



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**  
**(BIOLOGÍA MARINA)**

**ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL Y FILOGEOGRAFÍA DE LA**  
**SIERRA DEL GOLFO DE CALIFORNIA (*Scomberomorus concolor*)**

**T E S I S**  
**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**  
**DOCTORA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**  
**ERIKA MAGALLÓN GAYÓN**

**TUTOR:**  
**DR. MANUEL URIBE ALCOCER**  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**  
**DR. PÍNDARO DÍAZ JAIMES**  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
**DR. MANUEL GALLARDO CABELLO**  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
**DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM  
**DR. DANIEL PIÑERO DALMAU**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

CIUDAD DE MÉXICO. SEPTIEMBRE 2017



Universidad Nacional  
Autónoma de México

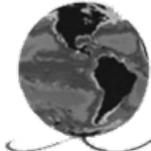


**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*  
Universidad Nacional Autónoma de México



**ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL Y FILOGEOGRAFÍA DE LA  
SIERRA DEL GOLFO DE CALIFORNIA (*Scomberomorus concolor*)**

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de:

**Doctora en Ciencias  
(Biología Marina)**

Presenta:

**ERIKA MAGALLÓN GAYÓN**

Director de Tesis: DR. MANUEL URIBE ALCOCER

Comité Tutorial: DR. PÍNDARO DÍAZ JAIMES

DR. MANUEL GALLARDO CABELLO

DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN

DR. DANIEL PIÑERO DALMAU

Ciudad de México. 2017

“La ciencia más útil es aquella cuyo fruto es el más comunicable”

Leonardo da Vinci

A Gaby y a Luciana...

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM por el apoyo y las facilidades brindadas a lo largo de mis estudios de posgrado.

Al CONACyT por la beca otorgada para realizar mi tesis doctoral.

Al Dr. Manuel Uribe por el incondicional e invaluable apoyo académico y personal que me ha brindado no solo durante el doctorado, sino desde que fue mi profesor de genética en la licenciatura.

Al Dr. Píndaro Díaz por todo el interés, empeño y tiempo que dedicó para resolver mis dudas y para que este proyecto saliera adelante. Gracias por ser parte fundamental de mi formación académica y de la realización de esta tesis.

A los Drs. Manuel Gallardo, Juan Núñez y Daniel Piñero por su apoyo, orientación y sus tan valiosas y acertadas aportaciones, las cuales enriquecieron este trabajo.

A mis colegas del laboratorio: Andrea, Cristóbal, Elena, Gaby, José Miguel, Josué, Linda, Nadia, Natalia, Nataly, Paola, Silvia, Valentina y Xóchitl por las alegrías, tristezas, risas y frustraciones que compartimos durante nuestra estancia en el laboratorio.

A mis papás por su insuperable apoyo a lo largo de toda mi vida.

A Gaby por su infinito amor y por siempre caminar a mi lado.

A mi pequeña hija Luciana por ser mi interminable fuente de alegría.

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	3
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	5
1.1. Genética de poblaciones y manejo de pesquerías	8
<b>2. ANTECEDENTES</b>	11
2.1. El Golfo de California: origen, regiones biogeográficas e ictiofauna	11
2.2. Generalidades oceanográficas del Golfo de California	15
2.3. Generalidades de la Familia Scombridae	18
2.4. Estudios genéticos en escómbridos	20
2.5. Aspectos biológicos de <i>Scomberomorus concolor</i>	21
2.6. Estudios genéticos en <i>Scomberomorus concolor</i>	23
2.7. La pesca de la sierra en México	24
2.8. La pesca de la sierra en el Golfo de California	24
<b>3.OBJETIVOS</b>	28
3.1. Objetivo general	28
3.2. Objetivos particulares	28
<b>4. HIPÓTESIS</b>	29
<b>5. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	30
5.1. Obtención del tejido muscular	30
5.2. Extracción del DNA genómico	30
5.3. Amplificación y genotipificación de los microsatélites	31
5.4. Análisis de datos de los microsatélites	35
5.4.1. Diversidad genética y equilibrio de Hardy-Weinberg	35
5.4.2. Desequilibrio de ligamiento	36
5.4.3. Divergencia genética	36
5.4.4. Tamaño efectivo poblacional y flujo génico	36
5.5. Amplificación del citocromo b mitocondrial ( <i>mtCit-b</i> )	38
5.6. Análisis de datos del <i>mtCit-b</i>	39

5.6.1. Diversidad genética	39
5.6.2. Divergencia genética	39
5.6.3. Estimación de la tasa mutacional del <i>mtCit-b</i>	40
5.6.4. Demografía histórica	40
<b>6. RESULTADOS</b>	42
6.1. Microsatélites	42
6.1.1. Diversidad genética y equilibrio de Hardy-Weinberg	42
6.1.2. Desequilibrio de ligamiento	43
6.1.3. Divergencia genética	48
6.1.4. Tamaño efectivo poblacional y flujo génico	50
6.2. <i>mtCit-b</i>	52
6.2.1. Diversidad genética	52
6.2.2. Divergencia genética	52
6.2.3. Demografía histórica	55
<b>7. DISCUSIÓN</b>	56
7.1. Diversidad genética	56
7.2. Divergencia genética	61
7.3. Tamaño efectivo poblacional	62
7.4. Flujo génico	65
7.5. Demografía histórica	67
<b>8. CONCLUSIONES</b>	71
<b>9. REFERENCIAS</b>	72
<b>10. APÉNDICE</b>	91

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Regiones biogeográficas del Golfo de California	14
<b>Figura 2.</b> Masas de agua del Golfo de California	17
<b>Figura 3.</b> Representación esquemática de <i>Scomberomorus concolor</i>	22
<b>Figura 4.</b> Serie histórica de la producción de sierra en México (2005–2014)	27
<b>Figura 5.</b> Localidades muestreadas en el Golfo de California	31
<b>Figura 6.</b> Red de haplotipos basado en el <i>mtCit-b</i> de <i>Scomberomorus concolor</i>	54
<b>Figura 7.</b> Gráfico de línea de horizonte bayesiano (BSP) basado en el <i>mtCit-b</i> de <i>Scomberomorus concolor</i>	55
<b>Figura 8.</b> Heterocigosidades esperadas ( <i>He</i> ) en microsatélites de algunas especies de peces	57
<b>Figura 9.</b> Diversidades haplotípicas ( <i>h</i> ) de marcadores moleculares de algunas especies de peces pelágicos	59
<b>Figura 10.</b> Diversidades nucleotídicas ( $\pi$ ) de marcadores moleculares de algunas especies de peces pelágicos	60

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Microsatélites de <i>Scomberomorus cavalla</i> ( <i>Sca</i> ), <i>S. brasiliensis</i> ( <i>Sbr</i> ), y <i>S. niphonius</i> ( <i>Sni</i> ) utilizados para caracterizar a los individuos de <i>Scomberomorus concolor</i>	34
<b>Tabla 2.</b> Medidas de diversidad genética de <i>Scomberomorus concolor</i> por locus y localidad	44
<b>Tabla 3.</b> $F_{ST}$ entre colectas temporales de <i>Scomberomorus concolor</i> en las localidades de SF, PP, BK y BG del Golfo de California	48
<b>Tabla 4.</b> $F_{ST}$ entre pares de localidades	49
<b>Tabla 5.</b> AMOVA de los microsatélites de <i>Scomberomorus concolor</i>	49
<b>Tabla 6.</b> Medidas de diversidad genética de <i>Scomberomorus concolor</i> por locus para el Golfo de California	51
<b>Tabla 7.</b> Medidas de diversidad genética del <i>mtCit-b</i> de <i>Scomberomorus concolor</i> por localidad y para el Golfo de California	52
<b>Tabla 8.</b> $\Phi_{ST}$ entre pares de localidades	53
<b>Tabla 9.</b> AMOVA del <i>mtCit-b</i> de <i>Scomberomorus concolor</i>	53

## RESUMEN

La sierra del Golfo de California, *Scomberomorus concolor*, es un pez epipelágico que se distribuye desde el Alto Golfo hasta la región central del Golfo de California. Esta especie pudo haber tenido en el pasado reciente una distribución continua desde la Bahía de Monterey, California, a lo largo de ambas costas de la península de Baja California hasta el interior del Golfo de California. Su posible presencia en el océano Pacífico nororiental está basada en los reportes pesqueros de 1870 a 1880 en la Bahía de Monterey, de donde desaparece una década después. Debido a esta presunta reducción en su rango de distribución y a su nivel de explotación actual, *S. concolor* ha sido catalogada como especie vulnerable desde 1996 por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés).

Actualmente, *Scomberomorus concolor* es considerada endémica del Golfo de California y, además, sostiene una pesquería bien establecida en el Golfo junto con su especie hermana *Scomberomorus sierra*, formando ambas especies una misma Unidad Pesquera de Manejo (UPM), la cual carece de estrategias de manejo pesquero. Por lo tanto, en términos de regulación pesquera es importante definir si *S. concolor* consiste de un solo *stock* genético, dado que su rango de distribución incluye las regiones del centro y del Alto Golfo, caracterizadas por tener condiciones oceanográficas contrastantes.

Por ello, en el presente trabajo se utilizaron secuencias de gen del citocromo b mitocondrial (*mtCit-b*) de *S. concolor* para evaluar la distribución filogeográfica de los linajes mitocondriales y determinar su historia demográfica. Asimismo, se utilizaron microsátelites nucleares para analizar la estructura poblacional de la especie, a fin de definir el número de *stocks* genéticos que la constituyen.

El estudio fue realizado con muestras colectadas en siete localidades del Golfo de California: cuatro de la región del Alto Golfo (AG) y tres del centro del Golfo (CG). A partir del DNA extraído de una pequeña porción de tejido muscular, se amplificaron nueve *loci* microsatelitales y un fragmento de 873 pares de bases (pb) del *mtCit-b*.

El *mtCit-b* mostró un nivel alto de diversidad genética en todas las localidades analizadas, así como homogeneidad genética entre ambas regiones del Golfo de California. Los análisis de la historia demográfica apuntan hacia una expansión poblacional de *S. concolor* hace entre 50,000 y 20,000 años. Por su parte, los microsatélites también presentaron una alta variación genética y ausencia de divergencia poblacional. Los resultados señalan que la especie *S. concolor* está conformada actualmente por una sola población panmíctica, que se desplaza estacionalmente entre ambas regiones del Golfo de California. Por tanto, *S. concolor* es un *stock* genético y como tal, debe ser considerado en las regulaciones pesqueras.

## ABSTRACT

The Monterey Spanish mackerel *Scomberomorus concolor* is an epipelagic fish species inhabiting from the central region to the Upper Gulf of California. This species probably had in the past a continuous distribution from Monterey Bay, California, along both coasts of the peninsula of Baja California and up to the interior of the Gulf. Its occurrence in the north-eastern Pacific Ocean is assumed based on the fishery reports at Monterey Bay from 1870 to 1880; after a decade, the species disappeared from that area. Because of the reduction of its distributional range and of its current levels of exploitation, *S. concolor* is considered as a vulnerable species since 1996 by the International Union for Conservation of Nature (IUCN).

*Scomberomorus concolor* is regarded as an endemic species of the Gulf of California and together with its sister species *Scomberomorus sierra*, supports a well-established fishery in the Gulf; both species constitute a fishery management unit despite an absence of regulation to exploit them. Thus, it is relevant for management programs to analyze whether populations of *S. concolor* constitute a single genetic stock is relevant for management programs.

In the present work, we used variability of mitochondrial cytochrome b (*mtCyt-b*) to assess the phylogeography of the *S. concolor* lineages and its demographic history. In addition, we used nuclear microsatellite loci to analyze population structure and to infer the number of genetic stocks.

We sampled seven localities within the Gulf of California: four from the Upper Gulf (UG) and three from the central Gulf (CG). DNA was obtained from muscle tissue. Nine microsatellite loci and a fragment of 873 base pairs (bp) of the *mtCyt-b* were amplified.

The *mtCyt-b* showed high genetic variability, but genetic homogeneity was detected between the two regions of the Gulf of California. The analysis of the demographic history suggests a population expansion between 50,000 and 20,000 years ago. Microsatellites

showed high levels of genetic variation and absence of population divergence. Results suggest a single panmictic population of *S. concolor* that migrates seasonally between both regions in the Gulf of California. Thus, *S. concolor* constitutes a single genetic stock that, as such, must be subject to fishery regulation.

## 1. INTRODUCCIÓN

Muchas especies de peces pelágicos de importancia comercial poseen un bajo nivel de diferenciación genética atribuible a un elevado flujo génico en el ambiente marino, resultado del gran potencial de dispersión de los organismos durante las fases larvarias o de adultez (Grant y Bowen, 1998; Ward *et al.*, 1994). Sin embargo, existen fenómenos oceanográficos como frentes oceánicos, giros y patrones de circulación que pueden actuar como barreras físicas temporales, afectando la dispersión y como consecuencia la conectividad entre poblaciones (Cowen *et al.*, 2000). Asimismo, existen otros factores biológicos como la fidelidad a los sitios de reproducción (Heupel *et al.*, 2007) o de alimentación (Grant y Bowen, 1998), que contribuyen al aislamiento y la divergencia poblacional.

Debido a la amplia distribución, gran vagilidad y la poca o nula estructura poblacional que poseen algunas especies pelágicas, suele suponerse que constituyen una sola población panmíctica o *stock* genético, el cual, por medio de la incorporación de individuos de áreas contiguas, puede compensar las pérdidas ocasionadas por la explotación local. (Grant y Bowen 1998; Graves 1998). Sin embargo, suponer *a priori* la inexistencia de estructura genética (modelo nulo), podría resultar en la explotación excesiva de alguna unidad genética con una historia evolutiva particular y, por ello, reducir la diversidad genética de la población total (Graves, 1998), la cual es fundamental para que las poblaciones sean capaces de afrontar los cambios ambientales futuros (Frankham *et al.*, 2002).

Al analizar diversas especies, frecuentemente se encuentra que no son genéticamente homogéneas, sino que se encuentran estructuradas en grupos de individuos similares, grupos que están más o menos aislados uno del otro. El patrón de distribución de la variación genética dentro y entre poblaciones de las especies, el cual es resultado tanto de los procesos evolutivos contemporáneos o recientes como de los eventos históricos, se denomina estructura genética poblacional (Hewitt y Butlin, 1997; Laikre *et al.*, 2005). Además de los procesos evolutivos, las historias de vida de las especies también pueden contribuir a la existencia de divergencia poblacional.

Los marcadores moleculares han sido de gran utilidad para el análisis de la variación y de la estructura genética poblacional. Unos de los más ampliamente utilizados son los microsatélites (Abdul-Muneer, 2014), ya que permiten detectar estructura poblacional dentro de una escala local y temporal más reciente que otros marcadores moleculares (*e.g.* aloenzimas y *mtDNA*; Freeland, 2005).

Los microsatélites son secuencias cortas de DNA repetidas en tándem. Presentan herencia mendeliana, son neutrales, altamente polimórficos (poseen un alto número de alelos en un mismo locus) y son codominantes, por lo que se pueden identificar a los individuos heterocigotos. Son muy abundantes en los genomas nucleares de los eucariotas, algunos procariotas, en el genoma de los cloroplastos de las plantas (Provan *et al.*, 2001), y existe evidencia que sugiere su presencia en algunos genomas mitocondriales de vertebrados (Zardoya y Meyer, 1998); pueden encontrarse tanto en regiones codificantes como en no codificantes (Tóth *et al.*, 2000). Las repeticiones de trinucleótidos y hexanucleótidos son más frecuentes en los exones, mientras otras (mono-, di- tetra-), en regiones no codificadoras (Nikitina y Nazarenko, 2004).

Se ha estimado que la tasa mutacional de los microsatélites es entre  $10^{-6}$  a  $10^{-2}$  por generación (Schlötterer y Harr, 2001), y que el deslizamiento de la polimerasa durante la replicación del DNA es el mecanismo que mejor explica su alto grado de polimorfismo (Ellegren, 2004). Es debido a su polimorfismo, que los microsatélites son marcadores ampliamente utilizados en estudios de conservación (González, 2003) y manejo de pesquerías (Abdul-Muneer, 2014; Chauhan y Rajiv, 2010).

Si bien es notable la relevancia del estudio de los procesos contemporáneos (ocurridos hace alrededor de 10,000 años atrás), también es fundamental la comprensión de los procesos históricos que han modelado el genoma de las poblaciones y las especies (Hewitt, 2001).

Además de los factores geológicos, los cambios climáticos han afectado la abundancia y distribución de las especies. Los cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno (entre hace 1.5 y 1.0 millones de años atrás) han influido notoriamente en la

distribución de muchas especies de peces del hemisferio norte (Hewitt, 2000). Dichos cambios provocaron eventos de expansión-contracción en el rango de distribución de las especies, de tal manera que durante los periodos glaciales algunas poblaciones redujeron su rango de distribución como consecuencia en la disminución de la temperatura superficial del agua, mientras que durante los periodos interglaciales, las poblaciones lo expandieron, incluso más allá de su límite norte original (Hewitt, 2000; Hewitt, 2004; Marko *et al.*, 2010). Las fluctuaciones demográficas asociadas a las expansiones y contracciones podrían reflejarse en la diversidad y la arquitectura genética actuales de las especies. Asimismo, dichas fluctuaciones pueden apreciarse en la topología de la red de haplotipos de las secuencia de DNA utilizada (Hewitt, 2004).

La filogeografía, término acuñado por Avise *et al.* (1987), se centra en el estudio de la distribución geográfica de los linajes genealógicos. A partir de las secuencias de DNA, se reconstruyen las relaciones filogenéticas entre las poblaciones, especies y subespecies, las cuales posteriormente se grafican sobre su distribución geográfica. El estudio de la filogeografía de las especies se apoya en los resultados de los estudios paleo-climáticos, ya que estos son capaces de proporcionar información sobre las condiciones y los cambios ambientales que incidieron sobre los procesos evolutivos que han dado origen a la estructura genética que observamos actualmente (Hewitt, 2001).

El DNA mitocondrial (*mtDNA*) ha sido el marcador molecular más utilizado en los estudios sobre filogeografía animal. En contraste con el DNA nuclear (*nDNA*), el *mtDNA* posee una tasa de mutación más alta (Schlötterer, 2004), y una herencia matrilineal no recombinante, lo que facilita la reconstrucción de las genealogías (Avise *et al.*, 1987; Ballard y Rand, 2005). Por tales motivos, es un marcador ideal para examinar eventos demográficos históricos ocurridos hace pocos millones de años (Hewitt, 2001).

### 1.1. Genética de poblaciones y manejo de pesquerías

La actividad pesquera brinda importantes servicios a la sociedad, como la obtención de alimento, fuentes de empleo y recreación. Al mismo tiempo, la pesca tiene el potencial de impactar negativamente tanto a los recursos pesqueros como a los ecosistemas que la sostienen (Jackson *et al.*, 2001; Garcia *et al.*, 2003). En el 2011, la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, FAO (Food and Agriculture Organization, por sus siglas en inglés), reportó que el 28.8% de los recursos pesqueros estaban sobre-explotados, el 61.3% completamente explotados y el 9.9% sub-explotados (FAO, 2014) y que, de continuar con las mismas tasas de explotación, el número de pesquerías sobre-explotadas seguiría aumentando (Worm *et al.*, 2006).

La sobre-explotación pesquera tiene consecuencias económicas y sociales al alterar la disponibilidad de recursos alimentarios para la población mundial (Worm *et al.*, 2006; Andrews *et al.*, 2012), además de afectar las poblaciones de las especies explotadas. Por un lado, puede disminuir el tamaño y los parámetros biométricos de la población (talla, edad y talla de primera madurez), y también modificar la proporción sexual. Por ejemplo, las pesquerías pueden ser muy selectivas al extraer individuos de tallas específicas, principalmente de tallas mayores (debido a su valor comercial), disminuyendo la talla media de la población, así como también, aminorando el reclutamiento como consecuencia de la reducción de organismos con capacidad reproductiva. La proporción de sexos puede ser modificada en las especies que muestran dimorfismo sexual a lo largo del crecimiento, capturando a los individuos del sexo con mayor talla (Orensanz *et al.*, 1998; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2006). De la misma manera, para la mayoría de las especies marinas, la sobrepesca representa la actividad humana con mayor impacto en la pérdida de la diversidad genética (Ryman *et al.*, 1995; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2006), afectando a las poblaciones de diversas formas: a) por la extinción de las poblaciones aisladas reproductivamente a consecuencia de la sobrepesca, b) por la reducción de las poblaciones a tamaños poblacionales donde la variación genética no pueda mantenerse en el largo plazo, c) por la pérdida de alelos raros o de baja frecuencia y d) por la eliminación selectiva de peces con determinadas características (*e.g.* pesos y tallas mayores) (Ryman *et al.*, 1995).

De lo expuesto anteriormente, surge la necesidad de incorporar los criterios genéticos a las estrategias para el manejo de las pesquerías, ya que es fundamental poder delimitar poblaciones o *stocks*, así como comprender el grado de divergencia genética existente. Finalmente, dichas poblaciones deben de ser tratadas como unidades de manejo independientes con el objeto de conservar los recursos genéticos (Laikre *et al.*, 2005; Abdul-Muneer, 2014).

A la par de la diversidad genética y de la divergencia poblacional, es reconocido que un parámetro importante para evaluar el estado de salud genética de las poblaciones es el tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ). El concepto de  $N_e$  fue introducido por Sewall Wright y se define como el tamaño de una población ideal que responde a las características Wright-Fisher que experimenta cambios por deriva génica a la misma tasa que la población real en estudio (Wright, 1931). Este parámetro se utiliza para predecir la tasa a la cual una población biológica pierde variación genética (neutral), así como la tasa con la que se incrementa su consanguinidad y la deriva génica (Charlesworth, 2009). Asimismo, el  $N_e$  puede predecir si una población podrá mantener un potencial adaptativo adecuado a largo plazo bajo condiciones ambientales cambiantes (Hauser y Carvalho, 2008; Tallmon *et al.*, 2010). Por lo anterior, es un parámetro importante para el manejo y conservación de las poblaciones de especies amenazadas (Wang, 2005).

Considerando lo anterior, la drástica reducción en el tamaño poblacional de muchas especies de peces como consecuencia de su explotación, inevitablemente afectarán su diversidad genética y, por lo tanto, se incrementará el riesgo de que exista una disminución en su capacidad adaptativa. Lo anterior es de suma relevancia, ya que la reducción de la diversidad y la abundancia de especies puede amenazar la estabilidad y el potencial de recuperación de los ecosistemas marinos, así como su capacidad de respuesta a las presiones tanto ambientales como de pesca (Ferguson, 1994).

No obstante las tendencias actuales de la sobrepesca, éstas se pueden revertir mediante el mantenimiento de los hábitats esenciales para las especies, la creación de reservas marinas y el ejercicio de un manejo pesquero sustentable, el cual incluya el

conocimiento y preservación de la diversidad genética, conocida mediante el análisis de la estructura genética poblacional de las especies explotadas (Punt, 2000; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2006; Worm *et al.*, 2006).

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1. El Golfo de California: origen, regiones biogeográficas e ictiofauna

El Golfo de California (GC) es un mar semi-cerrado localizado en el noroeste de México. Se encuentra delimitado por la península de Baja California y por los litorales continentales de los estados de Sonora y Sinaloa. El origen y la evolución geomorfológica del GC comenzó hace 12 millones de años (Carreño y Helenes, 2002), ubicándose y tomando su forma actual aproximadamente en el último millón de años (durante el Pleistoceno medio-tardío). Sandoval-Castillo *et al.* (2004) considera que las condiciones biogeográficas presentes han prevalecido desde hace 10,000 años.

La formación del GC se debió a la separación de la península de Baja California de la parte continental mexicana, como resultado de la expansión del límite entre la placa norteamericana y la del Pacífico, así como de la ampliación del piso oceánico. La dinámica geológica de la península de Baja California provocó que ésta fuera fragmentada por canales trans-peninsulares en múltiples ocasiones, permitiendo que especies marinas migraran entre el océano Pacífico y el Golfo (Riddle *et al.*, 2000).

Hace aproximadamente tres millones de años, se formaron dos canales trans-peninsulares: uno en el norte y otro en el sur (Grismer, 1994), y un tercer canal se formó en medio de la península hace entre 1–1.6 millones de años (Upton y Murphy, 1997). Como consecuencia de la apertura y cierre de los canales surgieron especies/poblaciones disyuntas entre el Alto Golfo (AG) y el Pacífico nororiental. Estas especies están adaptadas a las aguas del AG (incluso del CG), pero nunca de la zona sur (Walker, 1960; Castro-Aguirre *et al.*, 1995; Bernardi *et al.*, 2003). Bernardi *et al.* (2003) informaron de cinco especies de peces con poblaciones disyuntas y altos niveles de divergencia en sus secuencias de DNA mitocondrial (*mtDNA*), que sugieren un escenario vicariante, en el cual las poblaciones de *Girella nigricans* (chopa verde), *Leuresthes sardina/tenuis* (gruñón del golfo), *Anisotremus davidsonii* (sargo rayado), *Hypsoblennius jenkinsi* (borracho mejillonero) y *Gillichthys mirabilis* (chupa lodo), del Golfo de California y del océano Pacífico debieron de haber

estado conectadas mediante los canales trans-peninsulares. Al cerrarse los canales, la conexión desapareció, manteniéndose las poblaciones aisladas debido a la ausencia de dispersión alrededor del extremo sur de la península de Baja California. De la misma forma, la huella que los canales han dejado plasmada en la genética de especies marinas, ha sido demostrada también en especies terrestres de la península (roedores y reptiles, principalmente) (Riddle *et al.*, 2000).

