

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias en
Ciencias de la Vida
con Orientación en Biología Ambiental**

**Estado de conservación e historia demográfica de *Cynoscion
othoapterus* a través de la estimación de su tamaño efectivo
poblacional**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Luis Rodrigo Arce Valdés

Ensenada, Baja California, México
2018

Tesis defendida por

Luis Rodrigo Arce Valdés

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Maria Clara Arteaga Uribe
Codirectora de tesis

Dra. Alicia Abadía Cardoso
Codirectora de tesis

Dr. Luis Manuel Enríquez Paredes

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona

Dra. Fadia Sara Ceccarelli



Dra. Clara Elizabeth Galindo Sánchez
Coordinadora del Posgrado en Ciencias de la
Vida

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Luis Rodrigo Arce Valdés © 2018

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.

Resumen de la tesis que presenta **Luis Rodrigo Arce Valdés** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental.

Estado de conservación e historia demográfica de *Cynoscion othonopterus* a través de la estimación de su tamaño efectivo poblacional

Resumen aprobado por:

Dra. Maria Clara Arteaga Uribe
Codirectora de tesis

Dra. Alicia Abadía Cardoso
Codirectora de tesis

La Curvina Golfina (*Cynoscion othonopterus*) representa la pesquería de escama más importante del Alto Golfo de California. Existe una creciente preocupación respecto a la persistencia a largo plazo de este recurso debido a que su extracción se realiza durante sus agregaciones reproductivas. Debido a la ausencia de un conjunto de datos demográficos detallados, su estado de conservación ha sido descrito mediante estudios preliminares de su diversidad genética. Estos estudios señalan una baja diversidad y evidencia de un cuello de botella demográfico. La estimación del tamaño efectivo poblacional (N_e) es útil para la conservación ya que describe la susceptibilidad de las poblaciones a la pérdida de diversidad por deriva genética y puede emplearse para inferir procesos demográficos. Usando 15 marcadores moleculares tipo microsatélite se analizó la diversidad genética, el N_e y se reconstruyeron procesos demográficos históricos de esta especie mediante el análisis de 187 individuos pertenecientes a tres cohortes (2009, 2013 y 2017). La población cuenta con una diversidad genética y un N_e contemporáneo que sugieren que no hay factores de riesgo genéticos inmediatos que comprometan su persistencia. Aparentemente, la población no ha presentado reducciones demográficas recientes drásticas, pero sí hay evidencias de una reducción ancestral, posiblemente relacionada a la glaciación del Pleistoceno y su transición al Holoceno. Sin embargo, los datos generados no apoyan un cambio de categoría de conservación de la especie, que actualmente aparece como Vulnerable por la IUCN, ya que se calculó una estimación Bayesiana coalescente de N_e solo ligeramente encima del límite que evita alta pérdida de diversidad genética por deriva genética. Al comparar estos resultados con otro scíanido endémico del Alto Golfo de California, *Totoaba macdonaldi*, se observa una diversidad genética y una historia demográfica similar entre ambas especies. Por lo tanto, la recomendación para un mejor manejo de la pesquería de la Curvina Golfina, para evitar pérdida de diversidad genética es de reducir las tasas de captura. Esto podría realizarse sin comprometer económicamente a las poblaciones pesqueras de Sonora y Baja California, mediante la legalización de un aprovechamiento regulado de la Totoaba o el fomento a la acuicultura de la Curvina Golfina.

Palabras clave: *Cynoscion othonopterus*, tamaño efectivo poblacional, demografía histórica, microsatélites, diversidad genética.

Abstract of the thesis presented by **Luis Rodrigo Arce Valdés** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Sciences with orientation in Environmental Biology.

Conservation status and demographic history of *Cynoscion othonopterus* through the estimation of its effective population size

Abstract approved by:

Dra. Maria Clara Arteaga Uribe

Thesis Co-director

Dra. Alicia Abadía Cardoso

Thesis Co-director

The Gulf Corvina (*Cynoscion othonopterus*) is the most important fin fishery species in the Upper Gulf of California. There is growing concern about the long-term persistence of this species because it is harvested during the spawning aggregations. The conservation status of this species has been described by genetic diversity preliminary studies due to the lack of detailed demographic data. These studies show low genetic diversity and evidence of a demographic bottleneck. The estimation of the effective population size (N_e) is useful for conservation purposes because it describes the susceptibility of populations to the loss of diversity due to genetic drift and can be used to infer demographic processes. Using 15 microsatellite molecular markers, I described the genetic diversity, estimated N_e and reconstructed demographic processes using 187 individuals from three different cohorts (2009, 2013 and 2017). The estimated genetic diversity and *contemporary* N_e do not suggest immediate genetic factors that put the species persistence at risk. Apparently, the population has not presented recent and drastic demographic reductions, but there is evidence of an ancestral reduction, possibly related to the Pleistocene glaciation and its transition to the Holocene. However, the data generated do not support a change in the current Vulnerable conservation status of the species by the IUCN, since I calculated a coalescent Bayesian estimate of N_e only slightly above the limit to avoid risk of high genetic diversity loss due to genetic drift. When comparing these results with another endemic sciaenid to the Upper Gulf of California, *Totoaba macdonaldi*, similar genetic diversity and demographic history is observed between these species. Therefore, the recommendation for a better management plan for Gulf Corvina to avoid loss of genetic diversity is the reduction of catch rates. This could be done without economically compromising Sonora and Baja California fishing communities, through the legislation of a regulated Totoaba fishery, together with the encouragement of a Gulf Corvina aquaculture program.

Keywords: *Cynoscion othonopterus*, effective population size, historical demography, microsatellite loci, genetic diversity.

Dedicatoria

A los trabajadores de los campos pesqueros de Curvina Golfina. La generación de datos científicos debe realizarse en función de las necesidades sociales. Sabiendo el polémico contexto político, económico y social del Alto Golfo de California, este trabajo se realizó con la intención de que sirva de apoyo al manejo de esta pesquería.

Al doctor Luis Manuel Enríquez Paredes, quién ha sido un mentor para mi desde que lo conocí en una estancia de verano hace ya tres años. En este tiempo se ha vuelto imagen e inspiración de un gran hombre, maestro y científico. Los resultados de estos dos años de trabajo quiero dedicárselos a usted. Porque no solamente me ha instruido en la genética de poblaciones y de la conservación, sino además, me ha enseñado acerca de la dedicación de ser profesor y de la responsabilidad en la que se debe trabajar al hacer ciencia. He sido testigo muchas veces de la presión en la que suele encontrarse con tanto trabajo, pero también de la forma en que, a pesar de eso, sigue cumpliendo con su responsabilidad y apoyando a alumnos, colegas e instituciones. Me enorgullezco de ser su alumno y seguiré trabajando con mucho ánimo en los futuros proyectos que tenemos en mente. Ha sido de las personas que más han influido en mi vida y en mi crecimiento. No me queda más que agradecerle tanta dedicación y recordarle que cuando necesite un asistente, colega o un amigo, puede contar conmigo.

"...Creb always said powerful totems are not easy to live with, but he never told me the greatest gifts they give are inside. He never told me how it feels when you finally understand. The test is not just something hard to do. The test is knowing you can do it. I am grateful you chose me Great Cave Lion.

I hope I will always be worthy of you.-"

Ayla. The Clan of the Cave Bear, Jean M. Auel

Agradecimientos

Al pueblo mexicano y al CONACYT, por la beca que me brindaron con número de registro 613517 durante el período 2016-2018.

Al CICESE, el posgrado en Ciencias de la Vida y al Departamento de Biología de la Conservación. Gracias a los profesores de estas instituciones que formaron parte de mi aprendizaje en estos años. Además, gracias por el apoyo económico que me facilitaron para el último mes de mis estudios y para poder asistir al “148th Annual Meeting of the American Fisheries Society”.

A la UABC, la Facultad de Ciencias Marinas y el Laboratorio de Ecología Molecular. Tuve el privilegio de haber sido formado en dos instituciones y agradezco a los profesores, recursos y espacios que la UABC me brindó para poder realizar mis estudios y el desarrollo de esta tesis.

A mis codirectoras de tesis, Dra. María Clara Arteaga Uribe y Dra. Alicia Abadía Cardoso. Gracias por haber creído en mí, haberme recibido en sus respectivos espacios y haberme apoyado en realizar este proceso en mi vida. Con cada una de ustedes aprendí importantes lecciones, tanto personales como académicas. Maria, en ocasiones los aprendizajes más valiosos son los más difíciles de escuchar. Gracias por tu honestidad, tus comentarios y consejos. Ahora forman parte de mí y los aprecio. No olvidaré que la formación va más allá de las aulas y el laboratorio. Alicia, te agradezco tanto detalle en la revisión de mi escrito, sé el tiempo que invertiste en eso y lo valoro. Gracias, además, por la confianza de permitirme ayudarte en tus clases.

A mis sinodales, Dra. Sharon Zinah Herzka Llona y Dra. Fadia Sara Ceccarelli. Por todo el apoyo realizado durante las reuniones de avances, les agradezco cada uno de sus comentarios y observaciones en estos espacios, y el tiempo que dedicaron a revisar mi escrito.

Al Dr. Jaime Gasca Pineda. Quien actuó como otro miembro de mi comité. Gracias por todo tu apoyo y paciencia al explicarme los análisis más complicados que realicé en este trabajo. Considero invaluable el tiempo y el entusiasmo que me brindaste en cada reunión.

Junto con el aprendizaje académico, lo más valioso que Ensenada me regaló fue la compañía de amistades inolvidables. Roberto, Graciela, Sofía, Luis, Ramón, Astrid, Rocío, Carlo, Karina, Nelva: gracias a cada uno de ustedes por las sonrisas, risas e inolvidables experiencias que compartimos. Es la compañía de la familia

que encuentras lejos del hogar la que te brinda la energía necesaria para el día a día. Con cada uno de ustedes compartí momentos que siempre atesoraré y llevaré conmigo.

A mi amiga Maricza, con quien compartí mucho trabajo y un poco de locura para completar los análisis que realicé en laboratorio. Es incalculable el valor de tu ayuda para que pudiera completar esta investigación. Gracias por compartir conmigo tu persistencia, compromiso y dedicación al trabajo.

A mis amigos Ketzaly y Eulogio, quienes me permitieron acompañarlos a campo para que pudiera conocer el Alto Golfo de California. Les agradezco haberme presentado este mar junto con una parte de Baja California. Jamás olvidare la belleza natural que conocí en aquel viaje, así como las lecciones que compartí con ustedes y la amistad que en unos cuantos días forjamos. Ketzaly, gracias además, por todo el crecimiento y aprendizaje que hemos compartido desde que nos conocimos.

A mis amigos de Toluca: Imanol, Rodrigo, Isabel, Juan, Emanuel, Osvaldo, Gabriela, Ana, Citlali, Miriam, Diana y Berenice. La vida a trazado caminos distintos para cada uno de nosotros, les agradezco el acompañarme y recibirme cuando regreso a Toluca. En ocasiones la distancia es mayor y la comunicación se reduce a algunos mensajes o incluso menos. Sin embargo, les agradezco el crecimiento que generaron en mí. Deseándoles a cada uno de ustedes éxitos y felicidades. Cuentan con mi amistad.

A todos los profesores que han formado parte de mi educación. Porque cada uno de ustedes me brindó alguna herramienta que me ayudo a concluir esta etapa de mi vida. En especial quiero agradecer a mi profesor de biología de preparatoria David Loza, quien me permitió conocer la ciencia que amo.

A la maestra Rosalinda Mellín y el profesor Sergio Robles, quienes con su hospitalidad me han ayudado a tener un espacio para vivir estos últimos meses.

Finalmente, a quienes les debo mis éxitos y alegrías es a mi familia. Por todo el apoyo que cada uno de ustedes me ha brindado a lo largo de mi vida y ahora que he estado viviendo lejos. A mi madre Martha por su incansable esfuerzo en sacarme adelante y todo su amor. A mi hermana Jimena quien me recibe en Toluca con un abrazo y me inspira para esforzarme cada día. A mi padre Jaime, sé que cuento con él y me acompañó en este camino. A todos ustedes que siempre me reciben con sonrisas, en especial a mis abuelos Carlos, Hilda y Luz María. Así como a mi madrina Teresa quien procuró que en todo este tiempo pudiera tener comunicación siempre.

Tabla de contenido

Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas.....	x
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes.....	4
1.1.1 Historia y descripción de la pesquería de la Curvina Golfina.....	4
1.1.2 La biología de <i>Cynoscion othonopterus</i>	8
1.1.3 Estudios genéticos en la Curvina Golfina.....	9
1.1.4 Estimación de <i>Ne</i> a través de marcadores genéticos y microsatélites.....	11
1.2 Justificación.....	14
1.3 Hipótesis.....	15
1.4 Objetivos.....	15
1.4.1 Objetivo general	15
1.4.2. Objetivos específicos.....	15
Capítulo 2. Metodología.....	16
2.1 Obtención de las muestras.....	16
2.2 Extracción de ADN.....	17
2.3 Amplificación, selección y optimización de microsatélites.....	17
2.4 Genotipificación de las muestras.....	19
2.5 Análisis de diversidad genética.....	20
2.6 Evaluación de cuellos de botella demográficos recientes.....	21
2.7 Estimaciones de <i>Ne contemporáneo</i>	23
2.8 Estimaciones de <i>Ne histórico</i>	24
Capítulo 3. Resultados.....	30
3.1 Selección de muestras y microsatélites.....	30
3.2 Estadísticos descriptivos de la diversidad genética.....	31

3.3 Evaluación de cuellos de botella demográficos recientes.....	34
3.4 Estimaciones de <i>Ne contemporáneo</i>	36
3.4 Estimaciones de <i>Ne histórico</i>	37
Capítulo 4. Discusión	41
4.1 Diversidad genética y pruebas de cambios demográficos recientes.....	41
4.2 <i>Ne contemporáneo</i> y el estado de conservación de la Curvina Golfina.....	43
4.3 Eventos demográficos históricos en la Curvina Golfina.....	47
4.4 Sugerencia para el manejo pesquero de la Curvina Golfina.....	49
4.5 Consideraciones metodológicas.....	50
Capítulo 5. Conclusiones	53
Literatura citada	54
Anexo A	65
Anexo B	68
Anexo C	69
Anexo D	71
Anexo E	73
Anexo F	74
Anexo G	75
Anexo H	76
Anexo I	77
Anexo J	79

Lista de figuras

Figura		Página
1	Producción anual de la Curvina Golfina en el Golfo de California desde el regreso de su pesquería.....	5
2	Longitud promedio por año de los individuos capturados en la pesquería de la Curvina Golfina.....	6
3	Distribución espacial de las agregaciones de la Curvina Golfina.....	7
4	Anatomía externa, mapa de distribución conocida y clasificación taxonómica de <i>Cynoscion othonopterus</i>	8
5	Modelo de crecimiento von Bertalanffy para la Curvina Golfina.....	9
6	Variación en tiempo e intensidad de cambio poblacional de los escenarios demográficos de cuello de botella evaluados en DIYABC.....	29
7	Distribución probabilística posterior de ΔN_e	39
8	Proporción de asignación individual por cohorte a cada grupo genético con K de 2 a 5.....	71
9	Media y desviación estándar de la verosimilitud por número de grupos genéticos evaluados en <i>C. othonopterus</i>	72
10	Distribución de las frecuencias alélicas para cada año muestreado y con el total de muestras en <i>C. othonopterus</i>	74
11	Curvas de distribución probabilística posterior por cadena por muestreo para cada parámetro estimado en MsVar1.3.....	76

Lista de tablas

Tabla		Página
1	Algunos estimadores genéticos de <i>Ne contemporáneo</i>	12
2	Número de sciánidos muestreados por año en los dos sitios de muestreo.....	16
3	Distribución probabilística previa lognormal de <i>N1</i> en los diferentes escenarios demográficos evaluados por muestra empleando MsVar 1.3.....	26
4	Presencia de señales de alelos nulos por locus por año y en total.....	31
5	Diversidad genética por locus en <i>Cynoscion othonopterus</i>	32
6	Diversidad genética por cohorte en <i>Cynoscion othonopterus</i>	33
7	Estimaciones por locus de evidencias de cuellos de botella recientes en <i>Cynoscion othonopterus</i>	35
8	Estimaciones por cohorte y con todas las muestras de evidencias de cuellos de botella recientes en <i>C. othonopterus</i>	36
9	Estimaciones de <i>Ne contemporáneo</i> por cohorte en <i>C. othonopterus</i>	37
10	<i>Ne de Nei</i> estimada por cohorte y global en <i>C. othonopterus</i>	37
11	Distribución posterior de los parámetros estimados en MsVar1.3.....	39
12	Probabilidad y confianza por escenario de reducción demográfica evaluada en DIYABC.....	40
13	Loci microsatélites heterólogos cuya amplificación fue evaluada en <i>C. othonopterus</i> .	65
14	Lista de alelos identificados en cada uno de los 15 loci microsatélites polimórficos empleados para los análisis de <i>C. othonopterus</i>	69
15	Índice de fijación <i>FST</i> entre pares de cohortes en <i>C. othonopterus</i>	71

16	Comparación de las estimaciones de diversidad genética, pruebas demográficas y <i>Ne contemporáneo</i> entre el set completo de 15 microsatélites polimórficos y sin los seis loci con señales de alelos nulos: Cyne02, Tmac03, Cyne12, Cac13, Soc554 y Soc800.....	73
17	Estimaciones de <i>Ne contemporáneo</i> mediante desequilibrio de ligamiento, exceso de heterocigotos y cambios en frecuencias alélicas usando diferentes valores críticos por cohorte en <i>C. othonopterus</i>	75
18	Estimaciones de diversidad genética para peces de la familia Sciaenidae.....	77
19	Estimaciones de <i>Ne contemporáneo</i> en actinopterigios.....	79

Capítulo 1. Introducción

Frecuentemente ha sido resaltada la vulnerabilidad de las pesquerías a la sobreexplotación. En su clásico artículo de 1968, Garret Hardin aborda el mal manejo de las pesquerías como el ejemplo típico de la tragedia de los comunes. En palabras de este autor, la ausencia de una regulación pesquera estricta ocasiona que, una tras otra, se coloquen cerca de la extinción a especies de peces y ballenas. Dada la importancia alimenticia y económica de las pesquerías, en la actualidad es prioritario el monitoreo y la búsqueda de estrategias de manejo que permitan la sustentabilidad de la actividad pesquera (Pauly et al., 2002; Costello et al., 2008).

Para el caso de México, casi el 62% de su producción pesquera proviene del Golfo de California (WWF, 2016), ubicándose algunas de las pesquerías más importantes en su región más septentrional. Esto se debe a que el Alto Golfo de California se caracteriza como un ecosistema diverso y altamente productivo (Brusca et al., 2017; Mercado-Santana et al., 2017). Sin embargo, la presencia de especies amenazadas y el aparente colapso de algunas de sus pesquerías, propiciaron que en 1993 el gobierno mexicano decretara esta zona como Reserva de la Biósfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado. Esta denominación cuenta con la característica de tener un plan de administración que contempla la explotación de sus recursos naturales (Ruelas-Peña et al., 2013). En este contexto, la pesquería de escama más importante en términos económicos del Alto Golfo de California corresponde a la de la Curvina Golfina (*Cynoscion othonopterus*) (Germán-Cruz, 2007). Este recurso genera ingresos anuales de aproximadamente tres millones de dólares americanos repartidos entre las comunidades de San Felipe, el Zanjón y el Golfo de Santa Clara (Erisman et al., 2012; CIRVA, 2016).

La pesca de la Curvina Golfina produce al año alrededor de 4,000 toneladas de producto fresco sin eviscerar, biomasa que se ha estimado que corresponde a la extracción de entre 1.5 y 1.8 millones de individuos (Erisman et al., 2009; Erisman et al., 2012). Sin embargo, esta producción no ha sido constante a lo largo de la historia de la pesquería. A inicios de la década de los sesentas su población experimentó un aparente colapso demográfico, el cual ocasionó que las capturas dejaran de ser económicamente redituables con el consecuente cese de la explotación (Erisman et al., 2012). Sin embargo, en la década de los noventas el recurso volvió a ser abundante y se reanudó la pesquería.

Con este antecedente histórico, existe una creciente preocupación por que el aprovechamiento actual de la Curvina Golfina se lleve a cabo de forma sostenible, evitando con ello otro colapso en su población (Musick et al., 2000). Los factores de riesgo son diversos. En primer lugar, la especie es endémica al norte

del Golfo de California (Román-Rodríguez, 2000) y su pesquería se realiza sobre sus agregaciones reproductivas (Erisman et al., 2012). Son precisamente estos factores lo que la colocaron en la categoría de “Vulnerable” en la que se encuentra actualmente en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés; Chao et al., 2010) y la Sociedad Americana de Pesquerías (AFS por sus siglas en inglés; Musick et al., 2000).

Adicionalmente, existe una incertidumbre con respecto a los niveles de abundancia y la tendencia demográfica de la población. Son pocos y recientes los estudios con datos pesqueros confiables y los estudios demográficos detallados de la especie. Los datos de capturas por unidad de esfuerzo pesquero, empleados por el Instituto Nacional de Pesca (INAPESCA) para determinar las cuotas anuales de captura, que son publicados anualmente en el Diario Oficial de la Federación (DOF) (Rowell et al., 2017; Erisman et al., 2014), podrían estar sesgados por efecto del fenómeno de hiperestabilidad. Este término describe cuando a pesar de que una población de peces presente una reducción en su abundancia, la captura por unidad de esfuerzo pesquero se mantiene alta o incluso aumenta (Rose y Kulka, 1999). Esto ocurre en peces con distribuciones agregadas, en especial cuando adquieren esta distribución durante su reproducción y la pesquería se realiza en estos eventos. Debido a que estas capturas se realizan aprovechando el aumento temporal en la densidad poblacional puede ocasionar la ilusión de una abundancia superior a la real (Erisman et al., 2011). Esto ocasiona, en estas especies, que el monitoreo a través de capturas por unidad de esfuerzo pesquero sea poco sensible a cambios en la abundancia y puede llevar a sobreestimar el *stock* y a que se aprueben cuotas de captura superiores a las sostenibles (Rose y Kulka, 1999; Erisman et al., 2011).

Finalmente, el cumplimiento de la normatividad que regula la pesquería de la Curvina Golfina es muy laxo. Se ha evidenciado que, con excepción de una sola temporada de pesca, las cuotas no han sido respetadas y se extrae más producto que el aprobado (Mendivil-Mendoza et al., 2018). Esto sin contar el producto extraído de forma ilegal y que, por obvias razones, no es reportado. La situación de estas capturas no reportadas es grave en México, y se estima que se extrae casi tanto producto como el reportado (Cisneros-Montemayor et al., 2013).

Bajo este escenario, se han llevado a cabo dos aproximaciones para evaluar el estado de conservación de esta especie. La primera, realizada recientemente empleando los indicadores de sustentabilidad de pesquerías de Froese (2004), ha concluido que la dinámica actual de la pesquería de la Curvina Golfina no es sostenible y que se corre el riesgo de un potencial colapso (Mendivil-Mendoza et al., 2018). La segunda, basada en la evaluación de los niveles de diversidad genética de la especie, sugiere baja diversidad

genética y plantea que, la Curvina Golfina pudo haber experimentado un cuello de botella demográfico reciente (Ríos-Medina, 2012; Peñaranda-González, 2013). Ambas aproximaciones coinciden en la necesidad de monitorear la abundancia poblacional, así como en la implementación de un esquema más estricto de seguimiento a las regulaciones para asegurar la persistencia a largo plazo de esta especie.

La importancia del monitoreo de la abundancia poblacional para fines de conservación y manejo, se debe a que mientras este parámetro disminuye, aumenta el riesgo de extinción. Una baja abundancia puede amplificar el efecto de eventos estocásticos como fluctuaciones ambientales, enfermedades y catástrofes naturales, que afectan las tasas de natalidad y mortalidad, reduciendo aún más la abundancia de la población y poniendo en riesgo su persistencia (O'Grady et al., 2004; Fagan y Holmes, 2006).

Para ayudar a la generación de estrategias de manejo con extracciones sustentables, es igualmente relevante la estimación del tamaño efectivo poblacional (N_e) (Waples, 2016), que la abundancia poblacional. Este parámetro fue descrito por Wright (1931) como el tamaño de una población idealizada (población Fisher-Wright) que experimenta una tasa de pérdida de diversidad genética por deriva igual a la de la población evaluada. Es decir, N_e cuantifica el número de individuos reproductores que explican la diversidad genética observada en la población total (N_c) (Futuyma, 2005).

El tamaño efectivo poblacional es un parámetro importante ya que la intensidad de los procesos estocásticos que rigen la deriva genética y, por lo tanto, la intensidad de los cambios en las frecuencias genéticas de una población finita, dependen directamente de él. Estos cambios en las frecuencias alélicas son más lentos en poblaciones que presenten mayores tamaños efectivos (Wang, 2005), por lo que a menor N_e , la deriva genética reducirá la variación genética, elevará la probabilidad de fijación de alélos deletéreos y disminuirá el potencial adaptativo de la especie (Hare et al., 2011). Por lo tanto, estimar N_e es crucial para el desarrollo de planes de manejo y conservación, y es particularmente relevante para especies consideradas como Vulnerables o en Peligro de Extinción (Waples, 2016).

Finalmente, Hare et al. (2011) resaltan la relevancia de la estimación de N_e para el manejo de especies marinas sujetas a aprovechamiento en los siguientes puntos: 1) es un dato importante para incluirse al momento de estimar el *stock* pesquero, al realizar planes de manejo de áreas marinas protegidas y para la determinación de las tasas de aprovechamiento; 2) permite romper el paradigma de que grandes poblaciones pueden ser inmunes a los efectos perjudiciales de la deriva genética mediante la estimación de la proporción N_e/N_c y 3) ayuda a predecir los efectos genéticos de programas de suplementación poblacional. A pesar de la importancia de este parámetro, su estimación de forma directa mediante datos

tradicionales demográficos es complicada (Moreno-Letelier, 2007). Sin embargo, gracias a los avances y la disponibilidad de marcadores moleculares, se ha incrementado notablemente la frecuencia de las estimaciones de N_e a partir de datos genéticos (Moreno-Letelier, 2007).

El propósito de este trabajo fue aproximar el estado de conservación de la Curvina Golfina a partir de la estimación del tamaño efectivo de su población y la evaluación de su diversidad genética, utilizando organismos colectados en los períodos de pesca de los años 2009, 2013 y 2017, y 15 marcadores moleculares tipo microsatélite. La estimación de N_e se realizó empleando diferentes modelos que permitieron inferir la tendencia demográfica de la población y establecer con mayor certidumbre el estado actual del recurso así como plantear estrategias de manejo sustentadas en estos resultados.

1.1 Antecedentes

1.1.1 Historia y descripción de la pesquería de la Curvina Golfina

Las pesquerías de escama en el Alto Golfo de California han aprovechado históricamente tres especies de la familia Sciaenidae: la Totoaba, *Totoaba macdonaldi*; el Chano Norteño, *Micropogonias megalops*; y la Curvina Golfina, *Cynoscion othonopterus* (Román-Rodríguez, 2000), siendo la primera y la última las más relevantes desde una perspectiva histórica y económica. Las pesquerías de la Totoaba y la Curvina Golfina iniciaron aproximadamente en la década de 1920, siendo más importante la de la Totoaba durante estas épocas. El inicio de estas pesquerías promovió el establecimiento de los campos pesqueros que formarían los pueblos de San Felipe y el Golfo de Santa Clara (Bahre et al., 2000). Son escasos los registros de pesca de la Curvina Golfina durante este período, sin embargo, se estima que, hasta el año 1947, hubo un aprovechamiento anual aproximado de 27 toneladas en peso sin eviscerar (Román-Rodríguez, 2000).

