



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

DINÁMICA POBLACIONAL Y PATRONES DE DIVERGENCIA GENÉTICA DE
LA SIERRA DEL GOLFO DE CALIFORNIA *Scomberomorus concolor*
(Lockington, 1879) Y DE LA SIERRA DEL PACIFICO *Scomberomorus sierra*
(Jordan y Starks, 1895)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

MÓNICA DOMÍNGUEZ LÓPEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Manuel Uribe Alcocer
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología

COMITÉ TUTOR: Dr. Adolfo Gracia Gasca
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Dr. Ignacio Méndez Ramírez
Instituto de Investigaciones en Matemáticas y en Sistemas

MÉXICO, D.F. MAYO 2013.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOLOGÍA EVOLUTIVA

DINÁMICA POBLACIONAL Y PATRONES DE DIVERGENCIA GENÉTICA DE
LA SIERRA DEL GOLFO DE CALIFORNIA *Scomberomorus concolor*
(Lockington, 1879) Y DE LA SIERRA DEL PACIFICO *Scomberomorus sierra*
(Jordan y Starks, 1895)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

MÓNICA DOMÍNGUEZ LÓPEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Manuel Uribe Alcocer
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología

COMITÉ TUTOR: Dr. Adolfo Gracia Gasca
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Dr. Ignacio Méndez Ramírez
Instituto de Investigaciones en Matemáticas y en Sistemas

MÉXICO, D.F. MAYO 2013.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/181/13

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de octubre de 2012**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** del (la) alumno (a) **DOMÍNGUEZ LÓPEZ MÓNICA** con número de cuenta **78364543** con la tesis titulada: **"Dinámica poblacional y patrones de divergencia genética de la sierra del Golfo de California *Scomberomorus concolor* (Lockington, 1879) y de la Sierra del Pacífico *Scomberomorus sierra* (Jordan y Starks, 1895)"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. MANUEL URIBE ALCOCER:**

Presidente:	DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
Vocal:	DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA
Secretario:	DR. ADOLFO GRACIA GASCA
Suplente:	DR. FRANK RAÚL GÍO ARGÁEZ
Suplente	DR. IGNACIO MÉNDEZ RAMÍREZ

De acuerdo con lo anterior, el(a) alumno(a) se acogió a la nueva normatividad, con base en el artículo QUINTO TRANSITORIO en apego a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (9 octubre de 2006).

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 18 de abril de 2013.


Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A la Secretaría de Educación Pública (SEP) a través de la Coordinación Sectorial de Desarrollo Académico (COSDAC) de la Subsecretaría de Educación Media Superior. DGETI. Cetis No. 2. Por la beca que se me otorgó de 2005-2009 para llevar a cabo mis estudios de doctorado.

Al Programa de apoyos a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIT) de la UNAM que financió los proyectos IN223206 del cual se obtuvieron recursos para apoyar esta investigación.

A mi tutor principal el Dr. Manuel Uribe Alcocer, por el apoyo incondicional que en todo momento me ha brindado, por su profesionalismo, confianza y dedicación en la dirección acertada que realizó en esta investigación.

A los miembros de mi comité tutorial: Dr. Adolfo Gracia Gasca y al Dr. Ignacio Méndez Ramírez, por su tiempo, por el seguimiento en desarrollo de mi trabajo, por su confianza y valiosas aportaciones con las que contribuyeron para enriquecerlo.

A los miembros del Jurado Dr. Daniel Piñero Dalmau, Dr. Xavier Chiappa Carrara y Dr. Raúl Gío Argáez, por su minuciosidad en la revisión, así como las recomendaciones para la mejora del manuscrito.

La culminación de este proyecto es sin duda alguna una prueba fehaciente de mi historia evolutiva hasta ahora desarrollada, que tiene sus inicios en lo sembrado por la fuerza de mis padres, al crecimiento con mis hermanos, al convivio de mis amigos y compañeros de escuela, laboratorio y trabajo, la ilusión de mis amores, la disciplina y enseñanza de mis maestros, la motivación que siempre despiertan mis hijas Abril, Cinthya y Valerie para salir siempre adelante, a las experiencias dulces y difíciles con las que uno crecepienso que todo lo que uno es y hace es la suma de todos aquéllos que han tocado mi vida de tantas maneras.....

A la memoria de Lilia y mi mamá Rosa y para mi brillante compañero, amigo y adorado esposo que sin ti esto no sería posible... a todos ellos Gracias.

INDICE

Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción	3
2. Antecedentes	8
2.1 <i>Posición sistemática y diagnosis</i>	8
2.2 <i>Taxonomía y sistemática de la sierra</i>	11
2.3 <i>Distribución y migración</i>	12
2.4 <i>Ecología trófica</i>	15
2.5 <i>Reproducción</i>	15
2.6 <i>Dinámica poblacional</i>	16
2.7 <i>Descripción de la pesquería</i>	18
2.8 <i>Genética poblacional de la sierra</i>	21
2.9 <i>Características del Pacífico Oriental (OPO)</i>	22
2.9.1 <i>Precipitación</i>	23
2.9.2 <i>Corrientes superficiales</i>	23
2.9.3 <i>Contracorriente Ecuatorial (CCE)</i>	23
2.9.4 <i>Corriente Ecuatorial del Norte o Norecuatorial (CEN)</i>	24
2.9.5 <i>Corriente de California</i>	24
2.9.6 <i>Corriente Ecuatorial del Sur</i>	25
2.9.7 <i>Corriente del Perú (CP)</i>	25
2.10 <i>Masas de agua superficiales</i>	25
2.10.1 <i>Aguas superficiales tropicales</i>	26
2.10.2 <i>Aguas superficiales subtropicales</i>	26
2.10.3 <i>Aguas de la corriente de California</i>	27
2.10.4 <i>Aguas templadas del Pacífico Sur</i>	27
2.10.5 <i>Regiones de alta productividad</i>	27
2.11 <i>Características oceanográficas del Golfo de California</i>	28
3. <i>Objetivo general</i>	33
3.1 <i>Objetivos específicos</i>	34
4. <i>Hipótesis</i>	35

5. <i>Material y métodos</i>	36
5.1 <i>Muestreo</i>	36
5.2 <i>Extracción de DNA, amplificación por PCR y secuenciación</i>	38
5.3 <i>Amplificación de la región control del DNAm</i>	39
5.4 <i>Análisis de datos</i>	40
5.5 <i>Diversidad y divergencia genética</i>	41
5.6 <i>Análisis filogenético</i>	41
5.7 <i>Demografía histórica</i>	42
5.8 <i>Parámetros Poblacionales</i>	45
6. <i>Resultados</i>	49
6.1 <i>Scomberomorus sierra</i>	49
6.1.1 <i>Diversidad genética y filogenia de haplotipos</i>	48
6.1.2 <i>Estructura genética de las poblaciones</i>	54
6.1.3 <i>Demografía histórica y aislamiento con migración</i>	55
6.1.4 <i>Parámetros biológicos</i>	61
6.2 <i>Scomberomorus concolor</i>	68
6.2.1 <i>Diversidad genética y filogenia de haplotipos</i>	68
6.2.2 <i>Estructura genética de las poblaciones</i>	74
6.2.3 <i>Demografía histórica y aislamiento con migración</i>	76
7. <i>Discusión</i>	82
7.1 <i>Variabilidad genética</i>	82
7.2 <i>Divergencia genética</i>	84
7.2.1 <i>S. sierra</i>	84
7.2.2 <i>S. concolor</i>	86
7.3 <i>Demografía histórica y filogeografía</i>	87
7.4 <i>Colonización del Golfo de California</i>	92
7.5 <i>Parámetros poblacionales</i>	95
7.6 <i>Conservación</i>	100
8. <i>Conclusiones</i>	102
9. <i>Referencias</i>	104
10. <i>Apéndice</i>	120

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

- Figura 1.** Representación esquemática de los especímenes de sierra.
- Figura 2.** Ámbito de distribución de *Scomberomorus sierra* en el Pacífico Oriental.
- Figura 3.** Ámbito de distribución actual de *S. concolor*
- Figura 4.** Variaciones en capturas históricas (MT= toneladas métricas) de *S. sierra* frente a la costa del Pacífico mexicano
- Figura 5.** Curva de rendimiento máximo sostenible para *S. sierra* del Pacífico Colombiano
- Figura 6.** Sistema de corrientes superficiales y subsuperficiales, en la región tropical y subtropical del OPO.
- Figura 7.** Distribución de las principales masas de agua en el OPO.
- Figura 8.** Regionalización del golfo de California.
- Figura 9.** Localización de los cinco sitios de muestreo sitios de *S. sierra* en el Pacífico Oriental.
- Figura 10.** Localización de los cinco sitios de muestreo de *S. concolor* en el Golfo de California.
- Figura 11.** Otolitos de *S. sierra*.
- Figura 12.** Filogenia de haplotipos de *S. sierra*, mediante Neighbor-joining.
- Figura 13.** Dendrograma obtenido mediante UPGMA utilizando el tiempo de divergencia entre poblaciones con base la distancia linealizada de Slatkin (1995).
- Figura 14.** Distribución de frecuencias del número de diferencias entre pares de secuencias de las poblaciones de *S. sierra*
- Figura 15.** Relación peso- longitud en las poblaciones de *S. sierra* en Mazatlán (A) y Chiapas (B).
- Figura 16.** Curvas de crecimiento de von Bertalanffy para *S. sierra* en Mazatlán y Chiapas.
- Figura 17.** Filogenia de haplotipos de *S. concolor*, mediante Neighbor-joining.
- Figura 18.** Árbol NJ no enraizado con las secuencias de *S. concolor* del Golfo de California.
- Figura 19.** Distribución de frecuencias del número de diferencias entre pares de secuencias de las poblaciones de *S. concolor*.
- Tabla 1.** Variabilidad genética y parámetros del modelo de expansión demografía y espacial de *S. sierra*.

Tabla 2. Estimaciones de F_{ST} entre pares de poblaciones y sus respectivos valores de significancia.

Tabla 3. Análisis espacial de la varianza molecular (SAMOVA), entre las regiones norte (SIN, SIN04), centro (OAX, MICH) y sur (CH, PE), de las poblaciones de *S. sierra* en el Pacífico Oriental.

Tabla 4. Valores de los parámetros estimados entre pares de poblaciones mediante IMA2.

Tabla 5. Longitud (L) y Peso (P) mínimos, máximos y promedio de *S. sierra* para cada zona expresadas en mm y g respectivamente.

Tabla 6. Parámetros de la relación peso- longitud de *S. sierra* en las dos localidades de estudio.

Tabla 7. Número de ejemplares y tallas observadas por grupo de edad para cada zona.

Tabla 8. Constantes de crecimiento para la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en cada zona.

Tabla 9. Matriz de salida de la prueba de Hotelling, para *S. sierra*, del programa EDK2000 Versión 1.0 (Isaías Salgado, 2005).

Tabla 10. Prueba de Likelihood comparando dos poblaciones Mazatlán y Chiapas de *S. sierra* con la función de crecimiento von Bertalanffy.

Tabla 11. Variabilidad genética y parámetros del modelo de expansión demografía y espacial de la región control del DNAm de *S. concolor*.

Tabla 12. Estimaciones de Φ_{ST} entre pares de localidades y sus respectivos valores de significancia.

Tabla 13. Análisis espacial de la varianza molecular (SAMOVA), del agrupamiento resultante entre las poblaciones de *S. concolor* en el golfo de California.

Tabla 14. Variabilidad genética y parámetros del modelo de expansión demográfica y espacial de la región control del DNAm de *S. concolor* para las regiones del alto Golfo y la Central, y de los Clados I y II observados.

Tabla 15. Valores de los parámetros estimados entre pares de poblaciones mediante IMA2.

Anexo 1. Probabilidad posterior de las estimaciones de migración entre las localidades estudiadas de *S. sierra*.

Anexo 2. Probabilidad posterior de las estimaciones de tamaño efectivo entre pares de poblaciones de *S. sierra*.

Resumen

Se investigó la historia demográfica y la filogeografía de las sierras del Pacífico y del golfo de California (*Scomberomorus concolor* y *S. sierra*), mediante el análisis de las secuencias de un fragmento de la región control del DNA mitocondrial, en colectas que abarcan sus respectivos ámbitos de distribución en México y en el Golfo de California. Se determinaron algunos parámetros de la dinámica poblacional de *S. sierra* de las localidades de Mazatlán, y Puerto Madero. Los niveles de variabilidad genética mostraron valores notablemente altos en ambas especies, *S. sierra* mostró marcadas diferencias genéticas entre sus tres principales zonas de abundancia. Por su parte, *S. concolor* no exhibió divergencia genética entre sus dos zonas principales de abundancia y productividad, la zona central y del alto golfo. No se encontró un patrón filogeográfico relacionado con la divergencia poblacional observada. La demografía histórica mostró procesos de expansión poblacional de *S. concolor* relacionados con la colonización del golfo de California, y del Pacífico oriental tropical por *S. sierra*, relacionados con ciclos glaciales-interglaciales durante el Pleistoceno y con el incremento en las zonas de surgencia. Los parámetros poblacionales revelaron diferencias entre las localidades de Sinaloa y Chiapas probablemente relacionados con las diferentes condiciones oceanográficas de ambas zonas.

Abstract

The demographic history and the phylogeography of Pacific sierra (*Scomberomorus sierra*) and the Gulf of California sierra (*Scomberomorus concolor*), were investigated by analysis of the sequences of a fragment of the mitochondrial DNA control region from collections covering their distributional range in Mexico, and in the gulf of California, respectively. Some population dynamics parameters were determined for *S sierra* for the Mazatlan, Sinaloa, and Puerto Madero, Chiapas locations. Genetic variability levels showed remarkably high values in both species. *S. sierra* exhibited marked genetic differences between the three main species abundance areas corresponding to areas of high primary productivity. Contrastingly, *S. concolor* exhibited no genetic divergence between the two main abundance areas, the central and upper Gulf, which represent also areas of high productivity. No clear phylogeographic patterns were found to explain the population divergence for both species. Historical demography showed the occurrence in both species, of population expansion processes associated with colonization of the Gulf of California in the case of *S. concolor*, and the eastern tropical Pacific in the case of *S. sierra*, related with glacial-interglacial cycles during the Pleistocene and as a response to the increased upwelling areas. The population parameters showed differences between Sinaloa and Chiapas, probably related to the different oceanographic conditions in both areas.

1.- INTRODUCCION

La geomorfología, en combinación con los cambios climáticos del pasado durante el Pleistoceno temprano (entre 1.5-1.0 millón de años), tuvieron un papel determinante en la distribución de muchas especies tropicales y templadas en el hemisferio norte (Hewitt 2000, 2004). Estos cambios climáticos contribuyeron a eventos de expansión y de contracción de las especies (Marko et al. 2010) y delimitaron su ámbito de distribución (Hewitt 2004).

De la misma forma, algunas especies de peces marinos con amplia distribución y gran vagilidad se cree que muestran poca o nula estructura genética y constituyen una sola población panmíctica o “stock” cuya explotación local puede mitigarse por la incorporación de migrantes de zonas adyacentes (Grant y Bowen 1998; Graves 1998; Wapples 1998; Theissen et al. 2008; Gaither et al. 2010).

La explotación de las especies se basa en que éstas se recuperan de forma rápida debido al reemplazo de los individuos capturados por reclutas provenientes de las poblaciones adyacentes; sin embargo, algunos procesos biológico-reproductivos pueden resultar en una menor conectividad poblacional de la esperada, la cual generalmente es asumida por el simple hecho de tener una distribución continua. Por ejemplo, algunas las especies costeras tienen relaciones ecológicas complejas entre hábitats cercanos a la costa que pueden limitar su dispersión, como en el caso de la filopatría o fidelidad a los sitios de reproducción o crianza (Heupel et al. 2007) o por el uso de hábitats específicos como es el caso de zonas de alta productividad (Grant y Bowen 1998), lo que resulta en procesos adaptativos de sus poblaciones.

En consecuencia, en el ambiente pelágico, no obstante que es percibido como un sistema homogéneo carente de barreras geográficas, han sido frecuentes los hallazgos de divergencia genética, incluso entre poblaciones de especies con amplia distribución y alta capacidad migratoria que inclusive ha llevado a eventos de especiación (Ward 1995; Graves 1998; Bowen et al. 2001; Graves y McDowell 2003; Ward 2005).

En los procesos de divergencia genética de especies pelágicas por lo general son determinantes factores como su capacidad de dispersión mediante movimientos migratorios de los adultos o por la deriva larvaria. No obstante, la presencia de barreras geográficas u

oceanográficas que resultan, por ejemplo, de gradientes de temperatura a lo largo de su ámbito de distribución, de las diferencias entre masas de agua, de los frentes oceánicos, giros y corrientes estacionales, limitan su dispersión y en consecuencia la conectividad de las poblaciones (Cowen et al, 2007). De la misma forma, algunos aspectos conductuales, como la fidelidad a zonas de reproducción o alimentación favorecen también los procesos de divergencia poblacional (Hueter et al. 2004).

En el ambiente marino, la interacción entre las diferentes fuerzas evolutivas y las características relevantes de la historia de vida de las especies conducen a la presencia de diferentes niveles de divergencia genética donde factores como la capacidad de dispersión y, en consecuencia, el flujo génico así como el tamaño efectivo de las poblaciones, contrarrestan o regulan los efectos de la deriva o selección natural (Graves 1998; Ely et al. 2005). Comprender los patrones de divergencia genética así como el grado de subdivisión poblacional es especialmente importante para los administradores y explotadores de los recursos, ya que un error o una falla en la detección de la estructura genética de la población puede resultar en una sobreexplotación o hasta en una extinción local (Hueter et al. 2005). Este planteamiento suscita la siguiente interrogante ¿cómo lograr la sobrevivencia de las especies ante la sobrepesca?

El panorama de la pesca de los últimos años señala que de los recursos marinos pesqueros a nivel mundial, el 52% están plenamente explotados, lo que significa que han alcanzado o están muy cerca de su nivel máximo de producción sostenible, el 20 % están moderadamente explotados, el 17 % se encuentran sobreexplotados, el 7 % están agotados, el 3% están sub-explotados y el 1% están recuperándose tras una fase de agotamiento (Pauly *et al.*, 2002; Worm *et al.*, 2006). Las estrategias actuales del manejo de la pesca requieren de la inclusión tanto de criterios genéticos como demográficos para la delimitación de las unidades poblacionales o "stocks" de pesca de los que consta una metapoblación, debido a que en su conjunto representan el acervo de la diversidad genética de la especie y determinan así su capacidad adaptativa (Ryman, 1991; Utter, 1986 y 1991; Ward 2000). Por tanto, el establecimiento de criterios de administración que conlleven a la preservación de la diversidad genética de las poblaciones, representan una alternativa para contrarrestar el impacto de la pesca en los recursos marinos.

Los estudios de genética de poblaciones son necesarios ya que el manejo basado únicamente en aspectos tradicionales ha resultado, en ocasiones, inadecuado; tal es el caso de la sierra del golfo de California (*Scomberomorus concolor*) que ha sido considerada como especie amenazada de acuerdo con las recomendaciones realizadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Hudson y Mace 1996, Hilton y Taylor 2000), por la contracción en su distribución al norte del golfo de California, además de los indicios de sobre-explotación que se reportan debido a que los niveles de captura se encuentran por encima de su rendimiento máximo sostenible (Quiñonez y Montemayor, 2002).

Por otra parte, la producción de la Sierra del Pacífico (*Scomberomorus sierra*) en la zona del Pacífico Centro Oriental ha sido fluctuante en los últimos diez años, de acuerdo con reportes de captura de la FAO. Se estima también que el 70 % de las hembras son capturadas antes de alcanzar la talla de primera madurez en el sureste de golfo de California (Aguirre-Villaseñor et al. 2006), lo que sugiere que la especie está sujeta a sobreexplotación, ya que se capturan en exceso individuos jóvenes del Stock vulnerable (Hilborn y Walters, 1992). Para estos recursos no existen estrategias de administración, ni puntos de referencia para su explotación, ya que los estudios son tanto escasos como aislados, o inexistentes.

En general, los enfoques de la genética de poblaciones usando marcadores moleculares, han sido muy útiles en la determinación del patrón y grado de subdivisión poblacional en gran variedad de especies (Awise 2004, Bowen and Karl 2007; Rocha et al 2008); así como en el análisis de la diferenciación intraespecífica y variación genética heredable y evolutivamente relevante (Grant et al. 1999). Debido a las características del DNA mitocondrial, tales como sus altas tasas de sustitución nucleotídica, su patrón de herencia clonal matrilineal y la ausencia de recombinación (Awise, 1987), éste tiene un lugar importante en el estudio de la variación genética poblacional de las especies con prioridad de manejo y conservación. En adición, el componente histórico contenido en la molécula, hace posible inferir la influencia de los factores climáticos o geológicos que han estado involucrados en la formación y distribución de los linajes genéticos de las poblaciones (Templeton et al. 1995).

Los cambios climáticos ocurridos durante los ciclos glaciales-interglaciales del Pleistoceno, han tenido una influencia determinante en la historia evolutiva de las poblaciones originando fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones y/o expansiones que han delimitado la distribución actual de las poblaciones y sus patrones de divergencia (Hewitt 2010). Durante los ciclos glaciales las poblaciones redujeron su rango de distribución debido a la disminución en la temperatura superficial del agua (Pisias y Mix, 1997) mientras que durante los interglaciales y bajo condiciones favorables, las poblaciones expandieron su rango con una tendencia a invadir territorios más al norte de su distribución (Hewitt 2000). Las poblaciones ubicadas en el límite norte de su rango de distribución pudieron haber experimentado diferentes ciclos de expansión-contracción hacia nuevas áreas con condiciones propicias generadas durante los periodos interglaciales lo que condujo a la aparición de pequeñas colonias de individuos colonizadores que una vez adaptados, fueron seguidos por otros individuos. Las fluctuaciones demográficas y procesos adaptativos generados por la expansión espacial de las especies ha propiciado efectos tanto aleatorios como selectivos en la variación y arquitectura genética de sus poblaciones las cuales pueden ser estudiadas mediante herramientas genéticas y aproximaciones filogeográficas (Hewitt 2004). El efecto fundador que conlleva durante la colonización hacia el límite de distribución de la especie ha tenido un impacto genético en las poblaciones el cual se ha sugerido consiste en la pérdida de variabilidad genética y con ello el surgimiento de procesos de divergencia genética temporal (Hewitt 2000).

No obstante, un problema frecuentemente encontrado cuando se reconstruyen filogenias intraespecíficas, resulta cuando los haplotipos en las poblaciones podrían no haber tenido suficiente tiempo de divergencia para separarse en linajes claramente distintos (Avice 1987, 2004) generando polimorfismos ancestrales. Estos polimorfismos por lo general desvirtúan los resultados de los estimadores clásicos de migración, debido a que presuponen equilibrio entre la migración y la deriva génica, y las poblaciones que no han alcanzado por completo la separación de los linajes, no necesariamente están en equilibrio, por lo que requieren métodos de análisis distintos para descifrar la historia de las poblaciones y para obtener estimaciones más precisas del flujo genético. Algunos métodos basados en los principios de coalescencia, en combinación con la inferencia bayesiana, han proveído elementos valiosos para resolver esta problemática. En este sentido, el modelo de

Aislamiento con Migración permite distinguir entre el aislamiento completo y la divergencia con flujo genético (Nielsen y Wakeley, 2001) y es apropiado para las poblaciones que recientemente se separaron y que comparten haplotipos o alelos debido ya sea a flujo génico o polimorfismo ancestral (Nance et al. 2011).

En el presente estudio fueron utilizados tanto estimadores tradicionales de subdivisión poblacional, como métodos basados en coalescencia y análisis bayesiano para: a) Determinar la estructura genética de poblaciones de *Scomberomorus sierra* y *S. concolor* dentro de su ámbito de distribución en el Pacífico oriental y en el golfo de California; b) determinar el tiempo de divergencia entre las poblaciones, y c) reconstruir la historia evolutiva de las poblaciones al relacionarla con eventos oceanográficos y/o climáticos relevantes del pasado.

2. ANTECEDENTES

2.1 Posición sistemática y diagnosis

La familia de los escómbridos se encuentra formada por 15 géneros y 49 especies, los que se explotan en aguas mexicanas comúnmente son conocidas como Atún aleta amarilla, Barrilete, Bonito, Macarela, Peto y Sierras. Todos ellos se dividen a su vez en dos subfamilias: la Gasterochismatinae y la Scombrinae; ésta última se encuentra constituida a su vez por cuatro tribus por las características de sus huesos internos. Collette y Nauen (1983) dividen a estas cuatro tribus en dos grupos; un grupo formado por los Scombrini y Scomberomorini, y otro formado por el de Sardini y Thunnini. Todos los integrantes de la familia Scombridae son de hábitos marinos epipelágicos, habitan en el estrato superior del océano, de los 0 a 300 m, y se caracterizan por realizar importantes migraciones en busca de zonas de alimentación y/o desove. En el Pacífico oriental se distribuyen la sierra del Pacífico *Scomberomorus sierra*, y la sierra del Golfo *Scomberomorus concolor*. Ambas pertenecen a la familia Scombridae la cual se caracteriza por la forma de inserción de las espinas radiales de la aleta caudal (Diouf y Kothias, 1994). La posición taxonómica de la sierra del golfo y del pacífico mexicano siguiendo el sistema de ubicación de la familia utilizado por Lindberg (1971) se presenta a continuación:

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Superclase Gnathostomata

Clase Teleostomi

Subclase Actinopterygii

Orden Perciformes

Suborden Scombroidei

Familia Scombridae

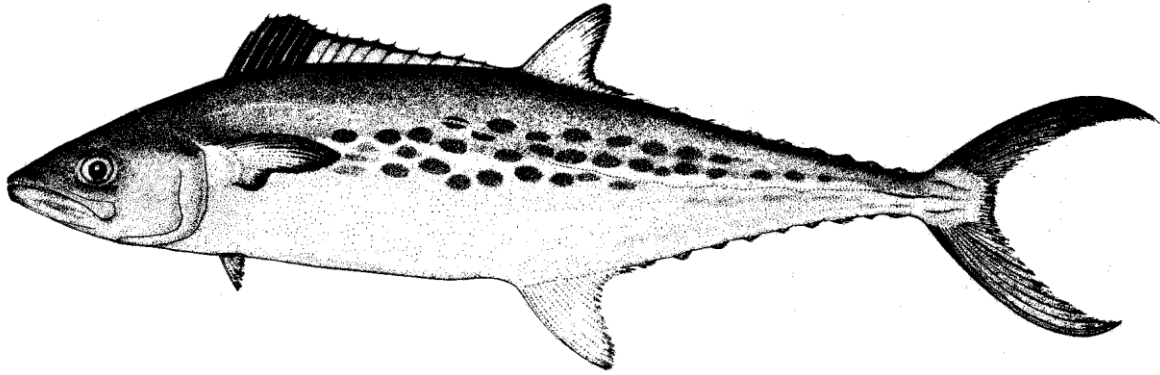
Subfamilia Scombrinae

Tribu Scomberomorini

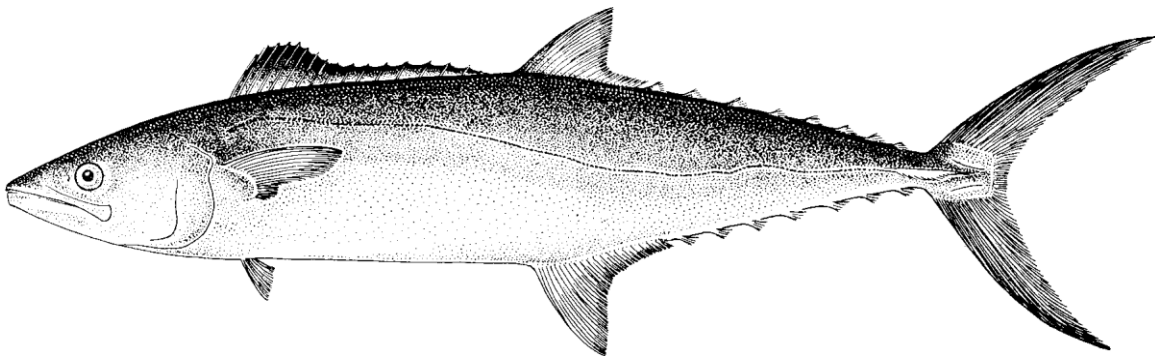
Género *Scomberomorus*

Especie *concolor* (Sierra del Golfo)

sierra (Sierra del Pacífico)



Scomberomorus sierra



Scomberomorus concolor

Fig. 1.- Representación esquemática de los especímenes de sierra (Tomado de Collette y Nauen, 1983)

Las principales características morfológicas de las especies de la familia Scombridae son que poseen cuerpo fusiforme, moderadamente comprimido en varios géneros, cabeza puntiaguda, aleta adiposa ocasionalmente presente (*Scomber*), dos aletas dorsales; la aleta anterior es más corta y separada de la aleta posterior, pínulas presentes por debajo de las aletas dorsal y anal; pectorales altas, pélvicas son de tamaño modelado o pequeñas, la caudal está profundamente bifurcada. Al menos presentan dos pequeñas quillas a cada lado del pedúnculo caudal, una quilla más grande en muchas especies. Línea lateral simple. El cuerpo puede estar cubierto uniformemente con pequeñas escamas (por ejemplo, *Scomber*, *Scomberomorus*), o bien presentar una región con escamas de tamaño moderado en la región baja de la cabeza y alrededor de las aletas pectorales (corselete) y el resto del cuerpo

desnudo (*Auxis*, *Euthynnus*, *Katsuwons*), o cubierto por pequeñas escamas (*Thunnus*). En la coloración, varias especies de son generalmente azuladas y ventralmente verdosas, con unas bandas doradas onduladas en los costados.

El género *Scomberomorus* se caracteriza por tener el cuerpo alargado, en algunas especies cubierto totalmente de escamas rudimentarias las cuales no forman un corselete bien definido; cabeza puntiaguda, corta y pequeña, hocico fuerte provisto de dientes viliformes en el vómer y palatinos; sus mandíbulas no están cubiertas por el preorbital; pedúnculo caudal con quilla; de 14 a 18 espinas en la aleta dorsal; la segunda aleta dorsal y anal radiadas, cortas, elevadas y falcas, seguidas por 7 a 10 aletillas o pínulas, las ventrales son pequeñas, pectorales moderadas, a nivel de los ojos, vejiga natatoria presente en la mayoría de las especies.

Los ejemplares de *Scomberomorus sierra* son organismos alargados, con cuerpo comprimido; el hocico es más corto que la cabeza; dientes triangulares, comprimidos y cortantes; base de la cola con tres quillas, aletas dorsales juntas, la primera relativamente baja con 15-17 espinas; segunda dorsal más alta que presenta de 16 a 21 rayos, seguido de 7 a 10 pínulas; las aletas dorsal y anal son muy similares; branquiespinas de 2-4 en el primer arco y de 9-14 en el segundo; la línea lateral es curva, con 165 poros. Su coloración es plateada, dorso plateado azulado, oscuro; costados con numerosas manchas circulares de color naranja, tres hileras de de estas manchas por debajo de la línea lateral y una por arriba; con caudal oscura.

Scomberomorus concolor se caracteriza por un cuerpo alargado y comprimido cuyo hocico es más corto que la cabeza; en la base de la cola presentan un par de quillas, carentes de párpado adiposo, dientes fuertes comprimidos y triangulares como de cuchillo, parte de la mandíbula superior con hueso expuesto; el primer arco branquial o superior de 4 a 8 branquiespinas y de 15 a 21 en el inferior; aleta dorsal puede presentar entre 15 y 18 espinas; segunda dorsal contigua de 16 a 20 radios, generalmente 18 o 19, seguida por 6 o 9 pínulas, aleta pectoral de 19 a 22 radios. La línea lateral gradualmente se curva hacia abajo con dirección al pedúnculo caudal. En los machos el dorso el plateado azulado, y no presentan rayas o manchas. Las hembras son más oscuras, y presentan una serie de manchas alternativas de café amarillentas en ambos lados.

2.2 Taxonomía y sistemática de la sierra

La familia Scombridae resulta de gran interés debido al número de especies de importancia comercial que forman parte de pesquerías bien desarrolladas así como por sus características biológicas y evolutivas. Tal es el caso de los Atunes, cuya distribución es notablemente amplia incluso llegando a ser cosmopolita, razones por las que se han desarrollado estudios diversos de carácter biológico, fisiológico, genético, filogeográfico, de marcaje-recaptura tradicional así como mediante seguimiento satelital para discernir rutas migratorias (Sharp y Pirages 1978; Collette y Nauen 1983; Ward 1995; Ely et al. 2005; Block et al. 2001). Las poblaciones de estas especies son y han sido objeto de cuidado y atención en su manejo y explotación a diferencia de otros escómbridos como los barriletes, bonitos, macarelas, petos y en especial las sierras, en donde las investigaciones en torno a éstas han sido de carácter aislado, y en una escala espacial y temporal limitadas.

En cuanto al género *Scomberomorus* y en particular a las sierras del nuevo mundo, su taxonomía y sistemática ha sido objeto de controversias. Entre los estudios elaborados para *Scomberomorus sierra* destacan el de Jordan y Evermann (1896) en el que la describen y le asignan el estatus de especie y delimitan su distribución geográfica, a diferencia de Chirichigno (1974) que la reporta como subespecie. Por su parte Fitch y Flechsing (1949) y Klawe (1966) además de asignarle el estatus de especie, la diferencian de *S. concolor* por el número de branquiespinas. Collete et al. (1963) realizaron una recopilación de las diversas sinonimias con las que fue considerada *S. sierra* por diferentes autores, y posteriormente el mismo autor (Collette 1978) presenta un estudio comparativo de cinco especies del género *Scomberomorus* en las que incluye a *S. sierra*, del número de vértebras precaudales, caudales y totales, largo de las aletas pélvicas, y número de radios que caracterizan las aletas pectorales y número de branquiespinas del primer arco branquial.

Collete y Russo (1985a) presentan un estudio de las relaciones filogenéticas de las sierras o macarelas españolas (sierras del nuevo mundo) basado en las sinapomorfias, donde relacionan a *S. regalis* y *S. brasiliensis* por la presencia de una espina pteroidea; a *S. concolor* y *S. sierra* por la elongación de la aleta pélvica posterior; y a *S. maculatus* con *S. tritor* por la presencia de dentículos nasales. De la misma forma en un segundo estudio Collette y Russo (1985b), presentan un estudio cladístico de interrelaciones de 18 especies

de sierras basado en copépodos parásitos mostrando evidencia de evolución convergente junto con señales de dispersión consistente con las relaciones parásito-hospedero.

Wollam (1970) señala que *S. maculatus* y *S. sierra* son morfológicamente idénticas y que la similitud entre las larvas muestra una estrecha relación. Miller y Lea (1972) en la Guía de Peces del Golfo de California señalan que *Scomber japonicus*, *Scomberomorus concolor* y *S. sierra* pueden ser diferenciadas por su coloración y número de branquiespinas. Castro-Aguirre (1978) hace mención que *S. sierra* y *S. maculatus* aun cuando presentan diferentes distribuciones, se les confunde.

Bandford et al. (1999) realizan un interesante estudio de la Sistemática filogenética de *S. regalis* basado en genes mitocondriales, DNA nuclear y una combinación de caracteres morfológicos. Las estimaciones sugieren que el proceso de especiación de las especies del nuevo mundo resultó de la elevación del Istmo de Panamá y la consecuente separación entre las masas oceánicas del Pacífico y el Atlántico. Así, el conglomerado de especies de sierra del nuevo mundo del cual se derivan diferentes grupos de especies hermanas, ocurrió mediante una divergencia pre-ístmica en el oeste del Atlántico para *S. maculatus*, seguida por una divergencia a partir de ancestros comunes en la misma zona entre *S. brasiliensis* y *S. regalis*. Adicionalmente mediante un evento posterior de divergencia post-ístmico hace aproximadamente 2 millones de años en el este del Pacífico, ocurrió el proceso de especiación entre *S. concolor* y *S. sierra*.

2.3 Distribución y migración

El género *Scomberomorus* se compone de 18 especies que se distribuyen en aguas costeras tropicales y subtropicales, dos de las cuales se ubican en el Pacífico Oriental, 11 en el Indo-Pacífico, una en el Atlántico Oriental y cuatro en el Atlántico Occidental.

Son cinco las especies que se encuentran en ambos litorales mexicanos: *Scomberomorus cavalla*, *S. maculatus* y *S. regalis* en el Atlántico, mientras que *Scomberomorus sierra* y *Scomberomorus concolor* se localizan en el Pacífico.

La especie *Scomberomorus sierra* se distribuye desde la Jolla en California hasta la costa de Paita en Perú y en el sur de las Islas Galápagos y (Collette y Nauen, 1983) (Figura 2).

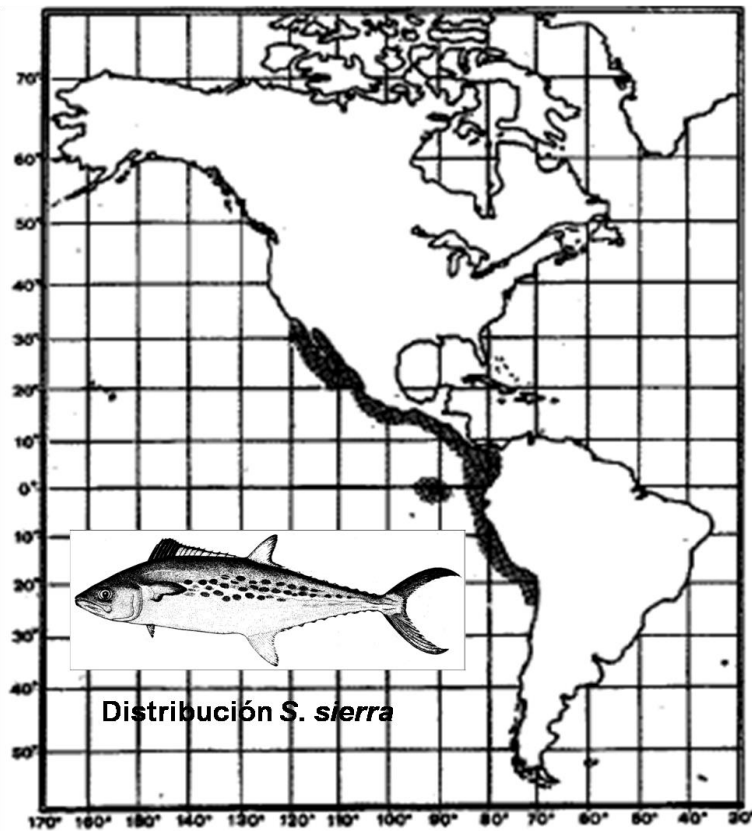


Figura 2. Ámbito de distribución de *Scomberomorus sierra* en el Pacífico Oriental.