Existe otra hipótesis para explicar el establecimiento y posterior divergencia de las poblaciones de peces del Pacífico nororiental, actualmente confinadas en la región norte del GC. La existencia en el Golfo de especies del Pacífico norte pudo haber resultado de la migración de las especies de aguas templadas del Pacífico norte, cuando las aguas del sur del Golfo eran frías durante los eventos glaciales del Pleistoceno. Una vez restablecidas las condiciones ambientales, las poblaciones de dichas especies quedaron confinadas dentro del Golfo como resultado de la barrera conformada por las aguas cálidas del sur del Golfo de California (Bernardi *et al.*, 2003). Estas mismas hipótesis podrían utilizarse para explicar la introducción de *S. concolor* dentro del Golfo de California.

Es así como los eventos geológicos, aunados a los periodos glaciales-interglaciales, han influido en la arquitectura genética tanto de las especies terrestres de la península como de las especies marinas del Golfo de California (Upton y Murphy, 1997; Riddle *et al.*, 2000).

Con base en la fauna marina, el GC ha sido dividido en tres regiones: norte, centro y sur (Walker, 1960; Brusca *et al.*, 2005). Conforme a dicha regionalización, la región norte posee dos diferentes subregiones: el Alto Golfo (AG) y la Región de las Grandes Islas (RGI) (Fig. 1), cada una de ellas caracterizadas por diferentes paisajes marinos (profundidad, corrientes, etc.) (Brusca *et al.*, 2005). Vale la pena mencionar que, algunos autores han considerado diferentes formas de regionalización del Golfo de California (*e.g.* Lavín *et al.*, 1997). Sin embargo, la distribución actual de la ictiofauna del Golfo se encuentra correlacionada con condiciones ambientales que delimitan dos principales regiones biogeográficas: la región del AG y el centro del Golfo (CG). Esta división es la más representativa en términos de cambios en la composición de la ictiofauna y de las condiciones

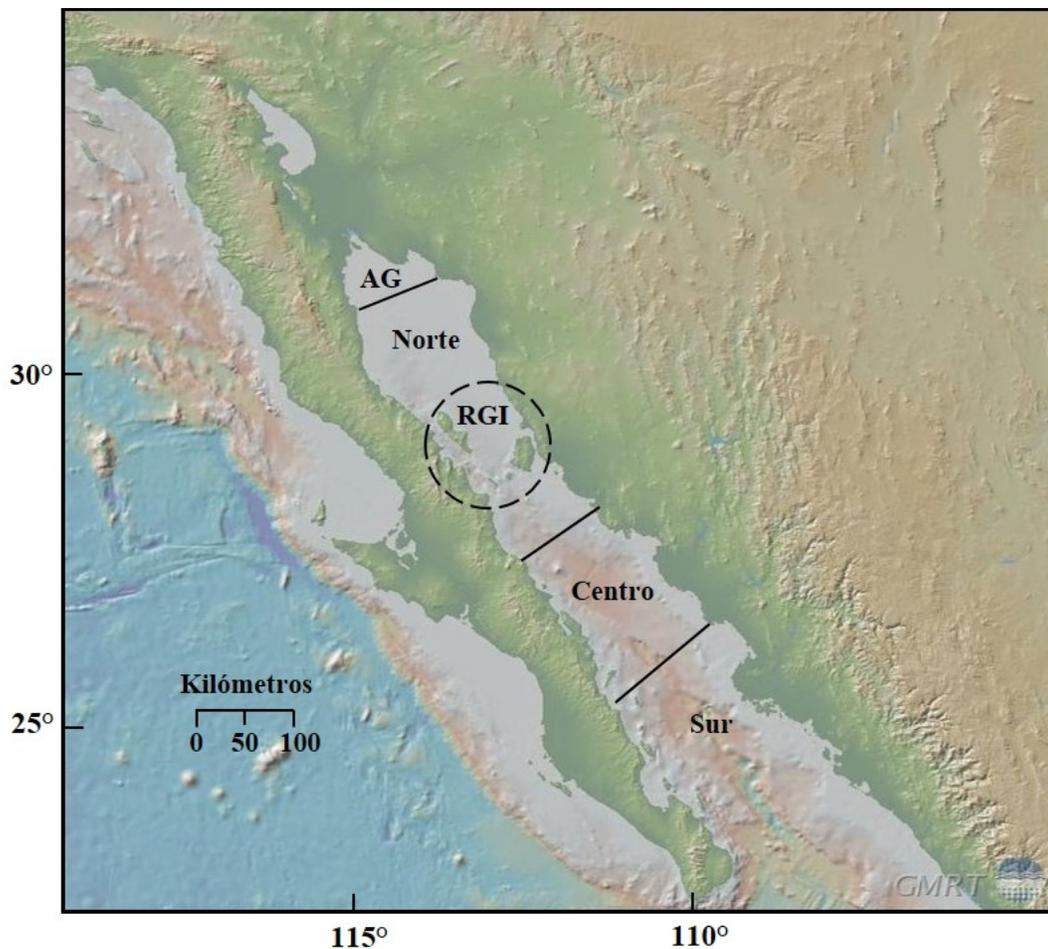
ambientales (Riginos, 2005). Por una parte, el AG es somero (con menos de 50 m de profundidad), presenta oscilaciones mareales muy abruptas de hasta 10 metros de altura, y un amplio intervalo de temperaturas superficiales. La temperatura del agua es muy baja durante el invierno, pudiendo llegar a entre 8 y 12°C (Brusca *et al.*, 2005), mientras que en el verano pueden alcanzarse temperaturas de hasta 30°C (Bernardi *et al.*, 2003; Brusca *et al.*, 2005). En contraste con el AG, el CG presenta mayor relieve topográfico, es más profundo, alcanzando hasta los 3,700 m en la cuenca de Pescadero (Brusca *et al.*, 2005), y presenta una menor variación en las mareas y las temperaturas, con respecto al AG (Riginos, 2005). En general, posee condiciones más oceánicas, similares a las de la región sur del Golfo (Walker, 1960; Brusca *et al.*, 2005).

Entre ambas regiones se localiza la RGI, la cual está conformada por dos grandes islas, que son: la isla Tiburón y la isla Ángel de la Guarda, además de poseer otras más de 900 islas e islotes. Se ha sugerido que la RGI juega un rol importante en el intercambio de agua, así como en el transporte y dispersión de nutrientes y propágulos (huevos, larvas y esporas) entre el norte y el centro del Golfo (Danell-Jiménez *et al.*, 2009; Sánchez-Velasco *et al.*, 2009). Es así como los complejos patrones de circulación oceánica podrían restringir la dispersión de los organismos entre las regiones y generar diferencias genéticas, tal y como se ha reportado para algunas especies de peces arrecifales que habitan ambas regiones del GC. Por ejemplo; el tres aletas colinegra, *Axoclinus nigricaudus*; el trambollito de aleta roja, *Coralliozetus micropes* y la cabrilla de roca, *Paralabrax maculatofasciatus* (Riginos, 2005).

La ictiofauna del GC posee dos orígenes. Por una parte, como ya se mencionó anteriormente, están las especies provenientes del Pacífico nororiental, las cuales representan el 10% de las especies, y por otra, están las especies del Pacífico oriental tropical, constituyendo el 73% del total. Asimismo, el 17% restante está integrado por especies endémicas del GC (Walker, 1960).

Es importante mencionar que, además de los patrones de circulación mencionados anteriormente, existen otros factores que impiden el establecimiento de poblaciones de peces originarios del CG en la región del AG. Por ejemplo, las bajas temperaturas que predominan

durante el invierno en el AG inducen una significativa mortalidad en los peces del CG (debido a que dichas especies poseen cierto grado de afinidad con los taxa tropicales) que tratan de colonizar el AG (Thomson *et al.*, 2000). Sin embargo, aunque cada una de las regiones del Golfo posee diferentes especies de peces, algunas otras pueden encontrarse en ambas regiones como es el caso específico de *Scomberomorus concolor*. Además, se puede esperar que, por el comportamiento migratorio de esta especie, los individuos localizados en las regiones del AG y CG podrían constituir una misma población.



**Figura 1.** Regiones biogeográficas del Golfo de California según Walker (1960) y Brusca *et al.* (2005): región norte, la cual incluye al Alto Golfo (AG) y a la Región de las Grandes Islas (RGI), región centro y región sur. (GeoMapApp ©; Ryan *et al.*, 2009).

## 2.2. Generalidades oceanográficas del Golfo de California

El Golfo de California es considerado como una de las áreas más productivas del océano, y cuenta con tres importantes mecanismos para la fertilización de sus aguas: las surgencias inducidas por el viento, la mezcla por marea y la circulación termohalina (Álvarez-Borrego, 2010).

Durante invierno y primavera (diciembre a mayo), los fuertes vientos del noroeste originan una surgencia que aumenta la productividad primaria a lo largo de la zona continental del centro y sur del Golfo. Luego, los vientos disminuyen y con ellos también disminuye la productividad (Douglas *et al.*, 2007). Otro evento de surgencias se forma durante el verano y el otoño (julio a octubre) en las costas de la península de Baja California, a consecuencia de los vientos del sureste. Los meses de noviembre y junio son considerados como periodos de transición (Álvarez-Borrego, 2010).

Las mareas en el GC son provocadas por la co-oscilación con el océano Pacífico, es decir, que son inducidas por las mareas provenientes del Pacífico. En el AG las mareas pueden alcanzar más de siete metros de altura (Álvarez-Borrego, 2010), provocando intensos flujos mareales en la zona que favorecen la re-suspensión de los nutrientes encontrados en los depósitos de sedimentos, originalmente transportados por el flujo del Río Colorado (Lavín y Sánchez, 1999; Thomson *et al.*, 2000).

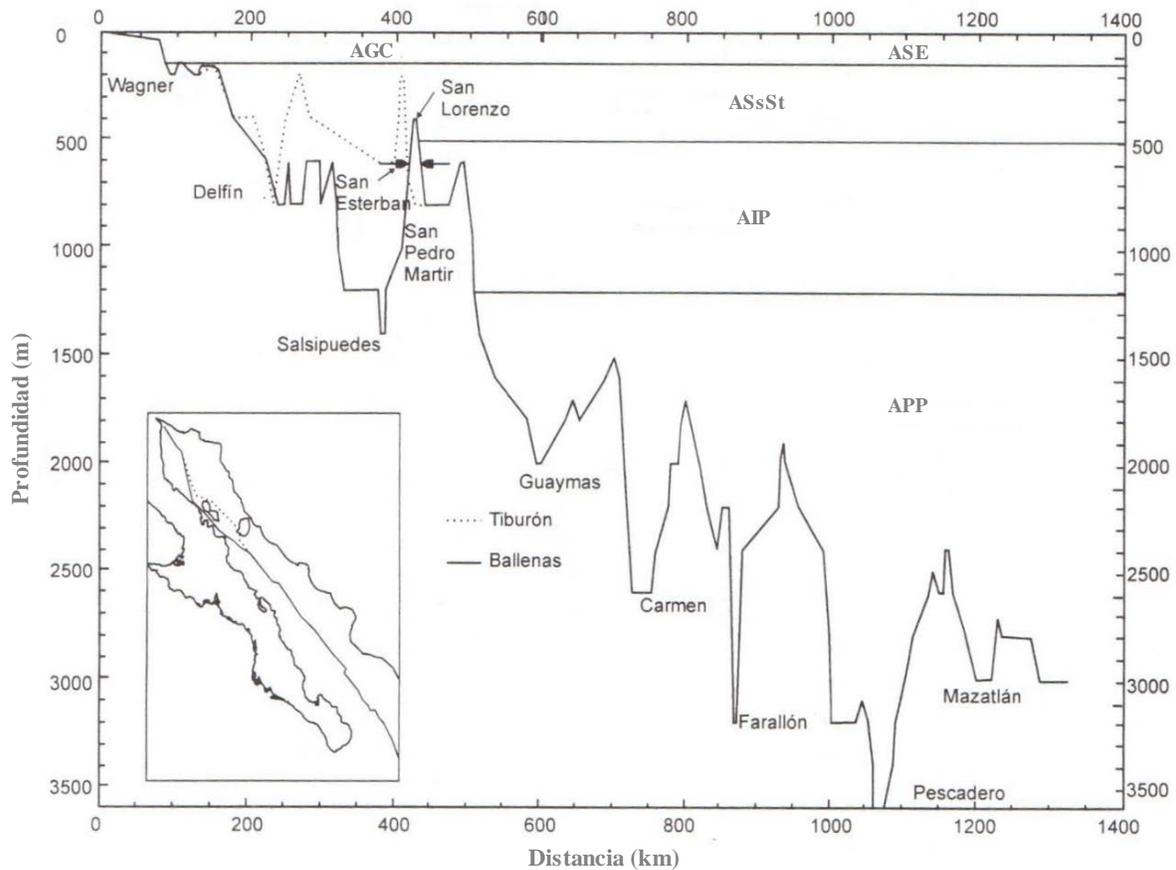
En la RGI las mareas pueden llegar a más de cuatro metros, favoreciendo una intensa mezcla similar a una surgencia permanente, por lo que los niveles de nutrientes son altos durante todo el año (Álvarez-Borrego, 2010).

En cuanto a la circulación termohalina, se puede decir que la localización del Golfo entre dos masas de tierra áridas resulta en un flujo neto de humedad del océano hacia la atmósfera, haciendo al Golfo de California la única cuenca de evaporación del Pacífico. La máxima evaporación ocurre a finales del verano y principios del otoño, debida a la alta temperatura superficial del mar. No obstante, la evaporación, existe un flujo de calor neto

hacia el mar. Esto requiere que el calor salga del Golfo, de tal forma que el agua caliente menos densa, fluya hacia el Pacífico. Para contrarrestar esta salida, el agua profunda fluye dentro del Golfo. Como consecuencia de esta circulación, el agua profunda rica en nutrientes es llevada a la zona fótica donde éstos son utilizados por el fitoplancton. Este flujo de agua ha sido propuesto por Gilbert y Allen (1943) como la circulación general del Golfo de California.

La circulación superficial (0–70 m) se refiere al sistema de corrientes residuales, la cual no incluye a las corrientes provocadas por las mareas. Así, la circulación superficial es capaz de transportar materiales (*e.g.* huevos, larvas, contaminantes). Debido a la influencia de las corrientes del océano Pacífico y de los vientos, la circulación en el GC es estacional (Ripa, 1997), de tal forma que durante el verano es ciclónica (en el sentido contrario al de las manecillas del reloj) y durante el invierno es anticiclónica (en el sentido de las manecillas del reloj) (Álvarez-Borrogo, 2010). La fase ciclónica se presenta desde junio hasta septiembre mientras que la fase anticiclónica ocurre de noviembre a abril (Palacios-Hernández *et al.*, 2002).

El Golfo de California está compuesto por seis masas de agua. La nomenclatura más aceptada para las masas de agua es la propuesta por Torres-Orozco (1993), la cual está basada en sus propias características y no en su origen, a excepción de la masa de agua del Golfo de California (AGC;  $S \geq 35.0\%$  y  $T > 12.0^\circ\text{C}$ ;  $S$  es salinidad y  $T$  es temperatura). Además de la AGC las masas de agua son: el agua de la corriente de California (ACC;  $S \leq 34.5\%$  y  $12.0 \leq T < 18.0^\circ\text{C}$ ), el de agua superficial ecuatorial (ASE;  $S < 35.0$  y  $T \geq 18.0^\circ\text{C}$ ), el agua sub-superficial subtropical (ASsSt;  $34.5 < S < 35.0\%$  y  $9.0 \leq T < 18.0^\circ\text{C}$ ), el agua intermedia del Pacífico (AIP;  $34.5 \leq S < 34.8\%$  y  $4.0 \leq T < 9.0^\circ\text{C}$ ), y el agua profunda del Pacífico (APP;  $S > 34.5\%$  y  $T < 4.0^\circ\text{C}$ ) (Fig. 2).



**Figura 2.** Masas de agua del Golfo de California. Agua del Golfo de California (AGC), agua superficial ecuatorial (ASE), agua sub-superficial subtropical (ASsSt), agua intermedia del Pacífico (AIP), agua profunda del Pacífico (APP). Adaptado de Lavín *et al.* (1997).

Del sur de la RGI hasta la entrada del Golfo, la estructura termohalina es básicamente la misma que la del océano Pacífico oriental tropical, salvo en la superficie, donde existe un exceso de evaporación (ver Álvarez-Borrego, 2010). En la entrada del Golfo existen tres tipos de agua superficial: la ACC, que circula hacia el sur a lo largo de la costa occidental de la península de Baja California (solo se encuentra en la boca del Golfo). La ASE, que fluye hacia el área desde el sureste, y la AGC. Por debajo de estas masas de agua, superficiales se encuentran sucesivamente de acuerdo a su profundidad: la ASsSt, la AIP y la APP.

La formación de la AGC ocurre durante todo el año en el Alto Golfo y en diversas regiones someras, principalmente al norte de Isla Tiburón, e incluso al sur de Sonora (Torres-Orozco, 1993). Dicha formación ocurre a partir de la transformación de la ASE o de la ASsSt por evaporación. Por un lado, la ASE presenta un pulso claramente estacional, durante el verano entra hasta la cuenca de Guaymas y durante el invierno entra solo hasta la boca del Golfo (dependiendo de las fluctuaciones estacionales del viento). Mientras que la ASsSt invade todo el Golfo, incluyendo gran parte de región del norte (Torres-Orozco, 1993).

### **2.3. Generalidades de la Familia Scombridae**

La familia Scombridae es un grupo monofilético (Miya *et al.*, 2013) integrado por 15 géneros y 51 especies (Nelson, 2006). Uno de los géneros perteneciente a dicha familia es el género *Scomberomorus*, conformado por 18 especies que se distribuyen en zonas costeras tropicales y subtropicales. Once especies se localizan en el Indo-Pacífico, cuatro en el Atlántico occidental, una en el Atlántico oriental y dos se distribuyen en el Pacífico oriental. En el Atlántico mexicano se encuentran *Scomberomorus cavalla*, *Scomberomorus maculatus* y *Scomberomorus regalis*, mientras que en el Pacífico se localizan *Scomberomorus sierra* y *S. concolor* (Collette, 2001).

Los escómbridos son peces marinos epipelágicos, es decir, que habitan en los 200 metros superiores de las zonas oceánicas y costeras (Helfman *et al.*, 2009). Se caracterizan por realizar migraciones estacionales asociadas con la alimentación y la reproducción (Collette y Nauen, 1983) y por formar agregaciones para evadir a sus depredadores o para alimentarse (ver Miya *et al.*, 2013). Los atunes, bonitos, macarelas, junto con las sierras, sostienen importantes pesquerías tanto comerciales como deportivas en aguas templadas y tropicales de todo el mundo (Miyake *et al.*, 2010).

En cuanto a su alimentación, las sierras son organismos carnívoros que se alimentan principalmente de especies pertenecientes a las familias Engraulidae y Clupeidae (Montemayor-López y Cisneros-Mata, 2000; Bakhoun, 2007). Por otra parte, la

reproducción puede llevarse a cabo en varias ocasiones durante el año y generalmente presentan una temporada reproductiva prolongada (Nagahama *et al.*, 1995), lo que se debe a que las gónadas maduras de las hembras presentan ovocitos en diferentes fases de desarrollo, en otras palabras, un patrón de desarrollo de tipo asincrónico (Mackie *et al.*, 2005; Lucano-Ramírez *et al.*, 2011). Las hembras de entre 2.0 y 2.5 kg de peso pueden llegar a expulsar entre 1.0–1.5 millones de huevecillos de aproximadamente un milímetro de diámetro (Ruiz-Durá, 1985). Aproximadamente 25 horas después de la fertilización, los huevos eclosionan, liberando a las larvas pelágicas (ver Collette y Russo, 1984). Las larvas del género *Scomberomorus* spp se caracterizan por tener un rápido crecimiento (De Vries *et al.*, 1990) y por alimentarse precozmente del ictioplancton (Shoji y Tanaka, 2005). Larvas de clupeidos han sido encontradas con gran frecuencia dentro de los estómagos de larvas de *Scomberomorus semifasciatus*, *Scomberomorus queenslandicus*, *Scomberomorus commerson* (Jenkins *et al.*, 1984), *Scomberomorus niphonius* (Shoji y Tanaka, 2005), *S. maculatus* y *S. cavalla* (Finucane *et al.*, 1990).

Tanto *S. sierra* como *S. concolor* forman parte del grupo monofilético denominado *Scomberomorus regalis*, junto con *Scomberomorus brasiliensis*, *S. maculatus*, la propia *S. regalis*, especies que se encuentran en el Atlántico occidental y *Scomberomorus tritor*, del Atlántico oriental. Las relaciones filogenéticas entre las especies de dicho grupo fueron re-examinadas desde el punto de vista molecular utilizando DNA nuclear y mitocondrial por Banford *et al.* (1999), con el objetivo de esclarecer las discrepancias surgidas de la comparación los análisis filogenéticos realizados con base en los caracteres morfológicos o en la distribución geográfica (Collette, 1999), así como en la relación parásito-hospedero de los copépodos parásitos de las especies de escómbridos (Collette y Russo, 1985). Los resultados obtenidos de los análisis de la filogenia molecular combinados con los datos de los eventos geológicos, confirman que *S. tritor* es la especie basal de dicho grupo de escómbridos y que la separación entre las especies del Atlántico occidental y *S. tritor* se llevó a cabo durante el Mioceno medio con el cierre del Mar de Tetis y la ampliación de la cuenca oceánica. Así también, ubican a *S. maculatus* en la posición ancestral del grupo de especies americanas y sugieren que dicha especie divergió antes del cierre del Istmo de Panamá (hace 3 millones de años); y que el nivel del mar que se presentaba a finales del Mioceno y la

desviación de la corriente del Golfo pudieron haber confinado a esta especie al Golfo de México. Los datos de *mtDNA* evidencian los eventos de divergencia intra-oceánicos ocurridos tanto dentro de los grupos del Atlántico occidental (*S. brasiliensis* y *S. regalis*) como de los del Pacífico oriental (*S. concolor* y *S. sierra*), después de la separación de los linajes trans-ístmicos. Dentro del Pacífico oriental, los autores estimaron que el tiempo de divergencia entre *S. concolor* y *S. sierra* ocurrió hace aproximadamente 2.3 millones de años. Por su parte, *S. brasiliensis* y *S. regalis* se originaron hace 1.4 millones de años. El proceso de especiación dentro del Atlántico occidental pudo haber ocurrido durante las glaciaciones del Pleistoceno cuando los niveles del mar eran menores a los presentes, impidiendo el contacto entre cuencas (Banford *et al.*, 1999).

#### **2.4. Estudios genéticos en escómbridos**

La diversidad genética y la divergencia poblacional de los escómbridos se ha analizado en diversos estudios, a partir de los cuales se ha observado que los miembros de la familia Scombridae poseen un nivel alto de variación genética y un tamaño efectivo poblacional grande (Gonzalez *et al.*, 2008; Díaz-Jaimes *et al.*, 2010). En algunas especies no se ha detectado estructura genética poblacional, sin embargo, en otras como *Thunnus albacares* se han observado niveles bajos de diferenciación genética (Ely *et al.*, 2005). Asimismo, en las especies del género *Scomberomorus* se han observado niveles altos de variación genética (Broughton *et al.*, 2002; Shui *et al.*, 2009; Domínguez-López *et al.*, 2010; Gold *et al.*, 2010), y en algunos casos se ha encontrado estructura poblacional. Por ejemplo, se ha observado divergencia entre las poblaciones de *S. cavalla* del Atlántico y del Golfo de México (Gold *et al.*, 2002), así como entre las poblaciones de *S. brasiliensis* de Isla Margarita (Venezuela) y Trinidad (Gold *et al.*, 2010).

## 2.5. Aspectos biológicos de *Scomberomorus concolor*

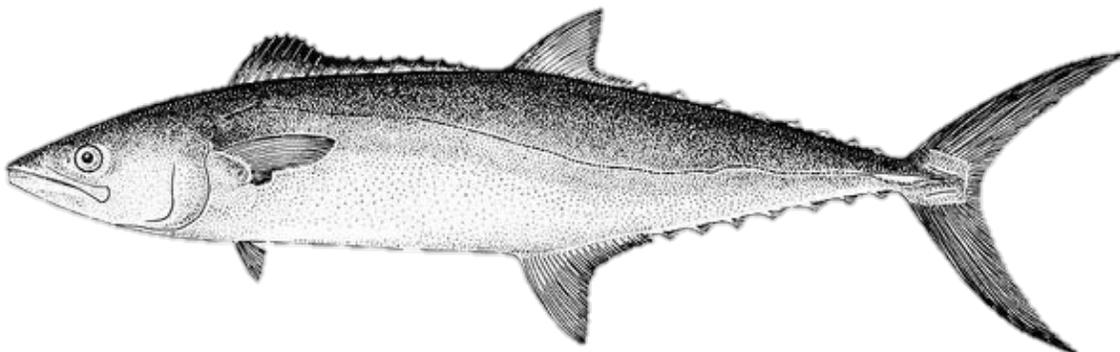
*Scomberomorus concolor*, comúnmente llamada sierra del Golfo, está considerada como una especie endémica del Golfo de California. La literatura reporta que, posiblemente, esta especie tuvo una distribución continua desde la bahía de Monterey California, a lo largo de la península de Baja California y hasta el interior del Golfo de California. Actualmente, la única población existente se encuentra restringida al norte y centro del Golfo de California (Collette, 1995). La aparente reducción del rango de distribución de *S. concolor* ha sido basada en los reportes pesqueros en los que se registran que durante el periodo comprendido entre 1870 y 1880, esta especie era capturada en la Bahía de Monterey en cantidades comerciales, para luego desaparecer de esa área desde principios de 1900 (Fitch y Flechsig 1949). Debido a esto, *S. concolor* ha sido incluida en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUNC, por sus siglas en inglés) bajo el estatus de especie vulnerable (Collette *et al.*, 2011).