En los años sesentas, la pesquería colapsa y no es aprovechada nuevamente sino hasta 1993 (Erisman et al., 2012). Durante esta década, las tasas de captura de la especie aumentaron de forma constante, alcanzando su pico máximo de producción de cerca de 6,000 toneladas en peso sin eviscerar durante 2002 (Erisman et al., 2009) y presentando amplias fluctuaciones desde entonces. Finalmente, en 2016 se observa otro pico de producción con 5,389 toneladas de peso eviscerado (Mendivil-Mendoza et al., 2018) (Figura 1).

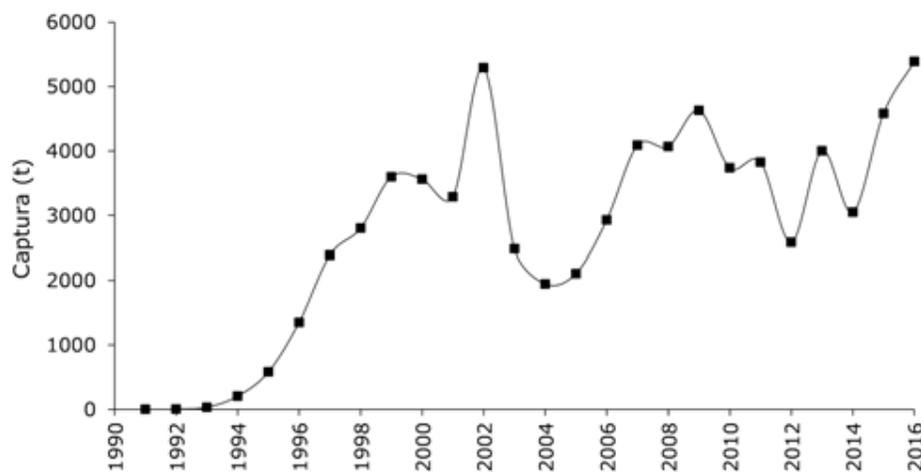


Figura 1. Producción anual de la Curvina Golfina en el Golfo de California desde el regreso de su pesquería, nótese las capturas máximas durante el 2002 y el 2016. Tomado de Mendivil-Mendoza et al. (2018).

Cabe mencionar que ninguna de las estimaciones de la producción anual antes mencionadas considera la pesca incidental de otras especies de sciánidos, particularmente de otras curvinas (Ríos-Medina, 2012), ni la pesca ilegal. El primero de estos factores provoca que se sobreestime la captura de la Curvina Golfina al incluirse la biomasa de otras especies dentro de la estimación de esta, y el segundo factor ocasiona una subestimación al no considerar toda aquella biomasa que se extrae, pero no se reporta.

Por otro lado, la longitud promedio de los individuos capturados también ha variado a través de los años (Figura 2). Dicho valor ha fluctuado entre 627 y 703 mm con mayor variación durante los primeros años de su aprovechamiento. La ausencia de regulaciones legales para los artes de pesca explica la amplia varianza en la talla de los individuos capturados. A partir del 2008 se estandariza una luz de malla mínima de las redes de captura de la Curvina Golfina, lo que provoca una reducción en la varianza de las capturas y se estabiliza la talla media de la producción. Algunos autores señalan la presencia de una tendencia negativa en la composición de tallas de las capturas en el período de 2008 a 2016 (Mendivil-Mendoza et al., 2018).

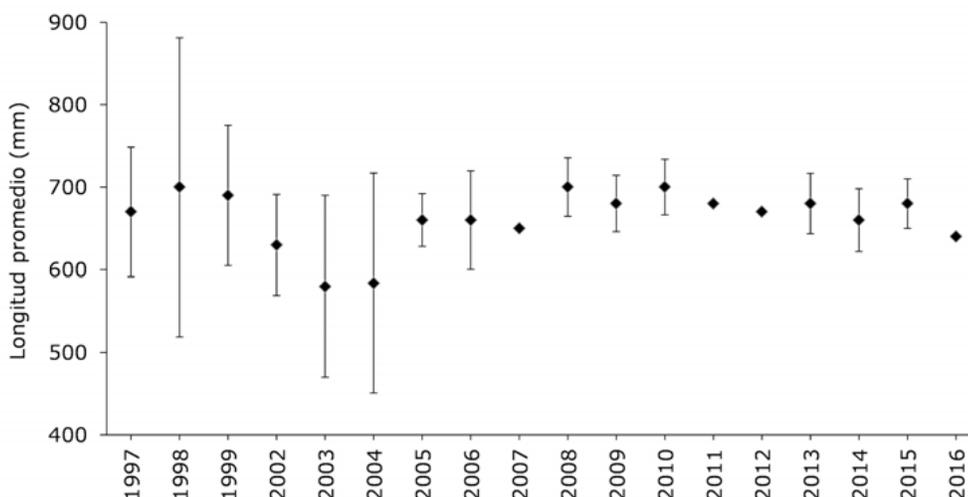


Figura 2. Longitud promedio por año de los individuos capturados en la pesquería de la Curvina Golfina. Nótese que desde 2008 se implementó la luz de malla mínima de las redes de 14.6 cm (DOF, 2007). Tomado de Mendivil-Mendoza et al. (2018).

Actualmente la pesquería comercial de la Curvina Golfina se realiza de forma sincronizada a su ciclo de desove (Erisman et al., 2012), aprovechando las agregaciones reproductivas que ocurren en los estuarios y canales del delta del Río Colorado durante los meses de febrero a mayo. La Curvina Golfina realiza estas agregaciones durante las mareas vivas, aumentando su densidad poblacional y concentrándose en el delta del río conforme transcurren los días antes de la luna llena o nueva (Erisman et al., 2012) (Figura 3). Mediante el uso de métodos bioacústicos, se ha estimado por marea el pico máximo en la abundancia durante estas agregaciones de al menos 1.5 millones de individuos (Rowell et al., 2017).

El sector pesquero local aprovecha este comportamiento gregario, concentrando sus operaciones entre el primero de marzo y el primero de mayo de cada año (Erisman et al., 2009; Erisman et al., 2012), con los volúmenes de captura diaria, así como los de captura por unidad de esfuerzo pesquero más elevados presentándose dos o tres días antes de la luna llena o luna nueva. Durante estos días, se alcanzan hasta 330 toneladas al día con una captura por unidad de esfuerzo pesquero promedio de 600 kilogramos diarios por embarcación (Erisman et al., 2009). Anualmente la pesquería suele aprovechar de cuatro a seis mareas de pesca de esta especie (Paredes et al., 2010).

La pesca de Curvina se realiza desde pequeñas embarcaciones de fibra de vidrio utilizando la técnica de “encierre”. Los pescadores despliegan redes agalleras cerca de las agregaciones, para posteriormente

conducir la embarcación alrededor mientras continúan desplegando la red. Finalmente, la red y los peces son recuperados (Erismán, 2014).

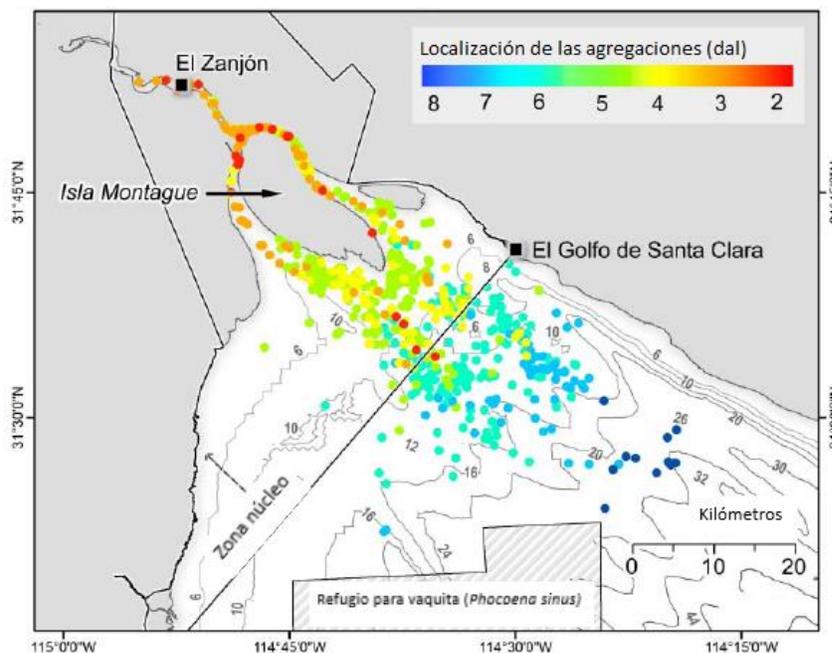


Figura 3. Distribución espacial de las agregaciones de la Curvina Golfina. El mapa muestra las posiciones de las agregaciones de Curvina en relación al número de días antes de la luna nueva o luna llena (dal) dentro de la Reserva de la Biósfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado. Modificado de Erismán et al. (2012).

Desde el 2005, la pesquería de la Curvina Golfina ha estado regulada de forma legal por la NOM-063-PESC-2005, la cual especifica el uso de redes agalleras con una luz de malla mínima de 14.6 cm (DOF, 2007). Esta luz de malla mínima se designó para realizar una captura dirigida a una talla mínima de 65 cm con una tolerancia de 35% del número de ejemplares por debajo de dicha talla (Solana-Sansores et al., 2012). La talla de 65 cm representa a los individuos con la fecundidad máxima en la población (Erismán et al., 2013), por lo que la selectividad del arte de pesca por estas tallas busca proteger a los ejemplares que no han realizado al menos un primer desove. Aunque existe evidencia de un cumplimiento adecuado de dicha reglamentación (Solana-Sansores et al., 2012), recientemente se ha discutido sobre la posible sobreestimación de la talla de fecundidad máxima (Mendivil-Mendoza et al., 2018).

Si bien la pesca de esta especie está restringida únicamente a las horas con luz de día y la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca (CONAPESCA) reconoce como área restringida la zona núcleo de la Reserva de la Biósfera (Erismán et al., 2014), ha sido complicado excluir de ahí la actividad pesquera;

durante 2009 y 2010, entre el 86% y el 90% de las capturas de la Curvina Golfina se obtuvieron de esta zona de la reserva (Erisman et al., 2012). Finalmente, la pesca de la Curvina Golfina permanece en veda total desde el primero de mayo hasta el 31 de agosto con el objetivo de proteger la reproducción de una porción de la población adulta y a los jóvenes que permanecen en la reserva en este período (Erisman et al., 2014).

1.1.2 La biología de *Cynoscion othonopterus*

La Curvina Golfina, *Cynoscion othonopterus* (Jordan y Gilbert, 1882), es un pez teleósteo perteneciente a la familia Sciaenidae. La distribución de esta especie se encuentra restringida a la porción norte del Golfo de California, desde el delta del Río Colorado hasta la región de las Grandes Islas (Figura 4), aunque existen algunos registros aislados hasta La Paz, Baja California Sur y el sur de Sonora (Román-Rodríguez, 2000). Es por ello que se considera endémica del Golfo de California

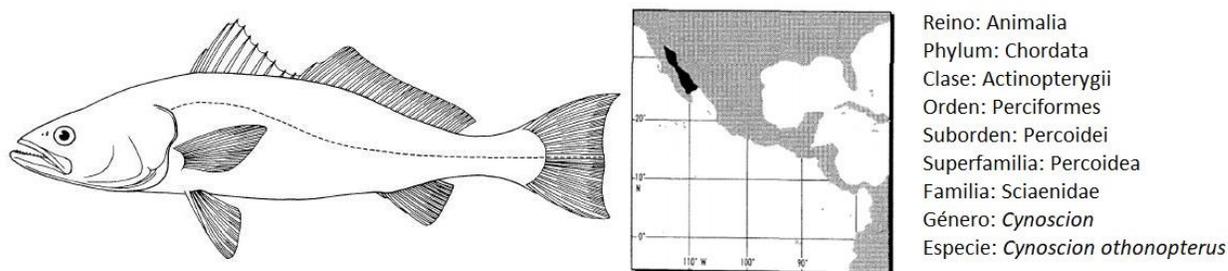


Figura 4. Anatomía externa, mapa de distribución conocida y clasificación taxonómica de *Cynoscion othonopterus*. Modificado de Chao (1995) y, Himaya y Kumada (1940).

Los individuos de esta especie pueden alcanzar 1013 cm de longitud total, 12 kg de masa corporal y una edad de nueve años (Gherard et al., 2013). En su etapa adulta, las Curvinas Golfinas son carnívoras y se alimentan principalmente de crustáceos, moluscos y peces pequeños, como anchoas y sardinas (Román-Rodríguez, 2000). Es un pez de crecimiento rápido que alcanza la madurez sexual a una talla relativamente pequeña de 20 cm y edad de dos años, a partir de la cual los individuos redirigen su gasto energético del crecimiento a la reproducción (Figura 5) (Gherard et al., 2013).

En cuanto a su biología reproductiva, la Curvina Golfina no presenta evidencias de una proporción de sexos diferente a 1:1 (Román-Rodríguez, 2000). Las hembras presentan un desarrollo asincrónico de los oocitos y, por lo tanto, se comporta como una desovadora múltiple (Gherard et al., 2013). Sin embargo, aún es necesario determinar cuántas veces las hembras regresan al Delta del Río Colorado al año y si en todas estas ocasiones desovan. La especie tiene una fecundidad anual indeterminada, es decir, que no se comporta como un valor fijo al inicio del año, sino que los oocitos continuamente maduran y son liberados a lo largo de toda la temporada reproductiva. La fecundidad media de las hembras se estima alrededor de 600 mil oocitos liberados por desove con un intervalo de confianza entre 250 mil y 1.2 millones (Gherard et al., 2013).

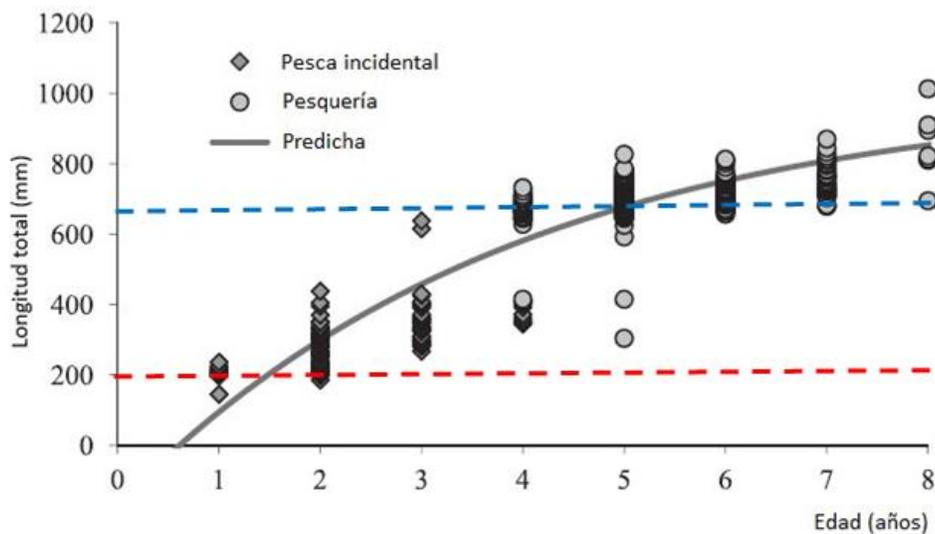


Figura 5. Modelo de crecimiento von Bertalanffy para la Curvina Golfina. Se señala en rojo la talla en que la especie alcanza la madurez sexual y en azul la talla mínima permitida de pesca. Modificado de Gherard et al. (2013).

1.1.3 Estudios genéticos en la Curvina Golfina

La genética de la conservación es una ciencia que permite inferir procesos demográficos y determinar el potencial evolutivo a largo plazo de las poblaciones. El uso de herramientas moleculares para el estudio de especies en riesgo y el diseño de estrategias de manejo que favorezcan su recuperación ha aumentado debido a varios factores. El primero de estos se debe a que pueden inferirse procesos demográficos que experimentan o han experimentado las poblaciones naturales en menor tiempo, con respecto a los métodos tradicionales de ecología poblacional (Moreno-Letelier, 2007). Esta característica de las

herramientas moleculares las vuelve idóneas para aplicarse en poblaciones en riesgo que requieran medidas inmediatas de conservación. Otro factor de peso asociado al uso de los marcadores genéticos es un desarrollo importante de herramientas estadísticas y analíticas para el estudio de las frecuencias alélicas y su dinámica en las poblaciones.

Reed y Frankham (2003) han resaltado la importancia de la variabilidad genética en poblaciones en riesgo, ya que es necesaria para que las poblaciones evolucionen adaptativamente en respuesta a cambios ambientales. Además, niveles bajos de heterocigosidad están relacionados directamente con una reducción en la adecuación debido a depresión por endogamia. El desarrollo reciente de herramientas bioinformáticas que incorporan análisis con aproximaciones Bayesianas, han permitido la reconstrucción de los escenarios demográfico experimentados por las poblaciones de interés, en escalas de tiempo desde decenas hasta miles de generaciones en el pasado, con base en la evaluación empírica de su diversidad genética (Wang, 2005).

A la fecha, existen dos trabajos sobre genética de la conservación de la Curvina Golfina que evidencian cuestiones importantes respecto a la pesquería y el estado de conservación de esta especie. Uno de estos estudios demuestra la presencia de otras especies de curvinas capturadas incidentalmente junto con *Cynoscion othonopterus*. Esto significa que la pesca no se realiza de forma monoespecífica en todo el Alto Golfo de California y que la abundancia de la población mediante captura por unidad de esfuerzo pudiera estarse sobreestimándose al incluirse biomasa perteneciente a individuos de otras especies (Ríos-Medina, 2012; Peñaranda-González, 2013).

Por otro lado, los resultados de estos estudios genéticos no aportan evidencias de estructura poblacional, lo que sugiere que la Curvina Golfina se comporta como una sola población que comparte un mismo acervo genético en la región del Alto Golfo de California. Finalmente, ambos trabajos coinciden al encontrar evidencia de bajos niveles de diversidad genética en comparación a los registrados en otros sciánidos y la aparente ocurrencia de un evento demográfico de cuello de botella reciente en la población (Ríos-Medina, 2012; Peñaranda-González, 2013).

No obstante, en ambos trabajos se reconoce la limitante del número de muestras y el número de loci analizados, por lo que deben considerarse como trabajos exploratorios con respecto a la diversidad genética de la especie.

1.1.4 Estimación de N_e a través de marcadores genéticos y microsatélites

Para estimar el tamaño efectivo poblacional, se debe tomar en cuenta que existen diferentes variantes de este parámetro. Las dos variantes de N_e más importantes son: el tamaño efectivo de endogamia (N_{e_i}), basado en la tasa de pérdida de heterocigosis, y el tamaño efectivo de varianza (N_{e_v}), que evalúa el cambio en las frecuencias alélicas a través del tiempo (Luikart et al., 2010). Adicionalmente, existe el tamaño efectivo coalescente (N_{e_c}), que engloba todos los aspectos de cambio genético por efecto de la deriva y suele recomendarse su uso debido a que se ajusta de mejor forma a un espectro amplio de modelos, incluyendo los de Fisher-Wright (Wakeley y Sargsyan, 2009; Luikart et al., 2010).

Desde una perspectiva temporal N_e puede hacer referencia a tres escalas de tiempo; el N_e contemporáneo incluye desde una a unas pocas generaciones anteriores, el N_e histórico se refiere desde decenas a miles de generaciones pasadas, mientras que el N_e ancestral se ubica en escalas de tiempo de miles a millones de generaciones en el pasado (Wang, 2005).

La complejidad entre los distintos tipos de N_e y los principios que rigen la estimación de cada uno, provoca que exista una gran variedad de estimadores en la literatura científica. Estos estimadores pueden clasificarse, inicialmente, como métodos basados en parámetros demográficos tradicionales y aquellos basados en datos genéticos (Moreno-Letelier, 2007). Los métodos demográficos se basan en la evaluación de diferencias en la proporción de sexos, fluctuaciones en el tamaño poblacional, varianza en el tamaño familiar y la estructura de tallas y edades, entre otros (Luikart et al., 2010). Todas estas variables no cumplen con los supuestos de una población idealizada tipo Fisher-Wright, haciendo más propensa a una población natural a experimentar cambios en las frecuencias alélicas por deriva genética. Como consecuencia, el número efectivo de organismos que la componen (N_e) es menor a su tamaño censal (N_c). Debido a que para muchas especies resulta laborioso y tardado evaluar en campo estas variables, se prefieren las evaluaciones indirectas mediante marcadores moleculares (Moreno-Letelier, 2007).

Los métodos genéticos para estimar N_e pueden subdividirse de acuerdo al número de generaciones o muestras que requieren realizarse en cada uno de ellos (Tabla 1). La lógica detrás de los principales métodos de estimación de N_e es la siguiente. Para los estimadores basados en desequilibrio de ligamiento (*linkage disequilibrium* o *LD* por sus siglas en inglés) se hace el supuesto que cada locus se segrega de forma independiente. Pero, conforme N_e disminuye la deriva genética provocada por un menor número de parentales, generará asociaciones no aleatorias entre alelos en diferentes loci (Hill, 1981). Por lo tanto, las señales de *LD* en una muestra pueden ser usadas para cuantificar N_e .

Tabla 1. Algunos estimadores genéticos de *Ne* contemporáneo.

<i>Una sola muestra</i>		<i>Dos muestras (Métodos temporales)</i>	
Estimador de <i>Ne</i>	Programa y Referencia	Estimador de <i>Ne</i>	Programa y Referencia
Desequilibrio de Ligamiento (<i>LD</i>)	<i>LD-Ne</i> ; Waples y Do (2008)	Máxima verosimilitud (<i>ML</i>)	<i>MLNE</i> ; Wang (2001)
Aproximaciones bayesianas usando <i>LD</i>	<i>ONeSAMP</i> ; Tallmon et al. (2004)	<i>ML</i> incorporando cadenas Markov-Monte Carlo (MCMC)	<i>MCLEEPS</i> ; Anderson (2005)
Exceso de heterocigotos (<i>HE</i>)	<i>Nb_HetEx</i> ; Zhdanova y Pudovkin (2008)	Bayesiano coalescente	<i>TM3</i> ; Berthier et al. (2002)
Identificación de hermanos	<i>Colony2</i> ; Wang (2009)	Bayesiano coalescente	<i>DIYABC</i> ; Cornuet et al. (2014)
Cambios en frecuencias alélicas	<i>Ne-estimator</i> ; Peel et al. (2004)		
Bayesiano coalescente	<i>MsVar1.3</i> ; Storz y Beaumont (2002)		

Modificado de Luikart et al. (2010).

En el caso de los métodos basados en exceso de heterocigotos (*HE*), se espera que cuando el *Ne* sea pequeño, se presenten diferencias en la proporción de machos a hembras en la población por procesos meramente estocásticos. Esto provoca diferencias en las frecuencias alélicas entre machos y hembras, y consecuentemente un exceso de heterocigosis en la progenie con respecto a lo que se esperaría en una población ideal (Robertson, 1965; Wang, 2005). Este excedente de heterocigotos es inversamente proporcional a *Ne*.

Finalmente, los métodos temporales se basan en el principio de que un menor *Ne* genera cambios de mayor magnitud en las frecuencias alélicas entre dos generaciones a causa de la deriva genética. La magnitud de estos cambios entre dos o más generaciones, representadas por dos o más muestras, incrementa de forma inversa al *Ne* siguiendo una relación curvilínea (Luikart et al., 2010).

La estimación del *Ne* histórico se basa en la teoría coalescente y el principio de equilibrio mutación-deriva, que permite inferir el *Ne* de la población en el tiempo en el que existió el ancestro común más reciente de los individuos representados por la muestra actual (Hare et al., 2011). Una población se encuentra en

equilibrio dinámico mutación-deriva cuando su diversidad genética (Θ), se mantiene constante a través del tiempo; la mutación aporta nuevas variantes alélicas, mientras que la deriva genética las elimina a una tasa igual (Schneider et al., 2016). En estas poblaciones, Θ será explicada en función del *Ne histórico* que determina la tasa en que estas han perdido diversidad a través de deriva genética y de la tasa de mutación (μ). La relación entre estas variables se expresa de acuerdo a la siguiente ecuación para genomas diploides:

$$\theta = 4Ne\mu \quad (1)$$

Mediante una estimación de la diversidad genética actual y de la tasa de mutación del marcador empleado, puede entonces calcularse el *Ne histórico* (Hare et al., 2011).

Al comparar un *Ne histórico* con respecto a un *Ne contemporáneo*, es posible cuantificar el cambio en la abundancia de las poblaciones (Hare et al., 2011). El soporte estadístico para evaluar la magnitud y la certidumbre de estos cambios puede obtenerse mediante máxima verosimilitud con base en cadenas Markov-Monte Carlo, como en el caso del programa MsVar 1.3 (Storz y Beaumont, 2002), o bien a través de métodos Bayesianos como en el programa DIYABC (Cornuet et al, 2014). El objetivo de estas estimaciones es conocer el *Ne* que presentaba una población antes de influencias contemporáneas de factores como la extracción intensiva o el cambio climático (Hare et al., 2011).

El *Ne* es un parámetro que se emplea como un medio indirecto para describir y analizar cambios en la abundancia de una población. Es decir, se emplea como un *proxy* de *Nc*, con la ventaja adicional de describir la susceptibilidad de una población a experimentar deriva genética. De forma directa o indirecta a través de *Ne*, se realizan estudios de la abundancia de las poblaciones en riesgo debido a la relación negativa entre este parámetro y el riesgo de extinción (O'Grady et al., 2004; Fagan y Holmes, 2006).

La importancia del tamaño poblacional para el monitoreo de las poblaciones naturales y la conservación de especies en riesgo ha propiciado el desarrollo teórico del tamaño poblacional mínimo viable (o MVP por sus siglas en inglés). Este parámetro se define como la abundancia más pequeña que requiere una población o especie para tener una probabilidad baja de extinción en una escala de tiempo relevante para la conservación. Su estimación produce una abundancia mínima para garantizar la supervivencia de la población ante factores de estocasticidad demográfica, ecológica, ambiental (catástrofes naturales) y genética (Shaffer, 1981).

En este contexto, las estimaciones que se han realizado de MVP de vertebrados rondan alrededor de los 5,000 individuos adultos (Traill et al., 2007; Traill et al., 2010). Al medir el MVP en términos del tamaño efectivo poblacional surge el concepto de MVP N_e , el cual ha sido estimado alrededor de 500 y que es equivalente a 4,500 adultos aproximadamente (Frankham, 1995). Además, la relación del N_e con la deriva genética ha permitido establecer la regla “50/500” para su uso en decisiones de manejo (Frankham et al., 2002). Esta regla establece que el N_e de una población debe ser superior a 50 para evitar los efectos inmediatos de la depresión por endogamia y superior a 500 para evitar la pérdida drástica de diversidad genética por deriva genética.

Finalmente, para la estimación de N_e (concepto asociado a teoría neutral) los microsatélites o secuencias simples repetidas (SSRs) son buenos candidatos moleculares ya que su ausencia de transcripción los vuelve selectivamente neutros (Rentería-Alcántara, 2007). Estos marcadores son regiones del ADN formadas por repeticiones de entre uno y seis nucleótidos (mononucleótidas, dinucleótidas, trinucleótidas, tetranucleótidas, etc.), localizadas en el genoma nuclear (Rentería-Alcántara, 2007). Los microsatélites son buenas herramientas para la evaluación de la diversidad genética debido a las ventajas que presentan sobre otros marcadores entre las que destacan sus tener altos niveles de polimorfismo, segregación mendeliana, codominancia, y la conservación de sitios homólogos entre especies emparentadas (Rentería-Alcántara, 2007).

Gracias a que se han desarrollado una gran cantidad de cebadores para marcadores microsatélites en la familia Sciaenidae (Farias et al., 2006; García de León et al., 2010; Karlsson et al., 2008; O’Malley et al., 2003; Piller y Cordes, 2011; Portnoy et al., 2011) orientados a la evaluación de la diversidad genética y la estructura poblacional (Haffray et al., 2012; Henriques et al., 2014), así como para la estimación del tamaño efectivo poblacional en varias especies (Turner et al., 2002; Chapman et al., 2002; Valenzuela-Quíñonez et al., 2014), se tiene a disposición un conjunto suficientemente grande de marcadores homólogos de especies filogenéticamente cercanas a la Curvina Golfina.