Por su parte *Scomberomorus concolor* en la actualidad se encuentra en el interior del golfo de California. Hace un siglo se reportaba desde la bahía de Monterey (California en E. U), en el del golfo de California, hasta Panamá (Fitch y Flechsing, 1949). En 1995 se señala confinada sólo al norte del golfo de California (Fischer et al., 1995) (Figura 3).

Ambas especies se caracterizan por formar cardúmenes y realizar movimientos migratorios estacionales comúnmente conocidos como “corridas”. En aguas nacionales, *S. sierra* se caracteriza por presentar dos corridas; la primera de Octubre a Noviembre con dirección hacia aguas del sur de México y la segunda de Enero a Abril o mayo en dirección inversa (Instituto Nacional de la Pesca, 2007). En cuanto a la movilidad, no obstante de que no existen estudios de marcaje-recaptura de la especie, sus movimientos al parecer son limitados y se encuentran asociados a zonas de productividad (Lauth y Olson, 1996).

Una situación similar en cuanto a los movimientos migratorios ha sido reportada para la sierra del golfo *S. concolor* en una primera corrida de mínima abundancia en Octubre y Noviembre, y una segunda corrida de finales de Enero a Abril o Mayo (Instituto Nacional

de la Pesca, 2007). En el golfo de California tanto *S. sierra* como *S. concolor* coexisten mediante una segregación temporal; los datos de captura en las costas de Sonora señalan que mientras *S. concolor* es la especie predominante en las capturas de Enero hasta Abril o Mayo, *S. sierra* es la especie predominante en las capturas a partir de Mayo-Junio con la máxima presencia durante el verano (Instituto Nacional de la Pesca, 2007). Los datos recientes sugieren una segregación temporal de las dos especies de sierra presentes en el golfo de California. La sierra aparece erráticamente (al mismo tiempo en lugares distantes unos de otros) en la costa de Sonora a finales de octubre ó principios de noviembre, y las capturas en este tiempo no son muy abundantes.

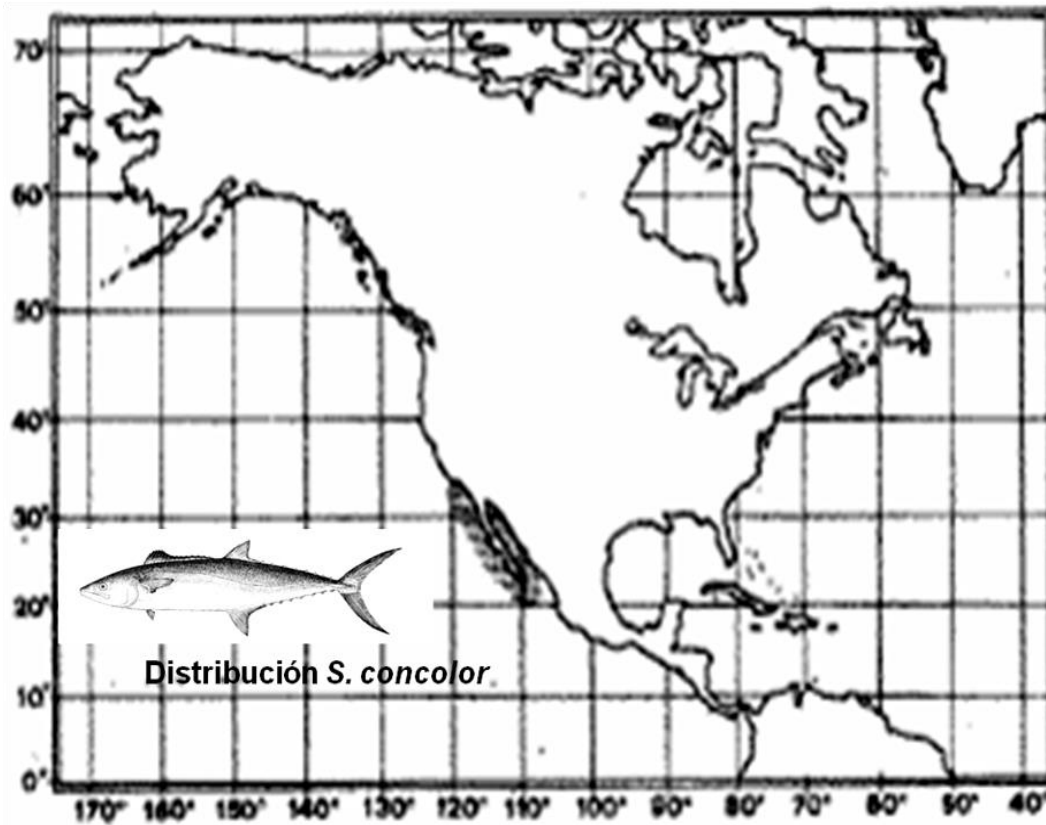


Figura 3. Ámbito de distribución actual de *S. concolor* según Fischer *et al.* (1995).

2.4 Ecología trófica

Las sierras son organismos carnívoros que se alimentan de plancton y peces, los cardúmenes presentan hábitos migratorios a lo largo de la costa en busca de alimento que consiste básicamente en peces Cupleiformes tales como las lanchas, sardinas y anchovetas. Debido a lo anterior es que se le ubica como carnívora que se alimenta en la superficie de aguas medias y posiblemente en zonas de bajas profundidades y en los fondos consumiendo camarones. En análisis de contenidos estomacales, de *S. sierra* en la costa de Nayarit se encontró que ésta se alimenta principalmente de sardina crinuda (*Opisthonema spp.*) (Lizárraga-Rodríguez 1984). En observaciones hechas durante el período de abundancia en la costa de Sonora, en *S. concolor* se encontró a *Opisthonema libertate* en la dieta principal de organismos con talla promedio de 45 cm (LP) en tanto que las sierras más pequeñas contenían anchoveta (*Anchoa ischana*). En marzo y abril de 1998, se observó que los estómagos de sierras capturadas dentro de la bahía de Guaymas estaban repletos de eufáusidos *Nyctyphanes simplex* durante un varamiento de los mismos (Montemayor-López y Cisneros-Mata, 1999).

2.5 Reproducción

En la mayoría de las especies de sierra al igual que otras especies pelágicas, los ovarios tienen desarrollo asincrónico conteniendo huevos en diferentes fases de desarrollo lo que conlleva a que estas especies se pueden reproducir varias veces en un año y por lo general tienen períodos reproductivos relativamente largos. De manera general, las hembras de la sierra del Pacífico presentan la máxima madurez gonádica entre agosto y septiembre y el desove se ha estimado que ocurre de abril a septiembre, con pulsos máximos en mayo y junio. El desove es nocturno; son especies muy prolíficas ya que las hembras de 2 a 2.5 kg desovan entre 1 y 1.5 millones de huevecillos que se desarrollan en el medio pelágico. Estos últimos son esféricos y miden cerca de un milímetro de diámetro (Ruiz-Durá, 1985). El desove ocurre en aguas cercanas a la costa a lo largo de su rango de distribución con diferencias en los meses de pulso máximo: en aguas del litoral mexicano ocurre de julio a septiembre, mientras que en Costa Rica y Colombia ocurre de finales de agosto a noviembre y de noviembre a abril (Collette y Nauen, 1983). Para la zona de Nayarit específicamente en la bahía de Matanchén se analizaron cortes transversales de ovario de

S. sierra en donde se apreció una asincronía en el ritmo de madurez de los oocitos lo que evidencia una época de desove larga y probablemente con varios desoves en la misma temporada, así también se determinó que independientemente de la etapa de madurez gonádica en la que se encuentre el organismo; las ovogonias siempre están presentes en número variable pero con mayor abundancia en los organismos capturados en invierno, (Vicencio A., 1986). El estudio más reciente coincide con los anteriores en sugerir que el período de reproducción de *S. sierra* es de abril a junio, esto se definió al observar que un mayor porcentaje de ovocitos en vitelogénesis avanzada y alta concentración de espermatozoides en el lumen lobular y conducto principal del testículo (Lucano-Ramírez, 2011). Según la Carta Nacional Pesquera (DOF 2010), la sierra se reproduce en dos temporadas, invierno y primavera.

Poco se sabe de la biología de *S. concolor*. Quiñónez-Velázquez y Montemayor-Soto (2002), señalan que el proceso de madurez se observa en los meses de marzo-abril presentando máximos a fines de junio e iniciando los desoves en el mes de julio, mismos que se extienden hasta abril y con base en observaciones de hembras post-desove, sugieren la posible existencia de dos picos de desove e incluso de dos grupos reproductivos distintos. La talla de reclutamiento pesquero de *S. concolor* es de 25 cm de longitud patrón (LP), que corresponde a una edad media de 6 meses, estimada con la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (Montemayor-López et al., 1999). Por lo tanto, si la edad de reclutamiento es de 6 meses, el pulso reproductivo máximo debe ocurrir en mayo, y el menos intenso en septiembre, meses en los que no aparecen en las capturas de la región considerada en el presente estudio.

2.6 Dinámica Poblacional

Los reportes de *S. sierra* son fragmentarios y referentes a intervalos de talla y peso, período de madurez gonádica, talla de primera madurez y crecimiento en capturas locales dentro de los que podemos citar a Macías-Romero y Mota Pineda (1990) en Michoacán, Lizárraga-Rodríguez (1984) para las costas de Nayarit, Arámburo-Páez et al. (1984), Macías-Romero y Mota Pineda (1990), Pérez-Ramos (1994), Valle Martínez et al. (1997), para la zona de Mazatlán Sinaloa, y Montemayor-López et al. (1999), Cervantes-Escobar (2004), Medina-Gómez (2004) para el golfo de California. Los parámetros básicos de la

dinámica de poblaciones pesqueras tales como la tasa de mortalidad natural, la relación longitud-peso, y los parámetros de crecimiento individual son indispensables en los modelos de manejo.

En el caso de *S. sierra*, Aguirre-Villaseñor et al. (2006) estimaron la relación longitud-peso de machos y hembras mediante la siguiente ecuación: $W_T = 0.000247 L_F^{2.79}$. De la misma forma, con base en los parámetros de crecimiento de acuerdo al modelo de von Bertalanffy estimaron la longitud asintótica en $L_\infty = 958.03$ mm (CI: 956.53-959.53), un coeficiente de crecimiento $k = 0.0158/\text{año}$ (CI: 0.01576-0.01586), y la edad teórica en edad nula $t_0 = -0.05$ años (CI: -0.12-0.03).

Por su parte para *S. concolor*, con base en la ecuación empírica de Pauly (1980), en la Carta Nacional Pesquera (DOF-2004) se estimó la tasa instantánea de mortalidad natural anual (M) en 0.63, indicando que en un año promedio y en condiciones de equilibrio casi la mitad de una cohorte muere por causas naturales (= $\exp [-0.63]$). La relación longitud-peso reportada fue $W_T = 0.0365 L_F^{2.629}$, mientras que los parámetros de crecimiento de acuerdo al modelo de von Bertalanffy dieron una longitud asintótica de $L_\infty = 716$ mm, un coeficiente de crecimiento $k = 0.36/\text{año}$ y una edad teórica $t_0 = -0.023$ años.

Aguirre-Villaseñor et al. (2006) realizaron una investigación con capturas de *S. sierra* en Mazatlán Sinaloa, y concluyeron que las hembras inician su maduración en abril y durante mayo sucede el desove, la longitud de la primera captura fue 398 mm de longitud furcal, lo que corresponde a individuos con una edad de 2 años 10 meses, mientras que la longitud de la primera madurez fue de 443 mm de longitud furcal en individuos con 3 años de edad, indicando junto con el análisis de capturas, que el 70 % de las hembras son capturadas antes de alcanzar la primera madurez.

Ramírez Pérez (2010) en su trabajo de tesis desarrolló un estudio de edad, crecimiento y estructura en otolitos, que comprende un amplio rango de muestro para *S. sierra* en el pacífico mexicano abarcando desde el golfo de California hasta Chiapas, durante las temporadas 2001 al 2008. Determina que la edad varía entre 1 y 9 años, y observa diferencias significativas en la talla entre sexos siendo en promedio más grandes las hembras que los machos; detectó la presencia de 4 stocks en función de talla-edad

asociadas a las zonas de pesca, y 5 stocks por estructura de tallas asociados también a las zonas de pesca; por forma y geometría de otolitos determinó la presencia de 5 stocks que de norte a sur son: **1** en Bahía Magdalena, **2** en Guaymas, **3** en La Paz-Loreto-Topolobampo-Mazatlán-Chacala, **4** Colima-Lázaro Cárdenas-Acapulco y **5** Oaxaca-Chiapas.

Gallardo-Cabello et al. (2011) presentó un análisis del crecimiento de *S. sierra* en las costas de Colima con ejemplares capturados en 2003 y 2004 donde los parámetros para la ecuación que describe el crecimiento son $L_{\infty} = 99.54$ cm, $K = 0.205$, $t_0 = -0.060$. Las tallas correspondientes por grupo de edad corresponden a: edad 0 = 1.22 cm, edad uno = 19.47 cm, edad dos = 34.33, edad tres= 46.43, edad cuatro= 56.29 y edad cinco= 64.32 cm. Elaboró también una comparación para esta especie con resultados de hace 20 años en la misma área, mostrando una reducción en la talla promedio que puede ser causada por sobreexplotación.

2.7 Descripción de la Pesquería

La pesca de sierra se realiza en la zona costera, las capturas se realizan dentro de un radio de acción de 150 km en dirección paralela a la costa cuando los pescadores se trasladan de un campo pesquero a otro, y a profundidad de 5 a 40 brazas. Por lo general, la pesca de sierra se realiza entre 5 y 10 millas náuticas de la costa (INP. 2007 Sierra del golfo de California). La pesca se realiza en pangas de fibra de vidrio de siete metros de eslora con motor fuera de borda de 75 HP y capacidad de carga de dos toneladas. El arte de pesca consiste en una red agallera o “chinchorro” con abertura de malla de 2.5-3.5 pulgadas, cuya longitud fluctúa entre 180 a 800 brazas y con profundidad de 100 a 150 millas. La pesca es nocturna sobre “brisas” (cardúmenes) principalmente durante periodos de luna nueva. Otro arte de pesca utilizado principalmente en el alto golfo de California es el “currican” (anzuelo), con el fin de capturar organismos de gran tamaño. Las principales zonas de captura para el Litoral del Pacífico son los puertos de Yavaros y Guaymas en las costas de Sonora, Mazatlán y Topolobampo en Sinaloa, San Blas en Nayarit, Cabo Corrientes en Jalisco, Manzanillo en Colima, Salina Cruz en Oaxaca, y Puerto Madero en Chiapas. El desarrollo de esta pesquería no está sujeto a ninguna política de administración oficial, por lo que las capturas son resultado de la disponibilidad del recurso en la época del año, es

decir, la pesca se realiza cuando los cardúmenes aparecen, por lo que constituye un recurso de oportunidad y de actividad complementaria.

Arámburo-Páez (1984) muestra un breve estudio sobre la sierra capturada en Playa Norte e Isla Piedra en Mazatlán Sinaloa, por los pescadores libres. Verdi-Lara (1981) realiza una descripción de la Unidad de la Pesquería de la Sierra en el Puerto de Mazatlán y Topolobampo en Sinaloa. En esta diagnosis biológica no especifica el área de captura, los datos se reportan solo como los registros provenientes del departamento de estadísticas básicas del Departamento de Pesca de lo que fue la Subsecretaría de Pesca, y no es fácil diferenciar si son exclusivos de *S. sierra* o incluye a *S. concolor*.

Ruiz-Durá (1985), edita un compendio de los principales recursos pesqueros de México en los que incluye a la sierra del Pacífico (*S. sierra*) y a la Sierra del Golfo (*S. maculatus*). Para *S. sierra* reporta que en los registros de pesca la talla mínima registrada de 28 cm y la máxima de 70 cm., las tallas predominantes varían entre 30 y 45 cm. Indica también que es un recurso de amplia aceptación y demanda en el mercado interno nacional debido a su excelente sabor y textura de su carne, y a que, proporcionalmente comparado con otros recursos pesqueros, es un producto relativamente económico. La mayor parte se consume de forma fresca, presentándose al mercado como entero, enhielado o congelado, para ser fileteado, o preparado en ceviche. En menor proporción se procesa como producto ahumado y ocasionalmente enlatado como Macarela del Pacífico. Su disponibilidad estacional las hace un recurso de oportunidad, con una importante participación en las capturas de escama de la pesca ribereña. La tendencia histórica de la captura (1964-2008) de sierra en el Pacífico Oriental tropical indica una producción promedio de 4,191 toneladas (t) anuales. En estas capturas se registra la producción de Colombia, Nicaragua, Panamá, Perú y México, aportando este último país el 76.5% (4,269 t) de la producción total

(<http://www.fishbase.org/report/FAO/FAOCatchList.cfm?scientific=Scomberomorus+sierra>). En México, las estadísticas de pesca del 2009 indican que la producción total fue de 7,893 (t), siendo el estado Sonora quien encabezó las capturas con 2,793 (t), seguido por Baja California (1,454 t), Sinaloa (1,054 t), Baja California Sur (871 t), Nayarit (450 t). En contraste, las estadísticas de pesca correspondientes a los estados del sur indican que las

capturas fueron menores ubicandose en un intervalo de 114 a 223 (t) (CONAPESCA, 2010).

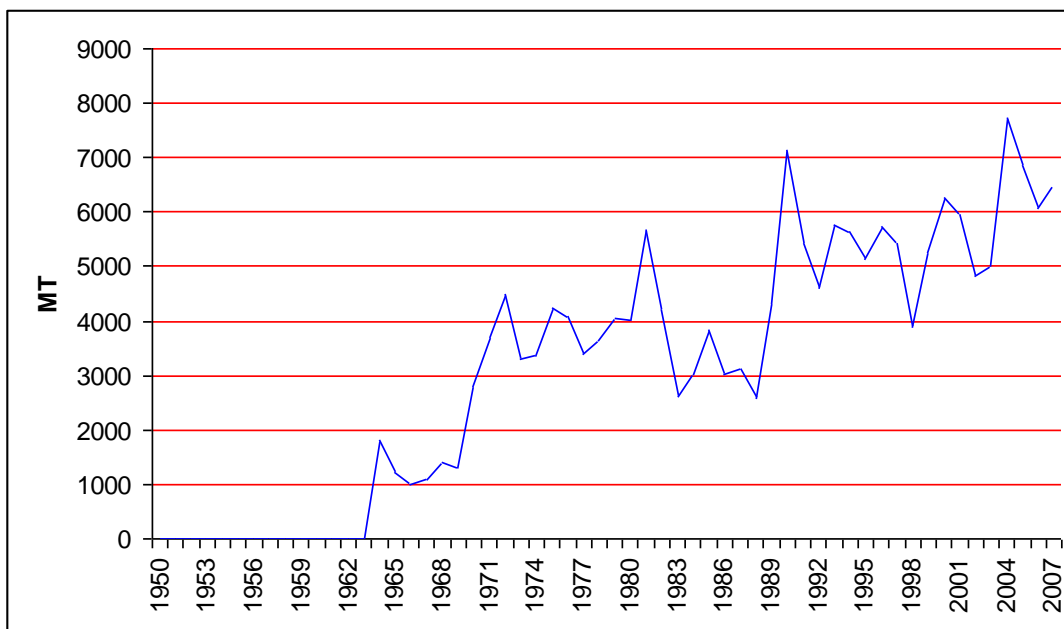


Fig. 4. Variaciones en capturas históricas (MT= toneladas métricas) de *S. sierra* frente a la costa del Pacífico mexicano (CONAPESCA 2010)

Cabe destacar que en los estados del norte y en especial los del golfo de California, sobresalen capturas significativas que son compuestas por ambas especies (*S. sierra* y *S. concolor*). En la Carta Nacional Pesquera (DOF-2004) se clasificó a *S. concolor* y *S. sierra* como una unidad pesquera de manejo (UPM), con el criterio de que son especies que tienen afinidad de hábitat. Sin embargo, se recomienda obtener mayor conocimiento de su biología y dinámica poblacional, con la finalidad de evaluar su estado actual como recurso pesquero. La única medida de manejo en la pesquería de sierra, es el control del esfuerzo pesquero en número de embarcaciones, la cual es insuficiente para garantizar un adecuado uso del recurso.

Para el Ecuador se tienen reportes que los puertos donde se desembarca sierra son Esmeralda, Manta, Santa Rosa, Anconcito, Embagao, Playas y Puerto Bolívar, se le captura durante todo el año, pero se acentúa la pesca durante el segundo semestre, la media anual de desembarque es de 204 toneladas, pero existen registros que superan las 600 toneladas,

empleando las redes de cerco, de enmalle superficial y el chinchorro de playa con bolso; la especie es muy importante a nivel artesanal y también se exporta (Martínez J. 2005).

En Colombia *Scomberomorus sierra* se captura con diversas artes de pesca de acuerdo con las siguientes proporciones: 2.2 % con trasmallo, 6.7% con chinchorro, 7.6 % con anzuelo, 7.8 % con la red de arrastre, 21.9 con boliche, 22.7% de mallas, y el 30.1 % con malladores; y los principales puertos de captura se localizan en Buenaventura con 62.5%, Tumaco con 27.7 % y Guapi con 6.5 %. En un estimado del rendimiento máximo sostenible de este recurso se obtuvieron valores de 476 toneladas con una producción de rendimiento máximo económico de 462.6 ton. valoradas en \$2156 millones de pesos, sus resultados muestran que la especie debe manejarse con una estrategia de precaución ya que se advierte que su explotación sobrepasa los niveles de aprovechamiento máximo sostenible (Barreto C. G y Borda C. A. 2008) (Fig. 5).

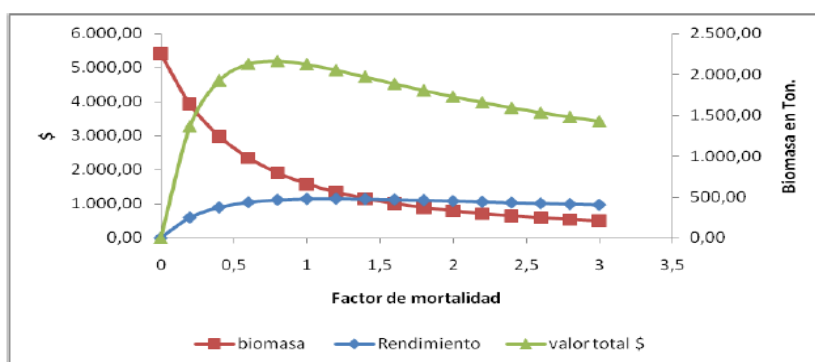


Figura 50. Curva de rendimiento máximo sostenible calculada con el modelo de Thompson y Bell para *Scomberomorus sierra* del Pacífico colombiano.

Fig. 5. Tomado de: “ Propuesta técnica para la definición de cuotas globales de pesca para Colombia en el 2009”. Curva de rendimiento máximo sostenible para *S. sierra* del Pacífico Colombiano

2.8 Genética poblacional de la sierra

Los estudios de genética poblacional en estas especies son pocos y han sido enfocados únicamente a las especies del Golfo de México y el Atlántico. Por ejemplo, en *S. cavalla* con base en análisis de datos de marcaje y recaptura (Schaefer y Fable 1994), a través de diferencias en las curvas de crecimiento de las poblaciones (DeVries y Grimes, 1997), y en la morfometría de otolitos (DeVries et al., 2002), fueron detectadas diferencias entre muestras del Golfo de México y el Atlántico norte. Estos resultados motivaron la

realización de diversos estudios mediante marcadores genéticos que corroboraron dichas diferencias. Johnson et al. (1993) mediante aloenzimas, encontraron diferencias en las frecuencias alélicas del locus de la dipeptidasa (*PEPA-2*). Posteriormente en un análisis combinado de la distribución de haplotipos de DNAm_t y de genotipos del locus *PEPA-2* (Gold et al., 1997), confirmaron la heterogeneidad genética entre las poblaciones del Atlántico y el Golfo de México al igual que una relación de la frecuencia de los alelos del locus *PEPA-2* en función del sexo y la edad de los individuos. En otro estudio y mediante el empleo de un marcador nuclear neutral en este caso microsatélites, se descartó la relación entre el sexo y edad de los organismos con las frecuencias genotípicas y se logró confirmar la divergencia entre las poblaciones del Atlántico y golfo de México, aunque con un grado mínimo de diferencias (Gold et al., 2002). En todos estos casos las diferencias encontradas han sido atribuidas a la migración estacional hacia zonas de desove, la migración preferencial de uno de los sexos, así como a la existencia de remanentes históricos de procesos evolutivos y a la selección natural. Una situación similar fue encontrada en entre poblaciones del golfo de México y del Atlántico pero en la otra especie de sierra del golfo *Scomberomorus maculatus*. Buonaccorsi et al. (2002) mediante el análisis de fragmentos de restricción de un intrón de DNA nuclear y un gen mitocondrial (ND4), y utilizando muestras temporales de organismos juveniles de un año de edad, reportan la homogeneidad genética temporal y espacial dentro y entre las poblaciones del Atlántico y Golfo de México. En un estudio más reciente y con base en la secuencia parcial de la región control del DNA mitocondrial, se determinó la existencia de una población genéticamente homogénea en costas de Brasil junto con una baja diversidad genética atribuida a la sobreexplotación de las poblaciones del Atlántico (Santa Brígida et al. 2007).

2.9 Características del Pacífico Oriental (OPO)

El área de distribución de la sierra del Pacífico *S. sierra*, es el Océano Pacífico Oriental Tropical (OPO), mientras que la especie *S. concolor* se encuentra confinada al Golfo de California. El OPO se encuentra delimitado al norte hasta los 30°N frente a las costas de Baja California, al sur hacia los 20°S a la altura de Perú y longitudinalmente hasta el meridiano 150°W.

2.9.1 Precipitación

Al igual que en la mayor parte de los océanos, en el OPO la región de mayor precipitación es el ecuador donde los vientos alisios del norte y del sur se unen para formar la Zona de Convergencia Intertropical (ZCI). En esta región, aumenta la humedad relativa a causa del ascenso de aire por la unión de los vientos (Tomczak y Godfrey, 1994). Esta zona ocupa una banda estrecha en la región del ecuador y es caracterizada por vientos débiles y variables con abundante precipitación. En el OPO la ZCI se localiza entre los 0° y 7°N frente al domo de Costa Rica, donde su dirección es hacia el Noroeste. Se caracteriza por una media anual de precipitación de hasta 300 mm.

2.9.2 Corrientes superficiales

La circulación en el OPO está dominada en la parte oriental y ecuatorial por los giros anticiclónicos en el Océano Pacífico del Norte y del Sur. Estos a su vez se encuentran constituidos por la Corriente de California (CC) y la Corriente Ecuatorial del Norte (CEN) en el hemisferio norte, y por la Corriente del Perú y la Corriente Ecuatorial del Sur (CES), en el hemisferio sur (Fig. 6). Como resultado de estos movimientos giratorios se genera la Contracorriente Ecuatorial (CCE). Ésta se desarrolla en función de la distancia en que la convergencia intertropical se despliega en el ecuador. Debido a la configuración del Océano Pacífico Oriental, la CC y la CES, no logran penetrar al OPO a la altura de Cabo Corrientes (20° 09' N; 105° 07' W) México en el hemisferio norte, y a la altura del Ecuador, originando condiciones complejas y variables en la franja entre estas latitudes (Wyrski, 1965).

2.9.3 Contracorriente Ecuatorial (CCE)

La CCE después de los 140°W fluye hacia el este entre los 4° y 11°, aunque su posición latitudinal y anchura varían estacionalmente. En la segunda mitad del año logra penetrar hasta los 100°W. Sus límites se sitúan entre los 4°N y 6°N meridionalmente, y los 8°N y 12°N septentrionales con una velocidad de 0.39 m/s.

2.9.4 Corriente Ecuatorial del Norte o Norecuatorial (CEN)

La CEN en el OPO, se forma por la confluencia de la Corriente de California (CC), y aguas del OPO, con variantes en la proporción de cada masa de agua en relación a la temporada. De marzo a julio, la CC es el afluente principal de ésta, mientras que la contribución de las aguas del OPO coincide con la época de mayor presencia de la CCE (de julio a diciembre). Cuando la CC y las aguas del OPO se unen queda bien definida la CEN para mantenerse casi constante a lo largo del año, con una velocidad de alrededor de los 0.15 m/s.

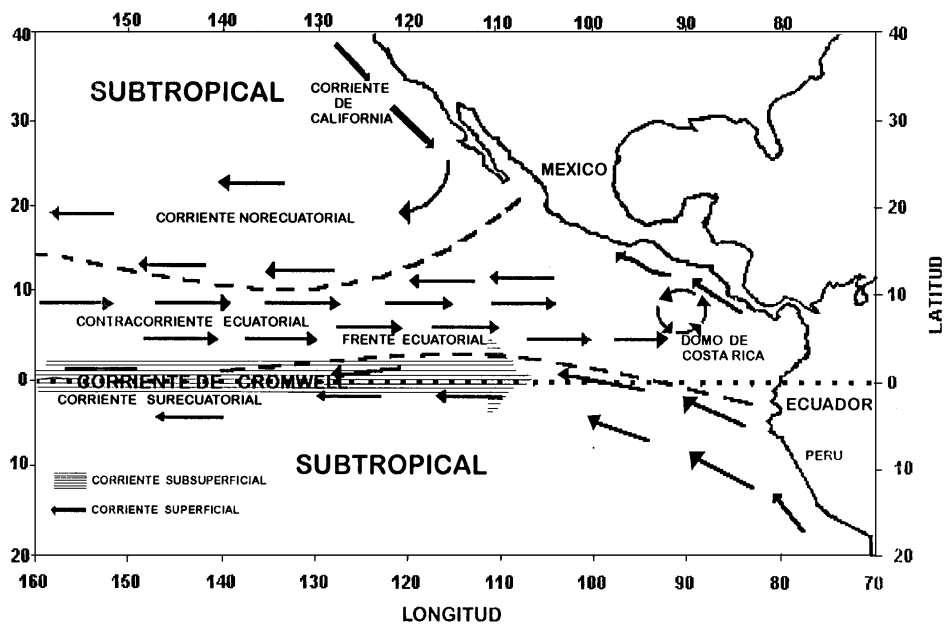


Figura 6.- Sistema de corrientes superficiales y subsuperficiales, en la región tropical y subtropical del OPO. Las líneas punteadas representan el frente oceánico que marca los límites entre las aguas superficiales tropicales y las subtropicales (superior), y entre las aguas superficiales tropicales y las aguas superficiales ecuatoriales (inferior).

2.9.5 Corriente de California

La CC consiste en un flujo débil y lento, con dirección hacia el sur a lo largo de la costa de Baja California. La primera mitad del año la corriente alcanza su mayor fuerza debilitándose en lo que resta del año. Por debajo de este flujo, existe una corriente moviéndose en sentido contrario que se acentúa durante la segunda mitad del año, periodo durante el cual el transporte total superficial y subsuperficial puede ocasionalmente

dirigirse hacia el norte. El agua transportada por la corriente de California es fría (15-20°C) y de baja salinidad (33.5 ups), con temperaturas inferiores en las zonas de surgencias.

2.9.6 Corriente Ecuatorial del Sur

La Corriente Ecuatorial del Sur (CES), se mueve hacia el Oeste a ambos lados del ecuador como resultado de los vientos alisios del sureste. Sus límites se encuentran definidos por la CCE, cerca de los 4°N con un decremento en su velocidad hacia la región subtropical. Bajo la CES a 200 m de profundidad, se desarrolla la Subcorriente Ecuatorial cuyo flujo es contrario a la CES aunque existen una serie de cambios de dirección alrededor de los 100°W como resultado del ascenso de la Subcorriente Ecuatorial a la superficie en ausencia de vientos del Este (Wyrcki, 1965).

2.9.7 Corriente del Perú (CP)

Se desarrolla a lo largo de la costa, con un flujo en dirección hacia el noroeste como parte de la circulación anticiclónica del Océano Pacífico Sur, durante la mayor parte del año el flujo de esta corriente es más hacia el oeste, por lo menos al norte de los 20°S. La forma del contorno continental origina uno de los afloramientos más importantes, mismo que se localiza al sur de los 15°S y es generado por un transporte ascendente de aguas provenientes de la Corriente Costanera del Perú, misma que es baja en salinidad.

2.10 Masas de Agua Superficiales

La región del OPO abarca un amplio rango de climas, en consecuencia varias masas de agua superficiales son halladas de acuerdo al tipo climático y condición oceanográfica prevaleciente. Hay básicamente tres tipos de masas; 1) aguas superficiales tropicales de baja temperatura y baja salinidad, 2) aguas superficiales subtropicales de alta salinidad que pueden ser generalmente templadas, aunque con variaciones en su temperatura, y 3) aguas superficiales de las corrientes de California y Perú, mismas que son frías, de baja salinidad, y cuyo origen es en altas latitudes (Wyrcki 1967).

Los límites de cada una de estas masas de agua están sujetos a fluctuaciones estacionales y se presentan como regiones o zonas más que frentes y son mostrados en la Figura 7.

2.10.1 Aguas Superficiales Tropicales

Son regiones donde la temperatura superficial del agua es alta (25°C), las variaciones estacionales son pequeñas, y la salinidad es baja (34 ‰) a causa del régimen excesivo de lluvias (0.5 m/año). El límite sur de esta masa de aguas es hacia el oeste cerca de los 4°N . El límite norte se identifica con la isoterma de los 25°C , la cual se ubica a los 15°N a los 5°N . La extensión vertical de esta masa de agua es limitada por la profundidad de la capa de mezcla, usualmente ubicada entre los 20 y los 50 m de profundidad. Las salinidades menores se localizan en el Golfo de Panamá y frente a la costa de Colombia donde varían desde 34 hasta 30 ‰ .

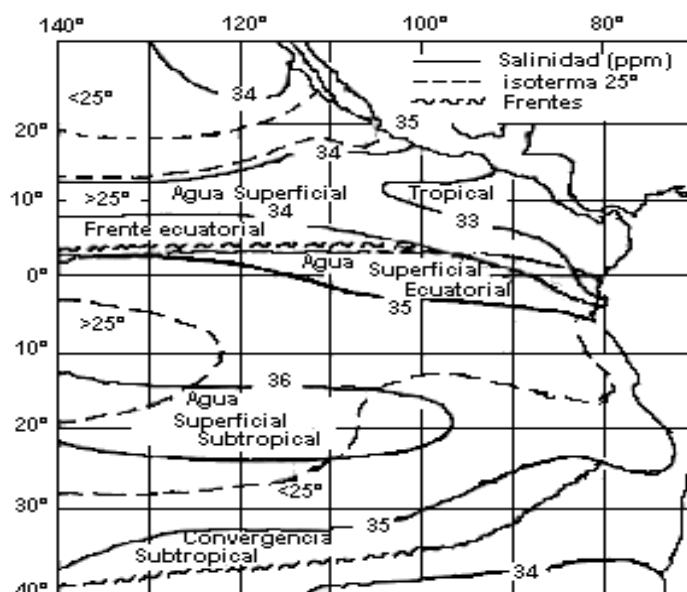


Figura 7.- Distribución de las principales masas de agua en el OPO junto con registros de salinidad superficial y las posiciones extremas de las isotermas de los 25° . Se muestran también los límites (frentes oceánicos) de dichas masas oceánicas.

2.10.2 Aguas superficiales Subtropicales

Se caracterizan por su alta salinidad con grandes fluctuaciones de temperatura en un amplio rango que va desde los 28°C a los 15°C . Presentan las mayores salinidades localizadas en el Pacífico Sur con cifras superiores a 36 ‰ . Los límites hacia el este y el norte son imprecisos, su límite hacia el norte se encuentra en las costas de Ecuador, en tanto que hacia el sur, se encuentra con la Convergencia Subtropical situada entre los 30° y 40°S

fluctuando ligeramente con la estación. La salinidad en ésta zona se encuentra cercana a 34.5 ‰ y la temperatura alrededor de los 16°C.

2.10.3 Aguas de la Corriente de California

Las aguas de esta corriente son de temperatura moderada y de salinidad baja, su dirección es de norte a sur, en el área donde la corriente cambia su dirección hacia el oeste cerca de los 30° a 20°N como parte de la CEN, la salinidad y la temperatura tienen un incremento adicional hasta que las aguas de la Corriente de California se integran a la masa de Aguas Superficiales Subtropicales en el norte y hacia el sur con las Aguas Tropicales Superficiales.

En el golfo de California se forman aguas de alta salinidad debido a un exceso de evaporación sobre las precipitaciones, de hecho pueden ser clasificadas como Aguas Subtropicales. En el interior del Golfo la salinidad es arriba de 35 ‰ y en algunas zonas ocasionalmente alcanza valores de hasta 36, en tanto que la temperatura varía de 15° a 30°C. La salinidad del Golfo aunque se dispersa hacia afuera de éste, no ejerce mayor influencia sobre las a aguas externas. En Cabo San Lucas las aguas del Golfo se unen a las de la Corriente de California de menor salinidad y temperatura.

2.10.4 Aguas templadas del Pacífico Sur

Se localizan al sur de la Convergencia Subtropical, y presentan temperaturas entre 8° y 15°C, con salinidades menores a 34.5 ‰. A medida que el agua fluye hacia el norte, su temperatura y salinidad se incrementan de manera lenta. En el sistema de corrientes del Perú-Chile no hay un límite entre las Aguas Templadas del Pacífico Sur y las Aguas Subtropicales debido a que la primera da origen de manera gradual a la segunda.