*Scomberomorus concolor* posee un cuerpo alargado y comprimido (Collette y Nauen, 1983). Los machos son ligeramente más pequeños que las hembras, presentando un intervalo de tallas comprendido entre los 250 y los 590 mm de longitud furcal (LF), con un promedio de 351 mm LF; mientras que el intervalo de talla de las hembras comprende de 250 a 640 mm LF con un promedio de 364 mm LF. Con respecto a los grupos de edad, se han detectado hasta siete grupos en los machos y ocho en las hembras (Valdovinos-Jacobo, 2006). Los machos son de color azul metálico de la parte superior y de color plateado de los costados y de la parte inferior, además de carecer de rayas o manchas (Collette y Nauen, 1983). Por su parte, las hembras son más oscuras y poseen dos series alternas de manchas de color café en los costados (las manchas se observan de color dorado cuando el espécimen está vivo) (Collette y Nauen, 1983) (Fig. 3).

Durante todo el año se observan ejemplares inmaduros, pero principalmente de noviembre a marzo. El proceso de madurez gonádica comienza en los meses de marzo y abril, detectándose un pico de organismos con gónadas maduras de mayo a julio (Quiñonez-Velázquez y Montemayor-López, 2002; Valdovinos-Jacobo, 2006). Finalmente, se reportan

organismos con gónadas en post-desove se reportan durante los meses de junio a octubre (Valdovinos-Jacobo, 2006).

La talla masiva de madurez ( $L_{50}$ ) calculada para la sierra del Golfo es de 354 mm LF para los machos, de 371 mm LF para las hembras y para ambos sexos combinados es de 365 mm LF, lo que corresponde a una edad de 3 años. (Valdovinos-Jacobo, 2006). Con base en esta información Valdovinos-Jacobo (2006) concluye que alrededor del 40% de los organismos capturados no logran reproducirse ninguna vez.



**Figura 3.** Representación esquemática de *Scomberomorus concolor*. Tomado de Collette y Russo (1984).

*Scomberomorus concolor* presenta desplazamientos estacionales dentro del Golfo de California. Alrededor del mes de septiembre, después del desove, el cual se lleva a cabo en el Alto Golfo, los organismos se desplazan hacia el centro, donde permanecen de octubre a mayo. Se ha sugerido que esta área es utilizada como zona de alimentación por *S. concolor*, ya que durante el invierno se observa la presencia de sardinas (*Sardinops sagax*) y anchovetas (*Engraulis mordax*), componentes principales de la dieta de dicha especie. Las concentraciones de sardinas y anchovetas son resultado de los eventos de surgencias que se presentan en esta zona, las cuales también disminuyen la temperatura de las aguas (Álvarez-Borrego, 2010). De la misma manera, al disminuir las surgencias y aumentar la temperatura en la región central, se da inicio a la migración hacia el Alto Golfo (abril), la cual se ve

reflejada en la disminución en las capturas y luego la ausencia de la especie en la zona. La región del Alto Golfo se ha considerado como una zona de reproducción y crianza debido a la presencia de organismos con gónadas maduras durante los meses de mayo-junio (Valdovinos-Jacobo, 2006) y la presencia de larvas del género *Scomberomorus* ssp (Moser *et al.*, 1973).

Como es notable, no existe mucha información acerca de la biología de *S. concolor*. Pocos son los trabajos realizados y principalmente versan sobre los parámetros poblacionales de la especie (e.g. Montemayor-López y Cisneros-Mata, 2000; Quiñonez-Velázquez y Montemayor-López, 2002; Medina-Gómez, 2004; Valdovinos-Jacobo, 2004 y Valdovinos-Jacobo, 2006).

## **2.6. Estudios genéticos en *Scomberomorus concolor***

Con respecto a los trabajos sobre la genética de *S. concolor*, solamente existe el realizado por Domínguez-López *et al.* (2015), en el cual los autores detectaron altos niveles de variación genética mediante el análisis de secuencias de la región control del DNA mitocondrial (*mtDNA-RC*), homogeneidad genética a lo largo del rango de distribución de la especie, así como dos eventos de expansión poblacional. Tanto los altos niveles de variación, como la ocurrencia de múltiples eventos de expansión pueden oscurecer la evidencia sobre la divergencia poblacional (Eytan y Hellberg, 2010), por lo que en el presente trabajo se utilizaron secuencias del gen del citocromo b (*mtCit-b*), el cual se caracteriza por una tasa de mutación más lenta con respecto a la de la región control (Meyer, 1993), con el objetivo de obtener alguna señal de divergencia poblacional histórica. De igual manera, se utilizaron nueve *loci* de microsatélites nucleares, con la finalidad de inferir eventos evolutivos o procesos contemporáneos que podrían estar contribuyendo a la estructura genética o a la conectividad entre las poblaciones de *S. concolor*. Adicionalmente, la detección de estructura poblacional coadyuvaría en la definición de *stocks* o unidades de pesca que permitan manejar adecuadamente el recurso y así evitar pérdidas en la diversidad genética y de alelos raros o

de baja frecuencia. En otras palabras, mantener la salud genética y el potencial evolutivo de la especie.

### **2.7. La pesca de la sierra en México**

La pesca de la sierra se lleva a cabo tanto en aguas del Golfo de México como en el Pacífico mexicano, incluyendo a *S. cavalla* y *S. maculatus* en el Golfo de México; y a *S. concolor* y *S. sierra* en el Pacífico. La tendencia histórica de la captura de la sierra, comprendida entre 2005 y 2014 en ambos litorales indica una producción promedio de 14,260 toneladas anuales. De dicha producción, el Pacífico mexicano contribuye en promedio con el 59% (8,344 toneladas) de las capturas. De la misma manera, al revisar la tendencia de las capturas de la sierra en el Pacífico, se observa que los estados que poseen litorales en el Golfo de California (Baja California, Baja California Sur, Sonora y Sinaloa), en promedio aportaron el 77% de las capturas, siendo el estado de Sonora el mayor productor (CONAPESCA, 2014; Fig. 4).

### **2.8. La pesca de la sierra en el Golfo de California**

El Golfo de California representa la zona pesquera más importante de México, ya que contribuye con más de la mitad de la producción pesquera total anual, siendo las pesquerías a pequeña escala las que generan la mayoría de la producción (Cisneros-Mata, 2010). Dentro del Golfo de California, la región del Alto Golfo es sin duda, la zona más importante en cuanto a la producción de pesquerías a pequeña escala se refiere.

Las flotas pesqueras tanto de la región del centro como la del Alto Golfo están compuestas por embarcaciones menores (con menos de nueve metros de eslora) con motores fuera de borda, conocidas como “pangas”. En ambas zonas, la principal arte de pesca es la red agallera o chinchorro con una luz de malla de 2.5 a 3.5 pulgadas (Montemayor-López y Cisneros-Mata, 2000; Rodríguez-Quiroz *et al.*, 2010).

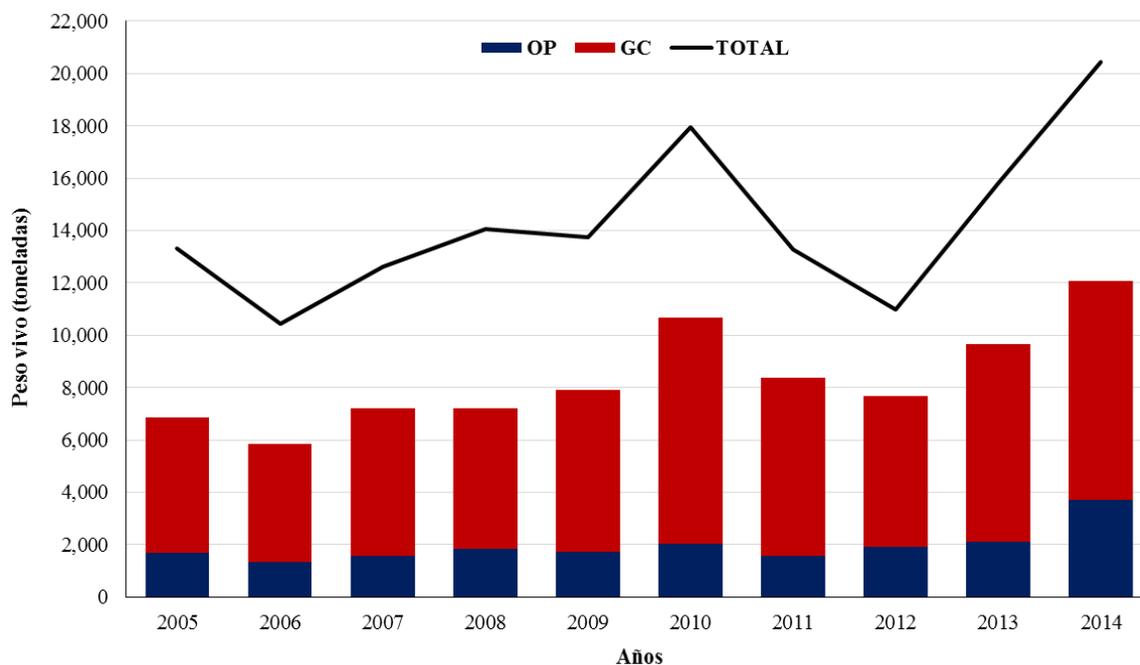
Valdovinos-Jacobo (2006) menciona que el límite de distribución de *S. concolor* en la costa este del Golfo de California se localiza en la bahía de Guaymas; mientras que en la costa de Baja California Sur no existen reportes de pesca de esta especie (la captura la integra *S. sierra*) (Quiñonez-Velázquez y Montemayor-López, 2002). Sin embargo, se ha reportado la presencia de la sierra del Golfo en Bahía Concepción (Rodríguez-Romero *et al.*, 1994) y en Bahía de la Paz, Baja California Sur (reportes 386, 552, 3111, 3373, 2257 y 6650 de la colección ictiológica del CICIMAR-IPN). Por otra parte, en la Bahía de Guaymas, en la región central del Golfo de California, los rangos de distribución de *S. concolor* y *S. sierra* se sobrelapan, siendo explotadas ambas por las pesquerías artesanales.

Ambas especies forman cardúmenes y realizan movimientos migratorios estacionales, los cuales se encuentran relacionados con la alimentación y la reproducción. Dichas migraciones son comúnmente conocidas como “corridas”. *Scomberomorus sierra* realiza una corrida de octubre a noviembre de la región central del Golfo de California hacia el sur del Pacífico mexicano, y la segunda corrida la realiza en dirección inversa de enero a abril o mayo (Carta Nacional Pesquera, 2010). Por su parte, *S. concolor* se desplaza del Alto Golfo de California hacia el centro del Golfo, aproximadamente en el mes de septiembre y regresa al Alto Golfo entre abril y mayo (Valdovinos-Jacobo, 2006). Así, *S. concolor* y *S. sierra* coexisten en la región central del Golfo de California mediante una segregación temporal que influye en la disponibilidad de ambas especies y se ve reflejada en las capturas. Por ejemplo, en Sonora, *S. concolor* llega a representar la mayoría de la captura de sierra durante la temporada de pesca que va de octubre a abril (Montemayor-López y Cisneros-Mata, 2000; Valdovinos-Jacobo, 2006). Mientras que *S. sierra* predomina en las capturas de mayo-junio, con su máxima presencia durante el verano (Montemayor-López y Cisneros-Mata, 2000).

Con base en la biología, ecología y afinidad de hábitat, Montemayor-López y Cisneros-Mata (2000) clasificaron a *S. concolor* y *S. sierra* como una misma Unidad de Manejo Pesquero (UMP), quedando así establecido oficialmente en la Carta Nacional Pesquera. Como consecuencia, no se hace distinción entre ambas especies en los reportes de las capturas (Carta Nacional Pesquera, 2010). La única diferencia observable entre este par

de especies consiste en que los machos de *S. concolor* carecen de manchas doradas en los costados. Sin embargo, una vez que los organismos están fuera del agua, las manchas tienden a desaparecer. Por tal razón, el principal carácter diagnóstico con el cual se puede discriminar entre *S. concolor* y *S. sierra*, es el número de branquiespinas del primer arco branquial. *Scomberomorus concolor* presenta de 5–9 branquiespinas en el arco superior y de 15–20 en el arco inferior (Klawe, 1966; Miller y Lea, 1972). Según Klawe (1966), *S. sierra* presenta de 2–4 y de 10–12 branquiespinas en el arco superior e inferior, respectivamente. Por su parte Miller y Lea (1972) sostienen que son de 3–5 en el arco superior y de 10–13 en el arco inferior.

Los estudios sobre la explotación pesquera de *S. concolor* han arrojado resultados contrastantes. En un primer estudio, Quiñónez-Velázquez y Montemayor-López (2002), indican que, con base en la tasa de explotación estimada para dicha especie, la población está siendo sobre-explotada y existe riesgo de colapso. Valdovinos-Jacobo (2006), por su parte, clasifica a *S. concolor* como recurso próximo a su estado de aprovechamiento máximo. Asimismo, estimó que, con base en la talla de primera madurez y la talla de reclutamiento a la pesca (250 mm LF), el 40% de los individuos no logra reproducirse ni una sola vez. Finalmente, la Carta Nacional Pesquera (2010), menciona que el tamaño de las existencias de *S. concolor* están por debajo del nivel óptimo (30% de la biomasa estimada en su tamaño original). A pesar de lo anterior, no existen estrategias de manejo o normas de administración vigentes para esta pesquería.



**Figura 4.** Serie histórica de la producción de sierra en México (2005–2014). La producción del Océano Pacífico (OP) está integrada por Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit y Oaxaca. La del Golfo de California (GC) por Baja California, Baja California Sur, Sonora, y Sinaloa. El total de la producción está integrado por las aportaciones del OP y las del Océano Atlántico, el cual está compuesto por Campeche, Quintana Roo, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán.

### 3.OBJETIVOS

#### 3.1. Objetivo general

Caracterizar la variabilidad genética en la escala espacio-temporal de *S. concolor* en el Golfo de California mediante análisis de microsatélites nucleares, con el fin de investigar la posible existencia de estructura genética que nos permita definir el número de *stocks* genéticos o de unidades independientes de pesca. Asimismo, analizar sus patrones de diversidad genética e inferir la filogeografía de *S. concolor* mediante el análisis de las secuencias del gen del citocromo b.

#### 3.2. Objetivos particulares

- Caracterizar el nivel de diversidad genética de *S. concolor* mediante microsatélites.
- Determinar la divergencia poblacional y el grado de flujo génico entre las regiones biogeográficas del Golfo de California.
- Estimar el tamaño efectivo poblacional contemporáneo de la población o poblaciones de *S. concolor*.
- Caracterizar la diversidad genética de *S. concolor* a partir de las secuencias del gen del citocromo b.
- Reconstruir la historia demográfica de *S. concolor* en el Golfo de California.
- Estimar el tamaño efectivo poblacional histórico de *S. concolor*.
- Definir el origen de la población o poblaciones de *S. concolor* que se localizan en el Golfo de California.
- Definir unidades pesqueras de manejo para la especie con base en la posible estructura genética

## 4. HIPÓTESIS

Dado que el Golfo de California se encuentra conformado por dos principales regiones biogeográficas, se espera que *S. concolor* esté constituida por una población o *stock* genético en cada una de estas regiones.

Si la presencia de *S. concolor* en el Golfo de California se debe a un efecto fundador, éste podrá observarse en las estimaciones del tamaño efectivo poblacional y en el grado de diversidad genética de la población o poblaciones localizadas en el Golfo de California.

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

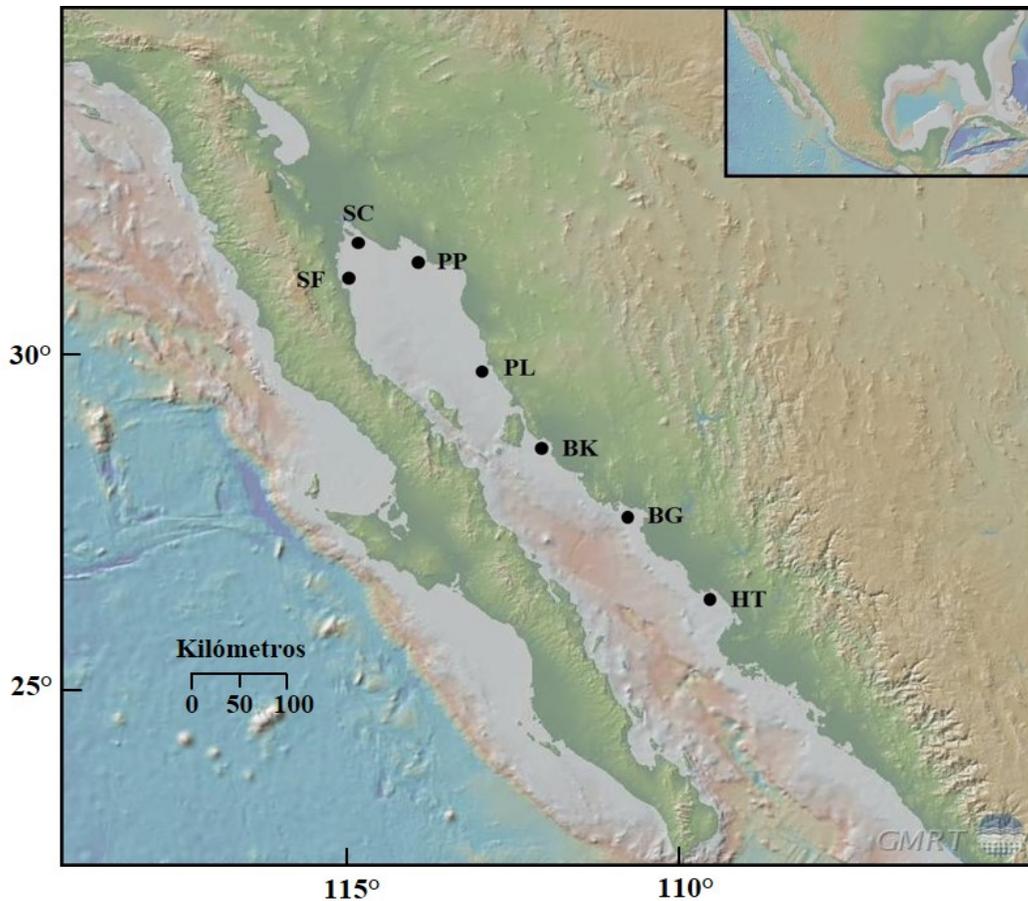
### 5.1. Obtención del tejido muscular

Se obtuvieron muestras de tejido muscular de 482 organismos de *S. concolor* provenientes de las capturas de la pesca artesanal que se realiza a escala local en el Golfo de California. Se muestrearon siete localidades del Golfo de California. Las localidades de la región del Alto Golfo comprendieron a: San Felipe (**SF**) en 2006 ( $n = 37$ ) y 2008 ( $n = 32$ ), Santa Clara (**SC**) en 2006 ( $n = 29$ ); Puerto Peñasco (**PP**) en 2006 ( $n = 29$ ), 2007 ( $n = 15$ ) y 2008 ( $n = 32$ ); y Puerto Libertad (**PL**) en 2006 ( $n = 30$ ). Aunque la localidad de PL geográficamente no pertenece al Alto Golfo, ésta se incluyó debido a que se localiza ligeramente por encima de la región de las grandes islas. Las localidades del centro del Golfo fueron: Bahía Kino (**BK**) en 2005 ( $n = 50$ ), 2006 ( $n = 60$ ) y 2007 ( $n = 31$ ), Bahía de Guaymas (**BG**) en 2005 ( $n = 70$ ), y 2006 ( $n = 39$ ); y Huatabampo (**HT**) en 2005 ( $n = 28$ ) (Fig. 5).

Las muestras de tejido muscular fueron fijados en alcohol etílico al 70% y almacenadas en el Laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM.

### 5.2. Extracción del DNA genómico

La extracción del DNA genómico total consistió en incubar un pequeño fragmento de tejido muscular en 500  $\mu\text{L}$  de buffer Chris-lysis (100  $m\text{M}$  Tris-HCl pH 8.5, 50  $m\text{M}$  EDTA, 2% SDS y 20  $m\text{M}$  NaCl) y 15  $\mu\text{L}$  de proteinasa K durante 24 horas a 55°C. Luego, la muestra se precipitó y se limpió con isopropanol y etanol, respectivamente. Finalmente, se resuspendió en 100  $\mu\text{L}$  de buffer TE (Laird *et al.*, 1991).



**Figura 5.** Localidades muestreadas en el Golfo de California. Alto Golfo: San Felipe (**SF**), Santa Clara (**SC**), Puerto Peñasco (**PP**) y Puerto Libertad (**PL**). Centro del Golfo: Bahía de Kino (**BK**), Bahía de Guaymas (**BG**) y Huatabampo (**HT**). (GeoMapApp ©; Ryan *et al.*, 2009).

### 5.3. Amplificación y genotipificación de los microsatélites

Debido a que las regiones de DNA que flanquean a un locus microsatelital se encuentran altamente conservadas entre individuos de la misma especie y entre taxa cercanos, es posible amplificar microsatélites a partir de cebadores o *primers* previamente desarrollados para otras especies dentro del mismo género e incluso familia, especialmente en el caso de vertebrados como los peces (Rico *et al.*, 1996), reptiles (FitzSimmons *et al.*, 1995) y mamíferos (Moore *et al.*, 1991). Así, la amplificación de microsatélites a partir de

*primers* para especies relacionadas puede contribuir al ahorro de tiempo y dinero en contraste con la generación de *primers* especie-específicos (Squirrell *et al.*, 2003).

Para el presente trabajo se amplificaron nueve microsatélites en 482 muestras mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés), utilizando *primers* previamente desarrollados para *S. cavalla* (Broughton *et al.*, 2002), *S. brasiliensis* (Renshaw y Douglas, 2009) y *S. niphonius* (Yokoyama *et al.*, 2006). Se utilizó una metodología de tres *primers*, la cual consiste en un *primer reverse*, un *primer forward* con una cola M13 (5'-GTAAAACGACGGCCAGT-3') en su extremo 5' y un *primer* M13 universal, el cual además de tener la cola M13 está marcado con fluorescencia (Boutin-Ganache *et al.*, 2001). Durante los ciclos de PCR, el *primer* M13 universal se incorpora a los fragmentos amplificados, de esta forma, en lugar de sintetizar un *primer forward* marcado con fluorescencia para cada microsatélite, se sintetiza un solo *primer* fluorescente (Ge *et al.*, 2014). Esta metodología representa una importante reducción en los costos de síntesis de *primers*, además de brindar resultados de alta fidelidad (Schuelke, 2000).

Para optimizar la genotipificación, los microsatélites se amplificaron mediante reacciones de PCR multiplex, para lo cual, los loci microsatelitales se organizaron en cuatro grupos, de tal manera que se evitara el sobre lape de los rangos alélicos entre sí. Los colores de las marcas fluorescentes (fluorocromos) asignados a cada uno de los grupos fueron los siguientes: FAM, VIC, NED y PET (Applied Biosystem™, California, EUA) (Tabla 1).

Las PCR multiplex se llevaron a cabo en un termociclador marca Eppendorf de 96 pozos. Las reacciones de amplificación se realizaron con el Type-it Microsatellite PCR Kit (QIAGEN™, Hilden, Alemania) en un volumen de reacción de 5  $\mu$ L, conteniendo 10–50 ng de DNA, *primer mix* (los *primers reverse* y *forward* a una concentración de 0.2  $\mu$ M y el *primer* M13 universal a 0.4  $\mu$ M en agua libre de RNAsas), 0.4X del Type-it Master Mix (el cual incluye DNA Polimerasa HotStarTaq® Plus, Buffer Type-it Microsatellite PCR con MgCl<sub>2</sub> a 3 mM y dNTPs); y agua libre de RNAsas. Las amplificaciones consistieron en una desnaturalización inicial a 95°C durante cinco min, 28 ciclos de 30 s a 95°C para la desnaturalización, 90 s a 56°C para el alineamiento y 30 s a 72°C para la extensión, seguido

de una extensión final a 60°C por 30 min. Posteriormente, para verificar la amplificación, se tomaron 3 µL de la reacción de PCR para separar los fragmentos mediante electroforesis en gel desnaturante de poliacrilamida al 6% con tinción de nitrato de plata. Aquellas muestras en las que se observaron bandas de amplificación en el gel se enviaron al Laboratorio de Biología Molecular del Instituto de Biología de la UNAM, para realizar una electroforesis capilar en un secuenciador automático ABI 3500xL de 24 capilares (Applied Biosystem™). Las muestras enviadas al secuenciador contenían 1.5 µL del producto de PCR de cada uno de los cuatro grupos de microsatélites, además de una mezcla compuesta por 9.5 µL de formamida y 0.5 µL de una escalera estándar GeneScan 500-LIZ (Applied Biosystem™). Mediante el uso de fluorocromos de distinto color fue posible analizar todos los microsatélites en un mismo pozo de la placa que se utiliza para la electroforesis capilar. Finalmente, a partir de los electroferogramas obtenidos por el secuenciador se realizó el análisis del tamaño de los fragmentos (genotipificación), mediante el software GeneMapper® 4.1 (Life Technologies™).

En una primera etapa, el procedimiento que incluye la amplificación por PCR, la visualización en gel de poliacrilamida, la electroforesis capilar y la genotipificación, se realizaron en ocho muestras de cada una las localidades y colectas. Si la calidad de los electroferogramas era alta se procedía a realizar el procedimiento anteriormente descrito al resto de las muestras.

**Tabla 1.** Microsatélites de *Scorberomorus cavalla* (*Sca*), *S. brasiliensis* (*Sbr*), y *S. niphonius* (*Sni*) utilizados para caracterizar a los individuos de *Scorberomorus concolor*. Cada uno de los grupos de microsatélites está marcado con una marca fluorescente diferente (FAM = azul, VIC = verde, NED = amarillo, PET = rojo).