1.2 Justificación

Social y económicamente, la Curvina Golfina representa la pesquería de escama más importante para las comunidades pesqueras del Alto Golfo de California. A pesar del trabajo realizado en el monitoreo pesquero de esta especie, este enfoque no permite inferir cambios demográficos históricos de la población

ni evalúa su potencial evolutivo. En este sentido las herramientas moleculares resultan un buen complemento a los datos con los que se cuenta actualmente para evaluar el estado de conservación de esta especie. La evaluación de la diversidad genética, así como de los cambios demográficos que ha presentado, medidos a través del tamaño efectivo contemporáneo e histórico, contribuirán con datos importantes para conocer el estado actual de la población y plantear estrategias de monitoreo y manejo que lleven a un aprovechamiento sustentable del recurso.

1.3 Hipótesis

Asumiendo que el colapso de la pesquería, a inicios de la década de los sesentas, se haya debido a un cuello de botella demográfico, se espera que la población de *Cynoscion othonopterus* presente niveles bajos de diversidad genética, un tamaño efectivo reducido y una razón Ne/Nc muy baja. Además, se espera evidenciar una reducción significativa del Ne contemporáneo en comparación al Ne histórico.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Inferir la tendencia demográfica en la Curvina Golfina (*Cynoscion othonopterus*) con base en marcadores moleculares tipo microsatélites.

1.4.2. Objetivos específicos

- Estimar y contrastar los niveles de diversidad genética para tres periodos de muestreo de la población de la Curvina Golfina (2009, 2013 y 2017).
- Comparar la estimación del tamaño efectivo contemporáneo poblacional entre las diferentes cohortes muestreadas y calcular la proporción Ne/Nc .
- Inferir eventos demográficos experimentados por la población de la Curvina Golfina con base en pruebas de cuellos de botella demográficos y la estimación del tamaño efectivo histórico.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Obtención de las muestras

Como parte de un estudio prospectivo de los niveles de diversidad genética de la Curvina Golfina, *Cynoscion othonopterus*, se recolectaron durante los años 2009, 2010, 2011, 2012, 2013 y 2017 un total de 722 muestras en el Alto Golfo de California. La mayor parte de las muestras se obtuvieron de la pesquería artesanal que se realizó en cada uno de esos años en los poblados de Santa Clara, en Sonora, así como en San Felipe, en Baja California (Tabla 2). Sin embargo, las muestras de 2013, se obtuvieron de un aseguramiento de productos pesqueros de la Procuraduría Federal de Protección al Ambiente (PROFEPA).

Tabla 2. Número de sciánidos muestreados por año en los dos sitios de muestreo.

Año	Santa Clara	San Felipe	Total
2009	30	28	58
2010	29	31	60
2011	32	29	61
2012	52	11	63
2013	398	0	398
2017	82	0	82

Para todos los periodos de muestreo se consideraron únicamente individuos que tuvieran una longitud total entre 60 y 70 cm o aproximadamente cuatro años de edad según el modelo de crecimiento de la especie (Figura 5). Se recolectó, de forma oportunística, tejido muscular, epitelio interespinal de la aleta dorsal o tejido de la vejiga natatoria, almacenándolo en microtubos de plástico de 2 mL y preservando las muestras a -80 °C. La identificación de la especie se basó en la información provista por los pescadores y las cooperativas pesqueras, y fue confirmada genéticamente mediante la secuenciación de la región control mitocondrial, el gen citocromo oxidasa I o el gen citocromo b siguiendo los protocolos descritos por Ríos-Medina (2012). Adicionalmente, siempre que fue posible, los individuos se revisaron e identificaron con base en sus características morfológicas empleando la guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la

Alimentación (Chao, 1995; Ríos-Medina, 2012). Los análisis descritos en el presente trabajo se realizaron exclusivamente con individuos para los cuales se confirmó la especie.

Posteriormente, se procedió a seleccionar aquellos individuos que correspondieran a diferentes generaciones. Asumiendo una edad en la que las hembras alcanzan una madurez sexual de dos años (Gherard et al., 2013), se puede emplear como tiempo generacional un aproximado de cuatro años, que representa aproximadamente la edad promedio de las hembras reproductivamente activas (Erisman et al., 2013). De esta forma, se incluyeron en los análisis aquellos individuos muestreados en 2009, 2013 y 2017. Este tiempo generacional de cuatro años, corresponde tanto al intervalo de tiempo entre los periodos de muestreo seleccionados, como a la edad promedio de los individuos analizados.

Por ende, el tamaño efectivo estimado corresponderá al del grupo de reproductores que tenían en promedio 4 años. Lo anterior permitió suponer que los análisis se efectuaron en cohortes o grupos generacionales independientes y sucesivos. Lo cual es importante para considerar al N_e estimado en cada cohorte como el número efectivo de reproductores (N_b) que explican la diversidad genética de cada uno de ellos (Schwartz et al., 1998).

2.2 Extracción de ADN

La extracción de ADN genómico total de las muestras se llevó a cabo mediante el protocolo rápido de sales propuesto por Aljanabi y Martínez (1997), a partir de entre 20 y 30 mg de tejido. El pellet de ADN genómico fue resuspendido en 30 μ L de solución amortiguadora de almacenamiento (Tris-HCl 5.0 mM pH 7.9, EDTA 0.1 mM pH 8.0) durante ocho horas y finalmente evaluado tanto cualitativa, como semi-cuantitativamente a través de una electroforesis en geles de agarosa al 1.5% con Bromuro de Etidio (0.5 μ g/mL).

2.3 Amplificación, selección y optimización de microsatélites

Se evaluaron un total de 29 marcadores microsatélites heterólogos diseñados en otras especies de sciánidos (Anexo A). Todos los cebadores fueron probados con base en las condiciones de amplificación usadas por Ríos-Medina (2012) y Peñaranda-González (2013). Los microsatélites se amplificaron en un volumen de reacción de PCR de 12.5 μ L, que contenía 22 mM de Tris-HCl pH 8.4, 55 mM de KCl, 200 μ M

de dNTPs, 1.2 U/ μ L de Taq polimerasa, 0.32 μ M de cebador *forward*, 0.32 μ M de cebador *reverse*, entre 5 a 50 ng de ADN genómico y se probaron dos concentraciones de MgCl₂ (1.5 mM y 3 mM).

Los 29 microsatélites se probaron en reacciones de PCR que se componen de un periodo de desnaturalización inicial de 3 minutos a 94°C, seguido de 25 ciclos conformados de 20 segundos a 96°C para desnaturalizar, 40 segundos con distintas temperaturas de alineamiento para identificar la óptima para cada par de cebadores, y 40 segundos a una temperatura de extensión de 72°C. Las temperaturas de alineamiento probadas fueron de 54, 56, 58, 59, 60, 65 y 66°C. Finalmente, se concluyeron las reacciones de PCR con una temperatura de extensión final a 70°C por 90 segundos y enfriamiento hasta alcanzar 15°C.

Los productos de las reacciones de PCR fueron evaluados cualitativamente mediante electroforesis en geles de agarosa al 2% con 0.5 μ g de Bromuro de Etidio por mililitro de gel. Se cargaron 6 μ L de muestra en cada uno de los posos y se corrieron a 90 volts por 45 minutos. Los productos de PCR fueron evaluados en un transiluminador de luz UV.

Una vez seleccionados los microsatélites que efectivamente presentaban amplificaciones en *Cynoscion othonopterus*, los amplicones se genotipificaron mediante un análisis automatizado de fragmentos en un secuenciador automático de ADN ABI PRISM® 3130xl Genetic Analyzer de la compañía privada SeqXcel Inc. en San Diego, California. Dado que algunas alícuotas de cebadores se encontraban marcadas con fluorocromos mediante el uso de etiquetado universal (Schuelke, 2000; Shimizu et al., 2002) y otras con marcaje covalente directo (Ziegle et al., 1992) las reacciones de PCR se realizaron en su totalidad en un programa que incluía la adición de un segundo conjunto de ciclos para la amplificación de producto de PCR utilizando el tercer cebador *forward* empleado en el etiquetado universal. Este segundo conjunto de ciclos se realizó inmediatamente después del descrito anteriormente y antes de la extensión final y se compone de ocho ciclos con una temperatura de desnaturalización de 95°C por 20 segundos, alineamiento a 53°C por 40 segundos y extensión a 72°C por 40 segundos. Finalmente, en el caso de los cebadores marcados con etiqueta universal se presentaba en la reacción la modificación de incluir 0.16 μ M de cebador *forward* con etiqueta universal y 0.16 μ M de cebador *forward* marcado con flourocromo.

Para reducir el error asociado tanto a diferencias en la movilidad de los amplicones en el análisis de fragmentos, como debido al cambio de uso de cebadores marcados de una forma a otra, se incluyeron controles positivos en cada conjunto de muestras para la corrección y estandarización del tamaño de los

alelos. Así mismo, se analizaron en todo momento controles negativos para evaluar contaminaciones y artificios del PCR.

La selección de los microsatélites se realizó en varias etapas. Primero, se descartaron aquellos que no presentaron ninguna amplificación exitosa en la especie. Posteriormente, se eliminaron aquellos que no presentaban amplificaciones consistentes en ninguna de las condiciones evaluadas. Finalmente, se eliminaron del análisis aquellos que tras el genotipificado de 40 muestras resultaran monomórficos. Lo anterior asumiendo baja probabilidad de encontrar otros alelos tras este número de muestras. Una vez seleccionados los loci a incluirse en el análisis, se optimizaron combinaciones de cebadores en un PCR multiplex con ayuda del software Multiplex Manager (Holleley y Geerts, 2009).

2.4 Genotipificación de las muestras

La lectura de los electroferogramas y el genotipificado de las muestras se realizaron con el programa GeneMarker V1.71 (SoftGenetics E.U.A). En todo momento se realizó un estricto control de calidad basado en las recomendaciones de Morin et al. (2009) para la lectura de los genotipos y la asignación de alelos. Este control de calidad incluyó dos lecturas independientes de cada muestra y una tercera lectura cuando se presentaron discrepancias. Cuando, a pesar de lo anterior, no se llegó a un consenso en la asignación de alelos se repitió el PCR de dicha muestra.

La asignación de alelos o *binning* se realizó mediante el uso simultáneo de dos macros para Excel, Autobin (Guichoux et al., 2011) y Flexibin (Amos et al., 2007). Posteriormente se analizaron los genotipos usando el programa MICRO-CHECKER 2.2.3 (Van Oosterhout et al., 2004) y el macro para Excel MStools v3.1.1 (Park, 2001). El primero de estos software analiza las frecuencias alélicas y genotípicas en los individuos para identificar por loci errores de genotipificado tales como tartamudeo de la polimerasa (o *stuttering* que se refiere a cambios pequeños en el tamaño de los alelos durante el PCR), alelos nulos (o *null alleles* cuando uno o más alelos fallan en su amplificación), alelos marginados (o *allelic dropout* que ocurre cuando alelos grandes no amplifican tan eficientemente como los pequeños) y errores tipográficos. Este análisis se realizó con un intervalo de confianza al 95% tanto con el total de muestras como agrupándolas por año de muestreo.

Usando MStools v3.1.1 se determinaron los alelos inválidos al realizar una búsqueda de alelos que salgan de un intervalo esperado o que presenten saltos poco frecuentes. MStools se utilizó para identificar alelos que estuvieran fuera del intervalo entre los 50 y 350 pares de bases y que tuvieran saltos de más de 10 pares de bases con respecto al alelo anterior. Las muestras que tuvieran alelos sospechosos fueron amplificadas y analizadas nuevamente.

Finalmente, se realizaron dos pruebas de evaluación de estructura genética empleando los diferentes años evaluados. Esto se realizó para identificar estructura poblacional oculta en las muestras y garantizar que los análisis se realizaran con un solo acervo genético. Esto brindó validez a las pruebas posteriores evitando un posible efecto Wahlund (reducción en la heterocigosidad causada por el análisis de muestras provenientes de subpoblaciones con estructura no identificada).

La primera prueba se realizó mediante la estimación del índice de fijación F_{ST} pareadas entre años mediante el programa Arlequin 3.5.2.2 (Excoffier y Lischer, 2010) empleando 1,000 permutaciones. Por otro lado, se realizó un análisis de agrupamiento bayesiano implementado en el software STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Este método emplea cadenas Markov-Monte Carlo (MCMC) para asignar individuos en K poblaciones con base en sus genotipos sin información previa del sitio de muestreo. Se realizaron análisis para los valores de K entre una y cinco poblaciones con 20 corridas de 10,000 iteraciones después de un período de calentamiento de 10,000 pasos. Se empleó el modelo de ancestría *Admixture* y el modelo de frecuencias alélicas correlacionadas. Los resultados generados se analizaron en la plataforma en línea Structure Harvester (Earl y vonHoldt, 2012) para identificar el valor de K con mayor probabilidad de explicar la posible estructura de la población mediante verosimilitud y la prueba de Evanno et al. (2005) de estimación de ΔK .

2.5 Análisis de diversidad genética

La estimación de los parámetros descriptivos de la diversidad genética se realizó utilizando el macro para Excel GenAlEx 6.503 (Peakall y Smouse, 2006). Se estimó el número de alelos (k), la heterocigosidad observada (H_o), la heterocigosidad esperada (H_e), el índice de endogamia (F_{is}) y el número efectivo de alelos (n_e) que calcula el número de alelos que, en mismas proporciones, permitirían obtener la heterocigosidad observada. Posteriormente, se estimó la riqueza alélica (Ar) utilizando el programa Fstat 2.9.3.2 (Goudet, 2001); este parámetro describe el número de alelos que se observarían en cada uno de los loci en cada

año si se muestrearan el mismo número de individuos. Para realizar una comparación con menor sesgo entre los años, la riqueza alélica se estimó con base en el año con menor número de muestras. Finalmente, se realizó la prueba de desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg ($H-W$) con aproximaciones de cadenas Markov-Monte Carlo (MCMC) implementadas en el programa GenePop 4.7.0 (Rousset, 2008). Los parámetros de las MCMC se mantuvieron en los valores predeterminados (valor de desmemorización = 10,000, número de muestreos “*batches*” = 20, iteraciones por muestreo = 5,000). La estimación de todos estos parámetros se realizó tanto por año muestreado como con el total de muestras.

2.6 Evaluación de cuellos de botella demográficos recientes

Las pruebas de cambios demográficos evalúan los datos genéticos de la población para identificar evidencias de que esta haya experimentado cuellos de botella demográficos recientes. Dado los fundamentos de cada uno de estos métodos, se evalúan señales de cuellos de botella en escalas de tiempo diferentes. La razón M (Garza y Williamson, 2001) y el valor crítico M_c fue estimado para cada una de las cohortes mediante las aplicaciones M_P_Val y $Critical_M$ respectivamente (Garza y Williamson, 2001).

Al dividir el número de alelos observado “ k ” entre el recorrido alélico de cada locus “ r ”, cuantifica variantes alélicas perdidas en los cuellos de botella, que se esperarían debido a las mutaciones en saltos de los microsatélites, pero que no se encuentran en la población. Este programa asume que el esfuerzo de muestreo fue el suficiente para registrar las variantes alélicas que en ella se encuentran. La razón M mantiene la señal de un cuello de botella demográfico por mayor tiempo que otros métodos debido a que requiere que la mayoría de las mutaciones aumenten el número de alelos observado sin aumentar el recorrido alélico. Lo anterior aumentaría el valor de M , y solo así se perdería la señal de dicho colapso poblacional. Algo que no siempre ocurre (Garza y Williamson, 2001). El valor crítico M_c describe el valor límite inferior del intervalo de confianza al 95% de la razón M que uno esperaría en condiciones de equilibrio mutación-deriva. Esto permite identificar si la M calculada refleja condiciones de equilibrio o, si esta debajo de M_c , hay evidencia de cuello de botella.

El cálculo de M y M_c mediante las aplicaciones de Garza y Williamson (2001) requiere del valor de diversidad genética esperada en equilibrio mutación-deriva (Θ). Este valor se estimó empleando la ecuación 1, usando como N_e el N_e histórico de Nei (ver abajo) y una tasa de mutación (μ) de 0.0005. Se

ajustó el análisis mediante un modelo de mutación de dos fases (*TPM*) con un porcentaje de mutaciones de más de un solo paso de 10% y un tamaño promedio de estas mutaciones de 3.5 nucleótidos.

Se requieren otras investigaciones para estimar el modelo de mutación estricto seguido por un conjunto de loci microsatélites; sin embargo, son pocos los microsatélites que presentan mutaciones exactas en un solo paso de ganancia de repetición (modelo de mutación por pasos; *SMM*). Esto provoca que el *TPM* sea el recomendado para estudios demográficos, ya a que es un modelo intermedio entre el *SMM* y el modelo mutacional de alelos infinitos (*IAM*) (Cornuet y Luikart, 1996).

También se estimó para cada cohorte la prueba de exceso de heterocigosis desarrollada por Cornuet y Luikart (1996) con cálculo de significancia estadística usando la prueba de Wilcoxon y el método de cambios en la distribución de las frecuencias alélicas de Luikart et al. (1998), ambas pruebas implementadas en el programa Bottleneck 1.2.02 (Piry et al., 1999). El primero de estos métodos se basa en que los alelos raros en una población tienen poca contribución a su heterocigosis observada, y que la rareza de estos alelos provoca que tengan baja frecuencia en la población en forma de homocigotos. Un evento de cuello de botella el azar ocasiona que sea más probable que se pierdan estos homocigotos de alelos raros. La desaparición de homocigotos provoca que la heterocigosis observada sea mayor a la esperada, señal que al cuantificarla sirve para evidenciar el cuello de botella que la provocó. Este método tiene una capacidad para detectar cuellos de botella en un intervalo de tiempo menor que la razón M ; esto se debe a que tras unas cuantas generaciones de panmixia las frecuencias genotípicas de la población regresan a las esperadas bajo equilibrio de Hardy-Weinberg. Por lo tanto, la señal de este método solo es detectable en una escala de tiempo de dos a cuatro N_e generaciones desde el cuello de botella (Cornuet y Luikart, 1996).

Para detectar la señal de exceso de heterocigotos, la prueba de Wilcoxon se basa en que cerca del equilibrio mutación-deriva la heterocigosidad esperada (H_{eq}) es igual a la heterocigosidad esperada medida bajo equilibrio Hardy-Weinberg (H_e). En una población sujeta a un cuello de botella reciente se rompe el equilibrio mutación-deriva y H_e será significativamente mayor que H_{eq} calculada por el número de alelos muestreados (Luikart y Cornuet, 1998). Con esta comparación la prueba de Wilcoxon estima la probabilidad de un exceso de heterocigotos no significativo (Maltagliati, 2002).

El método de cambios en las frecuencias alélicas se basa en que, al graficar el número de alelos para un locus en función de sus frecuencias relativas, una población en equilibrio mutación-deriva presentará una distribución de alelos en forma de "L". En esta distribución se observará un alto número de alelos con

frecuencias relativas bajas (alelos raros). Tras un evento de cuello de botella, sin embargo, éstos son los que tienen mayor probabilidad de perderse y, por lo tanto, disminuirán en proporción a los demás. Son los alelos con frecuencias intermedias los que ahora representarán la mayor proporción de alelos (cambio modal). Esta señal de cuello de botella solamente se mantiene en la población unas cuantas docenas de generaciones antes de que retornen las frecuencias a la forma de “L” (Luikart et al. 1998).

Las dos pruebas implementadas en Bottleneck 1.2.02 fueron realizadas con 1,000 iteraciones y utilizando el modelo de mutación de dos fases (*TPM*). El programa se corrió con una proporción de mutaciones de un solo paso del 90% y con una varianza del modelo de 30.

2.7 Estimaciones de *Ne* contemporáneo

Se estimó el *Ne* contemporáneo para cada cohorte utilizando dos métodos, uno basado en un solo muestreo y uno temporal de dos muestreos usando el programa NeEstimator 2.1 (Do et al., 2014). Los métodos de un solo muestreo incluyeron el de desequilibrio de ligamiento (*LD*) (Waples y Do, 2010) y el método de exceso de heterocigotos (*HE*) (Zhdanova y Pudovkin, 2008), mientras que el método temporal correspondió al de la varianza estandarizada de cambios en las frecuencias alélicas (*F*) (Waples, 1989).

Para estimar *F*, NeEstimator incluye tres diferentes algoritmos: *F_c* (Nei y Tajima, 1981), *F_k* (Pollak, 1983) y *F_s* (Jorde y Ryman, 2007). Las diferencias entre estas tres aproximaciones son meramente matemáticas, sin embargo, *F_s* es especialmente útil para loci microsatélites (Jorde y Ryman, 2007) y, por lo tanto, la que se empleó para calcular *Ne*, usando este método temporal.

Se recomienda realizar la estimación de *Ne* con varios valores críticos para observar tendencias en su estimación (Do et al., 2014). Por lo tanto, el programa se corrió con el modelo de desequilibrio de ligamiento asociado a un sistema de reproducción aleatoria y empleando valores críticos de 0.05, 0.04, 0.03, 0.02 y 0.01. La función de estos valores es establecer un límite para excluir en los cálculos alelos raros que presenten frecuencias menores al valor crítico seleccionado. Esto se debe a la evidencia de sesgos en la estimación de *Ne* mediante *LD* y *HE* al incluirse dichos alelos (Do et al., 2014).

Estas estimaciones se realizaron para cada una de las cohortes, y no se realizaron mezclando todas las muestras para evitar el error en *Ne* asociado al muestro de generaciones traslapadas (Schwartz et al., 1998). Finalmente, cuando algún estimador no detecta la señal genética asociada a su algoritmo el

resultado lo expresa como un valor infinito o negativo. Este caso puede presentarse solamente en algunos de los valores críticos empleados por lo tanto, se procedió a reportar la media del estimado del N_e en función de los valores críticos que si generaron un valor puntual. En el caso de los intervalos de confianza al 95% se reportan calculados con el método de Jackknife, excepto en H_E , que solo lo calcula de forma paramétrica. De acuerdo a una filosofía conservadora se optó por reportar los valores más extremos de los intervalos de confianza estimados con cualquiera de los valores críticos.

Para estimar la proporción N_e/N_c se comparó la media en la estimación de N_e mediante desequilibrio de ligamiento y el método de cambios en las frecuencias alélicas con la abundancia pico de la especie en cada evento reproductivo estimada por Rowell et al (2017). Este valor corresponde a 1.54 millones de individuos y hace referencia a una marea en uno de los canales del delta del Río Colorado. Este valor se obtuvo mediante la detección y cuantificación bioacústica de los sonidos producidos por los machos de la Curvina Golfina durante las agregaciones reproductivas. Cabe mencionar, que la Curvina Golfina presenta agregaciones simultáneas en los dos canales principales del delta, además de que se desconoce el número de agregaciones en los que participa cada individuo (Rowell et al., 2017).

2.8 Estimaciones de N_e histórico

La primera aproximación para calcular N_e histórico se realizó de acuerdo a Nei (1987) para cada una de las cohortes. Esta estimación calcula un N_e de *largo plazo*; esto quiere decir que describe la media armónica del N_e que ha tenido la población a lo largo del tiempo desde la coalescencia al ancestro común más reciente de los individuos que actualmente la componen. El N_e calculado de esta forma es un N_e *coalescente* aplicable en microsatélites y que es expresado de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$N_e = \frac{1}{(1 - H_e)^2 - 1} \cdot \frac{1}{8\mu} \quad (2)$$

Esta fórmula se basa en el supuesto de que la población se encuentra en equilibrio mutación-deriva para estimar el N_e histórico que explica la diversidad genética de la población medida como heterocigosis esperada (H_e) conociendo la tasa de mutación (μ) de los loci microsatélites empleados. El valor empleado de $\mu = 0.0005$ corresponde al estimado por Valenzuela-Quíñonez et al. (2014) mediante literatura científica

(Ellegren, 2000; Garza y Williamson, 2001; Selkoe y Toonen, 2006). Este parámetro se estimó mediante la H_e de cada cohorte analizada, así como empleando el total de muestras.

Posteriormente, se dividieron las medias de las estimaciones de *Ne contemporáneo* mediante desequilibrio de ligamiento ($LD-Ne$) y cambios en frecuencias alélicas ($F-Ne$) entre la media del *Ne de Nei* para obtener una tasa de cambio en la abundancia (r).

La segunda estimación de *Ne histórico* se realizó a través del método desarrollado por Beaumont (1999), mejorado por Storz y Beaumont (2002) e implementado en MsVar 1.3. Este método supone una población cerrada y panmíctica evaluada mediante microsatélites con un modelo de mutación por pasos (*SMM*). El modelo implementado en este método considera cuatro parámetros: $N0$, $N1$, T y μ . $N0$ se refiere al tamaño actual de dicha población (*Ne contemporáneo*), $N1$ representa el tamaño de la población antes del cambio demográfico (*Ne histórico*), T cuantifica el tiempo entre ambas condiciones poblacionales y μ se refiere a la tasa de mutación. MsVar 1.3 relaciona la longitud de las ramas terminales de una genealogía de genes hasta su punto de coalescencia, con los cambios demográficos que la población ha experimentado. Se espera que una población que ha presentado un crecimiento demográfico reciente presente ramas terminales más cortas y lo opuesto en el caso de una reducción poblacional (Hein et al., 2004).

MsVar 1.3 opera en un entorno Bayesiano y se alimenta de distribuciones de probabilidad previas lognormal para la media y la desviación estándar de los cuatro parámetros mencionados, así como de la verosimilitud de los datos observados dado ese modelo. Mediante muestreos de MCMC con un algoritmo Metropolis-Hastings se infiere el producto de ambos elementos para describir las distribuciones de probabilidad posteriores de los parámetros. Finalmente, este método incorpora un modelo jerárquico en el cual las distribuciones posteriores de cada parámetro en cada locus provienen de hiperparámetros que describen su comportamiento total. Debido a que cada locus genera una señal de la historia demográfica de la población, las distribuciones de probabilidad lognormal de las hipermedias e hiperdesviaciones estándar de los cuatro parámetros reúnen la evidencia total de la historia demográfica de la población (Storz y Beaumont, 2002).

Los datos obtenidos para cada cohorte y con el total de muestras en conjunto se analizaron con MsVar 1.3, considerando cuatro años como tiempo generacional para la especie (Gherard et al., 2013) y con la opción de evaluación de un cambio demográfico exponencial. Para cada análisis se realizaron cinco corridas independientes del programa. Mediante un ajuste de la distribución de probabilidad previa de $N1$ se evaluaron escenarios de estabilidad, reducción y expansión demográfica; las otras dos corridas se

realizaron con una distribución de probabilidad para $N1$ con una media aleatoria. Esta media fue muestreada aleatoriamente de un intervalo de entre 0 y 100,000 (Tabla 3).

La media (\bar{x}) y la desviación estándar (s) del *Ne contemporáneo*, calculados con los resultados por cohortes de los métodos de desequilibrio de ligamiento y cambio en las frecuencias alélicas, fueron usados para construir la distribución previa lognormal de $N0$ ($\log N0$ [\bar{x}, s] = 3.31, 3.27). Para μ se continuó usando el valor de 0.0005 como media ($\log \mu$ [\bar{x}, s] = -3.30, 1) y para el tiempo de cambio se empleó una media de 50,000 años ($\log T$ [\bar{x}, s] = 4.70, 4.4). En el caso de los hiperparámetros se empleó la misma media y desviación estándar para la hipermedia que la establecida para las previas individuales por locus. Las hiperdesviaciones estándar se establecieron con una media de 0 y una desviación estándar de 0.5. En todos los casos se implementaron desviaciones amplias para las previas, con el fin de no sesgar las distribuciones posteriores y favorecer un solapamiento entre sus áreas para permitir la convergencia de las corridas.

