, el ingreso de agua superficial ecuatorial y una disminución en la intensidad de los vientos generadores de surgencias. Lo anterior a su vez, produce que el estrato donde prevalecen condiciones hipóxicas sea relativamente más somero, de entre 60 a 100 m (Tremblay *et al.*, 2010; Palomares-García *et al.*, 2013).

La productividad al interior del golfo se debe en gran medida a las surgencias costeras producidas por los vientos que varían en su intensidad y dirección dependiendo de la época del año (Escalante *et al.*, 2013). Durante los meses de noviembre a mayo, se genera un ambiente templado debido a la prevalencia de fuertes vientos del noroeste, los cuales provocan surgencias que incrementan los nutrientes de la zona eufótica y promueven el crecimiento del fitoplancton y el

aumento de la productividad primaria. En los meses de verano y otoño prevalecen los vientos húmedos y cálidos del sureste que producen condiciones climáticas tropicales; durante esta temporada no hay surgencias intensas en la porción peninsular del golfo debido a la fuerte estratificación térmica, por lo que el efecto de aumento de la biomasa del fitoplancton es débil (Santamaría-Del-Ángel *et al.*, 1999).

La profundidad de la capa de mezcla de igual manera se ve afectada estacionalmente. Por esta razón la productividad primaria aumenta en invierno y primavera y disminuye en verano con condiciones oligotróficas cuando el agua superficial es cálida y estratificada (Álvarez-Borrego, 2004; Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004).

Existen dos áreas que presentan un comportamiento muy particular en sus características oceanográficas: la primera se encuentra alrededor de las grandes islas (Tiburón y Ángel de la Guarda). Tiene un constante enriquecimiento de las aguas superficiales, promovido por la dinámica de las mareas que produce un flujo ascendente de aguas frías subsuperficiales. Este enriquecimiento genera en el sitio los valores promedio más altos de clorofila y productividad primaria en el golfo de California (Millán-Núñez & Yentsch, 2000; Escalante *et al.*, 2013). Sin embargo, estudios enfocados a la oceanografía del área han reportado que en ésta región el agua subsuperficial enriquecida va desapareciendo de manera gradual hacia el verano, por dos factores principales: el hundimiento de esta masa de agua y el ingreso de agua superficial ecuatorial, que favorece el incremento de la temperatura y reduce el aporte de nutrientes, que a su vez, disminuye la productividad primaria (Escalante *et al.*, 2013; Hernández-Ayón *et al.*, 2013).

La segunda área es la desembocadura del río Colorado y su ámbito de influencia en el alto golfo de California. Se presentan los cambios hidrográficos estacionales más grandes de todo el golfo, con valores mínimos de temperatura superficial de 8 °C en diciembre a cerca de 33 °C en agosto (Álvarez-Borrego, 2010).

Las particularidades oceanográficas al interior del golfo han llevado a zonificar este cuerpo de agua en diferentes regiones. Algunos autores distinguen cuatro regiones de acuerdo a sus diferencias topográficas, hidrográficas y ambientales (Ulloa *et al.*, 2006), o de cuatro a cinco basados en la producción primaria de la temporada (Lluch-Cota & Arias-Aréchiga, 2000; Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004).

De igual manera, se han sugerido otras regionalizaciones que pudieran ser de interés para el presente estudio. Una de ellas se relaciona con la distribución de las diferentes especies de peces dentro del golfo, debido a su ubicación entre el límite entre dos grandes provincias biogeográficas del Pacífico Nororiental: al norte la región Californiana de condiciones templadas y al sur la región Panámica de ambiente tropical. En consecuencia, la diversidad de peces está compuesta por especies tropicales y templadas (Hastings *et al.*, 2010).

En este sentido, se han llevado a cabo importantes contribuciones al estudio de la diversidad y ecología ictiológica del golfo de California, que han permitido el reconocimiento de esta cuenca como una provincia biogeográfica marina: provincia de Cortés o Sinus-californiana; donde muchas de las especies de peces son de afinidad templado-cálida y subtropicales (Briggs, 1974; Castro-Aguirre, 1983). Al interior del golfo se pueden presentar barreras para los peces neríticos. En este sentido Brusca *et al.* (2005) definen tres regiones faunísticas con base en la distribución de los peces en los estudios biogeográficos de Walker (1960) y Thomson *et al.* (1979). Sin embargo, estos límites han sido establecidos en su mayoría para explicar la distribución de peces neríticos demersales, mientras que para los peces pelágicos formadores de cardúmenes pelágico-neríticos no son viables y es posible el cruce de tales barreras (Castro-Aguirre *et al.*, 1996).

Debido a esta diversidad de regionalizaciones del GC, en el presente estudio se buscó tener un referente de acuerdo a las características físico químicas del agua siguiendo lo propuesto por Lavín & Marinone (2003). Por un lado, es una representación integral de la oceanografía física del GC a lo largo del año. Toma en cuenta aspectos importantes para la distribución de los pelágicos menores

como la fisiografía de las masas de agua, dirección e intensidades de vientos, productividad primaria por surgencias y mezcla por mareas. De este modo son reconocidas cinco regiones: Alto golfo de California, Golfo de California Norte, Zona de las Grandes Islas, Golfo de California Sur y la Zona de Entrada (Figura 2).

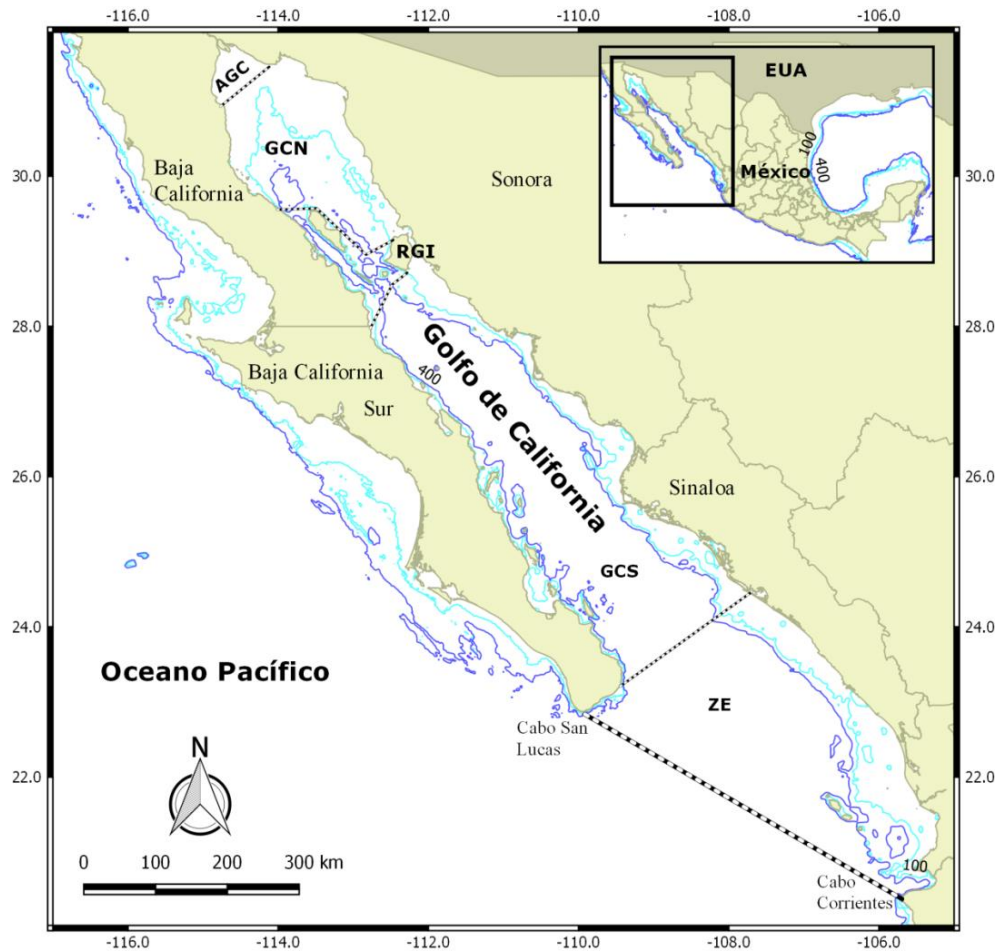


Figura 2.- Regionalización del golfo de California basado en Lavín y Marinone (2003). Alto golfo de California (AGC); golfo de California Norte (GCN); zona de las Grandes Islas (RGI); golfo de California Sur (GCS); zona de entrada (ZE).

MATERIAL Y MÉTODOS

Datos ambientales

Se ha propuesto una relación entre la captura de pelágicos menores en el golfo de California y el calentamiento anómalo del mar (Martínez-Zavala *et al.*, 2010). Se revisó Índice Oceánico El Niño (ONI¹) para cerciorarse que los años en los que se realizaron las observaciones no coincidieran con ninguna anomalía del océano Pacífico y por ende pudiesen reflejar resultados inusuales.

Temperatura superficial del mar y productividad primaria neta

Se analizaron datos ambientales de temperatura superficial del mar (TSM) y de productividad primaria neta (PPN) a partir de imágenes satelitales del periodo 2012-2014. La TSM (°C) se obtuvo de la página web *OceanColorWeb*² de la NASA, en particular, de imágenes nocturnas promedio de ocho días con una resolución espacial de 4x4 km generadas por el sensor remoto MODIS-Aqua.

La PPN ($\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) se descargó de la página web *Ocean Productivity*³ de la Universidad de Oregón, con la misma resolución temporal que la TSM pero de 9x9 km. La PPN fue calculada empleando el modelo de producción vertical generalizado (VGPM, por sus siglas en inglés) de Behrenfeld & Falkowski (1997), el cual combina, además de la concentración de clorofila, la irradiación de las horas luz en un ciclo de 24 hrs, la profundidad de la zona eufótica y la tasa de fijación máxima de carbono inorgánico de una biomasa dada de fitoplancton.

Con el fin de explorar el comportamiento estacional de ambas variables, se extrajeron y graficaron las series de tiempo de TSM y PPN en ocho localidades seleccionadas en el área de estudio (Anexo I y Fig. 3).

¹ http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml

² <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>

³ <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/index.php>

Para representar las condiciones ambientales prevalecientes durante las campañas de prospección y su distribución espacial, se hicieron mapas de ambas variables, promediando las imágenes semanales coincidentes con los periodos de adquisición de los datos acústicos que se mencionarán más adelante.

Datos acústicos

Se analizaron datos provenientes de cuatro campañas de prospección acústica realizadas a finales de la primavera de 2012 (13 de mayo al 1º de junio) y de 2013 (2 al 19 de mayo); a mediados de invierno del 2014 (14 al 27 de febrero) y a principios del verano del 2014 (20 de junio al 6 de julio). El derrotero siguió las especificaciones del Consejo Internacional para la Exploración del Mar (Simmonds & MacLennan, 2005). De esta manera los transectos fueron sistemáticos y perpendiculares a la línea de costa en el margen oriental del golfo de California, y en zig-zag en la reducida plataforma del margen occidental y en la parte intermedia, cubriendo profundidades más allá de la isobata de los 200 m (Figura 4).

Se utilizó el buque de investigación pesquera “BIP XI” del Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura de México (INAPESCA), mismo que cuenta con una ecosonda científica Simrad EK60, con un transductor de 38 kHz de haz dividido (12° de abertura circular) montado en el casco. De manera previa a cada campaña de prospección, la ecosonda fue calibrada con una esfera de carburo de tungsteno de 38.1 mm de diámetro de acuerdo con los procedimientos estándar descritos en Simmonds & MacLennan (2005). La velocidad de la embarcación durante el recorrido de los transectos fue de 8 nudos (kn) \pm 2 dependiendo de las condiciones de viento y corrientes.

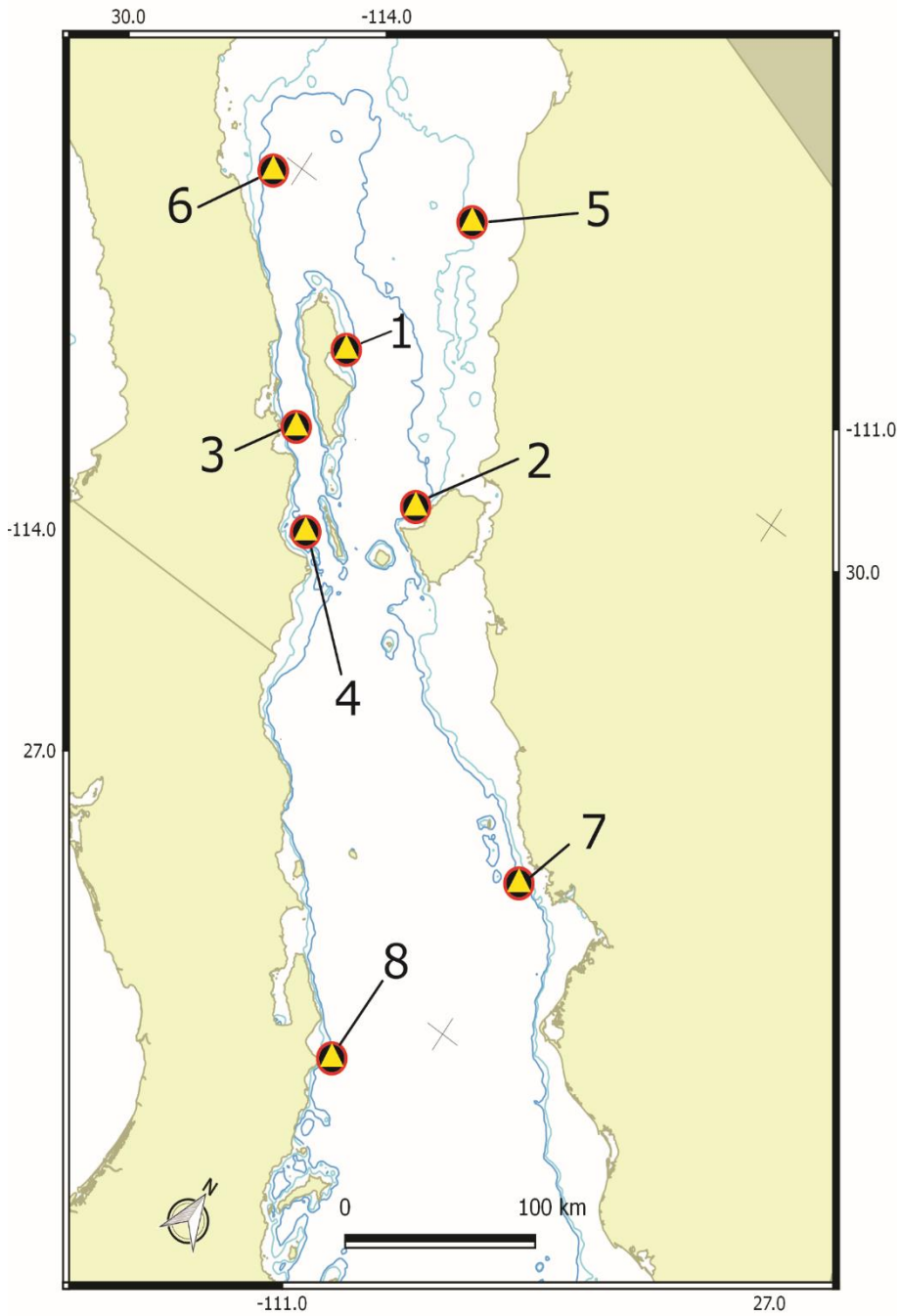


Figura 3.- Localidades de extracción de las series de tiempo de la temperatura superficial del mar y la productividad primaria neta: Margen oriental de isla Ángel de la Guarda (1); costa occidental de isla Tiburón (2); parte central del canal de Ballenas-Salsipuedes (3); inmediaciones de bahía San Rafael (4); frente a puerto Lobos, Sonora (5); frente a punta Bufeo, Baja California (6); San Carlos, Sonora (7); costa oeste del GC, Baja California Sur (8).

La tasa de pulso fue variable dependiendo de la profundidad de la zona (< 50 m = 0.25 s; 50-100 m = 0.5 s; 100-150 m = 0.75 s; 150-200 m = 1 s; > 200 m = 2 s). La duración del pulso fue de 512 ms y el poder de transmisión de 1000 W. Se buscó mantener un esfuerzo de muestreo similar para todos los años, tanto en la continuidad del derrotero como en el tiempo de prospección. Se consideraron todos los momentos de grabación cuya velocidad de navegación fue superior a 7 kn.

En el caso de las campañas de 2012, 2013 y 2014 (jun-jul) cada día la prospección comenzó a partir de las 18:00 hrs y se prolongó hasta las 03:00 hrs del día siguiente, aunque frecuentemente se extendía hasta las 06:00 hrs y ocasionalmente comenzaba antes de las 18:00 hrs, con el fin de registrar datos acústicos en los momentos crepusculares. La campaña de febrero 2014 tuvo la particularidad de comenzar la prospección a las 06:00 hrs o antes de la salida del sol y finalizar a las 19:00 hrs. Además, el derrotero fue diferente a las otras tres campañas, debido a que su esfuerzo estuvo dirigido a la captura de merluza (*Merluccius productus*) y no a los peces pelágicos menores como las primeras.

Se decidió incorporar esta última campaña al análisis para añadir observaciones diurnas al total de horas muestreadas en las demás campañas. A pesar de las diferencias en el diseño de los muestreos, se prospectaron áreas similares, particularmente la zona de las grandes islas. Para el análisis, cada uno de los transectos fue dividido en unidades de muestreo elemental (ESU) de 1 milla náutica (mn). En todas las campañas se realizaron lances de pesca de control para relacionar el componente biológico obtenido con algunos ecos de interés. Se emplearon arrastres de media agua con una red de 16 m de apertura horizontal y 12 m de apertura vertical y red de malla de 19 mm en el copo.

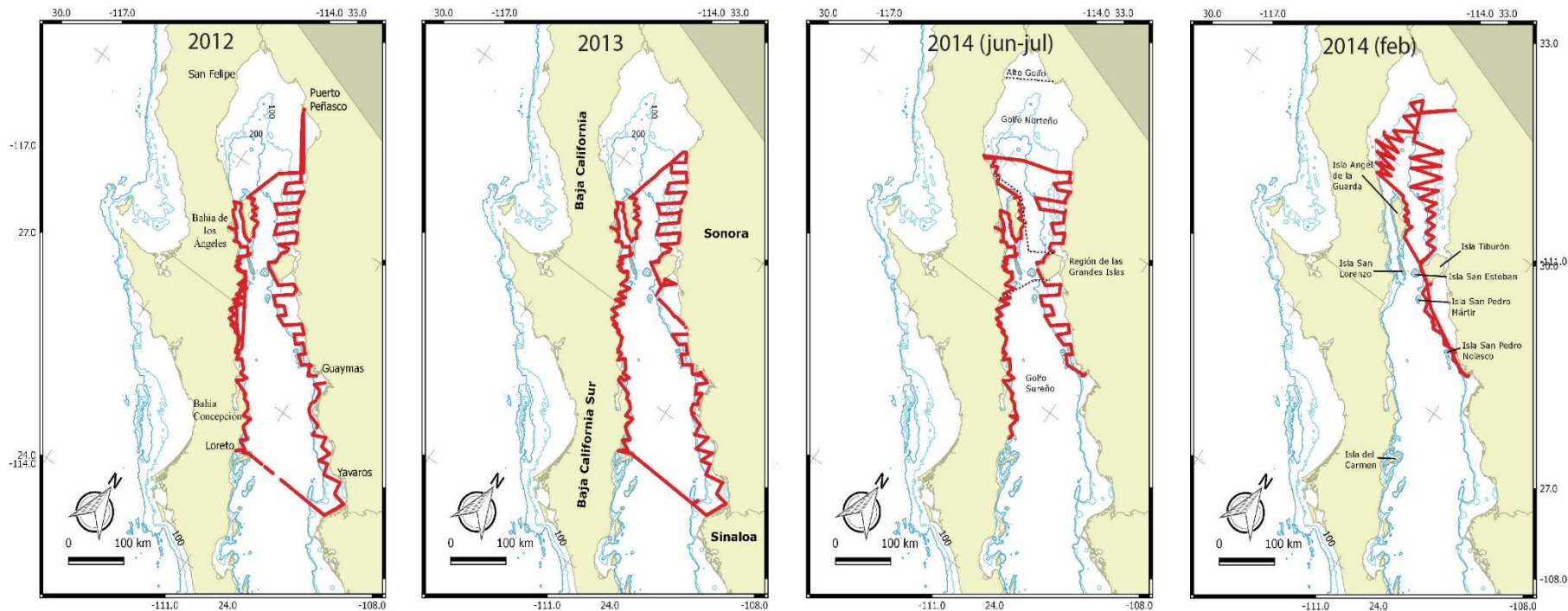


Figura 4.- Derroteros de las prospecciones acústicas realizadas a bordo del "BIP XI" en el golfo de California, durante el periodo del 2012 al 2014. Las campañas de 2012 (13 de mayo al 1 de junio), 2013 (2 al 19 de mayo) y 2014 (20 de junio al 6 de julio) se enfocaron a la evaluación de peces pelágicos menores, mientras que la campaña de invierno de 2014 (14 al 27 de febrero) estuvo orientada a la evaluación de merluza.

Post-procesamiento de datos acústicos

Los datos acústicos se almacenaron en el formato del fabricante de la ecosonda para posteriormente ser transformados al formato HAC (ICES, 2005) y procesados con el software Movies+ (Berger *et al.*, 2005), desarrollado por el Instituto Francés de Investigación para la Explotación del Mar (IFREMER). Cuando fue necesario, se hizo la corrección manual de la línea de fondo para evitar que un posible error del algoritmo de detección derivara en la sobreestimación o subestimación de la energía acústica en la columna de agua.

Para analizar la información acústica fue necesario, entre otras cosas, cuantificar la energía acústica recibida de la columna de agua (eco-integración), y es importante en las estimaciones de abundancia de peces. Esta cuantificación se fundamenta en el coeficiente de retrodispersión por volumen (s_v , m^{-1}) que es una medida acústica básica determinada por la sumatoria de la sección transversal acústica de los organismos (σ_{bs} , m^2) entre el volumen muestreado (V_0 , m^3), formalmente definido como:

$$s_v = \sum \sigma_{bs} / V_0$$

Aunque su expresión logarítmica, denominada fuerza de retrodispersión por volumen (S_v , dB re $1 m^{-1}$) es empleada con más frecuencia:

$$S_v = 10 \cdot \log_{10} (s_v)$$

En la actualidad, los programas de post-procesamiento acústico permiten realizar la sumatoria de la energía acústica de los organismos en un ecograma, siendo la eointegración por capas la modalidad más empleada para la estimación de la biomasa de peces. Esta consiste en definir capas por intervalos de profundidad (considerando la distribución de la especie objetivo) tomando como referencia la superficie o el fondo marino. Al final, es posible obtener para cada ESU y cada capa, los valores de S_v y del coeficiente de retrodispersión por área náutica (s_a , $m^2 \cdot mn^2$) que son convertidos en última instancia en el número de individuos y en biomasa.

De manera equivalente, cuando se busca comprender los ecoregistros de cardúmenes, resulta práctica la eointegración por cardumen. Con algunos programas de cómputo de post-procesamiento de datos acústicos, es posible realizar una delimitación automática de los cardúmenes que aparecen en cada ESU y medir diferentes características de cada una de estas detecciones. Para que el programa reconozca y delimite correctamente una detección, es necesario ajustar los umbrales máximos y mínimos de energía, tamaño y distancia entre pings y muestras verticales, principalmente (Diner *et al.*, 2006; Higginbottom *et al.*, 2008). Algunos de estos programas ofrecen además la opción de reconocer cardúmenes delimitando manualmente una región en el ecograma, lo que resulta de utilidad cuando no son detectados por el algoritmo de reconocimiento automático. Esta falla puede ser debida a que se encuentran rodeados de ecos que, bajo el criterio del usuario, no forman parte de la agrupación (Higginbottom *et al.*, 2008).

En la eointegración por cardumen, para cada intervalo de integración se toma a toda la columna de agua como una sola capa y se calcula el coeficiente de retrodispersión por agrupación (σ_{ag}) de la siguiente manera:

$$\sigma_{ag} = \frac{1}{\varepsilon} \sum_N S \cdot T \sum_n U^2$$

donde ε = número de muestras por metro en la dirección vertical (usualmente 10); N = número de pings relacionados al cardumen; S = la velocidad del barco en millas por segundo; T = número de pings por segundo (periodo); n = número de muestras que le corresponden a cada cardumen; U = amplitud de cada muestra integrada en voltios.

Al final de la eointegración se obtienen valores de σ_{ag} , S_v y número de muestras integradas y totales para cada cardumen (Diner *et al.*, 2006). Cabe mencionar que en cada cardumen, los valores de S_v ahora se convierten en un índice del volumen

de reverberación de cada detección, incorporando al área (A) del cardumen en m², y se expresa como sigue:

$$S_V = 10 \log \left[\frac{\sigma_{ag}}{A} \right]$$

Con los valores de σ_{ag} es posible determinar para cada ESU el coeficiente de retrodispersión por área náutica (s_a , m²·mn²):

$$s_a = 23270 \frac{\sigma_{ag}}{D_E}$$

donde $23270 = 4\pi * 1852$ (el equivalente en metros de 1 milla náutica) y D_E = longitud de la ESU en mn.

Además de la cuantificación de la energía acústica recibida para cada detección, cuando un cardumen es inzonificado por el haz acústico, es posible medir sus dimensiones. Cada pulso se divide en muestras de 10 cm; se obtiene una matriz con información vertical de cada pulso y horizontal con la unión de los pulsos consecutivos. Así, la altura observada (H_m) puede obtenerse directamente de la escala del ecograma. En el caso de cardúmenes pequeños, es importante corregir esta altura tomando en cuenta la duración del pulso (τ) y la velocidad del sonido (c), para obtener la altura verdadera (H_t):

$$H_t = H_m - c * \tau / 2$$

La longitud del ecoregistro (L_m), es calculada a partir de la distancia recorrida por el barco cuando pasa sobre el cardumen mediante la ecuación que toma en cuenta la velocidad del barco (V) y el tiempo (t) entre la primera y última detección del ecoregistro.

$$L_m = V * t$$

Sin embargo, para tener una medida más precisa que tome en cuenta algunos factores como la orientación del transductor, es necesario calcular el valor de la longitud verdadera (L_t) del cardumen. Para esto se necesita conocer el “ángulo de

ataque” (ϕ_a) que existe entre la dirección del transductor hacia los puntos de primer y el último contacto con el cardumen (Figura 5).

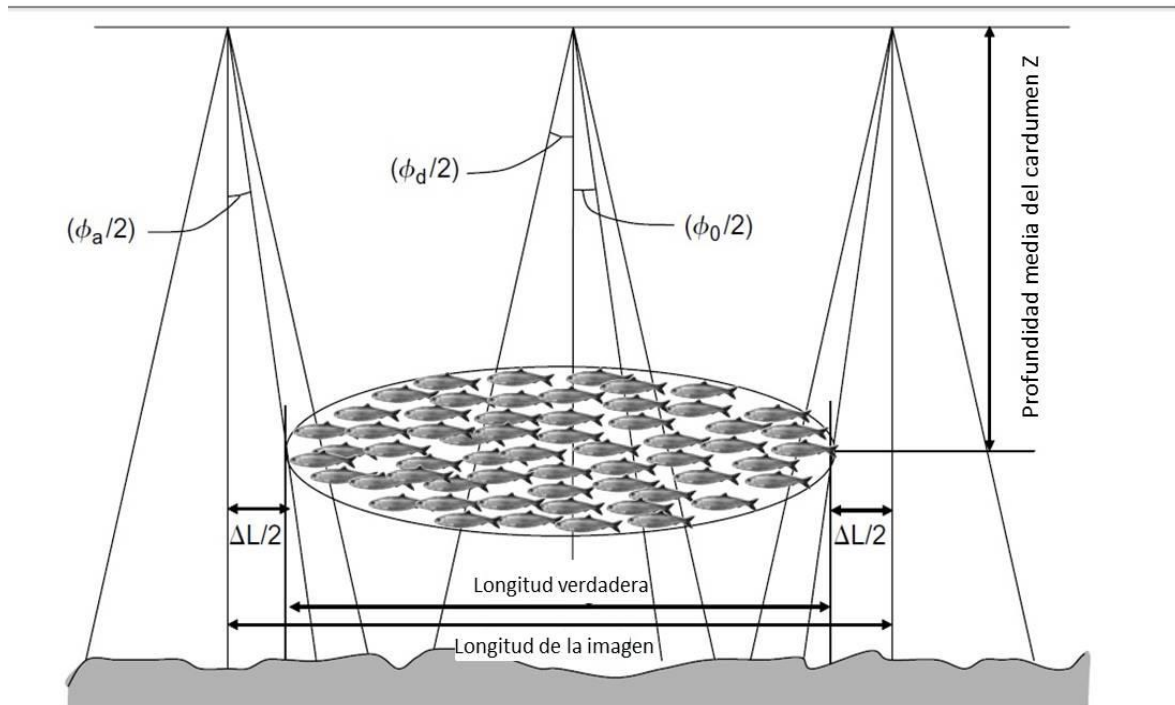


Figura 5.- Esquema que muestra la diferencia entre la longitud verdadera (L_t) y la longitud de la imagen (L_m) al comienzo o al final de la detección se representada como $\Delta L = 2Z \tan (\phi_a/2)$ (tomada de Simmonds & MacLennan (2005) y modificada a partir de Diner (1999)).