2.10.5 Regiones de alta productividad

En relación al flujo vertical de masas de agua, en el OPO se encuentran regiones de amplia y débil recirculación debido a los giros anticiclónicos que originan el flujo de agua de la costa hacia la zona oceánica. Cerca de la costa, la dinámica de los movimientos de masas de agua es modificada por la dirección de los vientos meridionales. La circulación resultante es conocida como surgencia, y se caracteriza por su alta productividad biológica.

En el OPO se pueden ubicar dos zonas principales de alta productividad; la Corriente del Perú/Chile, y la Corriente de California (Tomczak y Godfrey, 1994).

En la corriente del Perú-Chile se localiza uno de los más impresionantes sistemas de surgencia del mundo, estos sistemas están indicados por la pérdida de profundidad de la isoterma de los 16°C. Representan zonas de pesca importantes al ofrecer condiciones óptimas para la producción primaria, gracias a la recirculación de nutrientes del fondo oceánico provocado por el ascenso de aguas frías hacia la zona eufótica. El sistema de surgencia del Perú/Chile es el más productivo de los océanos, se extiende del sur de los 40°S hacia la región ecuatorial donde se mezcla con la zona de surgencias ecuatoriales.

Por su parte, los vientos a lo largo de las costas de California y Baja California, son más estacionales y provocan un flujo de aguas superficiales hacia el ecuador durante la primavera y el verano generando la aparición de surgencias en esa temporada. La gran variabilidad de los vientos e intensidad de la surgencias, es un rasgo característico del sistema de surgencias de California.

2.11. Características oceanográficas del Golfo de California

El golfo de California (GC) o Mar de Cortés, se encuentra en el noroeste de México (24° N, 32° N), delimitado por la Península de Baja California y por la masa continental en el estado de Sonora México. Se encuentra en la zona subtropical con clima predominantemente desértico influenciado por el Continente y la cordillera que recorre casi la totalidad de la península de Baja California.

El Golfo de California se considera una extensión en un espacio estrecho, de las aguas del Pacífico. Sus dimensiones a lo largo alcanzan una longitud de 1126 Km. y a lo ancho de 48 a 251 Km, abarcando un área de 177,000 Km² con una profundidad media es de 9818 m. El GC se formó como resultado de la deriva continental, específicamente por la interacción entre el piso del Océano Pacífico y la masa continental de Norteamérica, es un mar en etapa temprana de expansión. En la configuración actual del golfo destaca una plataforma continental somera en la parte este del mismo con amplitudes de hasta 50 Km y una profundidad de hasta 100 m. En contraste, en la sección oeste en el margen peninsular, la plataforma es estrecha con pronunciadas pendientes.

El agua se transporta a lo largo de la costa continental de México hacia dentro del golfo durante el fin de la primavera e inicio del verano mientras que a lo largo de la costa de la península el agua fluye hacia fuera del golfo.

Con base en la topología de su fondo y en función de los procesos físicos que regulan la circulación y estructura termohalina, el golfo de California ha sido dividido en varias regiones (Fig. 8).

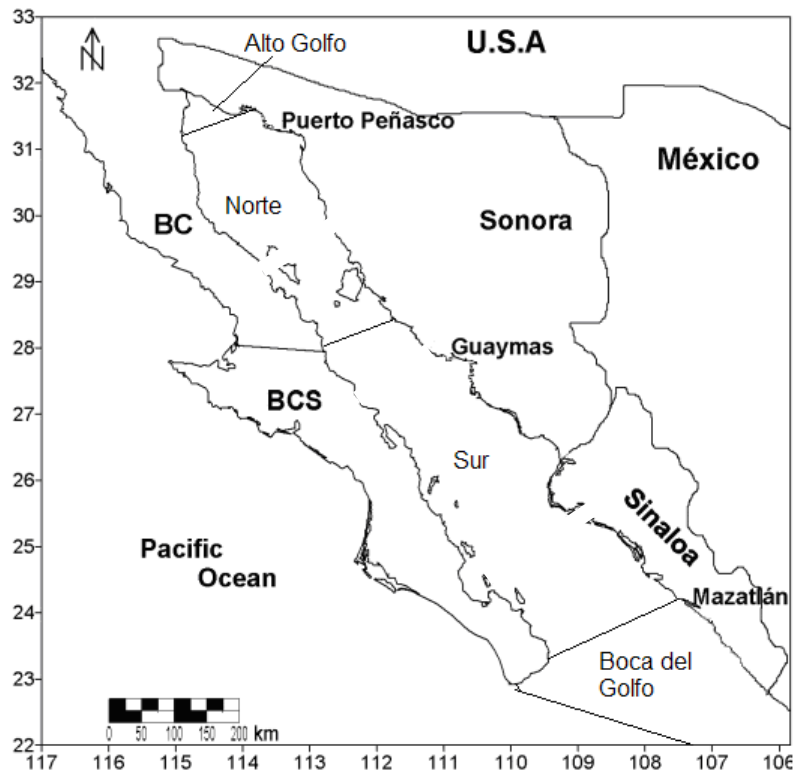


Figura 8. Regionalización del golfo de California según Lavín et al. (1997).

La zona de la boca del golfo está limitada por las líneas que unen a Cabo San Lucas BCS, con Cabo Corrientes y de Cabo San Lucas con El Dorado Sin. Esta zona es muy profunda (~3,000 m) y una de sus principales características es que al ser un área donde se encuentran en contacto varias masas de agua, se generan frentes termohalinos (Lavín et al. 1997).

La parte sur del golfo es la más extensa y abarca desde la línea de Cabo San Lucas-El Dorado hasta los umbrales de las grandes islas. Esta zona contiene una serie de cuencas cuya profundidad máxima disminuye hacia el interior del Golfo. En esta zona, mientras que

del lado de la península la plataforma continental es casi inexistente en el lado opuesto la plataforma continental alcanza hasta 30 Km. de ancho.

La zona entre las islas esta formado por un archipiélago que contiene las isla Tiburón y ángel de la Guarda, las más grandes de México, y se caracteriza por umbrales someros y canales angostos que comunican la parte norte y sur del golfo. Los Canales de Ballenas y Salsipuedes son muy profundos entre las Islas San Lorenzo y Ángel de la Guarda (1,600 m máx.), pero tienen umbrales tanto en el norte como en el sur, confiriéndole características oceanográficas especiales durante el intercambio de agua entre la parte norte y sur del golfo ya que dichos umbrales van de los 5 m a los 200 m de profundidad. El intercambio de agua entre la parte norte y sur del golfo ocurre entre la Isla San Lorenzo e Isla San Esteban en contraste con el canal del Infiernillo (entre la isla Tiburón y las costas de Sonora) donde el flujo es mínimo debido a que tiene solo una profundidad de 5 m..

La parte norte abarca desde las grandes islas hasta la línea que va de San Felipe B.C., a Puerto Peñasco Son. Esta zona es mucho más somera que la del sur con una profundidad media de 200 m cuyo fondo marino puede clasificarse como parte de la plataforma continental. Contiene algunas cuencas donde se observan mayores profundidades, tal es el caso de la Cuenca Tiburón (400 m), Cuenca Delfín (600 m) y Cuenca Wagner (200 m).

El alto golfo comprende el triángulo de ~70 Km de lado, con vértices en la desembocadura del Río Colorado en San Felipe y Puerto Peñasco. Esta zona es muy somera, su profundidad media es de 15 m. y está sujeta a grandes cambios de marea.

Las aguas del golfo de California son una de las más ricas en nutrientes del mundo presentando una de las mayores riquezas de especies. La temperatura superficial del agua promedia los 30° C en verano y 16° C en invierno. La salinidad varía de los 35 ‰ a 35.8 ‰; es una cuenca de evaporación con salinidades 1-2‰ más altas que las aguas del Pacífico adyacente a igual latitud y con circulación termohalina causada por los flujos de calor entre el agua y el aire (Bray 1988).

Las masas de agua del golfo contienen Agua Profunda del Pacífico desde el fondo hasta ~1200 m de profundidad; encima de esta se encuentra el Agua Intermedia del Pacífico desde ~1200 m hasta ~500 m; inmediatamente por encima de ésta se encuentra el Agua

Subsuperficial Subtropical cuyo límite inferior se encuentra a los 500 m, aunque con una variación estacional importante, en tanto que el límite superior se encuentra a los 150 m de profundidad. Por último, por encima de los 150 m de profundidad se encuentran dos masas de agua; 1) El Agua Superficial Ecuatorial (ASE), misma que como su nombre lo dice, proviene de la región Ecuatorial, y 2) El agua del golfo de California tiene una característica distintiva, es su salinidad menor de 35 ‰ cuya isohalina marca la distinción de la (ASE).

La circulación del golfo de California tiene un fuerte ciclo estacional con flujo entrante en verano y saliente en invierno. Aunque la causa que la produce no es obvia, se ha determinado mediante modelos lineales (Ripa, 1997) que gran parte de esta señal estacional resulta de la acción del Océano Pacífico a través de la boca del golfo y tiene poca relación con procesos locales como el viento y el flujo de calor (Lavín et al. 1997). La acción del Pacífico se propaga hacia el interior del golfo por la costa continental y una vez que alcanza la cabeza del mismo, retorna atrapada a la costa de la Península y egresa del golfo con una amplitud algo menor debido a la pérdida de energía por fricción. La circulación es anticiclónica en invierno (febrero) y ciclónica en verano (agosto) con cambios significativos a lo largo del año. Mientras que estos giros superficiales ocurren principalmente en la región norte del golfo alcanzando una velocidad máxima de 25 cm/s, son casi nulos en la región sur del golfo. Los remolinos en el norte del golfo atrapan partículas por periodos de hasta dos meses, mientras que los flujos costeros transportan partículas cientos de kilómetros hacia el sur en invierno y hacia el norte en verano.

En la parte norte del golfo, el frío del invierno puede causar la convección de aguas superficiales hasta a 100 m de profundidad. En el verano, los vientos cambian hacia el norte desplazando las aguas superficiales del Pacífico hacia el interior del golfo de California y forzando la salida de las aguas profundas. Este patrón se repite al igual que el patrón en el transporte de agua superficial a través del golfo. En cuanto a la circulación termohalina, el flujo de salida se localiza entre 50-250 m de profundidad y el de entrada entre 250-500 m. En la capa superficial, la dirección de transporte cambia estacionalmente. La salinidad tiene mayor variabilidad horizontal que la temperatura o la densidad y las mayores variaciones en la estructura termohalina se atribuyen al fenómeno “El Niño”.

En la escala interanual, la variación más importante que se ha detectado es causada por el fenómeno El Niño el cual tiene su origen en la zona ecuatorial del Pacífico. El golfo de California se encuentra dentro de la zona de influencia ecuatorial por lo que es fuertemente afectado en su oceanografía física y la biología. En observaciones realizadas durante varios eventos El Niño, se advierte una marcada incursión de aguas superficiales del ecuador que llega casi hasta la zona de las islas disminuyendo notablemente la salinidad (34.5) en valores similares a los de la boca del golfo. Dicha incursión logró registrarse en El Niño 1982-1983 durante los meses de marzo a septiembre. Sin embargo, es preciso mencionar que la carencia de datos basados en series de tiempo no permite tener una visión completa acerca de la influencia de este fenómeno en la oceanografía del golfo de California.

3. OBJETIVO GENERAL

Con el propósito de definir la existencia de poblaciones genéticamente distintas, evaluar la distribución filogeográfica de los linajes mitocondriales y reconstruir la historia demográfica de dos especies de sierra, se evaluarán los niveles de variabilidad genética de las poblaciones de *Scomberomorus concolor* y *Scomberomorus sierra*, a lo largo de su ámbito de distribución, mediante el análisis de secuencias de la región control del DNA mitocondrial. En el caso de *S. sierra*, estos resultados se contrastarán con los parámetros de la dinámica poblacional con la finalidad de verificar si existe una correspondencia entre la divergencia genética con diferencias en algunos rasgos biológicos de importancia comercial como la tasa de crecimiento y estructura de edades.

3.1 Objetivos específicos

- Estimar la diversidad genética de las poblaciones de *S. concolor* y *S. sierra* a partir de la diversidad haplotípica (h), nucleotídica (π), heterocigosis media por muestra (H_S) y total (H_T).
- Determinar la existencia de divergencia poblacional mediante la obtención de los estadísticos correspondientes (F_{ST} 's, homogeneidad de frecuencias, pruebas de asignación) así como mediante un análisis jerárquico que contemple la variación molecular en una escala temporal y espacial entre regiones (AMOVA).
- Con base en el modelo de expansión demográfica, determinar si existe evidencia de la ocurrencia en el pasado, de procesos de expansión-reducción de las poblaciones en ambas especies asociadas a cambios en la temperatura del océano durante ciclos glaciales-interglaciales.
- Determinar la presencia del equilibrio migración-deriva en las poblaciones analizadas mediante la aplicación del modelo de aislamiento por distancia propuesto por Slatkin (1998).
- Contrastar mediante el modelo de aislamiento con migración (Hey y Nielsen 2004), si las poblaciones de *S. sierra* y *S. concolor* corresponden a un patrón filogeográfico como resultado de; 1) flujo genético significativo contemporáneo o reciente, 2) divergencia y posterior flujo genético entre poblaciones y, 3) divergencia y ausencia de flujo genético posterior al aislamiento.
- Estimar la proporción de sexos, talla de primera madurez, edad y crecimiento en *S. sierra* para las localidades de Sinaloa y Chiapas.
- Verificar si las estimaciones de los parámetros de dinámica poblacional muestran diferencias entre las poblaciones analizadas y si existe correspondencia con diferencias genéticas entre las mismas.

4. HIPÓTESIS

La colonización del golfo de California por *Scomberomorus concolor* en contraste con la amplia distribución de *S. sierra* en el Pacífico Oriental, podría ser resultado de procesos de dispersión asociados a eventos climáticos del Pleistoceno y/o procesos de vicarianza causados por la fragmentación en diversas ocasiones, de la Península de California, lo que propicio la formación de canales de comunicación entre el Pacífico nororiental y el golfo de California. Posteriormente, y dado que las características oceanográficas del alto golfo son semejantes a las del Pacífico nororiental, es posible asociar la distribución restringida de la especie con procesos adaptativos de la población a las condiciones oceanográficas del alto golfo.

En el caso de la sierra del Pacífico *S. sierra*, las principales áreas de abundancia de la especie están asociadas a zonas de surgencia en el Pacífico oriental. Adicionalmente, se ha detectado que presenta diferencias en las épocas de desove a lo largo de su amplio ámbito de distribución. Lo anterior permite suponer la presencia de áreas específicas de alimentación y/o reproducción, lo cual aunado al desfase temporal de las mismas, podría representar un mecanismo de aislamiento reproductivo entre grupos poblacionales y ocasionar procesos de divergencia genética.

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Muestreo

Con el fin de descartar diferencias temporales significativas en la variación genética se realizaron colectas en años consecutivos de diferentes localidades representativas del área de distribución de *S. sierra* y *S. concolor*. En ambos casos las muestras fueron tomadas de las capturas provenientes de redes de 2.5-3" luz de malla, de la flota artesanal pesquera cuyas embarcaciones son consideradas como menores, ya que tienen menos de 9 metros de eslora y operan en una zona limitada de muestreo, por lo que el registro de datos y fijación del tejido se realizó al momento desembarque.

En el caso de *S. sierra*, fueron muestreadas cinco localidades distintas de la costa del Pacífico oriental que se representan en la Figura (9) y que corresponden a Mazatlán Sinaloa en 2003 (SIN03; N = 23), 2004 (SIN04; N = 26), 2008 (SIN08; N = 20); Caleta de Campos Michoacán 2002 (MCH02; N = 31); Salina Cruz Oaxaca en 2003 (OAX03; N = 25) y 2005 (OAX05; N = 25); Puerto Madero Chiapas en 2003 (CH03; N = 21) y 2004 (CH04; N = 26), y Perú en 2005 (PE; N = 49).

Para *S. concolor*, fueron muestreadas 8 localidades que correspondieron a Huatabampo Sonora en 2005 (HU05; N = 16); Guaymas Sonora en 2005 (GY05; N = 22) y 2006 (GY06; N = 15); Bahía Kino en 2005 (KN05; N = 27); Puerto Libertad en (LB; N = 23); Puerto Peñasco en 2005 (PÑ06; N = 25) y 2008 (PÑ08; N = 27); Santa Clara en 2006 (SC06; N = 24); San Felipe Baja California en 2006 (SF06; N = 24) y 2008 (SF08; N = 28) (Fig. 10). Cabe hacer mención que únicamente el tejido muscular preservado y fijado fue facilitado y proporcionado para los estudios genéticos, por el Dr. Casimiro Quiñonez Velázquez responsable del laboratorio de dinámica de poblaciones del CICIMAR-IPN., quienes desarrollaron el análisis correspondiente de los datos morfométricos objeto de un proyecto de tesis del citado laboratorio.

Las muestras consistieron de tejido muscular (aproximadamente 3 cm³) tomado invariablemente del pedúnculo caudal, que fue preservado en alcohol al 70% ó buffer DMSO saturado con NaCl hasta su procesamiento en el laboratorio (en ambos casos el DNA se preserva de forma adecuada sin variación alguna para sus extracción o

amplificación). Para cada individuo, fueron registradas la altura del pez, longitud total midiendo el milímetro más próximo, desde la punta del hocico hasta el punto de terminación de la aleta caudal; la longitud patrón se también se registró desde la punta del hocico a la distancia del hueso hipural (normalmente considerando como la zona donde nacen los radios de la aleta caudal) con una cinta métrica flexible (± 5 mm), peso total y eviscerado con una balanza granataria ± 1 g. Finalmente se sexaron se extrajeron los otolitos sagittae para determinación de la edad, preservándolos en seco con su respectiva clave de identificación

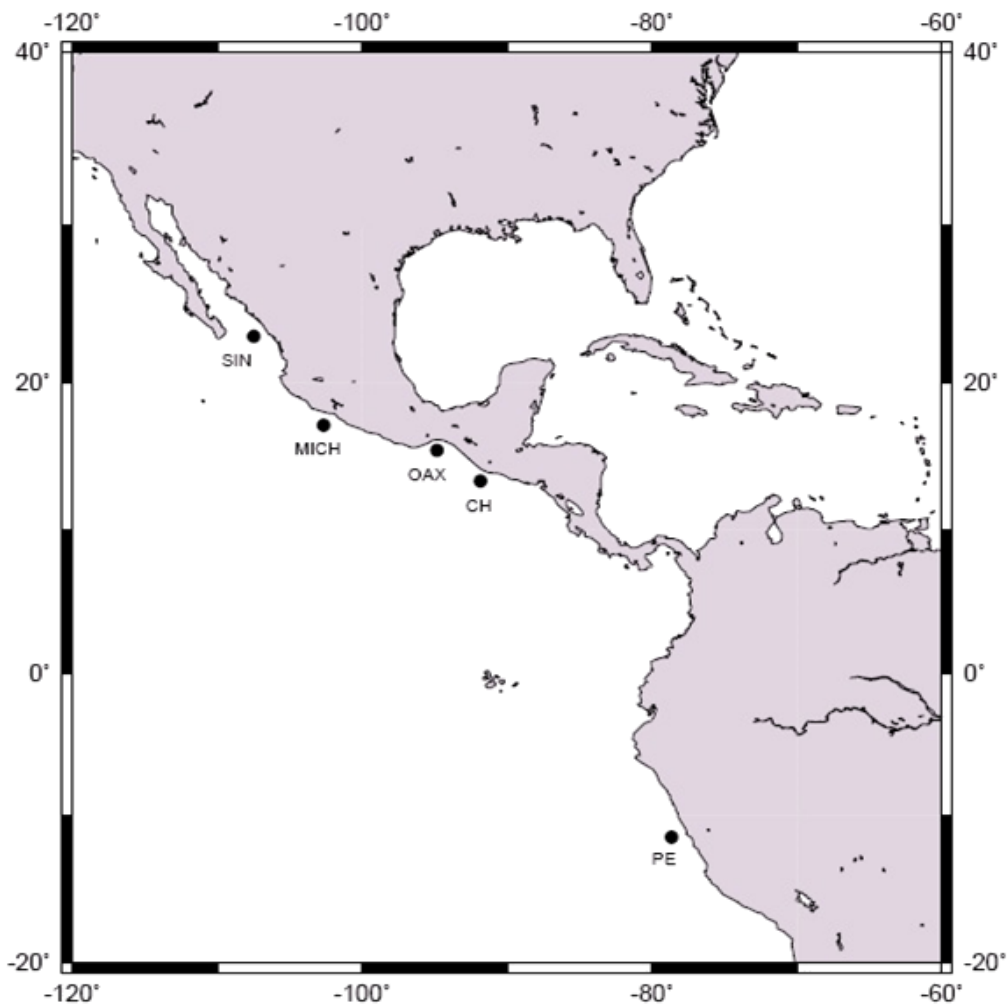


Figura 9. Localización de los cinco sitios de muestreo de *S. sierra* en el Pacífico Oriental. Mazatlán Sinaloa (MZ), Caleta de Campos Michoacán (MICH), Salina Cruz Oaxaca (OAX), Puerto Madero Chiapas (CH), y Perú (PE).

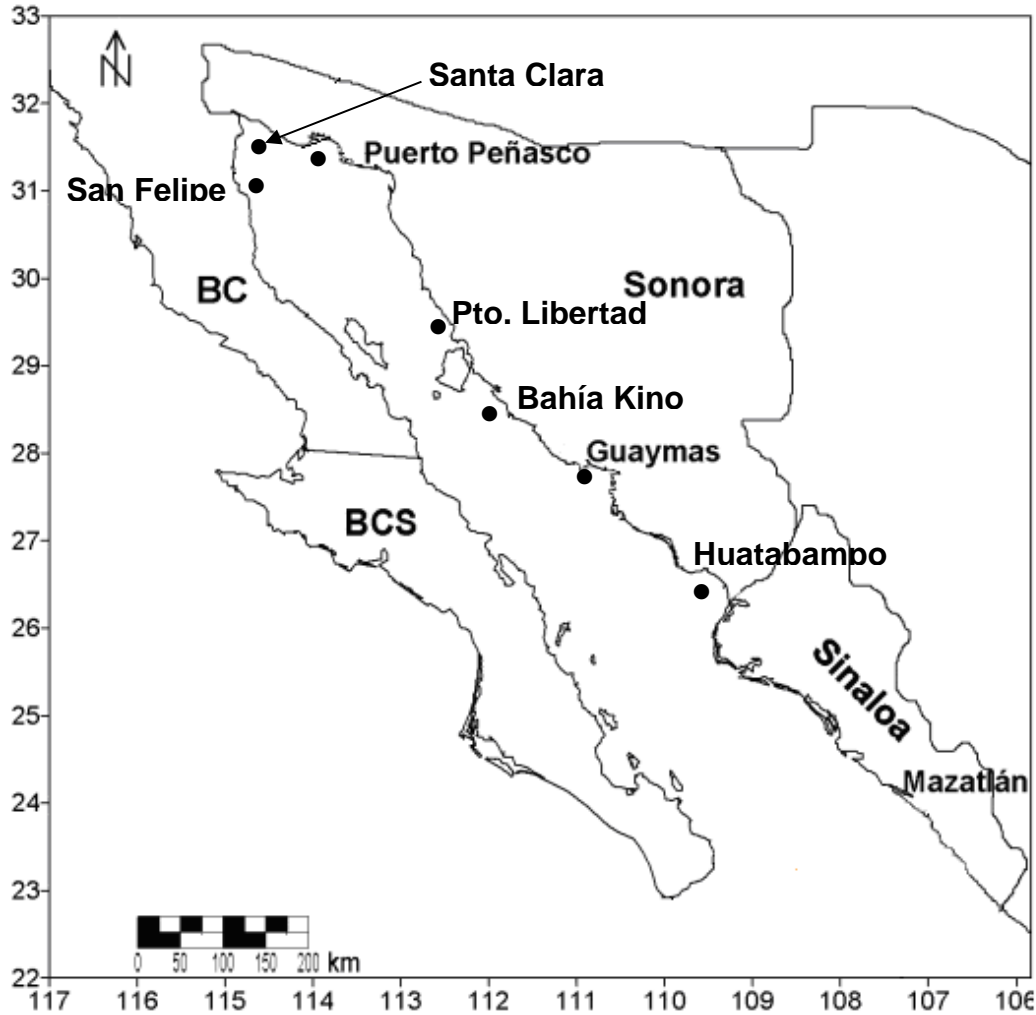


Figura 10. Localización de los cinco sitios de muestreo de *S. concolor* en el Golfo de California. Huatabampo (HA), Guaymas (GY), Bahía Kino (BK), Puerto Libertad (LB), Puerto Peñasco (PÑ), Santa Clara (SC), San Felipe (SF) y La Paz (LP).

5.2 Extracción de DNA, amplificación por PCR y secuenciación

El procesamiento de las muestras de tejido consistió en la extracción del DNA genómico mediante el protocolo estándar de extracción Cris-lysis-Proteínasa K (Laird et al, 1991) que a continuación se describe brevemente. Fue colocado un trozo de tejido de aproximadamente 10 mg en un tubo de 1.5 ml con 500 µl de buffer Chris-lysis, 15 µl de proteínasa K para su incubación por 12 horas a 37° C con agitación constante. Posteriormente, los tubos fueron centrifugados por 10 minutos a 8000 rpm y el sobrenadante desechado. La precipitación del DNA se realizó con 500 µl de isopropanol y

su posterior centrifugación por 5 minutos a 8000 rpm. El sobrenadante fue decantado y se hizo una última precipitación selectiva del DNA con 150 µl de etanol absoluto y una centrifugación de 5 minutos a 8000 rpm y el el DNA secado mediante centrifugación al vacío. Por último, se agregaron de 50 a 100 µl de buffer TE (10 mM tris-HCl, 1 mM EDTA, pH 8.0) para hidratar el DNA y mantenerlo en las condiciones adecuadas para evitar su desnaturalización. La cantidad y calidad del DNA extraído se evaluó mediante electroforesis en geles de agarosa al 1% y el DNA extraído se almacenó a una temperatura aproximada de 4°C.

5.3 Amplificación de la región control del DNAm_t

Una vez extraído el DNA, la región control del DNAm_t fue amplificada mediante la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) usando los primers ProM13-F (5'-TAATCCTGCCGCAATTATCC-3') y TeleostR (5'-AGGCCTTCCAGGTTAGGTGT- 3') reportados en Carlsson et al. (2006). Con éstos, fue amplificado un fragmento de alrededor de 1000 pares de bases (pb) mediante un secuenciador ABI-310. Con el fin de obtener secuencias de resolución adecuada y eliminar las posibilidades de error de interpretación, fueron diseñados primers especie-específicos para la amplificación y secuenciación del total de las muestras; el primer interno para *S. sierra* fue el SiDloop-R (5'-GGGTTTGCAGGAGCATTAGT-3') mientras que para *S. concolor* se utilizó el primer ScDloop-R (5'- CGCTCGAGATTTTCCTGTTT - 3'). Los fragmentos obtenidos por PCR de la región control del DNAm_t para cada especie fueron de alrededor de 800 bp y se amplificaron inicialmente en un volumen de 15µl y corroborados por medio de electroforesis en geles de agarosa al 1%. Una vez que se confirmó el éxito de cada amplificación, las reacciones de secuenciación se repitieron en un volumen de 50µl de reacción, conteniendo 10-100 ng de DNA, en 10 mM de Tris-HCl (pH 8.4), 50 mM de KCl, 3.0 mM de MgCl₂, 0.2 mM de cada dNTP, 0.1 mM de cada oligonucleótido y 2.5 U de de polimerasa de DNA *platinum Taq* (Invitrogen, Cat. 10966-030). La amplificación consistió de 35 ciclos de 1 minuto a 95°C para la desnaturalización del DNA, 1 minuto a 52°C para la alineación y 3 minutos a 65°C para la extensión final. En todos los experimentos se incluyeron controles negativos para verificar la ausencia de contaminación.

Una vez amplificados, los productos de PCR fueron purificados con el kit de perlas magnéticas (Invitrogen, No. de catálogo CS12000) para su secuenciación siguiendo el protocolo sugerido por el proveedor. La secuenciación de las muestras se llevó a cabo en un secuenciador automático (modelo ABI 3730 xl Applied Biosystems) en Macrogen Inc. (Seúl, Corea) y mediante los primers internos para cada especie.

5.4 Análisis de datos

Las secuencias fueron revisadas en el programa Bio-Edit Sequence Alignment Editor (Hall, 1997), donde se definieron las inconsistencias y con base en la calidad de los electroferogramas se determinó el fragmento factible de análisis de similar longitud para todos los individuos. Una vez determinada la calidad y longitud del segmento de la región control para todas las localidades el análisis consideró un fragmento de 648 pares de bases para *S. sierra* y de 702 para *S. concolor*. Con el fin de corroborar si el fragmento de las secuencias obtenidas corresponden al gen en cuestión, se realizó una alineación entre algunas de las secuencias mejor definidas y la secuencia del gen completo del Dloop de *Thunnus thynnus* obtenido de Genbank (No. de acceso; NC_004901.2).

El conjunto de las secuencias obtenidas para cada especie, se alinearon mediante el programa Clustal X 3.0 (Thompson *et al.*, 1997) y fueron optimizadas manualmente generando archivos Fasta y Nexus para posteriores análisis. El programa Modeltest 3.06 (Posada y Crandall, 1998), fue utilizado para identificar el modelo evolutivo más adecuado para el conjunto de secuencias de la región control, con base en, la estimación de la valores de máxima verosimilitud para cada modelo y aplicando el criterio de Akaike para su selección. Como resultado, se obtuvo que el modelo más adecuado correspondió a Tamura-Nei (1993) para *S. sierra* y TVM+G+I en *S. concolor*. La variabilidad genética de los muestreos temporales se evaluó mediante un análisis de Θ_{ST} entre pares de muestras y en los casos donde no se observó heterogeneidad genética, las secuencias de los diferentes años fueron incorporadas en cada localidad debido a que no resultaron ser diferentes, esto con el fin de incrementar la muestra estadística de los subsecuentes análisis.

5.5 Diversidad y divergencia genética

La caracterización molecular de la región control del DNAm_t en términos del número de sitios polimórficos, diversidad haplotípica (h) y nucleotídica (π ; Nei, 1987), número de sitios informativos relativos a parsimonia, transiciones y transversiones, fue calculada en el programa Arlequin 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010) y en DNAsp 5.1 (Librado y Rozas *et al.*, 2009). Se estimó el grado de divergencia poblacional entre pares de poblaciones mediante el estimador Φ_{ST} análogo a la F_{ST} de Wright (Excoffier *et al.*, 1992) bajo el modelo Tamura-Nei corregido con el parámetro gamma ($G = 0.7063$) y los valores de significancia estimados mediante 20,100 permutaciones en *S. sierra* mientras que para *S. concolor* se realizaron 10,000 permutaciones (debido a que desde la primera corrida se observó estabilidad en las colectas espaciales y temporales, por lo que no hay razón para correrlo con más permutaciones).

La variación genética entre las regiones se evaluó en un análisis jerárquico de la varianza molecular AMOVA (Excoffier *et al.*, 1992) mediante Arlequin 3.1, para estimar la variación molecular explicada por distintos niveles jerárquicos de organización: entre grupos, entre poblaciones dentro del grupo, y dentro de las poblaciones. En el caso de *S. sierra*, los grupos evaluados correspondieron a las principales zonas de captura de la especie; región del Pacífico nororiental (Mazatlán y Michoacán), central (Oaxaca y Chiapas) y sur (Perú). Para el caso de *S. concolor*, las muestras se agruparon considerando las principales zonas biogeográficas-oceanográficas del golfo de California las cuales fueron: zona del alto golfo (San Felipe, Santa Clara, Puerto Peñasco, Puerto Libertad), central (Bahía Kino, Guaymas), y Sur (La Paz). De la misma forma, y con el fin de incorporar el criterio de la ubicación espacial de las muestras en la designación de grupos, se utilizó el programa SAMOVA, el cual emplea una aproximación de alineamiento simulado de las secuencias, que maximiza la proporción de la varianza genética total debida a diferencias entre grupos considerando la distribución de las localidades y las diferencias máximas entre éstas (Dupanloup *et al.* 2002). Finalmente se usó el software BAPS (Bayesian Analysis of genetic Population Structure), para definir con base en análisis Bayesiano, el número más probable de poblaciones que conforman el conjunto de secuencias mediante su agrupamiento en “clusters” genéticos (Corander *et al.* 2008).

5.6 Análisis filogenético

Para evaluar las relaciones evolutivas entre los haplotipos, se reconstruyó un árbol filogenético aplicando el algoritmo Neighbor-Joining (NJ; Saitou y Nei, 1987) mediante el programa MEGA 4.0 (Tamura *et al.*, 2011) con las distancias de Tamura-Nei y TVM, con la corrección del parámetro gamma, y utilizando como grupo externo una de las secuencias de *S. concolor* para el árbol de *S. sierra* y ésta última en la filogenia de *S. concolor*. El soporte estadístico del árbol fue evaluado con reemuestreo por “Bootstrap” y utilizando 1000 réplicas. Para evaluar las relaciones evolutivas de las poblaciones analizadas, se determinó el tiempo de divergencia entre poblaciones con base la distancia linealizada de Slatkin (1995), expresada en términos del tiempo de coalescencia entre linajes con el software Arlequin. Éste considera un modelo demográfico donde dos poblaciones haplotípicas de tamaño N divergieron τ generaciones atrás, de una población ancestral de tamaño idéntico a las actuales sin intercambio posterior de migrantes. Dichas estimaciones de distancia fueron utilizadas para la obtención de un dendrograma mediante UPGMA.

5.7 Demografía histórica

Los parámetros de la demografía histórica (τ , θ_0 y θ_1) se obtuvieron utilizando la distribución de frecuencias del número de diferencias nucleotídicas entre pares de secuencias (mismatch) (Rogers y Harpending, 1992) mediante el programa Arlequin 3.1. El modelo asume que una población estacionaria en equilibrio pasó en τ generaciones de un tamaño efectivo poblacional N_0 a un tamaño N_1 después de una reducción significativa. Los parámetros de expansión demográfica τ ($\tau = 2\mu T$), donde μ es la tasa de mutación de 3.6% de la región control (Donaldson y Wilson, 1999) y T es el tiempo en años desde la expansión. El parámetro del tamaño efectivo de hembras potenciales antes de la expansión (θ_0) se estimó mediante $\theta_0 = 2\mu N_0$, y después de la expansión como $\theta_1 = 2\mu N_1$, donde N es el tamaño efectivo poblacional de hembras para una población inicial N_0 , que se asume crece a un valor N_1 bajo el modelo de Rogers y Harpending (1991), y μ es la tasa mutacional estimada en 3.6% por millón de años para *Centropomus sp.* y usando un tiempo generacional de 1.5 años para *S. sierra* y *S. concolor* respectivamente (Ruíz-Dura, 1985).

La desviación en la suma de cuadrados (*SSD*) entre la distribución del número de diferencias entre pares de secuencias (mismatches) esperada y observada se utilizó como soporte estadístico del ajuste a una distribución unimodal indicativa de expansión demográfica (Rogers y Harpending, 1995). La distribución mismatch se basa en el hecho de que la información genética molecular, en particular la distribución de diferencias pareadas entre sitios nucleotídicos, contiene información sobre los tamaños poblacionales pasados (Rogers, 2004). Un crecimiento poblacional súbito produce distribuciones unimodales, mientras que una población con tamaño estable o que está declinando produce distribuciones multimodales.

La probabilidad de significancia de dicho parámetro fue obtenida mediante la generación de una distribución de valores simulados obtenidos por remuestreo con reemplazo (bootstrap) usando 1000 réplicas. De la misma forma, se realizó la prueba de Fu (Fu, 1997) para detectar posibles desviaciones de la neutralidad debidas a expansiones poblacionales recientes o al efecto de la selección bajo la premisa de que altos valores negativos y significativos corresponden a una expansión reciente.

Debido a que una distribución unimodal de mismatches y/o desviaciones significativas a la neutralidad pueden desprenderse también de una expansión espacial (Excoffier, 2004), fue explorada dicha hipótesis considerando un modelo continente-isla el cual supone una población dividida en un número infinito de subpoblaciones, cada una de tamaño N , que intercambiarían una fracción m de migrantes por generación. En el programa Arlequin 3.1 se calculó el valor de los parámetros de expansión espacial τ , θ_N , M , suponiendo que $N = N_0$, y que $M = 2Nm$ donde m es la tasa a la cual una población que coloniza nuevas áreas, intercambia migrantes con una la población de origen de tamaño infinito. De la misma forma, se obtuvo el valor T , que es el tiempo en años en el pasado en el cual la población se reduce a una sola subpoblación de tamaño N_0 . Con base en esto N_0 se obtuvo con la fórmula $N_f = \theta/2\mu$ y $m = M/2N_f$. Los parámetros *SSD* y *F* de Fu, fueron estimados de la misma forma que en el caso de la expansión demográfica. Similarmente, se utilizó el programa Beast (Drummond y Rambaut 2007), para obtener mediante análisis bayesiano, las curvas de tendencia de las fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones con respecto al tiempo.

Con el fin de evaluar el modelo de “aislamiento con migración” fueron realizadas comparaciones entre pares de poblaciones mediante el software IMA2 (Hey 2010). El modelo de aislamiento con migración permite distinguir entre aislamiento completo y divergencia con flujo genético (Nielsen y Wakeley, 2001) y es apropiado para poblaciones que recientemente se separaron y comparten haplotipos o alelos debido ya sea a flujo genético o polimorfismo ancestral (Nance et al. 2011). El análisis se basa en el sub-muestreo mediante métodos bayesianos basados en coalescencia, para la estimación en forma simultánea, de los parámetros $\theta = 2N_{ef}\mu$ (donde N_{ef} es el tamaño efectivo poblacional de hembras y μ es la tasa mutacional), la tasa de migrantes ($M = 2N_{ef}m$), el tiempo de divergencia entre poblaciones ($T = tN_{ef}$), y el tiempo esperado del ancestro común más reciente ($TMRCA = t\mu$). El modelo permite distinguir entre un aislamiento antiguo y flujo genético reciente posiblemente derivado de un contacto secundario respecto de un aislamiento reciente y niveles bajos de flujo genético. Es posible así, explorar diversos escenarios para explicar la arquitectura molecular actual de las poblaciones: a) flujo genético significativo actual o muy reciente entre las poblaciones, b) flujo genético posterior a la divergencia, y c) divergencia en ausencia de flujo genético.