Tabla 3. Distribución probabilística previa lognormal de $N1$ en los diferentes escenarios demográficos evaluados por muestra empleando MsVar 1.3.

Muestreo	Estabilidad	Expansión	Reducción	Aleatorio 1	Aleatorio 2
2009	3.31 [3.27]	2.70 [3.40]	4.4 [4]	3.34 [3.04]	4.33 [4.03]
2013	3.31 [3.27]	2.70 [3.40]	4.4 [4]	4.64 [4.33]	4.82 [4.52]
2017	3.31 [3.27]	2.70 [3.40]	4.4 [4]	4.95 [4.65]	4.58 [4.28]
Total	3.31 [3.27]	2.70 [3.40]	4.4 [4]	3.88 [3.58]	4.94 [4.64]

Se muestra la log media y entre corchetes la log desviación estándar de las diferentes distribuciones probabilísticas. Compárese con la distribución previa de $N0$: 3.31, 3.27. La desviación estándar de las condiciones aleatorias es la mitad de su media.

Cada corrida independiente se realizó además con diferentes valores iniciales para las MCMC (muestreados aleatoriamente de la distribución probabilística de la previa de cada parámetro) y diferentes semillas generadas de forma aleatoria. Cada corrida involucró un muestreo de 20,000 iteraciones de las MCMC y entre cada una se realizó un cribado de 100,000 iteraciones. La construcción de las distribuciones previas, así como el muestreo de valores iniciales para las MCMC y las semillas aleatorias se realizaron a través de la paquetería estadística R (R Core Team, 2018). En el Anexo B se muestra como ejemplo de la

parametrización descrita anteriormente para MsVar 1.3 el archivo empleado para el escenario de reducción poblacional de la cohorte del 2009.

Se eliminó el 10 % de los valores iniciales de las MCMC como período de calentamiento. Posteriormente, para evaluar la convergencia de las MCMC en cada una de los años muestreados, se aplicaron un conjunto de pruebas implementadas en R. En primer lugar, se graficó el comportamiento de las cadenas por parámetro en cada muestreo, la ausencia de una tendencia en esta prueba visual permite identificar estabilización de las cadenas y confirma que las iteraciones aplicadas fueron suficientes. Posteriormente se utilizó la función *densityplot*, implementada en la paquetería *lattice* (Sarkar, 2008) como prueba gráfica para evaluar la convergencia entre las cadenas generadas para cada año de muestreo. Al graficar las curvas de distribución probabilística posterior de cada cadena se espera ver un alto solapamiento en la distribución posterior de las cadenas cuando existe convergencia. Finalmente, mediante la función *gelman.diag*, implementada en la paquetería *coda* (Plummer et al., 2006), se estimó el factor de reducción de escala (\hat{R}) del diagnóstico de Gelman y Rubin (1992). Mientras más cercano sea este factor a uno y que, como regla general, no sea mayor a 1.1 se concluye que existe una muy pequeña varianza entre las cadenas y dentro de ellas y se asume convergencia. Cuando no se logró una convergencia de los cinco escenarios propuestos se eliminaron aquellos que no mostraron convergencia significativa. Se consideró como un grado suficiente de convergencia cuando al incluir el mayor número de escenarios por muestreo, \hat{R} para cada parámetro era igual o menor que 1.1.

Se juntaron todos los valores de las cadenas convergentes y con el conjunto completo de datos se calculó por muestreo la mediana de la hipermedia estimada para $N0$, $N1$, y T junto con sus intervalos de credibilidad al 90%. Posteriormente, se obtuvo por muestreo el factor de Bayes (BF) para cuantificar el soporte de una reducción poblacional (Beaumont, 1999; Storz y Beaumont, 2002). El BF se obtiene a partir de las iteraciones del escenario de estabilidad mediante la siguiente fórmula:

$$BF_{Reducción} = \frac{N0/N1 \leq 1}{N0/N1 \geq 1} \quad (3)$$

En donde, el numerador representa el número de estados de la cadena en la que se ha simulado una reducción poblacional; mientras que el denominador representa el número de estados que representan una expansión demográfica (Storz y Beaumont, 2002). Esta prueba se realiza empleando las iteraciones del escenario de estabilidad ya que en esta cadena las distribuciones previas de $N0$ y $N1$ son las mismas (Girod et al., 2011). Existe evidencia fuerte de una reducción demográfica cuando $BF \geq 10$, evidencia

moderada cuando $3 \leq BF < 10$, sin evidencia cuando $0.33 \leq BF < 3$ y es una prueba no significativa cuando $BF < 0.33$ (Girod et al., 2011).

Finalmente, como segunda prueba para evidenciar reducción demográfica se calculó en cada una de las 18,000 iteraciones de las 20 cadenas realizadas el cambio en N_e . Simplemente, en cada iteración se aplicó la siguiente fórmula:

$$\Delta N_e = N_1 - N_0 \quad (4)$$

Una vez calculado el parámetro ΔN_e se combinaron las 20 cadenas y se estimó la mediana, los intervalos de credibilidad al 90% y sus límites inferior y superior. Por último, se graficó la curva de distribución probabilística de $\text{Log}(\Delta N_e)$.

El último análisis se realizó en el programa DIYABC v2.0. DIYABC es un software basado en teoría coalescente que permite evaluar distintas historias demográficas complejas y cuantificar su soporte relativo (Cornuet et al., 2010). Al realizar aproximaciones Bayesianas (ABC por sus siglas en inglés), las probabilidades posteriores de diferentes modelos y/o parámetros demográficos son determinadas al medir la semejanza entre los datos observados y un gran número de datos simulados a partir de estadísticos de resumen como k (número de alelos), la razón M , F_{ST} , entre otros (Cornuet et al., 2014).

Con el antecedente de un cuello de botella demográfico (evidenciado en los resultados de MsVar 1.3), se empleó DIYABC para estimar el soporte probabilístico de seis diferentes escenarios que presentan variación en la intensidad y el tiempo de dicha reducción (Figura 6). La distribución previa del N_e contemporáneo se especificó con una distribución probabilística uniforme con un límite inferior de 500 y uno superior de 5,000. Se empleó el modelo mutacional para microsatélites predeterminado del programa y se emplearon todos los estadísticos de resumen. En total se generaron 30 millones de juegos de datos simulados.

Finalmente, para evaluar el soporte de los seis escenarios simulados, se realizó el análisis de comparación de sus probabilidades posteriores mediante el algoritmo *logístico* (Cornuet et al., 2008). Posteriormente, se estimó la confianza al elegir el escenario con la mayor probabilidad. Esto se realizó tomando 1% de los juegos de datos simulados con este escenario, que representaron aquellos más cercanos a los valores observados y generando una regresión lineal entre estos datos, los otros cinco escenarios y consigo mismo. De esta forma, nuevamente con el algoritmo *logístico*, se estiman las probabilidades posteriores de los

seis escenarios y se cuantifica el número de veces que cada escenario tiene la probabilidad posterior más alta.

	Reducción \approx 60% <i>Ne histórico</i> ~ Unif (5,000; 10,000)	Reducción \approx 85% <i>Ne histórico</i> ~ Unif (10,000; 25,000)	Reducción \approx 90% <i>Ne histórico</i> ~ Unif (25,000; 50,000)
Tiempo < 5,000 gens. $T \sim \text{Unif}(500; 5,000)$	Escenario 1	Escenario 2	Escenario 3
Tiempo > 5,000 gens. $T \sim \text{Unif}(5,000; 10,000)$	Escenario 4	Escenario 5	Escenario 6

Figura 6. Variación en tiempo e intensidad de cambio poblacional de los escenarios demográficos de cuello de botella evaluados en DIYABC. Compárese las distribuciones *a priori* del *Ne histórico* con respecto al de *Ne contemporáneo* = Unif (500; 5000). Nótese que la escala del tiempo en este software está dada en generaciones.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Selección de muestras y microsatélites

Se obtuvieron los genotipos multilocus de microsatélites para 187 individuos de Curvina Golfina. Un total de 58 individuos correspondieron al muestreo del año 2009, 59 al 2013 y 70 al 2017.

Se logró una buena amplificación para 25 de los 29 loci microsatélites que fueron probados. Sin embargo, solamente 17 de ellos tuvieron amplificaciones reproducibles y con cantidad suficiente de amplicón en un grupo de muestras control. Los loci que cumplieron estas características fueron: Cyne02, Cac03, Tmac03, Tmac06, Cyne12, Cac13, Cac14, Cac18, Cyne20, Tmac56, Tmac74, Soc418, Soc423, Soc554, Soc609, Soc800 y Soc904. Todos estos microsatélites presentaron buenas cantidades de amplicón empleando una concentración de $MgCl_2$ 1.5 mM y con una temperatura de alineamiento de 56°C, excepto Tmac56 cuya temperatura de alineamiento óptimo fue de 58°C. Esto permitió generar un panel de loci que se amplificaron simultáneamente en reacciones de PCR multiplex.

Tras genotipificar las primeras 40 muestras, se identificaron como monomórficos los loci Tmac56 y Tmac74, con un tamaño de sus únicos alelos de 175 y 106 pares de bases, respectivamente. Estos dos marcadores se excluyeron de los análisis posteriores. En el Anexo C se muestran los alelos totales identificados en cada uno de los 15 microsatélites polimórficos restantes.

Usando MICRO-CHECKER, no se identificó evidencia de errores de lectura provocados por tartamudeo de la polimerasa ni de errores de amplificación por alelos marginados. Dicho análisis, sin embargo, sí registró señales de alelos nulos en algunos de los loci empleados (Tabla 4). Este programa evalúa la señal de alelos nulos a partir de la comparación del número de homocigotos esperados bajo equilibrio de Hardy-Weinberg, con el intervalo de confianza especificado, contra el número de homocigotos observados en la muestra. Un exceso significativo de homocigosis se asocia con la presencia de alelos nulos.

Usando estos 15 marcadores, no se identificó estructura poblacional oculta (Anexo D), por lo que cada temporada de muestreo se manejó efectivamente como una muestra de la misma población. Aunque se evidenció la presencia de alelos nulos solo para algunos loci y en algunas temporadas, se procedió a realizar las estimaciones de diversidad genética y tamaño efectivo empleando los 15 microsatélites. No obstante, para evaluar el efecto de la inclusión o remoción de estos marcadores, los análisis se realizaron también sin los seis loci que presentaron esta señal de desequilibrio de H-W (Anexo E).

Tabla 4. Presencia de señales de alelos nulos por locus por año y en total.

Locus	2009	2013	2017	Total
Cyne02		X	X	X
Cac03				
Tmac03		X		X
Tmac06				
Cyne12			X	X
Cac13			X	X
Cac14				
Cac18				
Cyne20				
Soc418				
Soc423				
Soc554		X	X	X
Soc609				
Soc800	X		X	X
Soc904				
Total	1	3	5	6

3.2 Estadísticos descriptivos de la diversidad genética

La media de alelos por locus observada fue de 16.41, con un recorrido que va de un solo alelo en los loci Tmac56 y Tmac74 a 36 alelos en Cac13 (Tabla 5).

Tabla 5. Diversidad genética por locus en *Cynoscion othonopterus*.

Locus	<i>N</i>	<i>k</i>	<i>n_e</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>H-W</i>
Cyne02	187	34	18.63	0.850	0.946	0.101	0.000*
Cac03	187	20	7.14	0.872	0.860	-0.014	0.578
Tmac03	187	23	11.33	0.866	0.912	0.050	0.024
Tmac06	187	7	1.81	0.471	0.446	-0.055	0.950
Cyne12	187	24	12.14	0.738	0.918	0.196	0.000*
Cac13	187	36	11.80	0.850	0.915	0.071	0.060
Cac14	187	22	6.39	0.807	0.844	0.043	0.751
Cac18	187	14	6.09	0.850	0.836	-0.017	0.973
Cyne20	187	10	1.47	0.326	0.321	-0.016	0.431
Tmac56	40	1	1.00	0.000	0.000	0.000	1.000
Tmac74	40	1	1.00	0.000	0.000	0.000	1.000
Soc418	187	6	2.86	0.658	0.650	-0.012	0.964
Soc423	187	2	1.52	0.342	0.342	0.000	1.000
Soc554	187	26	6.36	0.765	0.843	0.093	0.013
Soc609	187	13	4.36	0.765	0.770	0.007	0.580
Soc800	187	7	2.32	0.433	0.569	0.239	0.000*
Soc904	187	33	18.28	0.930	0.945	0.016	0.000*
Media		16.41	6.74	0.619	0.654	0.041	<i>NS</i>

N = Tamaño de muestra; *k* = número de alelos; *n_e* = número efectivo de alelos; *H_o* = heterocigosis observada; *H_e* = heterocigosis esperada; *F_{IS}* = índice de endogamia; *H-W* = *p* de los datos observados asumiendo equilibrio de Hardy-Weinberg, **negrita** = desviaciones significativas del equilibrio H-W con *p* < 0.05, * = desviaciones significativas tras corrección de Bonferroni. 0.05/17 = 0.00294, *p* < 0.00294, *NS* = no significativa. La *p* del total de microsatélites no se calculó como una media sino que es la del total del muestreo calculado en GenePop, mediante el método de Fisher (Raymond y Rousset, 1995).

La frecuencia relativa de los alelos por locus presenta alta varianza. Esto es evidenciado a través del número efectivo de alelos ya que, en la mayoría de los loci, este valor es menor a la mitad del número de alelos observado. La población presenta una media en los valores de $H_o = 0.619$ y de $H_e = 0.654$, aunque estos parámetros también cuentan con una varianza amplia entre loci.

Los resultados observados indican que la población se encuentra en equilibrio Hardy-Weinberg, indicado por un coeficiente de endogamia medio (F_{IS}) cercano a 0 y un valor de p no significativo para desviaciones del equilibrio. A pesar de lo anterior, seis de los 17 loci presentan desviaciones significativas entre heterocigosis observada y esperada ($p < 0.05$): Cyne02, Tmac03, Cyne12, Soc554, Soc800 y Soc904 (Tabla 5), producto de un déficit de heterocigotos. De estos loci, solamente Soc904 no presentó evidencias de alelos nulos (Tabla 4) y, con excepción de Soc800, estos loci cuentan con la mayor riqueza alélica. Por ejemplo, solamente entre Cyne02, Tmac03, Cyne12, Cac13, Soc554 y Soc904 aportan 176 de los 279 alelos totales, es decir, el 63.08%.

Tabla 6. Diversidad genética por cohorte en *Cynoscion othonopterus*.

Parámetro	2009	2013	2017	Media
<i>N</i>	58	59	70	62.33
<i>k</i>	15.00 ± 9.18	14.47 ± 8.51	14.60 ± 9.17	14.69
<i>n_e</i>	7.22 ± 5.17	7.20 ± 5.36	7.17 ± 5.48	7.20
<i>Ar</i>	15.00 ± 9.18	14.40 ± 8.47	14.51 ± 8.68	14.47
<i>H_o</i>	0.731 ± 0.218	0.688 ± 0.235	0.689 ± 0.191	0.703
<i>H_e</i>	0.734 ± 0.233	0.734 ± 0.224	0.742 ± 0.206	0.737
<i>F_{IS}</i>	-0.012 ± 0.106	0.074 ± 0.091	0.059 ± 0.132	0.040
<i>H-W</i>	0.067	0.007*	0.008*	<i>NS</i>

Se reporta la media por año de cada parámetro y su desviación estándar. ***N*** = Tamaño de muestra; ***k*** = número de alelos; ***n_e*** = número efectivo de alelos; ***Ar*** = riqueza alélica basada en una muestra de 58 individuos; ***H_o*** = heterocigosis observada; ***H_e*** = heterocigosis esperada; ***F_{IS}*** = índice de fijación; ***H-W*** = p de los datos observados asumiendo equilibrio de Hardy-Weinberg, **negrita** = desviaciones significativas del equilibrio H-W con $p < 0.05$, * = desviaciones significativas tras corrección de Bonferroni. $0.05/3 = 0.0167$, $p < 0.0167$. *NS* = no significativa. La p para equilibrio H-W del total de las cohortes no se calculó como una media, sino que es la calculada en GenePop usando todos los loci en todas las cohortes mediante el método de Fisher (Raymond y Rousset, 1995).

La diversidad genética por cohorte (2009, 2013 y 2017) mostró una tendencia de reducción temporal en el número de alelos por locus observado, de 15 en 2009 a 14.6 en 2017 (Tabla 6). Esta reducción temporal se observa también en la riqueza alélica y la heterocigosis. La riqueza alélica presenta una reducción de 0.49 alelos (o 3.37%) de 2009 a 2017, mientras que la heterocigosis pasó de ser $H_o = 0.731$ a 0.689 (o 4.2%). En los tres casos los valores tienen una desviación que se solapa sin embargo, al ser 2017 el año con mayor esfuerzo de muestreo y el de menor valor para la heterocigosidad no se debe descartar esta tendencia de reducción.

Las cohortes del 2013 y 2017 presentaron un déficit significativo de heterocigotos ($p < 0.05$) evidenciado por un valor de F_{IS} superior a 0. Mientras que en 2009 la población se encontró en equilibrio de Hardy-Weinberg ($p > 0.05$). Al excluir los loci con alta diversidad (aquellos que presentaron señales de alelos nulos) se encontró que las tres cohortes se encuentran en equilibrio (Anexo E).

3.3 Evaluación de cuellos de botella demográficos recientes

Con el conjunto total de muestras, la prueba de cuellos de botellas recientes del exceso de heterocigotos evidenció que cinco (Tmac06, Cac13, Cac14, Cyne20 y Soc554) de los 15 microsatélites presentan diferencias significativas ($p < 0.05$) entre su heterocigosis esperada en equilibrio Hardy-Weinberg y la heterocigosis esperada bajo equilibrio mutación-deriva. La contribución de dichos loci a la media total provoca diferencias significativas entre H_e y H_{eq} . Estas diferencias se deben, en todos los casos, a un valor de H_e menor al de H_{eq} . Por otro lado, mediante la prueba de la razón M , se observa un valor medio de M_{Ratio} de 0.777 mayor al valor de M_c de 0.758 (Tabla 7).

Tabla 7. Estimaciones por locus de evidencias de cuellos de botella recientes en *Cynoscion othonopterus*.

Locus	H_e	H_{eq}	p	M_{Ratio}
Cyne02	0.949	0.945	0.445	0.680
Cac03	0.862	0.899	0.060	0.833
Tmac03	0.914	0.913	0.459	1
Tmac06	0.447	0.697	0.026	1
Cyne12	0.920	0.917	0.531	0.686
Cac13	0.918	0.948	0.012	0.857
Cac14	0.846	0.909	0.011	0.786
Cac18	0.838	0.850	0.296	0.933
Cyne20	0.322	0.789	0*	0.476
Soc418	0.651	0.653	0.414	0.857
Soc423	0.343	0.182	0.244	1
Soc554	0.845	0.924	0.002*	0.591
Soc609	0.722	0.838	0.078	0.813
Soc800	0.570	0.701	0.085	0.292
Soc904	0.948	0.943	0.429	0.846
Media	0.740	0.807	0.035	0.777

Estimaciones realizadas empleando el conjunto completo de 187 individuos. H_e = Heterocigosis esperada bajo equilibrio Hardy-Weinberg; H_{eq} = Heterocigosis esperada bajo equilibrio dinámico mutación-deriva; p = probabilidad de generar los valores observados asumiendo como verdadera la igualdad entre H_e y H_{eq} , **negrita** = diferencias significativas entre H_e y H_{eq} con $p < 0.05$, * = diferencias significativas tras corrección de Bonferroni. $0.05/15 = 0.00333$, $p < 0.00333$; M_{Ratio} = Razón M ; $M_c = 0.758$. Estimada usando $\Theta = 6.954$.

La prueba del exceso de heterocigotos identificó un número menor de loci con exceso de heterocigosis en cada cohorte y con el conjunto total de muestras a lo que se esperaría para señalar un cuello de botella. Mientras tanto, los valores de p para la prueba de Wilcoxon no fueron significativos ($p > 0.05$) para un exceso de heterocigosis en la población. Todas las estimaciones de M_{Ratio} por cohorte presentan valores superiores a M_c , por lo que se encuentran dentro del intervalo de confianza del 95% que representan

condiciones de equilibrio mutación-deriva (Tabla 8). Finalmente, la prueba de cambios en la distribución de las frecuencias alélicas permite evidenciar una alta proporción de alelos con baja frecuencia y una distribución normal en forma de “L” (Anexo F). Los resultados del conjunto de pruebas no indican que la Curvina Golfina haya experimentado un cuello de botella demográfico reciente.

Tabla 8. Estimaciones por cohorte y con todas las muestras de evidencias de cuellos de botella recientes en *C. othonopterus*.

Muestra	# Loci obs ExH _e	# Loci esp ExH _e	HetEx	Distrib	M _{Ratio}	M _c
2009	5	8.84	0.972	L	0.748	0.732
2013	5	8.64	0.958	L	0.787	0.734
2017	7	8.71	0.953	L	0.759	0.738
Total	5	8.61	0.985	L	0.777	0.758

Loci obs ExH_e = Número de loci observado con exceso de heterocigosis; # Loci esp ExH_e = Número de loci que se esperan con exceso de heterocigosis bajo equilibrio mutación-deriva. HetEx = p de una cola para exceso no significativo de heterocigotos mediante prueba de Wilcoxon; Distrib = Prueba de cambios en las frecuencias alélicas o cambio modal, L = Distribución normal en forma de L; M_{Ratio} = Razón M; M_c = M crítica.

3.4 Estimaciones de *Ne contemporáneo*

El resumen de las estimaciones de *Ne contemporáneo* con cada umbral de alelos de baja frecuencia o valor crítico por cohorte (Anexo G) muestra una media de *Ne* mediante desequilibrio de ligamiento de 2618. Además, empleando este método se observa una tendencia respecto a un aumento de *LD-Ne* con el paso de las generaciones (Tabla 9).

En el caso del método temporal (*F-Ne*), la comparación de las cohortes del 2009 y 2013 mostró solamente el intervalo inferior de confianza. Esto describe poco cambio en las frecuencias alélicas entre estas cohortes. En el caso de las otras dos comparaciones los cambios en las frecuencias son suficientes para poder estimar *Ne*. Al comparar 2013 con 2017, el *F-Ne* estimado es de 2,144 individuos, mientras que la comparación entre 2009 y 2017 estimó un menor *F-Ne* de 213. La media de *F-Ne* empleando estos valores fue de 1,179 individuos (Tabla 9). Finalmente, la ausencia de exceso de heterocigotos en las generaciones imposibilitó estimar *Ne* a partir del método de exceso de heterocigosis (*HE-Ne*) (Anexo G).

Tabla 9. Estimaciones de N_e contemporáneo por cohorte en *C. othonopterus*.

Estimador	2009	2013	2017	Media
Desequilibrio de Ligamiento ($LD-N_e$)	1,232.9 IC [127.1 - ∞]	1,467.3 IC [137.8 - ∞]	5,154.3 IC [298.9 - ∞]	2,618.2 IC [127.1 - ∞]
Cambios en frecuencias alélicas ($F-N_e$)	∞ IC [109.0 - ∞]			1,178.5 IC [72.5 - ∞]
		2,144.2 IC [85.5 - ∞]		
	212.7 IC [72.5 - ∞]			

Media = Reporta los valores medios de la estimación de cada cohorte, sin embargo, los intervalos de confianza representan los valores más amplios estimados, siguiendo así el principio conservador de los intervalos de confianza en cada valor crítico (Anexo G). Nótese que en el caso de $F-N_e$ sus estimaciones se realizaron al comparar los cambios en las frecuencias alélicas entre pares de años muestreados. La tercera estimación compara 2009 y 2017.

Empleando la abundancia pico en eventos reproductivos de 1.54 millones de individuos (Rowell et al., 2017) la proporción N_e/N_c calculada fue de 0.0017 usando la media del método de desequilibrio de ligamiento ($LD-N_e$) y de 0.000765 usando la media del método de cambios en las frecuencias alélicas ($F-N_e$).

3.4 Estimaciones de N_e histórico

La estimación del N_e de N_{ei} mediante la ecuación 2 generó un valor medio por cohorte de 3,358 individuos con un leve aumento de este valor en cada generación. Empleando la H_e media total de 0.741 sin los dos loci monomórficos (Anexo E) se obtuvo un valor total de N_e de N_{ei} de 3,477 (Tabla 10).

Tabla 10. N_e de N_{ei} estimada por cohorte y global en *C. othonopterus*.

Cohorte	2009	2013	2017	Media	Total
N_e	3,283.3	3,283.3	3,505.8	3,357.5	3,476.8

Finalmente, al calcular la tasa de cambio intrínseco entre estas estimaciones como $r = N_e \text{ contemporáneo} / N_e \text{ de } N_{e1}$, se obtienen valores de 0.78 y 0.35 mediante *LD-Ne* y *F-Ne* respectivamente empleando el valor medio. Estos valores describen una reducción del 22% al 65% de la población desde su coalescencia.

Con respecto a los análisis realizados en MsVar1.3, no todas las cadenas de cada muestreo tuvieron una convergencia suficiente para estimar un valor del factor de reducción de escala (\hat{R}) menor o igual que 1.1 en todos los parámetros. En el caso de la cohorte del 2009 se observaron dos grupos de dos escenarios que presentaron alta convergencia; por un lado, el escenario de “Estabilidad” junto con el de “Reducción” y por otro, el escenario de “Expansión” junto con el escenario “Aleatorio 2” (Anexo H). Para evitar una pérdida drástica de información, se eliminó la cadena del escenario “Aleatorio 1” de la estimación de los parámetros. Esto implicó que el parámetro T fue calculado con un valor de \hat{R} de 1.14.

Para la cohorte del 2013, la única cadena no convergente correspondió al escenario “Aleatorio 2” (Anexo H). Al eliminar este escenario, los valores puntuales de \hat{R} de cada parámetro se encontraron igual o menores a 1.1. En el caso de la cohorte del 2017 y del muestreo total, no fue necesario eliminar ninguna cadena, pues se estimó un valor de \hat{R} para cada parámetro menor a 1.1 con las cinco cadenas de cada uno.

En general, las estimaciones de *Ne histórico* (N_1) y *Ne contemporáneo* (N_0) fueron similares entre los tres años muestreados y con respecto a la estimación total. En estas diferentes condiciones, el resultado del análisis describió siempre un escenario en el que *Ne histórico* es mayor que *Ne contemporáneo*; es decir, de reducción demográfica. Además, el factor de Bayes para este cambio demográfico adquirió, en todas las condiciones, un valor infinito (Tabla 11).

A pesar de la congruencia descrita en las estimaciones entre muestras, los parámetros calculados tuvieron curvas de probabilidad posterior sumamente amplias que recorren órdenes de magnitud (en el caso de *Ne contemporáneo* desde las decenas de individuos hasta las decenas de miles y en el caso de *Ne histórico* desde los miles de individuos hasta los millones). Independientemente del muestreo, la mediana de la abundancia histórica estimada se encuentra alrededor de los 50,000 individuos y la actual alrededor de los 500. Este *Ne contemporáneo* resulta menor al estimado mediante los métodos anteriores. Las medianas de estos parámetros describen un escenario de reducción en la población de la Curvina Golfina del 99% de su tamaño histórico.

Tabla 11. Distribución posterior de los parámetros estimados en MsVar1.3.