Grupo de microsatélites	Loci	Secuencias de los primers (5' – 3')	Motivo de repetición	Tamaño (pb)
FAM	<i>Sbr9</i>	F: GTCTTAAACGGAAGTGGGTT R: GGAGCAGCGTACTACTTTGT	(GATA) <sub>10</sub>	311–367
	<i>Sbr24</i>	F: ATTTGATGTTTCGCCATGAA R: GCCCACCACAACACTGCTATTA	(CAGA) <sub>8</sub>	180–216
	<i>Sbr35</i>	F: TGCTCCCTCTGCTTCTGTAAC R: ATGGTACACACATGCACCTCA	(CA) <sub>14</sub>	118–174
VIC	<i>Sca44</i>	F: ATGGCCAAATGGCACATAATCA R: GGGCAGCTCCATGGGTCTGAGT	(GACA) <sub>9</sub>	160–196
	<i>Sbr28</i>	F: TGGCTGATTTTGTGATGTTG R: TGCAGATTCTACAGGCGAGAT	(GATA) <sub>6</sub>	327–363
NED	<i>Sbr18</i>	F: TCCTGCTGCAGTATGTGAATG R: TTTGTCCCTCTCCCTAATGCT	(GACA) <sub>6</sub> (GATA) <sub>12</sub>	276–452
	<i>Sbr36</i>	F: CCTGCTAGGCAGTGCAATATC R: TCACCCTAAGAGAGGGAGAGG	(GATA) <sub>5</sub> 4bp(GATA) <sub>2</sub>	152–176
PET	<i>Sbr26</i>	F: TACCTGAAAGGCATCCAACAC R: ATTGCAGCACTGATGTGTGTC	(CA) <sub>15</sub>	253–297
	<i>Sni26</i>	F: AACAACTCTTAGGAGCTGACG R: GATCGCTCTCAGATACATGCC	(CA) <sub>15</sub>	126–184

#### 5.4. Análisis de datos de los microsatélites

El software Micro-Checker 2.2 (Van Oosterhout *et al.*., 2004) se utilizó para identificar posibles errores de genotipificación, como son: los alelos nulos, las bandas *stutter* y la dominancia de alelos pequeños. Los alelos nulos se originan cuando existen mutaciones en los sitios complementarios a los *primers*, imposibilitando la amplificación de los alelos, lo que finalmente provoca la genotipificación de homocigotos falsos (Shaw *et al.*., 1999). El deslizamiento de la polimerasa durante la amplificación por PCR puede amplificar fragmentos adicionales que difieren del templado por múltiplos en la unidad de repetición del microsatélite. Dichos fragmentos son conocidos como bandas *stutter*, son comunes en los dinucleótidos y tienden a dificultar la discriminación entre homocigotos y heterocigotos (Shinde *et al.*., 2003). Por su parte, la dominancia de alelos pequeños ocurre cuando por un lado se favorece la amplificación de los alelos de menor tamaño y por el otro, falla la amplificación de los alelos más grandes (Wattier *et al.*., 1998). Estos errores de genotipificación pueden ocasionar desviaciones al equilibrio de Hardy-Weinberg, las cuales pueden explicarse principalmente por una deficiencia de heterocigotos (Shaw *et al.*., 1999), y por lo tanto sesgar los análisis genéticos.

##### 5.4.1. Diversidad genética y equilibrio de Hardy-Weinberg

El número de alelos y la riqueza alélica por locus y localidad se calcularon con FSTAT 2.9 (Goudet, 1995). Las heterocigosidades observadas ( $H_O$ ) y esperadas ( $H_E$ ) así como las pruebas de equilibrio de Hardy-Weinberg ( $HW$ ) se calcularon con Arlequin 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010), para lo cual se utilizaron 1,000,000 de pasos en la cadena de Markov y 100,000 demorizaciones. Para probar el exceso o déficit de heterocigotos se empleó Genepop 4.2 (Raymond y Rousset, 1995; Rousset, 2008) con los siguientes parámetros: 10,000 demorizaciones, 1,000 *batches* y 5,000 iteraciones por *batch*. Los valores de significancia de la prueba de  $HW$  y del exceso o déficit de heterocigotos se corrigieron con el método de Bonferroni (Rice, 1989).

#### 5.4.2. Desequilibrio de ligamiento

La segregación independiente de los *loci* se corroboró mediante una prueba de desequilibrio de ligamiento con el programa Arlequin, para lo cual se utilizaron 20,000 permutaciones en las cadenas de Markov. Los valores obtenidos por la prueba fueron corregidos con el método de Bonferroni (Rice, 1989).

#### 5.4.3. Divergencia genética

Para determinar si existe variación genética interanual, se estimaron las  $F_{ST}$  de Wright (Weir y Cockerham, 1984) entre las colectas de las localidades que fueron muestreadas en diferentes años (SF, PP, BK y BG). De tal suerte que, de no existir diferencias significativas, los datos de las colectas temporales pudiesen incluirse dentro de una misma muestra (localidad), y de esta manera incrementar el poder estadístico para probar variación genética espacial, mediante  $F_{ST}$  entre pares de localidades. Estos análisis se realizaron con el programa Arlequin y los valores de significancia fueron estimados mediante 10,000 permutaciones.

Finalmente, con el objetivo de estimar la partición de la variación genética entre ambas regiones del GC, se realizó un análisis de varianza molecular (AMOVA) en Arlequin para el cual se realizaron 10,000 permutaciones. En la región del Alto Golfo se agruparon las localidades de SC, SF, PP y PL, y en la región del Golfo central las localidades de BK, BG y HT.

#### 5.4.4. Tamaño efectivo poblacional y flujo génico

El tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) de *S. c oncolor* se estimó con el programa NeEstimator 2.0 (Do *et al.*, 2014), utilizando el método de desequilibrio de ligamiento (Hill, 1981) modificado por Waples (2006).

El método de desequilibrio de ligamiento se basa en que, dado que los gametos se distribuyen de manera aleatoria, existirá un pequeño número de cigotos que se desviará de las frecuencias alélicas y genotípicas esperadas. Dicho método estima el  $N_e$  de la generación parental de la cual provienen los individuos muestreados. No obstante, debe considerarse que la estimación puede verse afectada por cambios en el tamaño poblacional en generaciones anteriores a la parental en el pasado reciente (Waples, 2005). Para la obtención de los intervalos de confianza se implementa una metodología de *jackknife* que reduce el sesgo potencial asociado a los métodos paramétricos (Waples y Do, 2008). Asimismo, el programa utiliza un método para corregir el sesgo ocasionado por los datos faltantes, esto por medio del cálculo de la media armónica ponderada por la varianza inversa fija (*fixed-inverse variance-weighted harmonic mean*), donde el tamaño de la muestra se toma como la media ponderada del tamaño de muestra de todos los *loci*, cuyos pesos se basan en el número de alelos (Peel *et al.*, 2013).

El alto polimorfismo de los microsatélites favorece la aparición de alelos raros, los cuales pueden provocar una estimación sesgada del  $N_e$  (Waples, 2006). Para evitar este sesgo, NeEstimator puede descartar a los alelos raros cuyas frecuencias se encuentren por abajo de ciertos valores críticos. En el presente estudio se utilizó una  $P_{crit} = 0.02$ , que es la que se recomienda para los microsatélites (Waples y Do, 2010; Candy *et al.*, 2015).

Para estimar el flujo génico contemporáneo entre regiones se utilizó el programa BayesAss 3 (Wilson y Rannala, 2003), el cual estima las tasas de migración ( $m$ ) entre poblaciones. Se realizaron tres corridas usando 10,000,000 MCMC con un *burn-in* de 2,000,000 y con un muestreo cada 1,000 iteraciones. Después, se calculó la tasa de migración promedio ( $\bar{m}$ ) del AG al CG y en dirección opuesta.

### 5.5. Amplificación del citocromo b mitocondrial (*mtCit-b*)

Se amplificó el gen del citocromo b mitocondrial (*mtCit-b*) en diez muestras de *S. concolor*, utilizando los *primers* Gludg-L (5'-TGA~~CT~~TGAARAACCA~~Y~~CGTTG-3') (Palumbi *et al.*, 2002) y revThrRF (5'-TCCGACATCTGGATTACAA-3') (Rocha-Olivares *et al.*, 1999). Las secuencias obtenidas tuvieron una longitud de más de 1,000 pares de bases (pb), por lo que la calidad de las mismas no era la adecuada. Por tal motivo, para evitar los errores de interpretación, se utilizaron dichas secuencias para el diseño del *primer* interno especie-específico CytB-I: (5'-CGCCGATTCAGGTAAGGATA-3'), y así obtener secuencias de menor tamaño, pero de mejor calidad. Para aquellas localidades que contaban con colectas temporales (SF, PP, BK y BG), solo se amplificaron las secuencias de los organismos capturados en el 2006. Para la amplificación del fragmento se utilizaron los *primers* Gludg-L y CytB-I.

Las reacciones de amplificación se realizaron en volúmenes de 15  $\mu$ L conteniendo 10–100 ng de DNA, 10X de buffer de reacción (con 2 mM MgCl<sub>2</sub>), 0.2 mM de dNTPs, 0.2  $\mu$ M de cada primer y 0.45 U de DNA DreamTaq<sup>®</sup> Polimerasa (Thermo Scientific<sup>™</sup>, Sao Paulo, Brasil) y agua desionizada. Las reacciones de PCR se llevaron a cabo en termocicladores marca Eppendorf y consistieron en una desnaturalización inicial de 95°C durante cinco minutos, 35 ciclos de un minuto a 95°C para la desnaturalización, un minuto a 56°C para el alineamiento y tres minutos a 65°C para la elongación, con una extensión final a 72°C durante siete minutos.

Para verificar la amplificación del fragmento, se tomaron 3  $\mu$ L de la reacción de PCR para separar el producto mediante electroforesis en gel de agarosa al 1%. Luego, el gel se visualizó con una lámpara de luz ultravioleta. Se enviaron 10  $\mu$ L de cada una de las reacciones de PCR previamente verificadas (indispensable que se observaran bandas bien definidas en el gel) a la *High-Throughput Genomic Unit* de la Universidad de Washington. Los productos de PCR se purificaron y se secuenciaron con el *primer* CytB-I en un secuenciador automático ABI 3730xl (Applied Biosystem<sup>™</sup>).

## 5.6. Análisis de datos del *mtCit-b*

Los electroferogramas de las secuencias se revisaron con el programa FinchTV v.1.4.0 (Geospiza Research Team) y se editaron con el *software* SeaView 4 (Gouy *et al.*, 2010).

Para verificar que el fragmento amplificado correspondiera al *mtCit-b*, se alineó la secuencia completa del gen del citocromo b de *S. brasiliensis*, obtenida de Genbank (No. Acceso: 71835267) junto con algunas secuencias de *S. concolor*. El alineamiento de las secuencias se llevó a cabo con el programa MUSCLE 3.8 software (Edgar, 2004) implementado en SeaView.

### 5.6.1. Diversidad genética

Se calculó el número de haplotipos ( $n_h$ ), el número de sitios polimórficos o segregantes ( $S$ ), la diversidad haplotípica ( $h$ ) y la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) con Arlequin 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010).

### 5.6.2. Divergencia genética

Con la finalidad de seleccionar el modelo evolutivo más adecuado para el conjunto de secuencias, se utilizó el programa the jModelTest 2.1.6 (Darriba *et al.*, 2012). La selección del modelo se determinó con base en el criterio de Akaike (AIC) y el criterio de información Bayesiana (BIC). Ambos criterios evalúan qué modelo evolutivo (dentro de un conjunto finito de modelos) se ajusta de mejor a los datos (ver Posada, 2008). Después, se generó una matriz de distancias entre pares de secuencias bajo el modelo sugerido por jModelTest con el programa PAUP\* (Swofford, 2003). Con dicha matriz se estimó el grado de divergencia poblacional entre pares de localidades mediante las  $\Phi_{ST}$  en Arlequin. Los valores de significancia fueron estimados mediante 10,000 permutaciones. Igualmente, en Arlequin, se analizó la variación genética entre ambas regiones del Golfo de California por medio de un

AMOVA para el cual se realizaron 10,000 permutaciones. Adicionalmente, se construyó una red de haplotipos con el software PopART 1.7 (<http://popart.otago.ac.nz>).

### 5.6.3. Estimación de la tasa mutacional del *mtCit-b*

La calibración de la tasa de mutación del *mtCit-b* de *S. concolor* se llevó a cabo con el programa BEAST 2 (Bouckaert *et al.*, 2014). Para lo anterior, utilizaron secuencias del *mtCit-b* de *S. sierra* y *S. concolor*. Como *priors* se seleccionaron el modelo calibrado de especiación de Yule, una distribución normal con una media de 2.3 millones de años la cual corresponde al tiempo estimado de separación entre *S. concolor* y *S. sierra* (Banford *et al.*, 1999), y una desviación estándar de 0.5 Ma. El largo de la cadena de Markov fue de 100,000,000 genealogías con un periodo de *burn-in* de 10,000,000 pasos en la cadena. La tasa mutacional dio como resultado un estimado de 1.8% mutaciones por sitio por millón de años.

### 5.6.4. Demografía histórica

Con la finalidad de investigar la historia poblacional de *S. concolor* a partir de un modelo coalescente, se construyó un gráfico de línea de horizonte bayesiano (Bayesian Skyline Plot, BSP, por sus siglas en inglés). El BSP utiliza cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) para estimar una distribución posterior del tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) a través del tiempo. (Drummond *et al.*, 2005). El análisis se realizó en BEAST 2, utilizando una MCMC con una longitud de 100,000,000 genealogías y un periodo de *burn-in* de 10,000,000 pasos, con la tasa de mutación de 1.8% por sitio por millón de años (I.C = 0.8–3.0%). Dicha tasa es comparable con aquellas estimadas entre 1 y 2%  $\text{Ma}^{-1}$  para peces teleósteos en estudios previos (Johns y Avise, 1998; Cárdenas *et al.*, 2005). Finalmente, la visualización de los resultados y del BSP se hizo con el programa Tracer 1.6 (Rambaut *et al.*, 2014).

Adicionalmente, se realizó un análisis de la distribución de las diferencias pareadas, el cual consiste en realizar una distribución de las frecuencias del número de diferencias nucleotídicas existentes entre pares de secuencias y contrastarla con una distribución esperada bajo un escenario de expansión demográfica (Schneider y Excoffier, 1999). Dicho análisis se localiza en el Apéndice.

## 6. RESULTADOS

### 6.1. Microsatélites

#### 6.1.1. Diversidad genética y equilibrio de Hardy-Weinberg

Los microsatelitales analizados para *S. concolor* resultaron ser muy polimórficos, presentando desde siete (*Sbr36*) hasta 43 alelos (*Sbr18*). El número promedio de alelos por localidad varió entre 10.33 en HT y 15.89 en BK, (media±d.e: 13.08±2.14). La riqueza alélica calculada para 24 individuos (tamaño mínimo representativo de los alelos) fue de entre 9.89 para HT hasta 10.92 para SC, (media±d.e: 10.48±0.34). El valor de heterocigosidad observada promedio comprendió de 0.675 en la localidad de SC hasta 0.744 en HT, (media±d.e: 0.721±0.024). Por su parte, la heterocigosidad esperada promedio se localizó entre 0.709 y 0.766, para las localidades de SC y BG, respectivamente, (media±d.e: 0.736±0.019). Como puede observarse, las medidas de diversidad genética son muy similares entre las localidades (Tabla 2).

No se detectaron errores de genotipificación debidos a bandas *stutter* o a la dominancia de alelos pequeños. Sin embargo, se detectaron alelos nulos en el locus *Sbr18* en las localidades de SC, PP, BK y BG, así como en el locus *Sbr9* en PL y BK. No obstante, solo las localidades de PP y BG presentaron  $F_{IS}$  significativas debidas a un déficit de heterocigotos en el locus *Sbr18*, después de las correcciones de Bonferroni ( $\alpha = 0.05/9 = 0.0056$ ) (Tabla 2).

Ningún locus mostró desviaciones al equilibrio de Hardy-Weinberg, excepto el locus *Sbr18* que se desvió significativamente únicamente en la localidad de SC, después de la corrección de Bonferroni ( $\alpha = 0.05/9 = 0.0056$ ) (Tabla 2).

### 6.1.2. Desequilibrio de ligamiento

En la prueba de desequilibrio de ligamiento entre pares de *loci* por localidad se obtuvieron diferencias significativas después de la corrección múltiple de Bonferroni ( $\alpha = 0.05/36 = 0.0014$ ) solo en dos comparaciones: en la localidad de BK entre los *loci* *Sbr24* y *Sbr26* ( $P < 0.0001$ ) y en BG entre el locus *Sbr26* y *Sbr35* ( $P < 0.0001$ ). Sin embargo, los resultados anteriores implican *loci* diferentes, por lo que se considera que los *loci* utilizados en el presente trabajo segregan independiente.

**Tabla 2.** Medidas de diversidad genética de *Scomberomorus concolor* por locus y localidad.

Localidad	Locus									Promedio
	<i>Sca44</i>	<i>Sbr9</i>	<i>Sbr18</i>	<i>Sbr24</i>	<i>Sbr26</i>	<i>Sbr28</i>	<i>Sbr35</i>	<i>Sbr36</i>	<i>Sni26</i>	
<b>SF</b>										
<i>N</i>	60	64	61	67	65	66	68	68	56	63.88
<i>A</i>	6	12	33	8	14	6	17	6	21	13.67
<i>Ra</i>	5.84	9.88	23.70	6.59	9.78	4.30	10.30	5.54	17.53	10.38
<i>H<sub>O</sub></i>	0.567	0.844	0.934	0.552	0.769	0.303	0.809	0.676	0.964	0.713
<i>H<sub>E</sub></i>	0.632	0.861	0.960	0.619	0.748	0.310	0.799	0.717	0.936	0.731
<i>HW</i>	0.098	0.993	0.247	0.122	0.497	0.371	0.212	0.441	0.750	
<i>F<sub>IS</sub></i>	0.104	0.020	0.027	0.109	-0.028	0.021	-0.013	0.057	-0.030	
<b>SC</b>										
<i>N</i>	26	29	29	25	29	29	29	29	24	27.66
<i>A</i>	7	11	28	6	11	4	12	6	18	11.44
<i>Ra</i>	6.91	10.59	25.70	5.92	10.71	3.80	10.74	5.95	18.00	10.92
<i>H<sub>O</sub></i>	0.654	0.931	0.862	0.480	0.655	0.310	0.724	0.586	0.875	0.675
<i>H<sub>E</sub></i>	0.637	0.874	0.970	0.534	0.717	0.279	0.716	0.722	0.935	0.709
<i>HW</i>	0.692	0.628	<b>0.004</b>	0.130	0.117	1.000	0.463	0.404	0.253	
<i>F<sub>IS</sub></i>	-0.027	-0.066	0.113	0.103	0.088	-0.115	-0.011	0.190	0.066	

Localidad	Locus									Promedio
	<i>Sca44</i>	<i>Sbr9</i>	<i>Sbr18</i>	<i>Sbr24</i>	<i>Sbr26</i>	<i>Sbr28</i>	<i>Sbr35</i>	<i>Sbr36</i>	<i>Sni26</i>	
<b>PP</b>										
<i>N</i>	64	71	68	76	72	75	76	68	62	70.22
<i>A</i>	7	13	31	9	15	4	13	7	24	13.67
<i>Ra</i>	6.35	11.05	23.70	6.10	10.61	3.30	9.33	5.61	19.50	10.62
<i>Ho</i>	0.625	0.901	0.868	0.579	0.792	0.333	0.816	0.721	0.887	0.725
<i>He</i>	0.623	0.884	0.963	0.633	0.787	0.314	0.788	0.709	0.950	0.739
<i>HW</i>	0.455	0.714	0.021	0.532	0.169	0.395	0.122	0.334	0.010	
<i>F<sub>IS</sub></i>	-0.004	-0.020	<b>0.100</b>	0.087	-0.006	-0.063	-0.036	-0.017	0.067	
<b>PL</b>										
<i>N</i>	28	30	30	30	30	30	30	30	30	29.77
<i>A</i>	5	9	30	6	12	5	12	6	16	11.22
<i>Ra</i>	4.86	8.96	26.71	5.56	11.08	4.60	10.40	5.60	14.88	10.29
<i>Ho</i>	0.607	0.733	1.000	0.733	0.833	0.400	0.767	0.633	0.900	0.734
<i>He</i>	0.694	0.882	0.968	0.632	0.779	0.419	0.790	0.690	0.911	0.751
<i>HW</i>	0.422	0.138	0.880	0.831	0.235	0.705	0.546	0.369	0.216	
<i>F<sub>IS</sub></i>	0.127	0.171	-0.033	-0.164	-0.072	0.047	0.030	0.083	0.012	

Localidad	Locus									Promedio
	<i>Sca44</i>	<i>Sbr9</i>	<i>Sbr18</i>	<i>Sbr24</i>	<i>Sbr26</i>	<i>Sbr28</i>	<i>Sbr35</i>	<i>Sbr36</i>	<i>Sni26</i>	
<b>BK</b>										
<i>N</i>	133	127	120	138	134	135	140	132	120	131.00
<i>A</i>	9	14	38	9	20	6	16	6	25	15.89
<i>Ra</i>	6.81	10.08	23.95	5.72	12.88	3.87	8.01	5.37	18.21	10.54
<i>H<sub>O</sub></i>	0.579	0.795	0.917	0.609	0.813	0.281	0.721	0.742	0.950	0.712
<i>H<sub>E</sub></i>	0.663	0.866	0.961	0.607	0.828	0.306	0.729	0.721	0.936	0.735
<i>HW</i>	0.046	0.221	0.143	0.977	0.795	0.079	0.078	0.523	0.016	
<i>F<sub>IS</sub></i>	0.127	0.082	0.046	-0.004	0.018	0.080	0.011	-0.030	-0.015	
<b>BG</b>										
<i>N</i>	96	104	106	106	106	105	107	107	97	103.77
<i>A</i>	8	11	38	8	17	7	18	6	25	15.33
<i>Ra</i>	7.02	9.28	24.28	5.84	12.50	4.07	9.97	5.36	18.23	10.73
<i>H<sub>O</sub></i>	0.656	0.827	0.877	0.679	0.830	0.343	0.822	0.710	0.938	0.742
<i>H<sub>E</sub></i>	0.725	0.873	0.962	0.672	0.844	0.378	0.788	0.717	0.937	0.766
<i>HW</i>	0.013	0.881	0.016	0.025	0.314	0.131	0.818	0.925	0.834	
<i>F<sub>IS</sub></i>	0.095	0.053	<b>0.089</b>	-0.011	0.016	0.092	-0.044	0.009	-0.001	

Localidad	Locus									Promedio
	<i>Sca44</i>	<i>Sbr9</i>	<i>Sbr18</i>	<i>Sbr24</i>	<i>Sbr26</i>	<i>Sbr28</i>	<i>Sbr35</i>	<i>Sbr36</i>	<i>Sni26</i>	
<b>HT</b>										
<i>N</i>	27	26	28	28	26	28	28	28	27	27.33
<i>A</i>	7	10	26	6	8	3	9	5	19	10.33
<i>Ra</i>	6.89	9.91	24.29	5.71	7.76	3.00	8.55	4.86	18.07	9.89
<i>H<sub>O</sub></i>	0.741	0.808	0.929	0.679	0.615	0.286	0.857	0.786	1.000	0.744
<i>H<sub>E</sub></i>	0.726	0.879	0.962	0.645	0.593	0.260	0.782	0.707	0.930	0.720
<i>HW</i>	0.918	0.416	0.640	0.547	0.656	1.000	0.799	0.350	0.921	
<i>F<sub>IS</sub></i>	-0.021	0.082	0.035	-0.052	-0.039	-0.102	-0.098	-0.113	-0.077	

Número de individuos (*N*), número de alelos (*A*), riqueza alélica (*Ra*) por locus y muestra basada en un mínimo de 24 individuos, heterocigosidad observada (*H<sub>O</sub>*), heterocigosidad esperada (*H<sub>E</sub>*), valor de probabilidad de la prueba de Hardy-Weinberg (*HW*) e índice de fijación (*F<sub>IS</sub>*). Los valores de probabilidad de la prueba de Hardy-Weinberg mostrados en negritas significan desviaciones al equilibrio. Igualmente, aquellos valores del índice de fijación marcados en negritas corresponden a un déficit de heterocigotos después de la corrección de Bonferroni ( $\alpha = 0.05/9 = 0.0056$ ).

### 6.1.3. Divergencia genética

No se encontraron diferencias significativas en las  $F_{ST}$  pareadas entre las colectas temporales de SF, PP, BK y BG; por lo que dada la homogeneidad genética temporal observada, los datos de las colectas se agruparon por localidad (Tabla 3).

**Tabla 3.**  $F_{ST}$  entre colectas temporales de *Scomberomorus concolor* en las localidades de SF, PP, BK y BG del Golfo de California. Por debajo de la diagonal se localizan los valores de las  $F_{ST}$ , arriba de la diagonal los valores de significancia.

	SF06	SF08
SF06	—	0.891
SF08	0.000	—

	PP06	PP07	PP08
PP06	—	0.456	0.074
PP07	0.000	—	0.092
PP08	0.006	0.009	—

	BK05	BK06	BK07
BK05	—	0.091	0.420
BK06	0.003	—	0.388
BK07	0.000	0.000	—

	BG05	BG06
BG05	—	0.087
BG06	0.003	—

Cuando se evaluó la divergencia genética en la escala espacial, se obtuvo que los valores de las  $F_{ST}$  pareadas entre las localidades del Golfo de California se encontraron entre cero y 0.007 (SC y BG). Ninguna de las comparaciones mostró diferencias significativas, a excepción de la comparación entre SC y BG, ( $P = 0.010$ ), la cual dejó de ser significativa después de la corrección múltiple de Bonferroni ( $\alpha = 0.05/21 = 0.0024$ ; Tabla 4), indicando ausencia de variación a lo largo del rango de distribución geográfica de *S. concolor*.