Con el fin de evaluar los valores en cuanto al número de cadenas de Markov y generaciones, así como los valores *a priori*, requeridos para alcanzar la convergencia en la estimación de los parámetros t , θ y m , se inició corriendo el IMA2 en modo M muestreando la autocorrelación y los valores de la estimación del tamaño de las poblaciones (ESS) cada seis horas a través del monitoreo las de las gráficas de tendencia y verificando que los valores de ESS alcanzaran cifras superiores a 50. Las corridas se repitieron tres veces verificando las fluctuaciones en los valores de los parámetros. Cada corrida consistió de al menos 100,000,000 generaciones con 10,000,000 de ciclos descartados como “burn-ing”. Posteriormente a los corrimientos en modo M, fueron realizadas pruebas de verosimilitud en modo L, el cual permite evaluar el ajuste de diferentes modelos implementados en IMA2 con respecto al modelo completo (esto es; $m_1 \neq m_2$; $\theta_1 \neq \theta_2 \neq \theta_A$). Dichos modelos contemplan distintas hipótesis para dilucidar la historia evolutiva de las poblaciones basadas en asumir diferencias en el tamaño de las poblaciones respecto de la ancestral y en la tasa de

migración entre las poblaciones, con el fin de definir la dirección más probable en que el flujo genético ha venido ocurriendo desde la separación de las mismas.

5.8 Parámetros poblacionales

Fueron recolectados individuos de las poblaciones de Mazatlán Sinaloa (octubre-a marzo de 2004-2005) y Puerto Madero Chiapas (octubre-a marzo de 2005-2006), durante la temporada de máxima abundancia de la especie para realizar estimaciones de los parámetros poblacionales en *S. sierra*.

Se realizó un muestreo de entre 20 a 30 individuos mensualmente durante dicha temporada y llevados al Laboratorio de Genética del ICMYL para el registro de las mediciones respectivas. En el laboratorio a cada pez se le midió la longitud total (LT) y la longitud furcal (LF) con una precisión de ± 0.5 cm, se registró peso el total y eviscerado con una precisión de ± 1 g

Se determinó el sexo mediante el corte y se asignó el estadio de madurez gonadal de acuerdo a la escala de Finucane y Collins (1984).

Se obtuvo también la relación peso-longitud para ambos sexos mediante la ecuación:

$$PT = a * LF^b$$

Donde:

PT es el peso total de los individuos en g LF es la longitud furcal de los organismos en mm; “a” es un factor de condición y “b” es la pendiente y se considera como un parámetro alométrico, estos coeficientes de la ecuación que se estimaron por análisis de regresión lineal, mismos que fueron calculados con el programa Statistica-7.

Para determinar el tipo de crecimiento alométrico o isométrico se empleó la prueba t-Student para contrastar los valores del coeficiente de isometría, si $b = 3$ existe simetría proporcional entre peso y talla del pez, es decir que el crecimiento del pez es tal que su forma se mantiene para todo tiempo, crece en proporción en cada una de sus dimensiones

características; si el valor es significativamente menor o mayor a tres, el organismo puede ser más pesado o más ligero respecto al incremento de talla (Weatherley y Gill, 1987).

Se extrajeron 150 otolitos para organismos de *S. sierra* de muestras provenientes de Chiapas del periodo 2005-2006 y 155 para Mazatlán, se limpiaron, etiquetaron indicando fecha, lugar captura, número de organismo, así como la talla y se almacenaron en seco en bolsas de polietireno.

La observación de los otolitos se realizó con ayuda de un microscopio estereoscópico con luz reflejada de fondo oscuro, al cual se le implementó una cámara digital para la obtención de imágenes. Posteriormente cada imagen fue procesada mediante el programa Motiv 1.0 en escala "TRUE" (1x=1500UM CALIBRACION 1X (1.5mm) que permitió la observación de las zonas opacas y las zonas hialinas.

Los anillos de crecimiento anuales se contaron en la cara distal del otolito, entre el centro y el rostro, a lo largo del eje antero-posterior. El error y la precisión en los recuentos de anillos se compararon entre los dos observadores y entre los otolitos derecho e izquierdo.

Para establecer la clase de edad de cada individuo, se contó el número de incrementos anuales y se tomó en consideración la fecha de captura, la naturaleza del borde de los otolitos, el periodo principal de la formación del incremento estacional y la talla del organismo.

Las líneas o anillos de crecimiento pueden ser causados por la disponibilidad de alimento durante las diferentes estaciones del año, por secas y periodos de (Gallardo-Cabello *et al.*, 2007; Espino-Barr *et al.*, 2008). Éstas diferencias se muestran en los otolitos como bandas de crecimiento rápido (grandes depósitos de carbonato de calcio y otolina) y las de crecimiento lento (poca cantidad de estos materiales). Estas marcas ayudan a identificar los anillos de crecimiento, considerando un año un anillo de crecimiento rápido (bandas opacas) y de crecimiento lento (hialinas) (Espino-Barr *et al.*, 2006; Gallardo-Cabello *et al.*, 2006).

Las imágenes fueron analizadas en equipo de cómputo para ser medidas y observadas en alta resolución desde el focus o núcleo al margen del otolito. Sobre la imagen también se identificaron las marcas de crecimiento (Fig. 11a y 11 b).

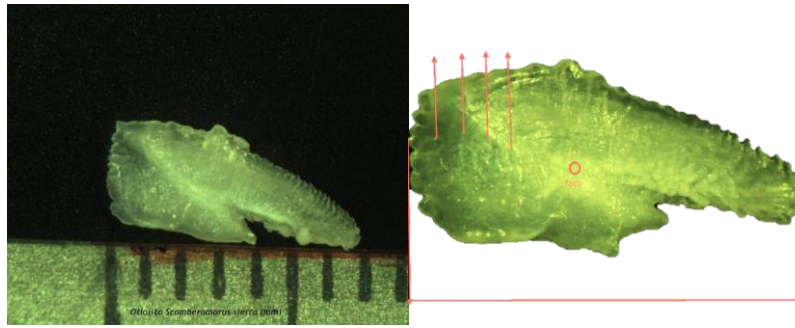
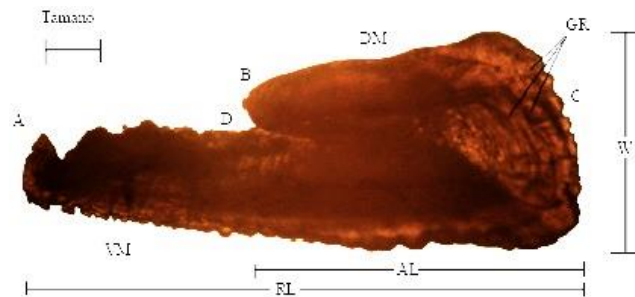


Fig. 11 a. Otolitos de *S. sierra*



Microscope photograph of the left sagitta, external aspect of *Scomberomorus sierra* showing its main characteristics :
 A = Rostrum, B = Antirostrum, C = Postrostrum, D = Excisura major, DM = Dorsal margin, VM = Ventral margin,
 AL Antirostrum length, RL = Rostrum length, W = Width, GR = Growth rings (increased 18.3 times)

Fig. 11b. Tomada de Gallardo-Cabello et. al, 2011. Otolito de *S. sierra*.

Para describir el crecimiento este se ajustó al modelo propuesto por von Bertalanffy usando el método de Ford-Walford y el iterativo de estimación no lineal del programa de computadora Statistica Ver. 7.0.

$$\text{donde: } L(t) = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

$L(t)$: denota la longitud del pez a la edad t .

L_{∞} : es una constante, que representa la longitud asintótica o la longitud teórica máxima que el pez puede alcanzar cuando t tiende a infinito.

K : representa la constante de crecimiento. t : representa la edad.

t_0 : es la edad teórica a la cual la longitud del pez debe ser cero.

Para evaluar si existen diferencias en el crecimiento de *S. sierra* en las zonas de estudio se empleó la prueba multivariada T^2 de Hotelling, (Bernard, 1981), que compara las curvas de crecimiento para las zonas de muestreo. La prueba supone que los estimados de L_∞ , k y t_0 fueron obtenidos de dos distribuciones normales de probabilidad conjunta, con tres variables y una varianza común. Por este procedimiento, las diferencias en los parámetros de la *FCVB* de dos grupos de peces se evalúan simultáneamente con las covarianzas de todos los valores de los parámetros incluidos en la prueba (Bernard, 1981; Salgado-Ugarte *et al.*, 2005).

$$T^2 = \frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2} [\bar{P}_1 - \bar{P}_2]' S^{-1} [\bar{P}_1 - \bar{P}_2]$$

Donde N_1 y N_2 es el número de peces de cada grupo; \bar{P}_1 y \bar{P}_2 son vectores columna de los valores paramétricos estimados a partir de las medias de cada edad y longitud en dos grupos de peces, $[\bar{P}_1 - \bar{P}_2]'$ es la matriz transpuesta de $[\bar{P}_1 - \bar{P}_2]$, siendo ésta un vector columna de las diferencias entre los estimados de los mismos parámetros de crecimiento de los dos grupos de peces y S^{-1} es la inversa de la matriz varianza-covarianza de los parámetros de crecimiento de ambos grupos. El valor calculado del estadístico T^2 se utilizó para probar la hipótesis nula $H_0: \bar{P}_1 = \bar{P}_2$ contra la hipótesis alternativa $H_A: \bar{P}_1 \neq \bar{P}_2$.

Debido a que la T^2 es la generalización multivariada de la *t*-Student univariada, el valor de las tablas del estadístico *F* (con algunas modificaciones) se utiliza para probar la significancia del valor de T^2 de acuerdo a la siguiente equivalencia:

$$T_0^2 = \frac{3(N_1 + N_2 - 2)}{N_1 + N_2 - 4} F_{\alpha: 3, N_1 + N_2 - 4}$$

Finalmente se realizó la prueba de la T^2 de Hotelling (sensu Bernard, 1981) y la de razón de verosimilitud (Kimura 1980).

6. RESULTADOS

6.1 *Scomberomorus sierra*

6.1.1 *Diversidad genética de la región control del DNAm y filogenia de haplotipos*

El análisis de un fragmento de 648 pares de bases (pb) de la región control del DNA mitocondrial de *Scomberomorus sierra* resultó en altos valores de diversidad genética. En los 246 individuos estudiados fueron resueltos 153 sitios variables que consistieron de 59 transiciones y 10 transversiones que resultaron en 239 haplotipos únicos de los cuales 59 fueron singletons. De la misma forma, con base en el criterio de parsimonia se identificaron 99 sitios informativos con un promedio de diferencias nucleotídicas de 12.7. La diversidad haplotípica para el conjunto de las localidades (h) fue de 0.997 (± 0.0004) mientras que la nucleotídica se estimó en 0.01959 (± 0.00857) (Tabla 1). El alto número de haplotipos observados se relaciona en parte con la presencia de numerosas mutaciones consistentes de dos bases con un orden invertido en algunos individuos (doublets) para las posiciones 141-142 (AT-TA), 218-219 (TC-CT), 247-248 (GA-AG), 318-319 (GA-AG) y 476-477 (TC-CT).

Tabla 1. Variabilidad genética y parámetros del modelo de expansión demografía y espacial de *S. sierra*. Tamaño de muestra (N), número de haplotipos (nh), diversidad haplotípica (h) y nucleotídica (π), desviación estándar (SD), tiempo generacional desde la expansión (τ), tamaño efectivo de hembras antes (θ_0) y después (θ_1) de la expansión, tiempo desde la expansión en años (T). Rangos de T están dados en el intervalo de confianza al 95%.

Localidad	N	nh	Demográfica						Espacial			
			h (SD)	π (SD)	τ	T (IC-95%)	θ_0 (N_0)	θ_1 (N_1)	τ	T (IC-95%)	θ (N)	M (m)
SIN	43	42	0.999	0.0244	11.7	250,800	5.14	107.13	10.4	223,500	6.4	550.3
			(0.005)	(0.0097)		161,400-550,800	55,000	1.15×10^6		154,900-391,600	69,400	0.004
SIN-04	26	26	1.0	0.0076	5.0	108,300	0.0	99999	5.0	108,300	0.0007	99999
			(0.011)	(0.0036)		75,145-135,900	0.0	1.07×10^9		60,400-135,800	7.5	6,600
MICH	31	28	0.994	0.0144	10.6	228,300	0.01	51.54	8.9	191,800	1.5	94.2
			(0.01)	(0.0048)		138,500-292,400	128	552,300		119,800-274,700	16,500	0.003
OAX	50	48	0.998	0.0183	9.5	204,900	3.0	255.3	9.2	198,200	3.3	1251.9
			(0.004)	(0.0072)		143,500-327,100	32,418	2.7×10^6		142,500-280,700	35,900	0.02
CH	47	47	1.0	0.0214	13.4	287,200	1.7	105.96	12.0	258,500	3.0	2006.6
			(0.004)	(0.0082)		212,400-387,000	18,432	1.13×10^6		201,500-335,800	33,100	0.03
PE	49	49	1.0	0.0217	11.8	252,900	0.0	156.25	11.5	246,500	3.1	99999
			(0.004)	(0.0089)		168,700-289,800	0.0	1.68×10^6		189,000-337,00	33,800	1.5

La significancia de la variabilidad genética temporal fue evaluada comparando las estimaciones de Φ_{ST} y/o de heterogeneidad de frecuencias haplotípicas mediante pruebas exactas (Raymond y Rousset 1995) entre pares de colectas temporales. Dichas pruebas no resultaron en estimaciones significativas ni diferencias en las estimaciones de Φ_{ST} ni en la heterogeneidad de frecuencias entre ninguna de las comparaciones entre las colectas anuales de las localidades con excepción de la colecta Sinaloa 2004 (SIN04) la cual mostró diferencias significativas respecto de las otras colectas de la misma localidad (SIN03 y SIN08) incluso después de ajustar el nivel de significancia para pruebas múltiples mediante el método de Bonferroni ($\alpha = 0.05/3 = 0.0166$). Por tanto, las colectas temporales de Chiapas (2003 y 2004), Oaxaca (2003 y 2005) y Sinaloa (2003 y 2008), se sumaron para conformar las localidades respectivas (CH, OAX, SIN) mientras que Sinaloa 2004 fue considerada una localidad independiente (SIN04) para análisis posteriores al igual que las únicas colectas de Michoacán 2002 (MICH) y Perú 2007 (PE).

Tabla 2. Estimaciones de F_{ST} entre pares de poblaciones (bajo la diagonal) y sus respectivos valores de significancia (arriba de la diagonal).

	SIN	SIN04	MICH	OAX	CH	PE
SIN	--	<0.001	0.006	0.0008	0.049	0.032
SIN04	0.082	--	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
MICH	0.035	0.095	--	0.216	0.021	0.143
OAX	0.045	0.067	0.005	--	0.003	0.015
CH	0.015	0.078	0.028	0.033	--	0.216
PE	0.016	0.083	0.009	0.019	0.004	--

La filogenia reconstruida a partir de los haplotipos de frecuencia única resultó con un bajo soporte en la mayoría de las ramas y sin una clara relación con la distribución geográfica. No obstante que el árbol muestra una notoria ausencia de señal filogeográfica es posible identificar un clado divergente con un soporte del 85%, compuesto de haplotipos de las localidades de Chiapas y Perú, los sitios ubicados más hacia el sur de la zona de colecta en el Pacífico oriental (Fig. 12). Por su parte el haplotipo de *S. concolor* que fue utilizado como grupo externo, mostró una clara separación respecto de los haplotipos analizados y permitió estimar un tiempo de divergencia entre los linajes alrededor de los 500,000 años y cercano a los 3.0 millones de años para el proceso de divergencia que condujo a la separación de las especies *S. sierra* y *S. concolor*, estimación similar a la obtenida por Banford et al. (1999) de 2.4 millones de años.

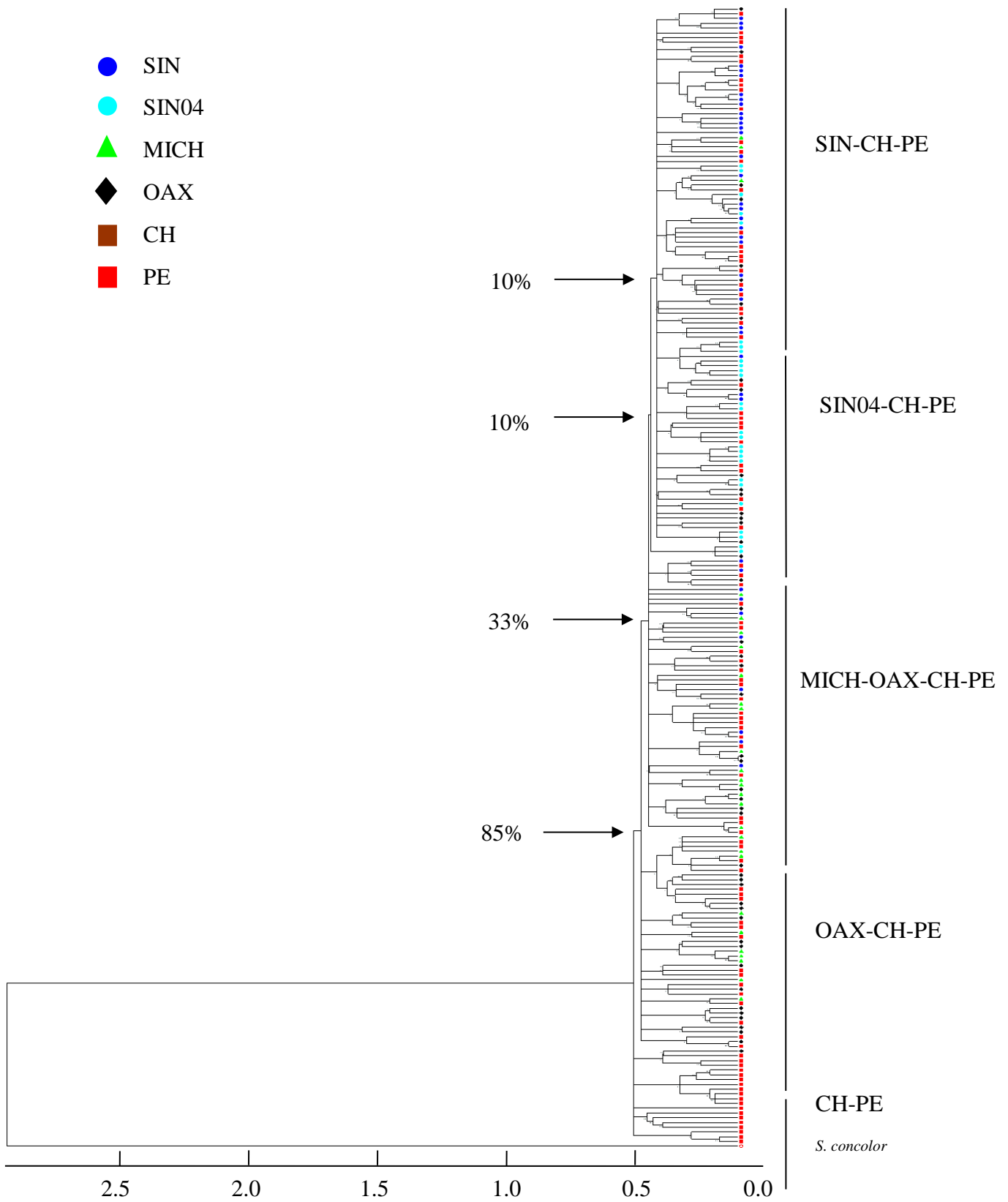


Figura 12. Filogenia de haplotipos de *S. sierra*, mediante Neighbor-joining utilizando 1000 réplicas de re-muestreo por bootstrap.

6.1.2 Estructura genética de las poblaciones

El resultado de las estimaciones de Φ_{ST} entre pares de poblaciones generó un patrón de diferenciación un tanto incoherente ya que se registraron algunas diferencias genéticas entre localidades próximas (MICH-SIN y OAX-CH) y similitud entre localidades lejanas (SIN-CH y SIN-PE) mismas que en el primer caso mostraron valores significativos, aunque éstas se revirtieron una vez aplicado el ajuste de Bonferroni ($\alpha=0.5/15=0.003$). Por otra parte, todas las comparaciones que involucraron a la localidad SIN04 mostraron valores significativos de divergencia genética que persistieron aún después del ajuste para pruebas múltiples (Tabla 2). No obstante lo anterior, algunos patrones de divergencia pudieron ser identificados de las estimaciones de Φ_{ST} entre pares de poblaciones. Las diferencias genéticas entre las localidades más alejadas Sinaloa y Perú, y entre éstas con Oaxaca, fueron consistentes con la existencia de tres principales regiones genéticamente distintas; Norte (SIN y MICH), centro (OAX y CH) y sur (PE). Lo anterior se refleja en las comparaciones que mostraron valores de Φ_{ST} persistentemente significativos de ambas muestras de Sinaloa en relación con Oaxaca y Perú (SIN-OAX, $\Phi_{ST}=0.045$ $P<0.001$; SIN04-OAX, $\Phi_{ST}=0.068$ $P<0.001$; SIN04-PE, $\Phi_{ST}=0.085$ $P<0.001$), y entre estas dos últimas (OAX-PE, $\Phi_{ST}=0.019$ $P=0.019$). En contraste, no fueron detectadas diferencias significativas entre Chiapas y Perú (CH-PE, $\Phi_{ST}=0.004$ $P=0.17$).

Con base en las regiones genéticamente diferenciadas se conformaron grupos para ser comparados mediante el análisis espacial de varianza molecular (SAMOVA). Dicho análisis obtuvo la mayor varianza con 4 grupos, dos de éstos formados por las poblaciones de la región norte (SIN, SIN04), un tercero con las poblaciones de OAX y MICH, mientras que el cuarto conformado por CH y PE. El resultado fue un valor significativo de la varianza debida a diferencias genéticas entre grupos ($\Phi_{CT}=0.034$; $P=0.031$) (Tabla 3). Por su parte las diferencias observadas entre regiones fueron confirmadas de las comparaciones entre poblaciones de los grupos conformados mediante la estimación de la varianza entre éstas ($\Phi_{SC}=0.004$; $P<0.001$).

El árbol construido a partir de las distancias linearizadas de Slatkin (mediante UPGMA) entre las localidades analizadas, resulta coincidente con los resultados anteriores:

la localidad SIN04 se separó claramente del resto de las localidades al tiempo que las localidades OAX-MICH y CH-PE formaron dos grupos con claras diferencias. Por su parte la localidad SIN se ubicó en una posición intermedia entre éstos últimos grupos (Fig. 13). Similarmente, un análisis con BAPS (Bayesian analysis of genetic population structure), resultó en la generación de dos grupos poblacionales que corresponden a las poblaciones de la región norte (SIN, SIN04), y otra central (MICH, OAX, CH) en tanto que la del sur contiene haplotipos de ambas zonas (Anexo 7).

Tabla 3. Análisis espacial de la varianza molecular (SAMOVA), entre las regiones norte (SIN, SIN04), centro (OAX, MICH) y sur (CH, PE), de las poblaciones de *S. sierra* en el Pacífico Oriental.

Fuente de variación	% de Variación	Índice de Fijación	Estadístico F	P
Entre Grupos	3.4	Φ_{CT}	0.034	0.031
Entre poblaciones dentro de los grupos	0.46	Φ_{SC}	0.0047	<0.001
Dentro de las poblaciones	96.14	Φ_{ST}	0.038	<0.001

6.1.3 Demografía histórica y aislamiento con migración

La distribución de la frecuencia del número de diferencias entre pares de secuencias mostró una distribución unimodal para todas las poblaciones analizadas (Fig. 14). De manera similar, la desviación de la suma de cuadrados (SSD) entre la distribución de “mismatches” observada y la esperada considerando el modelo de expansión demográfica, resultó en estimaciones no significativas en las localidades analizadas con excepción de la

muestra del Perú (Tabla 1) mientras que la prueba de neutralidad mediante el estadístico F de Fu, (2000), arrojó valores altos y significativos. En el caso de la *SSD* y las pruebas de neutralidad para el modelo de expansión espacial, estos mostraron valores no significativos en el primer caso y altamente significativos en el segundo resaltando un mejor ajuste de la distribución de mismatches” a una expansión del rango de distribución de la especie.

Considerando el modelo de expansión demográfica de Rogers y Harpending (1996) como responsable del patrón observado en la distribución de “mismatches”, ésta debió haber ocurrido hace aproximadamente 204,000-280,000 (media $245,000 \pm 30,200$) años atrás en las poblaciones analizadas con excepción de SIN04, la cual muestra que la expansión demográfica ocurrió hace 108,000 años (Tabla 1). Los valores del tamaño efectivo poblacional de hembras antes de la expansión (θ_0) para las poblaciones SIN04, MICH y PE fueron bajos y se ubicaron en un rango de 0 a 0.01 mientras que las estimaciones después de la expansión (θ_1) resultaron en estimaciones proporcionalmente distintas con un rango de valores de 51.5-99,999 siendo SIN04 la que mostró el valor mayor seguida de PE (156.2). En el caso de las localidades SIN, OAX y CH, los valores de θ_0 fueron mayores (rango 1.7-5.1) mientras que los de θ_1 fueron menores que en el caso anterior y se ubicaron en un rango de 5.1-255.3 (Tabla 1).

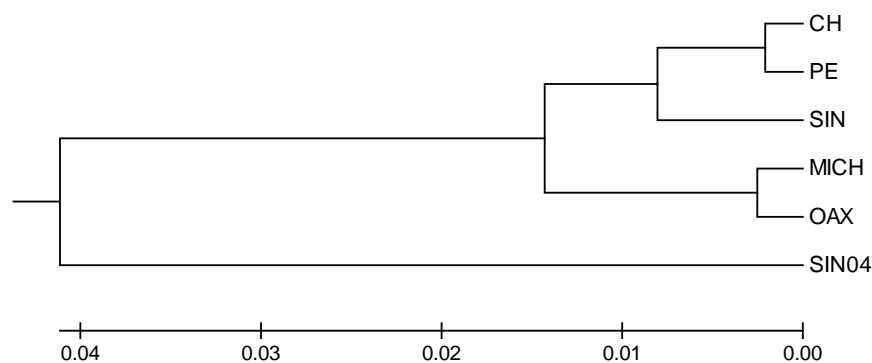


Figura 13.- Dendrograma obtenido mediante UPGMA utilizando el tiempo de divergencia entre poblaciones con base la distancia linealizada de Slatkin (1995), expresada en términos del tiempo de coalescencia entre linajes.

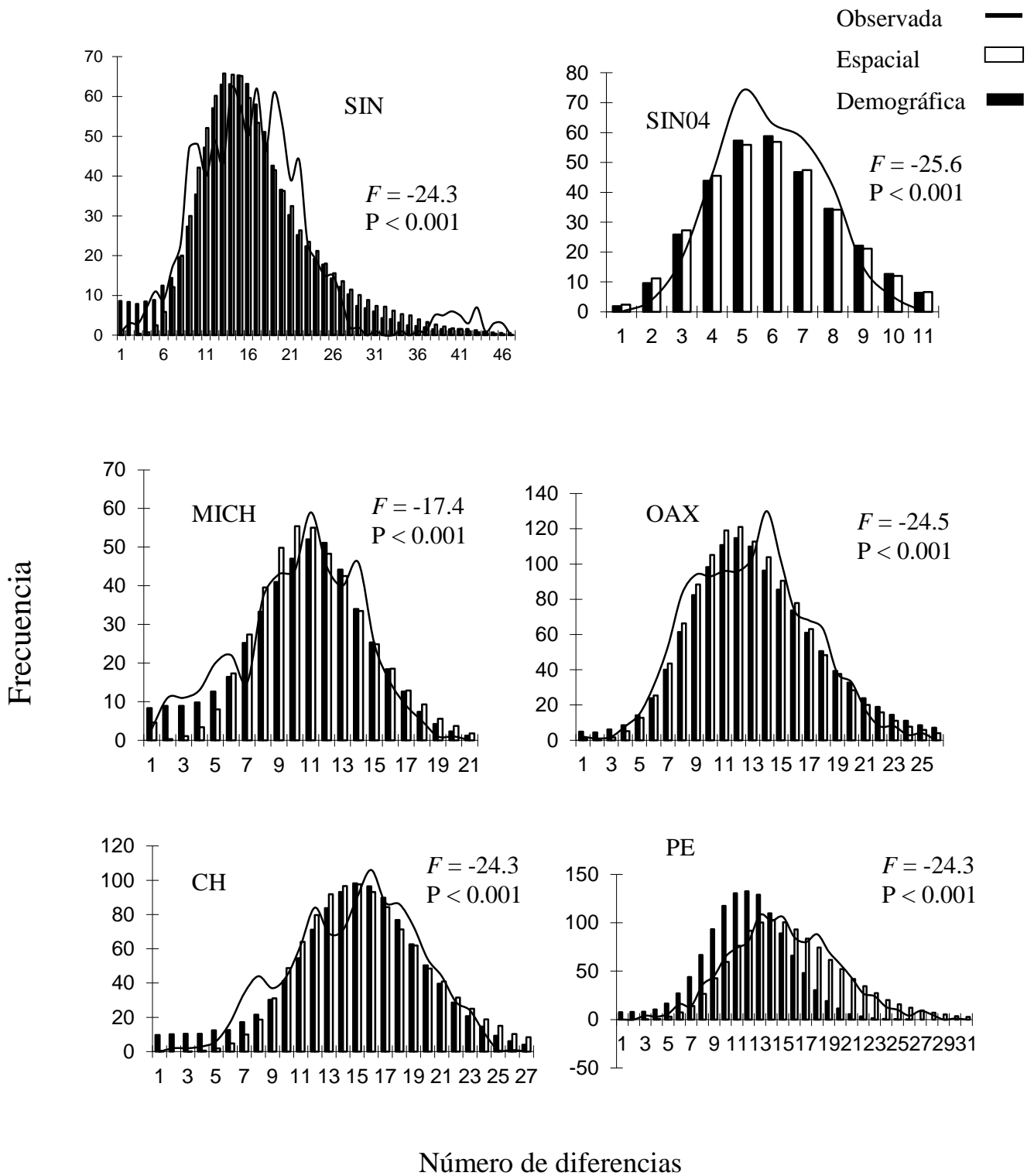


Figura 14. Distribución de frecuencias del número de diferencias entre pares de secuencias de las poblaciones de *S. sierra* analizadas de acuerdo al modelo de expansión demográfica y espacial.

Por otra parte, de acuerdo con el modelo de expansión espacial, ésta debió haber ocurrido en un tiempo similar aunque un tanto más reciente, hace aproximadamente 192,000-258,000 años (media $223,000 \pm 29,000$). La localidad SIN04 se caracterizó por presentar un valor menor del tiempo estimado de la expansión (108,000). Las estimaciones del tamaño efectivo de hembras antes de la expansión indican que esta ocurrió a partir de un número significativo de hembras ($N = 16,500-64,900$) y mediante una tasa de migración pequeña ($m = 0.003-1.5$). Por su parte, la muestra SIN04 mostró un patrón de expansión espacial contrastante originado por un tamaño efectivo de hembras reducido ($N = 7.5$) y una tasa de migración significativa (Tabla 1). Las estimaciones de *SSD* no mostraron desviaciones entre la distribución de mismatches observada y esperada, a diferencia de la expansión demográfica, por lo que el modelo de expansión espacial se ajustó mejor a la hora de explicar los patrones actuales de diversidad molecular observados.

Considerando el modelo completo contemplado en el IMA en modo M ($\theta_1 \neq \theta_2 \neq \theta_A$ and $m_1 \neq m_2$), los resultados mostraron en general notables diferencias en los parámetros tanto de flujo genético como en el tamaño efectivo de las poblaciones para todas las comparaciones realizadas. La probabilidad máxima de la distribución posterior de la tasa de migración, resultó en valores de cero o cercanos a cero para la mayoría de las comparaciones mientras que las estimaciones de tamaño efectivo poblacional mostraron diferencias importantes entre las comparaciones realizadas y respecto de la población ancestral. Lo anterior fue corroborado por las corridas en modo L del IMA2 en las cuales las pruebas de máxima verosimilitud fueron consistentes en rechazar el modelo completo para cada comparación al tiempo que coincidieron en mostrar baja o nula migración entre las poblaciones, así como diferencias notables entre las estimaciones del tamaño efectivo de las poblaciones (Tabla 4; Anexo 1). De manera general, las estimaciones de migración en términos de coalescencia (en tiempo histórico) mostraron valores de cero en las comparaciones de las localidades del norte, con respecto a las de la zona central y la del sur (PE) confirmando que la divergencia fue resultado de flujo genético restringido probablemente en dirección sur-norte, como resultado de la expansión de rango. En cambio, las comparaciones entre las poblaciones de la zona central y sur mostraron valores aunque pequeños, diferentes de cero (rango 0.304-9.3), sugiriendo algún grado de conectividad entre las poblaciones de ambas zonas. Respecto a las estimaciones del tamaño efectivo

poblacional (θ), en tanto que la población ancestral para cada comparación mostró sistemáticamente valores menores a los de aquellas de origen (rango 55-200.8), la muestra de SIN04 se caracterizó por mostrar valores menores al resto de las localidades (rango 135-655.7). Por el contrario, la población que consistentemente mostró los valores mayores de θ de las comparaciones realizadas fue la de Perú (promedio 10,000) y en general las de la zona centro (OAX y CH) en relación a las del norte (SIN, SIN04 y MICH).

Por su parte, las estimaciones del tiempo de divergencia resultaron notablemente menores a las del tiempo del ancestro común más reciente (*TMRCA*) y coincidentes en la mayoría de las comparaciones. Considerando la tasa mutacional de 3.6% por millón de años, para la región control del DNAm estudiada, la divergencia de las poblaciones de *S. sierra* en el Pacífico oriental ocurrió en un tiempo promedio de 132,800 años (rango; 56,000-172,000; *SD* 28,500) siendo el valor menor ($T = 56,000$) entre las poblaciones de SIN04-MICH, mientras que el valor mayor lo reporta la comparación entre SIN-CH ($T = 172,000$). Por su parte, a pesar de que el valor promedio ubica al *TMRCA* en 374,400 años, fue observada una notable variabilidad en las estimaciones mismas que se ubicaron en un rango de valores de 323,500 para la comparación entre SIN04-MICH a un valor estimado de 852,600 para la comparación entre SIN-OAX. Resulta notable que las comparaciones entre la localidad de SIN y el resto de las localidades fueron las que presentaron los valores mayores de *TMRCA* (promedio $834,700 \pm 13,700$), en relación al resto de las comparaciones (promedio $396,800 \pm 41,900$).

Tabla 4.- Valores de los parámetros estimados entre pares de poblaciones mediante IMA2.

Comparación	$TMRCA$	T	θ_1	θ_2	θ_A	$m_{1>2}$	$m_{2>1}$
SIN – SIN04	816,000	156,000	1035	135	105	0.035	0.005
SIN – MICH	828,000	150,000	862.7	314.2	107.4	0.0	0.037
SIN – OAX	852,600	128,000	987.3	2099.5	200.8	0.0	0.0
SIN – CH	836,400	172,000	1092.1	1092.1	100.3	0.035	0.091
SIN – PE	840,500	159,000	971.4	10000	160.7	0.0	0.087
SIN04 – MICH	323,500	56,000	677.5	433.7	61.9	0.04	0.0
SIN04 – OAX	340,000	113,000	286.7	2030.4	65.2	0.0	0.03
SIN04 – CH	356,100	157,000	197.9	1379.0	55.0	0.0	0.0
SIN04 – PE	413,100	133,700	181.9	10000	110.0	0.0	0.0
MICH – OAX	417,100	109,200	452.5	2276.9	76.3	0.0	0.25
MICH – CH	417,200	119,500	619.6	1565.6	111.0	0.0	0.0
MICH – PE	437,500	115,000	566.4	10000	123.1	0.0	0.07
OAX – CH	397,000	149,500	3381.4	1084.2	78.4	0.304	0.0
OAX – PE	425,300	138,500	6173.4	10000	152.7	0.0	9.3
CH – PE	441,600	135,700	1954.2	10000	133.5	0.0	0.515

$TMRCA$ = Tiempo desde el ancestro común más reciente, T = Tiempo de divergencia, θ_1 , θ_2 y θ_A = Tamaño efectivo de hembras en la población 1, 2 y ancestral respectivamente, $m_{1>2}$ y $m_{2>1}$ = número de migrantes de la población 1 a 2 y 2 a 1 respectivamente.

6.1.4 Parámetros biológicos

Relación Talla-Peso

En las costas de Mazatlán Sinaloa se colectó, de agosto del 2004 al mes de abril del 2005, una muestra de 183 ejemplares cuyas longitudes de talla máxima oscilaron entre 260 y 540 mm y una talla media de 358 mm, un peso total que osciló entre 100 a 1050 gr con un valor medio de 283 g.

Para la zona de Chiapas la muestra consistió de 154 individuos de *S. sierra* que se capturaron entre los meses de octubre del 2005 a marzo del 2006, con organismos que presentaron longitudes entre 310 y 680 mm y una talla promedio de 520 ± 0.5 mm de longitud total. Su peso fluctuó de los 127 a los 1610 g y un promedio de $700 \text{ g} \pm 1 \text{ g}$ sin eviscerar. Los machos en general presentaron tallas y pesos menores; en las hembras se registró una talla mínima de 290 mm y una máxima de 680 mm en comparación con los machos cuya talla mínima y máxima fue de 310 y 605 mm, respectivamente (Tabla 5).

Tabla 5. Longitud (L) y Peso (P) mínimos, máximos y promedio de *S. sierra* para cada zona expresadas en mm y g respectivamente.