Con un haz ideal, si los ϕ_a iniciales y finales se encuentran a la profundidad Z , la corrección de la longitud queda de la siguiente manera:

$$L_t = L_m - 2Z * \tan (\phi_a/2)$$

El ángulo de ataque dependerá, entre otras cosas, de los patrones de envío del haz, del S_v del cardumen y los umbrales de la señal determinados por el operador (Diner, 1999; Simmonds & MacLennan, 2005). De igual manera, se pueden determinar variables como el perímetro, área, elongación, dimensión fractal, etc. La medición de los parámetros de energía acústica, tamaño, forma y ubicación en

la columna de agua, pueden ser empleados para analizar los patrones de agrupación de los peces en cardúmenes y los conjuntos de esos cardúmenes (Reid *et al.*, 2000; Simmonds & MacLennan, 2005).

Se obtuvieron cardúmenes acústicos mediante la herramienta de ecointegración por cardumen de Movies+. Para ello, se reconoce al conjunto de detecciones con continuidad vertical y horizontal en la columna de agua como un cardumen (Diner *et al.*, 2003) en función de valores umbrales de tamaño y energía definidos previamente. Con el fin de obtener una adecuada delimitación de los ecoregistros, se ajustaron los umbrales del algoritmo de reconocimiento, tomando como base las propiedades morfológicas y acústicas de los grupos de pelágicos menores en otras regiones reportados en literatura (Reid *et al.*, 2000; Petitgas *et al.*, 2003; Zwolinski *et al.*, 2007). Sin embargo, al tratarse de condiciones diferentes, los umbrales fueron modificados hasta obtener un reconocimiento y delimitación adecuados (Tabla 1).

Cada grupo de detecciones reconocido como un cardumen, fue sometido a un proceso visual de validación con el fin de evitar contabilizar agrupaciones que no pertenecieran a peces (*e.g.* enjambres o capas dispersas de zooplancton). Como referente de la profundidad de cada cardumen se tomó en cuenta la profundidad del centro geométrico, dadas las variaciones en la morfología de las detecciones. De la misma manera fueron considerados los parámetros morfológicos previamente corregidos.

Con el fin de registrar el entorno de los cardúmenes validados, se registraron visualmente en los ecogramas otro tipo de ecos asociados dentro de la milla náutica de aparición, tales como ecos difusos en forma de nubes, ecos de peces individuales, pequeños grupos de ecos, otros cardúmenes o el registro nulo de algún otro eco.

Tabla 1.- Valores umbrales usados para el reconocimiento de cardúmenes (en Movies+).

	Valor Min	Valor Max
Umbral de reconocimiento (dB)	-55	0
σ_{ag} (m ²)	0.006	100
Altura (m)	1	300
Longitud (m)	3	926
Área (m ²)	5	500,000
Densidad (dB)	-50	0
Umbral cola de cometa (dB)	-20	-17

Delimitación de la zona de estudio

En las tres zonas del golfo de California en donde la prospección acústica tuvo lugar (golfo norte, la zona de las grandes islas y la zona del golfo sur), se crearon polígonos cuyos bordes se encuentran basados en la descripción de las condiciones físicas del GC propuesto por Lavín & Marinone (2003). Así mismo, para cada zona se crearon varias subzonas (tres zonas y ocho subzonas) (Figura 6; Tabla 2).

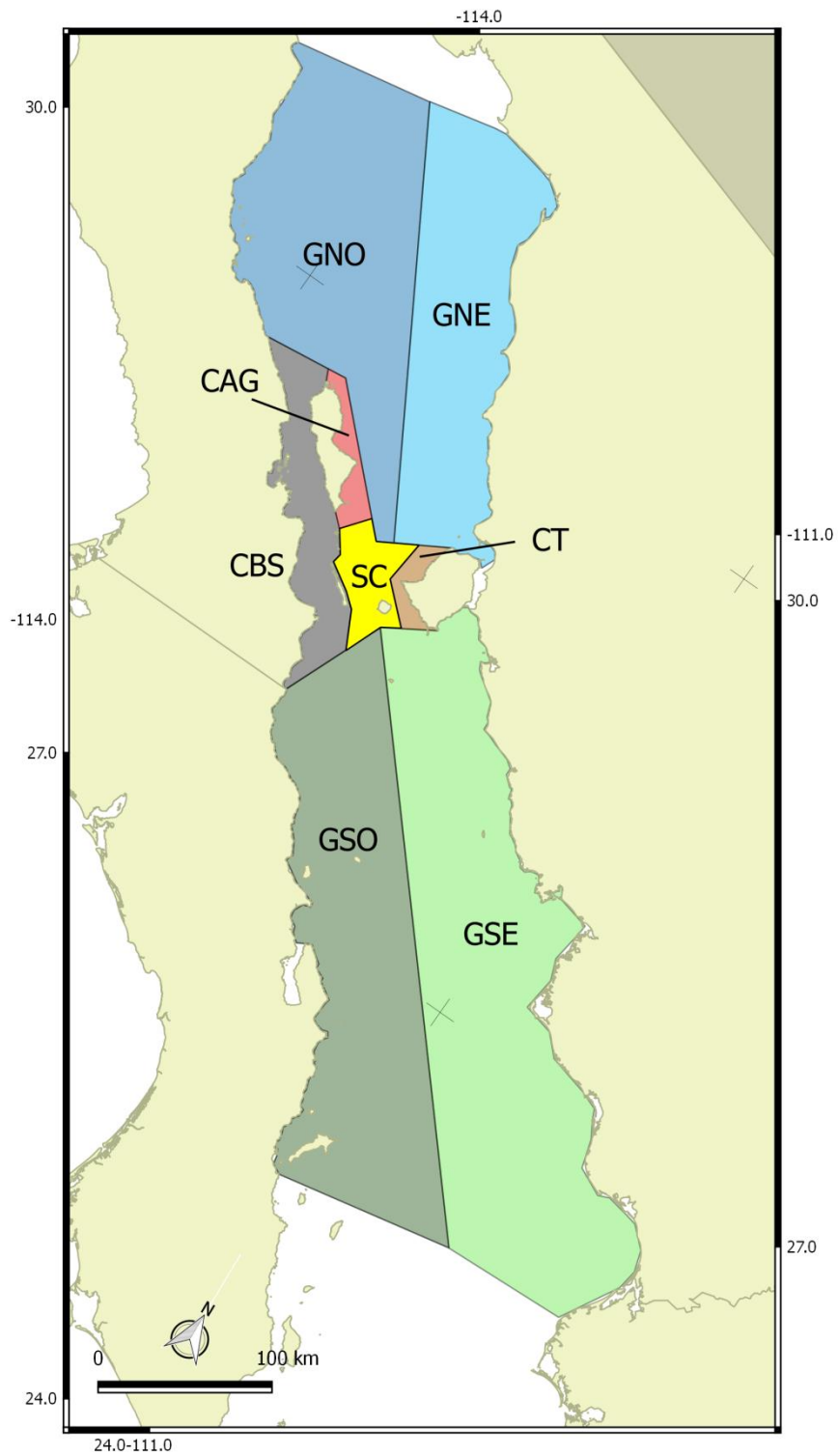


Figura 6.- Mapa que muestra la división del área de muestreo en tres zonas con sus correspondientes subzonas. Zona norte del golfo de California: costa este (GNE) y costa oeste (GNO); Zona de las grandes islas: costa este de isla Ángel de La Guarda (CAG), canal de Ballenas Salsipuedes (CBS), subzona centro (SC), costa oeste de isla Tiburón (CT); Zona sur del golfo de California: costa este (GSE) y costa oeste (GNO).

Tabla 2.- Acrónimos y denominaciones empleados para la regionalización del área de estudio.

Zona	Subzona	Acrónimo
Zona Norte del golfo de California	Costa este del golfo norte	GNE
	Costa oeste del golfo norte	GNO
Zona de las grandes islas	Costa este de isla Ángel de la Guarda	CAG
	Canal de Ballenas Salsipuedes	CBS
	Subzona centro	SC
	Costa oeste de isla Tiburón	CT
Zona Sur del golfo de California	Costa este del golfo sur	GSE
	Costa oeste del golfo sur	GSO

Periodos del día

Algunos aspectos astronómicos, como el periodo del ciclo diario y las fases lunares, fueron considerados como variables para explicar el número y características de los cardúmenes. La hora del día es una variable comúnmente empleada para explicar el comportamiento agregativo. Por esta razón, a partir de los metadatos fue calculada esta información mediante funciones del paquete **maptools** (Bivand & Lewin-Koh, 2017) del lenguaje R (R Core Team, 2017), con el cual se determinó el momento del día en el cual aparecieron los cardúmenes. Dichas funciones utilizan algoritmos provistos por la *National Oceanic & Atmospheric Administration* (NOAA) para el cálculo de la salida y puesta del sol, así como el inicio de los crepúsculos civil y náutico según la hora y la posición geográfica de cada cardumen. La fecha y hora registradas en Tiempo Universal Coordinado (UTC, por sus siglas en inglés) en los archivos acústicos, fueron convertidas a la hora local de América/Hermosillo (MST, UTC-7).

Fases lunares

La fase lunar y su posición en el firmamento se calcularon a partir de metadatos de ubicación y hora de aparición de cada uno de los cardúmenes en cada ESU prospectada. Para ello, se emplearon las funciones del paquete **suncalc** (Agafonkin & Thieurmél, 2018), que permitieron determinar la hora de salida y la hora de puesta de la luna, su altitud y la fase. La altitud de la luna con referencia al horizonte se expresó en grados, correspondiendo los valores positivos a la luna visible en el firmamento y los negativos a la luna por debajo del horizonte. Esto fue relevante al momento de considerar únicamente los cardúmenes que pudieran estar directamente influenciados por la luna.

Para algunas figuras se definieron cuatro categorías de elevación lunar: -90 a 0° (luna debajo del horizonte), 0 a 30° , 30 a 60° y 60 a 90° (luna en el firmamento). En el caso de la fase lunar, la función arrojó un índice entre cero y uno, donde 0 es luna nueva, 0.25 es cuarto creciente, 0.5 luna llena y 0.75 cuarto menguante. Por lo tanto, para asignar una fase al cardumen, se tomaron como límites numéricos los valores intermedios entre una fase y otra.

Análisis estadísticos

Las imágenes de satélite, mapas y análisis estadísticos se manejaron en el ambiente del lenguaje de programación R (R Core Team, 2017).

A los datos anuales de los descriptores de los cardúmenes se les realizó una prueba Shapiro-Wilks para determinar si seguían una distribución normal, y de esta manera decidir si las pruebas estadísticas a realizar serían de tipo paramétrico o no paramétrico. En el caso de los datos con distribuciones no paramétricas, se decidió utilizar la prueba Kruskal-Wallis para contrastar diferencias entre zonas y entre años. En el caso de que en esta prueba se rechazara la hipótesis nula (H_0), se realizó una prueba pareada de suma de rangos de Wilcoxon utilizando el método de Bonferroni para el ajuste de la probabilidad (Ríus-Díaz *et al.*, 1999).

Para la representación de la distribución vertical y los descriptores morfológicos, se emplearon gráficos de cajas y bigotes. En estos se muestra la mediana como una línea horizontal dentro de la caja que corresponde al primer y al tercer cuartil. Los bigotes se extienden hasta donde las observaciones están a una distancia < 1.5 veces el rango intercuartílico. En algunos casos, se incluyó una prueba estadística de la diferencia entre medianas, que se representa gráficamente por muescas a los costados de dicha medida de tendencia central. Cuando las muescas de dos cajas no se superponen, las medianas difieren entre sí.

Se determinó el número de ESU prospectadas en las mismas categorías como indicativo del número de cardúmenes, considerando el esfuerzo de muestreo en cada una de las fases y categorías angulares de elevación. De esta forma se calculó la cantidad de cardúmenes presentes en cada fase y ángulo lunar. La división entre ambas cantidades representa el número de cardúmenes en relación con dichas variables lunares, considerando el esfuerzo de muestreo aplicado en cada una de ellas.

La influencia lunar se analizó por dos vías, dado que se ha reportado que los efectos pueden relacionarse con la intensidad lumínica en cada fase y con la influencia de la marea provocada por la atracción de la luna (Takemura *et al.*, 2010; Ikegami *et al.*, 2015). Para observar la influencia de la atracción lunar, se calculó la relación luna-cardumen considerando a todos los cardúmenes detectados, independientemente de la hora del día o si la luna era visible. Para otro modelo, se consideraron solo aquellas detecciones observadas con luna visible en el firmamento (ángulo de elevación lunar $> 0^\circ$) y que no correspondieran al periodo diurno.

Con el fin de analizar el efecto de los momentos lunares sobre la distribución y el tamaño de los cardúmenes, se emplearon modelos aditivos generalizados (GAM, por sus siglas en inglés). En los GAM el predictor se define por la suma de funciones suavizadas de las variables predictivas que predicen una función monótona conocida de la variable de respuesta (función de enlace), misma que

puede seguir cualquier distribución de la familia exponencial (Wood, 2006). La expresión general de un GAM es como sigue:

$$g(\mu_i) = X_i^* \theta f_1(x_{1i}) + f_2(x_{2i}) + f_3(x_{3i}, x_{4i}) + \dots$$

donde g es la función de enlace; μ_i es el valor ajustado de la variable de respuesta; $X_i^* \theta$ son los componentes estrictamente paramétricos del modelo; f es una función no lineal de suavizado; x_i son las variables predictivas (Wood, 2006).

En el presente trabajo se emplearon variables con distribuciones no paramétricas, por lo que la expresión de los GAM quedó de la siguiente manera:

$$g(\mu_i) = f_1(x_{1i}) + f_2(x_{2i}) + f_3(x_{3i}, x_{4i}) + \dots$$

La distribución estadística utilizada en cada GAM, se eligió en función del comportamiento de la variable de respuesta, seleccionando preferentemente la función de enlace canónica correspondiente u otra de las aceptadas para la distribución usada, dependiendo del ajuste logrado con cada modelo.

Las variables de respuesta fueron el número de cardúmenes, la profundidad del centro geométrico y descriptores morfológicos como área, perímetro, longitud o altura. Como variables predictivas se usaron, el horario de aparición de cada cardumen, ángulo de elevación lunar y la fase lunar, la TSM y PPN promedio del pixel en el cual apareció cada cardumen.

Para la selección del mejor modelo se consideraron varios criterios: la significancia estadística de las variables predictivas ($p < 0.05$); el porcentaje de devianza explicada. La devianza es un indicador de la verosimilitud del modelo y se obtiene de la interacción entre la devianza nula (la que representa el peor modelo posible) y la devianza residual (no explicada por el modelo); y el criterio de información de Akaike (AIC), que es la comparación en la bondad de ajuste de diferentes modelos a los datos observados en función del número de parámetros de cada uno. Se seleccionó aquel modelo que presentó el valor más bajo del AIC (Zuur *et al.*, 2009).

La observación de los efectos en la variable de respuesta se realizó sobre las gráficas de dependencia parcial de cada una de las variables predictivas. Los GAM se ajustaron empleando las funciones del paquete **mgcv** (Wood, 2018).

RESULTADOS

Análisis ambiental

Durante el periodo de estudio (de 2012 a 2014) en el océano Pacífico no se detectaron anomalías por encima ni por debajo de 0.5 °C en el ONI, por lo que se considera que las observaciones biológicas no presentan alteraciones relacionadas con eventos ENSO (El Niño Oscilación del Sur; Figura 7).

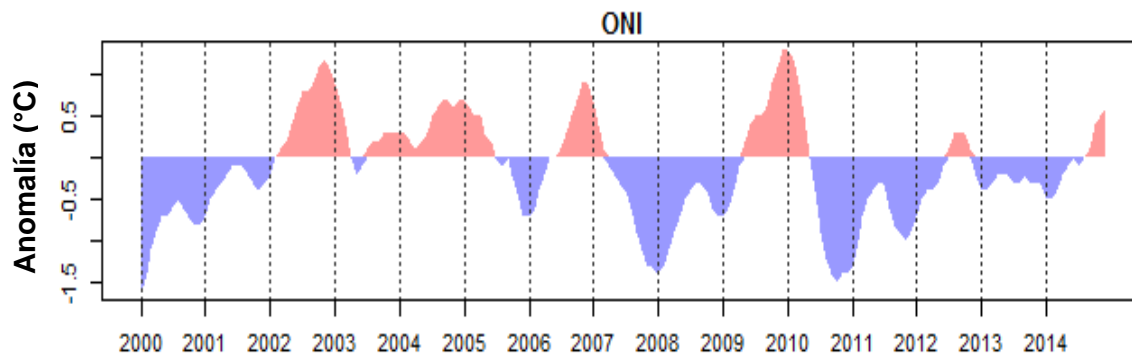


Figura 7.- Índice Oceánico El Niño correspondiente al periodo de 2000 a 2015. Se observaron cuatro eventos El Niño (anomalías > 0.5 °C) y seis eventos fríos (La Niña, < -0.5), sin embargo, durante el periodo de estudio no se observaron eventos anómalos.

Temperatura superficial del mar (TSM) y productividad primaria neta (PPN)

Los ciclos de TSM en las ocho localidades seleccionadas se presentan en la Figura 8 (panel superior). Estas sucedieron en momentos diferentes de los ciclos anuales, resultando en condiciones de temperatura distintas en cada una, siendo la más particular aquella realizada durante febrero de 2014. Las campañas de mayo-junio de 2012 y 2013 se sitúan en un periodo en el que las temperaturas incrementan gradualmente con el paso del tiempo; dicho periodo se encuentra intermedio entre las temperaturas más altas y bajas registradas durante los respectivos años (19-26 °C en 2012 y 18-23 °C en 2013). Durante el año 2014 se

registró un muestreo con condiciones de temperatura bajas durante febrero (16-21 °C) y otro con condiciones de temperatura altas durante junio-julio (25-31 °C).

El análisis de los mapas de la distribución espacial de la TSM en los meses de febrero, mayo y junio, promediados en periodos de 15 días, muestra un patrón similar en los años considerados (Figura 9, panel superior). Las temperaturas más bajas se observaron en el canal de Ballenas Salsipuedes y su área de influencia y entre las islas Ángel de la Guarda y Tiburón. Al norte de las grandes islas se observan valores más bajos durante todos los periodos de muestreo, en comparación con la zona al sur de las grandes islas. Las diferencias en los mapas de las campañas del 2014 obedecen más a los periodos de adquisición de datos acústicos durante cada campaña que a diferencias entre años.

En cuanto a la PPN, en los tres años se observan valores máximos durante el primer semestre, hacia la primavera, y en menor intensidad hacia el otoño en los años 2013 y 2014. En general, en la zona de las grandes islas se presentaron valores de productividad más altos en comparación con las demás localidades (Figura 8, panel inferior). Por otro lado, en la distribución espacial de la PPN los valores más altos de los tres años se observaron en 2012, aunado a esto también se encontró espacialmente más extendida (Figura 9; panel inferior). Se observó una mayor concentración de PPN en las localidades del canal de Ballenas Salsipuedes y su área de influencia, también se registraron productividades altas entre las grandes islas y en las costas de Sonora, tanto al norte de isla Tiburón como al sur, incluso hasta Sinaloa. Para 2013 se observaron valores comparativamente menores y restringidos a la costa de la península de Baja California, hacia el sur del canal de Ballenas Salsipuedes y un poco hacia el norte de isla Tiburón. Por el contrario,

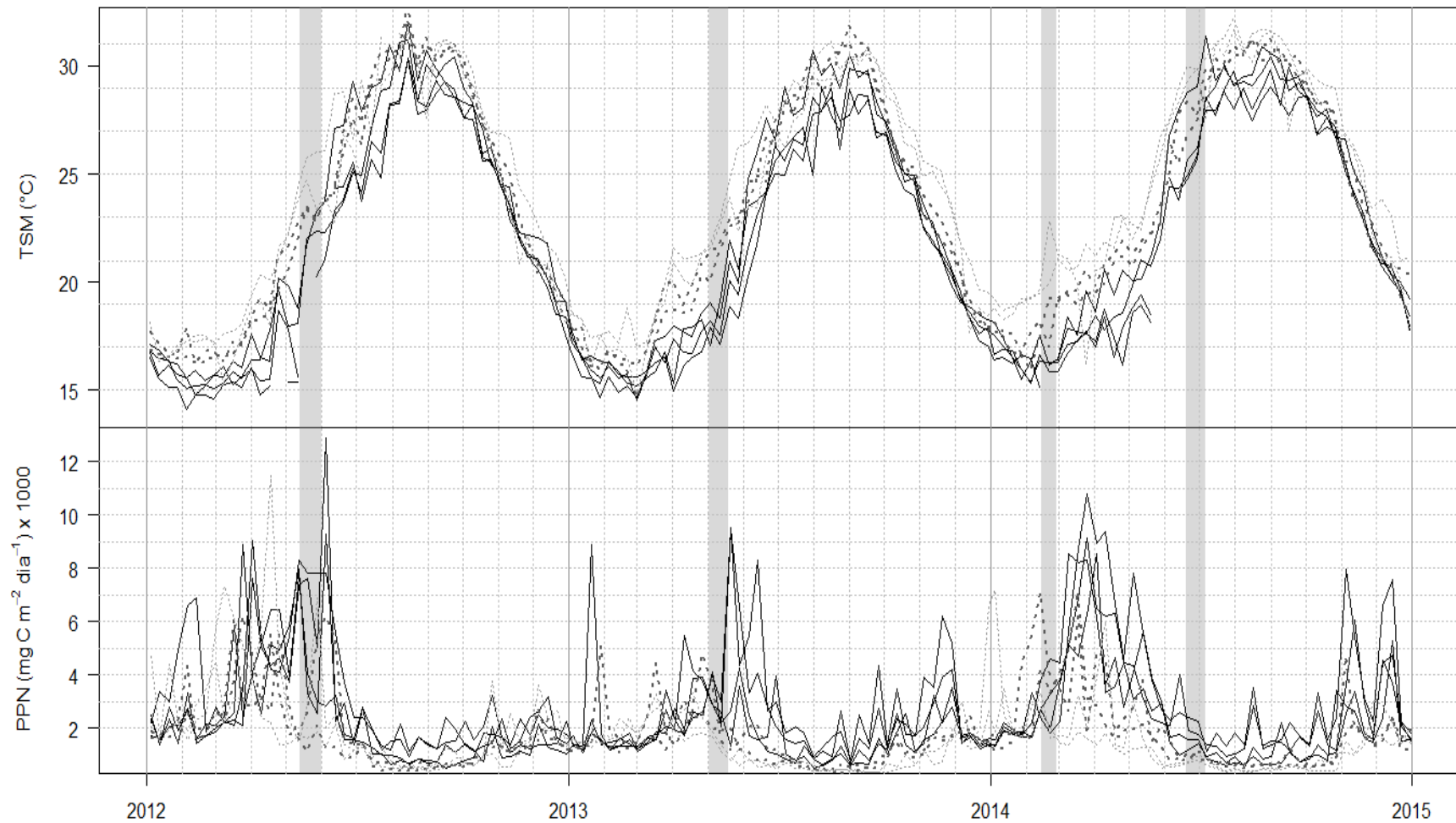


Figura 8.- Serie de tiempo (valores promedio de 8 días) de la temperatura superficial del mar (TSM, panel superior) y de la productividad primaria neta (PPN, panel inferior) en ocho localidades del golfo de California. Golfo norte (líneas punteadas oscuras), zona de las grandes islas (líneas continuas) y golfo sur (líneas punteadas claras). Las bandas verticales en gris indican los periodos de muestreo acústico.

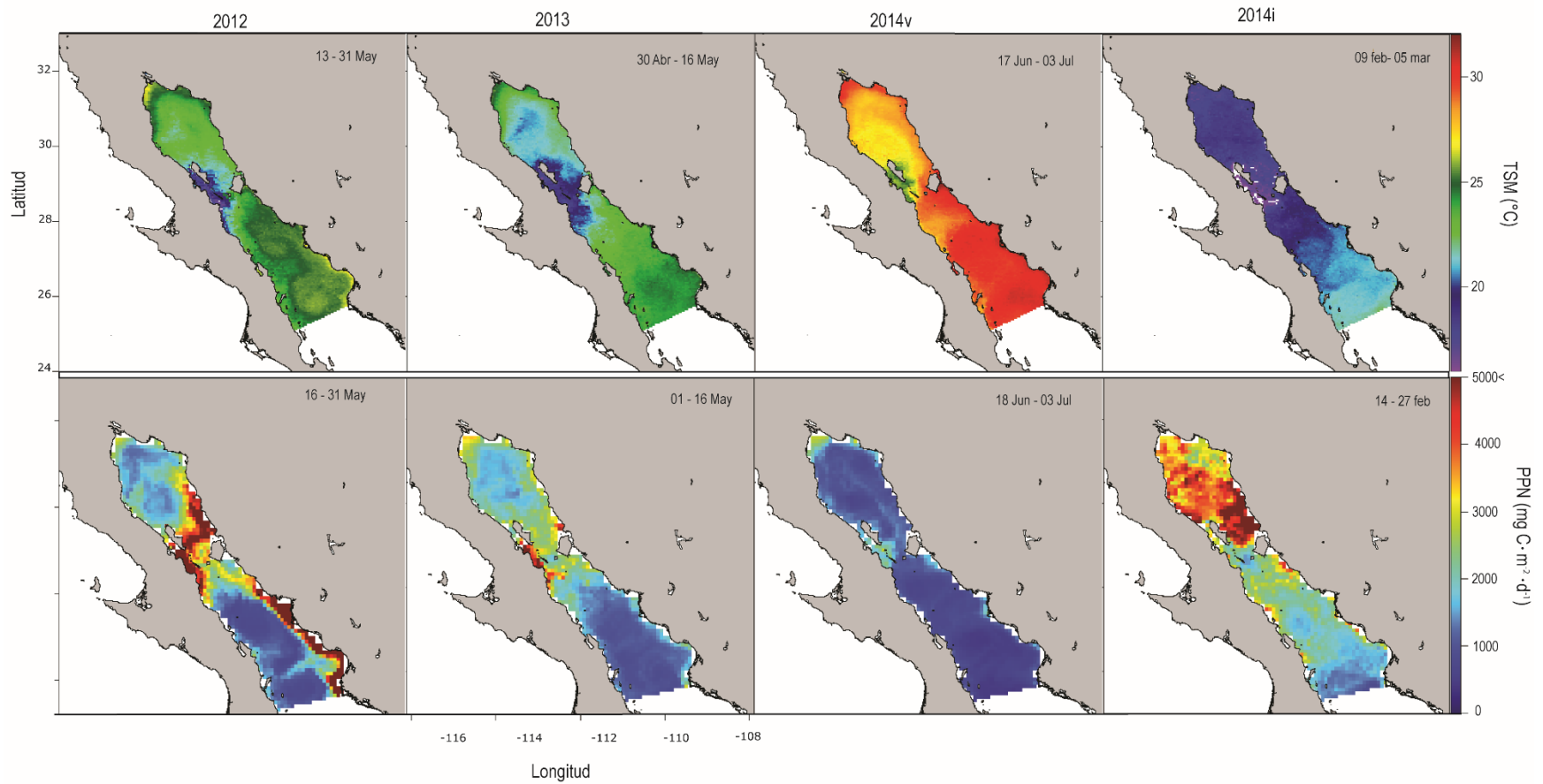


Figura 9.- Imágenes satelitales de la temperatura superficial del mar (TSM, panel superior) y productividad primaria neta (PPN, panel inferior) en el golfo de California. Cada imagen representa el promedio de las dos semanas correspondientes a las cuatro campañas de prospección acústica analizadas. En el caso de la PPN los valores superiores a 5,000 mg C·m⁻²·d⁻¹ fueron homogeneizados para observar mejor la productividad durante las temporadas con valores bajos.

durante la campaña del verano de 2014, se observó una distribución homogénea de valores bajos para todo el GC. Solamente en el canal de Ballenas Salsipuedes se observaron valores mayores que el resto, aun así estos son menores a $3,000 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Para la campaña de invierno de 2014 los mayores valores de productividad se observan en la zona del golfo norte, existiendo una mayor acumulación en la zona costera de Sonora, al norte de isla Tiburón (Figura 9; panel inferior).