**Tabla 4.**  $F_{ST}$  entre pares de localidades. Por debajo de la diagonal se localizan los valores de las  $F_{ST}$ , arriba de la diagonal los valores de significancia. Ningún valor fue significativo después de la corrección de Bonferroni ( $\alpha = 0.05/21 = 0.0024$ ). 1

	SF	SC	PP	PL	BK	BG	HT
SF	—	0.054	0.498	0.290	0.471	0.177	0.747
SC	0.005	—	0.199	0.353	0.216	0.010	0.429
PP	0.000	0.002	—	0.441	0.432	0.713	0.401
PL	0.001	0.001	0.000	—	0.060	0.189	0.239
BK	0.000	0.002	0.000	0.004	—	0.614	0.402
BG	0.001	0.007	0.000	0.002	0.000	—	0.138
HT	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.002	—

Por otra parte, el AMOVA dio como resultado que no existen diferencias significativas entre la región del AG y el CG ( $F_{CT} = 0.00035$ ,  $P = 0.286$ ; Tabla 5). Este resultado es consistente con la existencia de una población panmíctica de *S. concolor* en el Golfo de California.

**Tabla 5.** AMOVA de los microsatélites de *Scomberomorus concolor*.

Fuente de la variación	Porcentaje de variación	Estadístico $F$	$P$
Entre grupos	0.03	$F_{CT} = 0.00035$	0.286
Entre poblaciones dentro de los grupos	0.04	$F_{SC} = 0.00043$	0.192
Dentro de las poblaciones	99.92	$F_{ST} = 0.00078$	0.113

Es así que cuando se analizan los datos de *S. concolor* como una sola población, se obtiene un promedio de alelos de 18.67, una heterocigosidad observada de 0.722, una heterocigosidad esperada de 0.742 y que después de la corrección de Bonferroni ( $\alpha = 0.05/9 = 0.0056$ ;) solamente el locus *Sni26* se desvía del equilibrio de HW ( $P = 0.002$ ; Tabla 6).

#### 6.1.4. Tamaño efectivo poblacional y flujo génico

El tamaño efectivo ( $N_e$ ) de la población de *S. concolor* bajo el modelo de desequilibrio de ligamiento y una  $P_{crit} = 0.02$ , fue de 3,056.9 (I.C = 1,344.9–infinito).

Por otra parte, los resultados arrojados por BayesAss mostraron que las tasas de migración son asimétricas entre ambas regiones, siendo  $\bar{m}_{CG \rightarrow AG} = 0.324$  más alta con respecto a  $\bar{m}_{AG \rightarrow CG} = 0.024$ . Lo que estos resultados reflejan es que existe un desplazamiento de un número mayor de individuos de la población de *S. concolor* en dirección al AG que en la dirección opuesta.

**Tabla 6.** Medidas de diversidad genética de *Scomberomorus concolor* por locus para el Golfo de California.

Localidad	Locus									Promedio
	<i>Sca44</i>	<i>Sbr9</i>	<i>Sbr18</i>	<i>Sbr24</i>	<i>Sbr26</i>	<i>Sbr28</i>	<i>Sbr35</i>	<i>Sbr36</i>	<i>Sni26</i>	
<b>GC</b>										
<i>N</i>	434	451	442	470	462	468	478	462	416	453.66
<i>A</i>	10	15	43	10	20	9	26	7	28	18.67
<i>Ra</i>	9.92	14.85	42.77	9.88	19.89	8.65	25.29	6.90	28.00	18.46
<i>H<sub>o</sub></i>	0.618	0.831	0.905	0.617	0.788	0.316	0.782	0.708	0.935	0.722
<i>H<sub>E</sub></i>	0.673	0.874	0.963	0.627	0.796	0.326	0.770	0.713	0.940	0.742
<i>HW</i>	0.049	0.679	0.043	0.705	0.217	0.063	0.077	0.923	<b>0.002</b>	
<i>F<sub>IS</sub></i>	<b>0.083</b>	0.048	<b>0.060</b>	0.017	0.011	0.029	-0.017	0.008	0.006	

Número de individuos (*N*), número de alelos (*A*), riqueza alélica (*Ra*) por locus y muestra basada en un mínimo de 416 individuos, heterocigosidad observada (*H<sub>o</sub>*), heterocigosidad esperada (*H<sub>E</sub>*), valor de probabilidad de la prueba de Hardy-Weinberg (*HW*) e índice de fijación (*F<sub>IS</sub>*). Los valores de probabilidad de la prueba de Hardy-Weinberg mostrados en negritas significan desviaciones al equilibrio. Igualmente, aquellos valores del índice de fijación marcados en negritas corresponden a un déficit de heterocigotos después de la corrección de Bonferroni ( $\alpha = 0.05/9 = 0.0056$ ).

## 6.2. *mtCit-b*

### 6.2.1. Diversidad genética

Se amplificó un fragmento de 873 pb del *mtCit-b* de 199 individuos de *S. concolor*. Se obtuvieron 78 haplotipos, presentando 76 sitios polimórficos que consistieron de 69 transiciones y 9 transversiones. Del total de haplotipos 39 fueron *singletons*. La diversidad haplotípica ( $h$ ) del conjunto de localidades vario de 0.924 en BK a 0.966 en SF (media±d.e: 0.940±0.012), mientras que la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) fue 0.0043 en PL a 0.0051 en BG y HT (media±d.e: 0.0048±0.0027) (Tabla 7).

**Tabla 7.** Medidas de diversidad genética del *mtCit-b* de *Scomberomorus concolor* por localidad y para el Golfo de California.

	Localidad							GC
	SF	SC	PP	PL	BK	BG	HT	
<i>n</i>	27	28	28	29	29	30	28	199
<i>S</i>	32	28	27	26	27	23	26	76
<i>n<sub>h</sub></i>	21	19	21	19	19	18	19	78
<i>h</i>	0.966	0.952	0.955	0.931	0.924	0.947	0.947	0.940
<i>D.E</i>	0.025	0.026	0.030	0.035	0.041	0.026	0.030	0.012
$\pi$	0.0048	0.0050	0.0050	0.0043	0.0047	0.0051	0.0051	0.0048
<i>D.E</i>	0.0027	0.0028	0.0028	0.0025	0.0027	0.0029	0.0029	0.0027

Tamaño de muestra ( $n$ ), número de sitios polimórficos ( $S$ ), número de haplotipos ( $n_h$ ), diversidad haplotípica ( $h$ ), diversidad nucleotídica ( $\pi$ ).

### 6.2.2. Divergencia genética

Con base en el criterio de Akaike (AIC) y el criterio de información Bayesiana (BIC), el modelo evolutivo seleccionado fue el HKY+I (Hasegawa *et al.*, 1985). Sin embargo, la

matriz de distancias entre pares de secuencias se generó bajo el modelo HKY85, ya que PAUP\* no cuenta con el modelo HKY+I. Con dicha matriz se estimó el grado de divergencia poblacional entre pares de localidades mediante las  $\Phi_{ST}$  pareadas. De las comparaciones realizadas ninguna mostró diferencias significativas (Tabla 8).

**Tabla 8.**  $\Phi_{ST}$  entre pares de localidades. Por debajo de la diagonal se localizan los valores de las  $\Phi_{ST}$ , arriba de la diagonal los valores de significancia.

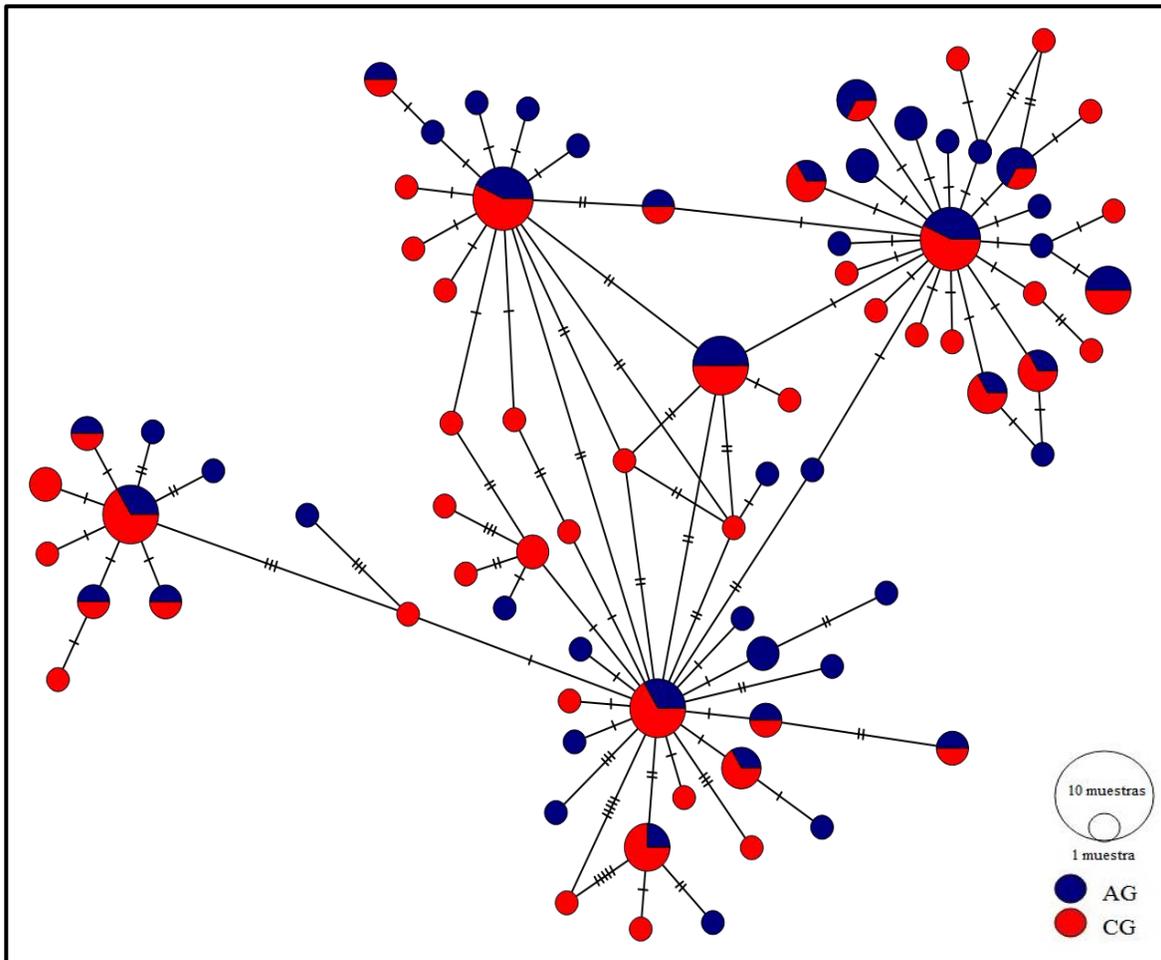
	SF	SC	PP	PL	BK	BG	HT
SF	—	0.836	0.672	0.521	0.922	0.524	0.491
SC	0.000	—	0.961	0.555	0.877	0.949	0.942
PP	0.000	0.000	—	0.828	0.659	0.905	0.696
PL	0.000	0.000	0.000	—	0.281	0.370	0.200
BK	0.000	0.000	0.000	0.006	—	0.812	0.906
BG	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	—	0.928
HT	0.000	0.000	0.000	0.012	0.000	0.000	—

El análisis del AMOVA, arrojó como resultado que no existen diferencias entre la región del AG y el CG ( $\Phi_{CT} = 0.006$ ,  $P = 0.061$ ; Tabla 9), sugiriendo que en el GC existe una sola población panmíctica de *S. concolor*.

**Tabla 9.** AMOVA del *mtCit-b* de *Scomberomorus concolor*.

Fuente de la variación	Porcentaje de variación	Estadístico $\Phi$	<i>P</i>
Entre grupos	0.60	$\Phi_{CT} = 0.006$	0.061
Entre poblaciones dentro de los grupos	-1.55	$\Phi_{SC} = -0.016$	0.989
Dentro de las poblaciones	100.95	$\Phi_{ST} = -0.010$	0.954

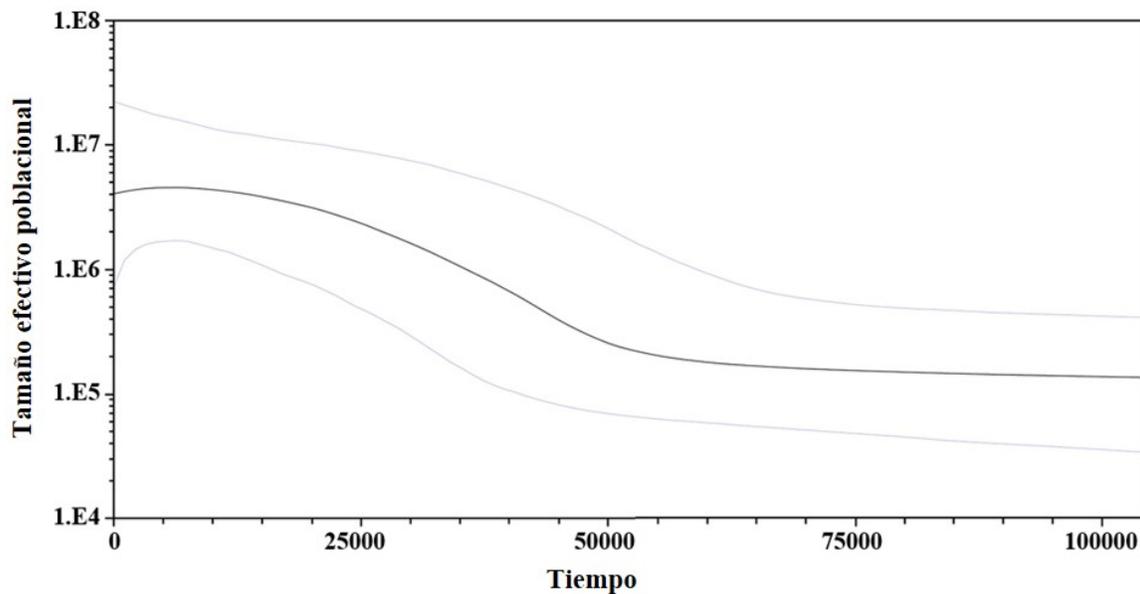
En la red de haplotipos se pueden observar cuatro haplotipos ancestrales con “forma de estrella”, de los cuales se derivan nuevos haplotipos. Al no observarse un arreglo espacial de los haplotipos entre el AG y el CG, se pueden confirmar los resultados anteriores sobre la homogeneidad genética de *S. concolor* en sus dos regiones de distribución (Fig. 6).



**Figura 6.** Red de haplotipos basado en el *mtCit-b*. El tamaño del círculo es proporcional al número de individuos que representan a dicho haplotipo. Los círculos de color azul representan los haplotipos localizados en el Alto Golfo (AG) y los círculos de color rojo a los haplotipos del centro del Golfo (CG). Los pasos mutacionales entre haplotipos están representados por guiones.

### 6.2.3. Demografía histórica

El resultado obtenido a partir del gráfico de línea de horizonte bayesiano (*Bayesian Skyline Plot*, BSP), mostró una ligera expansión poblacional. Dicha expansión se calcula que ocurrió entre 20,000–50,000 años, aproximadamente (Fig. 7).



**Figura 7.** Gráfico de línea de horizonte bayesiano (Bayesian Skyline Plot, BSP) basado en el *mtCytb* de *S. concolor* mostrando los cambios en el tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) a través del tiempo. El eje de las abscisas representa el tiempo (miles de años antes del presente) y el eje de las ordenadas representa el  $N_e$  en la escala logarítmica. La línea negra representa la media estimada del  $N_e$ , con una tasa mutacional de  $1.8\% \text{ Ma}^{-1}$ . El área comprendida entre las líneas moradas corresponde al 95% de la región con la mayor densidad posterior del  $N_e$ .

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1. Diversidad genética

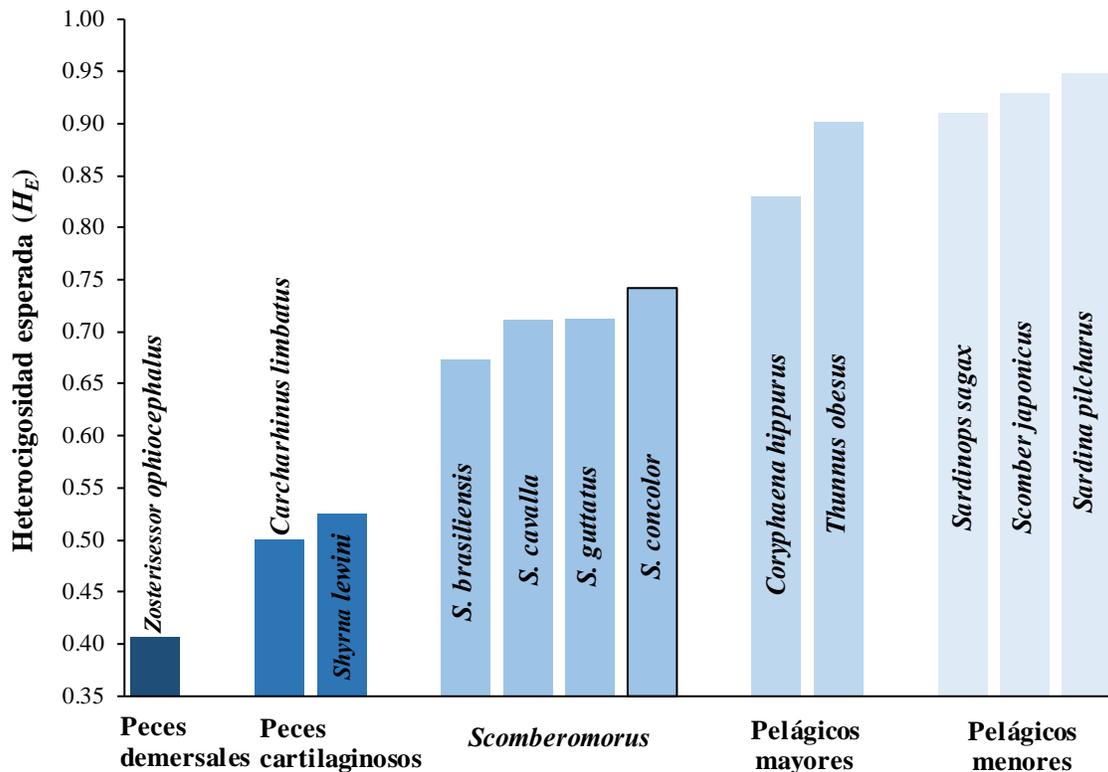
Los loci microsatelitales analizados para la población de *S. concolor* resultaron ser muy polimórficos, presentando un promedio de 18.67 alelos. Asimismo, revelaron un nivel alto de variación genética reflejado en la heterocigosidad esperada ( $H_E = 0.742$ ). Estos resultados son consistentes con los reportados para peces teleósteos pelágicos ( $N_a = 20$ ,  $H_E = 0.79$ ; DeWoody y Avise, 2000) y similares a otras especies congénicas como *Scomberomorus guttatus* ( $H_E = 0.712$ ; Abedi *et al.*, 2011), *S. cavalla* ( $H_E = 0.711$ ; Broughton *et al.*, 2002) y *S. brasiliensis* ( $H_E = 0.673$ ; Gold *et al.*, 2010) (Fig. 8).

Con respecto a otras especies de peces teleósteos demersales como el gobi *Zosterisessor ophiocephalus*, la variación genética de *S. concolor* es mayor ( $H_E = 0.407$ ; Bisol *et al.*, 2007) al igual que a la de peces cartilaginosos como el tiburón martillo *Sphyrna lewini* ( $H_E = 0.525$ ; Castillo-Olguín *et al.*, 2012) y el tiburón puntas negras *Carcharhinus limbatus* ( $H_E = 0.50$ ; Keeney *et al.*, 2005). Por otra parte, los valores de variación de *S. concolor* son menores con respecto a los de especies de pelágicos mayores como el atún ojo grande *Thunnus obesus* ( $H_E = 0.901$ ; Gonzalez *et al.*, 2008) y el dorado *Coryphaena hippurus* ( $H_E = 0.83$ ; Tripp-Valdez *et al.*, 2010), así como de pelágicos menores como la sardina del Pacífico *S. sagax* ( $H_E = 0.910$ ; Hampton, 2014), la sardina europea *Sardina pilchardus* ( $H_E = 0.948$ ; Gonzalez y Zardoya, 2007) y la macarela *Scomber japonicus* ( $H_E = 0.929$ ; Tzeng *et al.*, 2009). Como puede observarse en la Fig. 8, el nivel de variación genética de *S. concolor* se encuentra en una posición intermedia con respecto a la de los grupos de peces mencionados anteriormente.

Las diferencias encontradas en la variación genética de *S. concolor* con respecto a los grupos de peces anteriormente mencionados, puede deberse a diferencias en ciertos rasgos de sus historias de vida como son la duración de la época reproductiva y la fecundidad. Por ejemplo, los pelágicos mayores y menores suelen presentar un época reproductiva muy

amplia (4–7 meses), incluso pudiendo reproducirse durante todo el año (Castro-Hernández y Santana-Ortega, 2000; Rogers *et al.*, 2009; Pecoraro *et al.*, 2016). Asimismo, la fecundidad es mayor en estos grupos de peces (Juan-Jordá *et al.*, 2013; Pecoraro *et al.*, 2016). Por el contrario, los tiburones suelen reproducirse una vez al año, presentando un largo periodo gestacional y una fecundidad reducida (Cortés, 2000). Por su parte, *S. concolor* se reproduce durante un periodo reducido (Valdovinos, 2006) al igual que su congénere *S. niphonius* (Collette y Nauen, 1983; ver Nakajima *et al.*, 2014).

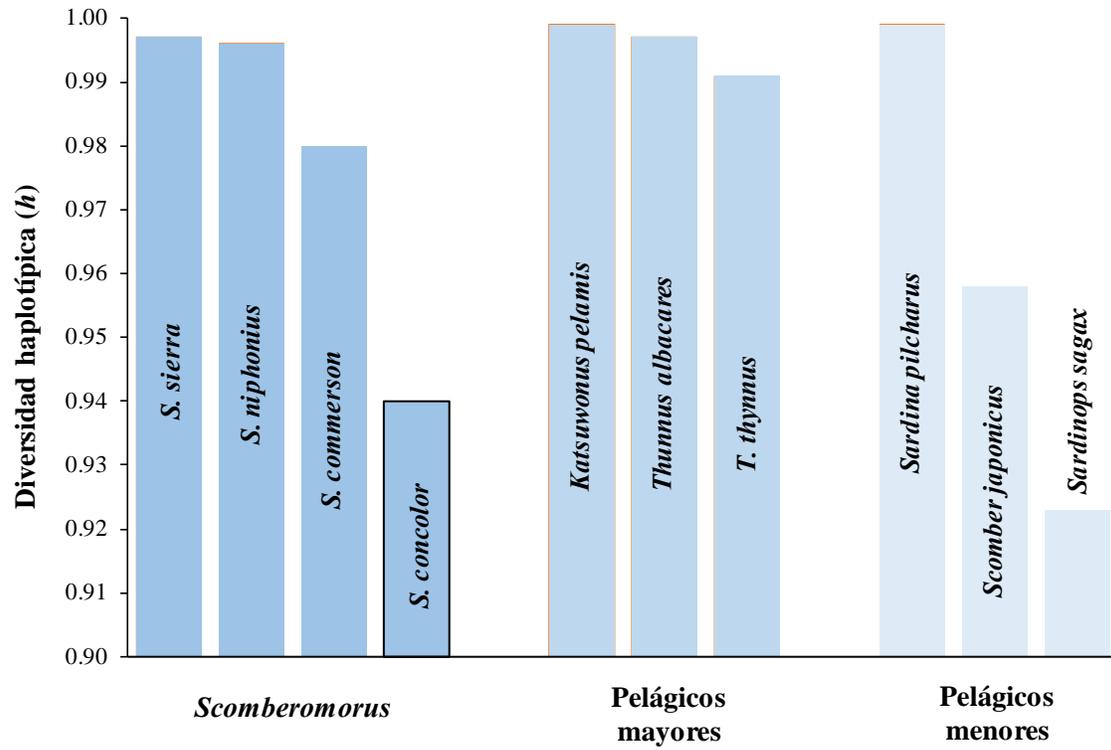
El tamaño efectivo poblacional es otro factor que puede favorecer a que existan dichas diferencias. Por ejemplo, en especies como los atunes, los cuales poseen tamaños efectivos poblacionales notablemente mayores al de los de las sierras, la variación genética es mayor (Gonzalez *et al.*, 2008).