Zona	L _{MÍN.}	L _{MÁX.}	L _{PROM.}	P _{MÍN.}	P _{MÁX.}	P _{PROM.}
Mazatlán	240	540	358	100	1050	283
Chiapas	290	680	520	127	1610	700

Para la zona de Chiapas se determinó el sexo de 154 organismos registrándose 79 machos y 75 hembras que resultó en una proporción de sexos de 1:1.05. Los datos se analizaron mediante la prueba de Chi-cuadrado (X^2) mostrando que la proporción entre machos y hembras no es significativamente diferente de la razón 1:1 ($p > 0.05$).

La observación del estado de madurez gonádica en hembras resultó en 5 individuos en fase de inmadurez con ovocitos transparentes e imperceptibles a simple vista; 64 en proceso de maduración, en donde los ovarios ocuparon la mitad de la cavidad abdominal y los ovocitos se apreciaron a simple vista; 65 maduros e iniciando en proceso de desove, la gónada ocupa toda la cavidad abdominal y al presionar fluyeron ovocitos hidratados; 15 desovados con gónadas flácidas, y 6 en reposo con gónadas contraídas y algunos ovocitos en el tejido (escala de madurez según Holden y Raitt. 1975).

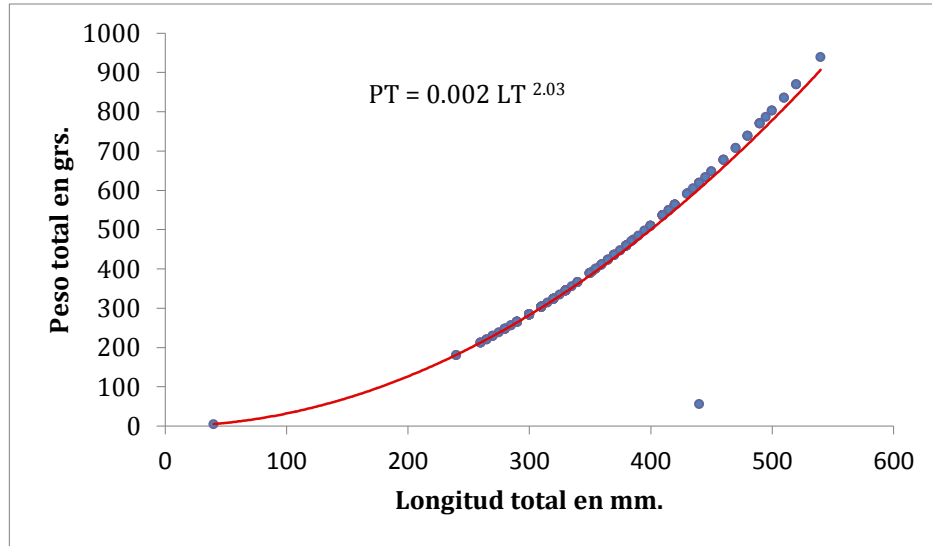
Relación Peso-Longitud

Para establecer la relación peso-longitud se estimó una ecuación común para ambos sexos por área de estudio. En Mazatlán dicha relación quedó representada por $P_T = 0.002 L_T^{2.03}$. Al aplicar una prueba de *t-student*, ésta resultó significativa ($P \leq 0.05$) con respecto al coeficiente b. Lo anterior y considerando la pendiente de la curva y también que la estimación con un valor del exponente fue menor a tres, indica que el crecimiento de los organismos en esta zona es de tipo alométrico. Para Chiapas la ecuación mostró los siguientes valores: $P_T = 0.0008 L_T^{2.23}$, en tanto que la prueba estadística no fue significativa ($P > 0.05$) y el exponente menor de 3 por lo que el crecimiento en esta localidad es de tipo isométrico, es decir el incremento de peso y talla es proporcional (Tabla 6; Figura 15).

Tabla 6. Parámetros de la relación peso- longitud de *S. sierra* en las dos localidades de estudio.

ZONA / parámetros	a	b	r	n
Mazatlán	0.002	2.03	0.84	186
Chiapas	0.001	2.23	0.86	154

A



B

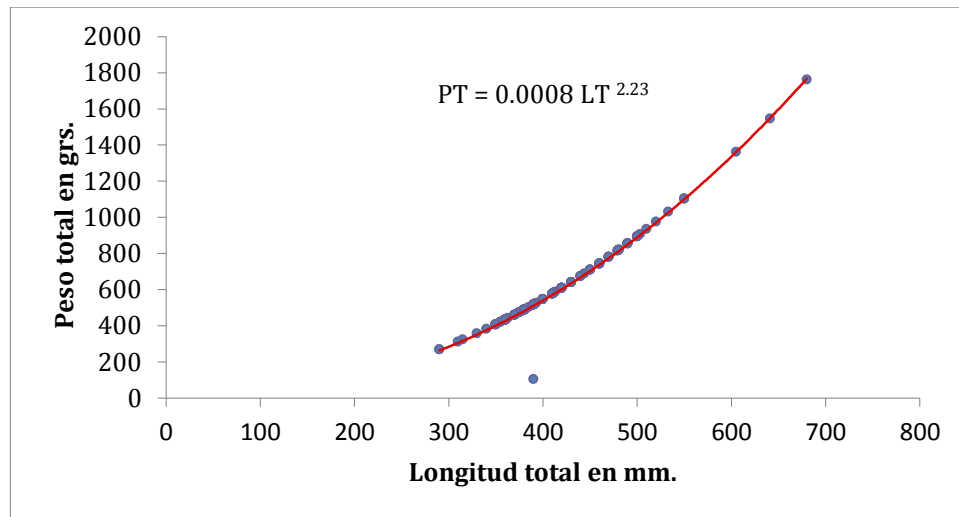


Fig.15. Relación peso- longitud en las poblaciones de *S. sierra* en Mazatlán (A) y Chiapas (B).

Estimación de la edad

Se analizaron un total de 155 pares de otolitos para la zona de Chiapas y 188 para Mazatlán mediante un registro de consenso de dos observadores. Se apreciaron las bandas de crecimiento con claridad y sin dificultad de definición tomando un anillo por año, con base en la temporalidad anual de la deposición de las marcas de crecimiento observadas en *S. cavalla*, *S. maculatus* y *S. commerson* (Johnson *et al.*, 1983; Schmidt *et al.*, 1993; Ballagh

et al., 2006), así como por los estudios en *S. sierra* respecto al porcentaje de bordes opacos y de incrementos del ancho de los otolitos (Medina-Gómez, 2006; López-Murúa, 2010). De esta forma se identificaron 6 grupos de edad para Mazatlán entre las tallas de 220 y 588 mm y 7 para el área de Chiapas entre 300 y 708 mm.

Tabla 7 .Número de ejemplares y tallas observadas por grupo de edad para cada zona.

EDAD	Mazatlán.	Talla obs.	Chiapas	Talla obs.
1	28	220	16	190
2	71	315	64	322
3	47	370	33	407
4	18	440	30	512
5	17	502	8	600
6	7	580	2	690
7			1	708
Total	188		155	

Para Mazatlán al igual que Chiapas, el grupo de edad con mayor incidencia de ejemplares fue el que corresponde a la edad dos, seguidos de la edad tres lo que sugiere que en las capturas están mejor representados los organismos más jóvenes. Los organismos en las edades 6 y 7 para ambas zonas fueron escasos. (Tabla 7).

Estimación de los parámetros de von Bertalanffy

Los parámetros de crecimiento individual obtenidos por el método de Ford-Walford para ambos sexos se muestran en la Tabla 8. El valor de la talla asintótica ($L_{\infty} = 859.9$ mm) para los ejemplares de *S. sierra* en la zona de Chiapas fue más alto en comparación con Mazatlán al igual que el valor de t_0 mismo que resultó ligeramente mayor para la Chiapas. No obstante lo anterior, el valor de la tasa de crecimiento para Mazatlán (k) se observó con una unidad por arriba de la obtenida en Chiapas (Tabla 8).

Tabla 8. Constantes de crecimiento para la ecuación de crecimiento de Bertalanffy en cada zona.

ZONA / parámetros	L_{∞}	k	t_0
Mazatlán	753.3	0.22	- 0.11
Chiapas	859.9	0.21	- 0.19

Las ecuaciones que describen el crecimiento quedan expresadas de la siguiente forma:

$$\text{Para } S. \text{ sierra en Mazatlán } L_T = 753 (1 - e^{-0.22 (t-0.11)})$$

$$\text{Para } S. \text{ sierra en Chiapas } L_T = 859 (1 - e^{-0.21 (t-0.19)})$$

Esta ecuación muestra la tendencia con la que se incrementa la talla del cuerpo con relación a edad, se puede observar que aun cuando se trata de individuos de la misma especie, los que se distribuyen en la zona de Chiapas alcanzan tallas mayores a la misma edad.

Respecto a Mazatlán, en la edad 0 no se determinó la longitud, ya que esas tallas no estuvieron presentes en la captura por el arte de pesca y tamaño de la malla. Sin embargo se puede observar que en las primeras fases del desarrollo, el crecimiento se *S. sierra*) en la edad 1 la especie alcanza los 20 cm, por lo que en las etapas juveniles o de inmadurez alcanzan los 30 cm (2 años), los organismos en la zona de Chiapas alcanzan tallas mayores representando la mayor parte de los organismos capturados.

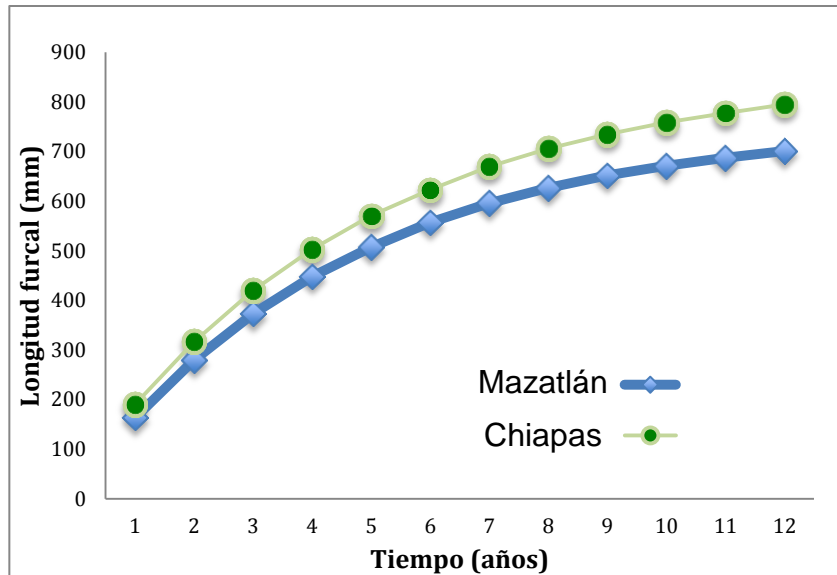


Fig. 16. Curvas de crecimiento de von Bertalanffy para *S. sierra* en Mazatlán y Chiapas

En lo que respecta a la comparación de curvas de crecimiento por medio de la comparación simultánea de Hotelling entre las poblaciones de Mazatlán y Chiapas, ésta marcó una diferencia altamente significativa en la que en primer lugar se destaca la L_{∞} , seguida por la t_0 y finalmente las K 's (Figura 16; Tabla 9).

La prueba de razón de verosimilitud señaló una diferencia en la estimación de los tres parámetros, de nuevo la causa principal de diferencia es la L_{∞} , seguida de la t_0 y finalmente la K (Tablas 9 y 10).

Tabla 9. Matriz de salida de la prueba de Hotelling, para *S. sierra*, del programa EDK2000 Versión 1.0 (Isaías Salgado, 2005).

Matriz S			Matriz S inversa		
1.1283773	-0.0009164	-0.00524874	9.43546347	13401.2523	-501.855519
	8.622 e ⁻⁰⁷	5.793 e ⁻⁰⁶		22835556.3	-1105936.85
		0.00005602			85200.5165
-108.6906			0.0115	0.0978 = [P ₁ - P ₂]'	
T ² = 5.393e+05		T ² -0.01: 3,20 = 16.2960		F _{0.01: 3,20} = 4.9382	
Intervalo de confianza 99 %				F Critica	
-110.4412	<= L _∞ 1 - L _∞ 2	<= -106.9400	19035.6176		
0.0100	<= K1 - K2	<= 0.0131	280.6622		
0.0854	<= t ₀ 1 - t ₀ 2	<= 0.1101	310.3263		

Tabla 10. Prueba de Likelihood comparando dos poblaciones Mazatlán y Chiapas *de S. sierra* con la función de crecimiento von Bertalanffy.

Limitaciones Lineales	Modelo	RSS	PLR	Grados de Libertad	P
Ninguno	$l_{t1} = 753.01[1 - \{-0.220(t+0.106)\}]$ $l_{t2} = 861.70[1 - \{-0.208(t+0.204)\}]$	10.06			
$L_{i1} = L_{i2}$ $K_1 = K_2$ $t_{01} = t_{02}$	$l_{tt} = 807.19 [1 - \{-0.214(t+0.157)\}]$	29802.2	191.86	3	0.000
$L_{i1} = L_{i2}$	$l_{t1} = 829.21[1 - \{-0.165(t+0.491)\}]$ $l_{t2} = 829.21[1 - \{-0.235(t+0.062)\}]$	2557.4	132.93	1	0.000
$K_1 = K_2$	$l_{t1}=759.30[1 - \{-0.213(t+0.148)\}]$ $l_{t2}=855.79[1 - \{-0.213(t+0.168)\}]$	52.8	39.80	1	0.000
$t_{01} = t_{02}$	$l_{t1}=757.66[1 - \{-0.214(t+0.160)\}]$ $l_{t2}=857.28[1 - \{-0.213(t+0.160)\}]$	57.2	41.74	1	0.000

6.2 *Scomberomorus concolor*

6.2.1 Diversidad genética de la región control del DNAm y filogenia de haplotipos

El análisis de un fragmento de 702 pares de bases de la región control del DNA mitocondrial de *S. concolor* resultó en valores de diversidad genética inclusive más altos que los de *S. sierra*. En los 231 individuos estudiados fueron resueltos 198 sitios variables que consistieron de 178 transiciones y 43 transversiones que resultaron en 239 haplotipos únicos de los cuales 59 fueron haplotipos resultantes de una sola sustitución (o “singletones”). De la misma forma, con base en el criterio de parsimonia se identificaron 146 sitios informativos con un promedio de diferencias nucleotídicas de 20.7. La diversidad haplotípica para el

conjunto de las localidades (h) fue de 0.997 (± 0.0004) mientras que la nucleotídica se estimó en 0.01959 (± 0.00857 ; Tabla 11). Al igual que en *S. sierra*, no obstante que se presentaron numerosos haplotipos con mutaciones dobles, estos no consistieron de bases invertidas (doublets). Este tipo de sustituciones se presentaron en los sitios 72-73, 85-86, 190-191, 278-279, 321-322, 381-382, 475-476 y 645-646.

Respecto de la evaluación de diferencias temporales entre colectas de algunas localidades y a diferencia de *S. sierra*, ninguna comparación resultó significativa confirmando la homogeneidad genética temporal de los muestreos. Por tal razón, las secuencias de localidades con muestras temporales fueron consideradas como una sola para los análisis subsecuentes (Tabla 12). De la misma forma, con base en el análisis de Φ_{ST} entre pares de poblaciones, las localidades muestreadas fueron agrupadas en la zona del alto golfo (GC_{ALTO}) y la región central (GC_{CENTRO}) para los análisis filogenéticos, de estructura poblacional, demografía histórica y de coalescencia.

La filogenia de los haplotipos reconstruida mediante Neighbor-joining, mostró un arreglo de haplotipos con soportes bajos y sin una relación clara con la distribución geográfica. No obstante que se observan algunos clados, estos resultaron en un incipiente soporte estadístico y no mostraron una clara regionalización de los haplotipos (Fig. 17). Por su parte, los haplotipos correspondientes a *S. sierra* y *S. cavalla* se separaron en forma clara del resto de las secuencias.

Por su parte, el arreglo de haplotipos en el árbol no enraizado de “Neighbor-joining” mostró la presencia de dos grupos de haplotipos altamente divergentes denominados Clados I y II, con un número promedio de diferencias de 8.2 separados por un haplotipo intermedio (*Sc137*) por un total de 28 sustituciones que corresponden (Fig. 18). Ambos grupos se encuentran formados por múltiples subgrupos con un arreglo de los haplotipos en forma de estrella conectados por ramas largas. El clado I contiene 48 de los 231 individuos analizados (20.7%), mientras que el haplogrupo II contiene el resto (183) de los individuos analizados. Cabe destacar que no se observa un arreglo de los haplotipos relacionado con alguno de los haplogrupos o con la ubicación geográfica de los individuos.

Tabla 11.- Variabilidad genética y parámetros del modelo de expansión demografía y espacial de la región control del DNAm_t de *S. concolor*. Tamaño de muestra (N), número de haplotipos (nh), diversidad haplotípica (h), diversidad nucleotídica (π), desviación estándar (SD), tiempo desde la expansión en años (T). Rangos de T están dados en el intervalo de confianza al 95%.

		Localidad						
		HT	GY	BK	LB	PÑ	CL	SF
Variabilidad Genética	N	16	37	27	23	52	24	52
	nh	15	35	27	23	52	22	52
	h	0.992	0.997	1.0	1.0	1.0	0.993	1.0
	(SD)	(0.025)	(0.007)	(0.015)	(0.012)	(0.004)	(0.014)	(0.004)
	π	0.0302	0.0297	0.0301	0.0271	0.0298	0.0281	0.0305
	(SD)	(0.0158)	(0.0149)	(0.015)	(0.0139)	(0.0148)	(0.0143)	(0.0152)
Demográfica	τ	24.1	22.4	25.5	14.5	26.1	25.3	24.7
	T (Ky)	490.4	455.8	518.9	295.0	531.1	514.8	502.4
	(CI-95%)	356.1-561.7	323.5-773.3	347.9-630.8	197.4-704.1	321.5-622.7	207.5-616.6	350.0-586.0
	θ_0	0.004	3.07	0.0	7.4	0.005	0.0	0.0
	N_0	40.7	31,200	0.0	75,300	50.8	0.0	0.0
	θ_1	129.7	66.43	78.8	173.4	60.9	64.8	112.9
	N_1	1.32×10^6	6.75×10^5	8.02×10^5	1.76×10^6	6.19×10^5	6.59×10^5	1.14×10^6

Espacial	τ	23.8	18.8	21.4	13.5	20.5	20.9	23.3
	T (Ky)	484.3	382.6	435.5	274.7	417.1	425.3	474.1
	(CI-95%)	370.3-547.4	258.5-520.9	365.1-541.3	203.5-582.0	331.7-531.1	333.7-555.5	417.2-527.0
	θ	0.08	8.17	4.6	8.7	6.7	5.4	1.1
	N	814	83,100	46,800	88,500	68,100	54,900	11,200
	M	75.1	218.29	289.6	99,999	266.4	103.5	171.3
	m	0.05	0.0013	0.003	0.58	0.002	0.0009	0.008
Neutralidad	D	-0.887	-0.667	-1.028	-1.092	-1.058	-0.679	-1.029
Raggedness	r	0.054	0.003	0.005	0.009	0.002	0.010	0.003

D= Índice de neutralidad de Tajima

R = Índice de raggedness

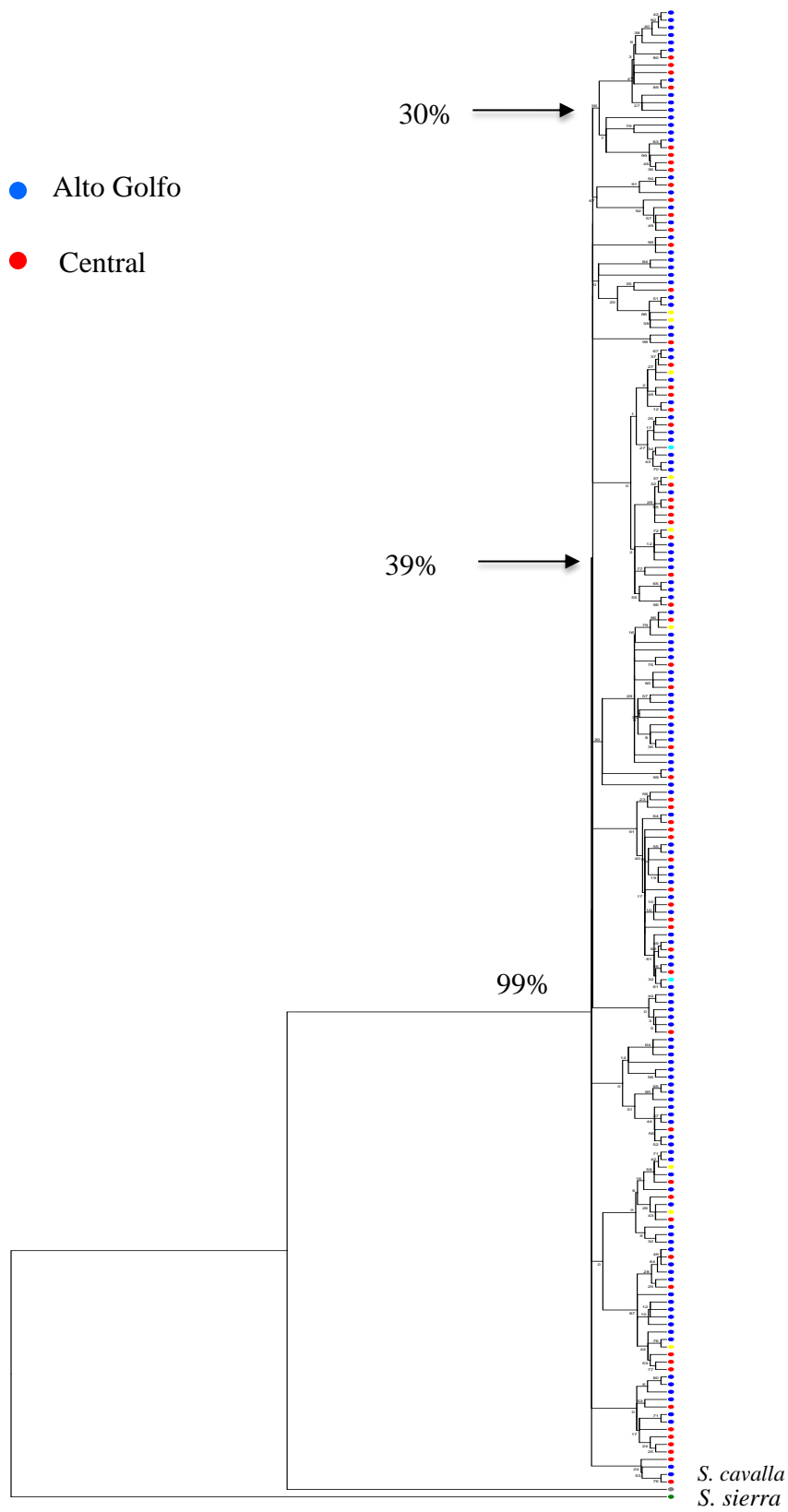


Figura 17.- Filogenia de haplotipos de *S. concolor*, mediante Neighbor-joining utilizando 1000 réplicas de re-muestreo por bootstrap.

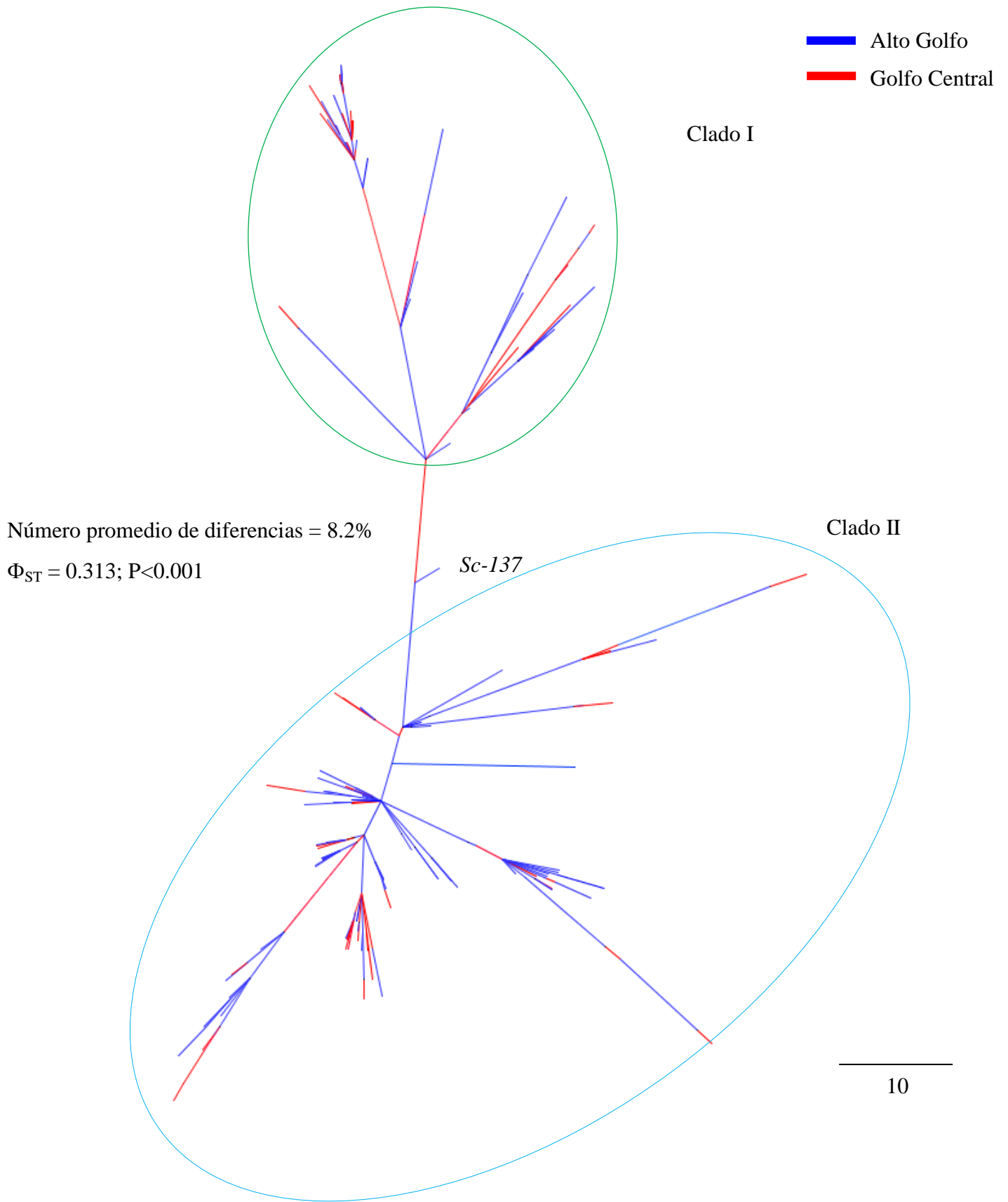


Figura 18. Árbol NJ no enraizado con las secuencias de *S. concolor* del Golfo de California

6.2.2 Estructura genética de las poblaciones

La evaluación de la diferenciación genética entre las localidades analizadas se realizó mediante estimaciones de Φ_{ST} entre pares de muestras (Tabla 12). De las comparaciones realizadas ninguna mostró valores significativos con excepción de la comparación entre las muestras de Puerto Libertad (LB) y San Felipe (SF) ($\Phi_{ST} = 0.028$; $P = 0.033$), misma que después de la corrección secuencial de Bonferroni dejó de ser significativa ($\alpha = 0.5/21 = 0.0238$).

Tabla 12.- Estimaciones de Φ_{ST} entre pares de localidades (abajo de la diagonal) y sus respectivos valores de significancia (arriba de la diagonal).

	HT	GY	BK	LB	PÑ	CL	SF
HT	--	0.911	0.608	0.141	0.527	0.714	0.995
GY	-0.020	--	0.748	0.111	0.614	0.467	0.619
BK	-0.009	-0.009	--	0.401	0.858	0.968	0.714
LB	0.009	0.016	0.0004	--	0.503	0.613	0.033
PÑ	-0.005	-0.004	-0.0104	-0.003	--	0.814	0.218
CL	-0.014	-0.002	-0.0204	-0.008	-0.010	--	518
SF	-0.024	-0.004	-0.0025	0.028	0.0043	-0.003	--

Una vez confirmada la ausencia de diferencias genéticas tanto temporales como espaciales, las muestras se agruparon en las regiones del alto golfo y central con el fin de identificar algún patrón genético o demográfico que refleje la historia evolutiva de las poblaciones. El AMOVA entre dichas regiones mostró un componente de varianza entre grupos muy reducido ($\Phi_{CT} = -0.003$; $P = 0.77$), similar al componente de las poblaciones entre grupos ($\Phi_{SC} = -0.0011$; $P = 0.52$) mientras que el componente de las poblaciones dentro de los grupos, mostró un valor notablemente alto aunque no significativo ($\Phi_{ST} = -0.0038$; $P = 0.67$).

Sin embargo, al correr la base de datos incorporando la ubicación geográfica de las muestras mediante el protocolo sugerido en el SAMOVA, el resultado mostró diferencias significativas cuando las muestras se organizaron en tres, cuatro y cinco grupos, siendo el agrupamiento con el mayor valor de significancia el correspondiente a cuatro grupos (Tabla 13). No obstante, el agrupamiento sugerido no guarda concordancia con la ubicación y proximidad de las muestras al considerar un primer grupo con las localidades CL, PÑ y BK, un segundo grupo conformado por SF y HT y el tercer y cuarto grupo constituido únicamente por las localidades GY y LB respectivamente.

Por su parte, la estimación de Φ_{ST} entre los Clados I y II resultó altamente significativo como era de esperarse ($\Phi_{ST} = 0.314$; $P < 0.001$) dado el gran número de nucleótidos que los separa. No obstante, cada clado se encuentra constituido por una mezcla de haplotipos correspondientes a las regiones del alto golfo y la central por lo que no se observa una señal filogeográfica clara.

Tabla 13. Análisis espacial de la varianza molecular (SAMOVA), del agrupamiento resultante entre las poblaciones de *S. concolor* en el golfo de California.

Fuente de variación	% de Variación	Índice de Fijación	Estadístico F	P
Entre Grupos	1.51	Φ_{CT}	0.015	0.0019
Entre poblaciones dentro de los grupos	-1.5	Φ_{SC}	-0.015	0.533
Dentro de las poblaciones	99.9	Φ_{ST}	0.00007	0.68

El análisis en BAPS, generó una k consistente de cinco posibles poblaciones cada una de estas con una composición aleatoria de haplotipos poco relacionada con la ubicación de las localidades analizadas (Anexo 7)

6.2.3 Demografía histórica y aislamiento con migración

La distribución de la frecuencia del número de sustituciones nucleotídicas muestra una curva bimodal en ambas regiones del golfo de California con un número de 9 y 11 diferencias para la región central y alta del golfo en una de las modas, y un número de 24 y 25 diferencias en la segunda moda para la región central y alta del golfo respectivamente (Fig. 19). Por su parte ni la desviación de la suma de cuadrados (*SSD*) entre la distribución de “mismatches” observada y la esperada ni el índice de “raggedness” para evaluar la suavidad de la curva de distribución considerando el modelo de expansión demográfica resultaron en desviaciones significativas para ambas regiones del golfo ($P > 0.05$). En contraste y considerando el modelo de expansión espacial, ambas regiones mostraron desviaciones significativas de la suma de cuadrados en la distribución de “mismatches” entre la distribución observada y esperada, al igual que el índice de “raggedness”. Respecto de las pruebas de neutralidad, tanto la región central ($P = 0.003$) como la del alto golfo ($P < 0.001$) mostraron desviaciones significativas de la neutralidad (Tabla 14). Las desviaciones tanto de la suma de cuadrados como de la neutralidad en la variación genética, son consistentes con la distribución bimodal que muestran los haplotipos. En ambas regiones el número de diferencias de la primera moda es de 9 en tanto que la segunda muestra el máximo valor de diferencias en 24 (Figura 19). La distribución bimodal de los haplotipos resulta consistente con poblaciones en equilibrio que han atravesado por múltiples eventos de expansión, sin embargo es posible atribuirles también a la presencia de los dos clados divergentes, mismos que podrían haberse originado por procesos de aislamiento y/o colonización seguido de contacto secundario.

Considerando la tasa mutacional estimada de 3.6% por millón de años, la expansión demográfica tuvo lugar hace 421,200 años (IC 95%; 343,900-600,300) para la región del alto golfo, en tanto que para la región central la expansión ocurrió hace 508,800 años (IC 95%; 327,600-602,300). Por su parte, la expansión espacial fue más reciente y pudo haber tenido lugar hace aproximadamente 421,200 años (IC 95%; 352,000-508,700) para la región del alto Golfo y hace 411,000 años (IC 95%; 333,700-518,900). La expansión ya sea demográfica o espacial, coincide en ambos casos con el periodo interglacial Günz-Mindel (390,000 años atrás) que fue precedido por la glaciación de Kansas la cual tuvo lugar hace aproximadamente 580,000 años (Hallberg, 1986) y en la cual la temperatura superficial del

agua mantuvo condiciones adecuadas para la proliferación de las poblaciones de especies pelágicas en el Pacífico oriental debido al restablecimiento de las zonas de alta productividad.

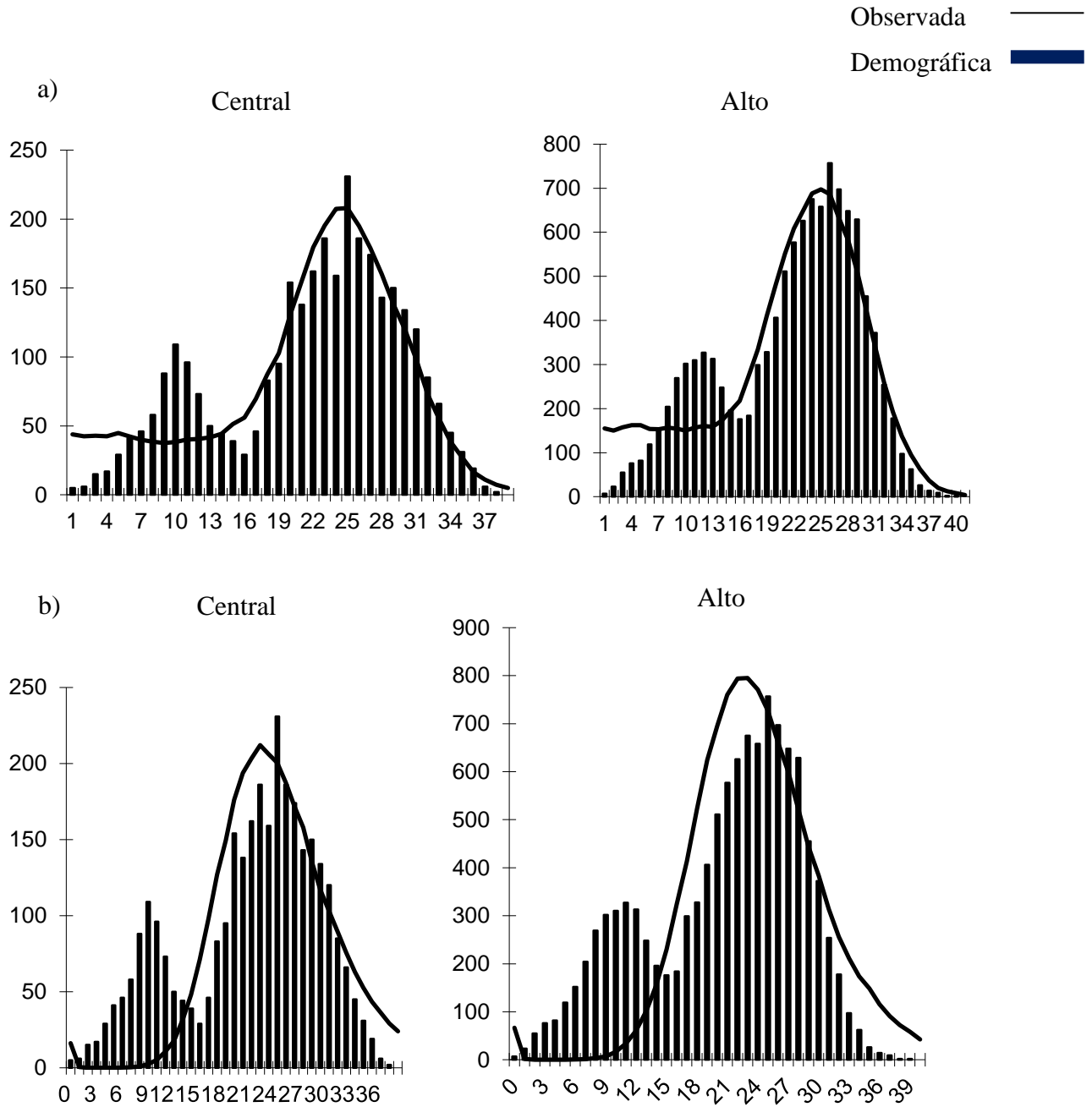


Figura 19.- Distribución de frecuencias del número de diferencias entre pares de secuencias de las poblaciones de *S. concolor* analizadas de acuerdo al modelo de expansión demográfica y espacial para la región norte y centro del golfo de California.

Por su parte, la expansión espacial fue similar en ambas regiones del Golfo probablemente ocurrió en un tiempo más reciente hace aproximadamente 411,000-421,000 años atrás aunque dentro del periodo interglacial de Günz-Mindel. No obstante de que se observa una distribución bimodal, similar a la expansión demográfica, la falta de ajuste al modelo debido a la desviación de la suma de cuadrados, obedece a que en la distribución espacial, a diferencia de la demográfica, se observa un desfase de una a dos diferencias menos en la distribución del número de las mismas (Fig. 18).

Debido a la existencia de dos haplogrupos conformando la arquitectura genética de *S. concolor* y por la ausencia de heterogeneidad genética entre ambas regiones en el Golfo de California, fueron obtenidos los parámetros demográficos para cada uno de los haplogrupos con el fin de analizar a mayor detalle la historia demográfica relacionada con procesos de colonización de nuevas áreas o aislamiento genético con posterior contacto secundario (Tabla 14).