Distribución geográfica de cardúmenes

Se detectaron un total de 1,100 cardúmenes que cumplieron con los criterios establecidos. La aparición por campañas fue de la siguiente manera: durante mayo de 2012 se obtuvo el 46 % del total; en mayo de 2013 el 26 %, en febrero de 2014 el 22 % y finalmente en junio de 2014 se observó el 5 % (Figura 10 y Tabla 3). En la zona de las grandes islas se detectaron más cardúmenes, seguida por el golfo sur y finalmente el polígono del golfo norte (Tabla 3). La subzona que presenta un mayor número de detecciones es la costa este del golfo sur (GSE), seguida por la costa oriental de isla Ángel de la Guarda (CAG) y la costa de isla Tiburón (CT), la subzona centro de la zona de las grandes islas (SC) es la subzona con un menor número de detecciones (Tabla 3).

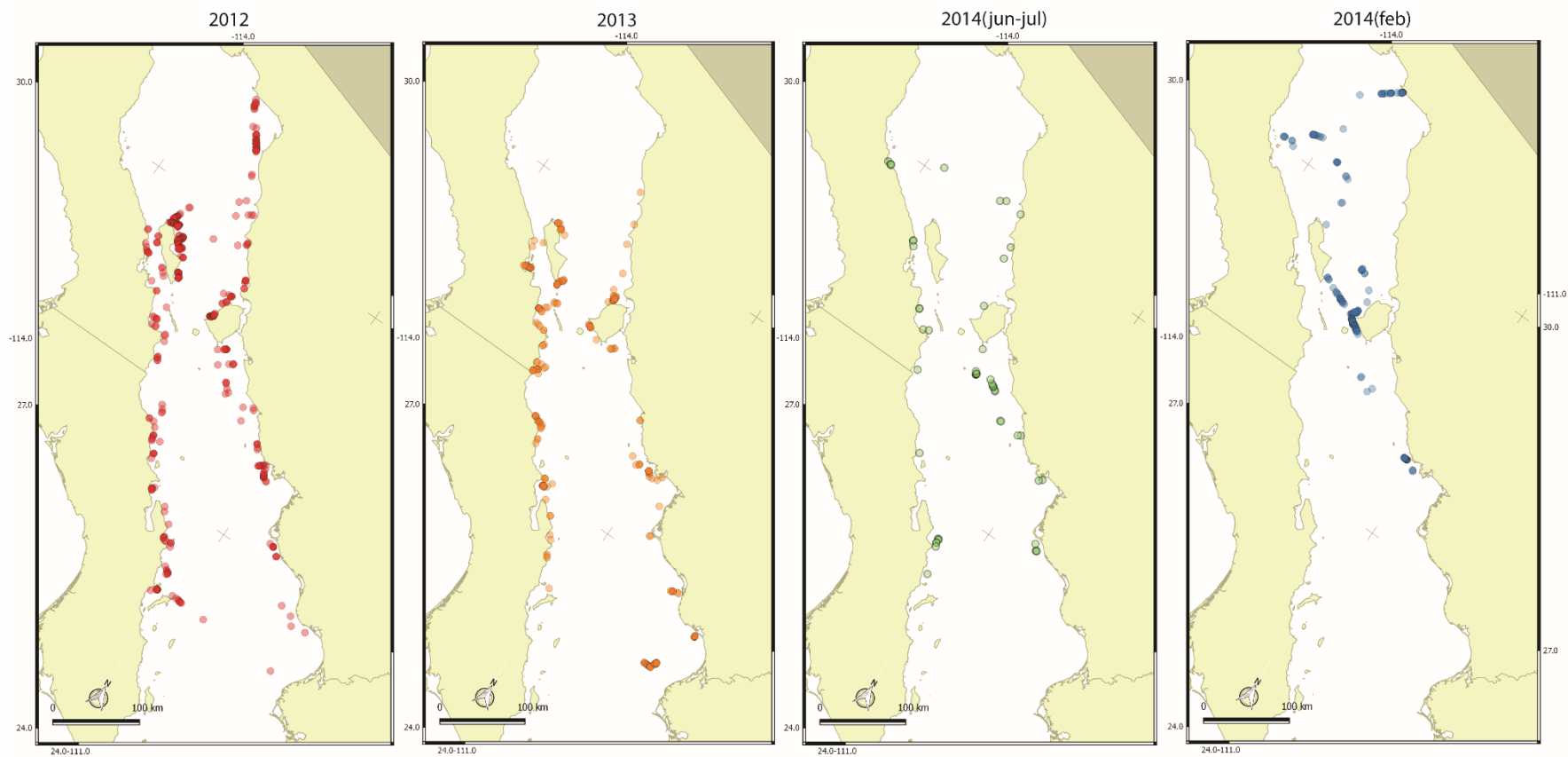


Figura 10.- Mapas de la distribución geográfica de cardúmenes detectados durante las campañas de prospección acústica, realizadas a bordo del "BIP XI" en el golfo de California durante el periodo de 2012 a 2014.

Tabla 3.- Número de cardúmenes detectados por zona, subzona y año. Golfo norte (GNORTE); golfo sur (GSUR); grandes islas (RGI); costa de isla Ángel de la Guarda (CAG); canal de Ballenas Salsipuedes (CBS); costa de isla Tiburón (CT); costa este del golfo norte (GNE); costa oeste del golfo norte (GNO); costa este del golfo sur (GSE); costa oeste del golfo sur (GSO); subzona centro (SC).

Zona	Subzona	2012	2013	2014(jun-jul)	2014(feb)	Total
RGI	CAG	139	31	0	3	
	CBS	44	62	8	-	
	CT	59	15	1	100	
	SC	-	-	-	17	
	subtotal	242	108	9	120	479
GNORTE	GNE	74	29	5	47	
	GNO	38	0	8	33	
	subtotal	112	29	13	80	234
GSUR	GSE	72	99	26	43	
	GSO	79	58	10	-	
	subtotal	151	157	36	43	387
TOTAL		505	294	58	243	1100

Durante el año 2012 fue posible observar cardúmenes de manera continua a lo largo del derrotero, con áreas de mayor concentración, por ejemplo, este y noreste de isla Ángel de la Guarda, noroeste de isla Tiburón, al Sur de Puerto Peñasco, Sonora y frente a San Carlos, Sonora. Solo en la porción sur del derrotero que comprendió desde isla del Carmen hasta isla Lobos Sonora, incluyendo el cruce del GC, mostró tramos de navegación con pocas detecciones (Figura 11 a).

En la campaña del 2013 se redujo el número de detecciones observadas, no obstante la zona de las grandes islas y la costa oeste del GC concentraron un número importante de ellas. Además, se presentó un mayor número de tramos de navegación con pocos o nulos registros, principalmente en la parte central del sur del GC y la costa este del GC, con excepción de áreas muy puntuales como San Carlos, Sonora y las afueras de la bahía de Agiabampo (Figura 11 b).

Para las dos campañas del 2014 se observó una marcada disminución de detecciones. Particularmente, en la campaña de verano (mes de junio) fueron pocas las áreas de concentración, una de ellas se encuentra al este de isla San Pedro Mártir. (Figura 12 a).

En la campaña de febrero del 2014, la mayoría de los cardúmenes se encontraron en dos áreas de concentración, una frente a San Carlos, Sonora y la más importante dentro de la zona de las Grandes Islas, principalmente al oeste de isla Tiburón. Esta campaña es la que presentó los mayores espacios de navegación con pocas o sin detecciones (Figura 12 b).

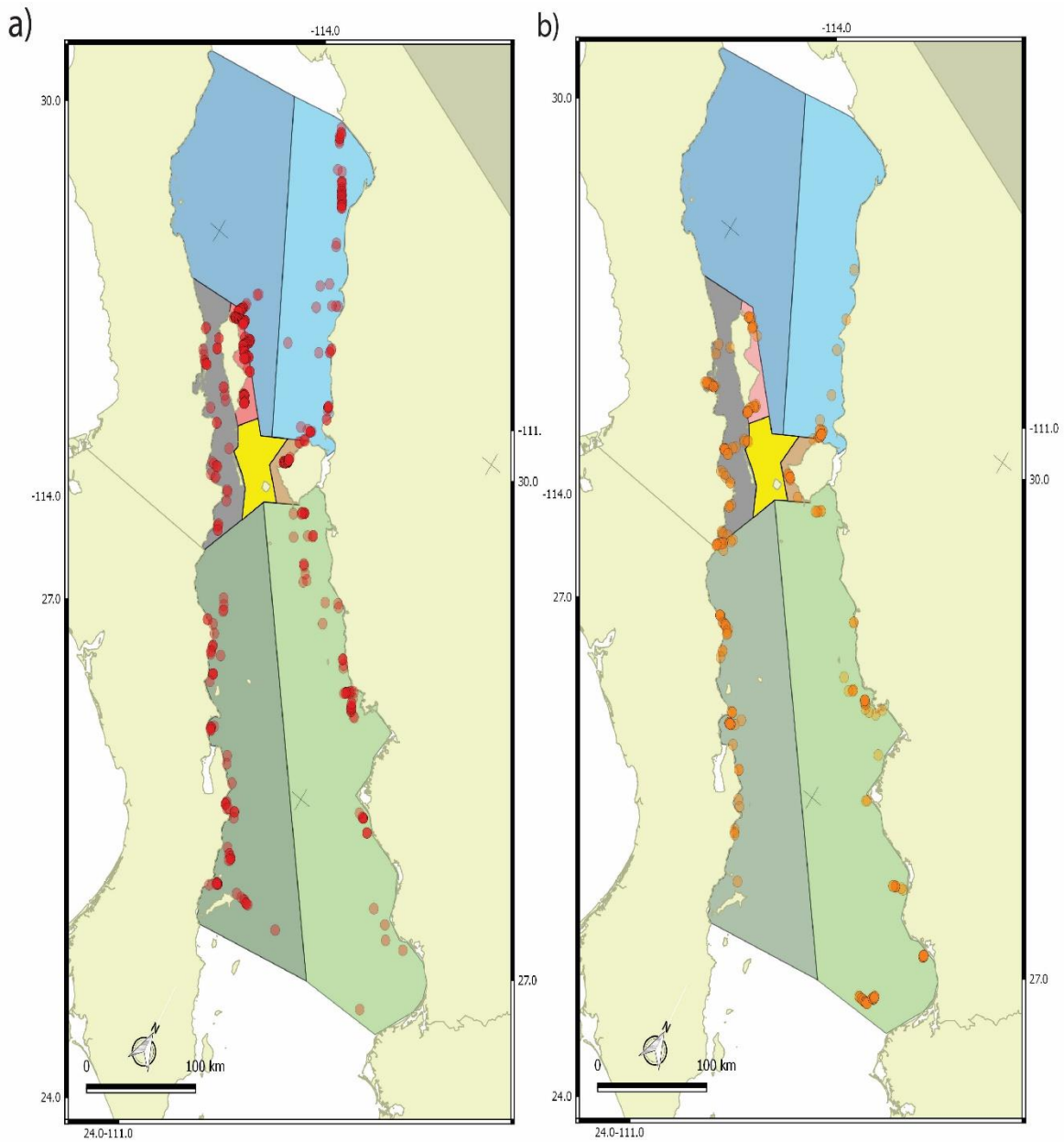


Figura 11.- Distribución geográfica de los cardúmenes detectados durante las campañas (a) del 13 de mayo al 1 de junio de 2012 y (b) del 2 al 19 de mayo de 2013. Los polígonos denotan las subzonas del GC definidas para el análisis: zona norte del golfo (polígonos azules), zona de las grandes islas (polígonos multicromáticos) y zona sur del golfo (polígonos verdes).

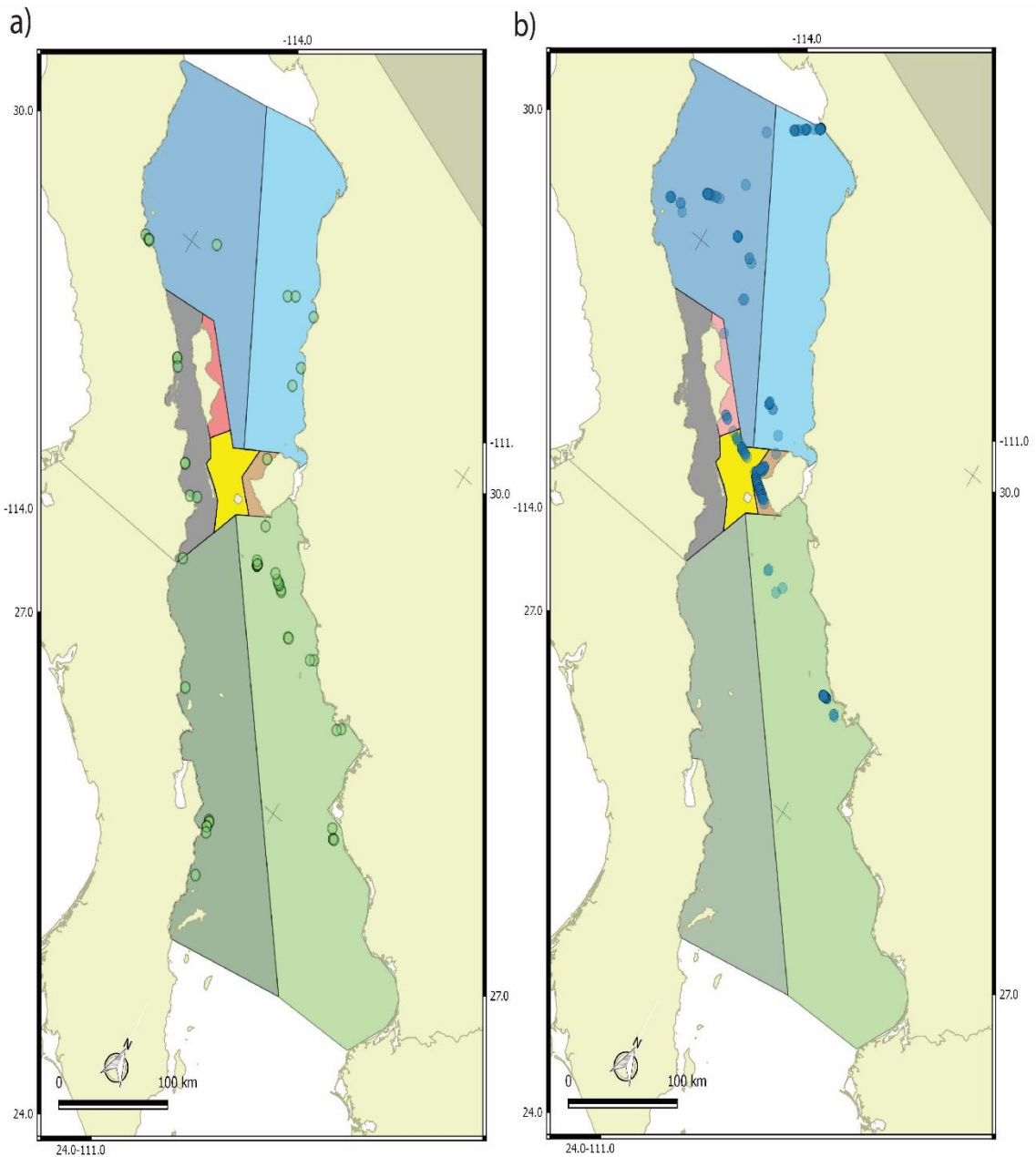


Figura 12.- Distribución geográfica de los cardúmenes detectados durante la campaña (a) del 20 de junio al 6 de julio de 2014 y (b) del 14 al 27 de febrero de 2014. Los polígonos denotan las subzonas del GC definidas para el análisis: zona norte del golfo (polígonos azules), zona de las grandes islas (polígonos multicolor) y zona sur del golfo (polígonos verdes).

Del total de los registros, un amplio número de cardúmenes coexistieron con otras agrupaciones dentro de la misma milla náutica de aparición (817) y solo una pequeña cantidad (36) representaron cardúmenes solitarios sin ningún otro ecoregistro detectado cerca de su posición.

Se decidió juntar los datos de los polígonos correspondientes a la porción este del golfo de California (GNE, CT y GSE) y aquellos de la porción oeste (GNE, CAG, CBS y GSE). De esta manera, se observó que durante el 2012 la costa oeste (300) presentó un 30 % más cardúmenes con respecto a la costa este (205), contrario a lo observado en febrero de 2014, donde 80 % se observaron en la porción este y 15 % en la oeste. En 2013 y junio de 2014 la distribución en ambas costas fue similar (Figura 13).

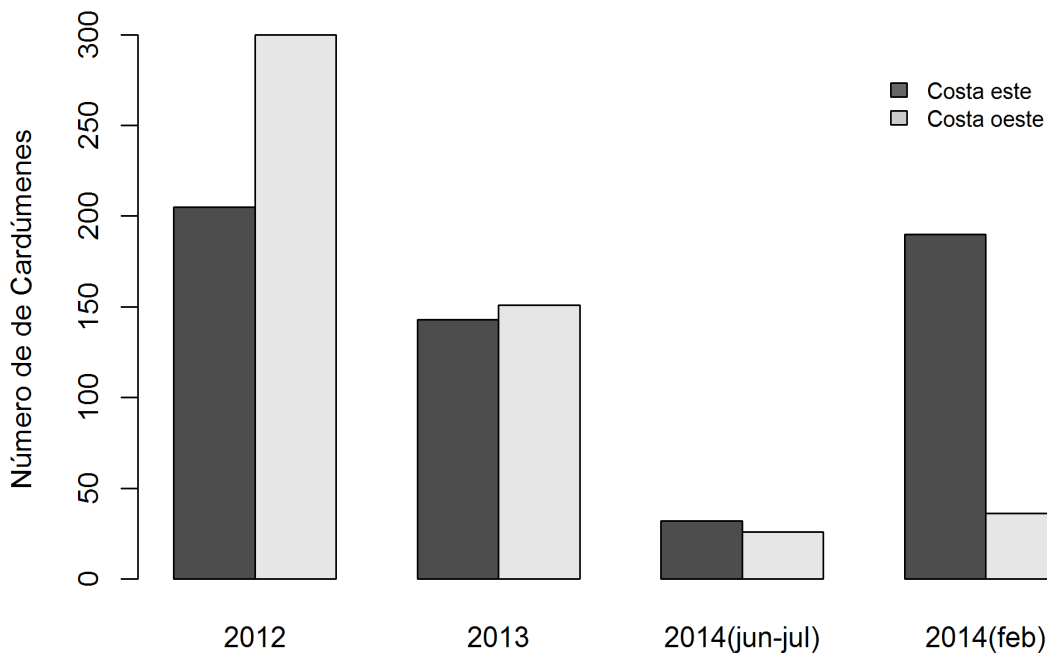


Figura 13.- Variación interanual de la distribución de los cardúmenes de peces en ambas costas del golfo de California.

A partir del número de millas prospectadas como esfuerzo de muestreo en cada área (Anexo II), se construyó la Tabla 4, en donde se presenta el número de cardúmenes por milla náutica (c/nm) para cada campaña, por zona y subzona. De manera general, se observó que la zona de las grandes islas obtuvo un valor mayor de densidad con 0.442 c/nm, seguida por la zona del golfo sur con 0.160 c/nm y finalmente la zona del golfo norte con 0.122 c/nm.

Observando este comportamiento por subzona, existe un patrón donde las subzonas de la RGI muestran los valores más altos, mientras que durante la campaña de junio 2014 los valores de las subzonas del golfo norte y golfo sur son mayores (Figura 14).

Considerando solo las campañas enfocadas a pelágicos menores, se observó en el 2012 una mayor densidad (2.57 c/nm) en la costa este de isla Ángel de la Guarda respecto a todas las demás, seguida por la costa de isla Tiburón y la costa oeste del golfo norte.

En el año 2013 al igual que en el año anterior la subzona de la costa este de isla Ángel de la Guarda obtuvo la mayor densidad (0.517 c/nm), seguido de isla Tiburón y canal de Ballenas Salsipuedes, sin embargo, la disminución en la magnitud de observaciones fue generalizada para todas las subzonas.

En junio-julio de 2014 donde existió un marcado descenso en el número de cardúmenes, la mayor densidad se registró en la costa este del golfo sur (0.086 c/nm), seguida por la costa oeste del golfo norte (0.066 c/nm) y sin detección alguna en la isla Ángel de la Guarda.

Finalmente en el mes de febrero de 2014 los valores de densidad se mantuvieron bajos en la mayoría de las subzonas con valores menores a 0.2 cardúmenes por milla navegada, aunque la costa de isla Tiburón y la subzona centro resaltaron por presentar valores de 1.3 y 0.8 respectivamente (Figura 14).

Tabla 4.- Número de cardúmenes por milla náutica prospectada durante cada campaña, por zona y subzona. Golfo norte (GNORTE); golfo sur (GSUR); grandes islas (RGI). Costa de isla Ángel de la Guarda (CAG); canal de Ballenas Salsipuedes (CBS); costa de isla Tiburón (CT); costa este del golfo norte (GNE); costa oeste del golfo norte (GNO); costa este del golfo sur (GSE); costa oeste del golfo sur (GSO); subzona centro (SC).

Zona	Subzona	2012	2013	2014(jun-jul)	2014(feb)	Total
RGI	CAG	2.574	0.517	0	0.057	
	CBS	0.183	0.289	0.041	-	
	CT	1.372	0.340	0.030	1.369	
	SC	-	-	-	0.894	
	Toda la RGI	0.718	0.338	0.031	0.833	0.442
GNORTE	GNE	0.195	0.092	0.023	0.163	
	GNO	1.055	0	0.066	0.061	
	Todo el GNORTE	0.270	0.082	0.038	0.097	0.122
GSUR	GSE	0.159	0.207	0.086	0.184	
	GSO	0.217	0.174	0.038	-	
	Todo el GSUR	0.185	0.194	0.064	0.184	0.160
GOLFO DE CALIFORNIA		0.322	0.199	0.049	0.203	

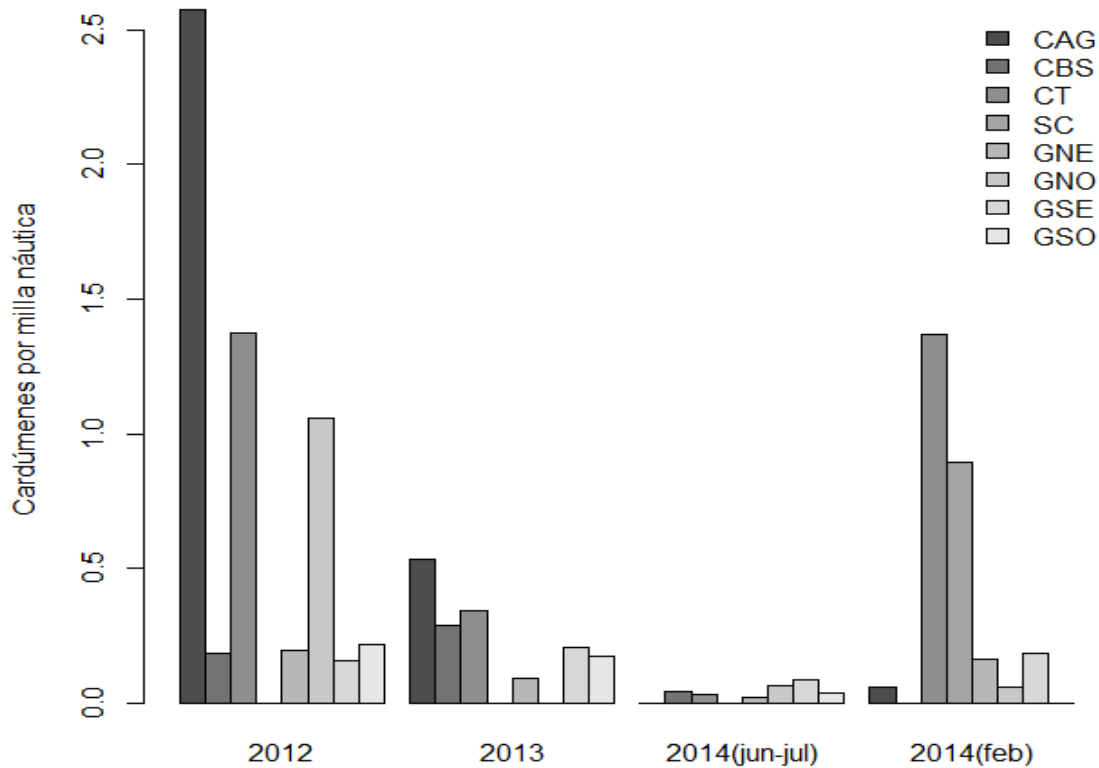


Figura 14.- Densidad de cardúmenes de peces por campaña en las diferentes subzonas del golfo de California.

Captura de los lances de pesca de control

Los lances de pesca muestran una captura diferencial de especies formadoras de cardúmenes entre las campañas dirigidas al recurso pelágicos menores (2012, 2013 y junio-julio 2014) y a la merluza (febrero 2014). Para esta última, se obtuvieron en las capturas proporciones grandes de peces formadores de cardúmenes solo en los lances de pesca realizados hacia el sur, representados principalmente por especies de los géneros *Cynoscion* y *Sebastes* (curvinas y rockots, respectivamente).

En cambio, durante el 2012 se observó que la captura en las zonas de las grandes islas y golfo norte estuvo compuesta principalmente de anchoveta norteña (*Engraulis mordax*), con algunos lances con sardina japonesa (*Etrumeus teres*) y sardina monterrey (*Sardinops sagax*) en el canal de Ballenas Salsipuedes; mientras que en la zona sur si bien apareció *E. mordax*, la mayoría se componen de sardina crinuda (*Opisthonema spp.*) y algunos de *S. sagax*, principalmente en la costa oeste.

En el 2013 fue posible observar lances con *E. mordax* en la zona de las grandes islas aunque en menor número respecto al año anterior, en cambio se observa un mayor número de lances con *S. sagax*, *E. teres* y macarela (*Scomber japonicus*) en dicha zona; mientras que para la zona sur se observa un componente mayoritario de *Opisthonema spp.* y *S. sagax*.

Para la campaña de junio-julio de 2014 los lances con anchoveta fueron pocos y no se observa una distribución focalizada de alguna de las especies, sin embargo apareció un mayor número de lances con *E. teres* en las tres zonas: norte, grandes islas y sur. En el Anexo III se presentan los mapas con la proporción de especies formadoras de cardúmenes capturados durante los lances de referencia en las campañas de prospección acústica de 2012 a 2014.

Aparición de cardúmenes en los periodos del día

Se obtuvieron registros acústicos durante todos los momentos del día, incluyendo los crepúsculos civil y náutico, tanto matutinos como vespertinos. Dada su corta duración, se decidió agruparlos como alba (crepúsculo matutino náutico + civil) y ocaso (crepúsculo vespertino civil + náutico). Durante el año 2012 los momentos crepusculares tuvieron una duración aproximada de 53 minutos, en el año 2013 fue de 52 min, en febrero de 2014 el periodo duró 50 min y finalmente en junio-julio de 2014 el periodo duró 56 min (Tabla 5).

Tabla 5.- Duración de los momentos crepusculares durante las campañas acústicas analizadas.

Campaña	Periodo crepuscular					
	Náutico	Civil	Amanecer	Civil	Náutico	Puesta
2012	04:46	05:17	05:40	18:57	19:25	19:50
2013	04:54	05:14	05:46	18:51	19:14	19:43
2014 feb	05:06	05:31	05:56	17:16	17:39	18:06
2014 jun-jul	04:39	05:30	05:35	19:12	19:38	20:08

Se analizaron un total de 6,007 unidades elementales de muestreo (ESU), las cuales se encuentran distribuidas de acuerdo a los periodos del día de la siguiente manera: alba = 378, día = 2,044, ocaso = 306 y noche = 3,279. La conversión de dichas ESU en horas de registro acústico por los periodos del día considerados fue: alba = 50, día = 272, ocaso = 40 y noche = 437. Considerados en conjunto, la aparición de los cardúmenes por periodo del día fue como sigue: alba = 79, día = 500, ocaso = 128 y noche = 393.

La campaña de febrero de 2014 permitió adicionar horas de muestreo alrededor de las 14:00 hrs, mismas que en otras campañas no se cubrieron, y en general complementó la representación de horas diurnas, dado que en 2012, 2013 y junio 2014 se observa un mayor muestreo en horarios nocturnos (Figura 15).

En total, el 45 % de las detecciones fueron nocturnas ($n = 500$) en comparación con las diurnas (393), o crepusculares (alba = 79 y ocaso = 128). Considerando el esfuerzo de muestreo para cada periodo, se observó un mayor número de cardúmenes por milla náutica durante el ocaso, seguido en orden de magnitud por el día y alba. Bajo esta consideración, el periodo nocturno obtuvo el valor más bajo de todos los periodos.