Cohorte	MCMC	N1	NO	BF _{Reducción}	T
2009	4	59,030 [1,748-1,965,562]	582 [12-25,165]	∞	1,503 [23-82,116]
2013	4	49,068 [1,391-1,688,977]	737 [20-27,751]	∞	1,777 [39-80,091]
2017	5	48,278 [1,461-1,615,556]	332 [7-14,482]	∞	612 [11-32,724]
Media		52,125	550	∞	1,297
Total	5	66,168 [2,090-2,186,088]	560 [14-20,610]	∞	1,737 [39- 70,869]

Estimaciones para los parámetros *N1*, *NO* y *T* empleando únicamente las cadenas con una convergencia adecuada ($\hat{R} \leq 1.1$); **MCMC** = número de cadenas (escenarios) convergentes. **N1**= mediana e intervalos de credibilidad al 90% de *Ne* histórico; **NO** = mediana e intervalos de credibilidad al 90% de *Ne* contemporáneo; **BF_{Reducción}** = Factor de Bayes para reducción poblacional; **T** = mediana e intervalos de credibilidad al 90% para el intervalo de tiempo en años entre tamaños efectivos.

Al igual que los otros parámetros, el tiempo desde el cambio demográfico también presenta una amplia varianza e intervalos de credibilidad al 90% que van desde unas cuantas décadas en el pasado hasta decenas de miles de años. La mediana de este parámetro, sin embargo, indica que el cambio demográfico se presentó hace alrededor de unos miles de años (Tabla 11).

Finalmente, la presencia de un cuello de botella demográfico también fue evidenciada con la estimación de ΔNe (Figura 7). El límite inferior de este parámetro es superior a 0, indicando que en ninguna de las 360,000 iteraciones con diferentes muestreos y valores a priori el tamaño histórico de la Curvina Golfina resultó ser menor o igual al de su abundancia contemporánea.

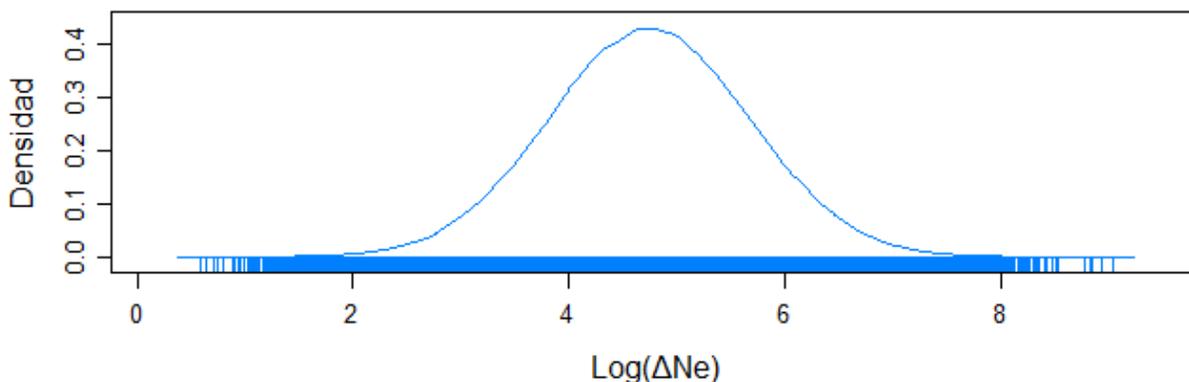


Figura 7. Distribución probabilística posterior de ΔNe . Se emplearon en su estimación las 360,000 iteraciones de las 20 MCMC realizadas en MsVar 1.3. Mediana = 54,988 IC 90% [1,624-1,858,644]; Valor mínimo = 4; Valor máximo = 1,093,500,162.

Para aumentar la precisión en la descripción del cuello de botella demográfico evidenciado por MsVar 1.3 se evaluó la probabilidad de seis escenarios demográficos con distintas intensidades de reducción poblacional en DIYABC. Se observó una mayor probabilidad para el escenario 4 planteado como una reducción demográfica de alrededor de la mitad de la población en un período de tiempo mayor a las 5,000 generaciones. Esto sugiere que el cuello de botella identificado por MsVar 1.3 ocurrió aproximadamente hace más de 20,000 años y que no fue un cambio demográfico tan drástico (Tabla 12).

Tabla 12. Probabilidad y confianza por escenario de reducción demográfica evaluada en DIYABC.

Escenario	Probabilidad Posterior	Confianza en el escenario 4
1.- Reducción $\approx 60\% < 5,000$ gens.	0.2042	169
2.- Reducción $\approx 85\% < 5,000$ gens.	0.0325	61
3.- Reducción $\approx 90\% < 5,000$ gens.	0.0083	15
4.- Reducción $\approx 60\% > 5,000$ gens.	0.5507	629
5.- Reducción $\approx 85\% > 5,000$ gens.	0.1574	74
6.- Reducción $\approx 90\% > 5,000$ gens.	0.0469	52

Con base en una mayor probabilidad posterior del escenario 4, su confianza se estima al escoger dicho escenario para tomar el 1% de los datos de este escenario más cercanos a los datos reales y estimando la probabilidad de cada escenario para generar esos datos. Se cuantifica entonces el número de veces que cada escenario tuvo la probabilidad más alta.

Capítulo 4. Discusión

4.1 Diversidad genética y pruebas de cambios demográficos recientes

La diversidad genética de la Curvina Golfina se encuentra en los intervalos esperados para un pez marino (DeWoody y Avise, 2000), presentando un número promedio de alelos (k) de 14.69 y una heterocigosidad observada promedio (H_o) de 0.703. La Curvina Golfina presentó una diversidad genética sin diferencias estadísticas entre los tres períodos de muestreo (Tabla 6), evidenciado por la ausencia de estructura genética temporal entre ellas (Anexo D). A pesar de esto, se observa una tendencia de reducción de la diversidad genética medida en riqueza alélica (A_r) del 3.37% y de H_o del 4.2% a lo largo de los tres períodos de muestreo. Estas estimaciones son congruentes con las reportadas por Ríos-Medina (2012), quien describe valores similares de $k = 13.8$ y $H_o = 0.737$, a pesar de que ese estudio fue exploratorio utilizándose únicamente cinco microsatélites y 35 muestras.

Por otro lado, se observaron diferencias con respecto a los resultados obtenidos previamente por Peñaranda-González (2013), quien reporta $k = 19.3$ y $H_o = 0.55$. Además, se detectaron diferencias en el número de alelos por locus. Por ejemplo, el locus Tmac74 fue identificado como monomórfico en esta investigación, en cambio, se reportaron siete alelos en el estudio de Peñaranda-González (2013).

Estas diferencias muy probablemente podrían deberse a la incorrecta identificación de algunos individuos empleados en el estudio de Peñaranda-González (2013). Al secuenciar haplotipos mitocondriales del muestreo realizado por de Peñaranda-González (2013) se identificó la presencia de otros sciaénidos del Alto Golfo: 14 individuos de la especie *Cynoscion reticulatus* y 15 de *Micropogonias megalops*.

Para comparar la diversidad genética de la Curvina Golfina se realizó una búsqueda de estimaciones de estos parámetros en otras especies de sciaénidos (Anexo I). Típicamente estos estudios reportan la diversidad genética excluyendo loci monomórficos. Por lo tanto, se emplearon los valores de $k = 18.47$, $H_o = 0.702$ y $H_e = 0.741$ (Anexo E), que corresponden a las estimaciones con el conjunto completo de muestras pero excluyendo los dos loci monomórficos, para tener un punto de referencia más comparable. Esta comparación mostró que la Curvina Golfina tiene una heterocigosidad observada dentro de las estimaciones más altas, al igual que la riqueza alélica. De un total de 29 estudios, solamente dos (6.9%) reportan un valor superior: *Atractoscion aequidens* ($k = 23.08$) (Henriques et al., 2014) y *Micropogonias furnieri* ($k = 19.71$) (D'Anatro et al., 2011). Es importante mencionar que las estimaciones de diversidad genética en la mayoría de los estudios publicados de la familia Sciaenidae son reportes del diseño de cebadores y no

estudios poblacionales estrictos. Esto explica el número reducido de muestras empleadas en la mayoría de estos estudios y tiene como consecuencia la subestimación del número promedio de alelos.

Al comparar específicamente la diversidad genética reportada en este estudio para la Curvina Golfina con respecto a la estimada en *Totoaba macdonaldi* por Valenzuela-Quiñonez y colaboradores (2014), se observan valores superiores en los tres parámetros (k , H_o y H_e) para la Curvina Golfina. Es relevante la comparación entre estas dos especies debido a sus similitudes biológicas, a que el tamaño de muestra y los análisis fueron muy similares y a la importancia local de ambas especies en el Alto Golfo de California. Tomando en cuenta que, de acuerdo dicho estudio, los valores de diversidad genética obtenidos para la población de la Totoaba no comprometen la persistencia de esta especie Críticamente Amenazada (IUCN, 2018), mis resultados sugieren que tampoco debería haber una preocupación inmediata por la diversidad genética de la Curvina Golfina.

Con respecto a las pruebas de cuellos de botella demográficos recientes, ninguna de las tres pruebas implementadas indicó que la población haya experimentado un evento de este tipo. Desde el resurgimiento de la pesquería de la especie tras el colapso de esta en la década de los sesentas (Erisman et al., 2012) hasta que se realizaron los muestreos analizados en este estudio, han pasado aproximadamente cinco generaciones. Esta escala de tiempo es lo suficientemente reciente para que, de haber habido un cuello de botella genético en la población, cualquiera de las tres pruebas podría detectarlo. Por lo tanto, los resultados obtenidos no sustentan que la población haya presentado una reducción tan drástica en su abundancia durante este evento para que haya afectado a la diversidad genética. Esto no descarta la posibilidad de que haya presentado una reducción en su tamaño censal durante este período, pero sí que si la presentó, el cambio no fue el suficiente para dejar una señal en la genética de la población.

Finalmente, para comprobar que no ha existido una reducción considerable en la diversidad genética de especies aprovechadas en pesquerías, algunas investigaciones han optado por realizar estudios comparativos entre muestras actuales de la población y muestras históricas obteniendo ADN a partir de otolitos (Hutchinson et al., 2003; Poulsen et al., 2006; Ruzzante et al., 2001). Un estudio similar podría realizarse en la Curvina Golfina, gracias al amplio registro de otolitos en los sedimentos de Baja California (Celis-Hernández, 2015) y al uso de técnicas moleculares, para comparar directamente la diversidad genética pasada de la especie con la actual. Esto funcionaría como un estudio complementario para evaluar si la población perdió alelos durante el colapso pesquero.

4.2 *Ne contemporáneo* y el estado de conservación de la Curvina Golfina

Las estimaciones de *Ne contemporáneo* realizadas con desequilibrio de ligamiento ($LD-Ne = 2,618$) y cambios en frecuencias alélicas ($F-Ne = 1,179$) se ubican en el mismo orden de magnitud (en la escala de miles de individuos). Sin embargo, el $LD-Ne$ presentó un incremento temporal en su estimación, mientras que $F-Ne$ presentó una reducción. La cohorte del 2017 presentó un valor de $LD-Ne$ casi cinco veces superior que las estimaciones para las dos generaciones anteriores, mientras que empleando $F-Ne$, pasó de adquirir un valor infinito al comparar las frecuencias del 2009 y 2013, a uno de 213 con las de 2009 y 2017 (Tabla 9).

La ausencia un cambio significativo en la diversidad genética entre las cohortes rechaza la posibilidad de que el aumento de $LD-Ne$ en 2017 se deba a un cambio de los alelos que componen el acervo genético de la población. En cambio, sugiere que posiblemente la combinación de alelos se encuentra organizada de forma más azarosa en el muestreo del 2017. Este arreglo más aleatorio de los alelos en esta cohorte evita que los estimadores detecten la señal de deriva genética que emplean para estimar Ne y, por lo tanto, el valor y la varianza de Ne se vuelven más elevados (Hare et al., 2011; Palstra y Ruzzante, 2008).

En caso opuesto, la estimación temporal de *Ne contemporáneo* fue menor cuando las parejas que se comparan incluyen la cohorte del 2017. Las generaciones del 2009 y 2013 tuvieron frecuencias alélicas relativamente constantes, ocasionando así que el método temporal no pudiera detectar deriva genética y no generará un valor puntual de Ne . Sin embargo, la reducción de $F-Ne$ al incluir la generación del 2017 implica que, a pesar de que la población ha mantenido los alelos que componen su acervo genético, sí ha habido fluctuaciones en las frecuencias relativas. Estos cambios en las frecuencias alélicas pueden explicarse debido a un muestreo insuficiente, a la alta varianza en el éxito reproductivo de la especie (Hedrick, 2005) o una combinación de ambas.

La Curvina Golfina es una especie que presenta una típica curva de supervivencia tipo III. Cada hembra de la especie puede liberar más de un millón de oocitos maduros en un único evento de desove (Gherard et al., 2013). Usando un valor de 1.54 millones de individuos adultos como tamaño censal mínimo y asumiendo igualdad en la proporción de sexos (Román-Rodríguez, 2000), potencialmente, una sola cohorte de adultos podría producir hasta 770 mil millones de huevos fecundados. Estas enormes tasas de fecundidad en peces son balanceadas por altas tasas de mortalidad en las etapas de huevo y larva (Bailey y Houde, 1989; Dahlberg, 1979). Por lo tanto, solamente una fracción de la descendencia sobrevive a etapa adulta provocando una alta varianza en el éxito reproductivo individual. Es decir, el azar puede ocasionar

que la descendencia que sobrevive para reemplazar a la población adulta provenga del total de organismos parentales o solamente de una fracción.

Como consecuencia de esta alta varianza en el éxito reproductivo, se esperan bajos tamaños efectivos y bajas razones N_e/N_c debido a que el azar puede ocasionar que la descendencia no represente totalmente el acervo genético de la población reproductiva (Hedrick, 2005). Este fenómeno ha sido demostrado empírica y experimentalmente en otras especies con estrategias r , tales como la ostra japonesa (*Crassostrea gigas*; Hedgecock, 1994; Boudry et al., 2002) y la Trucha Arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*; Araki et al., 2007). Sin embargo, una alta varianza en el éxito reproductivo también implica que por azar en algunas ocasiones la contribución de cada parental a la progenie se produzca de forma más homogénea. Esto ocasiona una distribución más aleatoria de los alelos, disminuye las señales de deriva genética y aumenta el N_e de dicha cohorte. Este fenómeno explicaría el aumento de $LD-N_e$ en la cohorte del 2017. Así mismo, si la población pasa de una generación en la que la descendencia no representa de forma homogénea el acervo genético de los reproductores a una generación en la que sí lo hace, se producirían cambios en las frecuencias alélicas de una generación a otra. Finalmente, estos cambios ocasionarían un $F-N_e$ reducido al comparar las frecuencias alélicas de ambas generaciones.

Una población que experimenta generaciones sucesivas con baja representación parental debido a la alta varianza del éxito reproductivo puede experimentar una drástica reducción en su N_e . La Curvina Golfina tiene la ventaja de presentar generaciones traslapadas y ser desovadora múltiple (Gherard et al., 2013), factores que amortiguan lo anterior y ayudan a aumentar su N_e (Turner et al., 2002) y mantener su diversidad genética. Pero que también implican que las estimaciones de N_e pueden estar subestimadas al romper el supuesto de generaciones discretas.

El desequilibrio de ligamiento es un método que evalúa el N_e de endogamia (N_{e_i}), mientras que el cambio en las frecuencias alélicas considera el N_e de varianza (N_{e_v}). Típicamente, el cálculo de estos parámetros genera el mismo valor y suelen emplearse de forma indistinta (Frankham et al., 2002); sin embargo, los resultados de este estudio indican que la población de la Curvina Golfina presentó una relación negativa entre los valores de estos (simultáneamente aumento de N_{e_i} y descenso de N_{e_v}). Se desconoce si la alta varianza en el éxito reproductivo, por sí sola, puede explicar dicho comportamiento. No obstante, estos resultados sugieren que no es correcto emplear de forma indistinta las diferentes estimaciones de N_e , al menos en poblaciones con estrategias reproductivas r . Además, se recomienda que al realizar estudios demográficos que se basen en N_e , se realice una estimación de ambos tipos de N_e . Lo anterior con el fin de describir la dinámica evolutiva de la población de forma más completa.

La primera evidencia de que la Curvina Golfina presenta un *Ne contemporáneo* elevado es la ausencia del límite superior del intervalo de confianza con los diferentes métodos empleados. Este patrón se observa en otras estimaciones altas de *Ne* (Hauser et al., 2002; Poulsen et al., 2006; Ruggeri et al., 2012; Turner et al., 2002; Valenzuela-Quiñonez et al., 2014). La alta varianza asociada a la estimación de *Ne* indica pocas señales de deriva genética en la población (Hare et al., 2011; Palstra y Ruzzante, 2008). Por otro lado, las estimaciones puntuales de *Ne* mediante desequilibrio de ligamiento y cambios en las frecuencias alélicas describen un *Ne* superior a los 1,000 individuos en ambos casos. Este valor duplica el tamaño efectivo poblacional mínimo viable (MVPNe) de 500 sugerido por Frankham (1995) y empleado como regla de decisión en varias estimaciones de *Ne* en pesquerías (Haffray et al., 2012; Heath et al., 2002; Riccioni et al., 2010; Ruggeri et al., 2012). Esto indica que la Curvina Golfina es poco susceptible a la pérdida de diversidad por deriva genética y muy poco susceptible a una reducción en su adecuación debido a depresión por endogamia.

Al comparar el *Ne contemporáneo* de la Curvina Golfina con especies similares (Anexo J), se observa que está dentro de los valores más altos. De forma general, las referencias consultadas indican que deben tomarse medidas precautorias cuando las estimaciones se encuentran en los cientos (Alò y Turner, 2005; Heath et al., 2002), mientras que al encontrarse en escalas de miles, en general, se coincide con riesgos bajos para la persistencia de la población debido a baja diversidad genética (Hoarau et al., 2005; Ruggeri et al., 2012). Este hecho, es congruente con lo discutido previamente respecto a la diversidad genética de la especie y no sugiere elevar a una categoría de conservación de mayor riesgo a esta especie.

De forma particular, el del *Ne* de la Totoaba calculado por desequilibrio de ligamiento es muy cercano al observado en la Curvina Golfina (Valenzuela-Quiñonez et al., 2014). Para ambas se estimó un *Ne* de 2,600 individuos aproximadamente, el cual no sugiere alerta sobre la persistencia a largo plazo de ambas poblaciones.

El método de MsVar1.3 también se usó para generar una estimación de *Ne contemporáneo*. En este caso, el valor observado es menor que el estimado con los otros métodos antes descritos. Usando este método, la media de *Ne* fue de 550 en la Curvina Golfina (Tabla 11) y, por lo tanto, es solamente un poco más alto que el MVPNe. Este resultado sigue siendo superior a MVPNe, pero sugiere que, sin un manejo adecuado, la estocasticidad genética podría volverse un factor de riesgo en el estado de conservación de la especie. En comparación, el *Ne* observado en la Totoaba con este método es de 2,669 (Valenzuela-Quiñonez et al., 2014). Esta estimación tan cercana a MVPNe podría ser una señal más de advertencia, por lo que se debe

de continuar el monitoreo y las regulaciones implementadas en la pesquería para evitar una disminución en la diversidad genética.

Finalmente, al interpretar las estimaciones de Ne/Nc en la Curvina Golfina (0.0017 empleando $LD-Ne$ y 0.000765 con $F-Ne$) se debe de considerar que el valor de 1.54 millones de individuos empleado como Nc no representa la abundancia total de la especie, sino únicamente la abundancia pico durante un evento de agregación. A pesar de que se desconoce la abundancia total de la especie, es muy probable que sea muy superior a 1.54 millones de individuos. Esto se debe a que se extraen entre 1.5 y 1.8 millones de individuos anualmente (Erisman et al., 2012). Conociendo esto, se deduce que el valor real de Ne/Nc debe ser menor a los aquí estimados y que éstos deben considerarse como valores máximos. Una mayor certidumbre se podría alcanzar con un estudio de captura-recaptura en la población, tal y como lo recomiendan Rowell y colaboradores (2017), el cual determinaría el número de veces que los peces desovan por marea y si estos mismos regresan o no en las mareas siguientes.

La proporción Ne/Nc es un parámetro reconocidamente útil en especies estrategias reproductivas k en el cual dicho valor se mantiene temporalmente relativamente constante por especie (Luikart et al., 2010). Esto permite inferir Ne al estimar Nc o viceversa (Luikart et al., 2010; Miller y Waits, 2003). Además, cuando estas poblaciones experimentan cambios en su éxito reproductivo, el monitoreo de este parámetro permite identificar reducciones en Ne sin que se presenten cambios en Nc . Este fenómeno es conocido como cuellos de botella crípticos (Luikart et al., 2010).

Debido a la relación negativa entre Ne/Nc y Nc (Palstra y Fraser, 2008), la primera produce estimaciones muy pequeñas y con altas varianzas cuando se realiza en poblaciones grandes como las de pesquerías (Hutchinson et al., 2003; Alò y Turner, 2005; Gomez-Uchida y Banks, 2006). Por ejemplo, en el sciánido *Sciaenops ocellatus* en el norte del Golfo de México se encuentra cerca de 0.001 (Turner et al., 2002).

Las interpretaciones para el manejo de pesquerías de la razón Ne/Nc son contrastantes. Mientras algunas referencias no muestran preocupación basándose únicamente en un alto valor de Ne (Horaue et al., 2005; Poulsen et al., 2006; Riccioni et al., 2010), otras consideran que las poblaciones son susceptibles a pérdida de diversidad por deriva genética debido a un valor bajo de Ne/Nc independientemente de que tan grande sea el valor de Ne (Gomez-Uchida y Banks, 2006; Saillant y Gold, 2006; Turner et al., 2002). La Curvina Golfina presentó estimaciones de esta razón que coinciden con lo esperado en un pez con una estrategia reproductiva r . Por lo tanto, es claro que en esta especie Ne representa solamente una pequeña fracción de la abundancia total.

Una curva de supervivencia tipo III y tamaños poblacionales en escala de millones explica porque en las pesquerías de escama, los valores de N_e suelen ser varias órdenes de magnitud menores a N_c . Lo anterior genera varias preguntas con respecto a estos parámetros en estas especies. ¿Qué tan frecuente es encontrar valores tan bajos de N_e/N_c en ellas? ¿Si el N_e de una población es alto, pero presenta una razón N_e/N_c baja, dicha población presenta riesgo de experimentar pérdida de diversidad genética por deriva? ¿Qué valor de N_e/N_c esperaríamos obtener en una población semejante a las de las pesquerías pero que nunca ha experimentado un aprovechamiento? Responder estas preguntas ayudará a diseñar estrategias de manejo para estos recursos con este parámetro tan útil en especies con estrategias k .

4.3 Eventos demográficos históricos en la Curvina Golfina

Los valores identificados con el N_e de largo plazo de N_{ei} se encuentran en el mismo orden de magnitud que las estimaciones de N_e contemporáneo, pero estas últimas son más elevadas. Las diferencias entre ambos estimadores sugieren que la población de la Curvina Golfina ha presentado una reducción aproximada del 50% de su abundancia desde su punto de coalescencia o hace $4N_e$ generaciones (Hare et al., 2011).

Esta reducción histórica en la abundancia de la Curvina Golfina fue confirmada mediante el método de MsVar 1.3. A pesar de que los intervalos de credibilidad al 90% de N_e contemporáneo y N_e histórico se solapan, el factor de Bayes apoya fuertemente esta reducción (Tabla 11). Este $BF_{Reducción}$ de un valor infinito indica que en ninguna de las 18,000 iteraciones del escenario de equilibrio demográfico se presentó un resultado en que el N_e contemporáneo fuera mayor o igual que el N_e histórico. Además, la curva de probabilidad posterior de ΔN_e no presentó ningún valor en cero, indicando que ninguna de las 360,000 iteraciones totales describe un escenario de equilibrio o de crecimiento poblacional (Figura 7). Esto indica una fuerte evidencia de una reducción poblacional, sin embargo, las estimaciones presentaron mucha incertidumbre sobre la magnitud y el tiempo de dicho evento. Lo anterior es evidente debido a la varianza tan amplia de dichos parámetros (Tabla 11).

El evento más probable de reducción demográfica descrito por MsVar se encuentra alrededor de 50,000 organismos efectivos (Figura 7). Una reducción de este tipo representa un cambio muy drástico en la abundancia de la población. Sin embargo, los valores de diversidad genética y el N_e contemporáneo de la Curvina Golfina no son bajos. Por lo tanto, pese a la alta diversidad genética de la Curvina Golfina, es

probable que históricamente la población tuviera valores más altos junto con una abundancia más elevada que la actual.

Por otro lado, los resultados generados con DIYABC sugieren una mayor probabilidad de un escenario de reducción del 60% aproximadamente en una escala de tiempo superior a las 5,000 generaciones; es decir, en una escala de tiempo alrededor de las decenas de miles de años. Este resultado es congruente con lo descrito por el *Ne de Nei* y con la evidencia de un cuello de botella histórico seguido de crecimiento poblacional reciente descrito por los haplotipos mitocondriales de la población (Ríos-Medina, 2012; Sunnucks, 2000).

En este contexto, el cuello de botella demográfico observado por Ríos-Medina (2012) podría situarse temporalmente en una escala de tiempo que no es observada por las pruebas de cuellos de botella recientes, pero sí por estos modelos coalescentes. Escalas de tiempo que son mayores al marco temporal de las presiones de antropogénicas sobre la población.

Este escenario es congruente con las evidencias arqueológicas descritas por Mitchell et al. (2015). Estos autores realizaron un análisis en sitios arqueológicos de restos biológicos dejados por los concheros de Puerto Peñasco, Sonora entre 4,500 y 500 años AC. Se reporta la presencia de otolitos de sciánidos del Alto Golfo de California como *Totoaba macdonaldi*, *Cynoscion xanthulus*, *Cynoscion parvipinnis* y *Micropogonias megalops*, pero a pesar de su actual abundancia, no se identificó ningún otolito de la Curvina Golfina.

Diferentes hipótesis se pueden plantear para explicar el cambio demográfico que experimentó la Curvina Golfina. En primer lugar, la población pudo responder a cambios climáticos bruscos experimentados en los últimos 20,000 años. Esta escala de tiempo coincide con el cuello de botella histórico detectado en *Totoaba macdonaldi* (Valenzuela-Quiñonez et al., 2014), el cual posiblemente se relaciona con la presencia de eventos climáticos a gran escala como el máximo de la última glaciación.

Al final de la glaciación, el nivel del mar presentó un rápido aumento durante la transición Pleistoceno-Holoceno (hace 12,000 a 6,000 años) debido al derretimiento de los glaciares (Smith et al., 2011), seguido de un escenario dinámico en el Alto Golfo de California, con tormentas frecuentes en respuesta a cambios océano-atmosféricos (como eventos El Niño-Oscilación del Sur) durante el Holoceno medio al tardío (Redmond et al., 2002).

Finalmente, es posible que la Curvina Golfina sea una especie cuya dinámica demográfica natural se encuentre sujeta a episodios periódicos de extinción y recolonización. Esta dinámica, evidenciada en otras especies de importancia pesquera (Grant y Bowen, 1998), ocasionaría de forma constante una baja proporción N_e/N_c como la cuantificada en la Curvina Golfina y explicaría varios de los fenómenos demográficos observados. Por ejemplo, la ausencia de otolitos en los registros de los concheros, el colapso de la pesquería entre las décadas de los sesentas y los noventas, la abundancia censal tan alta que actualmente presenta la especie y las ramas de coalescencia de haplotipos mitocondriales cortas que describen el escenario demográfico identificado por Ríos-Medina (2012).

Las hipótesis planteadas no son mutuamente excluyentes ni deben considerarse como las únicas para explicar este aparente colapso poblacional histórico de la población. Pero con evidencia de que la Curvina Golfina ha experimentado, al menos en una ocasión, una drástica reducción en su abundancia se refuerza la categoría de Vulnerabilidad de esta pesquería. Con este antecedente, una sobreexplotación podría amplificar el efecto de una reducción y comprometer la capacidad de adaptación a largo plazo de la población, ya que, que una vez reducida la diversidad genética, las tasas de mutación bajas dificultan recuperar su estado anterior *de novo*.