Aunque los haplogrupos mostraron estimaciones similares de diversidad en términos de h , π y θ_k , se observaron diferencias importantes en la demografía histórica ya que la estimación de τ del haplogrupo I resultó tres veces más grande (24.33) que la del haplogrupo II (8.33). Considerando la tasa mutacional estimada del 3.6%, la edad de estos haplogrupos puede ser estimada en 507,900 años para el haplogrupo I mientras que la edad del haplogrupo II se estima en 170,100 años. Las desviaciones de la neutralidad, así como el ajuste a la suma de cuadrados (*SSD*) entre la distribución de “mismatches” y la notable diferencia entre la estimación del tamaño efectivo de las poblaciones antes ($\theta_0 = 12.3$) y después de la expansión ($\theta_1 = 540.3$), fueron coincidentes con el modelo de expansión poblacional para el haplogrupo II. En contraste, el haplogrupo I no mostró desviaciones significativas a la neutralidad y una diferencia discreta entre el tamaño efectivo poblacional antes ($\theta_0 = 0.005$) y después de la expansión ($\theta_1 = 49.0$) en coincidencia con un escenario de estabilidad. Incluso las gráficas que muestran las fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones con respecto al tiempo (skyline) obtenidas mediante Beast (Drummond y Rambaut 2007), muestran patrones distintos entre los ambos clados (Anexo ¿?). Mientras que en el haplogrupo I hay una tendencia sostenida de crecimiento a partir de los 200,000 años, el haplogrupo II muestra la misma tendencia (aunque un tanto más pronunciada),

seguida de estabilización y un nuevo incremento pronunciado a partir de los 80,000-90,000 años y otra estabilización en los últimos 40,000 años.

Por su parte, los resultados del IMA en modo M y considerando el modelo completo ($\theta_1 \neq \theta_2 \neq \theta_A$ and $m_1 \neq m_2$), mostraron que la distribución posterior de la probabilidad para los diferentes parámetros resultó en valores diferentes de cero para la migración (m) junto con diferencias en el tamaño efectivo de las poblaciones (θ), especialmente de la población ancestral. Por su parte, las corridas en modo L, fueron consistentes en apoyar las estimaciones de m diferentes de cero así como las diferencias en el tamaño efectivo de la población ancestral. Las pruebas de máxima verosimilitud para cada uno de los 24 modelos de las corridas en modo L coincidieron en sustentar un modelo con migración entre las regiones del alto y centro del Golfo de California y diferencias notables del tamaño efectivo poblacional con respecto al de la población ancestral. El modelo con mayor soporte estadístico consistió de migración en términos de coalescencia (en escala histórica) cero de la población del alto Golfo a la central y mayor flujo genético, aunque modesto, en la dirección contraria ($m_{central-norte} = 0.624$). El modelo seleccionado mostró valores significativos del parámetro θ para ambas poblaciones ($\theta_{norte} = 4225$; $\theta_{central} = 2467$) mientras que el valor de la población ancestral fue notablemente menor ($\theta_{ancestral} = 419.4$). Considerando la tasa mutacional del 3.6% por millón de años y un tiempo generacional de 2 años, dichos valores corresponden a estimaciones de N_e de 21.5×10^6 hembras para la población del alto Golfo, 12.5×10^6 para la central, y de 2.1×10^6 para la ancestral, respectivamente (Tabla 15; Anexo 2).

Tabla 14. Variabilidad genética y parámetros del modelo de expansión demográfica y espacial de la región control del DNAm_t de *S. concolor* para las regiones del alto Golfo y la Central, y de los Clados I y II observados.

		Norte	Central	Todas	Clado I	Clado II
Diversidad Genética	N	151	80	231	67	164
	nh	144	75	212	61	151
	h	0.999	0.998	0.999	0.997	0.998
	(SD)	(0.0009)	(0.002)	(0.0005)	(0.003)	(0.0009)
	π	0.0294	0.0297	0.100	0.0269	0.0239
	(SD)	(0.0145)	(0.0146)	(0.049)	(0.013)	(0.012)
Demográfica	τ	20.7	25.0	23.6	24.35	8.34
	T	412.2	508.8	480.3	507.9	170.1
	CI (95%)	343.9-600.3	327.6-602.3	374.6-563.7	341.3-666.5	105.7-491.7
	θ	0.007	0.007	0.02	0.005	12.33
	N	71.2	71.2	203	50.9	125 x 10 ⁵
	θ	69.5	69.7	65.6	49.03	540.3
	N	7.07 x 10 ⁵	699.0 x 10 ⁵	6.7 x 10 ⁵	4.98 x 10 ⁵	5.5 x 10 ⁶
	SSD	0.002	0.002	0.001	0.003	0.005
Espacial	τ	20.7	20.2	18.9	19.1	8.133
	T	421.2	411.0	385.2	388.7	165.5
	CI (95%)	352.0-508.7	333.7-518.9	333.2-463.9	303.2-496.5	105.7-491.6
	θ	4.5	5.6	5	6.4	12.6
	N	45,800	57,000	50,900	65,500	128,200
	M	163.1	188.1	185.6	101.5	99,999
	m	0.002	0.0016	0.0018	0.0007	0.39
	SSD	0.006	0.005	0.005	0.009	0.004
Neutralidad	D	-1.256	-1.002	-1.242	-0.857	-1.433
Raggedness	R	0.001	0.002	0.001	0.002	0.001

Tamaño de muestra (N), número de haplotipos (nh), diversidad haplotípica (h), diversidad nucleotídica (π), desviación estándar (SD), tiempo desde la expansión en años (T). Rangos de T están dados en el intervalo de confianza al 95%.

Tabla 15.- Valores de los parámetros estimados entre pares de poblaciones mediante IMA2.

Comparación	TMRCA	T	θ_{norte}	θ_{centro}	θ_A	$m_{norte>centro}$	$m_{centro>norte}$
NORTE-CENTRAL	720,000	52,300	4225	2467	419.1	0.0	0.624

TMRCA = Tiempo desde el ancestro común más reciente, T = Tiempo de divergencia, θ_1 , θ_2 y θ_A = Tamaño efectivo de hembras en la población 1, 2, y ancestral respectivamente, $m_{norte>centro}$ y $m_{centro>norte}$ = número de migrantes de la población norte hacia la central y de la central a la norte respectivamente.

Por otro lado, la distribución de la probabilidad posterior del tiempo de divergencia (t) entre las poblaciones central y del alto golfo tuvo su mayor valor entorno a cero ($t = 1.285$), que resultó en una estimación reciente, de 52,300 años atrás. Por su parte, el tiempo promedio desde la separación de ambas poblaciones del más reciente ancestro común (TMRCA), alcanzó un valor de 17.75, que corresponde a un tiempo estimado de hace aproximadamente 720,000 años (Tabla 15; Anexo 2).

7. DISCUSIÓN

7.1 Variabilidad genética

Los niveles de variación genética de la región control del DNA mitocondrial en ambas especies mostraron valores similares de diversidad haplotípica y nucleotídica, misma que resulta a su vez similar a la de otras especies de escómbridos e incluso de especies de túnidos y picudos. Tal es el caso de la diversidad observada en las especies congénéricas *S. maculatus* ($h = 0.812$; $\pi = 0.026$; Buonaccorsi et al. 2001), *S. commerson* ($h = 0.910$; $\pi = 0.04$; Sulaiman y Ovenden, 2010), *S. niphonius* ($h = 0.996$; $\pi = 0.0236$; Shiu et al. 2009) y la macarela del Atlántico *Scomber scombrus* ($h = 0.988$; $\pi = 0.029$; Nesbo et al. 2000). Estimaciones similares de diversidad para la misma región de DNAm han sido reportadas en atunes (Alvarado-Bremer et al., 2005; Ely et al., 2005; Martínez et al., 2006), picudos (McDowell y Graves, 2002; Graves y McDowell, 2003; Muths et al., 2009; Díaz-Jaimes et al., 2010). De esta forma, la región control del DNAm al parecer en un importante número de muestra niveles significativamente altos que a su vez contrastan con la mayoría de los estudios en la misma región en tiburones.

Por lo general, niveles altos de diversidad están asociados con tamaños efectivos poblacionales grandes y en consecuencia bajos niveles de divergencia (Graves 1998, Díaz-Jaimes et al., 2010), características que son sobresalientes en la historia de vida de las especies pelágicas. La alta diversidad genética que exhibe la región control del DNAm por lo general resulta de una alta tasa mutacional relacionada con errores de acoplamiento durante la transcripción que por lo general se acumulan en las regiones de los extremos (Faber et al., 1998). En un estudio de la región control del DNAm en atunes, Alvarado-Bremer et al. (1997), determinaron como la región más variable el segmento I de aproximadamente 450 pb en el inicio de la secuencia. Dicho segmento permitió reconocer diferencias entre las especies, mismas que han mostrado similitudes significativas y han imposibilitado la identificación de larvas en las diferentes especies de túnidos del Pacífico Occidental. Las secuencias de ambas especies (*S. sierra* 600 pb y *S. concolor* 690 pb), contemplan dicha región por lo que resulta consistente con los niveles de variabilidad genética observados.

Con relación a la variación temporal en las frecuencias haplotípicas, éstas no se presentaron en ninguno de los muestreos temporales para las localidades analizadas de *S. concolor* lo que resalta el carácter panmítico de las poblaciones de sierra en el golfo de California.

En contraste en *S. sierra*, los muestreos temporales de la población de Mazatlán exhibieron diferencias significativas en las frecuencias haplotípicas entre los años de colecta 2003, 2004 y 2008. En tanto que la colecta del 2004 mostró diferencias significativas respecto de 2003 y 2008, estas últimas no mostraron diferencias entre sí por tanto ambas colectas se unificaron en la localidad SIN. Finalmente, debido a que la colecta del 2004 (SIN04) mostró diferencias también con respecto del resto de las localidades ésta se mantuvo como una colecta individual. Dichas diferencias se acompañaron de diferencias notables en los índices de variabilidad genético-molecular del DNAm_t; en general la colecta SIN04 mostró un bajo nivel de la diversidad nucleotídica (0.76%) que contrastó con el promedio en el resto de las localidades alcanzando un valor del 2%. Diferencias similares se observaron para la diversidad en términos del número de sitios polimórficos (24 de un promedio de 70), así como del número de diferencias promedio entre secuencias (4.9 de un promedio de 13.3).

Evidentemente, estos niveles de diversidad exhibidos por la colecta SIN04 se encuentran relacionados con las diferencias observadas. Las diferencias genéticas en una escala espacio/temporal reducida son comunes en el ambiente marino para especies pelágicas, y se conocen como “chaotic genetic patchiness” (Hedgecock, 1994). Este tipo de patrones suele estar relacionado con diferencias en el éxito de sobrevivencia de las crías o “sweepstakes-chance” en el ambiente marino ocasionado por una disposición espacial heterogénea de recursos y/o condiciones adecuadas para la sobrevivencia; son comunes en especies que se caracterizan por exhibir distribución continua y una alta fecundidad acompañada de eventos masivos de desove. De esta forma para un evento reproductivo y año en particular, el éxito en la sobrevivencia pudo haber generado la descendencia a partir de un número limitado de progenitores resultando en los niveles de diversidad observados. Esto resulta factible para la colecta debido al notorio contraste en los niveles de diversidad observados para la colecta SIN04 y el resto de las localidades. En adición a lo anterior, fueron observadas también diferencias en la composición de las edades de la colecta SIN04

y el resto de las mismas; mientras que en SIN04 la edad 2 estuvo sobrerrepresentada (74%) con respecto de la edad 3 (22%), estas dos clases de edad estuvieron representadas e forma equitativa en un 50% en la colecta de SIN. Por su parte, la colecta de MICH tuvo una representación de las edades 3 con un 53%, la 4 con 44% y la 5 con 3% mientras que en la colecta de OAX las edades 2 y 3 estuvieron representadas por un 47% y 53% respectivamente. La evidencia anterior resulta así congruente con un efecto de sesgo de muestreo posiblemente relacionado con diferencias en el éxito de la sobrevivencia e incluso con sesgo en el muestreo o con la intesidad de pesca. Diferencias similares en las frecuencias alélicas del locus PEPA-2 entre edades y sexo, han sido reportadas para *Scomberomorus cavalla* en el golfo de México (Gold et al. 1997).

7.2 Divergencia genética

Los patrones de divergencia genética en ambas especies resultaron contrastantes. Mientras que en *S. sierra* se detectó una marcada señal de divergencia que no está asociada a la distribución geográfica, *S. concolor* en el golfo de California por su parte se encuentra constituida por una población panmictica.

Los resultados en su conjunto así como la evidencia en algunos aspectos reproductivos de ambas especies y los reportes de distribución de larvas, indican que *S. sierra* y *S. concolor* se encuentran asociadas fuertemente a zonas de alta productividad, circunstancia que al parecer ha jugado un papel preponderante en el contrastante patrón de divergencia genética observado.

7.2.1 *S. sierra*

A pesar de las diferencias genéticas observadas entre colectas temporales en un caso, y diferencias entre localidades cercanas en el otro, es posible identificar un patrón de divergencia genética a lo largo del ámbito de distribución de *S. sierra*. De esta forma, con base en las estimaciones de Φ_{ST} entre pares de poblaciones al igual que con el resultado que mostró la varianza entre grupos mas significativa en el SAMOVA, es posible identificar tres unidades poblacionales bien diferenciadas o “stocks”; uno correspondiente a la zona norte (Sinaloa), un segundo stock en la zona centro (Oaxaca-Chiapas), y otro en la zona sur (Perú). Al menos dos de estas poblaciones (SIN y OAX), corresponden a zonas de gran abundancia del recurso según reportes de datos de pesca por lo que las diferencias

encontradas deben ser consideradas para el establecimiento de criterios de administración de la pesquería. Las diferencias observadas podrían estar relacionadas con la existencia de sitios de desove o reproducción y las diferencias en la temporalidad del mismo a lo largo de su ámbito de distribución; mientras que en México en la zona del Pacífico, el desove ocurre en primavera durante los meses de abril, mayo y junio donde se detecta el mayor porcentaje de gónadas maduras en las costas de Jalisco (Lucano et al. 2012), durante el verano en los meses de Junio a Septiembre, en aguas de Centroamérica ocurre en los meses de agosto a octubre y en Sudamérica durante los meses de diciembre a abril.

La abundancia en las capturas, parece estar asociada a su vez con la existencia de zonas de alta productividad tanto en la región de la boca del Golfo, como en el Golfo de Tehuantepec así como en la surgencia del Perú, esta última considerada como una de las más productivas a nivel mundial. Asimismo, en estas áreas existen reportes de gran abundancia de larvas (Klawe, 1966; Aguirre-Villaseñor, 2006) por lo que las zonas de surgencia representan áreas de alimentación y crianza. Similarmente, el desove en estas especies ha sido asociado con zonas de alta productividad donde un incremento notable en el crecimiento y por ende sobrevivencia de larvas ha sido registrado (Lauth, 1996). Aunado a lo anterior y a pesar de que la sierra en su etapa adulta presenta movimientos migratorios, éstos son limitados como resultado de su densidad corporal, la longitud de sus aletas pectorales y la longitud corporal en relación a otros escómbridos con hábitos migratorios como los atunes (Manguson, 1978). Lo anterior apunta hacia una tendencia de las poblaciones de sierra a mantenerse cercanas a los sitios de productividad para efectuar el desove y crianza de la progenie y en consecuencia algún grado de fidelidad a las zonas de surgencia por su dependencia de recursos para la alimentación. De esta forma, la temporalidad en el desove, una capacidad limitada de dispersión y algún grado de fidelidad a los sitios de desove, parecen ser los factores que han promovido el aislamiento de las poblaciones y en consecuencia el patrón de divergencia observado.

Las diferencias entre la región norte (Sinaloa) respecto de la central (Oaxaca y Chiapas) y sur (Perú), fueron consistentes aunque no así las correspondientes a la zona central y sur ya que si consideramos la corrección para comparaciones simultáneas el valor de Φ_{ST} deja de ser significativo. Dichas diferencias deberán ser revaluadas mediante muestras temporales del Perú, que permitan definir si tales diferencias son consistentes ya

que ambas poblaciones parecen tener historias evolutivas distintas dado el flujo genético discreto que se observa de las estimaciones mediante IMA. De otra forma, el bajo nivel de diferenciación entre estas zonas (que contrasta con el de la zona norte) podría resultar de la ocurrencia de contacto secundario promovido por el incremento en el número de áreas de surgencias en el Pacífico Oriental o la intensificación de la corriente de Humboldt ocurrida durante el más reciente evento glacial (Andreasen y Ravelo, 1997), que posiblemente promovió la mezcla entre ambas poblaciones.

7.2.2 *S. concolor*

Por su parte, *S. concolor* parece tener una historia evolutiva contrastante a la de la sierra del Pacífico debido a las características del golfo de California el cual es considerado como una cuenca semi-aislada subdividida en al menos dos regiones; el alto golfo y la región central, ambas con diferencias en las características oceanográficas a lo largo del año. La zona del alto golfo se caracteriza por una variación amplia en la temperatura del agua, salinidad y oxígeno disuelto. Respecto a la temperatura, ésta se ubica en un rango de 12°C durante el invierno a 32°C durante el verano. De la misma forma, la profundidad de dicha región puede variar hasta en 10 m debido a la diferencia en la intensidad de las mareas originadas por el influjo de aguas del Pacífico, situación que juega un papel importante si consideramos que en el extremo norte del alto golfo la profundidad media es de 30m (Álvarez-Borrego, 2010). Por su parte, la región central se caracteriza por mostrar condiciones de mayor estabilidad y con una influencia importante de las aguas del Pacífico oriental. En cuanto a la productividad, la región central presenta zonas de afloramiento durante el verano en la parte continental, en el área cercana a las Islas Tiburón y Ángel de la Guarda en tanto que en la zona del alto golfo se aprecia una alta productividad a lo largo del año debido a la mezcla producida por las variaciones en la profundidad.

De esta manera y con el fin de determinar si estas diferencias han repercutido en el aislamiento de las poblaciones, fue que en el presente estudio las localidades se agruparon en ambas regiones Sin embargo no fueron detectadas diferencias genéticas temporales ni espaciales entre las localidades de la zona del alto golfo y la central lo que sugiere la existencia de una población genéticamente homogénea probablemente resultado de la existencia de flujo genético suficiente entre ambas zonas. Lo anterior resulta explicable si consideramos que las condiciones de bajas temperaturas y nivel reducido de la profundidad

y en consecuencia de la termoclina limitan la presencia de las poblaciones de sierra así como la de muchas otras especies. Por tanto la población de *S. concolor* que habita en el alto golfo debe desplazarse hacia la región central donde encuentra condiciones favorables propiciando la mezcla con la que habita en la zona central del golfo y eliminando la posibilidad de aislamiento entre ambas poblaciones.

Este resultado es congruente con los reportes de Valdovinos-Jacobo (2006), quien con base en datos de edad y longitud del análisis de otolitos, observó que durante el verano el alto golfo es ocupado por individuos de gran tamaño en estado de gravidez y en condiciones de desovar. Aunado a lo anterior, en dicha estación han sido observadas grandes concentraciones de larvas de *Scomberomorus spp.*, sugiriendo la existencia de actividad desovante (Moser et al., 1973). Por su parte, en la zona centro ya hacia los meses de octubre-noviembre, Valdovinos-Jacobo (2006) también reporta individuos en condición post-desove en coincidencia con la presencia de grandes cardúmenes de sardina y anchoveta durante la época de afloramientos en la zona circundante a las Islas Tiburón y Ángel de la Guarda. Una vez concluida la temporada de afloramientos en la zona central *S. concolor* regresa a la parte alta del golfo donde encuentra condiciones favorables en la primavera que incluyen zonas importantes de afloramientos previo al desove de verano. De esta forma, *S. concolor* en el golfo de California está constituida por una población migrante genéticamente homogénea, que ocupa de manera estacional ambas regiones del golfo mismas que al igual que en *S. sierra*, mantienen una relación estrecha con zonas de alta productividad las que utilizan como zonas de alimentación y/o crianza.

7.3 Demografía histórica y filogeografía

La distribución de la frecuencia en el número de diferencias entre secuencias (“mismatches”), mostró clara evidencia de la ocurrencia de expansiones poblacionales en la sierra del Pacífico en tanto que en menor grado para la sierra del golfo. En la primera, el patrón de diferencias siguió una distribución unimodal mientras que en *S. concolor* dicho patrón consistió de una distribución bimodal. Esta diferencia en la historia demográfica de ambas especies, está relacionada con la aparición de eventos climáticos/geológicos distintos en el Pacífico oriental y el golfo de California.

En el caso de *S. sierra* el patrón de distribución de frecuencias resultó consistente con las diferentes aproximaciones aplicadas, las cuales corroboraron la ocurrencia de una expansión demográfica, misma que aparentemente fue coincidente con eventos glaciales ocurridos durante los últimos 500,000 años en el Pacífico oriental (Lea et al., 2000), específicamente durante el periodo inter-glacial Yarmouth ocurrido aproximadamente hace 300,000-265,000 años después de la glaciación de Kansas (Levin, 2003). Durante este tiempo, la temperatura superficial del agua fue aproximadamente de 3-5°C más fría que la actual y durante el periodo inter-glacial aproximadamente 1°C más cálida que las condiciones que han prevalecido los últimos 500,000 años (Pisias y Mix, 1997). De la misma forma, algunos estudios basados en estratos de foraminíferos y radiolarios de sedimentos oceánicos, han sido usados para reconstruir las condiciones oceanográficas del Pacífico oriental durante los periodos glaciales-interglaciales desde el Plioceno tardío al Pleistoceno medio (Le et al., 1995; Cannariato y Ravelo, 1997; Spero et al., 2003). Dichos estudios han mostrado fluctuaciones significativas en los niveles de productividad primaria relacionados con la profundidad de la termoclina en el Pacífico oriental tropical durante el Pleistoceno además de una tendencia hacia el incremento de la temperatura superficial del agua y en consecuencia el incremento en el número de áreas de alta productividad (surgencias).

De esta forma y dado que la abundancia de *S. sierra* está en estrecha relación con la existencia de zonas de afloramiento y de la temperatura superficial del agua, las bajas temperaturas originadas durante los periodos glaciales así como debido a las fluctuaciones en el número e intensidad de las zonas de productividad, causaron reducciones drásticas en las poblaciones mientras que la predominancia de condiciones cálidas y de mayor productividad durante los periodos inter-glaciales promovieron su crecimiento súbito y por ende recuperación de las mismas. Estos ciclos de reducción-expansión han sido determinantes en delinear la arquitectura genética de las poblaciones de *S. sierra* en el Pacífico oriental. El efecto de los ciclos glaciales-interglaciales ha causado ciclos similares de reducción-expansión en poblaciones de otras especies de peces pelágicos en el Pacífico oriental tropical (Hewitt, 1996; Roy et al., 1996), y ha promovido la expansión/colonización de las principales áreas de abundancia en el Ecuador a latitudes más al norte, hacia los límites de distribución de las especies.

De manera similar, algunos factores de tipo histórico-ecológico, pudieron haber contribuido a la expansión de las poblaciones de *S. sierra*; el incremento constante en la temperatura superficial del agua y en el número de zonas de surgencia durante el último millón de años (Cannariato y Ravelo, 1997; Spero et al., 2003) al parecer promovieron la expansión del ámbito de las poblaciones de las sierras por lo tanto *S. sierra* como *S. concolor*, pudieron haber encontrado condiciones favorables para su expansión y/o colonización de nuevas áreas durante el Pleistoceno, desde hace aproximadamente 700,000 años. En este sentido, el modelo de expansión espacial resultó mayormente sustentado en la distribución de la frecuencia del número de diferencias entre secuencias mismo que coincide con el tiempo en que se incrementaron progresivamente las condiciones oceanográficas favorables en el Pacífico oriental tropical. Ésta, aunque representa una hipótesis alterna, no excluye la hipótesis que explica la diferenciación originada por la reducción drástica de las poblaciones en respuesta a los ciclos glaciales-interglaciales. De esta forma, los fragmentos extremos de la población dentro de los límites de su distribución, al encontrar condiciones favorables se desprendieron de la población de origen y establecieron poblaciones divergentes; los ciclos de reducción-expansión en respuesta a los ciclos glaciales-interglaciales, acentuaron la divergencia al igual que la dependencia de estas poblaciones de zonas de alta productividad y la relativamente limitada movilidad de los individuos. Éstos parecen haber sido factores determinantes que promovieron la diferenciación poblacional en *S. sierra*.

En contraste, *S. concolor* podría tener una historia asociada a eventos de dispersión y/o vicarianza similar a la de otras especies pelágicas distribuidas en el Mediterráneo y Atlántico Este (Alvarado-Bremer et al. 2004), y al igual que *S. sierra*, en conjunto con ciclos glaciales-interglaciales ocurridos durante el Pleistoceno. La ictiofauna del golfo de California aunque se caracteriza por presentar en su mayor parte especies de aguas tropicales del Pacífico oriental (73%), una parte de la diversidad la caracterizan componentes de aguas templadas del Pacífico nororiental (10%) mientras que otra cantidad importante la conforman especies endémicas (17%) (Walker, 1960). Se ha sugerido que este bagaje de especies dentro de las que se incluye a las poblaciones de *S. concolor*, es resultado de procesos de dispersión y/o vicarianza mediante los cuales las especies tanto tropicales como templadas, han incursionado en el golfo en busca de refugio durante las crisis ambientales y muchas de éstas se han convertido en residentes permanentes dada la alta productividad que

prevalece en el golfo durante la mayor parte del año (Álvarez-Borrego, 2010). La hipótesis de dispersión plantea que para el caso de las especies del Pacífico noroeste las poblaciones fueron desplazadas por las bajas temperaturas del agua durante las glaciaciones del Pleistoceno (<700,000 años), y se introdujeron por la boca del golfo de California a la altura de Los Cabos, donde encontraron condiciones similares a las del noreste del Pacífico en el alto golfo. Dichas poblaciones quedaron aisladas generando posiblemente los dos clados divergentes que se observan en *S. concolor*, durante periodos interglaciales cuando la temperatura del agua se incrementó actuando como barrera a la dispersión. Por su parte las poblaciones de origen tropical del Pacífico oriental, debieron ingresar por la boca del golfo al ser desplazadas por las bajas temperaturas que prevalecieron durante los periodos glaciales y permanecieron dentro del golfo en virtud de las condiciones favorables y la presencia de zonas de alta productividad.

La hipótesis de vicarianza sostiene por su parte que las poblaciones de especies del noreste del Pacífico pudieron ingresar al golfo a través de diversos canales formados en distintos tiempos por el hundimiento de la zona central (7-5 ma) a la altura de Santa Rosalía, y en la región sur (1.6-1.0 ma) a la altura de La Paz, que comunicaron al Pacífico noroeste y el golfo de California. En este caso, una vez que las especies templadas ingresaron al golfo, quedaron aisladas durante periodos interglaciales mientras que la aparición de especies tropicales ocurre por dispersión, de la misma forma en que se describe arriba.

La distribución actual de *S. concolor* se restringe al golfo de California, sin embargo se presume que existía una población fuera del Pacífico, probablemente en aguas templadas de la región noreste, debido a los reportes de la existencia de una pesquería de *S. concolor* frente a las costas de la bahía de Monterey California, durante la década de 1870 a 1880, periodo tras cual desapareció del área (Fitch and Flesching 1949). Debido a lo anterior *S. concolor* ha sido incluida en la lista roja de especies vulnerables de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), debido a la disminución en la cobertura de su hábitat de hasta un 80 % (Collette et al. 2011). Respecto a dicha suposición, es preciso señalar que *S. concolor* y *S. sierra* son especies hermanas que se separaron hace aproximadamente 2.3-2.4 millones de años (Banford et al. 1999), lo cual hace probable que ambas especies cohabitaran en áreas en común del Pacífico oriental tropical tal y como lo hacen ahora en el Golfo de California. De esta forma, es factible la posibilidad de que haya

existido una población fuera del golfo la cual tendría que ser en este caso la ancestral. Si esta población habitaba aguas del Pacífico nororiental como resultado de su adaptación a las aguas templadas que caracterizan esa zona o si habitaba aguas cálidas del Pacífico oriental tropical, representa una interrogante que habrá de discutirse más adelante.

La distribución bi-modal en la frecuencia del número de diferencias nucleotídicas entre las secuencias o “mismatches”, es comúnmente asociada con poblaciones históricamente estables. Sin embargo, patrones más complejos caracterizados por aislamiento y posterior contacto secundario han resultado recientemente en un patrón similar de “mismatches” en otras especies distribuidas en el Noreste del Atlántico y el Mediterráneo (Patarnello et al., 2007). Entre éstas se incluyen especies pelágicas filogenéticamente relacionadas como la macarela del Atlántico norte *Scomber scombrus* (Nesbo et al., 2000), otros escómbridos como el bonito *Sarda sarda* (Viñas et al., 2004a), así como especies de pelágicos mayores como el pez espada *Xiphias gladius* (Alvarado-Bremer et al., 2005), la albacora *Thunnus albacares* (Viñas et al., 2004b). En estas especies, la existencia de procesos de aislamiento previo y posterior contacto secundario ha sido documentada como resultado de procesos eustáticos durante el Pleistoceno. El estrecho de Gibraltar ha sido considerado como una barrera filogeográfica para muchas especies del Atlántico noreste. Las fluctuaciones climáticas recurrentes durante el Pleistoceno originadas por ciclos glaciales-interglaciales, resultaron en reducciones en el nivel del mar de hasta 115-120 m interrumpiendo el flujo de individuos entre el Atlántico noreste y el Mediterráneo y en consecuencia aislando en numerosas ocasiones y/o tiempos, a las poblaciones de diversas especies. Una vez recuperado el nivel del mar durante los periodos interglaciales, el flujo genético fue reanudado, generando la aparición de dos clados divergentes cada uno de éstos, resultado del proceso de aislamiento previo y su presencia en las poblaciones como resultado de la posterior reanudación del flujo genético o secundario.

El golfo de California ha sido considerado una cuenca semi-aislada, debido a los procesos geológicos que la delinearón y por la composición de su fauna, constituyendo una región biogeográfica caracterizada por la existencia de un significativo número de especies endémicas y especies que divergieron de sus contrapartes en las costas del Pacífico nororiental y/o tropical como resultado del decremento en la temperatura del agua durante eventos glaciales del Pleistoceno (Hastings 2000). Estos procesos, promovieron la

dispersión de las mismas hacia el golfo de California al encontrar condiciones favorables de temperatura en la región de la Boca del Golfo para las especies templadas, o al ser desplazadas las especies del Pacífico tropical por las bajas temperaturas, hacia el golfo mismo que actuó como zona de refugio. Así, es posible esperar un patrón filogeográfico similar si consideramos la existencia de una población ancestral de *S. concolor* ya sea en las costas del Pacífico nororiental o en el Pacífico tropical. Con base en los resultados de la demografía histórica, el Clado I es el más antiguo y aunque no de forma consistente, muestra indicios de haber pasado por un proceso de expansión poblacional después de un cuello de botella mientras que el Clado II es más reciente y muestra una clara distribución de “mismatches” bimodal coincidente con un proceso de contacto secundario debido al aislamiento de las poblaciones del Golfo, y en consecuencia la aparición del Clado II, y la posterior introducción del Clado I. La edad estimada del Clado I es de 507,900 (95% IC: 341,300-666,500) y es similar al tiempo estimado de expansión de las poblaciones (600,000 años; CI 95%: 468,000-704,600), apoyando un escenario de colonización del golfo de California por la dispersión de un número reducido de individuos desde el Pacífico durante una de las más drásticas glaciaciones ocurrida hace aproximadamente 650,000 años (Lüthi et al., 2008). El aislamiento posterior de las poblaciones durante el periodo interglacial Mindel-Riss ocurrido hace 380,000-200,000 años, condujo a la formación del Clado II en el golfo seguido de su expansión. Posteriores ciclos de expansión-contracción y contacto secundario entre las poblaciones del golfo y del Pacífico durante eventos glaciales posteriores, delinearon la arquitectura molecular actual de las poblaciones, conformada por los dos clados observados dese hace aproximadamente 170,000 años atrás (95% IC: 105,700-491,700).

7.4 Colonización del Golfo de California

La inexistencia de una población actual de *S. concolor*, en el Océano Pacífico y, por ende, de una muestra de referencia, nos impide evaluar objetivamente el tiempo de divergencia entre las poblaciones del golfo y el Pacífico. De esta forma, es posible suponer que el tiempo desde el ancestro común más reciente (TMRCA) en términos de coalescencia, como un estimador razonable de la edad de las poblaciones (Tavare et al. 1997), y tener así una idea del tiempo en que esta especie se estableció, en el golfo de California. El TMRCA no necesariamente representa el tiempo de divergencia ya que las poblaciones habrían

divergido después de la colonización de las áreas nuevas, como resultado del aislamiento de las secciones periféricas de la población por la expansión del rango.

Con base en la tasa mutacional generalizada del 3.6% por millón de años, la estimación de TMRCA mediante el IMA para *S. concolor* coalesce 720,000 años atrás (95% IC: 583,700-852,300), lo cual apenas coincide con la apertura del canal que conectó al golfo de California con el Pacífico nororiental a la altura de Santa Rosalía hace aproximadamente 1 millón de años (Riddle et al. 2000) y resulta en mayor grado consistente con la primera gran glaciación del cuaternario hace aproximadamente 740,000 años (McManus 2004). De esta forma, la colonización del golfo de California coincide mayormente con la hipótesis de dispersión a través del área de la boca del golfo que con la hipótesis de vicarianza, y en consecuencia probablemente ocurrió a partir de una población que habitaba aguas del Pacífico oriental tropical. El tiempo de colonización obtenido en el presente estudio resulta coincidente con las estimaciones realizadas para otras especies con poblaciones divergentes distribuidas en aguas templadas del Pacífico nororiental y el golfo de California. Tal es el caso de la cabrilla *Paralabrax maculatofasciatus* (Bernardi et al. 2003) y el gobio *Gillichthys mirabilis* (Huang y Bernardi, 2001) cuyo tiempo estimado de dispersión hacia el golfo fue de 200,000 - 900,000 y 760,000 años respectivamente. No obstante que dichas estimaciones son similares a la obtenida y que son compatibles con la hipótesis de vicarianza, la hipótesis de dispersión en la región de la boca del golfo no fue descartada.

Aunque existen diversos estudios que han tratado de evaluar la hipótesis de vicarianza para explicar el endemismo de especies del golfo (Riddle et al. 2000; Lindell et al. 2006), la existencia de dicha conexión ha sido cuestionada por la falta de evidencia de sedimentos marinos en las áreas donde ocurrieron dichas conexiones así como por la existencia de patrones filogeográficos discordantes en especies de isópodos costeros, mismos que resultan grupos faunísticos más apropiados para el estudio de este tipo de patrones (Hurtado et al. 2010).

De esta forma, la colonización del golfo de California por parte de *S. concolor* y su posterior expansión dentro de éste, resulta más coincidente con la hipótesis de dispersión en respuesta a los episodios glaciales que ocurrieron en el Pleistoceno y como resultado de su posterior adaptación a las condiciones prevalecientes en la región del alto golfo. La sierra golfina *S. concolor* es considerada una especie pelágica de origen tropical en todos los

estudios taxonómicos y faunísticos del golfo (Thompson et al. 2000; Hastings y Findley 2007). Similarmente, las condiciones oceanográficas del Golfo son predominantemente tropicales, aunque en la región del alto golfo se registran amplias variaciones en la temperatura, la cual registra valores similares a los de las aguas templadas del Pacífico nororiental durante el invierno, mientras que durante el verano predominan temperaturas similares a las del Pacífico oriental tropical (Alvarez-Borrego, 2010). Así, debido a que *S. concolor* se mueve hacia el alto golfo en el verano durante la época de desove cuando las condiciones cálidas predominan (ausentándose de la región central), y posteriormente durante el invierno, cuando las condiciones en el alto golfo son frías, migra hacia la zona central, donde las condiciones oceanográficas son más estables, aprovechando la abundancia de alimento por las zonas de surgencia. Dichos movimientos de la región central a la del alto golfo y viceversa en busca de condiciones apropiadas para el desove, es consistente con el origen tropical de la especie y con la posible existencia de adaptaciones locales para explotar el habitat que ofrece el golfo por las numerosas zonas de alta productividad tanto de la región central como del alto golfo.

Adicionalmente, los reportes de capturas de *S. concolor* por parte de una pesquería en aguas de la bahía de Monterey en las décadas de 1880-1890, no son consistentes con una pesquería bien establecida. Dichos reportes son escasos y se basan en un número reducido de individuos y por tanto han sido atribuidos a la presencia de anomalías registradas en la zona durante 1850-1860, en la que se registraron temperaturas cálidas del agua que propiciaron el desplazamiento hacia el norte, de poblaciones de especies típicas de aguas tropicales (Fitch y Flesching 1949). Dichas poblaciones debieron haber desaparecido una vez que las condiciones regresaron a la normalidad. El desplazamiento de poblaciones de aguas tropicales hacia el norte ha sido documentado de forma amplia para un número significativo de especies (Hewitt, 2004). De esta forma, el confinamiento de *S. concolor* al Golfo de California muy probablemente es resultado de su adaptación a las condiciones del Golfo, particularmente a la presencia de numerosas áreas de alta productividad, las cuales representan zonas de desove y crianza debido a la disponibilidad de alimento para larvas y juveniles. Este mismo patrón lo exhibe *S. sierra* en el Pacífico oriental, de hecho la distribución de esta última abarca aguas del Golfo cuyo límite se registra a la altura de Guaymas. Así, ambas especies compiten por el habitat en la parte central del golfo, en tanto que *S. concolor* al ser la única que habita temporalmente el alto golfo, pudo haber sido

desplazada por su especie congénere *S. sierra*, adaptándose a las condiciones prevaletientes de la zona.

7.5 Parámetros poblacionales

Relación Talla-Peso

En el presente estudio se encontraron diferencias en las curvas de crecimiento entre las poblaciones correspondientes a las localidades de Mazatlán y Chiapas. Estas diferencias resultaron coincidentes con la divergencia genética observada entre dichas poblaciones. Si bien los resultados pueden ser interpretados a la luz de una relación genotipo-fenotipo debido a procesos de aislamiento poblacional y/o adaptativos, los parámetros poblacionales estimados aquí comparados con los reportados en estudios previos para diferentes localidades analizadas muestran una notable variabilidad tanto espacial como temporal.