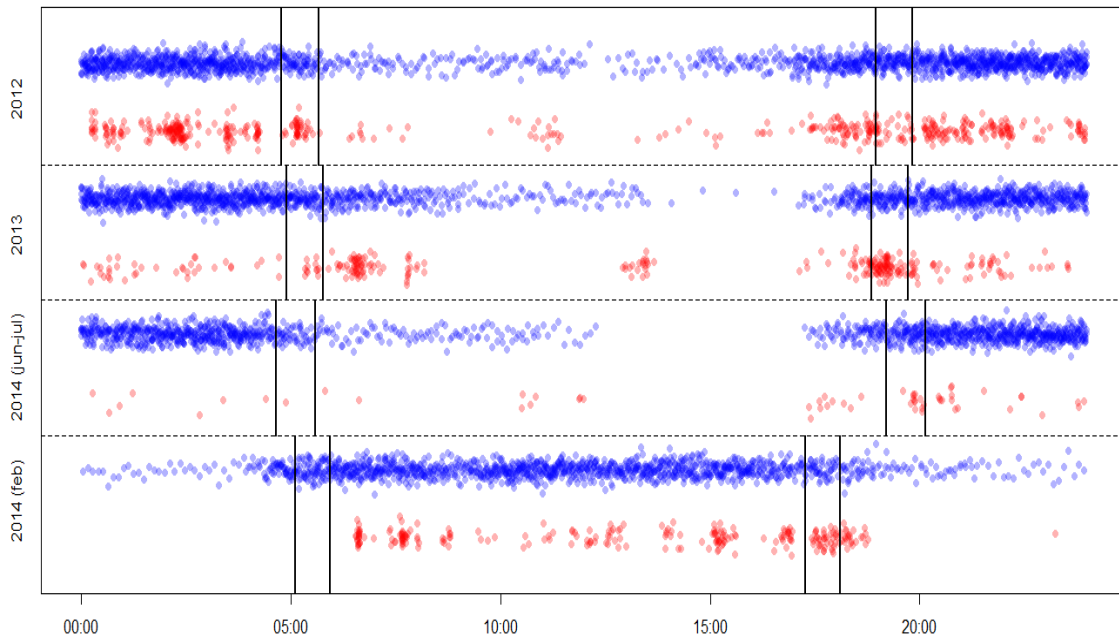


Figura 15.- Comparación del número de cardúmenes de peces detectados (puntos rojos) y millas náuticas prospectadas (puntos azules) por hora durante las cuatro campañas acústicas analizadas. Las líneas verticales señalan, de izquierda a derecha: alba, salida del sol, ocaso y puesta del sol.

Al observar el número de cardúmenes por milla náutica en cada una de las campañas, se observa la preponderancia de los momentos crepusculares, dado que durante el 2012 y 2014 (febrero) el momento del alba presentó los índices de número de cardúmenes por milla náutica más grandes, mientras que para 2013 y 2014 (junio-julio) los valores más altos se muestran en el momento del ocaso. Es de remarcar que en el 2013 durante el ocaso se registró el valor más elevado de todos los periodos en todas las campañas (Figura 16).

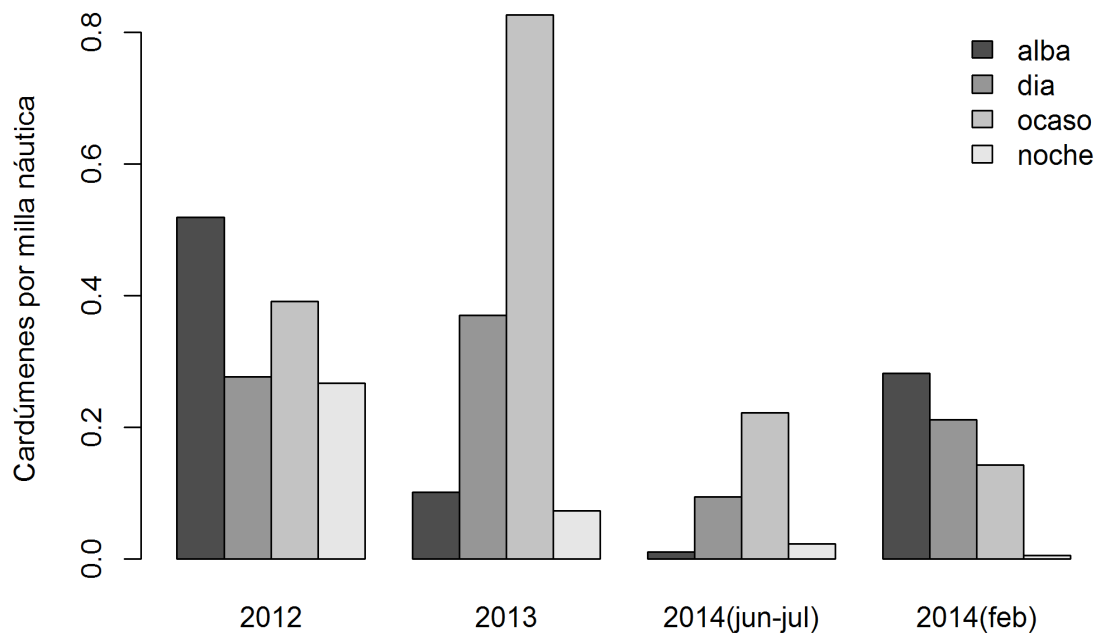


Figura 16.- Número de cardúmenes observados por milla náutica recorrida durante los periodos del día dividido en las cuatro campañas analizadas.

Distribución vertical de cardúmenes detectados

Tomando el total de los cardúmenes analizados, se observaron diferencias estadísticas entre la distribución vertical diurna-nocturna (Anexo IV). El periodo diurno presentó diferencias con todos los demás, al mostrar una distribución más amplia de los cardúmenes en la columna de agua que abarcó desde la superficie hasta alrededor de los 250 m de profundidad. En contraste, durante la noche se observó una distribución restringida a la superficie (Figura 17). Los periodos crepusculares se observaron cómo momentos de expansión o contracción de la distribución vertical de los cardúmenes, no obstante que entre ellos la profundidad no fue estadísticamente diferente. Durante el ocaso se observó un mayor número de cardúmenes a mayor profundidad que durante el alba.

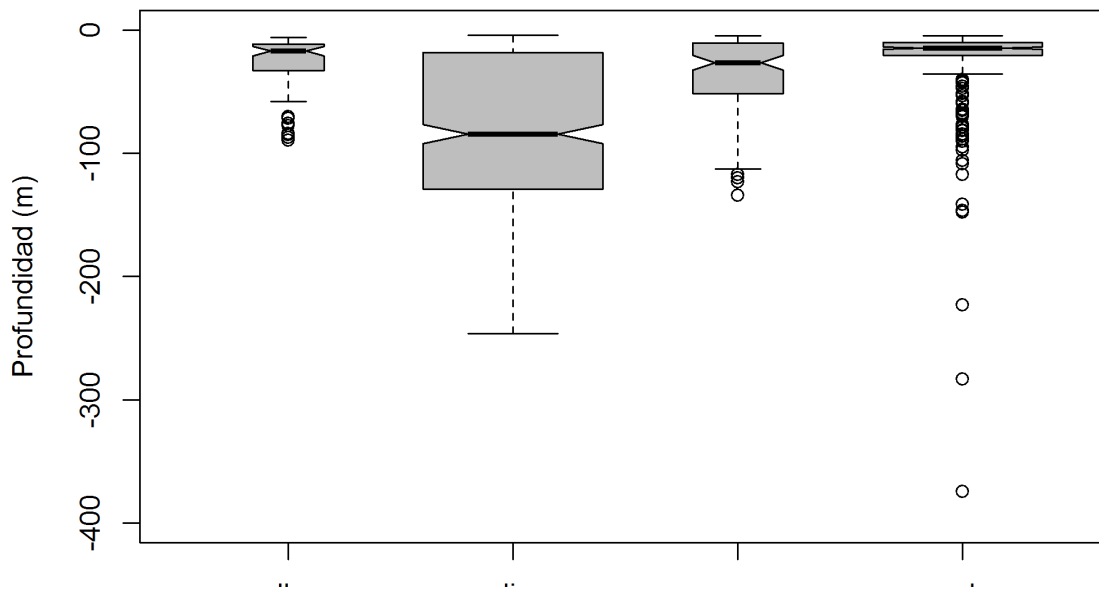


Figura 17.- Distribución vertical de los cardúmenes detectados durante los diferentes periodos del día. La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos (están a una distancia de la mediana mayor a 1.5 veces el rango intercuartílico).

El patrón mostrado por los cardúmenes más profundos durante el día, se mantuvo a lo largo de las diferentes campañas (Figura 18), sin embargo, al comparar la variación entre los años de la profundidad solo de los cardúmenes diurnos, se observó que la campaña de invierno del 2014 fue la que mostró diferencias estadísticas con respecto a las demás, observándose una mayor profundidad de distribución que en las demás campañas. Inclusive se puede observar una diferencia intranual en el 2014. Las profundidades diurnas entre las campañas de 2012, 2013 y 2014 (junio-julio) no presentan diferencias significativas.

Al comparar la profundidad nocturna de los cardúmenes en las distintas campañas, la única diferencia significativa que se encontró fue entre el 2012 y verano del 2014, donde en este último se observó una distribución vertical más amplia (mayor a 50 m), incluso comparable con la profundidad de los cardúmenes diurnos.

Por otro lado, comparando entre las subzonas del área de estudio, durante el día hubo una distribución vertical más heterogénea, sin embargo los cardúmenes tampoco se distribuyeron en el total de la columna de agua disponible, (e.g.: canal de Ballenas Salsipuedes; Figura 19).

La distribución vertical de los cardúmenes nocturnos entre las subzonas fue diferente, principalmente en canal de Ballenas Salsipuedes, donde se presentó una distribución que excede los 50 m de profundidad, seguida de isla Tiburón y Golfo sur Oeste (Figura 20).

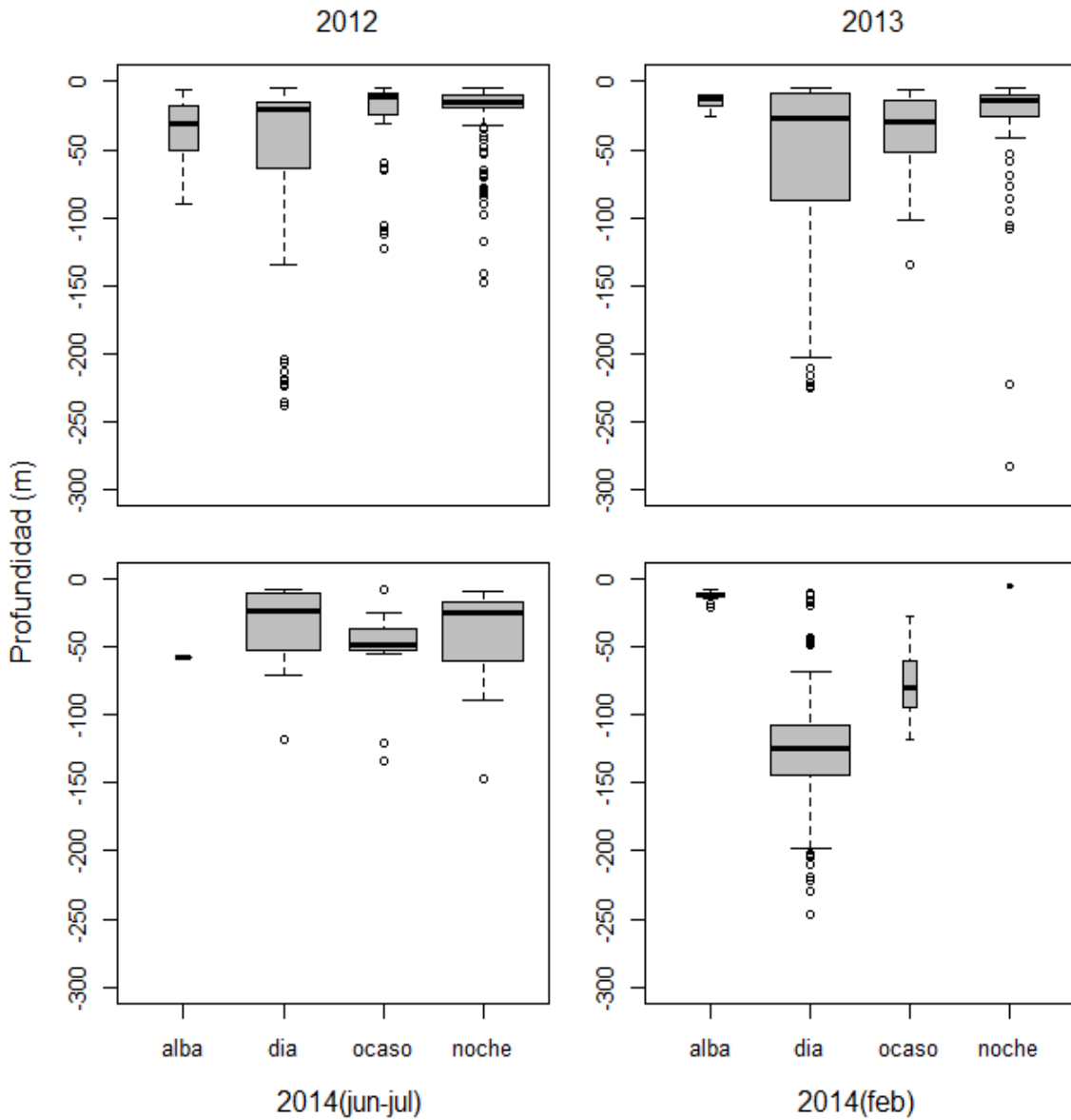


Figura 18.- Distribución vertical de los cardúmenes detectados por periodo del día y por campaña de prospección. La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos.

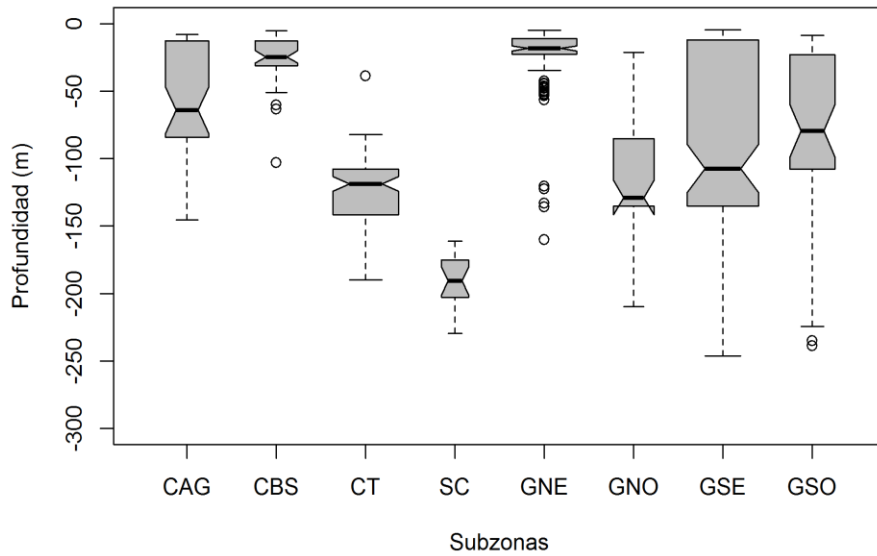


Figura 19.- Distribución vertical diurna de los cardúmenes en cada una de las subzonas del periodo de 2012 a 2014 (simbología descrita en párrafos anteriores). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos (están a una distancia de la mediana mayor a 1.5 veces el rango intercuartílico).

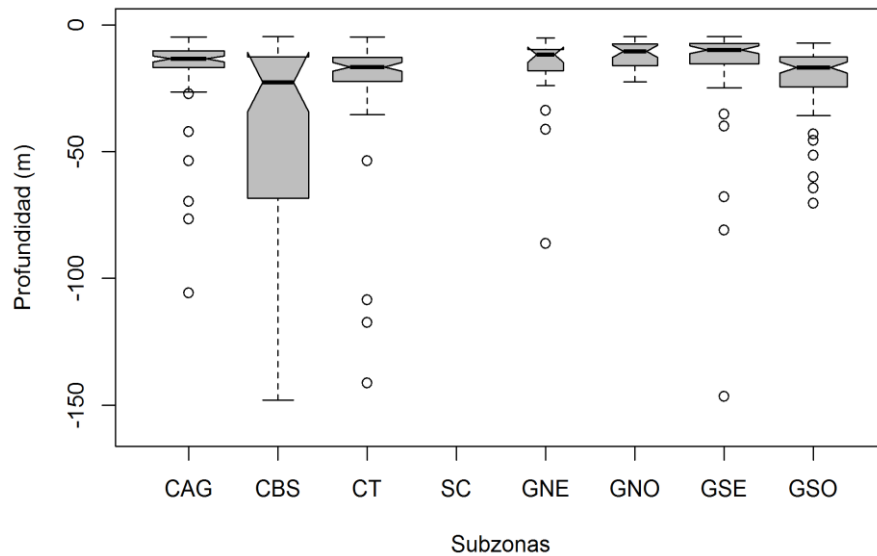


Figura 20.- Distribución vertical nocturna de los cardúmenes en cada una de las subzonas del periodo de 2012 a 2014 (simbología descrita en párrafos anteriores). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos (están a una distancia de la mediana mayor a 1.5 veces el rango intercuartílico).

Influencia de las fases lunares en la aparición de cardúmenes

Los periodos lunares fueron diferentes entre las campañas de prospección, únicamente durante el año 2012 se muestreó durante todas las fases, mientras que en febrero de 2014 la campaña estuvo centrada en cuarto menguante, a diferencia de las otras campañas donde se centró en luna nueva (Figura 21 y Anexo V). El número de ESU muestreadas durante la fase de luna nueva fue mayor, por el contrario la fase de luna llena presentó menor número de ESU muestreadas.

Como se ha mencionado, en el transcurso de la campaña de 2012 se presentaron las cuatro fases lunares, sin embargo el muestro se intensificó en días con luna nueva contando con 758 ESU. Para el año 2013 y el verano del 2014 el patrón de fases lunares fue similar, teniendo únicamente cuarto menguante, luna nueva y cuarto creciente; en ambas, el periodo de luna nueva presentó mayor número de ESU muestreadas (740 y 623 respectivamente). Finalmente durante el invierno de 2014 el patrón fue muy distinto a los anteriores, con tres fases, comenzando en luna llena y terminando en luna nueva, la fase con mayor muestreo fue cuarto menguante (674) seguida de la fase de luna llena (455).

Considerando la fase lunar de los días en los que se presentó cada cardumen, se observó que se distribuyeron de la siguiente manera: durante luna nueva apareció un mayor número de cardúmenes con 531, cuarto menguante 277, cuarto creciente 199 y finalmente la luna llena con 93 (Anexo VI).

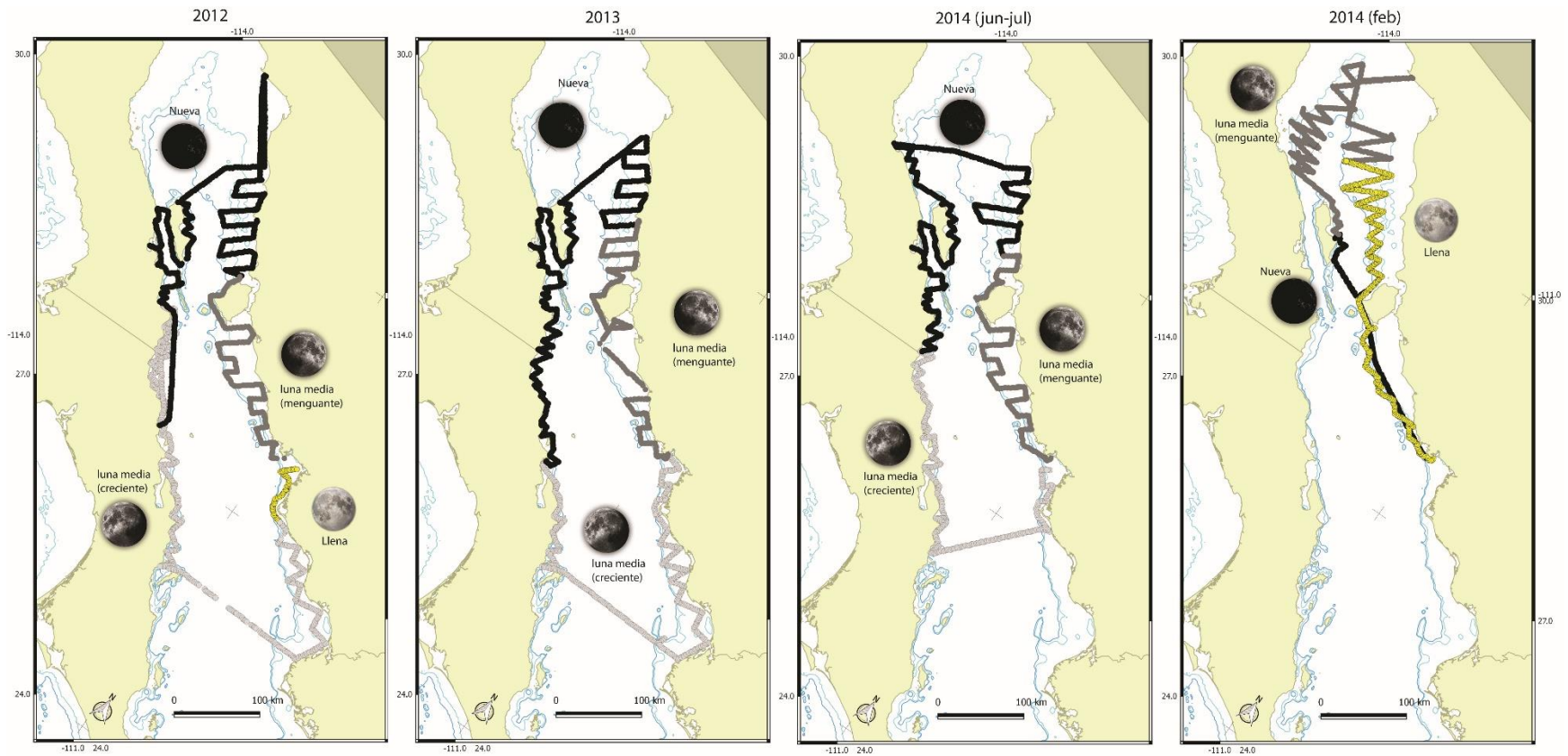


Figura 21.- Fases lunares durante las campañas de prospección acústica del periodo del 2012 al 2014. Luna llena (amarillo); cuarto menguante (gris oscuro); luna nueva (negro) y cuarto creciente (gris claro).

Distribución del esfuerzo en las fases lunares

En general, durante los momentos en que la luna no estaba visible sobre el horizonte (ángulo de elevación $< 0^\circ$), se aplicó el mayor esfuerzo de muestreo y se observó el mayor número de cardúmenes, independientemente de la fase lunar. En contraparte, con la luna en el firmamento (ángulo de elevación $> 0^\circ$) el ángulo en que se registraron más cardúmenes dependió de la fase, aunque de manera general entre los 0 y 60° se encontró un número importante de detecciones; el periodo de luna nueva fue la fase con más ESU muestreadas (2320) y más cardúmenes registrados (531) (Anexo VI).

Al observar la relación entre el número de cardúmenes y las millas náuticas muestreadas durante cada fase lunar y considerando el ángulo en el cual la luna se encontraba en el firmamento sin importar la hora del día, se registró un mayor número de cardúmenes durante la fase de luna nueva, seguido por la fase de luna llena, cuarto menguante y cuarto creciente (Tabla 6).

Cuando la luna se encontró en el firmamento tuvo un mayor número de cardúmenes si se encontraba en luna llena y luna nueva y entre los 0 y 30° de elevación. Durante la luna media creciente y menguante los índices más altos se obtienen cuando la elevación se encuentra entre 30 y 60° . En general fue posible observar más cardúmenes cuando la luna se encontró en el firmamento que cuando no fue visible.

Tabla 6.- Relación de número de cardúmenes por milla náutica durante las diferentes fases lunares analizadas.

Ángulo lunar	Fase lunar			
	Nueva	Creciente	Llena	Menguante
0°<	0.215	0.093	0.2	0.195
0-30°	0.328	0.038	0.239	0.104
30-60°	0.153	0.23	0.025	0.192
60-90°	0.140	0.333	-	-
Total	0.228	0.125	0.180	0.174

Discriminando únicamente los cardúmenes nocturnos con la luna visible en el firmamento, se produjeron muchos valores ausentes en las diferentes categorías de ángulos lunares de la mayoría de las fases. Solo durante la fase de luna creciente se muestreó en todos los ángulos de elevación lunar, siendo además esta fase la que registró el mayor número de cardúmenes. Por el contrario la luna llena fue el periodo menos muestreado y el que obtuvo menos registros (Anexo VII).

En la relación del número de cardúmenes nocturnos por milla náutica, se observó que se muestrearon ángulos de elevación con nula aparición de cardúmenes. No obstante, se registra una mayor cantidad durante la luna menguante seguida por la luna nueva, creciente y finalmente luna llena (Tabla 7).

Tabla 7.- Relación del número de cardúmenes nocturnos por milla náutica durante las fases lunares analizadas con luna en el firmamento.

Ángulo lunar	Fase lunar			
	Nueva	Creciente	Llena	Menguante
0-30°	0.057	0.017	0	0.162
30-60°	-	0.069	0.035	0
60-90°	-	0	-	-
	0.057	0.03978300	0.02531646	0.1443299

Influencia lunar en la distribución vertical de los cardúmenes y la fuerza de retrodispersión

Si se comparan todas las detecciones diurnas y nocturnas con luna visible en el firmamento (ángulo de elevación > 0°), se puede observar una distribución vertical similar entre las fases de luna nueva y luna creciente, con profundidades entre 12 y 100 m. Las dos fases que tuvieron cambios significativos fueron luna llena con detecciones profundas, de entre 100 y 125 m y luna menguante con cardúmenes someros de entre 10 y 25 m (Anexo IV; Figura 22).

Las intensidades de la fuerza de retrodispersión por volumen bajo esta condición mostraron dos momentos. El primero durante las fases de luna llena y creciente donde se observan intensidades acústicas menores (alrededor de -48 a -38 dB). Y el segundo con similitudes entre las fases de luna nueva y menguante, con intensidades de -44 a -35 dB (Figura 23).

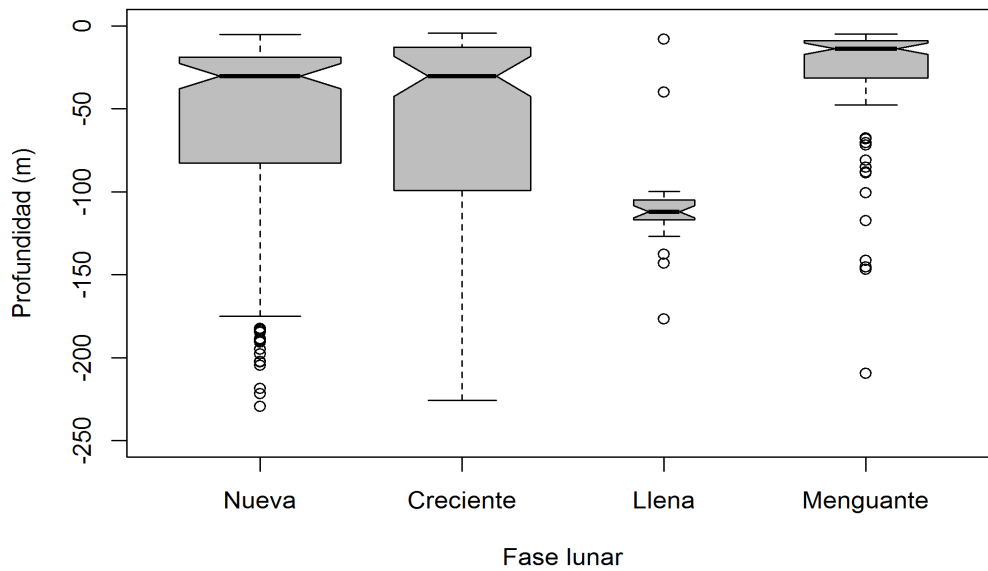


Figura 22.- Distribución vertical de los cardúmenes detectados durante la noche y el día con luna visible en el firmamento (ángulo de elevación > 0°). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos.