4.4 Sugerencia para el manejo pesquero de la Curvina Golfina

Recientemente, mediante el uso de los indicadores de sustentabilidad pesqueros de Froese (2004), se determinó que la dinámica de la pesquería de la Curvina Golfina describe un escenario susceptible al colapso (Mendivil-Mendoza et al., 2018). A pesar de esto, la evidencia generada en este trabajo no sugiere que los factores genéticos de la población de la Curvina Golfina sean un motivo de preocupación inmediata para su conservación o que éstos hayan sido drásticamente afectados por la pesquería. Por otro lado, la observación de un N_e *coalescente* (MsVar 1.3) ligeramente por encima de $MVPN_e$ sugiere que tampoco es recomendable aumentar las tasas de captura de la Curvina Golfina, o se podría comprometer la diversidad genética de este recurso.

La pesquería de la Curvina Golfina es la más importante de la región debido a que es la única con un permiso de explotación a nivel federal (Mendivil-Mendoza et al., 2018). Esto provoca que se cubran las necesidades económicas de las comunidades pesqueras del Alto Golfo de California, principalmente con

base en este único recurso. Una forma de reducir la susceptibilidad al colapso de esta pesquería es mediante la reducción de sus tasas de captura y una diversificación del mercado.

Además de la Curvina Golfina y el Chano Norteño, la Totoaba comparte la importancia histórica de las pesquerías de escama en esta zona incluso, fue el valor económico de la pesquería de la Totoaba lo que permitió el surgimiento de los campos pesqueros (Bahre et al., 2000). Esta especie presenta una diversidad genética, un tamaño efectivo poblacional y una demografía histórica similares a los de la Curvina Golfina (Valenzuela-Quiñonez et al., 2014). La diferencia más importante observada en la diversidad genética entre estas especies fue la estimación de N_e empleando el modelo Bayesiano de MsVar 1.3. En esta prueba la Curvina Golfina obtuvo un valor de N_e de tan solo una quinta parte del observado en la Totoaba (Valenzuela-Quiñonez et al., 2014), por lo que incluso la diversidad genética puede ser más baja en la especie que se está explotando que aquella que se está protegiendo.

A diferencia de la susceptibilidad al colapso pesquero de la Curvina Golfina (Mendivil-Mendoza et al., 2018). Valenzuela-Quiñonez y colaboradores (2015) concluyen que las características generales de historia de vida de la Totoaba no han cambiado desde los años sesentas y además, que muestra señales positivas de recuperación. Por lo tanto la vulnerabilidad de la Curvina Golfina podría reducirse mediante el aprovechamiento económico legal y regulado de la Totoaba. El alto valor económico de las vejigas natatorias de la Totoaba, de hasta 5,000 dólares americanos por kilogramo (Valenzuela-Quiñonez et al., 2015), permitiría sustituir económicamente una parte de la producción pesquera de la Curvina Golfina. La evidencia genética de ambas especies no sugiere algún impedimento para el aprovechamiento regulado y monitoreado de ambas, ocasionando así que la presión de extracción se repartiera entre ambas especies.

Finalmente, otra propuesta que podría reducir la vulnerabilidad de la Curvina Golfina sería el fomento a la acuicultura o maricultura de esta especie, tanto con fines de producción de alimentos, como para suplementar a la población silvestre. Esta estrategia ha sido implementada de forma eficiente en otros sciánidos (Arnold, 1988; Hervas et al., 2010; True et al., 1997).

4.5 Consideraciones metodológicas

En el presente estudio se encontró que seis de los 15 microsatélites empleados presentaron señales de alelos nulos. Sin embargo, no se eliminó del análisis ninguno de ellos por las siguientes razones. En primer

lugar, entendiendo cada una de las cohortes como un muestreo independiente de la población. No se esperaría que un alelo nulo, es decir, una mutación en alguna región reconocida por los cebadores, apareciera o desapareciera en diferentes muestreos del acervo genético de la población. No se observó en ninguno de los 15 loci dicha señal simultáneamente en las tres muestras.

En segundo lugar, se tendría más evidencia de una señal de alelos nulos al observarse individuos que hayan sido genotipificados para todos los loci excepto aquel se sospeche existan estas mutaciones. Se esperarían estos individuos al haber alelos nulos debido a que corresponderían aquellos a organismos que coincidirían en heredar esta mutación en ambas cromosomas. Los 187 individuos con los que se realizaron estos análisis fueron exitosamente genotipificados para los 15 microsátelites, por lo que la base de datos carece de datos faltantes y, por lo tanto, de homocigotos para esta mutación.

La señal de alelos nulos atribuida a un déficit de heterocigotos pareciera ser causada por el tamaño de muestra. La alta riqueza alélica que presentaron algunos loci provoca que, aunque se realice un muestreo que incluya la mayoría de los alelos, difícilmente podrán registrarse todas las combinaciones que estos pueden formar al asociarse en genotipos. Dado que las frecuencias esperadas de Hardy-Weinberg consideran la frecuencia de cada uno de estos genotipos resulta lógico que las muestras presenten déficit de heterocigotos. Un mayor tamaño de muestra ayudaría a representar de forma más precisa las frecuencias relativas reales de los alelos y registrar una mayor proporción de genotipos multilocus. Sin embargo, el esfuerzo de muestreo no fue tan reducido para describir la diversidad genética, debido a que los resultados de estos parámetros fueron muy similares en los tres períodos de muestreo (2009, 2013 y 2017). Esto lo sustenta la ausencia de estructura temporal entre cohortes (Anexo D).

En cuanto a las estimaciones de *Ne contemporáneo*, pareciera que el esfuerzo de muestro también limitó la precisión de dichos resultados. Esto lo evidencia, la ausencia del intervalo superior de confianza en las estimaciones. Todos los métodos genéticos que evalúan *Ne* miden una señal que se vuelve más débil en poblaciones grandes (por ejemplo: desequilibrio de ligamiento o varianza en las frecuencias alélicas) y esto provoca una mayor varianza en los estimadores mientras aumenta el valor de *Ne* (Hill, 1981; Hare et al., 2011; Palstra y Ruzzante, 2008). En consecuencia, para poder detectar esta pequeña señal en poblaciones grandes se debe de ampliar el esfuerzo de muestro.

Las estimaciones de *Ne* mediante MsVar 1.3 también presentaron altas varianzas. Al menos dos razones pudieron haber provocado lo anterior (Girod et al. 2011). En primer lugar, la precisión en las estimaciones realizadas por este método depende, en gran medida, de la varianza asociada a las distribuciones *a priori*,

ya que no se cuentan con datos respecto a la abundancia histórica de la especie, se emplearon distribuciones previas poco informativas. En segundo lugar, el modelo jerárquico de MsVar 1.3 también puede disminuir la precisión en las estimaciones. La jerarquización con la que se estiman los hiperparámetros ($N0$, $N1$, μ y T) implica que se suma la incertidumbre asociada a cada locus individual. Por lo tanto, es posible que las altas varianzas registradas se deban a las diferencias en la diversidad genética evaluada por los 15 loci.

Para aumentar la precisión en las estimaciones de N_e , Palstra y Ruzzante (2008) recomiendan un muestreo que sea de al menos del 10% del N_e de la población. Estos autores explican que un muestreo de este tipo sería el suficiente para maximizar la varianza producida por deriva genética experimentada por la población y reducir aquella asociada al muestreo. Con una media de 2,618 individuos efectivos mediante desequilibrio de ligamiento por cohorte, se recomienda aproximadamente de un muestreo de 250 individuos por cohorte.

Con este tamaño de muestra, y para el caso de futuros monitoreos de la pesquería de la Curvina Golfina se recomienda realizar una transición a los análisis mediante tecnologías de secuenciación masiva. La inversión en un mayor número de muestras redundante en una mayor precisión asociada a la estimación de parámetros como N_e . Además, al trabajar un alto número de muestras se vuelve eficiente el uso de las tecnologías de secuenciación masiva y a la larga el costo por individuo se ve reducido en comparación a las técnicas tradicionales (Campbell et al., 2014).

En específico, se recomienda el uso de la técnica de secuenciación asociada a sitios de restricción o RADseq (Davey y Blaxter, 2011) o el de genotipificación por miles por secuenciación o GT-seq (Campbell et al., 2014). Estas técnicas permiten genotipificar simultáneamente un alto número de individuos y con diferentes marcadores moleculares a la vez. Lo último permitiría no solo dar seguimiento a los análisis de microsatélites, sino incorporar otros marcadores como haplotipos mitocondriales o polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs).

Capítulo 5. Conclusiones

- La diversidad genética y el *Ne contemporáneo* de la población indican que la estocasticidad genética no compromete de forma inmediata la conservación de este recurso.
- No se evidenciaron señales de un cuello de botella reciente experimentados por la población contrario al colapso de su pesquería en los años sesentas. Lo anterior, sugiere que este fenómeno no fue provocado por una reducción tan drástica en la abundancia de la población que afectara su diversidad genética.
- Se observó un estimado Bayesiano de *Ne contemporáneo* solo ligeramente por arriba del límite recomendado para evitar pérdida de diversidad genética por deriva. Por lo tanto, bajo una filosofía precautoria se recomienda mantener la categoría de conservación de Vulnerabilidad de la especie.
- El *Ne contemporáneo* presentó drásticas diferencias entre las cohortes muestreadas posiblemente atribuido a la alta varianza en el éxito reproductivo de la especie. Se observó, además, que la población presentó simultáneamente un incremento en el *Ne de endogamia (Ne_i)* y una reducción en el *Ne de varianza (Ne_v)*
- La estimación de *Ne/Nc* presentada es congruente con estudios en otras especies con curvas de supervivencia tipo III en el que *Ne* fue órdenes de magnitud menor que *Nc*. Se recomienda realizar estudios que determinen la interpretación de *Ne/Nc* con fines de manejo, y la forma en que se relaciona con la deriva genética.
- Los tres métodos para evaluar *Ne histórico* sugieren un cuello de botella fuera del marco temporal de la pesquería. El escenario más probable de este cambio demográfico es de una reducción de alrededor del 50% del *Ne* y en un tiempo estimado superior a las 5,000 generaciones. Esta escala temporal coincide con eventos climáticos a gran escala del Pleistoceno y su transición al Holoceno, además de que la Curvina Golfina podría experimentar episodios periódicos de colonización y extinción.

Literatura citada

- Aljanabi, S. M., Martínez, I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*. 25(22). 4692-4693.
- Alò, D., Turner, T. F. 2005. Effects of habitat fragmentation on effective population size in the endangered Rio Grande silvery minnow. *Conservation Biology*. 19(4). 1138-1148.
- Amos, W., Hoffman, J. I., Frodsham, A., Zhang, L., Best, S., Hill, A. V. S. 2007. Automated binning of microsatellite alleles: problems and solutions. *Molecular Ecology Resources*. 7(1). 10-14.
- Anderson, E. C. 2005. An efficient Monte Carlo method for estimating N_e from temporally spaced samples using a coalescent-based likelihood. *Genetics*. 170(2). 955-967.
- Anderson, J. D., Karel, W. J. 2010. Population genetics and dynamics of spotted seatrout in the estuarine waters of Texas. *Fisheries and Aquaculture Journal*. FAJ-2. 1-19.
- Araki, H., Waples, R. S., Ardren, W. R., Cooper, B., Blouin, M. S. 2007. Effective population size of steelhead trout: influence of variance in reproductive success, hatchery programs, and genetic compensation between life-history forms. *Molecular Ecology*. 16(5). 953-966.
- Archangi, B., Chand, V., Mather, P. B. 2009. Isolation and characterization of 15 polymorphic microsatellite DNA loci from *Argyrosomus japonicus* (mulloway), a new aquaculture species in Australia. *Molecular Ecology Resources*. 9(1). 412-414.
- Arnold, C. R. 1988. Controlled year-round spawning of red drum *Sciaenops ocellatus* in captivity. En: Arnold, C. R., Holt, G. J., Thomas, P. (Eds.). *Red Drum Aquaculture Proceedings of A Symposium on the Culture of Red Drum and Other Warm Water Fishes*. Contributions in marine science supplement. Volumen 30. Marine Science Institute. Port Aransas. pp. 65-70.
- Bahre, C. J., Bourillón, L., Torre, J. 2000. The Seri and commercial Totoaba fishing (1930-1965). *Journal of the Southwest*. 42(3). 559-579.
- Bailey, K. M., Houde, E. D. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. En: Blaxter, J., Douglas, B. (Eds.). *Advances in marine biology*. Volumen 25. Academic Press. San Diego. pp. 1-83.
- Beaumont, M. A. 1999. Detecting population expansion and decline using microsatellites. *Genetics*. 153(4). 2013-2029.
- Berthier, P., Beaumont, M. A., Cornuet, J. M., Luikart, G. 2002. Likelihood-based estimation of the effective population size using temporal changes in allele frequencies: a genealogical approach. *Genetics*. 160(2). 741-751.
- Blandon, I. R., Morales, C., Vega, R. R., Overath, R. D., Stunz, G. W., Ward, R. 2011. Development of primers for 29 microsatellite loci in spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus*). *Conservation Genetics Resources*. 3(1). 123-126.
- Boudry, P., Collet, B., Cornette, F., Hervouet, V., Bonhomme, F. 2002. High variance in reproductive success of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*, Thunberg) revealed by microsatellite-based parentage analysis of multifactorial crosses. *Aquaculture*. 204(3-4). 283-296.

- Brusca, R. C., Álvarez-Borrego, S., Hastings, P. A., Findley, L. T. 2017. Colorado River flow and biological productivity in the Northern Gulf of California, Mexico. *Earth-Science Reviews*. 164. 1-30.
- Campbell, N. R., Harmon, S. A., Narum, S. R. 2015. Genotyping-in-Thousands by sequencing (GT-seq): A cost effective SNP genotyping method based on custom amplicon sequencing. *Molecular ecology resources*. 15(4). 855-867.
- Celis-Hernández, A. K. 2015. Shellfish Meet Otoliths in Shell Midden Archaeology of the Gulf of California, Mexico. *Pacific Coast Archaeological Society Quarterly*. 51(1). 59-70.
- Chao, N. L. 1995. Sciaenidae: Corvinas, barbiches, bombaches, corvinatas, corvinetas, corvinillas, lambes, pescadillas, roncachos, verrugatos. En: Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E., Niem, V. H. (Comps.). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental. Volumen III. Vertebrados. Parte 2. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma. pp. 1427-1518.
- Chao, L., Espinosa, H., Findley, L., van der Heiden, A. 2010. *Cynoscion othonopterus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010. Consultado el 11 de julio de 2018, de <http://www.iucnredlist.org/details/183682/0>
- Chapman, R. W., Ball, A. O., Mash, L. R. 2002. Spatial homogeneity and temporal heterogeneity of red drum (*Sciaenops ocellatus*) microsatellites: effective population sizes and management implications. *Marine Biotechnology*. 4(6). 589-603.
- Chen, W., Cheng, Q. 2013. Development of thirty-five novel polymorphic microsatellite markers in *Pseudosciaena polyactis* (Perciformes: Sciaenidae) and cross-species amplification in closely related species, *Pseudosciaena crocea*. *Biochemical Systematics and Ecology*. 47. 111-115.
- CIRVA (Comité Internacional para la Recuperación de la Vaquita). 2016. Report of the 7th meeting of the International Committee for the Recovery of the Vaquita. Ensenada: SEMARNAT.
- Cisneros-Montemayor, A. M., Cisneros-Mata, M. A., Harper, S., Pauly, D. 2013. Extent and implications of IUU catch in Mexico's marine fisheries. *Marine Policy*. 39. 283-288.
- Cordes, J. F., Graves, J. E. 2003. Investigation of congeneric hybridization in and stock structure of weakfish (*Cynoscion regalis*) inferred from analyses of nuclear and mitochondrial DNA loci. *Fishery Bulletin*. 101(2). 443-450.
- Cornuet, J. M., Luikart, G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*. 144(4). 2001-2014.
- Cornuet, J. M., Pudlo, P., Veyssier, J., Dehne-Garcia, A., Gautier, M., Leblois, R., Marin, J. M., Estoup, A. 2014. DIYABC v2. 0: a software to make approximate Bayesian computation inferences about population history using single nucleotide polymorphism, DNA sequence and microsatellite data. *Bioinformatics*. 30(8). 1187-1189.
- Cornuet, J. M., Santos, F., Beaumont, M. A., Robert, C. P., Marin, J. M., Balding, D. J., Guillemaud, T., Estoup, A. 2008. Inferring population history with DIYABC: a user-friendly approach to approximate Bayesian computation. *Bioinformatics*, 24(23), 2713-2719.

- Cornuet, J. M., Ravigné, V., Estoup, A. 2010. Inference on population history and model checking using DNA sequence and microsatellite data with the software DIYABC (v1. 0). *Bmc Bioinformatics*. 11(1). 401.
- Costello, C., Gaines, S. D., Lynham, J. 2008. Can catch shares prevent fisheries collapse? *Science*. 321(5896). 1678-1681.
- D'Anatro, A., Pereira, A. N., Lessa, E. P. 2011. Genetic structure of the white croaker, *Micropogonias furnieri* Desmarest 1823 (Perciformes: Sciaenidae) along Uruguayan coasts: contrasting marine, estuarine, and lacustrine populations. *Environmental Biology of Fishes*. 91(4). 407.
- Dahlberg, M. D. 1979. A review of survival rates of fish eggs and larvae in relation to impact assessments. *Marine Fisheries Review*. 41(3). 1-12.
- Davey, J. W., Blaxter, M. L. 2010. RADSeq: next-generation population genetics. *Briefings in Functional Genomics*. 9(5-6). 416-423.
- DeWoody, J. A. y Avise, J. C. 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals. *Journal of Fish Biology*. 56(3). 461-473.
- Do, C., Waples, R. S., Peel, D., Macbeth, G. M., Tillett, B. J., Ovenden, J. R. 2014. NeEstimator v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Molecular Ecology Resources*. 14(1). 209-214.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2007. NORMA Oficial Mexicana, NOM-063-PESC-2005, pesca responsable de Curvina Golfina (*Cynoscion othonopterus*) en aguas de jurisdicción federal del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado. Especificaciones para su aprovechamiento. Ciudad de México: Autor.
- Earl, D. A., vonHoldt, B. M. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*. 4(2). 359-361.
- Ellegren, H. 2000. Microsatellite mutations in the germline: implications for evolutionary inference. *Trends in Genetics*. 16(12). 551-558.
- Erisman, B. E., Aburto-Oropeza, O., Gonzalez-Abraham, C., Mascareñas-Osorio, I., Moreno-Báez, M., Hastings, P. A. 2012. Spatio-temporal dynamics of a fish spawning aggregation and its fishery in the Gulf of California. *Scientific Reports*. 2.
- Erisman, B. E., Allen, L. G., Claisse, J. T., Pondella, D. J., Miller, E. F., Murray, J. H. 2011. The illusion of plenty: hyperstability masks collapses in two recreational fisheries that target spawning aggregations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 68(10). 1705-1716.
- Erisman, B. E., Apel, A., Fujita, R., MacCall, A. 2013. The influence of variations in life-history parameters on a virtual population analysis of the Gulf Corvina (*Cynoscion othonopterus*). *Scripps Institution of Oceanography*. San Diego
- Erisman, B. E., Apel, A. M., MacCall, A. D., Román, M. J., Fujita, R. 2014. The influence of gear selectivity and spawning behavior on a data-poor assessment of a spawning aggregation fishery. *Fisheries research*. 159. 75-87.

- Erisman, B. E., Paredes, G., Mascareñas-Osorio, I., Aburto-Oropeza. 2009. Preliminary report on the Gulf Corvina. *Cynoscion othonopterus*. University of California at San Diego. San Diego.
- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*. 14(8). 2611-2620.
- Excoffier, L., Lischer, H. E. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. 10(3). 564-567.
- Fagan, W. F., Holmes, E. E. 2006. Quantifying the extinction vortex. *Ecology Letters*. 9(1). 51-60.
- Farias, I. P., Muniz, L. B., Astolfi-Filho, S., Sampaio, I. 2006. Isolation and characterization of DNA microsatellite primers for *Cynoscion acoupa*, the most exploited sciaenid fish along the coast of Brazil. *Molecular Ecology Resources*. 6(3). 660-663.
- Frankham, R. 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetics Research*. 66(2). 95-107.
- Frankham, R., Briscoe, D. A., Ballou, J. D. 2002. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press. Cambridge.
- Froese, R. 2004. Keep it simple: three indicators to deal with overfishing. *Fish and Fisheries*. 5(1). 86-91.
- Futuyma, D. J. 2005. Evolution. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts.
- García de León, F. J., Valles-Jimenez, R., Shaw, K., Ward, R., de Anda Montañez, J. A., Delgado, M. M. 2010. Characterization of fourteen microsatellite loci in the endemic and threatened Totoaba (*Totoaba macdonaldi*) from the Gulf of California. *Conservation Genetics Resources*. 2(1). 219-221.
- Garza, J. C., Williamson, E. G. 2001. Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology*. 10(2). 305-318.
- Gelman, A., Rubin, D. B. 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*. 457-472.
- Germán-Cruz, J. A. 2007. Análisis Socioeconómico de la Producción Pesquera de Curvina Golfina (*Cynoscion othonopterus*) en el Alto Golfo de California. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de la Sierra. 79 pp.
- Gherard, K., Erisman, B. E., Rowel, K., Allen, L. G. 2013. Growth, development and reproduction of Gulf corvina *Cynoscion othonopterus*. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. 112. 1-18.
- Girod, C., Vitalis, R., Leblois, R., Fréville, H. 2011. Inferring population decline and expansion from microsatellite data: a simulation-based evaluation of the MsVar method. *Genetics*. 188(1). 165-179.
- Grant, W. A. S., Bowen, B. W. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*. 89(5). 415-426.

- Gomez-Uchida, D., Banks, M. A. 2006. Estimation of effective population size for the long-lived darkblotched rockfish *Sebastes crameri*. *Journal of Heredity*. 97(6). 603-606.
- Goudet, J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversity and fixation indices (version 2.9. 3). Consultado el 16 de abril de 2018 de <https://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S., Chaumeil, P., Léger, P., Lepais, O., Lepoittevin, C., Malausa, T., Revardel, E., Salin, F., Petit, R. J. 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources*. 11(4). 591-611.
- Haffray, P., Malha, R., Ould Taleb Sidi, M., Prista, N., Hassan, M., Castelnaud, G., Karahan-Nomm, B., Gamsiz, K., Sadek, S., Bruant, J-S., Balma, P., Bonhomme, F. 2012. Very high genetic fragmentation in a large marine fish, the meagre *Argyrosomus regius* (Sciaenidae, Perciformes): impact of reproductive migration, oceanographic barriers and ecological factors. *Aquatic Living Resources*. 25(2). 173-183.
- Hare, M. P., Nunney, L., Schwartz, M. K., Ruzzante, D. E., Burford, M., Waples, R. S., Ruegg, K., Palstra, F. 2011. Understanding and estimating effective population size for practical application in marine species management. *Conservation Biology*. 25(3). 438-449.
- Hardin, G. 1968. The tragedy of the commons. *Science*. 162(3859).
- Hauser, L., Adcock, G. J., Smith, P. J., Ramírez, J. H. B., Carvalho, G. R. 2002. Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99(18). 11742-11747.
- Heath, D. D., Busch, C., Kelly, J., Atagi, D. Y. 2002. Temporal change in genetic structure and effective population size in steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Molecular Ecology*. 11(2). 197-214.
- Hedgecock, D. 1994. Does variance in reproductive success limit effective population sizes of marine organisms? En: Beaumont, A. (Ed.). *Genetics and Evolution of Aquatic Organisms*. Chapman & Hall. Londres. pp. 122-134
- Hedrick, P. 2005. Large variance in reproductive success and the N_e/N ratio. *Evolution*. 59(7). 1596-1599.
- Hein, J., Schierup, M., Wiuf, C. 2004. *Gene genealogies, variation and evolution: a primer in coalescent theory*. Oxford University Press. New York.
- Henriques, R., McKeown, N. J., Shaw, P. W. 2012. Isolation of 12 microsatellite markers for geelbeck (*Atractoscion aequidens* (Cuvier, 1860), Sciaenidae), an overexploited marine fish. *Conservation Genetics Resources*. 4(1). 85-87.
- Henriques, R., Potts, W. M., Santos, C. V., Sauer, W. H., Shaw, P. W. 2014. Population connectivity and phylogeography of a coastal fish, *Atractoscion aequidens* (Sciaenidae), across the Benguela Current region: evidence of an ancient vicariant event. *PLoS One*. 9(2). e87907.
- Hervas, S., Lorenzen, K., Shane, M. A., Drawbridge, M. A. 2010. Quantitative assessment of a white seabass (*Atractoscion nobilis*) stock enhancement program in California: Post-release dispersal, growth and survival. *Fisheries Research*. 105(3). 237-243.
- Hill, W. G. 1981. Estimation of effective population size from data on linkage disequilibrium. *Genetics Research*. 38(3). 209-216.

- Himaya, Y., Kumada, T. 1940. Peces marinos de la Costa Mexicana del Pacífico. Talleres Gráficos de la Nación. México.
- Holleley, C. E., Geerts, P. G. 2009. Multiplex Manager 1.0: a cross-platform computer program that plans and optimizes multiplex PCR. *BioTechniques*. 46(7). 511-517.
- Hoarau, G., Boon, E., Jongma, D. N., Ferber, S., Palsson, J., Van der Veer, H. W., Rijnsdorp, A. D., Stam, W. T, Olsen, J. L. 2005. Low effective population size and evidence for inbreeding in an overexploited flatfish, plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 272(1562). 497-503.
- Hutchinson, W. F., Van Oosterhout, C., Rogers, S. I., Carvalho, G. R. 2003. Temporal analysis of archived samples indicates marked genetic changes in declining North Sea cod (*Gadus morhua*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 270(1529). 2125-2132.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2018. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2018.1. Consultado el 11 de julio de 2018 de www.iucnredlist.org.
- Jiang, L., Zhu, A. 2015. New microsatellite markers for large yellow croaker (*Pseudosciaena crocea*) and cross-amplification in closely related species. *Journal of genetics*. 94(1). 113-117.
- Jordan, D. S., Gilbert, C. H. 1882. Synopsis of fishes of North America (No. 16). US Government Printing Office. Washington.
- Jorde, P. E., Ryman, N. 2007. Unbiased Estimator for Genetic Drift and Effective Population Size. *Genetics*. 177(2), 927-935.
- Karlsson, S., Renshaw, M. A., Rexroad III, C. E., Gold, J. R. 2008. PERMANENT GENETIC RESOURCES: PCR primers for 100 microsatellites in red drum (*Sciaenops ocellatus*). *Molecular Ecology Resources*. 8(2). 393-398.
- Li, J., Feng, F., Yue, G. H. 2006. Twelve novel polymorphic microsatellites in a marine fish species, yellow croaker *Larimichthys polyactis*. *Molecular Ecology Resources*. 6(1). 188-190.
- Luikart, G., Allendorf, F. W., Cornuet, J. M., Sherwin, W. B. 1998. Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks. *Journal of Heredity*. 89(3). 238-247.
- Luikart, G., Cornuet, J. M. 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data. *Conservation Biology*. 12(1). 228-237.
- Luikart, G., Ryman, N., Tallmon, D. A., Schwartz, M. K., Allendorf, F. W. 2010. Estimation of census and effective population sizes: the increasing usefulness of DNA-based approaches. *Conservation Genetics*. 11(2). 355-373.
- Ma, C. Y., Ma, H. Y., Ma, L. B. 2011. Development and testing of 13 polymorphic microsatellite markers in *Larimichthys polyactis* (Sciaenidae) using 5' anchored PCR. *Genetics and Molecular Research*. 10(3). 1455-1460.
- Maltagliati, F. 2002. Genetic monitoring of brackish-water populations: the Mediterranean toothcarp *Aphanius fasciatus* (Cyprinodontidae) as a model. *Marine Ecology Progress Series*. 235. 257-262.