En dichos estudios, los intervalos de talla reportados para Mazatlán fueron similares a los obtenidos aquí; Verdi-Lara (1981) reportan un rango de valores de 280 a 699 mm y un valor medio de 375 mm; Arámburo-Páez (1985) por su parte reporta valores de 318 y 710 mm de longitud patrón y un valor medio de 401 mm. De la misma forma en otros estudios han sido reportados rangos de valores entre 299 y 695 mm de longitud total y una media de 358 mm (Macías y Mota 1990); 325 a 725 mm con un promedio de 399 mm (Pérez- Ramos 1994); de 330 y 640 de longitud furcal sin reporte de valor medio (Peraza-Lizárraga 1997); 255 a 620 mm y una media de 386 mm (Cervantes-Escobar 2004); y entre 225- 695 mm (Medina-Gómez, 2006). En estos estudios se argumenta que las diferencias reportadas para la relación talla-peso por los diversos autores pueden deberse a que representan distintas poblaciones, al arte de pesca o bien al sitio de captura ya que en la superficie se localizan organismos de menor talla, mientras que a mayor profundidad se pueden coleccionar organismos de tallas mayores. En este sentido, Aguirre (2006) reporta un rango muy amplio de capturas que van de los 105 a 760 mm; el autor señala que estas variaciones se deben a la luz de malla de la red (entre 3.5 a 4 pulgadas) lo que implica una selectividad en un intervalo de talla de 350 a 440 mm; mientras que Ramírez-Pérez (2010) menciona que la mayor selectividad se encuentra entre las tallas de 320 y 410 mm.

En el presente estudio, el rango para la misma zona de colecta (Mazatlán) se ubicó en tallas de entre 260 y 540 mm de longitud patrón lo que en términos generales se encuentra

dentro de los límites indicados por estudios anteriores. Así, estas discrepancias muy probablemente están determinadas por el tipo de red que es utilizado, que en estas zonas es de tipo artesanal (chinchorro sierrero, trasmallo, red de enmalle o agallera), y con pequeñas embarcaciones o pangas que no exceden los siete metros de eslora. Debido a lo anterior, se capturan con mayor frecuencia juveniles y reproductores como consecuencia de la luz de malla generalmente utilizada, lo que en relación a la talla de primera madurez reportada para esta especie corresponde a los 443 mm, de longitud furcal (Aguirre *et. al.* 2006). En consecuencia y considerando que en la bibliografía revisada se determina que las tallas capturadas son menores que los rangos mínimos de longitud furcal reportados, en los últimos 20 años se han capturado organismos que aun no se han reproducido, situación que resulta contraria a las estrategias de manejo que usualmente se aplican en la administración de los recursos pesqueros por lo que pone en riesgo a las poblaciones de sierra que son explotadas.

De la misma forma, el coeficiente de regresión ($b=2.03$) de la relación talla-peso en los organismos capturados en Mazatlán, indicó un crecimiento alométrico relacionado con un organismo mas delgado conforme aumenta en longitud (Wottom 1990), mientras en Chiapas donde la prueba de t mostró que el valor del coeficiente de regresión es significativamente diferente de 3 ($P<0.05$), los organismos encontrados en esta área aparentemente presentan crecimiento de tipo isométrico. Es importante resaltar que el crecimiento puede variar entre las especies y el valor calculado puede estar influenciado por el tamaño de la muestra, la época del año, estado de madurez, alimentación, factores ambientales y con el rápido crecimiento de las primeras etapas de vida (Tresierra & Culquichicon 1993). Aunque el valor para la localidad de Mazatlán y el tipo de crecimiento alométrico de este estudio coincide con los obtenidos por Lizárraga-Rodríguez (1984) y Medina-Gómez (2004) respectivamente, otros autores han reportado valores diferentes en la pendiente ($b=3$) en coincidencia con un crecimiento isométrico (Arámburo-Páez *et al.* 1985, Pérez-Ramos 1994, Medina-Gómez 2006). Las diferencias reportadas entre los diferentes estudios incluyendo a este, podrían constituir evidencia de que las diferencias en crecimiento son resultado del muestreo de poblaciones diferentes, ya que se trata del mismo periodo de estudio y el mismo arte de pesca. No obstante habría de considerarse otros factores que podrían influir en los resultados tales como la disponibilidad de alimento por medio de un análisis de contenido estomacal, el factor de condición, así como la diferencia de peso entre hembras y machos

debido a que las gónadas maduras en las hembras representan un tercio del peso total, lo que resulta en un mayor peso de las hembras con respecto a los machos aunque habría que señalar que el número de hembras maduras en este estudio fue sumamente escaso.

Las diferencias registradas en el crecimiento entre las localidades de Mazatlán y Chiapas junto a las diferencias genéticas observadas entre ambas localidades hace posible que dichas discrepancias más que ser atribuibles a factores relacionados con el muestreo, tengan un componente genético relacionado con procesos adaptativos. Considerando que las diferencias en el crecimiento podrían estar relacionadas con la alimentación y ésta a su vez con la disponibilidad de alimento, tanto la población de Mazatlán como la de Chiapas habitan zonas de alta productividad en las costas de Sinaloa y en el golfo de Tehuantepec respectivamente. Lo anterior resulta consistente con la evidencia encontrada acerca de la dependencia que estas especies tienen a las zonas de surgencia lo que a su vez hace posible la existencia de procesos adaptativos de las poblaciones a dichos hábitats. En Mazatlán el crecimiento resultó ser alométrico, esto es el peso se incrementa en mayor proporción que la talla, mientras que Chiapas mostró un crecimiento isométrico relacionado con el incremento proporcional en la talla y peso. Lo anterior en el primer caso supondría una mayor disponibilidad de alimento por periodos más prolongados mientras que en el segundo caso la disponibilidad de alimento sería más estacional generando un incremento de peso y longitud rápido en las etapas tempranas de la vida del pez. Esto tiene sentido si consideramos que la productividad primaria en las costas de Sinaloa es más prolongada a lo largo del año como consecuencia de la turbulencia causada por la convergencia de corrientes y masas de agua en la boca del Golfo. Por su parte, las surgencias del Golfo de Tehuantepec es resultado de las llamadas “tehuanos”, que consisten en vientos que atraviesan el Istmo de Tehuantepec desde el Golfo de México y que son estacionales, presentándose principalmente en los meses de Noviembre a Febrero. De esta forma, tanto las características del entorno como el componente genético tienen aparentemente una contribución a las diferencias observadas.

Edad y crecimiento

Estudios previos desarrollados en Mazatlán como el de Cervantes-Escobar (2004) y el de Medina Gómez (2006), determinaron para *S. sierra* la presencia de tallas mayores en la zona de La Paz comparadas con Mazatlán y Guaymas asumiendo que dicha diferencia es resultado de la sobreexplotación del recurso.

La mayor parte de los estudios de crecimiento han reportado diferencias para *S. sierra* entre las zonas de estudio; Ramírez-Pérez (2010) respecto a las estimaciones de talla-edad, reporta 4 grupos poblacionales asociados a las zonas de pesca en Guaymas, un segundo grupo integrado por las zonas de Bahía Magdalena, La Paz y Loreto (BCS), Topolobampo y Mazatlán (Sin.), Chacala (Nay.), Lázaro Cárdenas (Mich.), Acapulco (Gro.), Oaxaca; y un tercero y cuarto en Colima y Chiapas respectivamente. Conforme a la morfología de Otolitos se detecta la presencia de 5 stocks para la zona del Pacífico que coinciden con los anteriores, pero la cuarta zona la conforma la región de Colima-Lázaro Cárdenas-Acapulco y la quinta Oaxaca-Chiapas.

En otro estudio realizado por Nava Ortega *et al* (2012) en las costas de Colima y a partir de un análisis de frecuencia de longitud y de otolitos, se muestran diferencias; en este se obtuvo una $L_{\infty} = 99.54$ cm, $K = 0.205$, $t_0 = -0.060$. La talla media para cada edad fue: edad 0 = 1.22 cm, edad uno = 19.47 cm, edad dos = 34.33 cm, edad tres = 46.43 cm, edad cuatro = 56.29 cm y edad cinco = 64.32 cm.

Esos resultados fueron comparados en dos estudios, uno realizado 20 años atrás en la misma zona el cual evidenció una reducción en la talla promedio de cada edad, argumentando que la diferencia puede deberse a sobreexplotación, se observa además que *S. sierra* presento un valor de longitud infinito menor en Manzanillo que en Mazatlán, debido a que la temperatura es más alta en la zona de Colima. El índice determinado de la relación peso-talla fue isométrico, 3.031 y la longevidad de 15 años.

La consistencia entre las diferencias en el tipo de crecimiento respecto a la relación peso-longitud, así como en las curvas de edad y crecimiento, tanto en las zonas de Mazatlán y Chiapas, y los datos genéticos reportados, suponen una relación entre la variación fenotípica y genética. Esto sería resultado de diferencias en la historia de vida de las poblaciones que han repercutido en la fisiología de los organismos y por ende en la morfología, crecimiento, y demografía (Miner *et. al.* 2005). Además, las variaciones sutiles

en las condiciones ambientales, tales como el oxígeno disuelto, penetración de luz, disponibilidad de alimento, así como otros factores relacionados con la capacidad de depredación y competencia entre otros, resultan determinantes en delinear las características intrínsecas de poblaciones de ambientes distintos (Wimberger PH. 1992). De esta forma, con base en la información disponible (Cervantes-Escobar, 2004; Medina-Gómez, 2004, 2006; López Murúa, 2010; Ramírez- Pérez 2010) y los resultados de este estudio donde se muestran diferencias tanto en la relación peso-longitud como en talla y edad la variación muy probablemente está asociada con el potencial adaptativo de las poblaciones (Hoffmann and Willi, 2008) y que en esta especie es muy clara.

En el anexo 4 (A4) se muestra una recopilación de los parámetros biológicos de *S. sierra* para las costas del Pacífico de México, en ésta se resalta en primera instancia que la información biológica es fragmentada, esto es, en una escala local, mientras que también se advierten diferencias importantes en algunos aspectos como son la estructura de tallas, los parámetros de crecimiento y en la talla de primera madurez. Esto denota una alta flexibilidad fenotípica de la especie en respuesta posiblemente a las características físicas y oceanográficas del Pacífico Oriental el cual como ya se mencionó presenta condiciones oceanográficas heterogéneas en la zona (Sinaloa) y la región sur que comprende el Golfo de Tehuantepec y aguas adyacentes. Ambas representando zonas de alta productividad.

La marcada heterogeneidad en las condiciones oceanográficas del Pacífico mexicano, sugiere la posibilidad de que existan poblaciones distintas debido a su adaptación a las condiciones particulares de la zona donde residen y posiblemente a sitios de alimentación y reproducción específicos. Este argumento ha sido discutido por Ramírez-Pérez (2010), quien de acuerdo a diferencias en la forma de los otolitos (morfometría geométrica) identificó la presencia de 5 stocks de sierra a lo largo del Pacífico de México. A esto se suman las diferencias genéticas encontradas y en cuanto a las curvas y el tipo de crecimiento en el presente estudio entre las poblaciones de Mazatlán y Chiapas. Las diferencias mostradas en la morfometría entre los individuos de estas dos localidades, es pertinente enmarcarlas en el contexto de las características oceanográficas de ambas zonas, mismas que junto a los estudios de genética, no sólo permiten entender la conectividad, sino también estudiar los patrones direccionales de dispersión.

Esto tiene especial trascendencia en los estudios pesqueros y en especial para el establecimiento de reservas marinas, ya que determinan cómo están ligadas las diferentes poblaciones explotadas por vínculos adaptativos lo que puede aportar información de cómo optimizar la conservación de las especies (Schunter, 2011). La disparidad en los datos de dinámica poblacional de los diferentes estudios, bien puede sugerir la existencia de poblaciones diferentes que se hayan circunscritas a las áreas de estudio y que corresponden a las Ecorregiones Marinas, en este caso a la del Pacífico Transicional Mexicano y la del Pacífico Centroamericano o también conocida como región Panámica. No obstante es posible que simplemente se trate de plasticidad fenotípica en respuesta a las características físicas del hábitat. Dilucidar las causas de la gran variabilidad morfométrica reportada es un objetivo fuera del alcance del presente estudio el cual simplemente representa un acercamiento o intento para evaluar la relación entre la variabilidad morfológica y genética encaminando así el uso aproximaciones holísticas que permitan encontrar evidencia de procesos adaptativos influenciando los patrones de divergencia entre poblaciones del ambiente pelágico, el cual evidentemente se encuentra limitado por la notable falta de información acerca de genes relacionados con procesos adaptativos en especies no modelo. Con el surgimiento de las nuevas técnicas de secuenciación la generación de datos así como de herramientas para la detección de variabilidad genética, se encuentra en un proceso de auge, lo que permitirá seguramente la identificación de genes candidato para el estudio de los procesos adaptativos a un nivel más detallado.

7.6 Conservación

Los niveles de diversidad genética observados en términos del tamaño efectivo poblacional permiten suponer que las poblaciones mantienen suficiente variabilidad como para contrarrestar los efectos de la pesca y responder a presiones del medio. Sin embargo dicha cifra debe ser interpretada con cautela dado que la estimación se basa en la sola información matrilineal y de alguna forma queda excluida tanto la información paterna como aquella de algún valor adaptativo. La N_{ef} para la sierra del Pacífico se estimó en 1.9×10^6 hembras potenciales mientras que en *S. concolor* se estimó en 8.3×10^5 . Por su parte el tamaño censal de las poblaciones puede ser estimado de manera indirecta mediante los datos de captura; en *S. sierra* las capturas durante 2000-2010 se reportaron en un promedio de 10,000 toneladas métricas en tanto que para *S. concolor* durante el periodo 1995-2007 se

reportaron 740 toneladas métricas. Considerando un peso promedio de los individuos de 4500 g para *S. sierra* (Aguirre-Villaseñor et al. 2006) y de 500 g para *S. concolor* (Valdovinos-Jacobo 2006), es posible estimar en 22.2×10^6 y 1.48×10^6 individuos capturados respectivamente. En ambos casos la cantidad de peces capturados se aproxima o equivale a 10 veces el número efectivo de hembras potenciales, las estimaciones de individuos a partir del tamaño efectivo poblacional (es decir el tamaño mínimo de individuos representativo de la diversidad genética de una población y que contrarresta los efectos de la deriva génica), no obstante se debe considerar que estas estimaciones por lo general son menores que el tamaño censal debido a las fluctuaciones de la diversidad genética, por el muestreo aleatorio de gametos, de una generación a otra. Dichas estimaciones son de llamar la atención ya que en ausencia de un régimen precautorio como ocurre en la actualidad, pueden ser responsables de los signos de sobreexplotación que han sido reportados para ambas especies (Aguirre-Villaseñor et al. 2006; Quiñonez-Velázquez y Montemayor-López, 2002). De esta forma, es preciso la implementación de estrategias de manejo del recurso orientadas a conservar a las poblaciones en niveles óptimos pues en el caso de *S. concolor* se ha estimado que el tamaño del “stock” se encuentra 30% por debajo del óptimo (Quiñonez-Velázquez y Montemayor-López, 2002).

El patrón de divergencia de las poblaciones de la sierra del Pacífico debe ser confirmado mediante el uso de otros marcadores moleculares, particularmente basados en DNA nuclear y de confirmarse, las estrategias de administración deberán ir encaminadas a considerar como unidades independientes a las poblaciones de la boca del Golfo de California y el Golfo de Tehuantepec.

8. CONCLUSIONES

- La diversidad genética mostrada por ambas especies en la región control del DNA mitocondrial es notablemente alta y concuerda con los reportes en otros escómbridos relacionados evolutivamente.
- Fueron detectadas diferencias significativas en las colectas temporales de la localidad de Sinaloa para *S. sierra* asociadas con diferencias en el éxito reproductivo de las diferentes clases de edad. Dichas diferencias no se observaron en *S. concolor* para ninguna de las localidades canalizadas.
- Con base en las diferencias observadas, *S. sierra* en el Pacífico oriental se encuentra conformada por al menos tres unidades poblacionales genéticamente discretas asociadas con áreas de alta productividad; una en la región de la Boca del Golfo de California, otra en el Golfo de Tehuantepec y una más en costas del Perú.
- *S. concolor* en el Golfo de California se encuentra constituida por una población panmíctica móvil, con migraciones estacionales hacia el alto Golfo durante el invierno y migraciones hacia la región central durante el invierno.
- La historia evolutiva de ambas especies se encuentra asociada a eventos de expansión poblacional precedidos de reducciones drásticas en el tamaño de las poblaciones, originados probablemente por ciclos glaciales-interglaciales durante los cuales se observaron fluctuaciones significativas en la temperatura superficial del agua.
- Las diferencias genéticas se observaron principalmente entre las poblaciones que habitan en zonas de surgencia lo que sugiere una estrecha dependencia de la sierra hacia éstas.
- Las diferencias en las curvas y el tipo de crecimiento entre las poblaciones de Mazatlán y Chiapas, podrían estar relacionadas con diferencias en la historia de vida de las mismas como resultado de procesos adaptativos.
- Debido al incremento en el número e intensidad de las zonas de surgencia en el Pacífico oriental durante el Pleistoceno, las poblaciones de *S. sierra* experimentaron

expansiones en su rango de distribución que propiciaron la diferenciación genética de las poblaciones.

- La existencia de una población ancestral de *S. concolor* fuera del Golfo de California es factible debido al patrón de distribución bimodal de “mismatches” exhibido.
- La colonización del Golfo de California por parte de *S. concolor* probablemente ocurrió hace aproximadamente 700,000 años como resultado de un evento glacial, que promovió la incursión de *S. concolor* en el Golfo de California en busca de condiciones favorables. Dada la dependencia de la especie a la presencia de zonas de surgencia, las poblaciones de *S. concolor* se establecieron en la zona central y del alto Golfo después de un proceso adaptativo.

9. REFERENCIAS

- Aguirre-Villaseñor, H., Morales-Bojorquez E., Morán-Angulo R.E., Madrid-Vera J., Valdez-Pineda R.E. 2006. Indicadores biológicos de la pesquería de sierra (*Scomberomorus sierra*), al sur del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*, 32:471-484.
- Allendorf, F.W., Ryman, N. and Utter, F.M. 1987. Genetics and Fishery Management. In: N. Ryman and F. Utter (eds). Population Genetics and Fishery Management. p.1-19. Wash. Sea Grant Program. Univ.Wash. Press, Seattle.
- Alvarado-Bremer, J.R., Naseri, I., and Ely, B. 1997. Orthodox and unorthodox phylogenetic relationships among tunas revealed by the nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region. *Journal of Fish Biology*, 50:540-554.
- Alvarado-Bremer, J.R., Viñas, J., Mejuto, J., Ely, B., and Pla, C., 2005. Comparative phylogeography of Atlantic bluefin tuna and swordfish; the combined effects of vicariance, secondary contact, introgression and population expansion on the regional phylogenies of two highly migratory pelagic fishes. *Mol. Phyl. Evol.* 36, 169-187.
- Álvarez-Borrego, S. 2010. Physical, chemical and biological oceanography of the Gulf of California. In: Brusca, C.R. (ed.). *The Gulf of California: biodiversity and conservation*. The University of Arizona Press. 337 pp.
- Andreasen, D.J., and Ravelo, A.C. 1997. Tropical Pacific Ocean termocline depth reconstructions for the last glacial maxima. *Paleoceanography*, 12:395-413.
- Arámburo-Paez, G., Luna-García, J.M., Tirado-estrada, G., Crespo-Domínguez, A. Ramírez, F.J., Jasso-Aguirre, M.A., y Peralta-Ramírez, E. 1984. Breve estudio sobre la sierra *Scomberomorus siera*, capturada por pescadores libres de Playa Norte e Isla de la Piedra Mazatlán. Mem. Serv. Soc. Universidad Autónoma de Sinaloa. 59p.
- Arámburo, P.G. 1980. Breve estudio sobre la sierra (*Scomberomorus sierra*), capturada por pescadores libres de Playa Norte e Isla de la Piedra, Mazatlán, Sin. Tesis Profesional, Escuela Ciencias del Mar U.A.S. pp. 58
- Avise, J.C. 2004. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Segunda edición. Sinauer Associates, Inc. EUA. 684p.
- Avise, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E., Lamb, T., Niegel, J.E., Reeb, C.A. y Saunders, N.C.. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge

- between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522.
- Banford H.M., Bermingham E., Collette B.B., McCafferty S.S. 1999. Phylogenetic Systematics of the *Scomberomorus regalis* (Teleostei: Scombridae) Species Group: Molecules, Morphology and Biogeography of Spanish Mackerels. *COPEIA*, 3:596-613.
- Barreto C. G y Borda C. A. 2008. Propuesta Técnica para la definición de Cuotas Globales de Pesca para Colombia, Vigencia 2009. Muñoz S. E., Puentes V., Sanabria, A.I. (Eds.). Documento Técnico concertado en el Comité Técnico Interinstitucional. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Ica, Ministerio de Ambiente y Vivienda y Desarrollo Territorial. 263p.
- Bernard R. 1981. Multivariate analysis as a mean of comparing growth in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 233-236.
- Bernardi, G., Findley, L, and Rocha-Olivares, A. 2003. Vicariance and dispersal across Baja California in disjunct marine fish populations. *Evolution*, 57:1599-1609.
- Block, B.A., Dewar, H., and Blackwell, S.B. 2001. Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science*, **293**, 1310-1314.
- Bowen, B.W., Bass, A.L., Rocha, L.A., Grant, W.S., and Robertson, D.R., 2001. Phylogeography of the trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evol.* 55, 1029-1039.
- Bray, N.A. 1988. Thermohaline circulation in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, **93**, 4993–5020.
- Buonaccorsi. V. P., Starkey, E., and Graves, J. E. 2001. Mitochondrial and nuclear DNA analysis of population subdivision among young-of-the-year Spanish mackerel (*Scomberomorus maculatus*) from the western Atlantic and Gulf of Mexico. *Mar. Biol.* 138: 37-45.
- Cannariato, K.G., and Ravelo, A.C. 1997. Pliocene-Pleistocene evolution of eastern tropical Pacific surface water circulation and thermocline depth. *Paleoceanography*, 12:805-820.
- Carlsson, J., McDowell, J.R., Díaz-Jaimes, P., Carlsson, E.L., Boles, S.B., Gold, J.R., and

- Graves, J.E. 2004. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) population structure in the Mediterranean Sea. *Molecular Ecology* 13(11); **3345-3356**.
- Carta Nacional Pesquera 2004, 2010. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación (SAGARPA). México.
- Castro-Aguirre, J.L. 1978. Catálogo sistemático de peces marinos que que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Depto. de Pesca, México, Ser. Científica 19; XI: 298p.
- Cervantes-Escobar, A. 2004. Variación estacional de la estructura de tallas y madurez gonadal de la sierra del Pacífico *Scomberomorus sierra* en la costa este del Golfo de California, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Sinaloa. Facultad de Ciencias del Mar. 35 p
- Chirichigno , F. N.1974. Clave para identificar los peces marinos del Perú. Inst. Mar. Perú, Inf. 44:1-387.
- Collete, B.B. y Russo. 1985a. Interrelationships of the Spanish mackerels (Pisces: Scombridae: *Scomberomorus*) and their copepod parasites. *Cladistics* 1:141-158.
- Collette y Russo (1985b). Interrelationships of the Spanish Mackerels (Pisces: Scombridae: *Scomberomorus*) and their copepod parasites. *Cladistics*, 1:141-158.
- Collette, B. B., F. H. Talbot, and R. H. Rosenblatt. 1963. The first California record of sierra, *Scomberomorus sierra* Jordan and Starks. *Calif. Fish Game* 49:53-54.
- Collette, B. B.1978. Scombridae. In W. Fischer (editor), *FAO species identification sheets for fishery purposes, Western Central Atlantic, fishing area 31; Vol. IV, 34 p*. FAO, Rome.
- Collette, B., Acero, A., Boustany, A., Canales Ramirez, C., Cardenas, G., Carpenter, K.E., 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 concolor*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>.
- Collette, B.B., y Nauen, C.E. 1983. *FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date*. FAO Fish. Synop., 125 Vol 2:137p

- Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. 2010. Anuario Estadístico de Pesca 2010. SAGARPA, México. 289p.
- Conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/anuario2010.
- Corander, J., Marttinen, P., Sirén, J. y Tang, J. 2008. Enhanced Bayesian modelling in BAPS software for learning genetic structures of populations. *BMC bioinformatics*, 9:539.
- Cowen, R. K. Paris, C. Bsrinivasan. A. 2006. Scaling of Connectivity in Marine Populations. *Science*, 311:522-527.
- Cowen, R.K., G. Gawarkiewicz, J. Pineda, S.R. Thorrold, y F.E. Werner. 2007. Population connectivity in marine systems: an overview. *Oceanography* 20(3): 14-21.
- Csirke, J., 1980 Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. FAO, Doc. Téc. Pesca, (192):82 p.
- D. Muths, P. Grewe, C. Jean, J. Bourjea. 2009. Genetic population structure of the Swordfish (*Xiphias gladius*) in the southwest Indian Ocean: Sex-biased differentiation, congruency between markers and its incidence in a way of stock assessment. *Fisheries Research*, 97: 263-269.
- DeVries, D. A., C. B. Grimes, M. H. Prager. 2002. Using otolith shape analysis to distinguish eastern Gulf of Mexico and Atlantic Ocean stocks of King Mackerel. *Fish. Res.*, 57: 51-62.
- DeVries, D.A., Grimes, C.B. 1997. Spatial and temporal variation in age and growth of king mackerel from the southeastern U.S. and Mexico, 1977±1992. *Fish. Bull.*, 95:694-708.
- Díaz-Jaimes, P., Uribe-Alcocer, M., Rocha-Olivares, A., García de León, F.J., Nortmoon, P. Durand, J.D. 2010. Global phylogeography of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*): the influence of large effective population sizes and recent dispersal on the divergence of a marine pelagic cosmopolitan species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57:1209-1218.
- Diouf, T., and Kothias, J.B. A. 1994. Systematic presentation and geographical distribution of species. In: Fonteneau, A. and Marcille, J. Resources, fishing and biology of the tropical tunas of the Eastern Central Atlantic. FAO Fisheries Technical Paper 292.
- Donaldson KA, Wilson RR Jr (1999) Amphi-Panamic germinates of snook (Percoidae: Centropominae) provide a calibration of the divergence rate in the mitochondrial DNA control region of fishes. *Mol Phylogenet Evol* 13:208–213

- Drummond, A.J., and Rambaut, A. 2007. "BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees". *BMC Evol. Biol.* 7:214.
- Dupanloup, I., Schneider, S., Excoffier, L. (2002) A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* 11(12):2571-81.
- Ely, B., Viñas, J., Alvarado-Bremer, J., Black, D., Lucas, L., Covello, K., Labrie, A.V., 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 (*Katsuwonis pelamis*). *BMC Evol. Biol.* 5-19.
- Espino-Barr E. Cabral-Solis E. G., Garcia-Boas A. Puente-Gomez M. 2004. Especies marinas con valor commercial de la costa de Jalisco, México, Instituto Nacional de la Pesca. SAGARPA, 145 pp.
- Espino-Barr, E., M. Cruz-Romero & A. Garcia-Boa, 1990. Biología pesquera de tres especies de la familia Scombridae en el litoral de Colima, México. *In: Dailey, M. y H. Bertsch (Eds.). Memorias del VIII Simposium de Biología Marina.* Ensenada, México. pp. 65-74.
- Espino-Barr, E., M. Gallardo-Cabello, E.G. Cabral-Solis, A. Garcia-Boa and M. Puente-Gomez, 2008. Growth of the Pacific jack *Caranx caninus* (Pisces: Carangidae) from the coast of Colima, Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 56: 171-179.
- Excoffier L (2004) Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model. *Mol Ecol* 13:853-864
- Excoffier, L., Lischer, H. 2010. Arlequin ver. 3.5: An integrated software for population genetic data analysis. Computational and Molecular Population Genetics Lab, Institute of Zoology, University of Berne, Switzerland.
- Excoffier, L., Smouse, P.E., Quattro, J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application of human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131, 479–491.
- Faber J.E., and Stepien, C.A. 1998. Tandemly repeated sequences in the mitochondrial DNA control region and phylogeography of the pike-perches *Stizostedion*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10:310-322.
- Finucane. H., and Collins, L. A. 1984. Reproductive biology of cero, *Scomberomorus regalis*, from the coastal waters of south Florida. *Northeast Gulf Sci.* 7:101-107.

- Fischer, W., Krup, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E. and Niem, V. H. 1995. Guia FAO para la Identificacion de Especies de para los fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental. Volumen III. Vertebrados - Parte 2. , Vol. 3, Page: 1201-1813
- Fitch, E.J., and Flesching, A.O. 1949. A brief account of the Monterey Spanish mackerel (*Scomberomorus concolor*). California Fish and Game, 35:275-280.
- Fu, Y.X. 1997. Statistical tests of neutrality against population growth, hitchhiking and background selection. Genetics 147:915–925.
- Gaither MR, Toonen RJ, Robertson DR, Planes S, Bowen BW. 2010. Genetic evaluation of marine biogeographical barriers; perspectives from two widespread Indo-Pacific snappers (*Lutjanus kasmira* and *Lutjanus fulvus*). J Biogeogr 37: 133-147.
- Gallardo-Cabello, E. Espino-Barr, R.A. Nava-Ortega, A. Garcia-Boa, E.G. Cabral-Solis and M. Puente-Gomez, 2011. Analysis of the Otoliths of Sagitta, Asteriscus and Lapillus of Pacific sierra *Scomberomorus sierra* (Pisces: Scombridae) in the coast of Colima Mexico. Journal of Fisheries and Aquatic Science, 6: 390-403.
- Gallardo-Cabello, M., E. Espino-Barr, A. Garcia-Boa, E.G. Cabral-Solis and M. Puente-Gomez, 2006. Morphologic and morphometric analysis and growth rings identification of otoliths: Sagitta, asteriscus and lapillus of *Caranx caballus*
- Gallardo-Cabello, M., E. Espino-Barr, A. Garcia-Boa, E.G. Cabral-Solis and M. Puente-Gomez, 2007. Study of the growth of the green jack *Caranx caballus* Gunther 1868, in the Coast of Colima, Mexico. J. Fish. Aquatic Sci., 2: 130-139
- Gold, J.R., Kristmundsdóttir, Á.Y, and Richardson, L.R. 1997. Mitochondrial DNA variation in mackerel (*Scomberomorus cavalla*) from the western Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. Mar. Biol. 129:221-223.
- Gold, R. J. And E. Pack. 2002 Population structure of king mackerel (*Scomberomorus cavalla*) around peninsular Florida, as revealed by microsatellite DNA. Fish. Bull. 100: 491-509.
- Grant WS, Bowen BW. 1998 Shallow population history in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. J Hered 89: 425-426
- Grant, W.S., Bowen, B.W., 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *J. Hered.* 89, 415-426.

- Grant, W.S., Garcia-Marin, J.L. and Utter, F.M. 1999. Defining population boundaries for fishery management. S. Mustafa (Ed.), *Genetics in Sustainable Fisheries Management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 27-72
- Graves, J.E., 1998. Molecular insights into the population structures of cosmopolitan marine fishes. *J. Hered.* 89, 427-437.
- Graves, J.E., McDowell, J.R., 2003. Stock structure of the world's istiophorid fishes: a genetic perspective. *Mar. Fresh. Res.* 54, 287-298.
- Hall, T. 2007. BioEdit: Biological sequence alignment editor for Win95/98/NT/2K/XP [Online]. Website last modified on June 27, 2007 (accessed on September 13, 2011). Available at <http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>.
- Hallberg, G.R. 1986. Pre-Wisconsin glacial stratigraphy of the central plains region in Iowa, Nebraska, Kansas and Missouri. *Quaternary Science Reviews*.
- Hastings, P.A., and Findley, L.T. 2007. Marine fishes of the upper biosphere reserve, northern Gulf of California. In: Felger, R.S. and Broyles B. (eds.). *Dry borders; Great natural reserves of the Sonoran desert*. University of Utah Press, Salt Lake City. pp 364-382.
- Hedgecock, D. 1994. Does variance in reproductive success limit effective population sizes of marine organisms? In *Genetics and evolution of marine organisms*. Edited by Beaumont AE. London: Chapman and Hall:122-134.
- Heupel M.R, Carlson J.K. Simpfendorfer C.A. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Mar Ecol Prog Ser* 337: 287-297.
- Hewitt G.M. 2000. The genetic recolonization of European biota. *Biol J. Linn. Soc.* 68: 87–112.
- Hewitt, G. 2004. The structure of biodiversity-insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology*, 1(4);1-16.
- Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of the ice ages, and their role on divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58:248-276.
- Hey, H. 2010. Isolation with Migration Models for More Than Two Populations. *Mol. Biol. Evol.*, 27:905-920.
- Hey, J., and R. Nielsen. 2004. Multilocus methods for estimating population sizes, migration rates and divergence time, with applications to the divergence of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*. *GENETICS* 167:747-760.

- Hilborn, R. & C.J. Walters. 1992. Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty. Chapman & Hall, New York.
- Hilton-Taylor, C., 2000. 2000 IUCN red list of threatened species. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. xviii + 61 p.
<http://www.fishbase.org/report/FAO/FAOCatchList.cfm?scientific=Scomberomorus+sierra>
- Huang, D., and Bernardi, G. 2001. Disjunct Sea of Cortez-Pacific Ocean *Gillichthys mirabilis* populations and the evolutionary origin of their Sea of Cortez endemic relative, *Gillichthysseta*. Mar. Biol., 138:421-428.
- Hudson, E. and Mace, G. (1996). Marine fish and the IUCN red list of threatened animals. In: E. Hudson and G. Mace, eds. Report of the workshop held in collaboration with WWF and IUCN at the Zoological Society of London, April 29-May 1, 1996. Institute of Zoology, Regent Park, London.
- Hueter R, Heupel M, Heist E, Keeney D. 2004. The implications of philopatry in sharks for the management of shark fisheries. J Northwest Atl Fish Sci.;35:239–247.
- Hueter, R. E., M. R. Heupel, E. J. Heist, and D. B. Keeney. 2005. Evidence of Philopatry in Sharks and Implications for the Management of Shark Fisheries. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 35: 239-247. doi:10.2960/J.v35.m49.
- Hurtado, L.A., Mateos, M., and Santamaria, C.A. 2010. Phylogeography of supralittoral rocky intertidal *Ligia* isopods in the Pacific region from central California to central Mexico. PLoS ONE 5(7): e11633. doi:10.1371/journal.pone.0011633
- Instituto Nacional de la Pesca. 2007. Breviario de la pesquería de sierra del Golfo de California. SAGARPA, México.
- Johnson A.G., Fable W.A. Jr., Grimes C.B., Trent L, Perez J.V. 1994. Evidence for distinct stocks of king mackerel, *Scomberomorus cavalla*, in the Gulf of Mexico. Fish Bull US 92:91-101.
- Jordan, D. S., and B. W. Evermann. 1896. A check-list of the fishes and fish-like vertebrates of North and Middle America. Rep. U.S. Comm. Fish Fish. 1895, 21:207-584.
- Kimura, M. 1980 A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16:111-120.