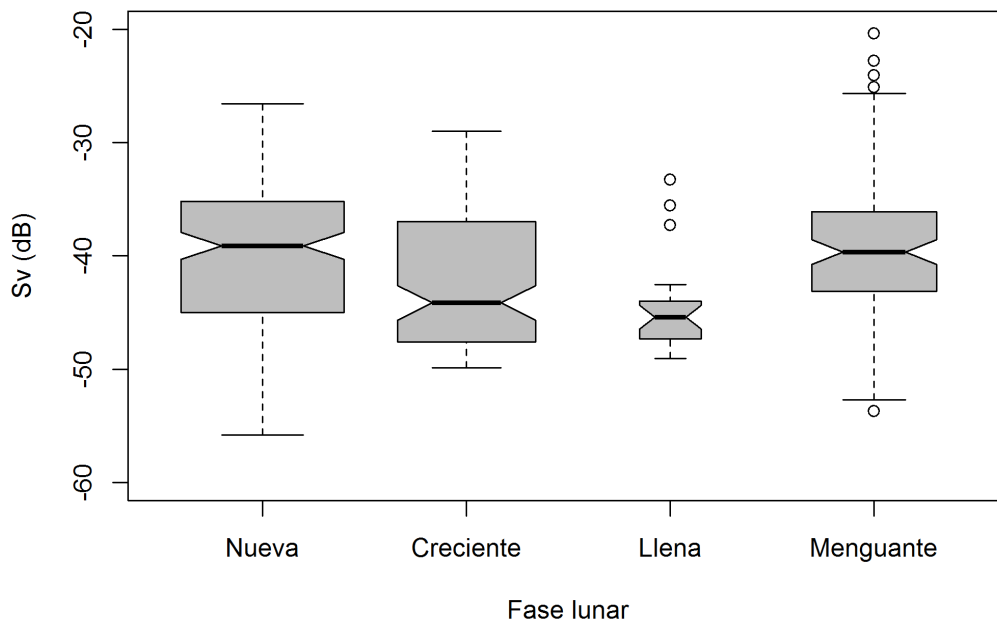


Figura 23.- Relación entre la fuerza de retrodispersión por volumen (S_v , dB re 1 m^{-1}) y la fase lunar de cardúmenes detectados durante periodos diurnos y nocturnos, con luna visible en el firmamento (ángulo de elevación > 0°). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos.

Para conocer cómo afecta la intensidad lumínica en la distribución vertical de los cardúmenes, se compararon las profundidades del centro geométrico únicamente de aquellos cardúmenes nocturnos en donde la luna se encontraba visible en el firmamento. Se obtuvieron 58 cardúmenes bajo esta condición, de los cuales durante las fases de luna creciente, llena y menguante aparecieron cercanos a la superficie (en los primeros 50 m) y no presentaron diferencias significativas en la distribución vertical entre estas fases lunares. Sin embargo, durante la fase de luna nueva la distribución en la columna de agua fue más amplia, superando los 50 m (Figura 24).

Al comparar el comportamiento de la energía acústica de las detecciones durante las distintas fases y bajo la condición anterior, se observó que durante la luna nueva existió un intervalo más amplio de energía acústica, lo que no causó diferencias respecto a las otras fases. En contraparte, durante la luna creciente las agrupaciones mostraron diferencias significativas contra luna llena y menguante (Figura 25).

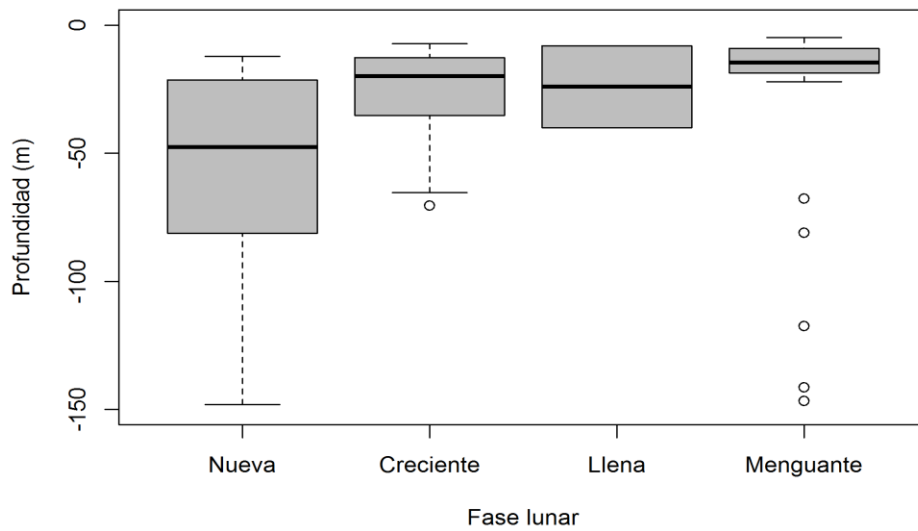


Figura 24.- Distribución vertical de los cardúmenes detectados durante la noche y con luna visible en el firmamento (ángulo de elevación $> 0^\circ$). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos.

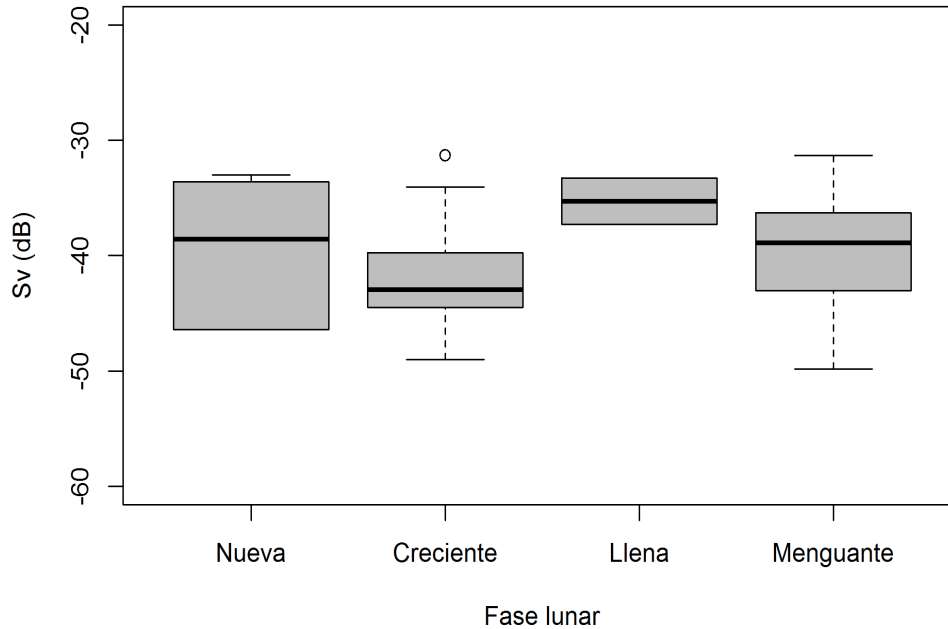


Figura 25.- Relación entre la fuerza de retrodispersión por volumen (S_v , dB re 1 m^{-1}) y la fase lunar de cardúmenes detectados durante periodos nocturnos, con luna visible en el firmamento (ángulo de elevación $> 0^\circ$). La línea gruesa horizontal al interior de las cajas representa la mediana, la caja está delimitada por el primer y tercer cuartil, mientras que los símbolos son valores extremos.

Modelación de la influencia lunar sobre el área y la profundidad

El GAM ajustado para explicar la relación de la profundidad del cardumen con respecto a la altitud y fase lunar de todos los cardúmenes, explicó el 33.5 % de la devianza y mostró que antes de la aparición de la luna en el firmamento no hay un cambio en la profundidad (Figura 26, panel superior), sin embargo, los gráficos diagnósticos revelaron un ajuste deficiente del modelo (Anexo VIII, Figura 1).

Después de filtrar solo los cardúmenes detectados cuando la luna era visible y que aparecieron durante la noche y los crepúsculos se logró un mejor ajuste (53 %), al mismo tiempo que las gráficas diagnósticas no revelaron problemas con el mismo (Anexo VIII, Figura 2). En este modelo se observó una tendencia de disminución de la profundidad de los cardúmenes a medida que se incrementa el ángulo de la luna en el firmamento, por otro lado hacia la luna nueva se observan cardúmenes a mayor profundidad, mientras que son pocos los datos para luna llena que cumplan las restricciones pero se espera que se encuentren a menor profundidad (Figura 26, panel inferior).

El modelo final para la influencia lunar sobre la profundidad del centro geométrico de los cardúmenes fue:

$$\text{profundidad} \approx f_1(\text{altitud lunar}) + f_2(\text{fase lunar})$$

Se utilizó una distribución gamma y el inverso de la profundidad del centro geométrico como función de enlace.

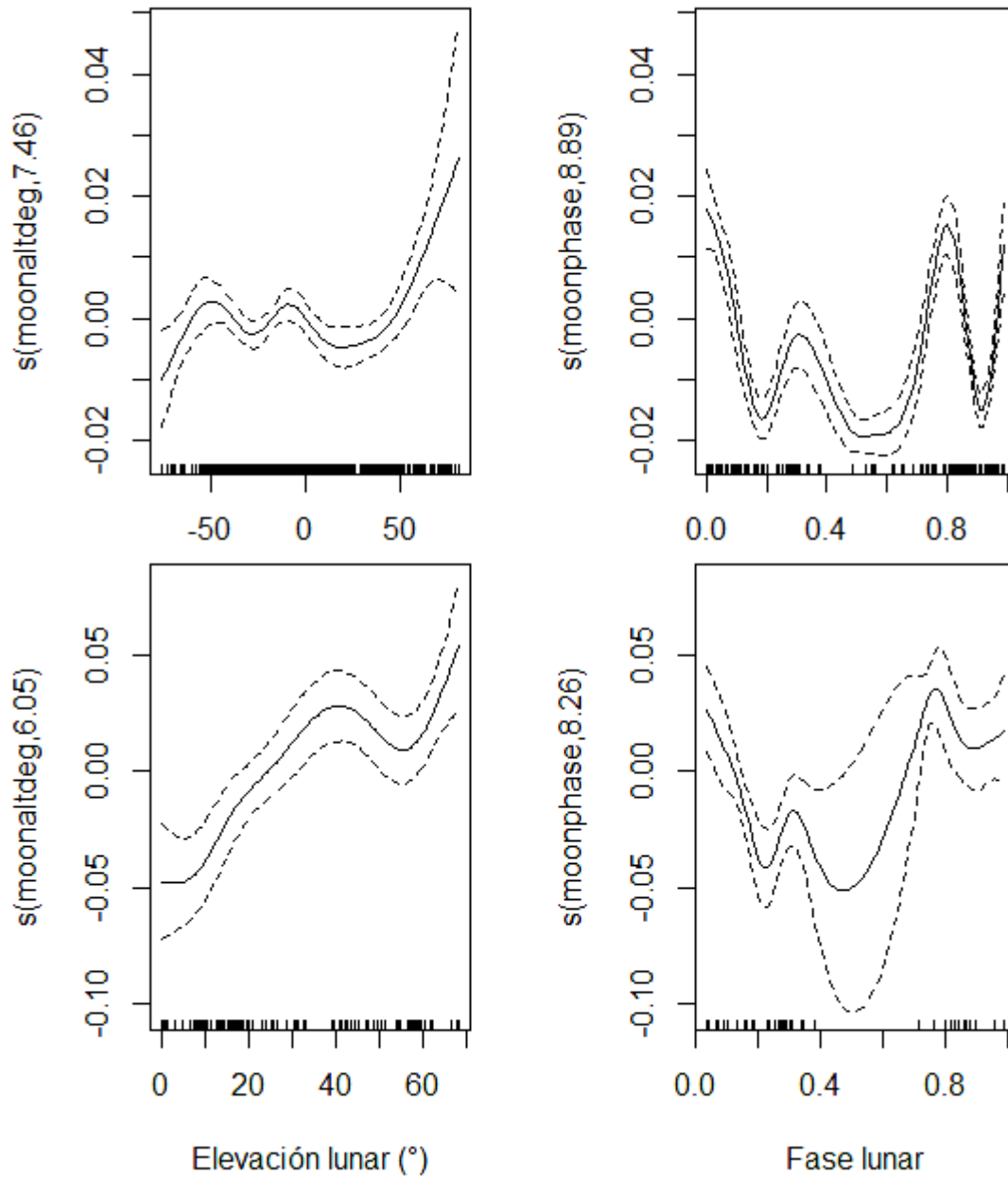


Figura 26.- Efecto del ángulo de elevación de la luna (Panel superior izquierdo) y de la fase lunar (Panel superior derecho, valores de 0 y 1 equivalen a la fase de luna nueva y 0.5 a la fase de luna llena), sobre la profundidad del centro geométrico de los cardúmenes. En el panel inferior se muestran las mismas relaciones considerando únicamente a los cardúmenes detectados con luna visible en el firmamento. Las líneas punteadas representan intervalos de confianza al 95 %, mientras que las marcas sobre el eje X, son las distribuciones marginales de las observaciones.

Para los descriptores morfológicos y su relación con la luna, el mejor modelo fue el que utilizó el valor logarítmico del área de los cardúmenes como variable de respuesta contra el ángulo de elevación y el horario de aparición como variables predictivas, empleando la distribución gamma. El modelo explica el 23 % de la devianza y los gráficos diagnósticos indican una distribución homogénea de los residuales y un buen ajuste a la recta de regresión con $R^2 = 0.228$ (Anexo VIII, Figura 3). En este se observa una tendencia de disminución del área cuando la luna presenta un mayor ángulo de elevación, además de la tendencia de ser mayor hacia las horas de día (Figura 27).

El modelo resultante para la influencia lunar sobre el área de los cardúmenes fue:

$$\text{área} \approx f_1(\text{altitud lunar}) + f_2(\text{hora})$$

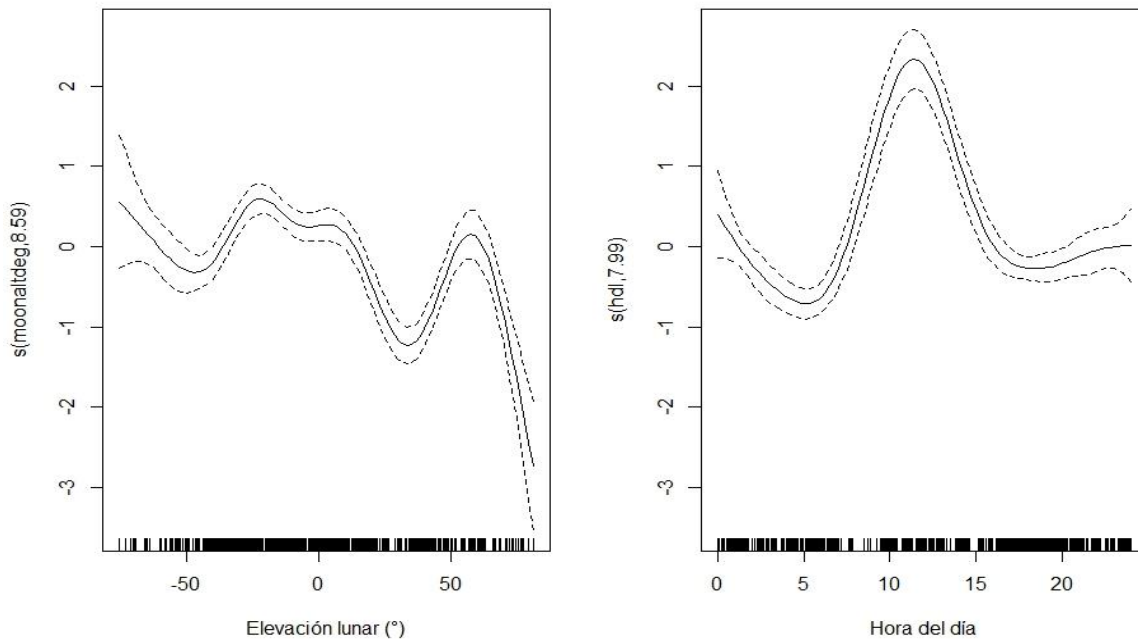


Figura 27.- Efecto sobre el área de los cardúmenes del ángulo de elevación (Panel izquierdo) y de la hora del día (Panel derecho). Las líneas punteadas representan intervalos de confianza al 95%, mientras que las marcas sobre el eje X son las distribuciones marginales de las observaciones.

DISCUSIÓN

De la observación del Índice Oceánico de El Niño (ONI) (NOAA, 2017) se destaca que de julio de 2010 a febrero de 2012, tuvo lugar un evento La Niña muy fuerte, seguido en 2015 de un evento El Niño (de noviembre a mayo de 2016). Sin embargo, durante el período cubierto por este estudio, tanto las anomalías positivas como negativas estuvieron por debajo de 0.5 °C. Se considera que estos eventos anómalos no afectan significativamente la temperatura ni la producción primaria en el golfo de California, especialmente en su porción norte, aunado a que generalmente se observa con un desfase de entre tres y seis meses (Escalante *et al.*, 2013). En vista de este desfase, se podría esperar una influencia potencial de La Niña 2010-2012 en las condiciones del GC, sin embargo, la señal de este evento de enfriamiento no fue evidente en las series temporales que se muestran en la Figura 8. Por lo tanto, se considera que las observaciones acústicas de los cardúmenes durante este estudio no reflejan ninguna alteración relacionada con eventos anómalos.

En las series de tiempo de TSM se observó un patrón cíclico anual, con una marcada variación estacional, típica de las zonas subtropicales y producto, entre otros factores, de la circulación horizontal y su variación en el tiempo, donde existe una circulación ciclónica durante la primavera-verano, visible en el mapa de distribución de la TSM de 2012 como giros (Figura 9) y anticiclónica durante otoño-invierno (Beier, 1997; Soto-Mardones *et al.*, 1999). Si bien se ha descrito que el golfo de California presenta una señal estacional fuerte en la circulación y temperatura superficial (Soto-Mardones *et al.*, 1999), existe un área al sur de las grandes islas donde domina el ciclo semianual (semestral; Kahru *et al.*, 2004). Se ha informado que la TSM más baja ocurre en esta región debido a la intensa mezcla de masas de agua asociadas con la dinámica de las mareas, particularmente en el canal Ballenas Salsipuedes (Martínez-Díaz de León *et al.*, 2006). En la zona del Golfo Sur se ha observado que durante el verano las aguas más cálidas tienden a orientarse del lado continental, mientras que las más frías

en el lado peninsular (Soto-Mardones *et al.*, 1999) lo que, coincidió con la campaña de verano de junio-julio 2014. Esta variación estacional puede explicarse en términos de intensidad y dirección del viento, dado que este provoca el desplazamiento de masas de agua desde el noroeste durante invierno con una intensidad de 8 a 12 m·s⁻¹ y durante el verano desde el sudeste con un promedio de ~ 5 m·s⁻¹ (Lavín *et al.*, 1997).

En el caso de la PPN, aunque cualquier periodicidad fue menos clara, se observa un cierto grado de correlación con la temperatura, ya que la menor productividad se observó durante el verano y la mayor cuando la temperatura es más baja o está aumentando o disminuyendo. En estudios de imágenes satelitales se ha observado, que esta relación se debe a que la PPN depende de la TSM y la duración del día, pero sobre todo su variabilidad depende de la cantidad de clorofila del sitio (Kahru *et al.*, 2004).

El enriquecimiento de las aguas que incrementan los valores de clorofila a lo largo de este mar marginal se debe principalmente a surgencias inducidas por el viento, sobre todo en primavera y verano cuando la estratificación vertical termohalina es débil (Kahru *et al.*, 2004). Aunado a esto, la termodinámica y la circulación estacional en el golfo se encuentran altamente influenciadas por el ingreso de agua del océano Pacífico y por el régimen de vientos (Beier, 1997).

En especial algunos puntos de la zona de las grandes islas mostraron los valores de temperatura más bajos y de productividad más altos. Se ha reportado que en esta zona, la dinámica de las mareas produce un flujo ascendente de agua subsuperficial fría y enriquecida, que posteriormente genera los niveles más altos de clorofila y productividad primaria en el GC (Millán-Núñez & Yentsch, 2000; Escalante *et al.*, 2013). Sin embargo, los estudios oceanográficos en el área indican que el agua profunda enriquecida desaparece gradualmente en el verano, como resultado de dos factores principales: el hundimiento de esta masa de agua y la intrusión de agua superficial ecuatorial, que favorece el aumento de la temperatura, lo que reduce el aporte de nutrientes, disminuyendo la producción primaria (Escalante *et al.*, 2013; Hernández-Ayón *et al.*, 2013). Esto explica la

mayor TSM y los valores más bajos de PPN observados en junio-julio de 2014 cuando el muestreo se realizó a principios del verano. Vale la pena señalar, sin embargo, que en el canal Ballenas Salsipuedes se registraron las temperaturas más bajas incluso en esta época del año, así como una mayor productividad primaria comparativamente al resto del área.

Estas características han llevado a considerar al canal de Ballenas Salsipuedes como un centro de actividad biológica (BAC) en el GC (Lluch-Cota & Arias-Aréchiga, 2000). El término BAC se ha propuesto para referirse a áreas en los márgenes continentales orientales de sistemas altamente productivos, notorios por la existencia de pesquerías de sardina y anchoveta, como las corrientes de California, Humboldt y Benguela, entre otras, donde la actividad biológica es particularmente alta y constante.

El número de cardúmenes por zona o subzona es poco concluyente si no se toma en cuenta el esfuerzo relativo de muestreo en el número de ESU recorridas en cada polígono. Bajo el contexto ambiental descrito anteriormente, cabe destacar que la zona de las grandes islas (RGI) fue el lugar donde se encontró el mayor número de cardúmenes, no obstante de representar la zona en la que se prospectaron menos millas náuticas por campaña. Los datos de densidad muestran que esta zona es donde se presenta una mayor cantidad de cardúmenes por milla náutica prospectada, tendencia que se mantiene durante los años analizados.

Lo anterior tiene que ver con una de las características topográficas más sobresalientes del golfo. Existe una convergencia de zonas profundas y espacios limitados por islas que, junto con los procesos oceanográficos mencionados, tienden a mantener niveles de producción altos y constantes todo el año, proporcionando una fracción significativa de la producción primaria total en los diversos niveles tróficos (Lluch-Belda *et al.*, 2000). En algunas regionalizaciones del GC basadas en la producción (por ejemplo, Lluch-Cota & Arias-Aréchiga, 2000), el canal de Ballenas Salsipuedes y su área de influencia se reconocen casi exclusivamente como una región pequeña donde los niveles de producción

biológica son más altos que en el resto del sistema adyacente. Otros autores respaldan la importancia de este canal para la concentración de diversas especies de mamíferos marinos y aves (Tershy *et al.*, 1991; Breese & Tershy, 1993; Enríquez-Andrade *et al.*, 2005) y también se ha reportado como un importante centro de dispersión para la sardina monterrey (Martínez-Zavala *et al.*, 2010).

La alimentación es el proceso biológico fundamental que rige la presencia de cardúmenes de pelágicos menores en la RGI. Como han señalado Sokolov & Wong-Rios (1973), en el verano los cardúmenes de *S. sagax* en la RGI muestran un marcado aumento en la intensidad de alimentación en comparación con el invierno, lo que sugiere la existencia de un período de engorda, principalmente en el área alrededor de las islas Tiburón y Ángel de la Guarda. Esto se basa en el alto contenido de grasa observado en las vísceras junto con un desarrollo gonadal deficiente en individuos recolectados en el área (Sokolov & Wong-Rios, 1973), que coincide con que el pico reproductivo de la sardina monterrey en el GC se presenta en el invierno (Nevárez-Martínez *et al.*, 2006, 2014). Los estudios sobre el ictiopláncton han reportado una baja abundancia de larvas de *S. sagax* en esta área durante el verano (Sánchez-Velasco *et al.*, 2000; Inda-Díaz *et al.*, 2010).

Se ha formulado la hipótesis de que bajo condiciones de surgencia decreciente en las áreas costeras del GC, las especies de sardinas como *S. sagax* recurren frecuentemente a la RGI, restringiendo su hábitat a esa área en el verano durante períodos de baja abundancia de la población, lo que sugiere la existencia de una población residente en esta región (Lluch-Belda *et al.*, 1986; Huato-Soberanis & Lluch-Belda, 1987; Nevárez-Martínez *et al.*, 2001). En este sentido, Lluch-Belda *et al.* (1986) documentaron la captura de un gran número de juveniles de *S. sagax* en la RGI durante el verano.

Existen otros mecanismos estacionales dentro del GC que pueden concentrar y dispersar organismos planctónicos como son los giros oceánicos. Un análisis de imágenes satelitales enfocado a la TSM, sugiere un sistema permanente de giros en la zona del golfo norte, donde durante el invierno se observan giros cálidos y anticiclónicos y durante el verano giros fríos y ciclónicos (Soto-Mardones *et al.*,

1999), lo cual podría explicar la menor temperatura y la distribución de la productividad registrada en el golfo norte durante la campaña del verano de 2014.

El mayor número de cardúmenes registrados en 2012 coincidió con los niveles de producción primaria más altos. En 2013, la mayoría de los cardúmenes se concentró del lado peninsular, donde los valores de producción fueron los más altos (Figura 9). Finalmente, en el verano de 2014, cuando la productividad en el GC se encontraba en su punto más bajo y la temperatura en su punto más alto, se registraron pocas detecciones (cerca de la isla de San Pedro Mártir).

La producción primaria neta representa la cantidad de carbono fijada por fotosíntesis que está disponible para el primer nivel heterotrófico (Behrenfeld & Falkowski, 1997) y es, por lo tanto, un indicador de la disponibilidad de alimento en la base de la cadena alimentaria marina. Como tal, es un factor que favorece la presencia de pelágicos menores, muchos de los cuales se alimentan por filtración o seleccionando presas individuales (por ejemplo, copépodos) (Durbin, 1979), por lo que estos peces constantemente se encuentran en busca de agregaciones de plancton distribuidas como "parches". En el caso del fitoplancton, estos parches están relacionados con los procesos físicos que rigen la disponibilidad de nutrientes, mientras que las agregaciones de zooplancton están comúnmente relacionadas con las concentraciones de fitoplancton sobre las que se alimentan (Lalli & Parsons, 1997). Se ha propuesto que varias especies de sardinas y anchovetas son omnívoras, aunque se ha determinado que la principal fuente de carbono incorporada en estos peces proviene del zooplancton (Van der lingen *et al.*, 2009).

La temperatura del mar también influye en la preferencia de hábitat de los peces pelágicos menores. Los estudios sobre el comportamiento térmico de diferentes subpoblaciones de *S. sagax* en el océano Pacífico nororiental apuntan a diferentes límites térmicos y capacidades fisiológicas que, en conjunto con otros factores, pueden promover movimientos latitudinales de grandes cardúmenes de peces (Martínez-Porchas *et al.*, 2009). Los datos de captura de esta especie aquí presentados reflejan para las campañas de pelágicos menores durante el 2012 y

2013 una distribución acorde a la temperatura de preferencia para la especie referida entre los 13 – 22 °C determinada por Martínez-Porchas (2012), en ambas campañas se registraron temperaturas superficiales entre 17 y 23 °C, que caen en dicho intervalo térmico, esto puede explicar por qué durante este periodo apareció un mayor número de lances positivos de esta especie distribuidos en el área de estudio. En cambio Martínez-Porchas (2012) reportó que durante altas temperaturas estas sardinias sufren alteraciones fisiológicas evitando valores mayores de los 23 °C y llegando a ser letal a los 25 °C, probablemente esta sea la causa de los pocos lances positivos de *S. sagax* durante el verano de 2014, cuando en general en el GC se presentaron temperaturas entre los 25 y 31 °C. Dichos lances positivos se restringieron a la RGI y su área de influencia, en donde se registraron las menores temperaturas. De haber contado con lances positivos de pelágicos menores en el invierno de 2014 habría sido un resultado interesante para contrastar, sin embargo el método de pesca de arrastre utilizado durante esta campaña estuvo enfocado a capturar agregaciones de peces demersales, no especies pelágicas formadoras de cardúmenes.

Varios autores han discutido la relación entre la captura de pelágicos menores con la temperatura del agua de mar (Lluch-Belda *et al.*, 1986; Castillo *et al.*, 1996; Nevárez-Martínez *et al.*, 2001). Aunque esta variable es crucial para determinar las condiciones favorables o desfavorables para los productores primarios, su relación con estos peces es típicamente más débil y menos significativa en comparación con la que existe entre estos peces y las concentraciones de clorofila (Lluch-Belda *et al.*, 1986, 1992; Butler *et al.*, 1993; Lynn, 2003; Emmett *et al.*, 2005; Lanz *et al.*, 2009; Demer *et al.*, 2012).

En general, la información de la pesquería muestra que las abundancias de pelágicos menores disminuyen hacia el final del verano, lo que lleva a menores capturas en todo el golfo de California. En el caso específico de *S. sagax*, aunque las capturas se mantienen durante este período, se ha sugerido que esta especie tuvo una baja abundancia poblacional en ese momento (Nevárez-Martínez, 2000; Lanz *et al.*, 2009). Esto coincide con el pequeño número de cardúmenes

registrados durante la campaña de 2014 realizada a principios del verano, cuando las temperaturas fueron más altas y la productividad disminuyó. Cabe destacar que la cantidad de ESU prospectadas fue comparable a la de las campañas efectuadas en la primavera de los dos años previos.