- Mendivil-Mendoza, J. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreola-Lizárraga, J. A., Rodríguez-Domínguez, G., Castillo-Vargasmachuca, S. G., Ortega-Lizárraga, G. G. 2018. Indicadores de sustentabilidad para la pesquería de Curvina Golfina *Cynoscion othonopterus* en el Alto Golfo de California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 53(1). 119-130.
- Mercado-Santana, J. A., Santamaría-del-Ángel, E., González-Silvera, A., Sánchez-Velasco, L., Gracia-Escobar, M. F., Millán-Núñez, R., Torres-Navarrete, C. 2017. Productivity in the Gulf of California large marine ecosystem. *Environmental Development*. 22. 18-29.
- Miller, C. R., Waits, L. P. 2003. The history of effective population size and genetic diversity in the Yellowstone grizzly (*Ursus arctos*): implications for conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 100(7). 4334-4339.
- Mitchell, D. R., Huckleberry, G., Rowell, K., Dettman, D. L. 2015. Coastal adaptations during the Archaic Period in the northern Sea of Cortez, Mexico. *The Journal of Island and Coastal Archaeology*. 10(1). 28-51.
- Moreno-Letelier, A. 2007. Tamaño efectivo de la población. En: Eguiarte, L. E., Souza, V., Aguirre, X. (Comps.). *Ecología Molecular*. SEMARNAT. Ciudad de México. pp. 63-84.
- Morin, P. A., Martien, K. K., Archer, F. I., Cipriano, F., Steel, D., Jackson, J., Taylor, B. L. 2009. Applied conservation genetics and the need for quality control and reporting of genetic data used in fisheries and wildlife management. *Journal of Heredity*. 101(1). 1-10.
- Musick, J. A., Harbin, M. M., Berkeley, A., Burgess, G. H., Eklund, A. M., Findley, L. T., Gilmore, R. G., Golden, J. T., Ha, D. S., Huntsman, G. R., McGovern, J. C., Parker, S. J., Poss, S. G., Sala, E., Schmidt, T. W., Sedberry, G. R., Weeks, H., Wright, S. G. 2000. Marine, estuarine and diadromous fish stocks at risk of extinction in North America (exclusive of Pacific salmonids). *Fisheries*. 25. 6-30.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press. New York.
- Nei, M., Tajima, F. 1981. Genetic drift and estimation of effective population size. *Genetics*. 98(3). 625-640.
- O'Grady, J. J., Reed, D. H., Brook, B. W., Frankham, R. 2004. What are the best correlates of predicted extinction risk? *Biological Conservation*. 118(4). 513-520.
- O'Malley, K. G., Abbey, C. A., Ross, K., Gold, J. R. 2003. Microsatellite DNA markers for kinship analysis and genetic mapping in red drum, *Sciaenops ocellatus* (Sciaenidae, Teleostei). *Molecular Ecology Resources*. 3(1). 155-158.
- Palstra, F. P., Ruzzante, D. E. 2008. Genetic estimates of contemporary effective population size: what can they tell us about the importance of genetic stochasticity for wild population persistence? *Molecular Ecology*. 17(15). 3428-3447.
- Paredes, G. A., Erismán, B., Mascareñas-Osorio, I., Cota-Nieto, J., Gherard, K., Aburto-Oropeza, O. 2010. La curvina golfina: Biología, pesquería y su gente. CONABIO. *Biodiversitas*. 91. 1-5.
- Park, S. 2001. MStools v 3 (Excel spreadsheet toolkit for data conversion). Volumen 2. Smurfit Institute of Genetics, Trinity College. Dublin.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., Watson, R., Zeller, D. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature*. 418(6898). 689.

- Peakall, R. O. D., Smouse, P. E. 2006. GENEALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Resources*. 6(1). 288-295.
- Peel, D., Ovenden, J. R., Peel, S. L. 2004. Neestimator: software for estimating effective population size. Queensland Government, Department of Primary Industries and Fisheries. Brisbane.
- Peñaranda-González, L. V. 2013. Caracterización genético poblacional con base en marcadores moleculares tipo microsatélites en la Curvina Golfina (*Cynoscion othonopterus*) del Alto Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias en Ecología Molecular y Biotecnología. Universidad Autónoma de Baja California. 73 pp.
- Piller, K. R., Cordes, L. M. 2011, Enero 01. Development and characterization of 12 polymorphic loci in the Spotted Seatrout, *Cynoscion nebulosus* (Teleostei: Sciaenidae). Consultado el 07 de abril de 2018, de <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>
- Piry, S., Luikart, G., Cornuet, J. M. (1999). BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *Journal of Heredity*. 90. 502-503.
- Plummer, M., Best, N., Cowles, K., Vines, K. 2006. CODA: convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R news*. 6(1). 7-11.
- Pollak, E. 1983. A new method for estimating the effective population size from allele frequency changes. *Genetics*. 104(3). 531-548.
- Portnoy, D. S., Hollenbeck, C. M., Renshaw, M. A., Gold, J. R. 2011. Microsatellite panels for gene localization in red drum, *Sciaenops ocellatus*. *Aquaculture*. 319(3-4). 505-508.
- Poulsen, N. Aa., Nielsen, E. E., Schierup, M. H., Loeschcke, V., Grønkjær, P. 2006. Long-term stability and effective population size in North Sea and Baltic Sea cod (*Gadus morhua*). *Molecular Ecology*. 15(2). 321-331.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 155(2). 945-959.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raymond, M., Rousset, F. 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution*. 49(6). 1280-1283.
- Rentería-Alcántara, M. 2007. Breve revisión de los marcadores moleculares. En: Eguiarte, L. E., Souza, V., Aguirre, X. (Comps.). *Ecología Molecular*. SEMARNAT. Ciudad de México. pp. 541-566.
- Redmond, K. T., Enzel, Y., House, P. K., Biondi, F. 2002. Climate variability and flood frequency at decadal to millennial time scales. *Ancient floods, Modern Hazards. Principles and Applications of Paleoflood Hydrology*. 5. 21-45.
- Reed, D. H., Frankham, R. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology*. 17(1). 230-237.
- Riccioni, G., Landi, M., Ferrara, G., Milano, I., Cariani, A., Zane, L., Sella, M, Barbujani, G., Tinti, F. 2010. Spatio-temporal population structuring and genetic diversity retention in depleted Atlantic bluefin

- tuna of the Mediterranean Sea. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 107(5). 2102-2107.
- Ríos-Medina, K. 2012. Diversidad genética de la Curvina Golfina (*Cynoscion othonopterus*) en la Reserva de la Biosfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado. Tesis de Maestría en Ciencias en Ecología Molecular y Biotecnología. Universidad Autónoma de Baja California. 118 pp.
- Robertson, A. 1965. The interpretation of genotypic ratios in domestic animal populations. *Animal Science*. 7(3). 319-324.
- Román-Rodríguez, M. J. 2000. Estudio poblacional del Chano Norteño, *Micropogonias megalops* y la Curvina Golfina *Cynoscion othonopterus* (Gilbert) (Pisces: Sciaenidae), especies endémicas del Alto Golfo de California, México. Instituto del Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable del Estado de Sonora, Hermosillo.
- Rose, G. A., Kulka, D. W. 1999. Hyperaggregation of fish and fisheries: how catch-per-unit-effort increased as the northern cod (*Gadus morhua*) declined. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 56(S1). 118-127.
- Rousset, F. 2008. genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*. 8(1). 103-106.
- Rowell, T. J., Demer, D. A., Aburto-Oropeza, O., Cota-Nieto, J. J., Hyde, J. R., Erisman, B. E. 2017. Estimating fish abundance at spawning aggregations from courtship levels. *Scientific Reports*. 7(1). 3340.
- Ruelas-Peña, J. H., Valdez-Muñoz, C., Aragón-Noriega, E. A. 2013. La pesquería de la Corvina Golfina y las acciones de manejo en el Alto Golfo de California, México. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 41(3). 498-505.
- Ruggeri, P., Splendiani, A., Bonanomi, S., Arneri, E., Cingolani, N., Santojanni, A., Belardinelli, A., Giovannotti, M., Caputo, V. 2012. Temporal genetic variation as revealed by a microsatellite analysis of European sardine (*Sardina pilchardus*) archived samples. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 69(10). 1698-1709.
- Ruzzante, D. E., Taggart, C. T., Doyle, R. W., Cook, D. 2001. Stability in the historical pattern of genetic structure of Newfoundland cod (*Gadus morhua*) despite the catastrophic decline in population size from 1964 to 1994. *Conservation Genetics*. 2(3). 257-269.
- Saillant, E., Gold, J. R. 2006. Population structure and variance effective size of red snapper (*Lutjanus campechanus*) in the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*. 104(1). 136-148.
- Sarkar, D. 2008. *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer. Nueva York.
- Schneider, D. M., Martins, A. B., de Aguiar, M. A. 2016. The mutation–drift balance in spatially structured populations. *Journal of Theoretical Biology*. 402. 9-17.
- Schuelke, M. 2000. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nature Biotechnology*. 18(2). 233.
- Schwartz, M., Tallmon, D., Luikart, G. 1998. Review of DNA-based census and effective population size estimators. *Animal Conservation*. 1(4). 293-299.

- Selkoe, K. A., Toonen, R. J. 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters*. 9(5). 615-629.
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*. 31(2). 131-134.
- Shimizu, M., Kosaka, N., Shimada, T., Nagahata, T., Iwasaki, H., Nagai, H., Shiba, T., Emi, M. 2002. Universal fluorescent labeling (UFL) method for automated microsatellite analysis. *DNA research*. 9(5). 173-178.
- Smith, D. E., Harrison, S., Firth, C. R., Jordan, J. T. 2011. The early Holocene sea level rise. *Quaternary Science Reviews*. 30(15-16). 1846-1860.
- Solana-Sansores, L. R., Dicante, I., Luna, L., Villaseñor-Talavera, R. 2012. Selectividad de redes para capturar *Curvina Golfina* (*Cynoscion othonopterus*) en el Alto Golfo de California, México. *Hidrobiológica*. 22(2). 132-141.
- Storz, J. F., Beaumont, M. A. 2002. Testing for genetic evidence of population expansion and contraction: an empirical analysis of microsatellite DNA variation using a hierarchical Bayesian model. *Evolution*. 56(1). 154-166.
- Sun, D. Q., Zhang, B., Xu, T. J., Wang, R. X. 2013. Fourteen polymorphic microsatellite markers isolated from big-head croaker (*Collichthys lucidus*). *Journal of Genetics*. 92(2). 79-81.
- Sunnucks, P. 2000. Efficient genetic markers for population biology. *Trends in Ecology & Evolution*. 15(5). 199-203.
- Tallmon, D. A., Luikart, G., Beaumont, M. A. 2004. Comparative evaluation of a new effective population size estimator based on approximate Bayesian computation. *Genetics*. 167.2. 977-988.
- Traill, L. W., Bradshaw, C. J., Brook, B. W. 2007. Minimum viable population size: a meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation*. 139(1-2). 159-166.
- Traill, L. W., Brook, B. W., Frankham, R. R., Bradshaw, C. J. 2010. Pragmatic population viability targets in a rapidly changing world. *Biological Conservation*. 143(1). 28-34.
- True, C. D., Loera, A. S., Castro, N. C. 1997. Technical notes: acquisition of broodstock of *Totoaba macdonaldi*: field handling, decompression, and prophylaxis of an endangered species. *The Progressive Fish-Culturist*. 59(3). 246-248.
- Turner, T. F., Wares, J. P., Gold, J. R. 2002. Genetic effective size is three orders of magnitude smaller than adult census size in an abundant, estuarine-dependent marine fish (*Sciaenops ocellatus*). *Genetics*. 162(3). 1329-1339.
- Valenzuela-Quiñonez, F., Arreguín-Sánchez, F., Salas-Márquez, S., García-De León, F. J., Garza, J. C., Román-Rodríguez, M. J., De Anda Montañez, J. A. 2015. Critically endangered *Totoaba macdonaldi*: signs of recovery and potential threats after a population collapse. *Endangered Species Research*. 29(1). 1-11.
- Valenzuela-Quiñonez, F., Garza, J. C., De Anda Montañez, J. A., García de León, F. J. 2014. Inferring past demographic changes in a critically endangered marine fish after fishery collapse. *ICES Journal of Marine Science*. 71(7). 1619-1628.

- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P., Shipley, P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Resources*. 4(3). 535-538.
- Wakeley, J., Sargsyan, O. 2009. Extensions of the coalescent effective population size. *Genetics*. 181. 341-345.
- Wang, J. 2001. A pseudo-likelihood method for estimating effective population size from temporally spaced samples. *Genetics Research*. 78(3). 243-257.
- Wang, J. 2005. Estimation of effective population sizes from data on genetic markers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 360(1459). 1395-1409.
- Wang, J. 2009. A new method for estimating effective population sizes from a single sample of multilocus genotypes. *Molecular Ecology*. 18(10). 2148-2164.
- Wang, R. X., Xu, T. J., Sun, Y. N., He, G. Y. 2010. Polymorphic microsatellite loci from two enriched genomic libraries for the genetic analysis of the miuuy croaker, *Miichthys miuuy* (Sciaenidae). *Genetics and Molecular Research* 9(2). 931-934.
- Waples, R. S. 1989. A generalized approach for estimating effective population size from temporal changes in allele frequency. *Genetics*. 121(2). 379-391.
- Waples, R. S. 2016. Making sense of genetic estimates of effective population size. *Molecular Ecology*. 25(19). 4689-4691.
- Waples, R. S., Do, C. 2008. LdNe: a program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Resources*. 8. 753-756.
- Waples, R. S., Do, C. 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary Ne using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications*. 3(3). 244-262.
- WWF (World Wildlife Fund). 2016. Golfo de California. WWF México. Consultado el 24 de septiembre de 2018, de http://www.wwf.org.mx/que_hacemos/programas/golfo_california/
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. 16(2). 97-159.
- Xing, S., Shao, C., Liao, X., Tian, Y., Chen, S. 2009. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci from a dinucleotide-enriched genomic library of spotted maigre (*Nibea albiflora*). *Conservation Genetics*. 10(3). 789-791.
- Zhdanova, O. L., Pudovkin, A. I. 2008. Nb_HetEx: a program to estimate the effective number of breeders. *Journal of Heredity*. 99(6). 694-695.
- Ziegle, J. S., Su, Y., Corcoran, K. P., Nie, L., Mayrand, P. E., Hoff, L. B., McBride, L. J., Kronick, M. N., Diehl, S. R. 1992. Application of automated DNA sizing technology for genotyping microsatellite loci. *Genomics*. 14(4). 1026-1031.

Anexo A

Tabla 13. Loci microsatélites heterólogos cuya amplificación fue evaluada en *C. othonopterus*.

Locus	Especie	Cebadores	Repetición	GenBank	Referencia
Cyne02	<i>Cynoscion nebulosus</i>	F: 5'-AGCTGCAGAGAGACGCATTA-3' R: 5'-GCGTGAGGAGCTAGGAATCA-3'	(GT) ₁₂	HQ54063 5.1	Piller y Cordes, 2011
Cac03	<i>Cynoscion acoupa</i>	F: 5'-GGTGAGTCTGAGCAGGAAGC-3' R: 5'-GAGTGACGTCCTCCCTTCTG-3'	(GT) ₁₅	DQ28502 6	Farias et al., 2006
Tmac03	<i>Totoaba macdonaldi</i>	F: 5'-ATGGCTACCAAGTAGGAAGA-3' R: 5'-GAGTTTGAGGACTGAATCACTA-3'	(CA) ₉	HM1300 45.1	García de León et al., 2010
Tmac04	<i>Totoaba macdonaldi</i>	F: 5'-ACTGAGCGGAAATGAAAA-3' R: 5'-CTGTGTTGGCTTCTGTCA-3'	(CA) ₁₅	HM1300 46	García de León et al., 2010
Tmac05	<i>Totoaba macdonaldi</i>	F: 5'-TCCATGCTGTAGAAATATGG-3' R: 5'-ATTTCTCTGCTGGTGGTG-3'	(GA) ₁₄	HM1300 47.1	García de León et al., 2010
Tmac06	<i>Totoaba macdonaldi</i>	F: 5'-TGTGTCTTTTGTGTGTTTGT-3' R: 5'-ATTTCTCTGCTGGTGGTG-3'	(GT) ₁₇	HM1300 48.1	García de León et al., 2010
Cyne12	<i>Cynoscion nebulosus</i>	F: 5'-TTACTGTACCTCCCGTTGG-3' R: 5'-GACTCACACTTCATACGGCT-3'	(GT) ₂₁	HQ54063 9.1	Piller y Cordes, 2011
Cac13	<i>Cynoscion acoupa</i>	F: 5'-TACAGGGTTGTGCTCAGTGG-3' R: 5'-AGGATGGGATGGAGGAAGAG-3'	(GA) ₁₃	DQ28503 3.1	Farias et al., 2006
Cac14	<i>Cynoscion acoupa</i>	F: 5'-CTGTGTTGTTAAGGCGCATC-3' R: 5'-ATCTTCTCCCTCCGTCCTACT-3'	(CT) ₁₂	DQ28503 4.1	Farias et al., 2006
Cac18	<i>Cynoscion acoupa</i>	F: 5'-CCTGTGAAACAGCCCATGTA-3' R: 5'-GCTCGCCTCTCGTGTGTAAT-3'	(GT) ₁₁	DQ28503 8.1	Farias et al., 2006
Cyne20	<i>Cynoscion nebulosus</i>	F: 5'-TACACAACAGCACTCAGCCC-3' R: 5'-GTGAAGCCCTCATCTTGAC-3'	(ACAG) ₇	HQ54064 3.1	Piller y Cordes, 2011
Tmac25	<i>Totoaba macdonaldi</i>	F: 5'-CACCAGTAATTTATGGTTAGAACA-3' R: 5'-GGGACTGCTGTTTCTGAT-3'	(GT) ₂₂	HM1342 18.1	García de León et al., 2010
Tmac44	<i>Totoaba macdonaldi</i>	F: 5'-ACAGAATGAGGGGAGAGG-3' R: 5'-GCCACAAAGACACAATGCAG-3'	(CA) ₁₆	EU78469 3	García de León et al., 2010

Tabla 13. Continuación.

Locus	Especie	Cebadores	Repetición	GenBank	Referencia
Tmac51	<i>Totoaba macdonaldi</i>	F: 5'-TTCTGCCAAGATGACAGCAC-3' R: 5'-GTTTTGCCTCTGCACACCTC-3'	(TG) A(TG) ₁₂ TT(TG)	EU78469 4.1	García de León et al., 2010
Tmac55	<i>Totoaba macdonaldi</i>	F: 5'-TGAGCCCCTTTTGTATGATCT-3' R: 5'-TGCAAAGCAGAAGAGAGGTG-3'	(GAT) ₂ (GT) ₁₂	EU78469 5	García de León et al., 2010
Tmac56	<i>Totoaba macdonaldi</i>	F: 5'-CCTCCACCTCCACCTTTAT-3' R: 5'-GCGTGTTTCGCTCTTTGTAAC-3'	(CA) ₁₂	EU78469 6.1	García de León et al., 2010
Tmac74	<i>Totoaba macdonaldi</i>	F: 5'-ATCGATTTTCATCAACAGGT-3' R: 5'-GTCTTTCTCTGCGTTTCT-3'	(AG) ₁₈ GG (AG) ₁₇	HM1342 19	García de León et al., 2010
Soc418	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-GTTTTTCTGGCATTATGATG-3' R: 5'-TGAGGTTATCAAACACCTGCCCACT-3'	(TG) ₂₄	AY16102 1.1	O'Malley et al., 2003
Soc423	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-GTCACCGCACCATGATGGAGAT-3' R: 5'-TACCACTTACACTCAGCAGGTG-3'	(AC) ₂₁	AY16102 5.1	O'Malley et al., 2003
Soc443	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-ATGTTTCGGTTTTGTTGCTC-3' R: 5'-CACAGGAGGAGTTTGTCCAAT-3'	(TG) ₂₃	AY16103 9.1	O'Malley et al., 2003
Soc505	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-ATGGCACTGGTATCAAGAAT-3' R: 5'-GGAAATGGGAGCAAAAACA-3'	(GATA) ₁₄	EF60901 9.1	Karlsson et al., 2008
Soc507	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-CAGAGAGCCCAATGAAGGTC-3' R: 5'-GCTGAGCAGAAAAGATGAGATAG-3'	(GATA) ₂₄	EF60902 1	Karlsson et al., 2008
Soc554	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-AAATGCCAGTTTTCTCAGG-3' R: 5'-GAAAGTAGTCCAACATCCAAGT-3'	(CA) ₄₀	EF60905 4	Karlsson et al., 2008
Soc573	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-AGAGCAGGAGGATGTGACTTC-3' R: 5'-CTTTCTGGGAGGTTTCAGCACA-3'	(CA) ₂₃	EF60907 2	Karlsson et al., 2008
Soc609	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-ATGGGTATGTGTGGCTTACAG-3' R: 5'-CCCGCATTAGACAGAAAAC-3'	(CA) ₂₃	EF60909 9	Karlsson et al., 2008
Soc800	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-AGTTGGTGTGGCTGTTCTGA-3' R: 5'-TGCACCACTGACAGACAAAAG-3'	(TG) ₁₅	JF509125	Portnoy et al., 2011
Soc826	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-ACACACTCCTGTGTGCAACC-3' R: 5'-GGCAGGATTTAGGCAATTCA-3'	(GTGA) ₁₁	JF509133	Portnoy et al., 2011

Tabla 13. Continuación.

Locus	Especie	Cebadores	Repetición	GenBank	Referencia
Soc904	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-CAACAGCTGATAAGACCTGAATG-3' R: 5'-GACAGACGTGGACCATGAAC-3'	(AC) ₂₉	JQ235304	Portnoy et al., 2011
Soc973	<i>Sciaenops ocellatus</i>	F: 5'-CAGACAAAACCTGGAAAATACAGAGG-3' R: 5'-TCTTCATCCTGCTGTGAGTCC-3'	(CA) ₁₃	JQ235359	Portnoy et al., 2011

Anexo B

Ejemplo del archivo `init_v_file` de MsVar 1.3 que incluye los parámetros de las MCMC para el escenario de reducción poblacional de la cohorte del 2009.

```

1 93229390
2 2
3 4
4 1.09E+02 6.22E+02 5.42E+01 3.59E+03 1.21E+03 1.73E+03 3.40E+03 1.05E+03 6.44E+03 8.77E+01 1.94E+03 1.42E+02 4.92E+01 2.64E+03 1.25E+03
5 3.30E+04 1.91E+04 3.69E+04 9.00E+03 2.19E+04 3.17E+04 3.38E+04 1.87E+04 2.47E+04 2.96E+04 1.45E+04 1.31E+04 2.03E+04 2.87E+04 1.81E+04
6 7.93E-05 8.96E-05 1.64E-05 2.17E-05 5.33E-05 4.73E-05 1.44E-05 9.61E-05 1.03E-05 2.54E-05 2.86E-05 1.23E-05 1.80E-05 4.86E-05 5.00E-05
7 2.60E+04 6.54E+04 5.32E+04 3.60E+04 9.73E+04 9.35E+03 3.59E+03 3.19E+04 4.77E+04 1.32E+05 4.96E+04 8.62E+04 2.24E+03 5.00E+04 7.10E+04
8 0 0 0 0
9 3.31 3.27
10 4.4 4
11 -3.30 1
12 4.70 4.40
13 3.31 3.27 0 0.5
14 4.4 4 0 0.5
15 -3.30 1 0 .05
16 4.70 4.40 0 0.5
17 1
18 20000
19 100000

```

Línea:

```

1 -> Random seed
2 -> Ploidía
3 -> Tiempo generacional en años
4 -> Puntos aleatorios de inicio de las MCMC por locus para NO
5 -> Puntos aleatorios de inicio de las MCMC por locus para NI
6 -> Puntos aleatorios de inicio de las MCMC por locus para  $\mu$ 
7 -> Puntos aleatorios de inicio de las MCMC por locus para T
8 -> Actualización de los parámetros (0 = NO, 1 = SI)
9 -> Distribución lognormal de NO
10 -> Distribución lognormal de NI
11 -> Distribución lognormal de  $\mu$ 
12 -> Distribución lognormal de T
13 -> Distribución lognormal de la media y la desviación estándar de hiperNO
14 -> Distribución lognormal de la media y la desviación estándar de hiperNI
15 -> Distribución lognormal de la media y la desviación estándar de hiper $\mu$ 
16 -> Distribución lognormal de la media y la desviación estándar de hiperT
17 -> Crecimiento demográfico a evaluar (0 = lineal, 1 = exponencial)
18 -> Iteraciones que se escribirán en los archivos de salida (número de líneas)
19 -> Número de iteraciones entre las escritas (thinning)

```


Anexo D

Pruebas para identificación de posible estructura poblacional oculta en *Cynoscion othonopterus*.

Tabla 15. Índice de fijación F_{ST} entre pares de cohortes en *C. othonopterus*.

	2009	2013	2017
2009	-	0.742	0.761
2013	0	-	0.075
2017	0	0.002	-

Debajo de la diagonal se muestra el valor de F_{ST} , arriba de la diagonal el valor de significancia estadística p . Nótese que ningún valor de p es estadísticamente significativo para rechazar la hipótesis de igualdad en las frecuencias alélicas entre cohortes ($p > 0.05$).

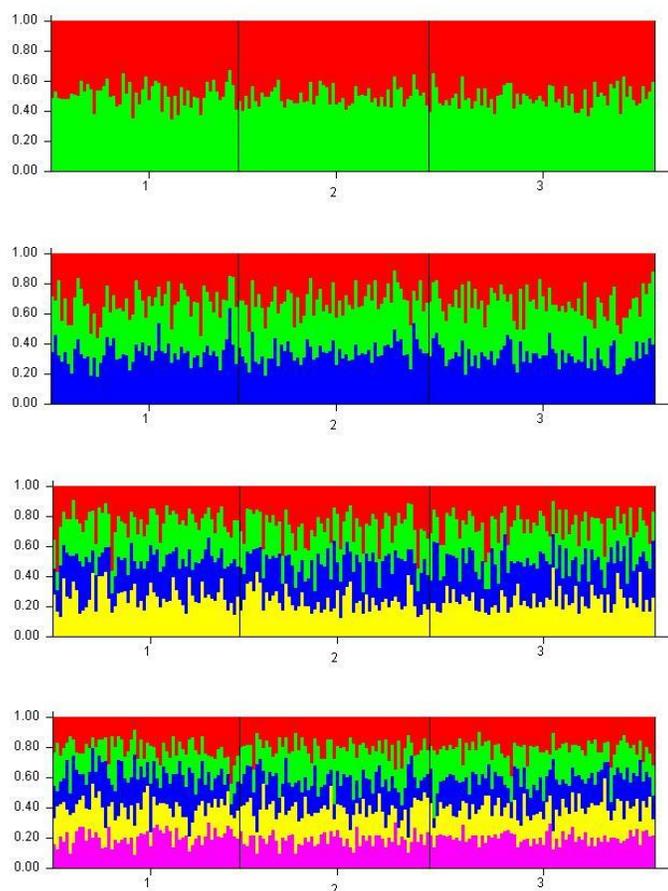


Figura 8. Proporción de asignación individual por cohorte a cada grupo genético con K de 2 a 5. El patrón en “arcoíris” observado indica que todos los individuos tienen aproximadamente la misma probabilidad de pertenecer a los grupos genéticos evaluados (colores), denotando ausencia de estructura poblacional. 1 = individuos del 2009; 2 = individuos del 2013, 3 = individuos del 2017.