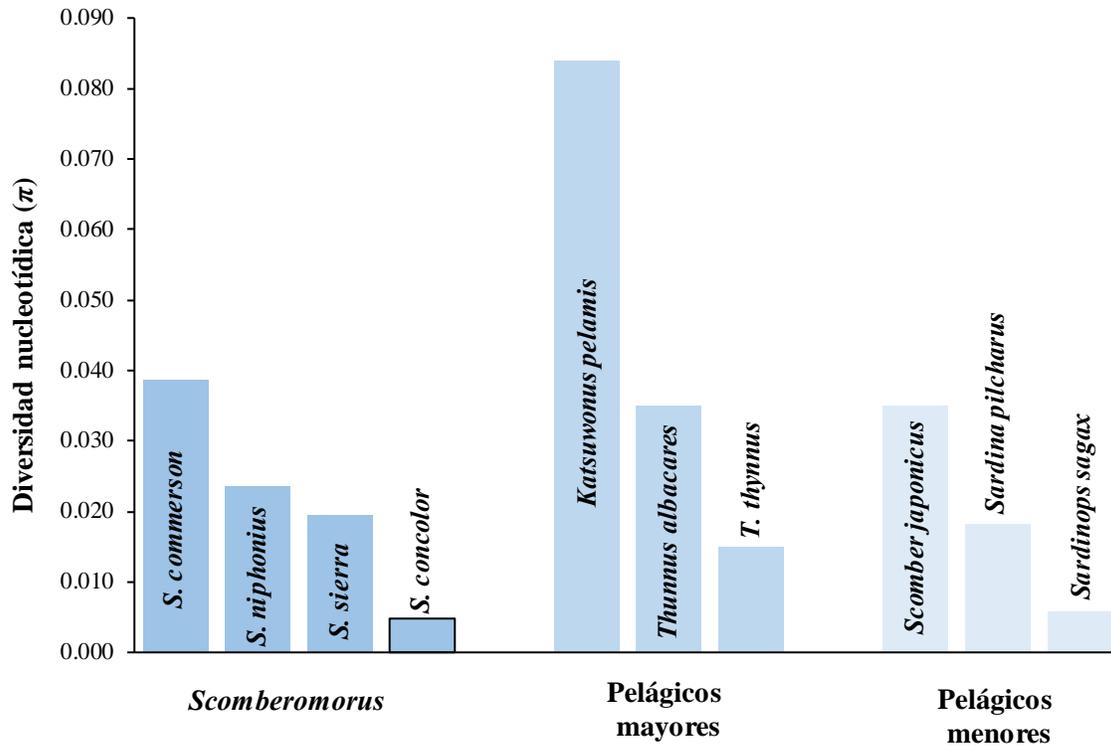
**Figura 8.** Heterocigosidades esperadas ( $H_E$ ) en microsatélites de algunas especies de peces. Se incluye el valor obtenido en el presente trabajo para *S. concolor*.

Para el caso del *mtCit-b*, en la población de *S. concolor* se observó una alta diversidad haplotípica ( $h = 0.940$ ) similar a la obtenida a partir de secuencias de la *mtDNA-RC* de especies congénéricas (*S. sierra*  $h = 0.997$ , Domínguez-López *et al.*, 2010; *S. niphonius*  $h = 0.996$ , Shui *et al.*, 2009; *S. commerson*  $h = 0.980$ , Hoolihan *et al.*, 2006). Por otra parte, se obtuvo una diversidad nucleotídica menor ( $\pi = 0.0048$ ) a la reportada para la *mtDNA-RC* de esas mismas especies (*S. sierra*  $\pi = 0.0195$ , Domínguez-López *et al.*, 2010; *S. niphonius*  $\pi = 0.0236$ , Shui *et al.*, 2009 y *S. commerson*  $\pi = 0.0387$ , Hoolihan *et al.*, 2006), lo cual es congruente con una tasa mutacional menor del *mtCit-b* con respecto a la *mtDNA-RC*. Los estudios anteriores (excepto *S. sierra*) han reportado homogeneidad genética entre localidades lejanas, siendo un tamaño efectivo poblacional grande y un alto flujo génico los argumentos para explicar la ausencia de divergencia poblacional (Avise *et al.*, 1984; Graves, 1998; Díaz-Jaimes *et al.*, 2010). (Figs. 9 y 10).

Altas diversidades haplotípicas aunadas a bajas diversidades nucleotídicas también han sido reportadas para un sinnúmero de especies de peces pelágicos (*Katsuwonus pelamis*  $h = 0.999$ ,  $\pi = 0.0840$ ; Ely *et al.*, 2005; *T. albacares*  $h = 0.997$ ,  $\pi = 0.0350$ ; Ely *et al.*, 2005 y *Thunnus thynnus*  $h = 0.991$ ,  $\pi = 0.0150$ ; Carlsson *et al.*, 2004; *S. japonicus*  $h = 0.958$ ,  $\pi = 0.0350$ ; Yan *et al.*, 2015; *S. sagax*  $h = 0.923$ ,  $\pi = 0.0058$ ; Hampton, 2014 y *S. pilchardus*  $h = 0.999$ ,  $\pi = 0.0182$ ; Atarhouch *et al.*, 2006). (Figs. 9 y 10). En todos estos estudios se ha atribuido este patrón de diversidad genética a ciclos de expansión-contracción de las poblaciones, originados por el mismo número de ciclos glaciales-interglaciales ocurridos en el Pleistoceno tardío (126,000–11,700 años; Walker *et al.*, 2009).



**Figura 9.** Diversidades haplotípicas ( $h$ ) de marcadores moleculares de algunas especies de peces pelágicos. Para *S. concolor* se presenta el valor de  $h$  del *mtCit-b* obtenido en el presente trabajo, mientras que para el resto de las especies se presenta el de la *mtDNA-RC*.



**Figura 10.** Diversidades nucleotídicas ( $\pi$ ) de marcadores moleculares de algunas especies de peces pelágicos. Para *S. concolor* se presenta el valor de  $\pi$  del *mtCit-b* obtenido en el presente trabajo, mientras que para el resto de las especies se presenta el de la *mtDNA-RC*.

De la misma forma, la alta variación genética observada en *S. concolor* tanto en los microsatélites como en el *mtDNA*, parece ser congruente con un gran tamaño poblacional y un alto flujo génico, como se reporta en gran parte de las poblaciones de peces pelágicos (Awise *et al.*, 1984; Graves, 1998; Zarraindia *et al.*, 2009; Díaz-Jaimes *et al.*, 2010).

## 7.2. Divergencia genética

En el análisis de las  $F_{ST}$  pareadas realizado en las localidades que contaban con más de un año de colecta (SF06-SF08, PP06-PP07-PP08, BK05-BK06-BK07 y BG05-BG06) no se observaron diferencias significativas, lo que indica que existe homogeneidad genética en la escala temporal. Lo anterior sugiere que las frecuencias genéticas se mantienen estables a través de las generaciones.

La homogeneidad genética temporal permitió que las colectas se agruparan en cada una de sus localidades correspondientes, contribuyendo a incrementar el poder estadístico de las pruebas de las  $F_{ST}$  pareadas realizadas entre las localidades. Al igual que en la escala temporal, no se encontraron diferencias genéticas significativas dentro del rango de distribución de *S. concolor*. Asimismo, al encontrarse ocho de los nueve microsatélites en equilibrio de Hardy-Weinberg para la población de *S. concolor*, se demuestra la existencia de una población genéticamente homogénea (Tabla 6). De la misma forma, los resultados de las  $\Phi_{ST}$  pareadas entre localidades tampoco detectaron diferenciación genética en el *mtCit-b* (Tabla 8).

Consecuentemente, cuando se puso a prueba la hipótesis de variación genética entre la región del Alto Golfo y la región central, mediante un análisis de AMOVA, no se obtuvieron diferencias significativas con ninguno de los dos marcadores ( $F_{CT} = 0.00035$ ,  $P = 0.286$ ;  $\Phi_{CT} = 0.006$ ,  $P = 0.061$ ), ni tampoco en ningún otro nivel jerárquico (Tablas 5 y 9).

Con base en la información obtenida mediante los microsatélites y el *mtCit-b*, se puede confirmar la existencia de una población panmíctica de *S. concolor* en el Golfo de California. En otras palabras, la ausencia de diferencias genéticas en ambos marcadores moleculares, puede explicarse por el comportamiento migratorio de la especie, la cual realiza movimientos estacionales entre el AG y el CG.

Gran parte de los peces pelágicos muestran bajos niveles de diferenciación genética, debido principalmente a las posibilidades de estas especies de mantener un intenso flujo

génico, el cual puede ser consecuencia de la capacidad de dispersión de los huevos, las larvas o de los adultos (Grant y Bowen, 1998). De hecho, es importante resaltar que un pequeño número de migrantes por generación es suficiente para contrarrestar las diferencias genéticas debidas a la deriva génica (Waples, 1998). En el caso particular de *S. concolor*, los resultados obtenidos en el presente trabajo y los reportados por Domínguez-López *et al.* (2015) con la región control del DNA mitocondrial, sugieren la existencia de una sola población que migra entre las regiones del Golfo de California, las cuales utiliza para sus actividades de reproducción y alimentación (Valdovinos-Jacobo, 2006). Existen otras especies de peces pelágicos que realizan movimientos similares entre ambas regiones del GC, como la sardina del Pacífico *S. sagax* (Nevárez-Martínez *et al.*, 2001), la macarela *S. japonicus* (Gluyas-Millán y Quiñonez-Velázquez, 1997), y la anchoveta norteña *E. mordax* (Green-Ruiz y Hinojosa-Corona, 1997). Por su parte, algunas especies de peces arrecifales como la blenia roja *Malacoctenus hubbsi* y el borracho mono *Ophioblennius steindachneri*, no presentan diferencias genéticas entre los arrecifes rocosos del norte y del centro del Golfo de California. En estos casos la homogeneidad genética entre regiones es mantenida mediante dispersión larvaria (Riginos y Victor, 2001). No obstante, existen reportes de especies que mantienen poblaciones divergentes entre ambas regiones del Golfo de California. Tal es el caso de *A. nigricaudus* (Riginos y Victor, 2001; Riginos y Nachman, 2001; Riginos, 2005), *P. maculatofasciatus* y *C. micropes* (Riginos, 2005), las cuales muestran una significativa divergencia genética entre el Alto Golfo y la región central.

### 7.3. Tamaño efectivo poblacional

El  $N_e$  estimado para la población de *S. concolor* mediante el método de desequilibrio de ligamiento fue de 3,056.9, con un intervalo de confianza al 95% de 1,344.9–infinito. Dicho valor se encuentra dentro del intervalo reportado (560–19,535;  $\overline{N_e} = 2,085$ ) para especies de peces marinos explotados comercialmente (Palstra y Ruzzante, 2008).

Comparativamente, el  $N_e$  de *S. concolor* es menor con respecto al de pelágicos mayores como son el dorado *C. hippurus* ( $\overline{N_e} = 4,014.6$ ; Tripp-Valdez *et al.*, 2010), el atún

aleta azul del Pacífico *Thunnus orientalis* ( $\overline{N_e} = 6,080$ ; Qiu y Miyamoto, 2011), el atún ojo grande *T. obesus* ( $\overline{N_e} = 8,391.7$ ; Gonzalez *et al.*, 2008) y el atún aleta amarilla *T. albacares* ( $\overline{N_e} = 8,838$ ; Qiu y Miyamoto, 2011), así como también respecto al de pelágicos menores como la sardina europea *S. pilchardus* ( $\overline{N_e} = 12,76.7$ ; Gonzalez y Zardoya, 2007). Dichas estimaciones de tamaño efectivo están influenciadas por la alta fecundidad de estas especies (Juan-Jordá *et al.*, 2013). Por ejemplo, *T. albacares* y *T. obesus* son capaces de expulsar hasta 3,100,000 y 6,300,000 de huevos durante un solo evento de desove, respectivamente (Pecoraro *et al.* 2016; Collette y Nauen, 1983). Por su parte, aunque no existen estimaciones de la fecundidad de *S. concolor*, es posible que las hembras posean un gran potencial reproductivo similar al de otras especies congénéricas como *S. cavalla* (Fitzhugh *et al.*, 2009) y *S. niphonius* (ver Nakajima *et al.*, 2014) en las cuales se ha estimado que pueden desovar una cantidad notablemente menor, siendo cientos de miles de huevos/desove (*e.g.*: 100,000–600,000 huevos).

En términos de conservación, se han propuesto umbrales en el  $N_e$  en los cuales el impacto de los factores evolutivos sean mínimos. Por ejemplo, poblaciones con  $N_e = 500$  son susceptibles a perder diversidad genética a consecuencia de la deriva génica (Franklin y Frankham, 1998) en tanto que poblaciones con valores de  $N_e > 1,000$  pueden evitar la acumulación de alelos deletéreos (Palstra y Ruzzante, 2008). Para el caso del presente estudio, tanto el  $N_e = 3,056.9$  como el límite inferior = 1,344.9 sobrepasan dicho umbral.

Con respecto al límite superior, se puede mencionar que debido a que la señal de la deriva es muy pequeña en aquellas poblaciones cuyo  $N_e$  es grande ( $N_e \sim 1,000$  o más), estos métodos son poco efectivos para diferenciar entre las grandes poblaciones y las infinitas, por tal razón es que se obtiene como límite superior “infinito”. Por el contrario, en poblaciones pequeñas, la intensidad de la deriva es más fuerte y, por lo tanto, existe un mayor poder de resolución en la estimación del  $N_e$  (Waples y Do, 2010).

Con base en lo anterior, el  $N_e$  estimado para este importante recurso comercial, sugiere que la población de *S. concolor* se encuentra saludable en términos de su variabilidad

genética, ya que sería capaz de mantener niveles adecuados para responder a los cambios ambientales adecuadas.

Los datos de las capturas pueden utilizarse como una aproximación del tamaño censal ( $N$ ) (Gonzalez *et al.*, 2008; Qiu y Miyamoto, 2011). Para el caso de *S. concolor* no es posible contar con una buena estimación del tamaño de la captura, debido a que ésta se encuentra integrada tanto por *S. concolor* como por *S. sierra* en el centro del Golfo de California. En consecuencia, no existen estadísticas de pesca para cada una de las especies por separado en dicha región. Sin embargo, se pueden explorar al menos dos escenarios que nos permitan obtener una aproximación del tamaño censal de la población de *S. concolor*, y así poder calcular la proporción  $N_e/N$ . Para lo anterior, se utilizó el promedio de las capturas obtenidas entre 2005–2014 en el Golfo de California, el cual fue de 6,392 toneladas. (CONAPESCA, 2014). Suponiendo que entre el 50% y el 75% de la captura fuera de *S. concolor* y considerando un peso individual de 450 g (Valdovinos-Jacobo, 2006), esto equivaldría a  $7.1 \times 10^6$  y  $10.7 \times 10^6$  individuos, respectivamente. De tal manera que al sustituir en  $N_e/N$  se obtiene como resultado que ambas proporciones se encuentran dentro del orden de  $10^{-4}$ . Usualmente el  $N_e$  de los peces teleósteos marinos es entre dos y seis órdenes de magnitud menor con respecto al tamaño censal (Hauser y Carvalho, 2008), y en promedio  $N_e/N = 10^{-4}$  (Frankham, 1995). Por ejemplo, en la sierra japonesa *S. ni phonius*, la proporción  $N_e/N$  es de  $10^{-4}$  (Nakajima *et al.*, 2014) en el pargo de Nueva Zelanda *Pagrus auratus* de  $10^{-5}$  (Hauser *et al.*, 2002), en la corvina roja *Sciaenops ocellatus* de  $10^{-3}$  (Turner *et al.*, 2002) y en el bacalao del Atlántico *Gadus morhua* de  $10^{-5}$  (Hutchinson *et al.*, 2003). Por lo tanto, la proporción  $N_e/N$  de *S. concolor* es consistente con lo reportado en los estudios mencionados anteriormente. Ciertos aspectos biológicos de los peces pelágicos como por ejemplo, la alta variabilidad en el éxito reproductivo entre los individuos (Hedgecock, 1994; Hauser y Carvalho, 2008), una alta dependencia de la fecundidad con el peso de las hembras (Crossland, 1977; Hauser *et al.*, 2002), una fuerte tendencia hacia la desproporción sexual 1:1 y el solapamiento de generaciones (Hutchinson *et al.*, 2003; Hauser y Carvalho, 2008) pueden explicar el hecho de que el  $N_e$  sea notablemente menor que  $N$ .

#### 7.4. Flujo génico

Basado en los datos de estructura de edad y maduración gonádica, Valdovinos-Jacobo (2006) describió un patrón migratorio de los organismos de *S. concolor*. En el CG, desde octubre hasta enero se observan ejemplares con gónadas en desarrollo (estadio II) y un incremento gradual del tamaño de los individuos hacia tallas mayores. Mientras que de febrero a mayo los organismos más grandes comienzan a disminuir y los ejemplares con gónadas maduras (estadio III) empiezan a aumentar. Posteriormente, entre abril y mayo se inicia el movimiento de los organismos hacia el AG hasta desaparecer por completo del CG (Montemayor-López y Cisneros-Mata, 2000) y como consecuencia, también se finaliza la temporada de pesca.

Mientras tanto, en el AG, a partir de abril hasta agosto se observa una tendencia hacia organismos más grandes. Además, durante los meses de mayo, junio y probablemente julio (no se cuenta con información para este mes), se puede encontrar una gran cantidad de hembras de *S. concolor* con las gónadas listas para desovar (estadio IV). En agosto la actividad reproductiva disminuye significativamente, y finalmente, en septiembre los individuos con gónadas en post-desove (estadio V) son numerosos, sugiriendo el final del periodo reproductivo y el inicio de la migración hacia el CG.

El CG se ha considerado como zona de alimentación de *S. concolor*, ya que durante el invierno se forman las agregaciones reproductivas de peces pelágicos menores como la sardina (*S. sagax*) y la anchoveta (*E. mordax*), las cuales son los componentes principales de su dieta. La presencia de sardinas y anchovetas en el CG obedece a los eventos de surgencias que ocurren esta zona (Álvarez-Borrego, 2010). Por otra parte, con base en la presencia de individuos de *S. concolor* con las gónadas en estadio IV y grandes concentraciones de larvas de *Scomberomorus spp* (Moser *et al.* 1973), la región del AG ha sido considerada como zona de reproducción y crianza.

Cabe mencionar que el patrón migratorio está acoplado con la circulación general del GC. La circulación del Golfo de California es estacional. Los vientos que inciden sobre la

superficie del agua provocan que la circulación sea ciclónica en el verano y anticiclónica en el invierno. Durante el periodo anticiclónico (noviembre a marzo) existe un transporte de partículas desde el norte hacia la boca del Golfo. En contraste, durante el periodo ciclónico (junio a septiembre), el transporte ocurre hacia la cabeza del Golfo de California. Durante el verano se registran una alta diversidad y abundancia de larvas de peces. Debido a esto, el AG es considerado como un área de desove y reclutamiento para los peces (Sánchez-Velasco *et al.*, 2012). Este hecho concuerda con los resultados sobre captura de partículas reportados por Santiago-García *et al.* (2014), quienes sugieren que, en el AG durante la circulación ciclónica, la captura de las partículas es mayor que durante la anticiclónica. Con base en lo anterior, podemos sugerir que las larvas de *S. concolor* permanecen confinadas en el AG durante la circulación ciclónica. Además, que el patrón de circulación en la RGI tiene dirección hacia el norte durante el periodo ciclónico (Santiago-García *et al.*, 2014), de modo que esta zona podría evitar la dispersión larvaria (Riginos, 2005). Por lo tanto, son los individuos jóvenes y adultos los que deben desplazarse hacia el CG aprovechando el periodo de circulación anticiclónico.

Los movimientos estacionales que realiza *S. concolor* (relacionados con la alimentación y la reproducción), son consistentes con el flujo génico estimado en este trabajo, el cual muestra un movimiento asimétrico de los individuos, siendo la tasa de migración del CG al AG mayor que la tasa de migración en el sentido opuesto, y como consecuencia, se corrobora la capacidad de dispersión de la especie dentro de su rango de distribución geográfica.

Con base en lo descrito anteriormente y en los resultados obtenidos en el presente estudio, se puede concluir que la especie está integrada por una sola población genética móvil, en la cual la mayoría de los individuos jóvenes y adultos ocupan estacionalmente ambas regiones del GC. Mientras que por su parte, los individuos más jóvenes permanecen en el AG para su crecimiento y futuro reclutamiento (Valdovinos-Jacobo, 2006).

Adicionalmente, estos resultados proporcionan información de utilidad para el diseño de un plan de manejo de la pesquería en el GC. Por una parte, sería importante la

implementación de un régimen pesquero para *S. concolor* independiente al de su congénere (*S. sierra*) en el CG donde ambas especies coexisten. Además de brindarle protección especial a las agregaciones reproductivas de *S. concolor* durante la época de desove en el AG.

### 7.5. Demografía histórica

La historia poblacional de las especies puede inferirse a través del análisis de los niveles de diversidad genética obtenidos a partir de las secuencias de *mtDNA*. Para las especies de peces pelágicos, existen cuatro categorías según los patrones observados en los valores de diversidad haplotípica y nucleotídica, ya sean altos o bajos. En el caso de la población de *S. concolor*, una diversidad haplotípica alta ( $h = 0.940$ ) y una diversidad nucleotídica baja ( $\pi = 0.0048$ ), sugieren una expansión poblacional (Grant y Bowen, 1998). Esto es, a partir de un haplotipo ancestral surgen numerosos haplotipos nuevos, los cuales se caracterizan por mantener diferencias consistentes de un solo paso mutacional, creando una topología en forma de estrella como se observa en la red de haplotipos de la población de *S. concolor*. Sin embargo, a diferencia de las dos expansiones que se registraron con las secuencias de la *mtDNA-RC* (Domínguez-López *et al.* 2015), en el BSP para el *mtCit-b* se observa una sola expansión de la población de *S. concolor*, la cual pudo haber sucedido aproximadamente hace 20,000–50,000 años (Fig. 7). La razón por la cual con el *mtCit-b* solo pudo detectarse una expansión puede deberse a que la tasa mutacional del *mtCit-b* es más lenta que la tasa de la *mtDNA-RC* ( $2.8\% \text{ Ma}^{-1}$ ), en consecuencia, solo se registra el último evento ocurrido. Asimismo, el análisis de las diferencias pareadas es consistente con que la población de *S. concolor* se expandió después de atravesar por una reducción poblacional (ver Apéndice).

El evento de expansión detectado puede explicarse como resultado de una reducción poblacional ocurrida en el periodo glacial Illinoiano del Pleistoceno, seguida de una expansión durante el periodo interglacial de Sangamon el cual ocurrió aproximadamente hace entre 130,000–30,000 años (Gates, 1993). Dicho periodo coincide con el tiempo

estimado para la expansión de *S. concolor* en el Golfo de California. De igual forma, el patrón en forma de estrella observado en la red de haplotipos sugiere un proceso de expansión. Las consecuencias de los periodos glaciales-interglaciales en los procesos de expansión-contracción también han sido registrados en otras especies pelágicas del GC, como la anchoveta *E. mordax* (Díaz-Viloria *et al.*, 2012). Entonces, con base en los resultados obtenidos a partir de ambos marcadores mitocondriales, se puede proponer que la población de *S. concolor* ha sufrido, por lo menos, dos eventos de expansión demográfica desde su incursión en el GC. Siendo así, los resultados del presente trabajo podrían dar soporte a la hipótesis sobre la colonización del Golfo de California desde la boca (el extremo sur) hasta la parte norte correspondiente al AG, esto a través de múltiples eventos de expansión-contracción. De esta manera, una población de *S. concolor* establecida inicialmente en el centro del Golfo, debió expandirse hacia el norte y adaptarse a las nuevas y variables condiciones del área, y así sucesivamente hasta alcanzar la región del AG, por medio de ciclos de expansión-contracción durante los periodos glaciales-interglaciales.

La mayor parte de la ictiofauna que habita en el Golfo de California se originó a partir de especies de aguas tropicales del Pacífico oriental (73%) o de especies de aguas templadas del Pacífico nororiental (10%), mientras que el resto lo conforman otras especies endémicas (17%) (Walker, 1960) como se mencionó previamente. La actual distribución geográfica de la ictiofauna del Golfo está relacionada con las condiciones ambientales que definen a ambas regiones biogeográficas. Por un lado, como el AG es somero (< 30 m de profundidad), posee una amplia variación en la oscilación de las mareas (hasta diez metros) (Thomson *et al.*, 2000), así como un amplio rango estacional de la temperatura superficial del mar, que va desde ~14°C en el invierno hasta por encima de 32°C en el verano (Lavín *et al.*, 1998). La mayoría de las especies de peces que habitan en el AG son tolerantes a las aguas frías y están relacionadas cercanamente a especies que también se encuentran en la costa del Pacífico de California. Por el contrario, el CG es mucho más profundo y posee un mayor relieve topográfico, caracterizado por canales y fosas que pueden alcanzar hasta los 3,700 m, como en la fosa de Pescadero. Asimismo, las mareas y las temperaturas superficiales son más estables con respecto al AG. Esta región está caracterizada por una ictiofauna con afinidades a especies de peces del Pacífico oriental tropical (Walker, 1960; Thomson *et al.*, 2000).

Las contrastantes condiciones ambientales del AG impiden que algunas especies de peces provenientes del CG puedan establecerse de forma permanente (Thomson y Lehner 1976), así, especies como *S. sierra*, tienen como límite norte de su distribución geográfica la región central del Golfo de California. Sin embargo, *S. concolor* se localiza en ambas regiones, habiendo expandido su distribución por medio de múltiples ciclos de expansión-contracción, como ha sido mencionado anteriormente.

Los resultados sugieren que *S. concolor* ha desarrollado, a través del tiempo, una gran capacidad para acoplar los movimientos migratorios en función del alimento y de las condiciones ambientales de ambas regiones del Golfo de California, como lo demuestra la gran abundancia que presenta tanto en el AG en la época de reproducción, como en el CG durante su época de alimentación. Dicha capacidad pudo haberse desarrollado en sincronía con la colonización del Golfo, como se ha inferido para otras especies del Golfo de California (Riginos, 2005).