En cuanto al tamaño de los cardúmenes, se considera que este es proporcional a la densidad de la población, ya que depende de la tasa de encuentro entre individuos o grupos ya formados (Bakun, 1996; Rangeley & Kramer, 1998). Lo anterior llevaría a suponer que los cardúmenes en la RGI durante las condiciones adversas del verano, además de estar presentes en números más bajos, también serían de un menor tamaño. Un análisis del área de los cardúmenes en la RGI mostró que los cardúmenes detectados durante el día en 2012 fueron significativamente más grandes que los de 2013 (Rubio-Rodríguez *et al.*, 2018), pero por otro lado, la comparación de la energía acústica (S_v), que es una medida indirecta de la cantidad de peces en los cardúmenes, no reveló diferencias entre los años ni entre los períodos del día, aunque algunas de las detecciones más densas y más pequeñas durante el período de tres años se observaron en 2014.

Por su parte, Swartzman (1991) menciona que en períodos de poca abundancia, los pocos cardúmenes existentes pueden ser más propensos a los ataques de depredadores; esto llevaría a un aumento en sus estrategias de defensa, lo que a su vez podría modificar su estructura. Cuando la depredación conduce a niveles extremos de estrés, la distancia entre los individuos disminuye rápidamente al mínimo, especialmente en la periferia e interior del grupo, formando estructuras densas y compactas (Fréon *et al.*, 1992). En particular, para el canal Ballenas Salsipuedes durante el verano, se sabe que la gran abundancia de algunos depredadores de peces pelágicos menores, como aves y cetáceos, responde a la alta abundancia de presas debido a la migración de los cardúmenes de sardinas (*S. sagax* y *Opisthonema spp.*) en el área (Tershy *et al.*, 1991, 1993).

Un aspecto remarcable fue el bajo número de detecciones en solitario que se encontró (3.2 %), mientras que la mayoría aparecieron asociadas con otros cardúmenes (74 %). Esto puede indicar, por un lado, la inestabilidad estructural de

los grandes cardúmenes, que constantemente tienden a la separación y adhesión de pequeños grupos. Por otro lado, se tiene la fuerte tendencia de los peces a permanecer en estructuras agrupadas cercanas unas a otras (Fréon & Misund, 1999; Bahri & Fréon, 2000).

Con respecto al periodo del día en que se observaron los cardúmenes y su distribución vertical, es importante señalar que un número importante de detecciones se observó desde el ocaso hasta el alba, principalmente en aguas poco profundas (menos de 50 m). En la literatura, existe consenso en que durante el día los individuos de estas especies se agrupan y se ubican a mayor profundidad en la columna de agua. Durante la noche, migran hacia la superficie y se dispersan en aguas poco profundas en busca de alimento (Scalabrin & Massé, 1993; Petitgas & Levénez, 1996; Fréon & Misund, 1999). Lo anterior se reflejó en los resultados de la distribución vertical diurna y nocturna; en los momentos diurnos si pueden existir cardúmenes someros pero se produce una distribución vertical más amplia (> 50 m).

Este comportamiento generalizado de los cardúmenes de pelágicos menores ha facilitado su captura con redes de cerco, que necesariamente requieren agrupaciones de un tamaño suficientemente grande para que las operaciones de pesca sean rentables. Para el caso de la captura de la sardina *Clupea harengus* y la caballa europea *Scomber scombrus* en el Atlántico norte, las operaciones de pesca se llevan a cabo durante el día y principalmente en verano (Fréon & Misund, 1999). En contraste, en México, y en particular en el GC, la flota sardinera opera durante la noche en el periodo denominado oscuro, de 22 a 26 días alrededor de la luna nueva (Nevárez-Martínez *et al.*, 2015), lo que sugiere *a priori* que la estructura de cardumen se mantiene incluso por la noche. Nuestros resultados muestran un alto número de cardúmenes por milla náutica durante el día, aunque su accesibilidad es menor al encontrarse a más de 50 m durante todas las campañas analizadas. En cambio, si se observa el número de cardúmenes por milla náutica desde el ocaso hasta el alba, que es el horario donde

preferentemente opera la flota dentro del GC, el indicador de cardúmenes por milla náutica aumenta.

Un resultado difícil de explicar es la distribución vertical somera de los cardúmenes nocturnos durante la campaña de 2012 y más profunda durante el verano de 2014. Es factible plantear la idea de que durante el verano existan temperaturas menores a mayor profundidad y que este tipo de peces se desplacen a profundidades que favorezcan su metabolismo. Sin embargo, los factores que determinan la distribución vertical de los cardúmenes de especies pelágico-costeras son difíciles de interpretar, debido a la dificultad de distinguir entre los efectos de la profundidad, temperatura y distancia al fondo porque se relacionan de manera estrecha (Fréon & Misund, 1999).

Durante otro estudio, Zwolinski *et al.* (2007) observaron cardúmenes que descendían hasta el fondo durante el ocaso y permanecían en contacto cercano con el fondo durante la noche, tal comportamiento se encontraba asociado a la temporada reproductiva de la sardina, aunque en el mismo sitio ya había sido descrito el mismo patrón fuera de la temporada reproductiva (Dias *et al.*, 1989).

La variación de la profundidad de los cardúmenes se encuentra en función del estado biológico en el que se encuentren los individuos (reproducción, desplazamiento, alimentación, etc.) Nøttestad *et al.* (1996), aunque también se debe considerar el espacio disponible en la columna de agua, ya que los cardúmenes nocturnos más profundos aparecieron en la subzona del canal de Ballenas Salsipuedes que es un sitio con profundidades considerables.

En lo referente a la influencia de la luna, los movimientos de ésta alrededor de la tierra marcan una sincronía de varios procesos biológicos en los seres vivos, incluyendo locomoción, migración y reproducción (Ikegami *et al.*, 2014). Esto es debido a que relojes endógenos se han relacionado estrechamente con estímulos externos de constante repetición en el planeta tierra como la aparición de la luna, los cuales influyen tanto en especies terrestres como acuáticas y pueden

responder bajo tres tipos de periodicidades: el ciclo lunar (un mes), el ciclo semilunar (dos semanas) y el ciclo de mareas (diario) (Ikegami *et al.*, 2014, 2015).

El primer modelo que se probó en este estudio para explorar la relación de la luna con la profundidad de los cardúmenes sugiere que la aparición de este satélite natural en el horizonte modifica la profundidad de las detecciones. Sin embargo, como la influencia lunar en peces se percibe directamente como modificaciones en los campos geomagnéticos y también como variaciones de la intensidad lumínica directa durante la noche (Takemura *et al.*, 2010; Ikegami *et al.*, 2014), fue pertinente modificar el planteamiento de este modelo tomando en cuenta solo cardúmenes con la luna visible en el horizonte.

La relación entre la luna y los pelágicos menores está aún por definirse. Se ha documentado en Namibia que la captura de *Sardinops ocellatus* y *Engraulis capensis* durante la pesca con red de cerco, es significativamente mayor en luna llena (Thomas & Schülein, 1988). Según Fréon & Misund (1999), la pesca durante noches oscuras con luna nueva obedece a la tradición que desde hace décadas se estableció por la detección visual de los cardúmenes cuando no existían los instrumentos acústicos de detección disponibles actualmente.

Una hipótesis interesante es la de Hernández-León (2008) quien plantea que la variabilidad en las pesquerías de pelágicos menores se relaciona con la iluminación lunar. Esto se sustenta en la influencia directa de los ciclos lunares en los movimientos migratorios del zooplancton (pequeños copépodos calanoideos y ciclopoideos) hacia la superficie y que, a su vez, sirven de alimento para los peces, influyendo en el desove y afectando la mortalidad. Por ejemplo, la elevada intensidad de desove de la anchoveta peruana presenta una relación estrecha entre las condiciones de alimentación de adultos y los desoves (Walsh *et al.*, 1980) este vínculo es razonable si se tiene en cuenta el alto costo energético asociado con desoves frecuentes y que zonas con gran alimento son benéficas para las larvas planctívoras (Blaxter & Hunter, 1982). Raramente observados, los desoves nocturnos o crepusculares parecen ser el patrón común de los clupeoideos (Blaxter & Hunter, 1982).

Si bien las sardinas y anchovetas en el GC pueden reproducirse durante todo el año, con un pico reproductivo en octubre-marzo, las campañas de 2012, 2013 y mayo-junio 2014 coincidieron con un pico reproductivo más bajo que se da a finales de la primavera y principios de verano (Cisneros-Mata *et al.*, 1991; Green-Ruiz & Hinojosa-Corona, 1997; Nevárez-Martínez *et al.*, 2006). Un gran número de trabajos apuntan a que la temporada de reproducción y la maduración de las gónadas de sardinas y anchovetas está relacionada con la temporada del año y la temperatura del mar (Lluch-Belda *et al.*, 1991, 1992; Nevárez-Martínez *et al.*, 2006; Martínez-Porchas *et al.*, 2009). Sin embargo, durante estas temporadas reproductivas la luna podría ser un activador del momento de desove, sobre todo si se toma en cuenta que la biomasa del zooplancton se incrementa durante la luna llena; de esta manera al sincronizar el desove con el ciclo lunar de manera que las post-larvas tengan condiciones favorables de alimentación durante la siguiente acumulación de zooplancton en noches con iluminación lunar (Hernández-León, 2008).

Por lo anterior, la selección de cardúmenes nocturnos desde el ocaso hasta el alba y bajo influencia lunar directa en el horizonte dio una mejor interpretación de la influencia lumínica sobre la profundidad de las detecciones, donde se observó que durante la luna llena los cardúmenes nocturnos tienden a ser más someros.

Otro hecho relacionado con la intensidad lumínica y la pesca de pelágicos menores es la fototaxia positiva. Esta respuesta fisiológica fue aprovechada por los pescadores de sardina del siglo XIX en California. Utilizaron los primeros barcos con lámparas para la atracción a la superficie de los cardúmenes durante la noche (Shillinglaw & Burnett, 2011). Esta característica varía en las especies dependiendo de la edad, fisiología y condiciones ambientales (Fréon & Misund, 1999). Por ejemplo, las sardinas pequeñas del género *Sardinella* muestran mayor fototaxismo positivo que las sardinas grandes (Ben-Yami, 1976). No obstante, es poco probable que esta atracción hacia la luz tenga alguna relación directa con la iluminación de la luna. En cambio, quizá se encuentre relacionada con el tipo de

presas, ya que durante la noche existe una depredación sobre especies de zooplancton generadoras de bioluminiscencia.

La faena de pesca de pelágicos menores en el GC es importante para tener idea del conocimiento empírico local que se tiene de estas especies. En algunas referencias, se describe que la jornada de trabajo es en la luna nueva, pues se puede observar la estela bioluminiscente del plancton cuando es removido por los cardúmenes (Doode-Matsumoto, 1990). Este tipo de detección se debía a que no existían instrumentos de detección acústica.

En la actualidad los barcos cuentan con equipos de detección y pesca más sofisticados, no obstante, las instituciones pesqueras indican que los lances de pesca continúan centrándose a 20 días alrededor de la luna nueva (Nevárez-Martínez *et al.*, 2006; SAGARPA, 2018). Una de las hipótesis acerca de esta continuidad en el método de captura, es que la transmisión del conocimiento empírico entre generaciones puede generar usos y costumbres entre los grupos de pescadores. Una hipótesis derivada de los resultados que contempla la accesibilidad y el número de cardúmenes y que podría mejorar el rendimiento de captura, sería la búsqueda de cardúmenes someros durante las noches de luna en cuarto menguante.

Los resultados demuestran que las agrupaciones de peces que ocurren durante la noche se encuentran a profundidades menores de 50 m, lo que las vuelve más accesibles a la pesca. Sin embargo, de acuerdo con información no publicada de los observadores a bordo de la flota sardinera del GC (Morales-Bojorquez com. pers.), los horarios de los lances durante el 2013 y el 2014, sugieren que los barcos trabajan durante el día y la noche. Dado el calado de las redes de cerco, la pesca hoy en día se pudiera estar llevando a cabo con cardúmenes diurnos más profundos y cardúmenes nocturnos más someros, siempre y cuando el responsable del lance lo considere económicamente redituable.

Por otro lado, el posible efecto de atracción de la luna llena resultó ser interesante, porque apunta a una mayor disponibilidad hacia la flota de los ya de por sí

someros cardúmenes nocturnos (la mayoría no rebasa los 25 m de profundidad). Sin embargo, algunos testimonios de pescadores de sardinas y anchovetas en el GC, indican que durante momentos de luna llena, los peces tienden a incrementar la evasión pues detectan la red y escapan del cerco antes de que termine la maniobra. Esta es otra razón para no pescar durante esta fase lunar iluminada.

De comprobarse una evasión diferencial de los cardúmenes a los encierros durante las distintas fases lunares, ésta podría darse de una manera distinta a la sugerida por los pescadores. En las maniobras con red de cerco, es común que queden atrapados delfines o lobos marinos, mamíferos que presentan un ojo compuesto más complejo que el de los peces. En éstos últimos la lente (cristalino) es casi esférica y no puede modificar su forma, además el iris no regula la entrada de luz al ojo, lo cual resulta ineficiente para determinar la profundidad de los objetos (Walls, 1963; Bone, 1979; Bone & Moore, 2008). Por ello resultaría difícil que con menos luminosidad que la diurna, la detección y evasión de la red dependa de la información visual del cardumen. En cambio, pudiera tratarse de un fenómeno sensorial de otra naturaleza. El sistema octavo-lateralis de los pelágicos menores es el órgano de detección más importante durante momentos de vigilancia y evasión. Un grupo de peces no necesita tener contacto visual con la red, basta con sentir las ondas de presión que va generando el largado de la red para detectar la ubicación de la fuente, alertar al grupo y evadir la amenaza.

Es probable que la fase lunar tenga un papel importante dependiendo del momento biológico en el que se encuentren los cardúmenes y con esto el grado de vigilancia que presenten. En varios grupos zoológicos se ha documentado que un instinto biológico puede rebasar a otros (*v.gr.* las coloraciones llamativas de peces durante la época reproductiva refuerzan la premisa de que los animales están dispuestos a incrementar la amenaza de depredación para tener la oportunidad de dejar descendencia) (Breder & Rosen, 1966; Fryer & Iles, 1972; Meisner, 2005; Helfman *et al.*, 2009). Es decir, si los cardúmenes de luna nueva se encuentran en momentos reproductivos, los individuos podrían ser menos

perceptivos a eventos de depredación y lo contrario ocurriría durante la fase de luna llena.

Es importante continuar con una línea de estudio del comportamiento de los cardúmenes en zonas de pesca de pelágicos menores en México, diseñando experimentos y observaciones que permitan contestar estas interrogantes y así poder comprender de una mejor manera como se relaciona la biología de estos peces con la pesquería de este valioso recurso.

CONCLUSIONES

Los valores elevados de TSM y bajos de PPN parecen influir de manera negativa en la disponibilidad de alimento y preferencia de hábitat de los peces pelágicos menores, lo que pudiera explicar el bajo número de cardúmenes detectados en estas condiciones.

Las particularidades geográficas y oceanográficas de la zona de las grandes islas, generan aguas comparativamente frías y de alta productividad, favoreciendo la proliferación de organismos zooplanctónicos, que sirven de alimento para sustentar las mayores densidades de cardúmenes de pelágicos menores y permiten la presencia de depredadores como aves y mamíferos marinos.

Durante las noches de luna llena, los cardúmenes del GC tienden a ser más superficiales comparados con los de otras fases lunares, esto podría deberse a la presencia de una mayor cantidad de zooplancton superficial durante esta fase.

El número importante de cardúmenes detectados durante los crepúsculos y la noche, sugieren que dentro del GC no se cumple el comportamiento nocturno típico de dispersión de los cardúmenes de pelágicos menores. Esto pudo favorecer los métodos tradicionales de pesca en esta zona.

RECOMENDACIONES

Debido a que la circulación superficial es un factor característico del GC, se recomienda determinar estacionalmente los puntos importantes de concentración de PPN y realizar el monitoreo acústico de las agrupaciones de peces en estos sitios.

De acuerdo a las observaciones por subzonas, se recomienda replantear el diseño de los derroteros de las campañas de prospección acústica al interior de la zona de las grandes islas con el fin de cubrir mayor área principalmente de canal de Ballenas Salsipuedes y la subzona centro.

Para observar cambios en las características puntuales de tamaño e intensidad acústica de los cardúmenes de peces pelágicos menores de un área y temporada en particular, es necesario diseñar experimentos para realizar seguimientos de 24 hrs. de dichas agregaciones, así como determinar a través de muestras, en que parte de su ciclo biológico se encuentran, y analizar su influencia en las características de las agrupaciones.

Los efectos de factores lunares en los peces pelágicos menores del golfo de California representa una interesante línea de investigación, por lo que es importante realizar los monitoreos antes sugeridos durante las distintas fases lunares.

REFERENCIAS

- Agafonkin, V. & B. Thieurmel. 2018. Suncalc: Compute Sun Position, Sunlight Phases, Moon Position and Lunar Phase. R package version 0.4. <https://CRAN.R-project.org/package=suncalc>.
- Ahlstrom, E.H. 1954. Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine. US Government Printing Office. 140p.
- Álvarez-Borrego, S. 2010. Physical, chemical, and biological oceanography of the Gulf of California. 24–48, in: The Gulf of California Biodiversity and Conservation. Brusca, R. & M. Hendrickx (Eds.). The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, USA. 400pp.
- Álvarez-Borrego, S. 2004. Nutrient and phytoplankton dynamics in a coastal lagoon strongly affected by coastal upwelling/ Dinámica de nutrientes y fitoplancton en una laguna costera fuertemente afectada por surgencias costeras. *Ciencias Marinas*, 30: 1–19.
- Álvarez-Borrego, S. & J. R. Lara-Lara. 1991. The Gulf and Peninsular Province of the Californias. AAPG Memoir, 555–567 p.
- Aoki, I. 1982. A simulation study on the schooling mechanism in fish. *Bulletin of Japanese society of scientific fisheries*, 48: 1081–1088.
- Aukland, R. & D. Reid. 1998. The impact of changing stock size on the aggregative behaviour of North Sea herring. 1998/2. ICES CM.11p.
- Azzali, M., G. Cosimi & M. Luna. 1997. Valutazione delle biomasse, delle loro composizioni specifiche e distribuzioni spaziali, utilizzando una metodologia acustica integrata (1989-1991). T-ECHO Project Final Report, Scientific & Technical Annexes, 27.
- Bahri, T. & P. Fréon. 2000. Spatial structure of coastal pelagic schools descriptors in the Mediterranean Sea. *Fisheries research*, 48: 157–166.
- Bahri, T. M. Soria, P. Fréon & F. Gerlotto. 1997. Preliminary description of the pelagic fish school database obtained during the T-ECHO project using multibeam sonar (Reson Seabat 6012). T-ECHO Project Final Report, Scientific and Technical Annexes.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, 323p.
- Behrenfeld, M.J. & P.G. Falkowski. 1997. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnology and Oceanography*, 42: 1479–1491.
- Beier, E. 1997. A numerical of the annual variability in the Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography*, 27: 615–632.

- Ben-Yami, M. 1976. Fishing with light. in: FAO United Nations. Fishing New books. Oxford University Press 121p.
- Berger, L., C. Durand, C. Marchalot & N. Diner. 2005. MOVIES+ User Manual version 4.3 (No. DNIS/ESI/DLE/DTI/00-051). IFREMER.
- Bivand, R. & N. Lewin-Koh. 2017. mapproj: Tools for Reading and Handling Spatial Objects. R package version 0.9-2. <https://CRAN.R-project.org/package=mapproj>.
- Blaxter, J. & J. Hunter. 1982. The biology of the clupeoid fishes. 1–223, in: *Advances marine biology*. Elsevier.
- Bone, J.F. 1979. Sensitive organs. 494, in: *Animal anatomy physiology*. Reston publishing, USA.
- Bone, Q. & R.H. Moore. 2008. Sensory systems, and communication. 478, in: Taylor & Francis (Eds.). *Biology Fishes*. EUA. 494p.
- Breder, C.M.J. 1954. Equations descriptive of fish schools and other animal aggregations. *Ecology*, 35: 360–370p.
- Breder, C.M.J. & D.E. Rosen. 1966. Modes of reproduction in fishes. TFH Publishers, Neptune City, NJ.
- Breese, D. & B.R. Tershy. 1993. Relative abundance of Cetacea in the Canal de Ballenas, Gulf of California. *Marine Mammal Science*, 9: 319–324. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1748-7692.1993.tb00460.x>
- Brehmer, P., F. Gerlotto, C. Laurent, P. Cotel, A. Achury & B. Samb. 2007. Schooling behaviour of small pelagic fish: phenotypic expression of independent stimuli. *Marine Ecology Progress Series*, 334: 263–272.
- Brehmer, P., A. Sarre, L. González, P. Cotel, J.P. Hermand & G. Francois. 2013. Aggregative and schooling behaviour of small pelagic fish schools through echo type characteristics. 1-6, in: *Acoustics Underwater Geosciences Symposium (RIO Acoustics)*. IEEE/OES. IEEE.
- Briggs, J.C. 1974. *Marine zoogeography*. McGraw-hill, New York, USA.
- Brusca, R.C., L.T. Findley, P.A. Hastings, M.E. Hendrickx, J.T. Cosio & A.M. Heiden Van der. 2005. Macrofaunal diversity in the Gulf of California. *Biodiversity, ecosystems, and conservation in Northern Mexico*, 179 p.
- Butler, J.L., P.E.E. Smith & N.C. Lo. 1993. The effect of natural variability of life-history parameters on anchovy and sardine population growth. *CalCOFI Rep*, 34: 104–111.
- Case, T.J. & M.L. Cody. 1983. *Island biogeography in the Sea of Cortez*. University of California Press, 503 p.
- Castillo, J., M.A. Barbieri & A. Gonzalez. 1996. Relationships between sea surface temperature, salinity, and pelagic fish distribution off northern Chile. – *ICES Journal of Marine Science*, 53: 139–146.
- Castillo, P.R., S. Peraltilla, A. Aliaga, M. Flores, M. Ballón, J. Calderón & M. Gutiérrez. 2009. Protocolo técnico para la evaluación acústica de las áreas

- de distribución y abundancia de recursos pelágicos en el mar peruano. Versión 2009. Instituto del Mar del Perú.
- Castro-Aguirre, J., E. Balart & J. Arvizu-Martínez. 1996. Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 5: 57–78.
- Castro-Aguirre, J.L. 1983. Aspectos zoogeográficos de los elasmobranquios mexicanos. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, México, 27: 77–94.
- Cifuentes, J.L., M. del P. García & M.F. Torres-Mondragón. 1986. El Océano y sus recursos. Fondo de Cultura Económica. México. Disponible en: <http://www.bio-nica.info/biblioteca/Cifuentes1997b.pdf>.
- Cisneros-Mata, M.A., M. Nevárez-Martínez, G. Montemayor, J. Santos-Molina & R. Morales. 1991. Pesquería de sardina en el golfo de California 1988/1989. Sepesca. Instituto Nacional de la Pesca. Centro Regional de Investigación Pesquera-Guaymas, Son. 80p.
- Cisneros-Mata, M.A., P. Santos-Molina, J.A. De Anda-Montanez, A. Sánchez-Palafox & J.J. Estrada-García. 1987. Pesquería de sardina en el noroeste de México (1985/1986). Secretaría de Pesca. Instituto Nacional de la Pesca, Centro Regional de Investigación Pesquera-Guaymas, Son., México. 79p.
- Clark, F.N. 1947. Analysis of populations of the Pacific sardine: on the basis of vertebral counts. *Fisheries bulletin*. 65:1-26.
- Clark, F.N. & J.F. Janssen Jr. 1945. Movements and abundance of the sardine as measured by tag returns. *California Fish and Game*, 61: 1–42.
- CONAPESCA. 2004. Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2004. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca e Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. 218 p.
- CONAPESCA. 2009. Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2009. <http://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadistico-de-acuicultura-y-pesca> (accesado octubre 08, 2018).
- CONAPESCA. 2014. Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2014. <http://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadistico-de-acuicultura-y-pesca> 301p. (accesado octubre 08, 2018).
- Cudney-Bueno, R., M.F. Lavín, S.G. Marinone, P.T. Raimondi & W.W. Shaw. 2009. Rapid effects of marine reserves via larval dispersal. *PloS one*, 4: e4140.
- D'Elia, M., B. Patti, A. Sulli, G. Tranchida, A. Bonanno, G. Basilone, G. Giacalone, I. Fontana, S. Genovese, C. Guisande & S. Mazzola. 2009. Distribution and spatial structure of pelagic fish schools in relation to the nature of the

- seabed in the Sicily Straits (Central Mediterranean). *Marine Ecology*, 30: 151–160. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1439-0485.2009.00328.x>
- Demer, D.A., J.P. Zwolinski, K.A. Byers, G.R. Cutter, J.S. Renfree, T.S. Sessions & B.J. Macewicz. 2012. Prediction and confirmation of seasonal migration of Pacific sardine *Sardinops sagax* in the California Current Ecosystem. *Fishery Bulletin*, 110: 52–70.
- Dias, C., E. Soares & V. Marques. 1989. Acoustic abundance estimations of sardine (*Sardina pilchardus*, Walb.) off the Portuguese coast. ICES Document CM 1989/H: 52. 24.
- Diner, N. 1999. Correction of school geometry and density: an approach based on acoustic image simulation. *ICES Coop. Res. Rep.*, 238: 27–51.
- Diner, N., C. Marchalot & L. Berger. 2006. Echo-Integration by shoal using MOVIES+ software. IFREMER, 26.
- Diner, N., C. Marchalot & L. Berger. 2003. Echo-Integration by shoal using MOVIES+ software. IFREMER.
- Doode-Matsumoto, S. 1990. La pesquería de la sardina en Sonora. 45–78, in: Los claro- oscuros de la pesquería de la sardina en Sonora. El colegio de Michoacán, CIESAS, CIAD. 377p.
- Durbin, A.G. 1979. Food selection by plankton-feeding fishes. 203–218, in: Clepper, H. (Ed.). International Symposium on predator-prey systems in fish communities and their role in fisheries management. Sports Fishing Institute, Washington.
- Emmett, R.L., R.D. Brodeur, T.W. Miller, S.S. Pool, P.J. Bentley, G. Krutzikowsky & J. McCrae. 2005. Pacific sardine *Sardinops sagax* abundance, distribution, and ecological relationships in the Pacific Northwest. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 46: 122-143.
- Enríquez-Andrade, R., G. Anaya-Reina, J.C. Barrera-Guevara, M.A Carvajal-Moreno, M.E. Martínez-Delgado, J. Vaca-Rodríguez & C. Valdes-Casillas. 2005. An analysis of critical areas for biodiversity conservation in the Gulf of California Region. *Ocean Coastal Management*, 48: 31–50.
- Escalante, F., J.E. Valdez-Holguín, S. Álvarez-Borrego & J.R. Lara-Lara. 2013. Temporal and spatial variation of sea surface temperature, chlorophyll a, and primary productivity in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 39: 203–215.
- Félix-Uraga, R., V.M. Gómez-Muñoz, W. García-Franco, C. Quiñonez-Velazquez & F.N. Melo-Barrera. 2004. On the existence of Pacific sardine groups off the west coast of Baja California and southern California. *CalCOFI Report*, 45: 146–151.
- Foote, K.G. 1983. Linearity of fisheries acoustics, with addition theorems. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 73: 1932–1940.