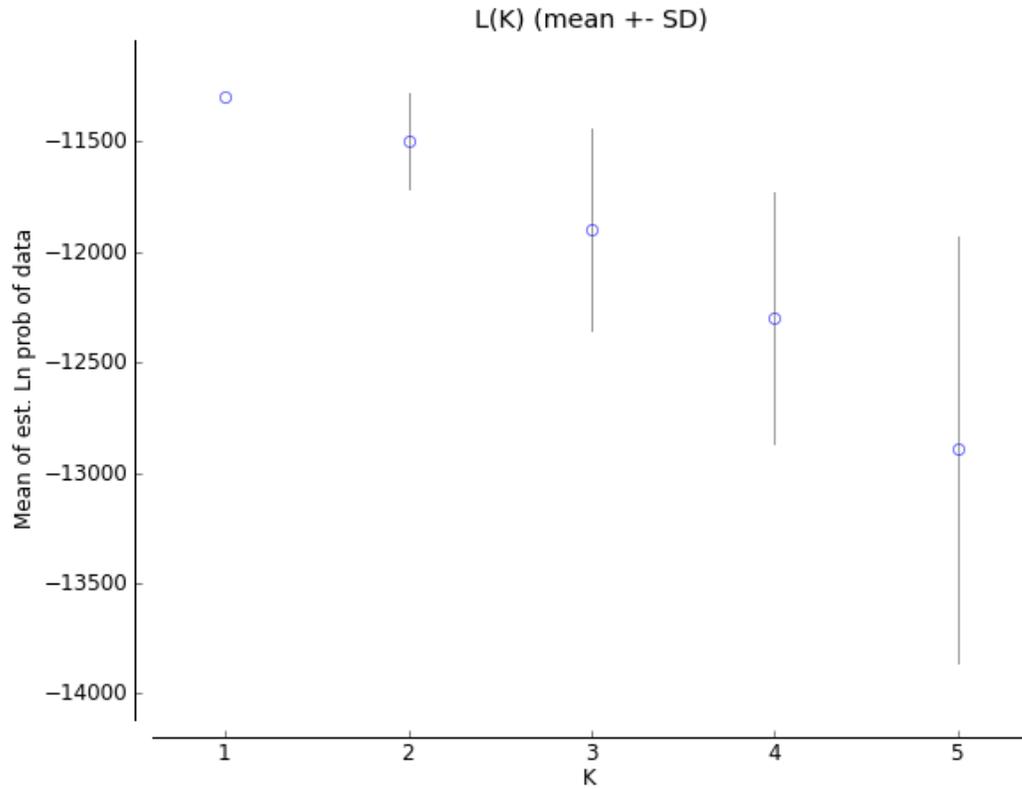


Figura 9. Media y desviación estándar de la verosimilitud por número de grupos genéticos evaluados en *C. othonopterus*. La prueba estricta de estimación de ΔK de Evanno et al. (2005) excluye la estimación de este parámetro para los dos valores extremos de K . Debido a la evidencia gráfica de un solo grupo genético en la Curvina Golfina se representó el sustento a cada valor de K evaluado en forma de verosimilitud. Nótese el valor más alto de verosimilitud para $K = 1$.

Anexo E

Tabla 16. Comparación de las estimaciones de diversidad genética, pruebas demográficas y N_e contemporáneo entre el set completo de 15 microsatélites polimórficos y sin los seis loci con señales de alelos nulos: Cyne02, Tmac03, Cyne12, Cac13, Soc554 y Soc800.

Índice	Set completo de 15 microsatélites					Sin microsatélites con señales de alelos nulos				
	2009	2013	2017	Media	Total	2009	2013	2017	Media	Total
<i>N</i>	58	59	70	62.33	187	58	59	70	62.33	187
<i>k</i>	15.00	14.47	14.60	14.69	18.47	11.44	11.00	11.11	11.18	14.11
<i>n_e</i>	7.22	7.20	7.17	7.20	7.50	5.33	5.24	5.47	5.35	5.55
<i>Ar</i>	15.00	14.40	14.51	14.47	-	11.44	10.95	10.73	11.04	-
<i>H_o</i>	0.731	0.688	0.689	0.703	0.702	0.678	0.642	0.684	0.668	0.669
<i>H_e</i>	0.734	0.734	0.742	0.737	0.741	0.653	0.659	0.679	0.664	0.668
<i>F_{IS}</i>	-0.012	0.074	0.059	0.040	0.047	-0.060	0.047	-0.017	-0.010	-0.005
<i>H-W</i>	0.067	0.007*	0.008*	0.298	0.655	0.349	0.337	0.700	0.471	0.566
<i>HetEx</i>	0.972	0.958	0.953	-	0.985	0.986	0.986	0.917	-	0.986
<i>Distrib</i>	L	L	L	-	L	L	L	L	-	L
<i>M_{Ratio}</i>	0.748	0.787	0.759	0.765	0.777	0.810	0.867	0.777	0.818	0.838
<i>M_c</i>	0.732	0.734	0.738	0.735	0.758	0.725	0.723	0.723	0.724	0.737
<i>LD-Ne</i>	1232.9	1467.3	5154.3	2618.2	-	506.5	3937.2	2266.8	2236.8	-
<i>HE-Ne</i>	∞	∞	∞	∞	-	80.9	∞	∞	80.9	-

Se reporta la media de la estimación de cada parámetro. Los valores aquí presentados excluyen a los dos microsatélites monomórficos: Tmac56 y Tmac74. **Media** = Reporta el promedio de los tres años muestreados; **Total** = Valores generados empleando el total de 187 muestras; **N** = tamaño de muestra; **k** = número de alelos; **n_e** = número efectivo de alelos; **Ar** = riqueza alélica basada en una muestra de 58 individuos; **H_o** = heterocigosis observada; **H_e** = heterocigosis esperada; **F_{IS}** = índice de endogamia; **H-W** = p de los datos observados asumiendo equilibrio de Hardy-Weinberg, **negrita** = desviaciones significativas del equilibrio H-W con $p < 0.05$, * = desviaciones significativas tras corrección de Bonferroni. $0.05/4 = 0.0125$, $p < 0.0125$, La p para equilibrio H-W del total de las cohortes no se calculó como una media sino que es la calculada en GenePop usando todos los loci en todas las cohortes; **HetEx** = p de una cola para exceso no significativo de heterocigotos mediante prueba de Wilcoxon; **Distrib** = Prueba de cambios en las frecuencias alélicas o "Mode-Shift", L = Distribución normal en forma de L; **M_{Ratio}** = Razón M; **M_c** = M crítica; **LD-Ne** = N_e por desequilibrio de ligamiento, representa la media de los valores críticos que no estimaron infinito; **HE-Ne** = N_e por exceso de heterocigosis, representa la media de los valores críticos que no estimaron infinito.

Anexo F

Distribuciones de las frecuencias alélicas por cohorte y total.

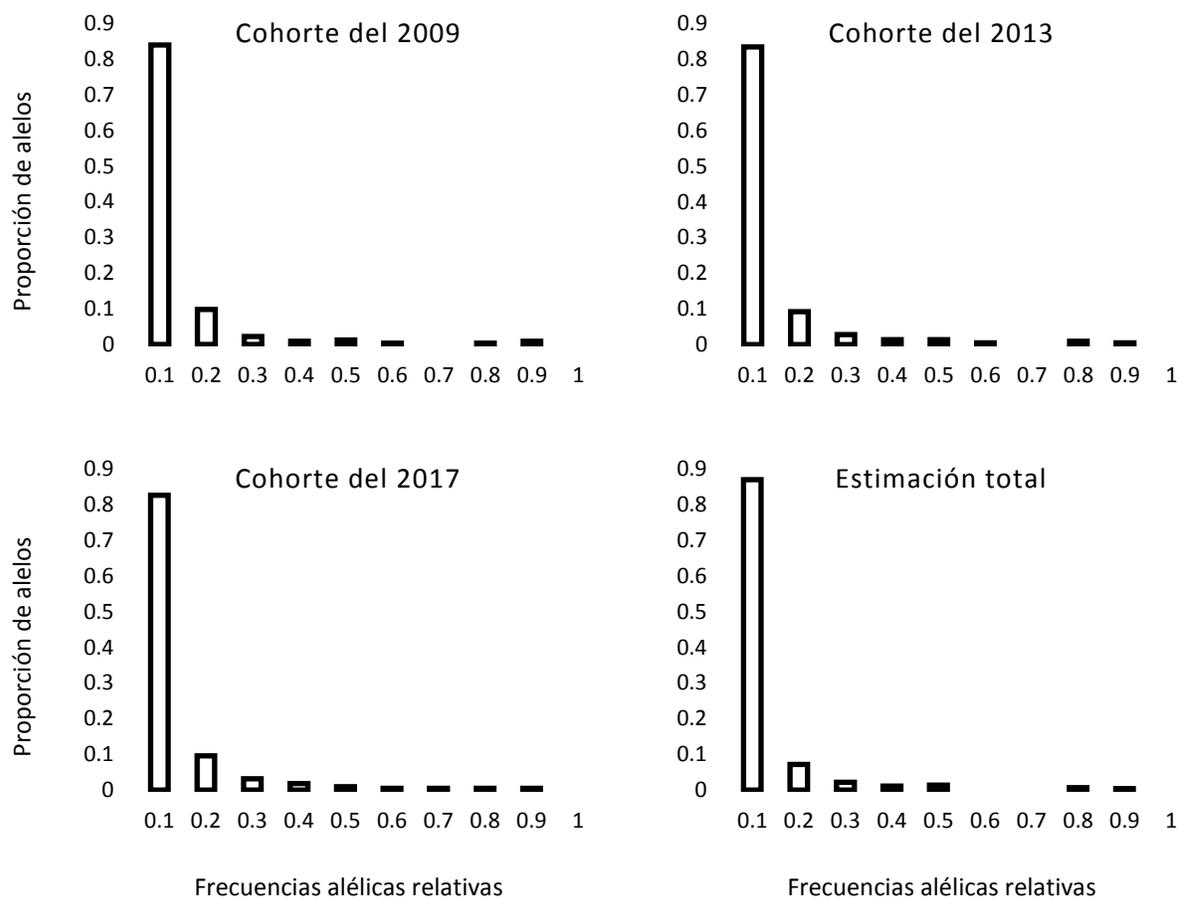


Figura 10. Distribución de las frecuencias alélicas para cada año muestreado y con el total de muestras en *C. othonopterus*. El método gráfico de cambios en las frecuencias alélicas o “Mode-Shift”, indica que una población que ha experimentado un cuello de botella reciente mostrará un menor número de alelos en la categoría de menor frecuencia (0 a 0.1) que alguna de las categorías de frecuencia intermedia (Luikart *et al.*, 1998).

Anexo G

Tabla 17. Estimaciones de *Ne contemporáneo* mediante desequilibrio de ligamiento, exceso de heterocigotos y cambios en frecuencias alélicas usando diferentes valores críticos por cohorte en *C. othonopterus*.

Cohorte	Estimador	0.050	0.040	0.030	0.020	0.010	Final
2009	<i>LD-Ne</i>	833.1	939.1	2310.2	1053.5	1028.5	1232.9
	95% IC	127.1 - ∞	156.0 - ∞	228.0 - ∞	166.0 - ∞	184.7 - ∞	127.1 - ∞
	<i>HE-Ne</i>	∞	∞	∞	∞	∞	∞
	95% IC	31.8 - ∞	45.6 - ∞	63.3 - ∞	742.6 - ∞	∞ - ∞	31.8 - ∞
2013	<i>LD-Ne</i>	637.5	2619.5	1144.8	∞	∞	1467.3
	95% IC	137.8 - ∞	179.2 - ∞	269.8 - ∞	416.7 - ∞	484.5 - ∞	137.8 - ∞
	<i>HE-Ne</i>	∞	∞	∞	∞	∞	∞
	95% IC	∞ - ∞	∞ - ∞	∞ - ∞	∞ - ∞	∞ - ∞	∞ - ∞
2017	<i>LD-Ne</i>	∞	∞	5819.7	4488.8	∞	5154.3
	95% IC	590.7 - ∞	475.5 - ∞	298.9 - ∞	436.1 - ∞	727.8 - ∞	298.9 - ∞
	<i>HE-Ne</i>	∞	∞	∞	∞	∞	∞
	95% IC	∞ - ∞	∞ - ∞	∞ - ∞	∞ - ∞	∞ - ∞	∞ - ∞
2009	<i>F-Ne</i>	∞	∞	∞	∞	∞	∞
2013	95% IC	151.9 - ∞	130.2	143.3	117.5 - ∞	109.0 - ∞	109.0
2013	<i>F-Ne</i>	2250.5	3246.0	936.2	∞	∞	2144.2
2017	95% IC	91.2 - ∞	85.9 - ∞	85.5 - ∞	110.3 - ∞	140.3 - ∞	85.5 - ∞
2009	<i>F-Ne</i>	263.7	276.5	158.7	167.3	197.5	212.7
2017	95% IC	89.3 - ∞	91.8 - ∞	72.5 - ∞	74.8 - ∞	86.3 - ∞	72.5 - ∞

Se reporta el estimado de cada parámetro junto con sus intervalos de confianza al 95%. Estas estimaciones se realizaron con los 15 loci polimórficos. Para la estimación mediante el método temporal de cambios en las frecuencias alélicas (*F*) se indica el par de cohortes en el que se realizó la comparación. **Final** = En el caso del *Ne* estimado se reporta su media excluyendo estimaciones infinitas, para el intervalo de confianza inferior se reporta el menor valor señalado en **negrita**. *LD-Ne* = *Ne* mediante desequilibrio de ligamiento; *HE-Ne* = *Ne* por exceso de heterocigosis; *F-Ne* = *Ne* mediante cambios en las frecuencias alélicas.

Anexo H

Evaluación de convergencia entre las cinco MCMC de cada muestreo.

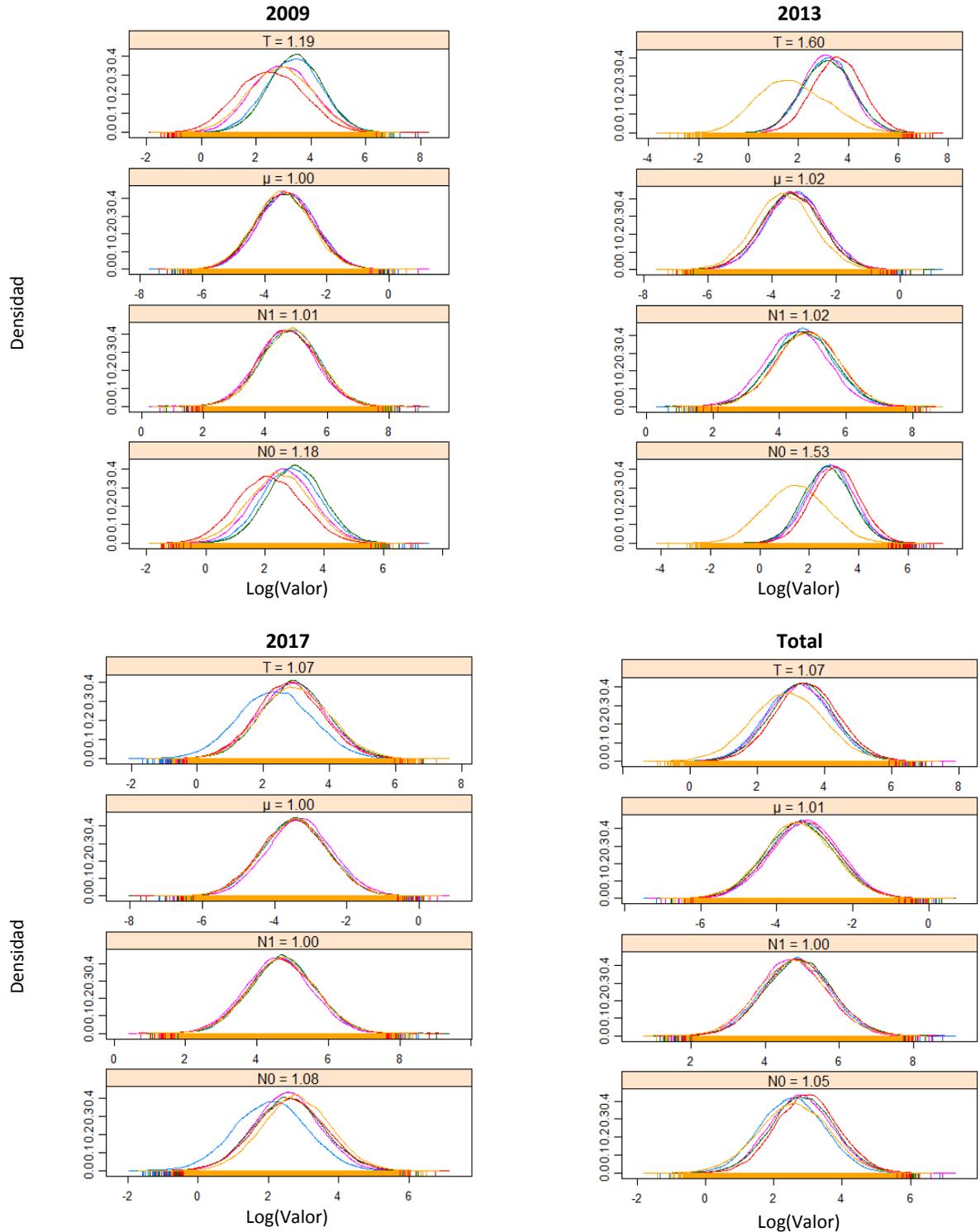


Figura 11. Curvas de distribución probabilística posterior por cadena por muestreo para cada parámetro estimado en MsVar1.3. Se indica para cada parámetro el valor de \hat{R} calculado al emplear las cinco cadenas realizadas. Un valor de \hat{R} superior a 1.1 indica poca convergencia entre MCMC. **Azul** = Escenario de estabilidad; **Rosa** = Escenario de expansión; **Verde** = Escenario de Reducción; **Rojo** = Escenario Aleatorio 1; **Naranja** = Escenario aleatorio 2.

Anexo I

Tabla 18. Estimaciones de diversidad genética para peces de la familia Sciaenidae.

Especie	CC	N	nL	k	H _o	H _e	Referencia
<i>Argyrosomus japonicus</i> (Kob)	No evaluado	20	14	9.3±2.3	0.81±0.23	0.82±0.10	Archanagi et al., 2009
<i>Argyrosomus japonicus</i> (Mulloway)	No evaluado	29	15	9.4±4.5	0.79±0.26	0.75±0.16	Archanagi et al., 2009
<i>Argyrosomus japonicus</i> (Mulloway)	No evaluado	30	24	9.48±2.80	0.16±0.07	0.83±0.07	Jiang y Zhu, 2014
<i>Argyrosomus regius</i>	Preocupación menor	361	11	13.2±9.7	0.58±0.23	0.59±0.21	Haffray et al., 2012
<i>Atractoscion aequidens</i>	Vulnerable	41	12	17.7±8.2	0.76±0.26	0.82±0.26	Henriques et al., 2012
<i>Atractoscion aequidens</i>	Vulnerable	558	8	23.08±10.95	0.87±0.10	0.89±0.09	Henriques et al., 2014
<i>Collichthys lucidus</i>	No evaluado	30	14	3.93±1.69	0.34±0.20	0.47±0.20	Sun et al., 2011
<i>Cynoscion acoupa</i>	Preocupación menor	-	17	5.88±2.35	0.57±0.19	0.69±0.15	Farias et al., 2006
<i>Cynoscion nebulosus</i>	Preocupación menor	556	6	15.17±11.9	-	0.59±0.20	Anderson y Karel, 2010
<i>Cynoscion nebulosus</i>	Preocupación menor	25	29	9.52±6.36	0.64±0.19	0.70±0.20	Blandon et al., 2011
<i>Cynoscion othonopterus</i>	Vulnerable	35	5	13.8	0.737	0.783	Ríos-Medina, 2012
<i>Cynoscion othonopterus</i>	Vulnerable	74	10	19.3	0.55±0.30	0.72±0.30	Peñaranda-González, 2013
<i>Cynoscion regalis</i>	No evaluado	~50	4	7.9±8.91	-	0.52±0.38	Cordes y Graves, 2003
<i>Cynoscion reticulatus</i>	Preocupación menor	35	5	11.4	0.765	0.764	Ríos-Medina, 2012
<i>Johnius belangerii</i>	No evaluado	31	24	10.54±2.50	0.16±0.08	0.83±0.08	Jiang y Zhu, 2014
<i>Larimichthys crocea</i>	No evaluado	30	27	6.74±1.53	0.58±0.16	0.83±0.05	Jiang y Zhu, 2014
<i>Larimichthys crocea</i>	No evaluado	25	33	12.55±6.42	0.66±0.26	0.78±0.21	Chen y Cheng, 2013
<i>Larimichtys polyactis</i>	No evaluado	30	13	5.69±2.69	0.68±0.21	0.67±0.18	Ma et al., 2011
<i>Larimichtys polyactis</i>	No evaluado	32	12	14.25±6.84	0.79±0.19	0.80±0.14	Li et al., 2006

Tabla 18. Continuación.

Especie	CC	N	nL	k	H _o	H _e	Referencia
<i>Larimichtys polyactis</i>	No evaluado	30	35	14.83±5.89	0.73±0.20	0.85±0.13	Chen y Cheng, 2013
<i>Micropogonias furnieri</i>	Preocupación menor	144	7	19.71±11.2	0.67±0.20	0.75±0.18	D'Anatro et al., 2011
<i>Miichthys miiuy</i>	No evaluado	30	12	5.67±2.35	0.45±0.22	0.60±0.22	Wang et al., 2010
<i>Nibea albiflora</i>	No evaluado	44	13	6.23±2.83	0.59±0.27	0.61±0.24	Xing et al., 2009
<i>Nibea albiflora</i>	No evaluado	-	23	9.57±2.41	0.17±0.07	0.82±0.06	Jiang y Zhu, 2014
<i>Pseudotolithus senegallus</i>	Vulnerable	17	9	2.2±1.1	-	-	Haffray et al., 2012
<i>Sciaenops ocellatus</i>	Preocupación menor	24	100	12±5.8	0.78±0.21	0.80±0.20	Karlsson et al., 2008
<i>Sciaenops ocellatus</i>	Preocupación menor	8	38	6.35±2.3	0.71±0.22	0.8±0.31	O'Malley et al., 2003
<i>Totoaba macdonaldi</i>	Críticamente amenazada	180	19	11.63±7.81	0.62±0.23	0.67±0.20	Valenzuela- Quiñonez et al., 2014
<i>Umbrina cirrosa</i>	Vulnerable	31	8	4.1±2.4	-	-	Haffray et al., 2012
Media	-	92.6	18.9	10.73	0.61	0.73	-

Se muestran los valores promedio y la desviación estándar media para todos los loci microsatélites para todas las poblaciones. Todas las categorías de conservación mostradas provienen de la lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2018). Todos los valores mostrados se calcularon excluyendo loci monomórficos. **CC** = Categoría de conservación; **N** = tamaño de muestra; **nL** = número de loci; **k** = número de alelos; **H_o** = heterocigosis observada; **H_e** = heterocigosis esperada.

Anexo J

Tabla 19. Estimaciones de *Ne contemporáneo* en actinopterigios.

Especie	nL	Localidad	Ne	IC	Discusión	Referencia
<i>Argyrosomus regius</i> (Sciaenidae)	11	Francia	∞	281.3- ∞	<i>Ne_v</i> . Debido a que los valores son menores a 500 los autores mencionan que esto implica riesgo en la supervivencia a largo plazo de las poblaciones.	Haffray et al., 2012
		Portugal	∞	136.0- ∞		
		Sur Ibérico	∞	99.3- ∞		
		Mauritania	111.0	61.6-330.3		
		Egipto	531.5	151.6- ∞		
		Turquía	17.4	10.3-33.6		
<i>Gadus morhua</i> (Gadidae)	3	Inglaterra	121	51-426	<i>Ne_v</i> . Con una razón <i>Ne/Nc</i> de 3.9×10^{-5} hablan de una posible varianza en el éxito reproductivo individual.	Hutchinson et al., 2003
		Mar Báltico	844	428-2353		
<i>Gadus morhua</i> (Gadidae)	9	Fiordo Moray	1068	423- ∞	<i>Ne_v</i> . Las poblaciones no enfrentan amenazas severas de pérdida del potencial evolutivo por deriva genética.	Poulsen et al., 2006
<i>Hybognathus amarus</i> (Cyprinidae)	7	Río Grande	78	62-102	<i>Ne_v</i> . Valores bajos de <i>Ne</i> y <i>Ne/Nc</i> (0.001) atribuidos a fragmentación del hábitat.	Alò y Turner, 2005
<i>Lutjanus campechanus</i> (Lutjanidae)	19	Texas	1098	652-2706	<i>Ne_v</i> . A pesar de considerarse una pesquería sobreexplotada los autores no indican que las estimaciones de <i>Ne</i> sean bajas aunque si una baja proporción <i>Ne/Nc</i> .	Saillant y Gold, 2006
		Alabama	1235	777-2515		
		Luisiana	>75000	3275->75000		
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Salmonidae)	7	Babine river	287	143-850	<i>Ne_v</i> . Bajos valores (menores a 500) aunque comparables con otras estimaciones mediante cambios en frecuencias alélicas.	Heath et al., 2002
		Kispiox river	252	135-591		
		Zymoetz river	270	149-566		
<i>Pagrus auratus</i> (Sparidae)	6	Bahía Tasman	176	80-720	<i>Ne_v</i> . Explicación más probable de pérdida de diversidad genética en Bahía Tasman a causa de deriva genética y bajo <i>Ne</i> .	Hauser et al., 2002
		Golfo Hauraki	1164	157- ∞		
<i>Pleuronectes platessa</i> (Pleuronectidae)	8	Islandia	1733	1063-3598	<i>Ne_v</i> . Tamaños efectivos muy grandes para que haya preocupación por deriva genética y endogamia.	Hoarau et al., 2005
		Mar del Norte	19535	3435-70000		
<i>Sardina pilchardus</i> (Clupeidae)	6	Chioggia	2031	955-8861	<i>Ne_v</i> . Aumentos recientes en el <i>Ne</i> de las poblaciones excluye la amenaza de pérdida de adaptabilidad de acuerdo a la regla 50/500 de Frankham et al. (2002).	Ruggeri et al., 2012
		Vieste	8309	1194- ∞		
<i>Sciaenops ocellatus</i> (Sciaenidae)	8	Golfo de México	2365	833- ∞	<i>Ne_v</i> . Baja proporción de <i>Ne/Nc</i> = 0.001 y 0.0007.	Turner et al., 2002

Tabla 19. Continuación.

Espece	nL	Localidad	Ne	IC	Discusión	Referencia
<i>Sciaenops ocellatus</i> (Sciaenidae)	5	Carolina del Sur	560	395-748	Ne_V . Argumentan que el Ne estimado implica la adopción de medidas estrictas de conservación para la especie.	Chapman et al., 2011
<i>Sebastes crameri</i> (Sebastidae)	7	Oregón	9157	6495-12215	Ne_V . La especie presentó una baja proporción Ne/N_c (entre 0.001 y 0.0001), los autores recomiendan ampliar el significado de este parámetro en estas especies para determinar riesgos de conservación.	Gomez-Uchida y Banks, 2006
<i>Thunnus thynnus</i> (Scombridae)	8	Mediterráneo	752	429-1853	Ne_V El Ne estimado se encuentra sobre el valor umbral de 500 para mantener la diversidad genética.	Riccioni et al., 2010
<i>Totoaba macdonaldi</i> (Sciaenidae)	16	Golfo de California	2759	697-∞	Ne_I . No hay evidencia aparente de consecuencias genéticas la reducción en la abundancia de la población. La estocasticidad genética no es un problema para su conservación.	Valenzuela-Quiñonez et al., 2014

Cuando los autores estimaron Ne con diferentes métodos se reporta aquel estimado con alguno de los métodos empleados en el presente trabajo. **nL** = número de loci; **IC** = Intervalos de confianza al 95%; **Discusión** = Tipo de Ne estimada e interpretación de los autores, Ne_I = Ne de endogamia (por ejemplo: desequilibrio de ligamiento), Ne_V = Ne de varianza (cambios en las frecuencias alélicas).