Resulta necesario retomar el documento elaborado por Fitch y Flesching (1949) donde reportan capturas de *S. concolor* en la bahía de Monterey durante la década de 1880–1890. Los reportes son escasos y se basan en un número reducido de organismos. En otras palabras, la información proporcionada por tal referencia no es congruente con la existencia de una población de *S. concolor* en el Pacífico nororiental que sostuviera una pesquería bien establecida. Aunado a lo anterior, la alta diversidad haplotípica y el tamaño efectivo poblacional histórico no son congruentes con un cuello de botella debido a un efecto fundador, por lo que la hipótesis de que la población de *S. concolor* en el Golfo de California se originó a partir de un pequeño número de individuos de una población proveniente de las costas del Pacífico nororiental, podría descartarse. Igualmente, se desecharía la hipótesis sobre el paso de organismos desde el Pacífico nororiental hacia el Golfo de California por medio de los canales transpeninsulares, ya que el periodo de tiempo calculado para la expansión poblacional no es compatible con el tiempo registrado para el cierre de dichos canales (hace aproximadamente un millón de años; Upton y Murphy, 1997).

De acuerdo a lo anterior y considerando además el origen tropical del grupo *S. regalis* al cual pertenecen *S. concolor* y *S. sierra*, podemos proponer que la población de *S. concolor* proviene de las aguas tropicales del océano Pacífico oriental, introduciéndose por la boca del GC y que por medio de los ciclos de expansión-contracción poblacional (acoplados a los periodos glaciales-interglaciales), esta especie colonizó el GC.

Finalmente, en otras especies de interés comercial donde la utilización de marcadores neutrales como los microsátélites no ha podido mostrar diferencias genéticas entre regiones, se han utilizado genes que estén bajo selección natural, con los cuales se han observado diferencias espaciales significativas. Por ejemplo, Árnason *et al.* (2009) observaron en el bacalao del Atlántico *G. morhua*, que existen diversas variantes genéticas para el gen de la pantofisina (Pan I), y que estas están relacionadas con las condiciones de temperatura, salinidad y profundidad de la región. Estos resultados permitieron a los autores identificar *stocks* con importantes diferencias adaptativas. Con base en lo anterior, sería relevante la realización de estudios que tengan como objetivo detectar genes adaptativos en *S. concolor* mediante el empleo de tecnologías genómicas como la secuenciación de siguiente generación (NGS, por sus siglas en inglés Next Generation Sequencing).

## 8. CONCLUSIONES

- Con base en la homogeneidad genética de la población obtenida en los análisis de los marcadores moleculares microsatélites y *mtCit-b*, se puede concluir que *S. concolor* está constituida por una sola población panmíctica móvil.
- Ambos marcadores mostraron una alta variación genética congruente con la observada en otras especies de peces pelágicos con grandes tamaños poblacionales.
- El tamaño efectivo poblacional estimado para *S. concolor* es consistente con lo reportado para otros peces pelágicos. Asimismo, sugiere que la población se encuentra genéticamente sana.
- El flujo génico inferido en el presente estudio es congruente con los movimientos estacionales que la población de *S. concolor* realiza entre ambas regiones del Golfo de California, los cuales están relacionadas con la alimentación y la reproducción.
- Se detectó un evento de expansión precedido de una reducción en el tamaño poblacional de *S. concolor*. Dicho evento pudo estar asociado a un ciclo glacial-interglacial en el Pleistoceno durante el cual la temperatura superficial del agua fuera favorable para el crecimiento de la población.
- En términos de manejo de pesquerías, sería recomendable establecer un régimen pesquero para *S. concolor* independiente al de *S. sierra* en el centro del Golfo de California donde ambas especies coexisten.

## 9. REFERENCIAS

- Abdul-Muneer PM. 2014. Application of microsatellite markers in conservation genetics and fisheries management: recent advances in population structure analysis and conservation strategies. *Genetics research international* 2014:691759.
- Abedi E., Mohammadi M., Qasemi A., Mirza R. 2011. Stock Structure of Indo-Pacific King Mackerel (*Scomberomorus guttatus*) in the Persian Gulf Using Microsatellite Loci. *World Journal of Fish and Marine Sciences* 3:351-356.
- Álvarez-Borrego S. 2010. Physical, chemical and biological oceanography of the Gulf of California. En: Brusca CR (Ed.). *The Gulf of California: Biodiversity and Conservation*. The University of Arizona Press. Arizona. 24-48 pp.
- Andrews KS., Williams GD., Gertseva VV. 2012. Anthropogenic drivers and pressures. En: Harvey CJ, Garfield N, Hazen EL, Williams GD (Eds.). *The California Current Integrated Ecosystem Assessment: Phase I II Report*. Disponible en <http://www.noaa.gov/iea/CCIEA-Report/index>.
- Árnason E., Hernandez UB., Kristinsson K. 2009. Intense habitat-specific fisheries-induced selection at the molecular *Pan I* locus predicts imminent collapse of a major cod fishery. *PLoS ONE* 4:e5529.
- Atarhouch T., Rüber L., Gonzalez EG., Albert EM., Rami M., Dakkak A., Zardoya R. 2006. Signature of an early genetic bottleneck in a population of Moroccan sardines (*Sardina pilchardus*). *Molecular phylogenetics and evolution* 39:373-383.
- Avise JC., Arnold J., Ball RM., Bermingham E., Lamb T., Neigel JE., Reeb CA., Saunders NC. 1987. Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:489-522.
- Avise JC., Neigel JE., Arnold J. 1984. Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations. *Journal of Molecular Evolution* 20:99-105.
- Bakhoun SA. 2007. Diet overlap of immigrant narrow-barred Spanish mackerel *Scomberomorus commerson* (Lac., 1802) and the largehead hairtail ribbonfish

- Trichiurus lepturus* (L., 1758) in the Egyptian Mediterranean coast. *Animal Biodiversity and Conservation* 30:147-160.
- Ballard J., Rand D. 2005. The population biology of mitochondrial DNA and its phylogenetic implications. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:621-642.
- Banford HM., Bermingham E., Collette BB., McCafferty SS. 1999. Phylogenetic Systematics of the *Scomberomorus regalis* (Teleostei: Scombridae) Species Group: Molecules, Morphology and Biogeography of Spanish Mackerels. *Copeia* 1999:596-613.
- Bernardi G., Findley L., Rocha-Olivares A. 2003. Vicariance and dispersal across Baja California in disjunct marine fish populations. *Evolution* 57:1599-1609.
- Bisol P., Gallini A., Prevedello S., Rianna E., Bernardinelli E., Franco A., Lorenzo Z. 2007. Low variation at allozyme loci and differences between age classes at microsatellites in grass goby (*Zosterisessor ophiocephalus*) populations. *Hydrobiologia*:151-159.
- Bouckaert R., Heled J., Kühnert D., Vaughan T., Wu CH., Xie D., Suchard MA., Rambaut A., Drummond AJ. 2014. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology* 10.
- Boutin-Ganache I., Raposo M., Raymond M., Deschepper CF. 2001. M13-tailed primers improve the readability and usability of microsatellite analyses performed with two different allele-sizing methods. *Biotechniques* 31:25-28.
- Broughton RE., Stewart LB., Gold JR. 2002. Microsatellite variation suggests substantial gene flow between king mackerel (*Scomberomorus cavalla*) in the western Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. *Fisheries Research* 54:305-316.
- Brusca RC., Findley LT., Hastings PA., Hendrickx ME., Torre-Cosio J., van der Heiden AM. 2005. Macrofaunal Diversity in the Gulf of California. En: Cartron JLE., Ceballos G., Felger RS (Eds.). *Biodiversity, ecosystems, and conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press. Nueva York. 179-203 pp.
- Candy JR., Campbell NR., Grinnell MH., Beacham TD., Larson WA., Narum SR. 2015. Population differentiation determined from putative neutral and divergent adaptive genetic markers in Eulachon (*Thaleichthys pacificus*, Osmeridae), an anadromous Pacific smelt. *Molecular Ecology Resources* 15:1421-1434.

- Cárdenas L., Hernández CE., Poulin E., Magoulas A., Kornfield I., Ojeda FP. 2005. Origin, diversification, and historical biogeography of the genus *Trachurus* (Perciformes: Carangidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35:496-507.
- Castillo-Olguín E., Uribe-Alcocer M., Díaz-Jaimes P. 2012. Assessment of the population genetic structure of *Sphyrna lewini* to identify conservation units in the Mexican Pacific. *Ciencias Marinas* 38:635-652.
- Carlsson J., McDowell JR., Díaz-Jaimes P., Carlsson JEL., Boles SB., Gold JR., Graves JE. 2004. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) population structure in the Mediterranean Sea. *Molecular Ecology* 13:3345-3356.
- Carreño AL, Helenes J. 2002. Geology and ages of the islands. En: Case TJ, Cody ML, Ezcurra E (Eds.). *A new island biogeography in the Sea of Cortés*. Oxford University Press. Nueva York. 14-40 pp.
- Carta Nacional Pesquera. 2010. Diario Oficial de la Federación 02/12/2010. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. 95 pp.
- Castro-Aguirre J., Balart E., Arvizu-Martínez J. 1995. Contribución al conocimiento del origen distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 5:57-78.
- Castro-Hernández JJ., Santana-Ortega AT. 2000. Synopsis of biological data on the chub mackerel (*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782). *FAO Fisheries Synopsis* 157. 77 pp.
- Charlesworth B. 2009. Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature Reviews Genetics* 10:195-205.
- Chauhan T., Rajiv K. 2010. Molecular markers and their applications in fisheries and aquaculture. *Advances in Bioscience and Biotechnology* 1:281-291.
- Collette B., Acero A., Boustany A., Canales Ramirez C., Cardenas G., Carpenter KE., Di Natale A., Die D., Fox W., Graves J., Hinton M., Juan Jorda M., Minte Vera C., Miyabe N., Montano Cruz R., Nelson R., Restrepo V., Schaefer K., Schratwieser J., Serra R., Yanez E. 2011. *Scomberomorus c oncolor*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T20047A9138383. Disponible en <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20112.RLTS.T20047A9138383.en>.

- Collette BB. 2001. Tunas (also, albacore, bonitos, mackerels, seerfishes, and wahoo). En: Carpenter KE., Niem V (Eds.). FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. Vol. 6. Bony fishes part 4 (Labridae to Latimeriidae), estuarine crocodiles, sea turtles, sea snakes and marine mammals. Roma. Disponible en <http://www.fao.org/docrep/009/y0870e/y0870e00.htm>.
- Collette BB. 1999. Mackerels, molecules and morphology. En: Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference. Noumea, New Caledonia. 3–8 November 1997. Societe Française d'Ichthyologie. París. 149-164 pp.
- Collette BB. 1995. Scombridae. Atunes, bacoretas, bonitos, caballas, estorninos, melva, etc. En: Fischer W, Krupp F, Schneider W, Sommer C, Carpenter KE, Niem VH (Eds.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. 3*. Roma. 1521-1543 pp.
- Collette BB., Nauen CE. 1983. FAO Species Catalogue Vol. 2. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of Tunas, Mackerels, Bonitos and related species know to date. *FAO Fisheries Synopsis 125*. 137 pp.
- Collette BB., Russo JL. 1984. Morphology, systematics, and biology of the Spanish Mackerels (*Scomberomorus*, Scombridae). *Fishery Bulletin* 82:545-692.
- Collette BB., Russo JL. 1985. Interrelationships of the Spanish mackerels (PISCES: SCOMBRIDAE: *SCOMBEROMORUS*) and their copepod parasites. *Cladistics* 1:141-158.
- CONAPESCA. 2014. Anuario estadístico de acuicultura y pesca 2014. Disponible en <https://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadistico-de-acuicultura-y-pesca>.
- Cortés E. 2000. Life History Patterns and Correlations in Sharks. *Reviews in Fisheries Science* 8:299-344.
- Cowen RK., Lwiza KM., Sponaugle S., Paris CB., Olson DB. 2000. Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* 287:857-859.
- Crossland J. 1977. Fecundity of the snapper *Chrysophrys auratus* (Pisces: Sparidae) from the Hauraki Gulf. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 11:767-775.

- Danell-Jiménez A., Sánchez-Velasco L., Lavín MF., Marinone SG. 2009. Three-dimensional distribution of larval fish assemblages across a surface thermal/chlorophyll front in a semienclosed sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85:487-496.
- Darriba D., Taboada GL., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9:772-772.
- DeWoody JA., Avise JC. 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals. *Journal of Fish Biology* 56:461-473.
- Díaz-Jaimes P., Uribe-Alcocer M., Rocha-Olivares A., García-de-León FJ., Nortmoon P., Durand JD. 2010. Global phylogeography of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*): The influence of large effective population size and recent dispersal on the divergence of a marine pelagic cosmopolitan species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57:1209-1218.
- Díaz-Viloria N., Sánchez-Velasco L., Pérez-Enríquez R. 2012. Recent population expansion in the evolutionary history of the Californian anchovy *Engraulis mordax*. *Hidrobiológica* 22:258-266.
- Do C., Waples RS., Peel D., Macbeth GM., Tillett BJ., Ovenden JR. 2014. NeEstimator v2: Re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size ( $N_e$ ) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* 14:209-214.
- Domínguez-López M., Díaz-Jaimes P., Uribe-Alcocer M., Quiñonez-Velázquez C. 2015. Post-glacial population expansion of the Monterey Spanish mackerel *Scomberomorus concolor* in the Gulf of California. *Journal of Fish Biology* 86:1153-1162.
- Domínguez-López M., Uribe-Alcocer M., Díaz-Jaimes P. 2010. Phylogeography and historical demography of the Pacific Sierra mackerel (*Scomberomorus sierra*) in the Eastern Pacific. *BMC Genetics* 11:34.
- Douglas RG., Gonzalez-Yajimovich O., Ledesma-Vazquez J., Staines-Urias F. 2007. Climate forcing, primary production and the distribution of Holocene biogenic sediments in the Gulf of California. *Quaternary Science Reviews* 26:115-129.
- Drummond AJ., Rambaut A., Shapiro B., Pybus OG. 2005. Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences. *Molecular Biology and Evolution* 22:1185-1192.

- Edgar RC. 2004. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics* 5:113.
- Ellegren H. 2004. Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature reviews. Genetics* 5:435-45.
- Ely B., Viñas J., Alvarado Bremer JR., Black D., Lucas L., Covello K., Labrie AV., Thelen E. 2005. Consequences of the historical demography on the global population structure of two highly migratory cosmopolitan marine fishes: the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). *BMC Evolutionary Biology* 5:19.
- Excoffier L. 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: Lessons from the infinite-island model. *Molecular Ecology* 13:853-864.
- Excoffier L., Lischer HEL. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10:564-567.
- Eytan RI., Hellberg ME. 2010. Nuclear and Mitochondrial Sequence Data Reveal and Conceal Different Demographic Histories and Population Genetic Processes in Caribbean Reef Fishes. *Evolution* 64:3380-3397.
- FAO. 2014. *The state of world fisheries and aquaculture 2014*. Roma. 223 pp.
- Ferguson M. 1994. The role of molecular genetic markers in the management of cultured fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4:351-373.
- Finucane JH., Grimes CB., Naughton SP. 1990. Diets of young king and Spanish mackerel of the southeast United States. *Northeast Gulf Science* 11:145-153.
- Fisher RA. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover Publications. Nueva York. 291 pp.
- Fitch E., Flechsig AO. 1949. A brief account of the Monterey Spanish mackerel (*Scomberomorus concolor*). *California Fish and Game* 35: 275-280.
- Fitzhugh G., Fioramonti C., Walling W., Gamby M., Lyon H., Devries D., Ortiz M. 2009. Batch Fecundity and an Attempt to Estimate Spawning Frequency of King Mackerel (*Scomberomorus cavalla*) in U.S. Waters. *Proceedings of the 61<sup>st</sup> Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 61:30-37.

- FitzSimmons NN., Moritz C., Moore SS. 1995. Conservation and dynamics of microsatellite loci over 300 million years of marine turtle evolution. *Molecular biology and evolution* 12:432-440.
- Frankham R. 1995. Effective population size - adult size ratios in wildlife - a review. *Genetical Research* 66:95-107.
- Frankham R., Ballou JD., Briscoe DA. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press. Cambridge. 617 pp.
- Franklin IR., Frankham R. 1998. How large must populations be to retain evolutionary potential? *Animal Conservation* 1:69-70.
- Freeland JR. 2005. *Molecular Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd. Londres. 388 pp.
- Fu YX. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147:915-925.
- Garcia SMM., Zerbi A., Aliaume C., Do Chi T., Lasserre G. 2003. The ecosystem approach to fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper 443*. 71 pp.
- Gates DM. 1993. *Climate change and its biological consequences*. Sinauer Associates, Inc. Massachusets. 280 pp.
- Ge C., Cui YN., Jing PY., Hong XY. 2014. An alternative suite of universal primers for genotyping in multiplex PCR. *PloS One* 9:e92826.
- GeoMapApp. Disponible en <http://www.geomapapp.org>.
- Gluyas-Millán MG., Quiñonez-Velázquez C. 1997. Age, Growth, and Reproduction of Pacific Mackerel *Scomber Japonicus* in the Gulf of California. *Bulletin of Marine Science* 61:837-847.
- Gilbert JY., Allen WE. 1943. The phytoplankton of the Gulf of California obtained by the ‘‘E.W. Scripps’’ in 1939 and 1940. *Journal of Marine Research* 5:89-110.
- Gold JR., Jobity AMC., Saillant E., Renshaw MA. 2010. Population structure of carite (*Scomberomorus brasiliensis*) in waters offshore of Trinidad and northern Venezuela. *Fisheries Research* 103:30-39.
- Gold JR., Pak E., DeVries DA. 2002. Population structure of king mackerel (*Scomberomorus cavalla*) around peninsular Florida, as revealed by microsatellite DNA. *Fishery Bulletin* 100:491-509.

- González EG. 2003. Microsatélites: sus aplicaciones en la conservación de la biodiversidad. *Graellsia* 59:377-388.
- Gonzalez EG., Beerli P., Zardoya R. 2008. Genetic structuring and migration patterns of Atlantic bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Lowe, 1839). *BMC evolutionary biology* 8:252.
- Gonzalez EG., Zardoya R. 2007. Relative role of life-history traits and historical factors in shaping genetic population structure of sardines (*Sardina pi lchardus*). *BMC evolutionary biology* 7:197.
- Goudet J. 1995. FSTAT (Version 1.2): A Computer Program to Calculate F-Statistics. *Journal of Heredity* 86:485-486.
- Gouy M., Guindon S., Gascuel O. 2010. SeaView version 4: A multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular biology and evolution* 27:221-224.
- Grant WS., Bowen BW. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity* 89:415-426.
- Graves JE. 1998. Molecular insight into the population structure of cosmopolitan marine fishes. *Journal of Heredity* 89:427-437.
- Green-Ruiz YA., Hinojosa-Corona A. 1997. Study of the spawning area of the Northern anchovy in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. *Journal of Plankton Research* 19:957-968.
- Grismer LLL. 1994. The origin and evolution of the peninsular herpetofauna of Baja California, México. *Herpetological Natural History* 2:51-106.
- Hampton SL. 2014. Multidisciplinary investigation into stock structure of small pelagic fishes in southern Africa. Tesis de doctorado. Universidad de Cape Town. Departamento de Ciencias Biológicas. 214 pp.
- Harpending HC., Sherry ST., Rogers AR., Stoneking M. 1993. The Genetic Structure of Ancient Human Populations. *Current Anthropology* 34:483-496.
- Hasegawa M., Kishino H., Yano TA. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution* 22:160-174.
- Hauser L., Adcock GJ., Smith PJ., Ramírez JHB., Carvalho GR. 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 of the United States of America* 99:11742-11747.
- Hauser L., Carvalho GR. 2008. Paradigm shifts in marine fisheries genetics: Ugly hypotheses slain by beautiful facts. *Fish and Fisheries* 9:333-362.
- Hedgecock D. 1994. Does variance in reproductive success limit effective population sizes of marine organisms? En: Beaumont AR (Ed.). *Genetics and evolution of aquatic organisms*. Chapman & Hall. Londres. 122-134 pp.
- Helfman GS., Collette BB., Facey DE., Bowen BW. 2009. *The diversity of fishes: Biology, evolution, and ecology*. Wiley-Blackwell. Londres. 720 pp.
- Heupel MR., Carlson JK., Simpfendorfer CA. 2007. Shark nursery areas: Concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series* 337:287-297.
- Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907-913.
- Hewitt GM. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography- or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology* 10:537-549.
- Hewitt GM. 2004. The structure of biodiversity- insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology* 1:4.
- Hewitt GM., Butlin RK. 1997. Causes and consequences of population structure. En: Krebs J., Davies N (Eds.). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Fourth edition*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 350-372 pp.
- Hill WG. 1981. Estimation of effective population size from data on linkage disequilibrium. *Genetical Research* 38:209-216.
- Hoolihan JP., Anandh P., van Herwerden L. 2006. Mitochondrial DNA analyses of narrow-barred Spanish mackerel (*Scomberomorus commerson*) suggest a single genetic stock in the ROPME sea area (Arabian Gulf, Gulf of Oman, and Arabian Sea). *ICES Journal of Marine Science* 63:1066-1074.
- Hutchinson WF., van Oosterhout C., Rogers SI., Carvalho GR. 2003. Temporal analysis of archived samples indicates marked genetic changes in declining North Sea cod (*Gadus morhua*). *Proceedings. Biological sciences/The Royal Society* 270:2125-2132.
- Jackson JBC., Kirby MX., Berger WH., Bjorndal KA., Botsford LW., Bourque BJ., Bradbury RH., Cooke R., Erlandson J., Estes JA., Hughes TP., Kidwell S., Lange CB., Lenihan

- HS., Pandolfi JM., Peterson CH., Steneck RS., Tegner MJ., Warner RR. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-637.
- Jenkins GP., Milward NE., Hartwick RF. 1984. Food of larvae of Spanish mackerels, genus *Scomberomorus* (Teleostei; Scombridae), in shelf waters of the Great Barrier Reef. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 35:477-482.
- Johns GC., Avise JC. 1998. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene. *Molecular biology and evolution* 15:1481-1490.
- Juan-Jordá MJ., Mosqueira I., Freire J., Dulvy NK. 2013. The conservation and management of tunas and their relatives: setting life history research priorities. *PloS one* 8:e70405.
- Keeney DB., Heupel MR., Hueter RE., Heist EJ. 2005. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of the genetic structure of blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) nurseries in the northwestern Atlantic, Gulf of Mexico, and Caribbean Sea. *Molecular Ecology* 14:1911-1923.
- Kimura M. 1968. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles. *Genetical Research* 11:247-269.
- Klawe WL. 1966. Notes on occurrence of young and spawning of *Scomberomorus sierra* in the Eastern Pacific Ocean. *Pacific Science* 20:445-451.
- Laikre L., Palm S., Ryman N. 2005. Genetic population structure of fishes: implications for coastal zone management. *Ambio* 34:111-119.
- Laird PW., Zijderveld A., Linders K., Rudnicki MA., Jaenisch R., Berns A. 1991. Simplified mammalian DNA isolation procedure. *Nucleic Acids Research* 19:4293.
- Lavín MF., Godínez VM., Alvarez LG. 1998. Inverse-estuarine features of the Upper Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47:769-795.
- Lavín MF., Sánchez S. 1999. On how the Colorado river affected the hydrography of the upper Gulf of California. *Continental Shelf Research* 19:1545-1560.
- Lavín, MF., Durazo R., Palacios E., Argote ML., Carrillo L. 1997. Lagrangian observations of the circulation in the Northern Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography* 27:2298-2305.

- Lucano-Ramírez G., Ruiz-Ramírez S., Palomera-Sánchez F., González-Sansón G. 2011. Reproductive biology of the Pacific sierra. *Ciencias Marinas* 37:249-260.
- Mackie MC., Lewis PD., Gaughan DJ., Newman SJ. 2005. Variability in spawning frequency and reproductive development of the narrow-barred Spanish mackerel (*Scomberomorus commerson*) along the west coast of Australia. *Fishery Bulletin* 103:344-354.
- Marko PB., Hoffman JM., Emme SA., McGovern TM., Keever CC., Cox LN. 2010. The “Expansion-Contraction” model of Pleistocene biogeography: Rocky shores suffer a sea change? *Molecular Ecology* 19:146-169.
- Medina-Gómez, S. 2004 Variación estacional de la estructura de tallas y madurez gonadal de *Scomberomorus sierra* y *Scomberomorus concolor* en la costa este del Golfo de California, México. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Sinaloa. Facultad de Ciencias del Mar. 37 pp.
- Meyer A. 1993. Evolution of mitochondrial DNA in fishes. En: Hochachka PW., Mommsen TP (Eds.). *Biochemistry and molecular biology of fishes*. Vol. 2. Elsevier Press. Nueva York. 1-38 pp.
- Miller DJ., Lea RN. 1972. Guide to the coastal marine. *California Department of Fish and Game, Fishery Bulletin* 157:1-249.
- Miya M., Friedman M., Satoh TP., Takeshima H., Sado T., Iwasaki W., Yamanoue Y., Nakatani M., Mabuchi K., Inoue JG., Poulsen JY., Fukunaga T., Sato Y., Nishida M. 2013. Evolutionary origin of the Scombridae (tunas and mackerels): members of a paleogene adaptive radiation with 14 other pelagic fish families. *PloS One* 8:e73535.
- Miyake MP., Guillotreau P., Sun CH., Ishimura G. 2010. *Recent developments in the tuna industry: Stocks, fisheries, management, processing, trade and markets*. FAO Technical Paper 543. 125 pp.
- Montemayor-López G., Cisneros-Mata MA. 2000. Breviario de la pesquería de sierra del golfo de California. En: *Sustentabilidad y pesca responsable en México; evaluación y manejo 1997-1998*. Instituto Nacional de Pesca. México: 261-274 pp.
- Moore SS., Sargeant LL., King TJ., Mattick JS., Georges M., Hetzel DJ. 1991. The conservation of dinucleotide microsatellites among mammalian genomes allows the

- use of heterologous PCR primer pairs in closely related species. *Genomics* 10:654-60.
- Moser HG., Ahlstrom HE., Kramer D., Stevens EG. 1973. Distribution and abundance of fish eggs and larvae in the Gulf of California. *CalCOFI Reports* 17: 112-130.
- Nagahama Y., Yoshikuni M., Yamashita M., Tokumoto T., Katsu Y. 1995. Regulation of Oocyte Growth and Maturation. *Current Topics in Developmental Biology* 30:103-145.
- Nakajima K., Kitada S., Habara Y., Sano S., Yokoyama E., Sugaya T., Iwamoto A., Kishino H., Hamasaki K., Taylor E. 2014. Genetic effects of marine stock enhancement: a case study based on the highly piscivorous Japanese Spanish mackerel. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71:301-314.
- Nelson JS. 2006. *Fishes of the World. Fourth edition.* John Wiley & Sons, Ltd. Nueva Jersey. 601 pp.
- Nevárez-Martínez MO., Lluch-Belda D., Cisneros-Mata MA., Santos-Molina JP., Martínez-Zavala MDLA., Lluch-Cota SE. 2001. Distribution and abundance of the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the Gulf of California and their relation with the environment. *Progress in Oceanography* 49:565-580.
- Nikitina TV., Nazarenko SA. 2004. Human Microsatélites: Mutation and Evolution. *Russian Journal of Genetics* 4:1065-1079.
- Van Oosterhout C., Hutchinson WF., Wills DPM., Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4:535-538.
- Orensanz JM., Armstrong J., Armstrong D., Hilborn R. 1998. Crustacean resources are vulnerable to serial depletion- the multifaceted decline of crab and shrimp fisheries in the Greater Gulf of Alaska. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8:117-176.
- Palacios-Hernández E., Beier E., Lavín MF., Ripa P. 2002. The effect of winter mixing on the circulation of the Northern Gulf of California. *Journal of Physical. Oceanography* 32:705-728.
- Palstra FP., Ruzzante DE. 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* 17:3428-3447.