- Fréon, P., F. Gerlotto & M. Soria. 1992. Changes in school structure according to external stimuli: description and influence on acoustic assessment. *Fisheries Research*, 15: 45–66.
- Fréon, P. & O.A. Misund. 1999. Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour. Fishing News Books.
- Fryer, G. & T.D. Iles. 1972. The cichlid fishes of the great lakes of Africa: their biology and evolution. Oliver & Boyd. Edinburgh. 641p.
- García-Franco, W. 1976. Método de prospección acústica para poblaciones pelágicas. Memorias del Primer Simposium Nacional de Recursos Pesqueros, 348–358.
- Gerlotto, F., J. Castillo, A. Saavedra, M. Barbieri, M. Espejo, & P. Cotel. 2004. Three-dimensional structure and avoidance behaviour of anchovy and common sardine schools in central southern Chile. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 61: 1120–1126.
- González-Máynez, V., M.O. Nevárez-Martínez, H. Villalobos-Ortíz, A. Valdez-Pelayo, E. Álvarez-Transviña & P. Santos-Molina. 2017a. Evaluación acústica de sardina monterrey en el golfo de California durante la primavera de 2016. 31, in: XXV Taller del comité Técnico pelágicos menores, memorias. SAGARPA. Martínez-Zavala M de Los A, A.E. López Lagunas, M.E. González Corona (Eds.). 64p.
- González-Máynez, V., M.O. Nevárez-Martínez, H. Villalobos-Ortíz, A. Valdez-Pelayo, E. Álvarez-Transviña & P. Santos-Molina. 2017b. Evaluación acústica de sardina crinuda en el golfo de California durante la primavera de 2016. 32, in: XXV Taller del comité Técnico pelágicos menores, memorias. SAGARPA. Martínez-Zavala M de Los A, A.E. López Lagunas, M.E. González Corona (Eds.). 64p.
- Green-Ruiz, Y.A. & A. Hinojosa-Corona. 1997. Study of the spawning area of the Northern anchovy in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. *Journal of Plankton Research*, 19: 957–968.
- Gutiérrez, O., S. Marinone & A. Parés-Sierra. 2004. Lagrangian surface circulation in the Gulf of California from a 3D numerical model. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51: 659–672.
- Hampton, I., J.J. Agenbag & D.L. Cram. 1979. Feasibility of assessing the size of the South West African pilchard stock by combined aerial and acoustic measurements. *Fisheries bulletin of South Africa*, 11: 10–22.
- Hara, I. 1985. Shape and size of Japanese sardine school in the waters off the southeastern Hokkaido on the basis of the acoustics and aerial surveys. *Bulletin of Japanese Society of Scientific Fisheries*, 51: 41–46.
- Hastings, P., L. Findley & A. Van Der Heiden. 2010. The Gulf of California Biodiversity and Conservation. 96–118, in: Brusca, R., & M. Hendrickx

- (Eds.). The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, USA.
- Helfman, G.S., B.B. Collette, D.E. Facey & B.W. Bowen. 2009. The diversity of fishes, Second edition. ed. Wiley-Blackwell, Uk. 720p.
- Hemmings, C. 1966. Olfaction and vision in fish schooling. *Journal of Experimental Biology*, 45: 449–464.
- Hernández-Ayón, J.M., C. Chapa-Balcorta, F. Delgadillo-Hinojosa, V.F. Camacho-Ibar, M.A. Huerta-Díaz, E. Santamaría-del-Angel, S. Galindo-Bect & J.A. Segovia-Zavala. 2013. Dynamics of dissolved inorganic carbon in the Midriff Islands region of the Gulf of California: Influence of water masses. *Ciencias Marinas*, 39: 183–201.
- Hernández-León, S. 2008. Natural variability of fisheries and lunar illumination: a hypothesis. *Fish and fisheries*, 9: 138–154.
- Hidalgo-González, R.M. & S. Álvarez-Borrego. 2004. Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWiFS. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51: 739–752.
- Higginbottom, I., S. Woon & P. Schneider. 2008. Hydroacoustic data processing for standard stock assessment using Echoview. *Myriax software*. Technical manual, 138 p.
- Hill, K.T., N.C.H. Lo, B.J. Macewicz & R. Félix-Uraga. 2006. Assessment of the Pacific Sardine (*Sardinops sagax caerulea*) population for U.S. management in 2006. NOAA Technical memorandum. NOAA-TM-NMFS-SWFSC-386. 75p.
- Hood, C.R. & W.L. Huggins. 1987. MAFF techniques for the acoustic survey of pelagic fish stocks 1979-82. *Fisheries Research Technical Report*, 85: 1-34.
- Huato-Soberanis, L. & D. Lluch-Belda. 1987. Mesoscale cycles in the series of environmental indices related to the sardine fishery in the Gulf of California. *CalCOFI Rep*, 28: 128–134.
- Hunter, J.R., 1966. Procedure for Analysis of Schooling Behavior. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 23: 547–562.
- Huth, A. & C. Wissel. 1992. The simulation of the movement of fish schools. *Journal of theoretical biology*, 156: 365–385.
- Huth, A. & C. Wissel. 1994. The simulation of fish schools in comparison with experimental data. *Ecological modelling*, 75: 135–146.
- ICES. 2005. Report of the Planning Group on the HAC Data Exchange Format (PGHAC). International Council for the Exploration of the Sea, France, 2–12 p.

- ICES. 2007. Collection of acoustic data from fishing vessels. International Council for the Exploration of the Sea Conseil International pour l'Exploration de la Mer, France, 83 p.
- Ikegami, T., Y. Takeuchi, S.-P. Hur & A. Takemura. 2014. Impacts of moonlight on fish reproduction. *Marine genomics*, 14: 59–66.
- Ikegami, T., Y. Takeuchi & A. Takemura. 2015. Lunar Clock in Fish Reproduction. in: Numata, H., & B. Helm (Eds.). Annual, lunar, tidal clocks: patterns Mechanisms nature's enigmatic rhythms. Springer, Tokio, Japan. 359p. <https://doi.org/DOI.10.1007/978-4-431-55261-1>
- Inda-Díaz, E.A., L. Sánchez-Velasco & M.F. Lavín. 2010. Three-dimensional distribution of small pelagic fish larvae (*Sardinops sagax* and *Engraulis mordax*) in a tidal-mixing front and surrounding waters (Gulf of California). *Journal of Plankton Research*, 32: 1241–1254.
- INEGI. 2010. El sector alimentario en México 2010 Serie estadísticas sectoriales. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 302 p.
- Johannes, R.E. 1981. Words of the lagoon: fishing and marine lore in the Palau district of Micronesia. University of California Press. 245p.
- Kahru, M., S. Marinone, S. Lluch-Cota, A. Parés-Sierra & B.G. Mitchell. 2004. Ocean-color variability in the Gulf of California: scales from days to ENSO. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51: 139–146.
- Kawasaki, T. & M. Omori. 1988. Fluctuations in the three major sardine stocks in the Pacific and the global trend in temperature. 37–53, in: Wyatt, T. & M.G. Larraieta (Eds.). Long Term Changes Marine Fish Populations. Proceedings of a symposium held in Vigo, Vigo.
- Keenleyside, M.H.A. 1955. Some aspects of the schooling behaviour of fish. *Behaviour*, 8: 183–248.
- KinoshitaFishingNet. 2009. Sardine Catch in Japan Recuperado de <https://www.youtube.com/watch?v=Wpk1M64sTGo>.
- Koslow, J.A. 2009. The role of acoustics in ecosystem-based fishery management. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 966–973.
- Lalli, C. & T.R. Parsons. 1997. Biological oceanography: an introduction, second ed. Elsevier, British Columbia, Canada. 323 p.
- Lanz, E., J. López-Martínez, M.O. Nevárez Martínez & J.A. Dworak. 2009. Small pelagic fish catches in the Gulf of California associated with sea surface temperature and chlorophyll. *CalCOFI Report*, 50: 134–146.
- Lavín, M. & S. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. 173–204, in: Velasco-Fuentes, O.U., J. Sheinbaum & J. Ochoa (Eds.). Nonlinear processes geophysical fluid dynamics. Springer.
- Lavín, M.F., E. Beier & A. Badan. 1997. Monografía No. 3. 141–172, in: Lavín, M.F. (Ed.). Unión Geofísica Mexicana.

- Lecomte, F., W.S. Grant, J.J. Dodson, R. Rodríguez-Sánchez & B.W. Bowen. 2004. Living with uncertainty: genetic imprints of climate shifts in East Pacific anchovy (*Engraulis mordax*) and sardine (*Sardinops sagax*). *Molecular Ecology*, 13: 2169–2182.
- Lluch-Belda, D., F.J. Magallón & R.A. Schwartzlose. 1986. Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: possible causes. *CalCOFI Rep*, 27: 136–140.
- Lluch-Belda, D., D.B. Lluch-Cota, S. Hernández-Vázquez & C.A. Salinas-Zavala. 1991. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current system. *CalCOFI Report*, 32: 105–111.
- Lluch-Belda, D., R.A. Schwartzlose, R. Serra, R. Parrish, T. Kawasaki, D. Hedgecock & R.J. Crawford. 1992. Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. *Fisheries Oceanography*, 1: 339–347.
- Lluch-Belda, D., M.J. Arvizu, S. Hernández-Vázquez, D. Lluch-Cota, A.C. Salinas, T. Baugartner, G. Hammann, V.A. Cota, C.E. Coteró, F.W. García, O. Pedrín, S.M. Lizárraga, M.A. Martínez, R. Morales, M.O. Nevárez, J.P. Santos, B.R. Ochoa, S.R. Rodríguez, J.R. Torres & B.F. Páez. 1995. Atlas Pesquero de México. Pesquerías Relevantes. Secretaría de Pesca/ Instituto Nacional de la Pesca/ Universidad de Colima (Cenedic).
- Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz. 2000. BAC: Centros de actividad biológica del Pacífico mexicano. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., and Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Lluch-Cota, S.E. & J. Arias-Aréchiga. 2000. BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano. 255–263, in: Lluch-Belda D, P.G. Elorduy-Garay & S.E. Lluch-Cota (Eds.). CIBNOR, CICIMAR, CONACYT, La Paz, México.
- Lyle, L.P. 1995. Fluctuaciones de la sardina crinuda (*Opisthonema* spp.) desembarcada en tres puertos del Pacífico Mexicano. 1973-1991. CICESE, Ensenada, B.C, México.
- Lynn, R.J. 2003. Variability in the spawning habitat of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off southern and central California. *Fisheries Oceanography*, 12: 541–553.
- MacCall, A.D. 1990. Dynamic geography of marine fish populations. University of Washington Press, Seattle, Wash. 153 p.
- Mais, F.K. 1974. Pelagic fish surveys in the California Currents. *Fish Bulletin*, 162: 1-79.
- Manik, H.M., M. Furusawa & K. Amakasu. 2006. Quantifying sea bottom surface backscattering strength and identifying bottom fish habitat by quantitative echo sounder. *Japanese Journal of Applied Physics, Part 1: Regular Papers & Short Notes*, 45: 4865–4867.

- Maravelias, C.D. 1999. Habitat selection and clustering of a pelagic fish: effect of topography and bathymetry on species dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56: 437–450.
- Maravelias, C.D., D.G. Reid & G. Swartzman. 2000. Seabed substrate, water depth and zooplankton as determinants of the prespawning spatial aggregation of North Atlantic herring. *Marine Ecology Progress Series*, 195: 249–259.
- Marinone, S., M. Lavín & A. Parés-Sierra. 2011. A quantitative characterization of the seasonal Lagrangian circulation of the Gulf of California from a three-dimensional numerical model. *Continental Shelf Research*, 31: 1420–1426.
- Marr, J.C. 1960. Proceeding of the world scientific meeting on the biology of sardine and related species. 667–791, in: Rosa Jr, H., & G. Murphy (Eds.). Food and Agriculture Organization of the United Nations., Rome.
- Martínez-Díaz de León, A., I. Pacheco-Ruíz, F. Delgadillo-Hinojosa, J.A. Zertuche-González, A. Chee-Barragán, R. Blanco-Betancourt, J.M. Guzmán-Calderón & A. Gálvez-Téllez. 2006. Spatial and temporal variability of the sea surface temperature in the Ballenas-Salsipuedes Channel (central Gulf of California). *Journal of Geophysical Research*, 111. <https://doi.org/doi:10.1029/2005JC002940>
- Martínez-Porchas, M., M. Hernández-Rodríguez & L.F. Buckle-Ramírez. 2009. Thermal behavior of the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) acclimated to different thermal cycles. *Journal of Thermal Biology*, 34: 372–376.
- Martínez-Porchas, M. 2012. Estudios de la distribución de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax caeruleus* (clupeiformes: clupeidae): historia, estado actual y perspectivas. *Universidad y Ciencia*, 28(3): 285-300.
- Martínez-Zavala, M. de los Á., M.O. Nevárez-Martínez, M.L. Anguiano-Carrasco, J.P. Santos-Molina & Á.R. Godínez-Cota. 2010. Captura de peces pelágicos menores en el Golfo de California, temporada de pesca 2007-2008. *Ciencia Pesquera*, 18(2): 5-18.
- Mc-Farlane, G.A., J. Schweigert, L. MacDougall & H. Hrabok. 2005. Distribution and biology of Pacific sardines (*Sardinops sagax*) off British Columbia, Canada. *CalCOFI Report*, 46: 144–160.
- Meisner, A.D. 2005. Male modifications associated with insemination in teleosts. 167–192, in: Uribe, M.C.A., & H.J. Grier (Eds.). Viviparous fishes. New Life Publications, Homestead FL.
- Melcer, J., W. García-Franco, E. Mondragón-Corona & A. Cota-Villavicencio. 1976. Estimaciones de biomasa y distribución de peces pelágicos con métodos hidroacústicos en la Corriente de California frente a la Costa Occidental de Baja California. 301–344, in: Memorias del Primer simposium Nacional recursos masivos México. Instituto Nacional de Pesca.

- Millán-Núñez, E. & C.M. Yentsch. 2000. El Canal de Ballenas, Baja California, como ambiente favorable para el desarrollo del fitoplancton. *Hidrobiológica*, 10: 91–100.
- Misund, O.A. 1997. Underwater acoustics in marine fisheries and fisheries research. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7: 1–34.
- Nevárez-Martínez, M.O., E. Chávez, M.A. Cisneros-Mata & D.Lluch-Belda. 1999. Modeling of the Pacific sardine *Sardinops caeruleus* fishery of the Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research*, 41: 273 – 283.
- Nevárez-Martínez, M.O. 2000. Variabilidad de la población de sardina monterrey *Sardinops caeruleus* en el golfo de California, México. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 103 p.
- Nevárez-Martínez, M.O., D. Lluch-Belda, M.A. Cisneros-Mata, J.P. Santos-Molina, M. de los A. Martínez-Zavala & S.E. Lluch-Cota. 2001. Distribution and abundance of the Pacific sardine textif *Sardinops sagax* in the Gulf of California and their relation with the environment. *Progress in Oceanography*, 49: 565–580.
- Nevárez-Martínez, M.O., M. Martínez-Zavala, C. Coterro-Altamirano, M. Jacob-Cervantes, Y. Green-Ruiz, G. Gluyas-Millán, A. Cota-Villavicencio & J. Santos-Molina. 2006. Peces pelágicos menores. Sustentabilidad y Pesca Responsable en México. Evaluación y Manejo. Instituto Nacional de la Pesca, México, 265–301 p.
- Nevárez-Martínez, M.O., M. de los A. Martínez-Zavala, M.L. Jacob-Cervantes, C.E. Coterro-Altamirano, P. Santos-Molina & A. Valdez-Pelayo. 2014. Sustentabilidad y Pesca Responsable en México. Evaluación y Manejo. INAPESCA-SAGARPA, 83–137 p.
- Nevárez-Martínez, M.O., M.A. Martínez-Zavala, J.P. Santos-Molina, C. Enciso-Enciso & M.E. González-Corona. 2015. Evaluación pesquera de sardina crinuda (*Opisthonema libertate*) y de sardina bocona (*Cetengraulis mysticetus*) en el Golfo de California, México. Informe Técnico. SAGARPA-INAPESCA/CRIP Guaymas. 11 p.
- Nilsson, F., U. Thygesen, B. Lundgren, B.F. Nielsen, J.R. Nielsen & J.E. Beyer. 2003. Vertical migration and dispersion of sprat (*Sprattus sprattus*) and herring (*Clupea harengus*) schools at dusk in the Baltic Sea. *Aquatic Living Resources*, 16: 317–324.
- NOAA, N.W.S. 2017. Cold & warm episodes by season. http://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php.
- Nøttestad, L., M. Aksland, A. Beltestad, A. Fernö, A. Johannessen & O.A. Misund. 1996. Schooling dynamics of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus*) in a coastal spawning area. *Sarsia*, 80: 277–284.

- O'Donoghue, S.H., P.A. Whittington, B.M. Dyer & V.M. Peddemors. 2010. Abundance and distribution of avian and marine mammal predators of sardine observed during the 2005 KwaZulu-Natal sardine run survey. *African Journal of Marine Science*, 32: 361–374.
- Palomares-García, R.J., J. Gómez-Gutiérrez & C.J. Robinson. 2013. Winter and summer vertical distribution of epipelagic copepods in the Gulf of California. *Journal of plankton research*, 35: 1009–1026.
- Parr, A.E. 1927. A contribution to the theoretical analysis of the schooling behavior of fishes. *Occasional Papers of the Bingham Oceanographic College*, 1: 1-32.
- Parrish, J.K. 1999. Using behavior and ecology to exploit schooling fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 55: 157–181.
- Partridge, B.L. 1982. The structure and function of fish schools. *Scientific american*, 246: 114–123.
- Pavlov, D. & A. Kasumyan. 2000. Patterns and mechanisms of schooling behavior in fish: a review. *Journal of Ichthyology*, 40: S163-S231.
- Petitgas, P. 2001. CLUSTER. Aggregation patterns of commercial fish species under different stock situations and their impact on exploitation and assessment, FAIR-CT-96.1799. Final Report for European Community.
- Petitgas, P. & J.J. Levénez. 1996. Spatial organization of pelagic fish: echogram structure, spatio-temporal condition, and biomass in Senegalese waters. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 53: 147–153.
- Petitgas, P., J. Massé, P. Beillois, E. Lebarbier & A. Le Cann. 2003. Sampling variance of species identification in fisheries acoustic surveys based on automated procedures associating acoustic images and trawl hauls. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 60: 437–445.
- Pitcher, T.J. 1983. Heuristic definitions of shoaling behaviour. *Animal behaviour*, 31: 611–613.
- Pitcher, T.J. & J.K. Parrish. 1993. Functions of Shoaling Behavior in Teleosts. 122–147, in: Krebs, J.R. & N.B. Davies (Eds.). Oxford: Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Pitcher, T.J. 1995. The impact of pelagic fish behaviour on fisheries. *Scientia Marina*, 59: 295–306.
- Pitcher, T. 2001. Encyclopedia of Ocean Sciences. 975–987, in: Steele, J.H. (Ed.). Academic Press. <https://doi.org/doi:10.1006/rwos.2001.0022>
- Ponce-Díaz, G. & D. Lluch-Belda. 1990. Análisis de la flota sardinera-anchovetera del noroeste de México. (No. 2). Investigaciones marinas CICIMAR. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 5(2): 123-135.
- R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Radakov, D.V. 1973. Schooling in the ecology of fish, Israel Programme for Scientific Translations. J. Wiley, New York. 173 p.
- RAE. 2017. Diccionario de la lengua española, 23a ed. Real Academia Española.
- Rangeley, R.W. & D.L. Kramer. 1998. Density-dependent antipredator tactics and habitat selection in juvenile pollock. *Ecology*, 79: 943–952.
- Reid, D., C. Scalabrin, P. Petitgas, J. Masse, R. Aukland, P. Carrera & S. Georgakarakos. 2000. Standard protocols for the analysis of school based data from echo sounder surveys. *Fisheries Research*, 47: 125–136.
- Reid, D.G. 2000. Report on echo trace classification. International Council for the Exploration of the Sea. 107 p.
- Ríus-Díaz, F., F.J. Barón-López, E. Sánchez-Font & L. Parras-Guijosa. 1999. Bioestadística: métodos y aplicaciones. Universidad de Málaga. España. 322pp.
- Rubio-Rodríguez, U., J.A. Navarro-González & M.I. Burgos-Vázquez. 2017. The Gregarious Behavior of Marine Fish and Their Relation to Fishing. 53–90, in: Advances in marine biology. Kovács, A. & P. Nagy (Eds.). Nova science publishers, EUA 255p.
- Rubio-Rodríguez, U., H. Villalobos & M.O. Nevárez-Martínez. 2018. Acoustic observations of the vertical distribution and latitudinal range of schools of small pelagic fish in the Midriff Islands Region, Gulf of California, Mexico. *Latinamerican journal of acuatic research*, In–press.
- Ruiz, A. & L. Lyle. 1992. Fluctuaciones periódicas de la captura de *Sardina crinuda* (*Opisthonema* spp.) en el Golfo de California, 1972–1990. *CalCOFI Rep Fisheries Ministry, Mexico City*, 33: 124–129.
- SAGARPA. 2006. Sustentabilidad y pesca responsable en México: evaluación y manejo. Instituto Nacional de Pesca. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, 543 p.
- SAGARPA. 2018. Carta Nacional Pesquera. Diario Oficial de la Federación, 53–59 p.
- Sánchez-Velasco, L., B. Shirasago, M.A. Cisneros-Mata & C. Avalos-García. 2000. Spatial distribution of small pelagic fish larvae in the Gulf of California and its relation to the El Niño 1997–1998. *Journal of Plankton Research*, 22: 1611–1618.
- Santamaría-Del-Ángel, E., S. Álvarez-Borrego, R. Millán-Núñez & F.E. Müller-Karger. 1999. Sobre el efecto débil de las surgencias de verano en la biomasa fitoplanctónica del Golfo de California. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 49: 207–212.
- Scalabrin, C. & J. Massé. 1993. Acoustic detection of the spatial and temporal distribution of fish shoals in the Bay of Biscay. *Aquatic Living Resources*, 6: 269–283.

- Schwartzlose, R.A., J. Alheit, A. Bakun, T.R. Baumgartner, R. Cloete, R.J. Crawford, W.J. Fletcher, Y. Green-Ruiz, E. Hagen, T. Kawasaki, D. Lluch-Belda, S.E. Lluch-Cota, A. MacCall, Y. Matsuura, M.O. Nevárez Martínez, R.H. Parrish, C. Roy, R. Serra, K.V. Shust, M.N. Ward & J.Z. Zuzunaga. 1999. Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. *African Journal of Marine Science*, 21: 289-347.
- Shillinglaw, S. & N. Burnett. 2011. A Journey Into Steinbeck's California. Roaring Forties Press. USA. 209 p.
- Shinchi, T., T. Kitazoe, H. Nishimura, M. Tabuse, N. Azuma & I. Aoki. 2002a. Fractal evaluations of fish school movements in simulations and real observations. *Artificial Life and Robotics*, 6: 36-43.
- Shinchi, T., T. Kitazoe, H. Nishimura, M. Tabuse, N. Azuma & I. Aoki. 2002b. Fractal evaluations of fish school movements in simulations and real observations. *Artificial Life and Robotics*, 6: 36-43.
- Simmonds, J. & D. MacLennan. 2005. Fisheries acoustics: theory and practice, 2nd ed, Fish and Aquatic Resources Series. Blackwell Science Ltd., Ames, Iowa: Blackwell Science.
- Simón-Díaz, M. 2009. Maduración gonadal e inducción al desove de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax caeruleus*. Tesis de Maestría. CICESE, Ensenada, México. 110 p.
- SIMRAD. 2017. General Catalog, Underwater Science Products 79 p.
- Sokolov, V.A. 1974. Investigaciones biológico-pesqueras de los peces pelágicos del golfo de California. *CalCOFI. USA*, 17: 92-96.
- Sokolov, V.A. & M. Wong-Rios. 1973. Informe científico de las investigaciones sobre los peces pelágicos del Golfo de California (sardina, crinuda y anchoveta) en 1970. Programa de investigaciones y fomento pesquero México /PUND/FAO. Instituto Nacional de Pesca, INP/SI: i2, 2- 41.
- Soto-Mardones, L., S.G. Marinone & A. Padrés-Sierra. 1999. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el golfo de California. *Ciencias Marinas*, 25: 1-30.
- Strogatz, S. 2003. SYNC: The emerging science of spontaneous order. Hyperion, New York. 352 p.
- Swartzman, G. 1991. Fish school formation and maintenance: a random encounter model. *Ecological modelling*, 56: 63-80.
- Takemura, A., M. Rahman & Y. Park. 2010. External and internal controls of lunar-related reproductive rhythms in fishes. *Journal of fish biology*, 76: 7-26.
- Tershy, B., E. Van Gelder & D. Breese. 1993. Relative abundance and seasonal distribution of seabirds in the Canal de Ballenas, Gulf of California. *The Condor*, 95: 458-464.

- Tershy, B.R., D. Breese & S. Álvarez-Borrego. 1991. Increase in cetacean and sea bird numbers in the Canal de Ballenas during an El Niño-Southern Oscillation event. *Marine Ecology Progress Series*, 69: 299–302.
- Thomas, R.M. & F.H. Schülein. 1988. The shoaling behaviour of pelagic fish and the distribution of seals and gannets off Namibia as deduced from routine fishing reports, 1982–1985. *South African Journal of Marine Science*, 7: 179–191. <https://doi.org/10.2989/025776188784379080>
- Thomson, D.A., L.T. Findley & A.N. Kerstitch. 1979. Reef fishes of the Sea of Cortes: The rocky-shore fishes of the Gulf of California. John Wiley & Sons, New York, EE.UU. 302 p.
- Tohmé, R.J. 2018. Novedades y recursos astronómicos en castellano. WWW. astronomiaonline.com. Revisado 30 de septiembre de 2018.
- Tremblay, N., J. Gómez-Gutiérrez, T. Zenteno-Savín, C. Robinson & L. Sánchez-Velasco. 2010. Role of oxidative stress in seasonal and daily vertical migration of three krill species in the Gulf of California. *Limnology and Oceanography*, 55: 2570–2584.
- Ulloa, R., J. Torre, L. Bourillón, A. Gondor & N. Alcantar. 2006. Planeación ecorregional para la conservación marina: Golfo de California y costa occidental de Baja California Sur. TNC-Comunidad y biodiversidad, AC TNC, México. 153 p.
- Van der lingen, C.D., A. Bertrand, A. Bode, R. Brodeur, L. Cubillos, P. Espinoza, K. Friedland, S. Garrido, X. Irigoien, T. Miller, C. Möllmann, R. Rodriguez-Sanchez, H. Tanaka, & A. Temming. 2009. Climate change and small pelagic fish. 333–451, in: Checkley, D.M., J. Alheit & C. Roy (Eds.). Cambridge University Press.
- Villalobos, H., V. González-Máynez, M.O. Nevárez-Martínez, A. Valdez-Pelayo, A. López-Serrano & M.A. Martínez-Zavala. 2014. Evaluación acústica de sardina monterrey en el golfo de California, durante la primavera 2013. 29, in: Coteró-Altamirano, C.E., H. Haro, C. Enciso-Enciso & M.L. Jacob-Cervantes. Taller del Comité técnico de pelágicos menores, memorias. SAGARPA.
- Walker, B.W. 1960. The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. *Systematic Zoology*, 9: 123–133.
- Walls, G.L. 1963. The vertebrate eye and its adaptive radiation, Cranbrook Institute of Science bulletin. Haffner Publishing Company, EUA.
- Walsh, J., T. Whiteledge, W. Esaias, R. Smith, S. Huntsman, H. Santander & B. De-Mendiola. 1980. The spawning habitat of the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 27: 1–27.
- Wood, S.N. 2006. Generalized Additive Models: an introduction with R, 2nd ed. CRC Press.

- Wood, S.N. 2018. Mixed GAM Computation Vehicle with Automatic Smoothness Estimation. R package version 0.4. <https://CRAN.R-project.org/package=suncalc>.
- 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, Spring Street, New York, NY 10013, USA.
- Zwolinski, J., A. Morais, V. Marques, Y. Stratoudakis & P.G. Fernandes. 2007. Diel variation in the vertical distribution and schooling behaviour of sardine (*Sardina pilchardus*) off Portugal. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 64: 963–972.

ANEXOS

Anexo I.- Localidades donde se extrajeron los valores para los ciclos temperatura superficial del mar y productividad primaria neta

N°	Localidad	Longitud	Latitud
1	Frente a puerto Lobos, Sonora	-114.104	29.908
2	Frente a punta Bufe, Baja California	-113.097	30.343
3	Margen oriental de isla Ángel de la Guarda	-113.321	29.382
4	costa occidental de isla Tiburón	-112.564	29.019
5	parte central del canal de Ballenas Salsipuedes	-113.594	29.302
6	inmediaciones de Bahía San Rafael	-112.988	28.575
7	San Carlos, Sonora	-111.067	27.831
8	costa oeste del GC, Baja California Sur	-111.067	26.58

Anexo II.- Esfuerzo de muestreo acústico representado por el número de millas náuticas (ESU) navegadas en las distintas zonas y subzonas establecidas para cada uno de los años.

Zona	Subzona	2012	2013	2014(jun-jul)	2014(feb)	Total
RGI	CAG	54	58	61	52	
	CBS	240	214	191	0	
	CT	43	44	33	73	
	SC	0	0	0	19	
	subtotal	337	316	285	144	1082
GNORTE	GNE	378	312	216	287	
	GNO	36	38	120	533	
	subtotal	414	350	336	820	1920
GSUR	GSE	451	476	300	233	
	GSO	363	332	262	0	
	subtotal	814	808	562	233	2417
TOTAL		1565	1474	1183	1197	

Anexo III.- Mapas de la proporción de especies formadoras de cardúmenes capturados durante los lances de control en las campañas de prospección acústica de 2012 a 2014.