- Pecoraro C., Zudaire I., Bodin N., Murua H., Taconet P., Díaz-Jaimes P., Cariani A., Tinti F., Chassot E. 2016. Putting all the pieces together: integrating current knowledge of the biology, ecology, fisheries status, stock structure and management of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*.
- Palumbi SR., Martin A., Romano S., McMillan WO., Stice L., Grabowski G. 2002. *The simple fool's guide to PCR*. Versión 2. University of Hawaii. 45 pp.
- Peel D., Waples RS., Macbeth GM., Do C., Ovenden JR. 2013. Accounting for missing data in the estimation of contemporary genetic effective population size ( $N_e$ ). *Molecular Ecology Resources* 13:243-253.
- Pérez-Ruzafa Á., González-Wangüemert M., Lenfant P., Marcos C., García-Charton JA. 2006. Effects of fishing protection on the genetic structure of fish populations. *Biological Conservation* 129:244-255.
- PopART. Disponible en <http://popart.otago.ac.nz>.
- Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25:1253-1256.
- Provan J., Powell W., Hollingsworth PM. 2001. Chloroplast microsatellites: new tools for studies in plant ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 16:142-147.
- Punt, AE. 2000. Extinction of marine renewable resources: a demography analysis. *Population Ecology* 42: 19-27.
- Qiu F., Miyamoto MM. 2011. Use of Nuclear DNA Data to Estimate Genetic Diversity and Population Size in Pacific Bluefin and Yellowfin Tuna (*Thunnus orientalis* and *T. albacares*). *Copeia* 2011:264-269.
- Quiñónez-Velázquez C., Montemayor-López G. 2002. Biología y dinámica poblacional de *Scomberomorus c oncolor* en el Golfo de California. En: Memoria del I Foro Científico de Pesca Ribereña. 17-18 de Octubre de 2002. INP CRIP Guaymas, Son. 1-3 pp.
- Rambaut A, Suchard MA, Xie D., Drummond AJ. 2014. Tracer v1.6. Disponible en <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Ramírez-Soriano A., Ramos-Onsins SE., Rozas J., Calafell F., Navarro A. 2008. Statistical power analysis of neutrality tests under demographic expansions, contractions and bottlenecks with recombination. *Genetics* 179:555-567.

- Raymond M., Rousset F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86:248-249.
- Renshaw MA., Douglas KC., Rexroad CE., Jobity AMC., Gold JR. 2009. Isolation and characterization of microsatellite markers in the Serra Spanish mackerel, *Scomberomorus brasiliensis*. *Molecular Ecology Resources* 9:835-838.
- Rice WR. 1989. Analyzing Tables of Statistical Tests. *Evolution* 43:223-225.
- Rico C., Rico I., Hewitt G. 1996. 470 million years of conservation of microsatellite loci among fish species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 263:549-557.
- Riddle BR., Hafner DJ., Alexander LF., Jaeger JR. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California peninsular desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97:14438-43.
- Riginos C. 2005. Cryptic vicariance in Gulf of California fishes parallels vicariant patterns found in Baja California mammals and reptiles. *Evolution* 59:2678-2690.
- Riginos C., Victor BC. 2001. Larval spatial distributions and other early life-history characteristics predict genetic differentiation in eastern Pacific blennioid fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268:1931-1936.
- Ripa P. 1997. Toward a physical explanation of the seasonal dynamics and thermodynamics of the Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography* 27:597-614.
- Rocha-Olivares A., Rosenblatt RH., Vetter RD. 1999. Molecular evolution, systematics, and zoogeography of the rockfish subgenus *Sebastomus* (*Sebastes*, Scorpaenidae) based on mitochondrial cytochrome *b* and control region sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11:441-458.
- Rodríguez-Quiroz G., Aragón-Noriega EA., Valenzuela-Quiñónez W., Esparza-Leal HM. 2010. Artisanal fisheries in the conservation zones of the Upper Gulf of California. *Revista de biología marina y oceanografía* 45: 89-98.
- Rodríguez-Romero J., Abitia-Cárdenas LA., Galván-Magaña F., Chávez-Ramos H. 1994. Composición, abundancia y riqueza específica de la ictiofauna de Bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Marinas* 20:321-350.
- Rogers PJ., Ward TM., McLeay LJ., Lowry M., Saunders RJ., Williams D. 2009. Reproductive biology of blue mackerel, *Scomber australasicus*, off southern and eastern

- Australia: suitability of the Daily Egg Production Method for stock assessment. *Marine and Freshwater Research* 60:187-202.
- Rogers AR., Harpending H. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9:552-569.
- Rousset F. 2008. GENEPOP'007: A complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8:103-106.
- Ruiz-Durá MF. 1985. *Recursos pesqueros de las costas de México*. Limusa. México. 135 pp.
- Ryan WBF., Carbotte SM., Coplan JO., O'Hara S., Melkonian A., Arko R., Weissel RA., Ferrini V., Goodwillie A., Nitsche F., Bonczkowski J., Zemsky R. 2009. Global multi-resolution topography synthesis. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 10:1-9.
- Ryman N., Utter F., Laikre L. 1995. Protection of intraspecific biodiversity of exploited fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5:417-446.
- Sánchez-Velasco L., Lavín MF., Peguero-Icaza M., León-Chávez CA., Contreras-Catala F., Marinone SG., Gutiérrez-Palacios IV., Godínez VM. 2009. Seasonal changes in larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *Continental Shelf Research* 29:1697-1710.
- Sánchez-Velasco L., Lavín MF., Jiménez-Rosenberg SPA., Montes JM., Turk-Boyer PJ. 2012. Larval fish habitats and hydrography in the Biosphere Reserve of the Upper Gulf of California (June 2008). *Continental Shelf Research* 33:89-99.
- Sandoval-Castillo J., Rocha-Olivares A., Villavicencio-Garayzar C., Balart E. 2004. Cryptic isolation of Gulf of California shovelnose guitarfish evidenced by mitochondrial DNA. *Marine Biology* 145:983-988.
- Santiago-García MW., Marinone SG., Velasco-Fuentes OU. 2014. Three-dimensional connectivity in the Gulf of California based on a numerical model. *Progress in Oceanography* 123:64-73.
- Schlötterer C. 2004. The evolution of molecular markers--just a matter of fashion? *Nature reviews. Genetics* 5:63-69.
- Schlötterer C., Harr B. 2001. Microsatellite Instability. En: *Encyclopedia of life sciences*. John Wiley & Sons. Chichester. DOI 10.1038/npg.els.0000840.

- Schneider S., Excoffier L. 1999. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: Application to human mitochondrial DNA. *Genetics* 152:1079-1089.
- Schuelke M. 2000. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nature Biotechnology* 18:233-234.
- Shaw PW., Pierce GJ., Boyle PR. 1999. Subtle population structuring within a highly vagile marine invertebrate, the veined squid *Loligo forbesi*, demonstrated with microsatellite DNA markers. *Molecular Ecology* 8:407-417.
- Shinde D., Lai Y., Sun F., Arnheim N. 2003. Taq DNA polymerase slippage mutation rates measured by PCR and quasi-likelihood analysis: (CA/GT) $n$  and (A/T) $n$  microsatellites. *Nucleic Acids Research* 31:974-980.
- Shoji J., Tanaka M. 2005. Distribution, feeding condition, and growth of Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) larvae in the Seto Inland Sea. *Fishery Bulletin* 103:371-379.
- Shui BN., Han ZQ., Gao TX., Miao ZQ., Yanagimoto T. 2009. Mitochondrial DNA variation in the East China Sea and Yellow Sea populations of Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius*. *Fisheries Science* 75:593-600.
- Squirrell J., Hollingsworth PM., Woodhead M., Russell J., Lowe AJ., Gibby M., Powell W. 2003. How much effort is required to isolate nuclear microsatellites from plants? *Molecular Ecology* 12:1339-1348.
- Swofford DL. 2003. PAUP\*: *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods)*. Version 4.0b10. Sinauer. Massachusetts. 11 pp.
- Tallmon DA., Gregovich D., Waples RS., Scott Baker C., Jackson J., Taylor BL., Archer ERIC., Martien KK., Allendorf FW., Schwartz MK. 2010. When are genetic methods useful for estimating contemporary abundance and detecting population trends? *Molecular Ecology Resources* 10:684-692.
- Thomson DA., Lehner CE. 1976. Resilience of a rocky intertidal fish community in a physically unstable environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 22:1-29.
- Thomson DA., Findley LT., Kerstitch AN. 2000. *Reef fishes of the sea of Cortez. Second edition*. University of Texas Press. Texas. 407 pp.

- Torres-Orozco E. 1993. Análisis volumétrico de las masas de agua del Golfo de California. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. México. 80 pp.
- Tóth G., Gáspári Z., Jurka J. 2000. Microsatellites in different eukaryotic genomes: survey and analysis. *Genome research* 10:967-981.
- Tripp-Valdez MA., García de León FJ., Ortega-García S., Lluch-Cota D., López-Martínez J., Cruz P. 2010. Population genetic structure of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the Gulf of California, using microsatellite loci. *Fisheries Research* 105:172-177.
- Turner TF., Wares JP., Gold JR. 2002. Genetic effective size is three orders of magnitude smaller than adult census size in an abundant, estuarine-dependent marine fish (*Sciaenops ocellatus*). *Genetics* 162:1329-1339.
- Tzeng CH., Chen CS., Tang PC., Chiu TS. 2009. Microsatellite and mitochondrial haplotype differentiation in blue mackerel (*Scomber australasicus*) from the western North Pacific. *ICES Journal of Marine Science* 66:816-825.
- Upton DE., Murphy RW. 1997. Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) based on mtDNA sequences: support for midpeninsular seaway in Baja California. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 8:104-113.
- Valdovinos-Jacobo LA. 2004. Variación estacional en la estructura de tallas y la relación longitud-peso de la sierra del golfo *Scomberomorus c oncolor* en el Golfo de California, México. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Sinaloa. Facultad de Ciencias del Mar. 34 pp.
- Valdovinos-Jacobo LA. 2006. Edad y crecimiento de la sierra del Golfo *Scomberomorus concolor* (Lockington, 1879) en el Golfo de California. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 61 pp.
- De Vries DA., Grimes CB., Lang KL., White BDW. 1990. Age and growth of king and Spanish mackerel larvae and juveniles from the Gulf of Mexico and U.S. South Atlantic Bight. *Environmental Biology of Fishes* 29:135-143.
- Walker BW. 1960. The Distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. *Systematic Zoology* 9:123-133.
- Walker M., Johnsen S., Olander-Rasmussen S., Popp T., Steffensen J., Gibbard P., Hoek W., Lowe J., Andrews J., Björck S., Cwynar L., Hughen K., Kershaw P., Kromer B., Litt

- T., Lowe D., Nakagawa T., Newnham R., Schwander J. 2009. Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records. *Journal of Quaternary Science* 24:3-17.
- Wang J. 2005. Estimation of effective population sizes from data on genetic markers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360:1395-1409.
- Waples RS. 1998. Separating the wheat from the chaff: Patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity* 89:438-450.
- Waples RS. 2005. Genetic estimates of contemporary effective population size: To what time periods do the estimates apply? *Molecular Ecology* 14:3335-3352.
- Waples RS. 2006. A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci. *Conservation Genetics* 7:167-184.
- Waples RS., Do C. 2008. LDNE: A program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Resources* 8:753-756.
- Waples RS., Do C. 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary  $N_e$  using highly variable genetic markers: A largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications* 3:244-262.
- Ward RD., Woodwark M., Skibinski DOF. 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *Journal of Fish Biology* 44:213-232.
- Wattier R., Engel CR., Saumitou-Laprade P., Valero M. 1998. Short allele dominance as a source of heterozygote deficiency at microsatellite loci: Experimental evidence at the dinucleotide locus Gv1CT in *Gracilaria gracilis* (Rhodophyta). *Molecular Ecology* 7:1569-1573.
- Weir BS., Cockerham CC. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370.
- Wilson GA., Rannala B. 2003. Bayesian Inference of Recent Migration Rates Using Multilocus Genotypes. *Genetics* 163:1177-1191.
- Worm B., Barbier EB., Beaumont N., Duffy JE., Folke C., Halpern BS., Jackson JBC, Lotze HK., Micheli F., Palumbi SR., Sala E., Selkoe KA., Stachowicz JJ., Watson R. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787-790.

- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16:97-159.
- Yan S., Catanese G., Brown CL., Wang M., Yang C., Yang T. 2015. Phylogeographic study on the chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the Northwestern Pacific indicates the late Pleistocene population isolation. *Marine Ecology* 36:753-765.
- Yokoyama E., Sakamoto T., Sugaya T., Kitada S. 2006. Six polymorphic microsatellite loci in the Japanese Spanish mackerel, *Scomberomorus niphonius*. *Molecular Ecology Notes* 6:323-324.
- Zardoya R., Meyer A. 1998. Cloning and characterization of a microsatellite in the mitochondrial control region of the African side-necked turtle, *Pelomedusa subrufa*. *Gene* 216:149-153.
- Zarraonaindia I., Pardo MA., Iriando M., Manzano C., Estonba A. 2009. Microsatellite variability in European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) calls for further investigation of its genetic structure and biogeography. *ICES Journal of Marine Science* 66:2176-2182.

## 10. APÉNDICE

### Demografía histórica de *S. concolor* mediante el análisis de las diferencias pareadas.

En este apéndice se presentan la metodología y los resultados del análisis de las diferencias pareadas, el cual corrobora los resultados obtenidos mediante el modelo coalescente utilizado para analizar la historia poblacional de *S. concolor*.

Para el análisis, los parámetros demográficos ( $\tau$ ,  $\theta_0$  y  $\theta_1$ ) se calcularon por medio del programa Arlequin. El valor de  $\tau$  se utilizó para estimar el tiempo desde la expansión poblacional (expresada en años) con la ecuación  $T = \tau/2\mu$  (Rogers y Harpending, 1992), donde  $\mu$  corresponde a la tasa de mutación del *mtCit-b* de 1.8% Ma<sup>-1</sup> calculada para *S. concolor*, y utilizando un tiempo generacional de cuatro años para la especie (Valdovinos-Jacobo, 2006). El tamaño efectivo poblacional de hembras antes ( $N_0$ ) y después de la expansión demográfica  $N_1$ , se obtuvieron a partir de la ecuación  $N_t = \theta_i/2\mu$  (Rogers y Harpending, 1992).

Cuando una población sufre una expansión demográfica, la distribución de mismatches perfila una distribución unimodal (Rogers y Harpending, 1992). Sin embargo, esta clase de distribución también puede ser explicada por una expansión espacial. El modelo de expansión espacial considera un modelo de islas infinito, en el cual que después de que una población pasa por una expansión espacial y coloniza un número infinito de islas, estas intercambian una fracción de migrantes por generación (Excoffier, 2004). Los parámetros de expansión espacial ( $\tau$ ,  $\theta$ ) también se calcularon en Arlequin. Los parámetros  $T$  y  $N_0$  se calcularon de la misma forma que para la expansión demográfica.

Para probar la hipótesis de que una población evoluciona de acuerdo al modelo Wright-Fisher (Fisher, 1930; Wright, 1931) y que además, todas las mutaciones son selectivamente neutras (Kimura, 1968), se utilizan las llamadas pruebas de neutralidad. Asimismo, estas pruebas se han utilizado para probar expansiones, contracciones y cuellos de botella poblacionales, ya que son muy sensibles a los cambios demográficos (Ramírez-

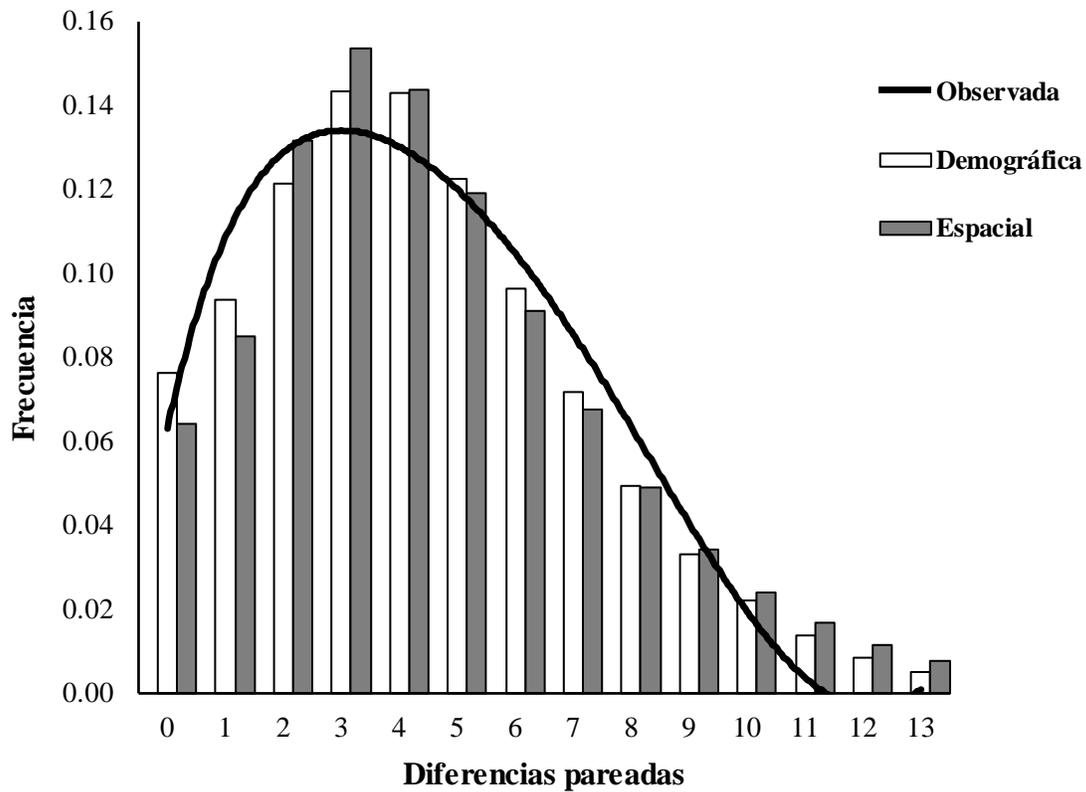
Soriano *et al.*, 2008). Con la finalidad de detectar desviaciones a la neutralidad debidas a una expansión poblacional, se realizó la prueba de la  $F_S$  de Fu (Fu, 1997). Dicha prueba se utilizó debido a que es más poderosa para detectar expansiones en regiones genómicas no recombinantes, con respecto a otras pruebas como la  $D$  de Tajima (Ramírez-Soriano *et al.*, 2008). De tal manera que, cuando se obtienen valores negativos y significativos, se estaría hablando de una expansión poblacional (Fu, 1997). La  $F_S$  se calculó en Arlequin, utilizando 1,000 permutaciones.

El valor de la desviación de la suma de los cuadrados ( $SSD$ ) se calculó para probar si la distribución de diferencias pareadas observada se desviaba significativamente de la distribución esperada bajo el modelo de expansión demográfica o espacial. En otras palabras, este valor nos indica si la distribución observada se ajusta a una distribución unimodal indicativa de una expansión poblacional. De tal suerte que, valores pequeños y no significativos, nos estarían hablando del ajuste a un modelo de expansión (Rogers y Harpending, 1992).

El índice de Harpending (*raggedness index*) determina la suavidad de la curva descrita por la distribución de *mismatches* observada. De tal forma que, un valor bajo es típico de una expansión poblacional, mientras que una población en equilibrio o sufriendo un cuello de botella, presenta un índice de valor alto (Harpending *et al.*, 1993).

Dada la homogeneidad genética que presenta *S. c oncolor* a lo largo de sus dos regiones de distribución geográfica, el análisis de las diferencias pareadas se realizó como una sola población. El resultado mostró que la distribución observada en las frecuencias del número de diferencias entre pares de secuencias corresponde a una distribución unimodal, con una moda de cuatro diferencias (Fig. A). Por su parte, el valor de la desviación de la suma de los cuadrados bajo un modelo de expansión demográfica (crecimiento poblacional), no fue significativo ( $SSD = 0.003$ ;  $P = 0.685$ ), y tampoco lo fue para el caso del modelo de expansión espacial ( $SSD = 0.004$ ;  $P = 0.534$ ) por lo que la distribución observada de las diferencias pareadas se ajusta a la distribución esperada bajo los modelos de expansión demográfica (Rogers y Harpending, 1992) y expansión espacial (Excoffier, 2004).

Asimismo, el índice de Harpending (*raggedness index*), el cual evalúa la suavidad de la curva de distribución considerando un modelo de expansión demográfica no fue significativo ( $IH = 0.009$ ;  $P = 0.899$ ). Con respecto a la prueba de neutralidad, el valor obtenido para la  $F_S$  de Fu fue negativo y significativo ( $F_S = -25.517$ ;  $P < 0.001$ ) (Fu, 1997). Así tenemos que, la distribución unimodal, la desviación de la neutralidad obtenida en la  $F_S$ , y la desviación de la suma de los cuadrados ( $SSD$ ), son consistentes con una expansión demográfica de la población de *S. concolor* en el Golfo de California.



**Figura A.** Distribución de frecuencias del número de diferencias entre pares de secuencias de la población de *S. concolor* bajo los modelos expansión demográfica y espacial.

Asimismo, con base en la tasa mutacional de 1.8% Ma<sup>-1</sup> estimada para el *mtCit-b*, se obtuvo que la expansión espacial ocurrió hace 73,183 años (I.C= 31,819–178,185), y la expansión demográfica hace 111,366 años (I.C = 50,910–292,733). El cálculo del tiempo de la expansión demográfica y espacial se realizó a partir del valor estimado para el parámetro  $\tau = 3.5$  y  $\tau = 2.3$ , respectivamente (Tabla A). Por otra parte, con base en la tasa mutacional previamente utilizada y un tiempo generacional de cuatro años (Valdovinos-Jacobo, 2006), se obtuvo que el tamaño efectivo poblacional después de la expansión poblacional ( $N_1$ ), calculado a partir del parámetro  $\theta_1 = 13.7$ , de 108,979 (I.C = 70,001–795,461,054) hembras para la población de *S. concolor*. Dicho valor es casi diez veces más grande que el tamaño efectivo poblacional calculado antes de la expansión ( $N_0$ ), que arrojó un valor de 13,523 hembras (Tabla A). Finalmente, para el caso de la expansión espacial, el tamaño efectivo poblacional ( $N$ ) calculado a partir del parámetro  $\theta = 2.6$ , fue de 20,682.

Estos resultados corroboran los obtenidos mediante el modelo coalescente utilizado para analizar la historia poblacional de *S. concolor*.

**Tabla A.** Resultados del análisis de las diferencias pareadas para la población de *S. concolor* bajo los modelos de expansión demográfica y espacial.

<b>Modelo de expansión demográfica</b>	
$\tau$	3.5
$T$	111,366
95% I.C.	50,910–292,733
$\theta_0$	1.7
$N_0$	13,523
95% I.C.	0.0–24,660
$\theta_1$	13.7
$N_1$	108,979
95% I.C.	70,001–795,461,054
<b>Modelo de expansión espacial</b>	
$\tau$	2.3
$T$	73,183
95% I.C.	31,819–178,185
$\theta$	2.6
$N$	20,682
95% I.C.	5.7–58,069

$\tau = 2\mu T$ :  $\mu$  = tasa de mutación de 1.8% por sitio por millón de años para el *mtCit-b* de *S. concolor*.

$T$  = Tiempo (años) desde la expansión poblacional.

$\theta_0 = 2\mu N_0$ :  $N_0$  es el tamaño efectivo poblacional de hembras, antes de la expansión.

$\theta_1 = 2\mu N_1$ :  $N_1$  es el tamaño efectivo poblacional de hembras después de la expansión.