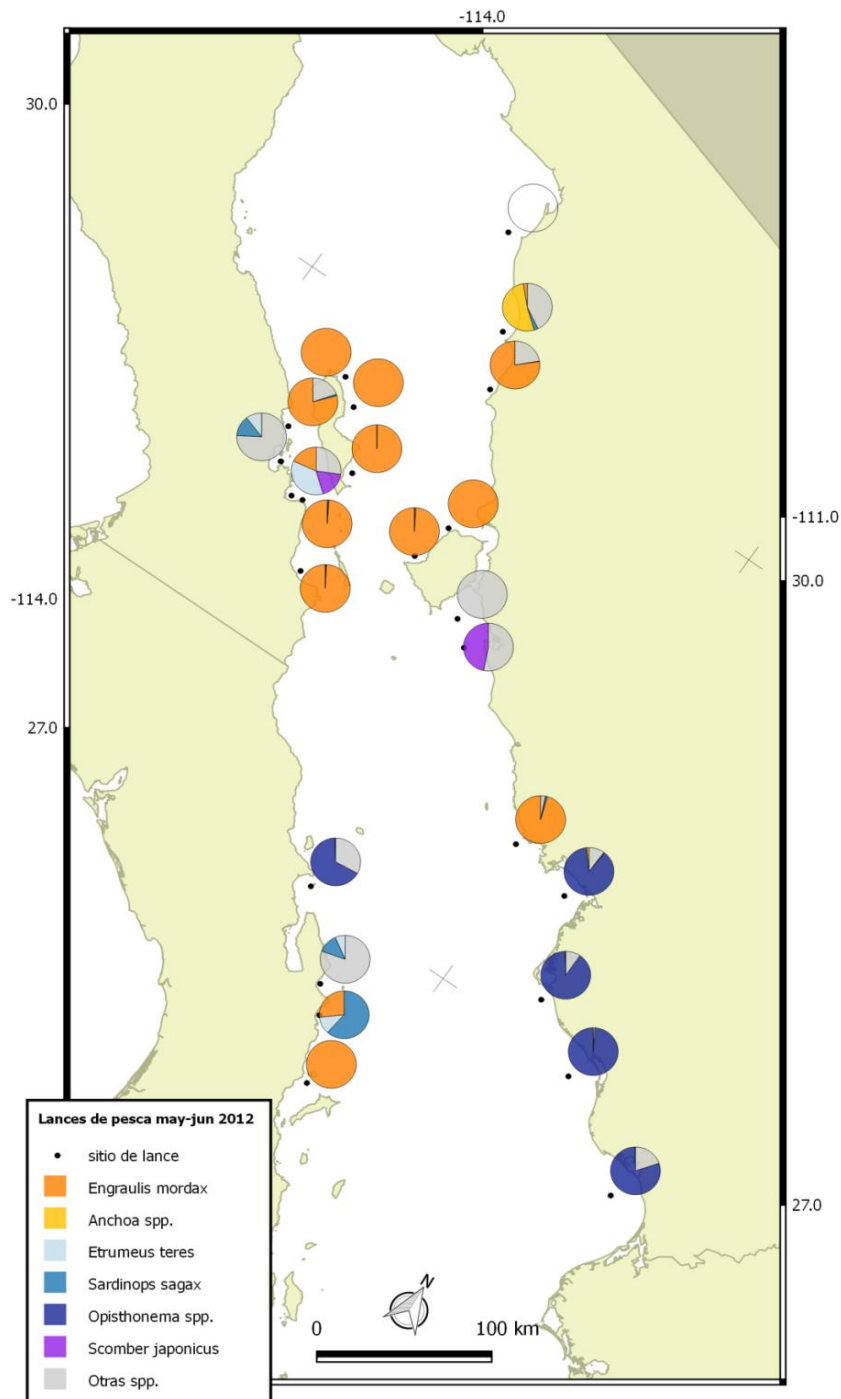


Figura 1.- Captura de las principales especies formadoras de cardúmenes durante los lances de control de la campaña de prospección acústica del 2012.

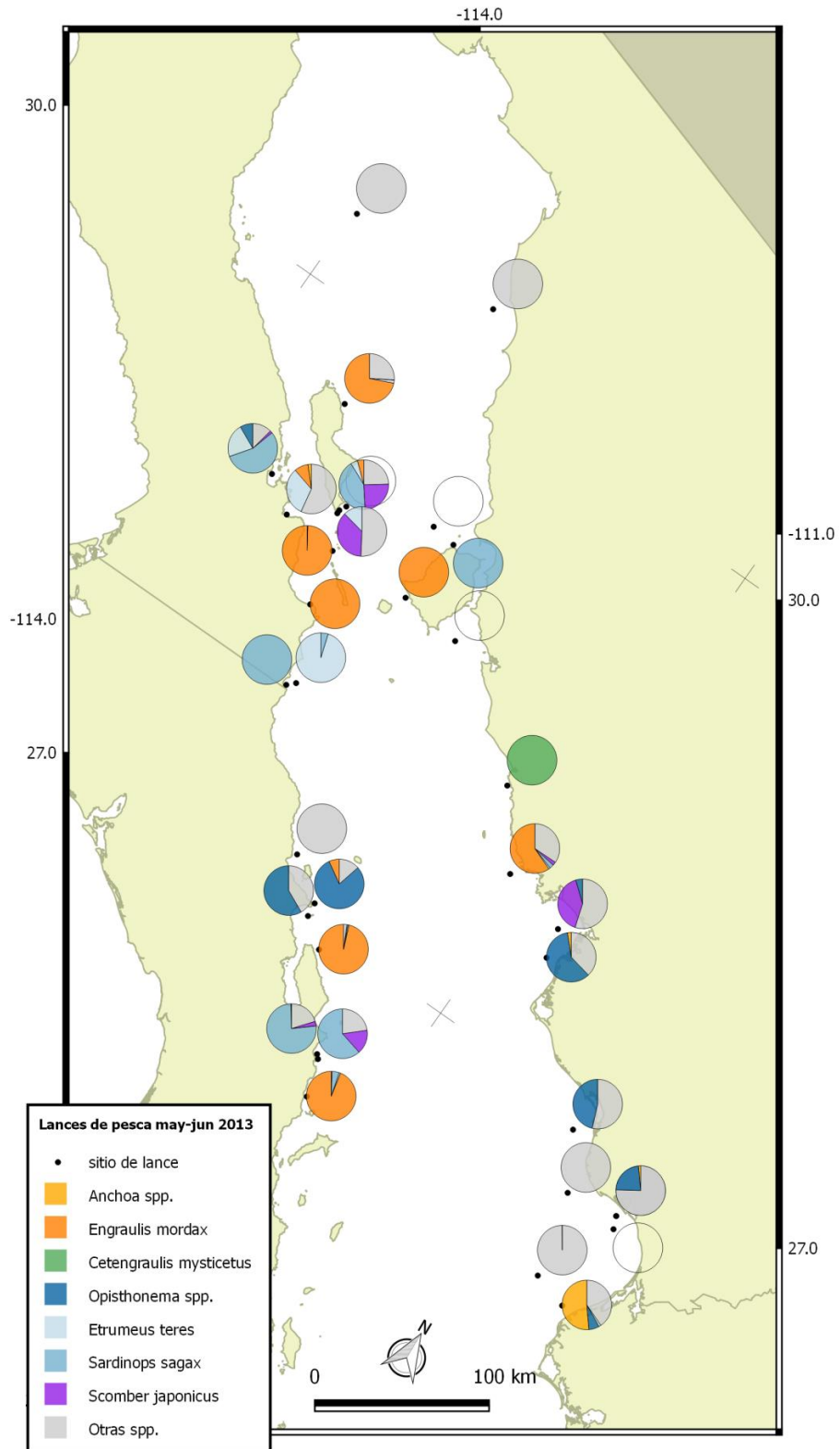


Figura 2.- Captura de las principales especies formadoras de cardúmenes durante los lances de control de la campaña de prospección acústica de 2013.

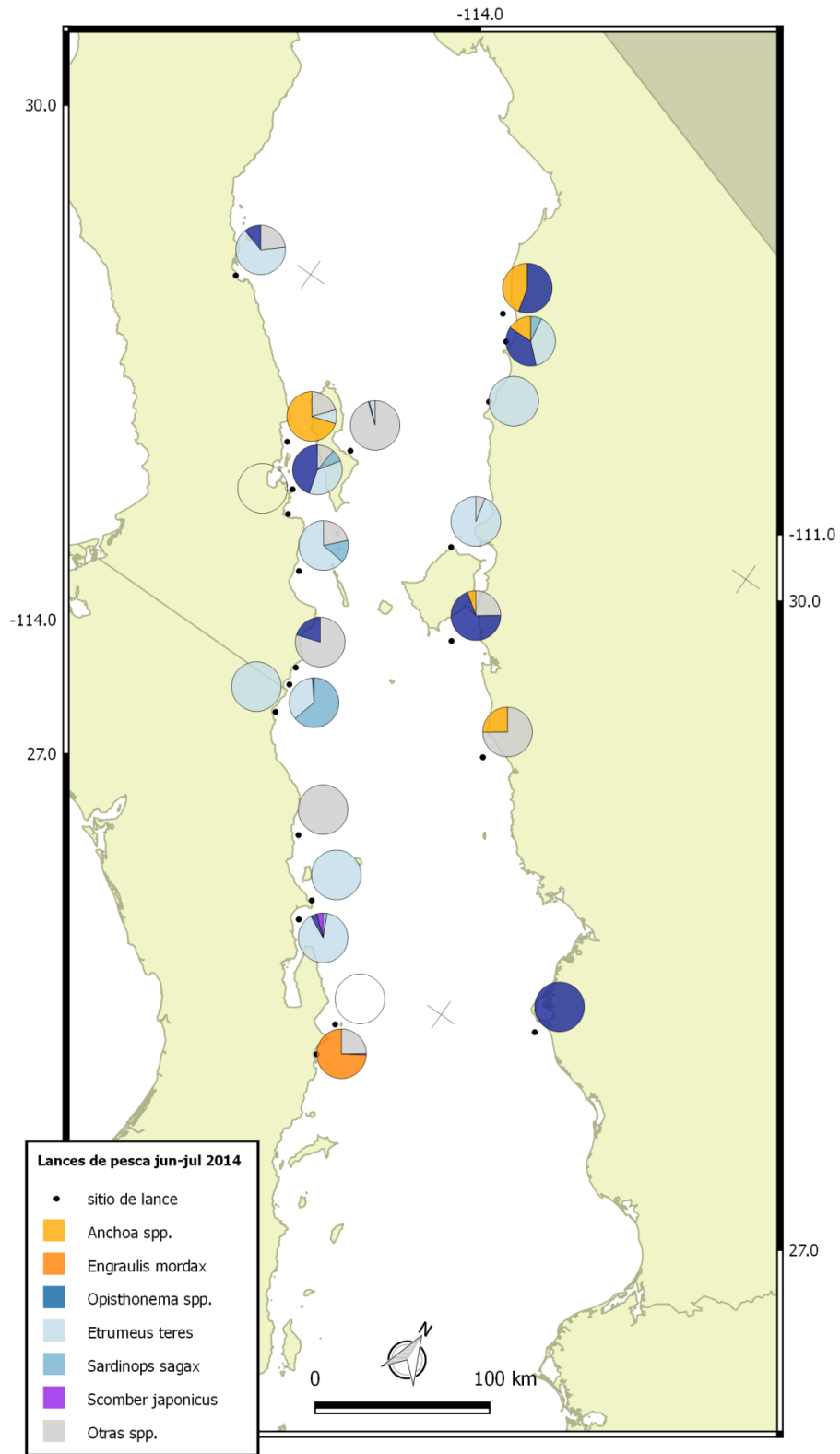


Figura 3.- Captura de las principales especies formadoras de cardúmenes durante los lances de control de la campaña de prospección acústica de junio-julio 2014.

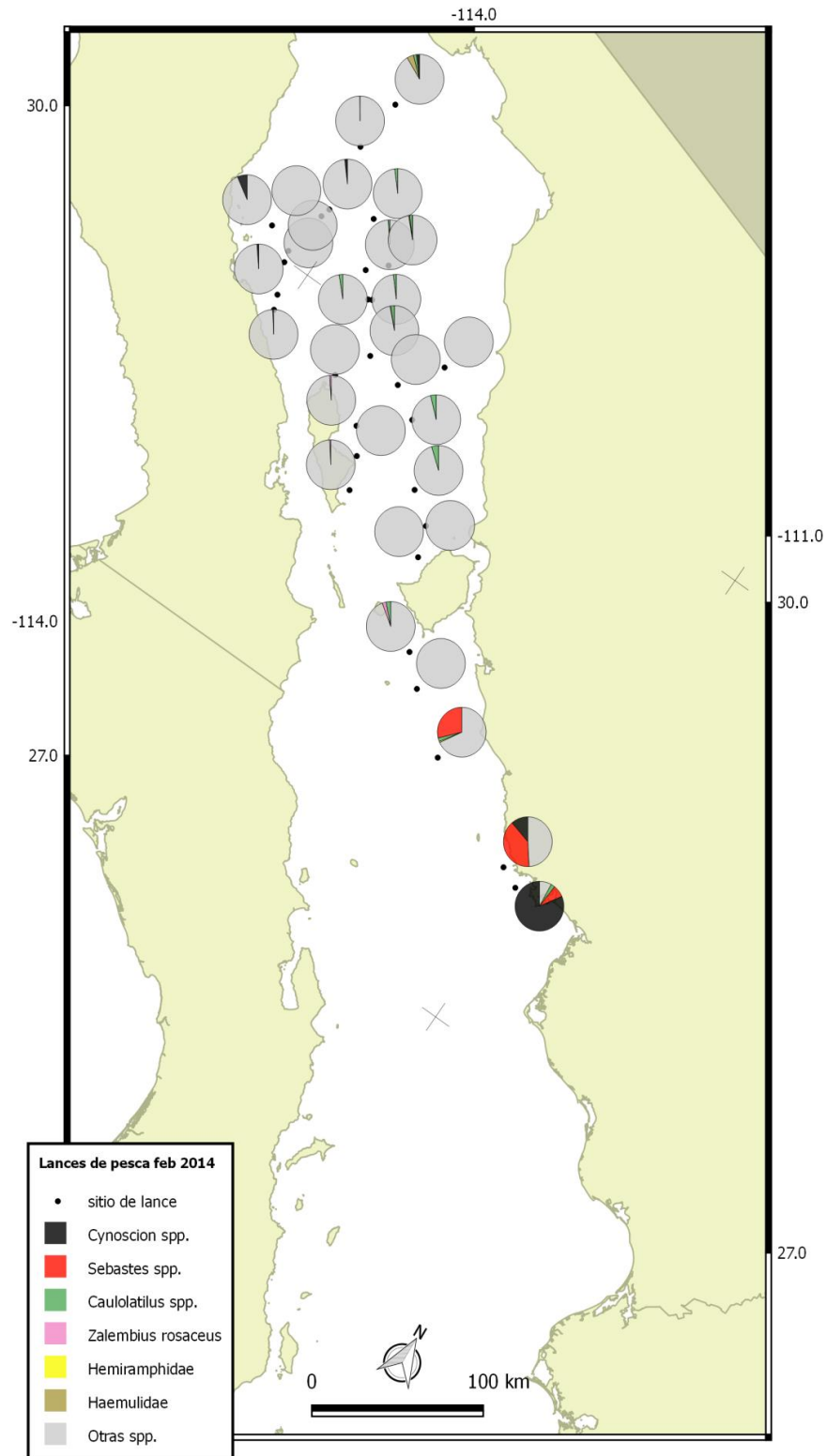


Figura 4.- Captura de las principales especies formadoras de cardúmenes durante los lances de control de la campaña de prospección acústica de febrero 2014.

Anexo IV.- Pruebas estadísticas referentes a la distribución vertical e influencia lunar.

Comparación	Prueba	Valor de la prueba	Valor de p
Distribución vertical día vs noche	Suma de rangos de Wilcoxon	W = 152930	p < 2×10 ⁻¹⁶
Distribución vertical entre los crepúsculos	Suma de rangos de Wilcoxon	W = 4391	p = 0.675
Distribución vertical diurna de febrero 2014	Suma de rangos de Wilcoxon	W = 250000	p < 2×10 ⁻¹⁶
Distribución vertical diurna de febrero 2014 vs junio 2014	Suma de rangos de Wilcoxon	W = 52288	p = 5.4×10 ⁻¹⁰
Distribución vertical nocturna 2012 vs 2014 vs junio	Suma de rangos de Wilcoxon	W = 1974	p = 0.001
Distribución vertical de los cardúmenes nocturnos entre las subzonas	Kruskal-Wallis	χ ² = 16.07; g.l. = 3	p = 0.001097
Distribución vertical entre las fases de luna menguante y luna llena, con luna en el firmamento	Suma de rangos de Wilcoxon	W = 3868.5	p < 8×10 ⁻¹⁰

Anexo V.- Número de ESU muestreadas por fase lunar durante las campañas de prospección acústica analizadas.

Campaña	Nueva	Creciente	Llena	Menguante
2012	758	655	61	276
2013	740	527	-	355
2014 (jun-jul)	623	398	-	286
2014 (feb)	199	-	455	674
	2320	1580	516	1591

Anexo VI.- Distribución del número de cardúmenes y millas náuticas navegadas (ESU) por fase lunar y ángulo de elevación.

Ángulo lunar	Fase lunar							
	Nueva		Creciente		Llena		Menguante	
	ESU	cardúmenes	ESU	cardúmenes	ESU	cardúmenes	ESU	cardúmenes
0°<	1666	358	803	75	340	68	900	176
0-30°	421	138	338	13	96	23	363	38
30-60°	176	27	343	79	80	2	328	63
60-90°	57	8	96	32	0	-	0	-
Total	2320	531	1580	199	516	93	1591	277

Anexo VII.- Distribución del número de cardúmenes nocturnos y millas náuticas navegadas (ESU) durante la noche, indicando Fase lunar y ángulo de elevación cuando la luna se encontraba en el firmamento.

Fase lunar								
Ángulo lunar	Nueva		Creciente		Llena		Menguante	
	ESU	cardúmenes	ESU	cardúmenes	ESU	cardúmenes	ESU	cardúmenes
0-30°	105	6	289	5	22	0	172	28
30-60°	0	-	243	17	57	2	22	0
60-90°	0	-	21	0	0	-	0	-
	105	6	553	22	79	2	194	28

Anexo VIII.- Gráficos diagnósticos de los modelos aditivos generalizados

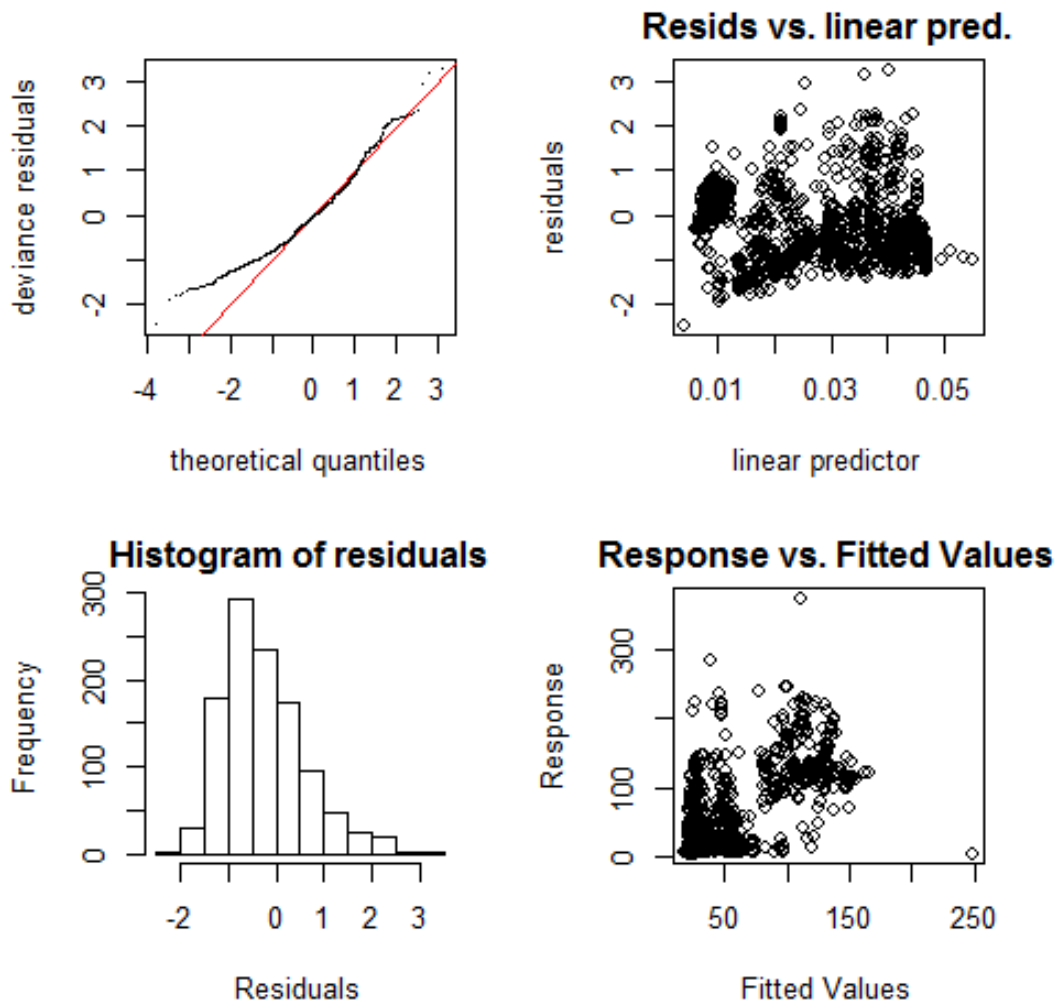


Figura 1.- Ajuste de la relación de la profundidad del centro geométrico de los cardúmenes con el ángulo de elevación y la fase de la luna de todos los cardúmenes detectados durante el periodo de estudio. Se observan desviaciones a la normal (Panel superior izquierdo); una sobredispersión de los residuos (Panel superior derecho); una distribución asimétrica de los residuos (Panel inferior izquierdo) y poca tendencia en los valores ajustados (Panel inferior derecho).

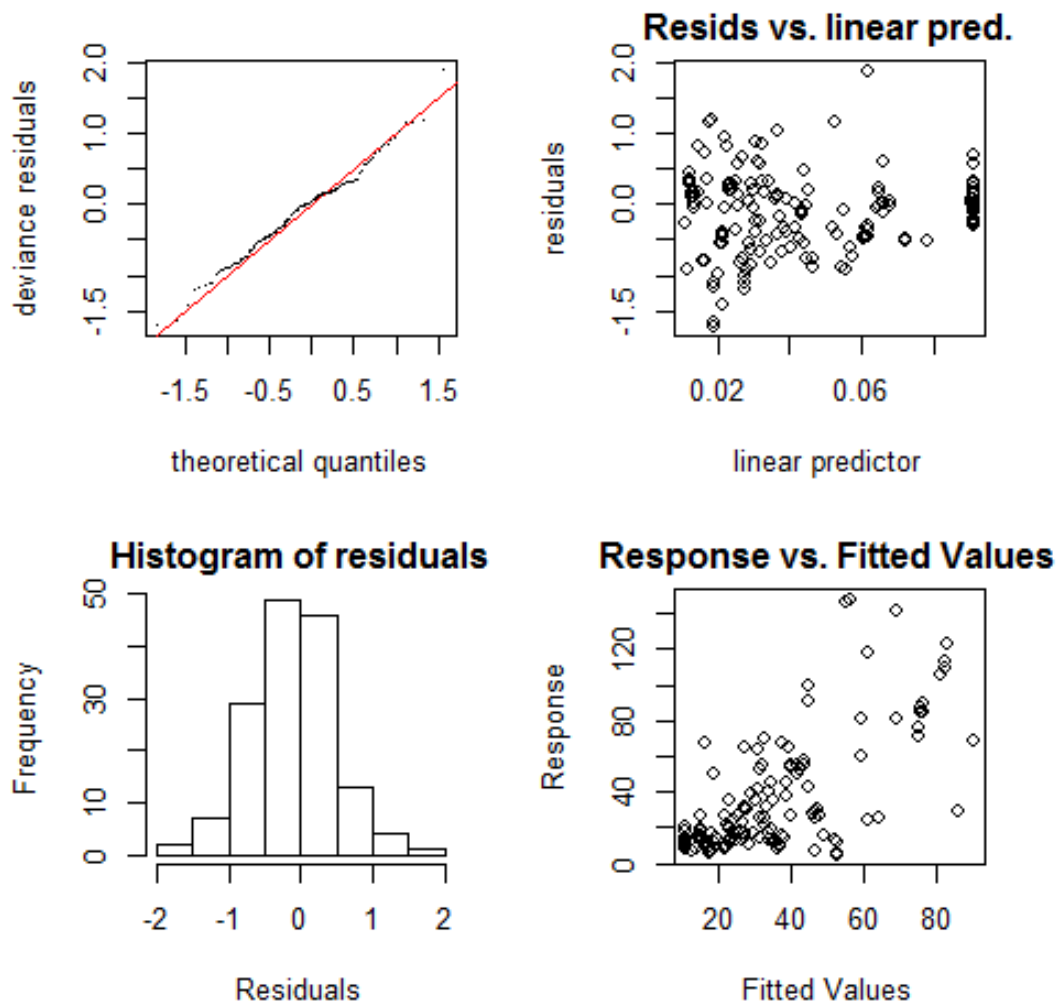


Figura 2.- Ajuste de la relación de la profundidad del centro geométrico de los cardúmenes con el ángulo de elevación y la fase de la luna de cardúmenes detectados cuando la luna fue visible y con aquellos que aparecieron durante la noche y crepúsculos. No se observan desviaciones importantes de la normalidad de los residuales (Panel superior izquierdo); baja dispersión de los residuales (Panel superior derecho); una distribución simétrica de los residuales (Panel inferior izquierdo) y cierto grado de tendencia en los valores ajustados (Panel inferior derecho).

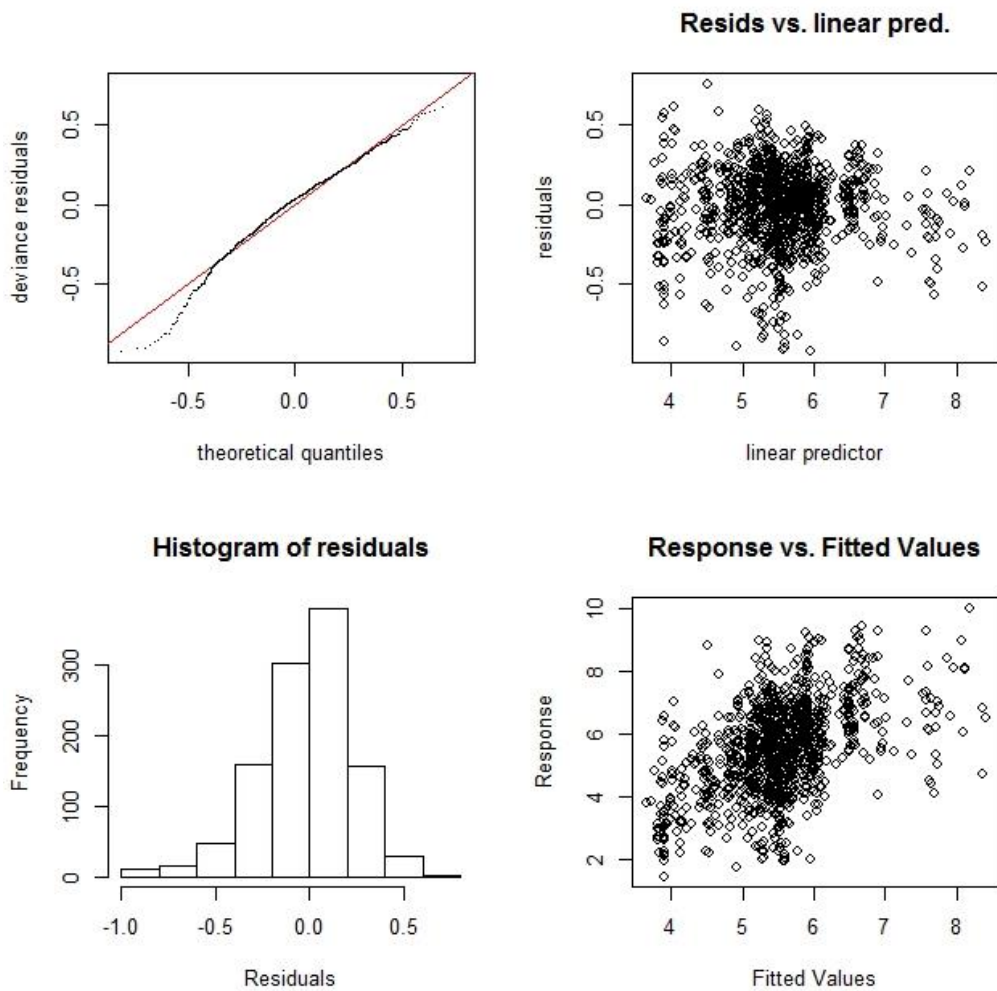


Figura 3.- Ajuste de la relación del área de los cardúmenes con el ángulo de elevación lunar y el horario de aparición. Se observa un buen ajuste a la recta de la normal (Panel superior izquierdo); baja dispersión de los residuales (Panel superior derecho); una distribución simétrica de los residuales (Panel inferior izquierdo) y poca tendencia en los valores ajustados (Panel inferior derecho).