- Klawe, W.L. 1966. Notes on occurrence of young and spawning of *Scomberomorus sierra* in the eastern Pacific Ocean. *Pac Sci* 10:445-451.
- Laird, P.W., Zijderveld, A., Linders, K., Rudnicki, M.A., Jaenisch, R., and Berns, A. 1991. Simplified mammalian DNA isolation procedure. *Nucleic Acids Res.* 19: 4293.
- Lauth, R.R., and Olson, R.J. 1996. Distribution and abundance of larval Scombridae in relation to the physical environment in the northwestern Panama bay. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, Vol. 21 No. 3.
- Lavín, M.F., Durazo, R., Palacios, E., Argote, M.L., and Carrillo, L. 1997. Lagrangian observations of the circulation in the Northern Gulf of California. *J. Phys. Ocean.*, 27:2298-2305.
- Le, J., Mix, A.C., and Shackleton, N.J. 1995. Late quaternary paleoceanography in the eastern equatorial Pacific Ocean from planktonic foraminifers: a high-resolution record from site 846. In *Proc. ODP, Sci. Results* 138. Edited by Pisias NG, Maeyer LA, Janecek TR, Palmer-Julson A, van Alden TH. College Station, TX (Ocean Drilling Program), 675-693.
- Lea, D.W., Pak, D.K., and Spero, H.J. 2000. Climate impact of late Quaternary equatorial Pacific sea surface temperature variations. *Science*, 289:1719-1724.
- Levin, H.L. 2003. *The Herat through time*. Wiley Ed., 632pp.
- Librado, P., and Rozas, J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25:1451-1452.
- Lindberg, G.U. 1971. *Fishes of the world*. Transl. edn. From Russian by H. Hardin, 1974. Wiley and Sons, New York, 545 pp.
- Lindell, J., Ngo, A., and Murphy, R.W. 2006. Deep genealogies and the mid-peninsular sea way of Baja California. *J. Biogeogr.*, 33:1327-1331.
- Lizárraga-Rodríguez, H.M. 1984. Contribución al conocimiento de la pesquería de sierra, *Scomberomorus sierra* (Jordan & Starks, 1895) en la costa del estado de Nayarit. Tesis Profesional. Esc. Ciencias del Mar. UAS. Mazatlán, Sin., México.
- López-Murúa, L. S. 2010. Edad y crecimiento de la sierra del Pacífico *Scomberomorus sierra* en las costas de Mazatlán, Sinaloa durante octubre de 2006 a julio de 2007. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Sinaloa. 44 p.
- Lucano-Ramírez, G, Ruiz-Ramírez, S, Palomera-Sánchez, FI, & González-Sansón, G. (2011). *Biología reproductiva de la sierra Scomberomorus sierra* (Pisces, Scombridae)

- en el Pacífico central mexicano. *Ciencias marinas*, 37(3), 249-260
- Lüthi, D., Le Flosch, L., Bereiter, B., Blunier, T., Barnola, J.M., Siegenthaler, U., Raynaud, D., Jouzel, J., Fischer, H., Kawamura, K., and Stocker, T.F. 2008. High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000-800,000 years before present. *Nature*, 473:379-382.
- Macías-Romero, M.E. y Mota Pineda, A.F. 1990. Algunos aspectos biológicos y pesqueros de la sierra del Pacífico (*Scomberomorus sierra*, Jordan y Starks, 1895) en Bahía Bufadero Michoacán y el puerto de Mazatlán Sinaloa, México. Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México, 154p.
- Manguson, J.J. 1978. Locomotion by scombrid fishes. In *Fish Physiology vol. VII* Edited by Hoar WS, Randall DJ, Academic Press, New York, 239–313.
- Marko, P. B., Hoffman, J. M., Emme, S. A., McGovern, T. M., Keever, C., & L. N. Cox. 2010. The expansion-contraction model of Pleistocene demography: rocky shores suffer a sea change? *Molecular Ecology* 19:146-169.
- Martínez, J. 2005. Manual de la Pesca Blanca. 45 especies de interés comercial. 2a Ed. Asociación de Exportadores de Pesca Blanca del Ecuador (ASOEXPEBLA). 174 pp.
- Martinez, P., Gonzalez, E.G., Castiño, R., Zardoya, R., 2006. Genetic diversity and historical demography of Atlantic bigeye tuna (*Thunnus obesus*). *Mol. Phyl. Evol.* 39, 404-416.
- McDowell, J.R., Graves, J.E., 2002. A genetic perspective on Atlantic sailfish stock structure. *Col. Vol. Sci. Pap ICCAT*, 54, 805-810.
- McManus J.F. 2004. A great grand daddy of ice cores. *Nature* 29. 611-612.
- Medina-Gómez S. P. 2004. Variación estacional de la estructura de tallas y madurez gonadal de *Scomberomorus concolor* (Lockington, 1879) y de *Scomberomorus sierra* (Jordan y Starcks 1895), en la costa de Baja California, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, México, 37 pp.
- Miller, D.J. and Lea, R.N. 1972. Guide to the coastal marine fishes of California. Calif. Dep. of Fish and Game, Fish Bull. **157**: 1-235.
- Montemayor-López, G. & M.A. Cisneros-Mata. 1999. Varamiento de eufáusidos, *Nyctiphanes simplex*, en el Golfo de California (Bahía de Guaymas, Sonora), en la

- primavera de 1998. Res. VII Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés. Hermosillo, Son. 25 al 28 de mayo de 1999.
- Montemayor-López, G., M.A. Cisneros-Mata, A. Morga-López, R. Castro-Longoria & R. Molina-Ocampo. 1999. Investigación para el manejo pesquero del recurso “sierra” en el área central de la costa de Sonora. Res. VII Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés. Hermosillo, Son. 25 al 28 de mayo de 1999.
- Moser, H.G., Ahlstrom, H.E., Kramer, D., and Stevens, E.G. 1973. Distribution and abundance of fish eggs and larvae in the Gulf of California. Reports CalCOFI volume XVII, 1 July 1971 to 30 June 1973.
- Muths, D., Grewe, P., Jean, C. y Bourjea, J. 2009. Genetic population structure of the Swordfish (*Xiphias gladius*) in the southwest Indian Ocean: Sex-biased differentiation, congruency between markers and its incidence in a way of stock assessment. Fisheries Research, 97: 263-269.
- Nance, A.H., Kimley, P., Galván, Magaña, F., Martínez-Ortíz, J., and Marko, P.B. 2011. Demographic Processes Underlying Subtle Patterns of Population Structure in the Scalloped Hammerhead Shark, *Sphyrna lewini*. PLoS ONE, 6(7): e21459. doi:10.1371/journal.pone.0021459.
- Nava Ortega, Rubí A et al. 2012. Growth analysis of the Pacific sierra *Scomberomorus sierra* in Colima, México. Rev. biol. mar. oceanogr. [online]. 2012, vol.47, n.2, pp. 273-281 . Disponible en: <<http://www.scielo.cl/scielo.php?>
- Nei, M. (1987). *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia Univ. Press, New York.
- Nesbø, C.L., Rueness, E.K., Iversen, S.A., Skagen, D.K., and Jakobsen, K.S. 2000. Phylogeography and population history of Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus* L.): a genealogical approach reveals genetic structuring among the eastern Atlantic stocks. *Proc R Soc Lond B*, 267:281-292.
- Nielsen, R., Wakeley, J., 2001. Distinguishing migration from isolation: a Markov chain Monte Carlo approach. *Genetics*, 158, 885-896.
- Patarnello, T., Filip, A., Volckaert, M. J., and Castilho, R. 2007. Pillars of Hercules: is the Atlantic–Mediterranean transition a phylogeographical break?. *Mol. Ecol.*, 16:4426-4444.

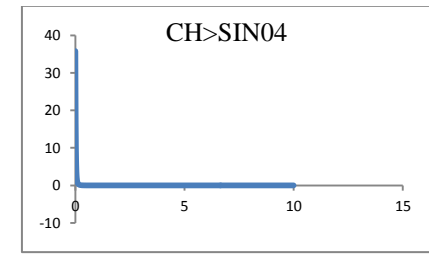
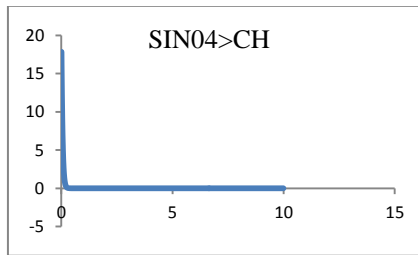
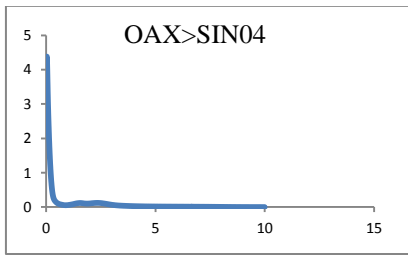
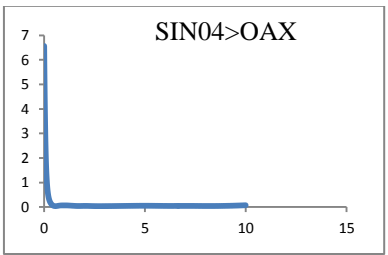
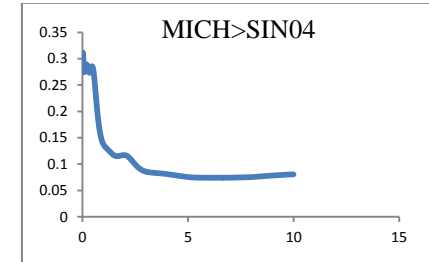
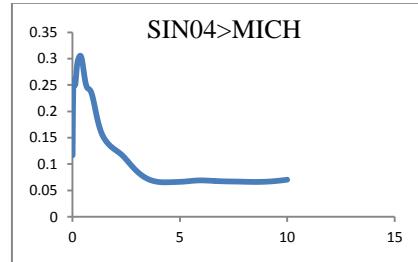
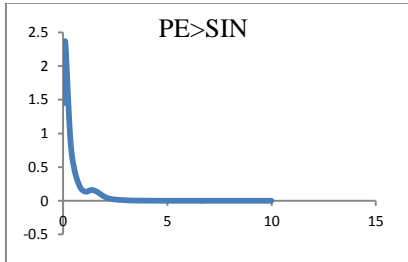
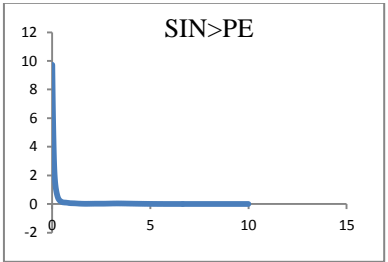
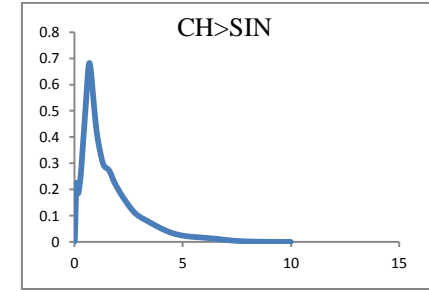
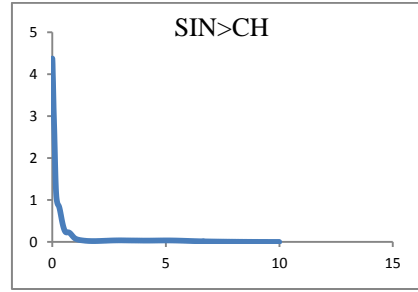
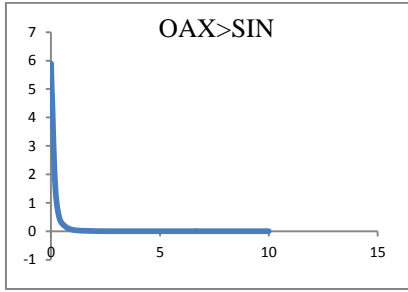
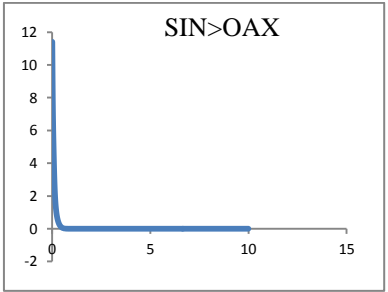
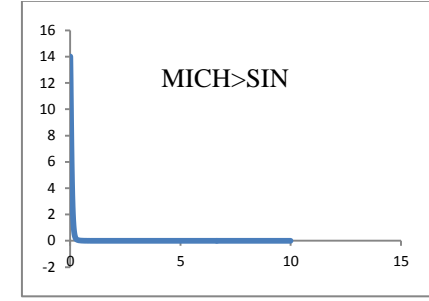
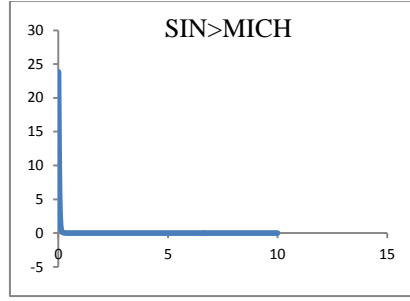
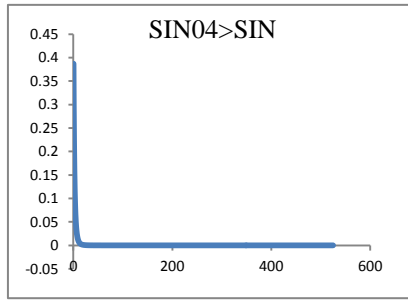
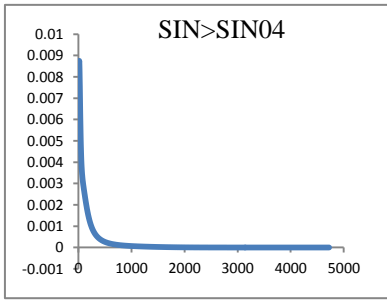
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. int. Explor. Mer* , **39**(3): 175-192.
- Pauly, D., V. Christensen, S. Guénette, T. J. Pitcher, U. R. Sumaila, C. J. Walters, R. Watson, D. Zeller. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418: 689-695.
- Peraza-Vizcarra J. V. Niebla-Tirado J.M. Rodríguez-Osuna A. 1997. Abundancia, prevalencia e intensidad de tremátodos, copépodos, isópodos, y brachiuros en *Scomberomorus sierra*, Jordan y Stark 1895, capturado por los Pescadores de la playa norte, Mazatlán, Sinaloa, Mem. Serv. Soc. Universidad Autónoma de Sinaloa. 45 p.
- Pérez-Ramos, V. H. 1994. Maduración sexual, hábitos alimenticios, estructura poblacional, variación temporal del esfuerzo y captura de la pesquería de la sierra *S. sierra* en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, durante el periodo 1988-89. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Sinaloa. 59 p.
- Pisias, N.G., Mix, A.C. 1997. Spatial and Temporal Oceanographic Variability of the Eastern Equatorial Pacific During the Late Pleistocene: Evidence from Radiolaria Microfossils. *Paleoceanography*, 12:381–393.
- Policansky, D. 1993. Evolution and management of exploited fish populations. In: Kruse, G., Eggers, D.M., Marasco, R.J., Pautzke, C., y Quin II, J. (eds.). Proceedings of the International Symposium on Management strategies for exploited fish populations. Alaska Sea Grant College Program Report No. 93-02, University of Alaska Fairbanks.
- Posada, D., Crandall, K.A., 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14, 817-818.
- Quiñonez-Velázquez, C. y G. Montemayor-López. 2002. Biología y dinámica poblacional de *Scomberomorus concolor* en el Golfo de California. *En: Memorias del I Foro Científico de Pesca Ribereña*. Guaymas, Son. del 17 al 18 de Octubre de 2002.
- Ramírez-Pérez, J.S., C. Quiñonez-Velázquez, F.J. García-Rodríguez, R. Félix-Uraga and F.N. Melo-Barrera. 2010. Using the Shape Sagitta Otoliths in the Discrimination or Phenotypic Stocks in *Scomberomorus sierra* (Jordan y Starks, 1895). *Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 5(2): 82-93. Disponible en: <http://scialert.net/qredirect.php?doi=jfas.2010.82.93&linkid=pdf>

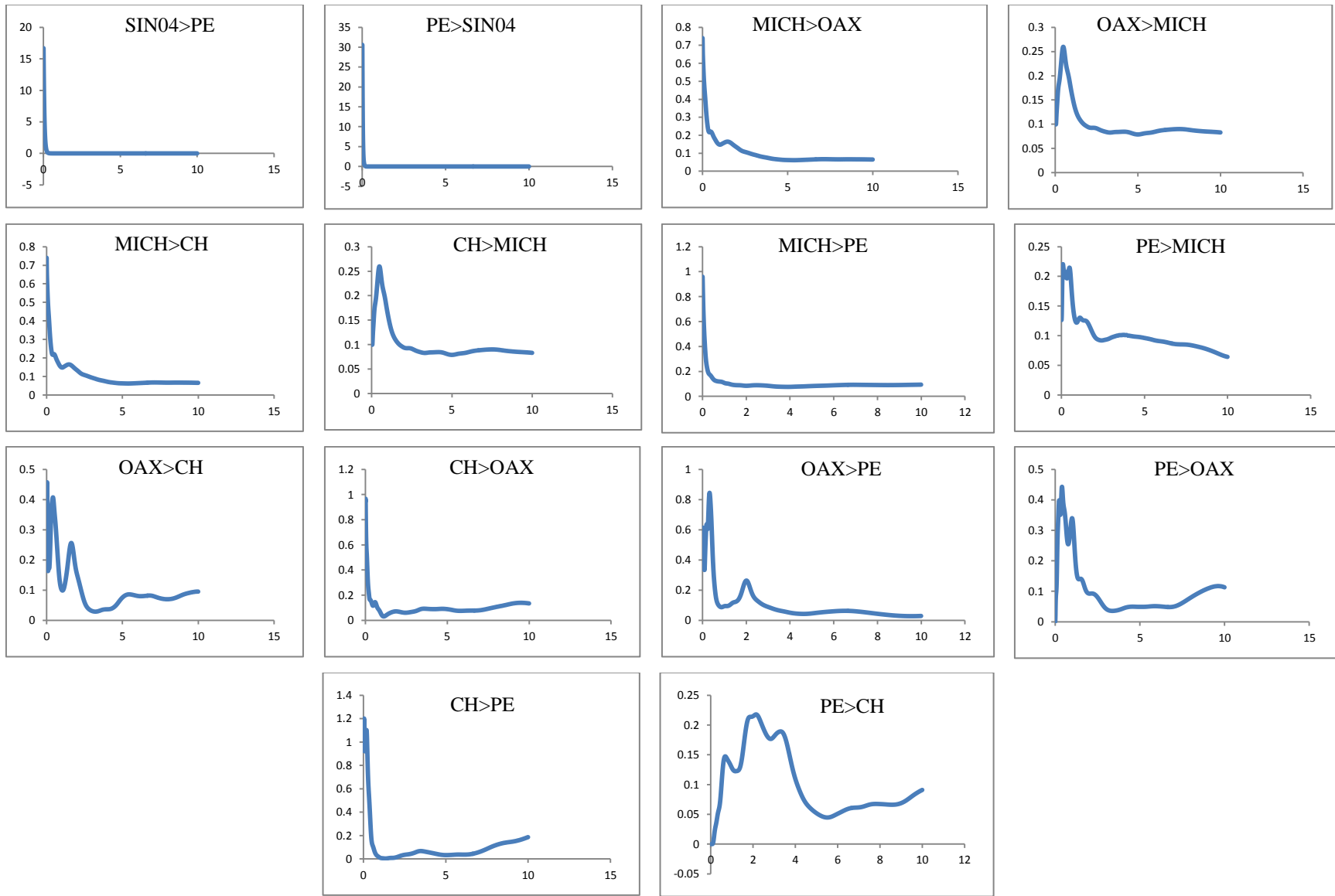
- Raymond M., and Rousset F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Hered.*; **86**:248-249.
- Riddle, R.R., Hafner, D.J., Alexander, L.F., and Jaeger, J.R. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular desert biota. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **97**:14438-14443.
- Ripa, P., 1997: Toward a physical explanation of the seasonal dynamics and thermodynamics of the Gulf of California. *J. Phys. Oceanogr.*, **27**, 597–614.
- Rogers AR, Harpending H (1992) Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol Biol Evol* **9**:552-569
- Roy, K., Valentine, J.W., Jablonski, D., Kidwell, S. 1996. Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. *TREE*, **11**:458-463.
- Ruiz-Durá, M.F. 1985. Recursos pesqueros de las costas de México. LIMUSA, México, 1990
- Ryman, N. 1991. Conservation genetics considerations in fishery management. *J.Fish Biol.* **39** (Suplement A): 211-224.
- Saitou, N. y Nei, M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* **4**: 406-425.
- Salgado–Ugarte, I. H., J. Gómez–Márquez & F. Peña–Mendoza. 2005. Métodos actualizados para el análisis de datos Biológicos–Pesqueros. ENEP Zaragoza UNAM. México. 240 p.
- Santa-Brígida E.L., Cunha D.B., Rego P.S., Sampaio I., Schneider H., Vallinoto M. 2007. Population analysis of *Scomberomorus cavalla* (Cuvier, 1829) (Perciformes, Scombridae) from the Northern and Northeastern coast of Brazil. *Braz J Biol*, **67**(4, suppl.):919-924
- Schaefer HC, Fable WA Jr. 1994. King mackerel, *Scomberomorus cavalla*, mark-recapture studies of Florida's east coast. *Mar Fish Rev* **56**: 13-23
- Sharp, G.D. y Pirages, S.W. 1978. The distribution of red and white swimming muscles, their biochemistry and the biochemical phylogeny of selected scombrids fishes.. In: Sarp, G.D. y Dillon, A.E. (eds). The physiological ecology of tunas. Academic Press, New York. 41-78pp

- Sharpe, D., and Hendry, A. 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. *Evolutionary applications* 2:260-275.
- Slatkin, M. 1995 A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139: 457-462.
- Slatkin, M. 1998. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*, 139: 457-462
- Smith, P.J.1994. Genetic diversity of marine fisheries resources. *FAO Fish. Tech. Paper*. 344/11 Rome, FAO. 53 p.
- Spero, H.J., Koreen, M.M., Kalve, E.M., and Lea, D.W. 2003. Mutispecies approach to reconstructing eastern Pacific thermocline hydrography during the past 360 kyr. *Paleoceanography*, 18:1022.
- Sulaiman, Z.H. and Ovenden, J.R. 2010. Population genetic evidence for the east-west division of the narrow-barred Spanish mackerel (*Scomberomorus commerson*, Perciformes: Teleostei) along Wallace's Line. *Biodiversity Conservation* 19: 563-574.
- Tamura K., Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of the mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, 10:512–526.
- Tamura, K. & M. Nei. 1993. Model selection in the estimation of the number of nucleotide substitutions. *Mol. Biol. Evol.* 10: 512-526.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., and Kumar, S. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* (submitted).
- Tavare, S., Balding, D.J., Griffiths, R.C., and Donnelly, P. 1997. Inferring coalescence times from DNA sequence data. *Genetics*, 145:505-518.
- Templeton A. R., Routman E., Phillips C. A. 1995. Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Genetics* 140, 767–782.
- Templeton, A.R. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. Wiley-Liss, New Jersey. 681p.

- Theisen T. C. Bowen B. W. Lanier W, Baldwin J.D. 2008. High connectivity on a global scale in the pelagic wahoo, *Acanthocybium solandri* (tuna family Scombridae). *Mol Ecol* 19: 4233-4247.
- Thompson, J.D., Gibson, T.J., Plewniak, F., Jeanmougin, F., Higgins, D.G., 1997. The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucl. Acid Res.* 24, 4876-4882.
- Thomson, D.A., Findley, L.T., and Kerstitch, A.N. 2000. Reef fishes of the sea of Cortes. University of Texas Press. 343p.
- Tomczak, M. y Godfrey, J.S. 1994. Regional Oceanography: An introduction. Butler & Tanner Ltd, Frome and London. 421p.
- Utter, F. M.1991. Biochemical genetics and fishery management. : an historical perspective. *J. Fish Biol.* **39** (Suplement A): 1-20.
- Utter, F.M. 1986. Validity of Electrophoresis in Identifying Fish Populations Structures. In: D. Hedgecock (editor). Workshop on Identifying Fish Subpopulations. p. 14-19. Calif. Sea Grant Coll. Program Publ. T-CSGCD-013.
- Valdovinos-Jacobo, L.A. 2006. Edad, crecimiento y mortalidad de la sierra del Golfo *Scomberomorus concolor* (Lockington, 1879) en el Golfo de California. Tesis Maestría en Manejo de Recursos Marinos. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, México. 171p.
- Valle-Martínez, O., Ruiz-Islas, A., Esquer-Barrera, R. 1997. Abundancia, prevalencia e intensidad de nematodos en gónadas de hembras de Somberomorus sierra, capturada por pescadores de Playa Norte, Mazatlán Sinaloa. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, México, 55p.
- Verdi-Lara, A. 1981. Descripción de la unidad de pesquería de la sierra del Pacífico *Scomberomorus sierra*, Jordan y Starks, 1895, en los puertos de Mazatlán y Topolobampo, Sinaloa. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 117 p.
- Vicencio-Aguilar M. E. 1986. Aspectos Biológico Pesqueros de la Sierra del Pacífico (*Scomberomorus sierra*, Jordan y Starks, 1895) en San Blas Nayarit. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM.
- Viñas, J., Alavarado Bremer, J.R., Pla, C., 2004b. Inter-oceanic genetic differentiation among albacore (*Thunnus alalunga*) populations. *Mar. Biol.* 145, 225-232.

- Viñas, J., Alvarado-Bremer, J., Pla, C., 2004a. Phylogeography of the Atlantic bonito (*Sarda sarda*) in the northern Mediterranean: the combined effects of historical vicariance, population expansion, secondary invasion, and isolation by distance. *Mol. Phylog. Evol.* 33:32-42.
- Walker, B.W. 1960. The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. *Systematic Zoology*, 9:123-133.
- Waples R. S. 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *J Hered* 89: 438-450.
- Ward, R.D. 1995. Population genetics of tunas. *J. Fish. Biol.* **47** (Supplement A): 259-280.
- Ward, R.D. 2000. Genetics in fisheries management. *Hydrobiologia*, 420, 191-201.
- Ward, R.D. 2005. The importance of identifying spatial population structure in restocking and stock enhancement programmes. *Fish. Res.* 80:9-18.
- Weatherley A. and H. Gill. 1987. *The biology of the fish growth*. Academic Press, New York, 443 pp.
- Wollam, M. B., 1970. Description and distribution of larvae and early juveniles of king mackerel, *Scomberomorus cavalla* (Cuvier), and Spanish mackerel, *Scomberomorus maculatus* (Mitchill) (Pisces: Scombridae) in the Northwestern, Atlantic. Fla. Dep. Nat. Resour., Mar. Res. Lab. Tech. Ser. 61:1-35.
- Wootton, R. J. 1990. *Ecology of the Teleost fishes*. Department of Biological Science. Published by Chapman and Hall, London.
- Worm, B., E. B. Barbier, N. Beaumont, J.E. Duffy, C. Folke, B.S. Halpern, J.B.C. Jackson, H.K. Lotze, F. Micheli, S.R. Palumbi, E. Sala, K.A. Selkoe, J.J. Stachowicz, R. Watson. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787-790.
- Wyrski, K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. *Bull. I- ATTC*, **9**(5): 277-304.
- Wyrski, K. 1967. Circulation and water masses in the eastern equatorial Pacific Ocean. *Int. J. Oceanol & Limnol.* **1**(2): 117-147.

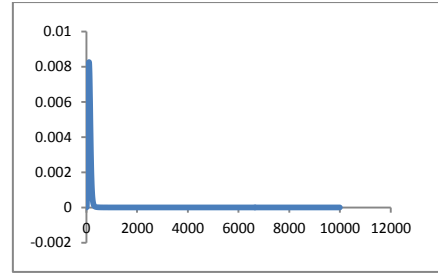
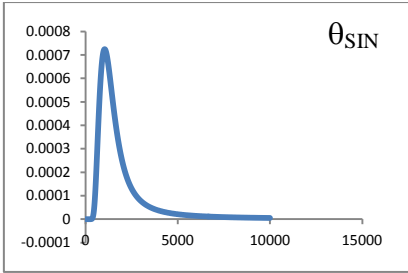




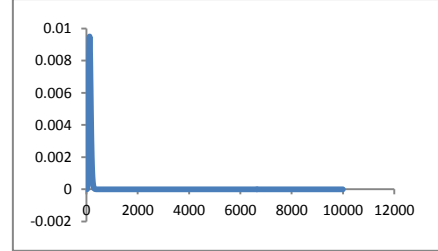
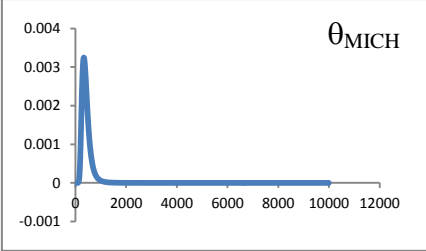
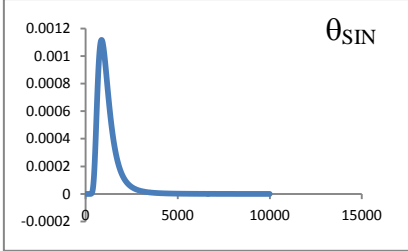
Anexo 1. Probabilidad posterior de las estimaciones de migración entre las localidades estudiadas de *S. sierra*.

θ_A

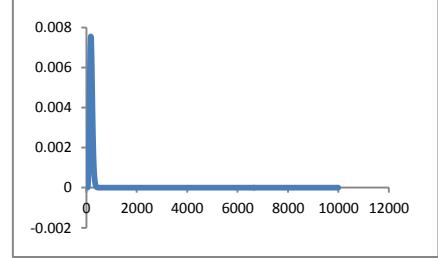
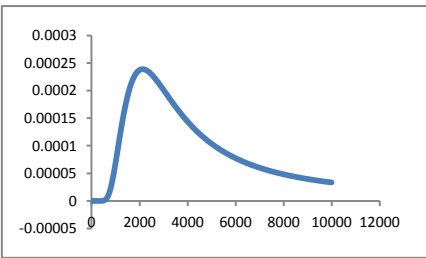
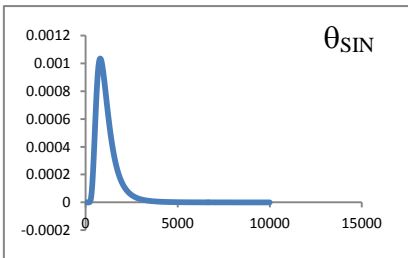
SIN-SIN04



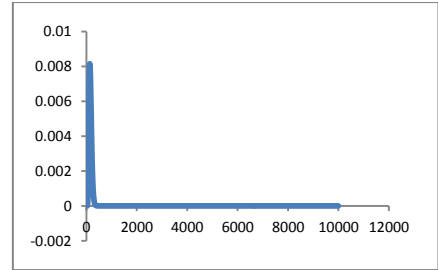
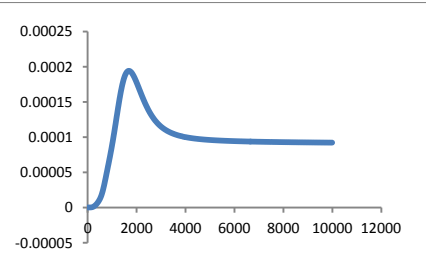
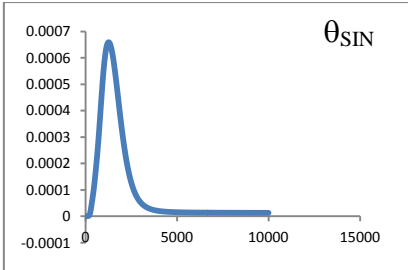
SIN-MICH



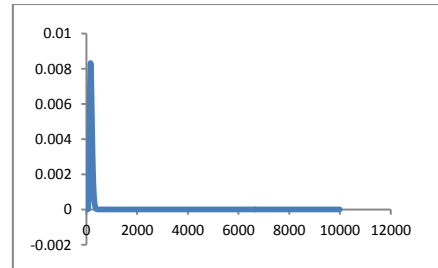
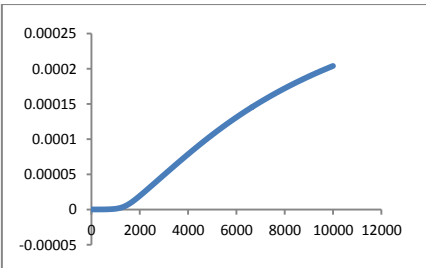
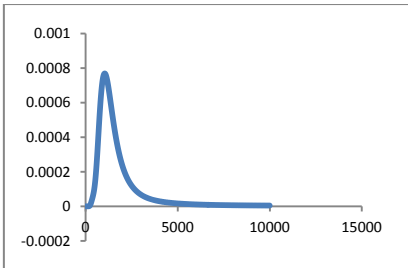
SIN-OAX



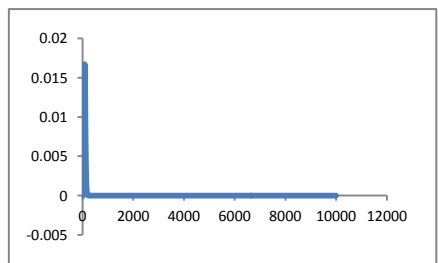
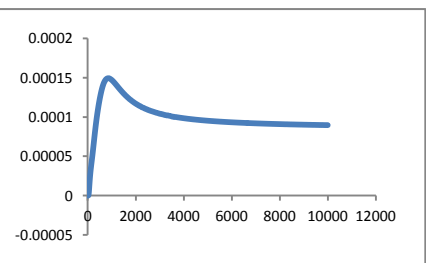
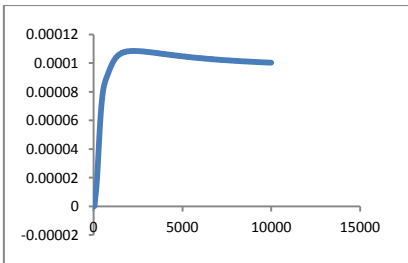
SIN-CH



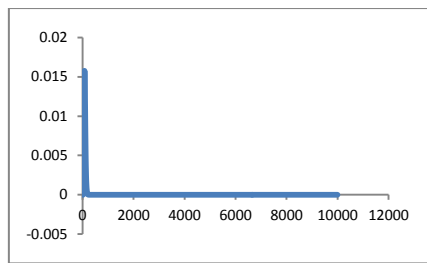
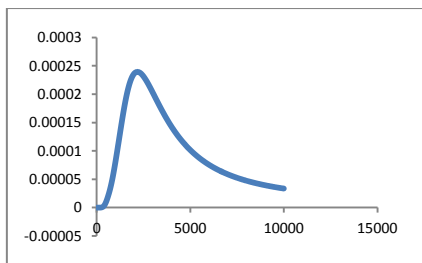
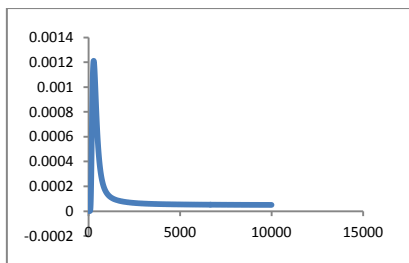
SIN-PE



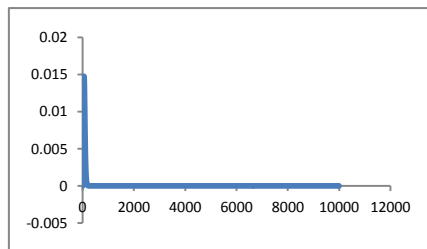
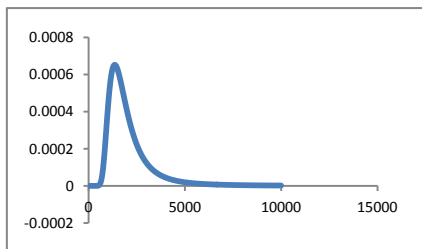
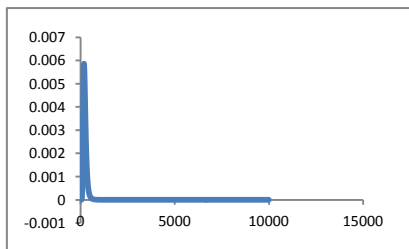
SIN04-MICH



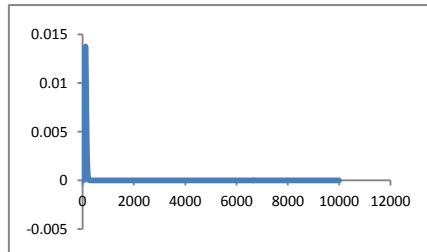
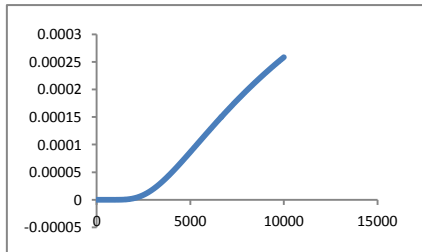
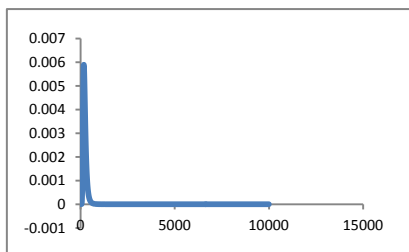
SIN04-MICH



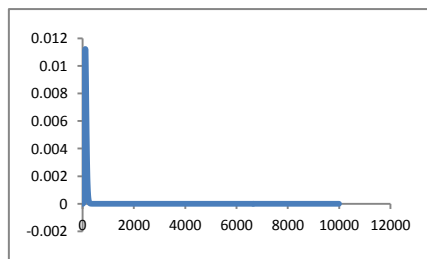
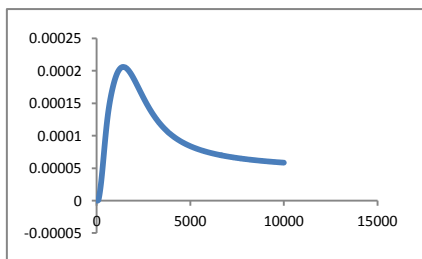
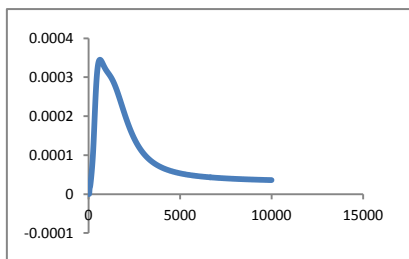
SIN04-CH



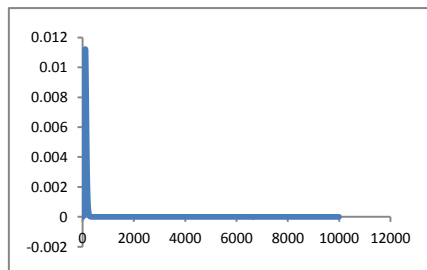
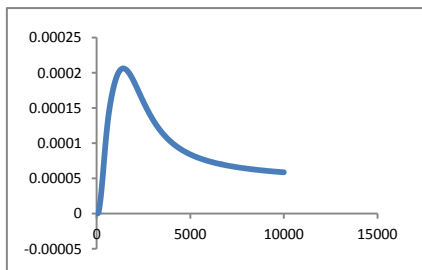
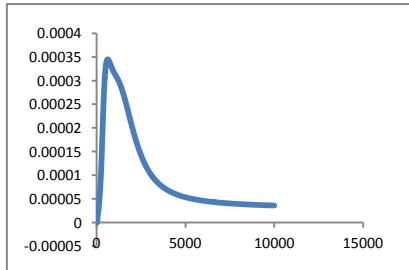
SIN04-PE



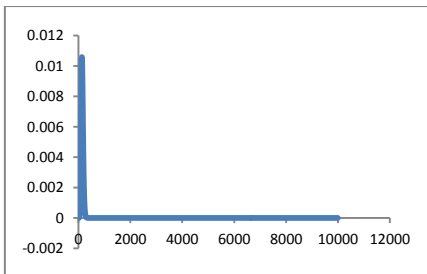
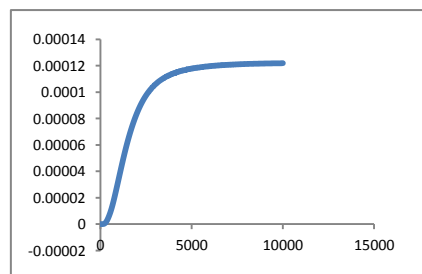
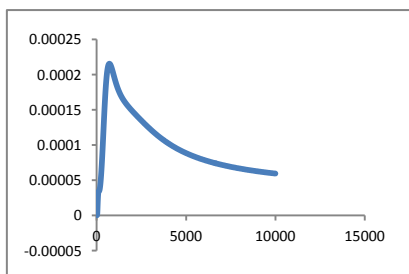
MICH-OAX

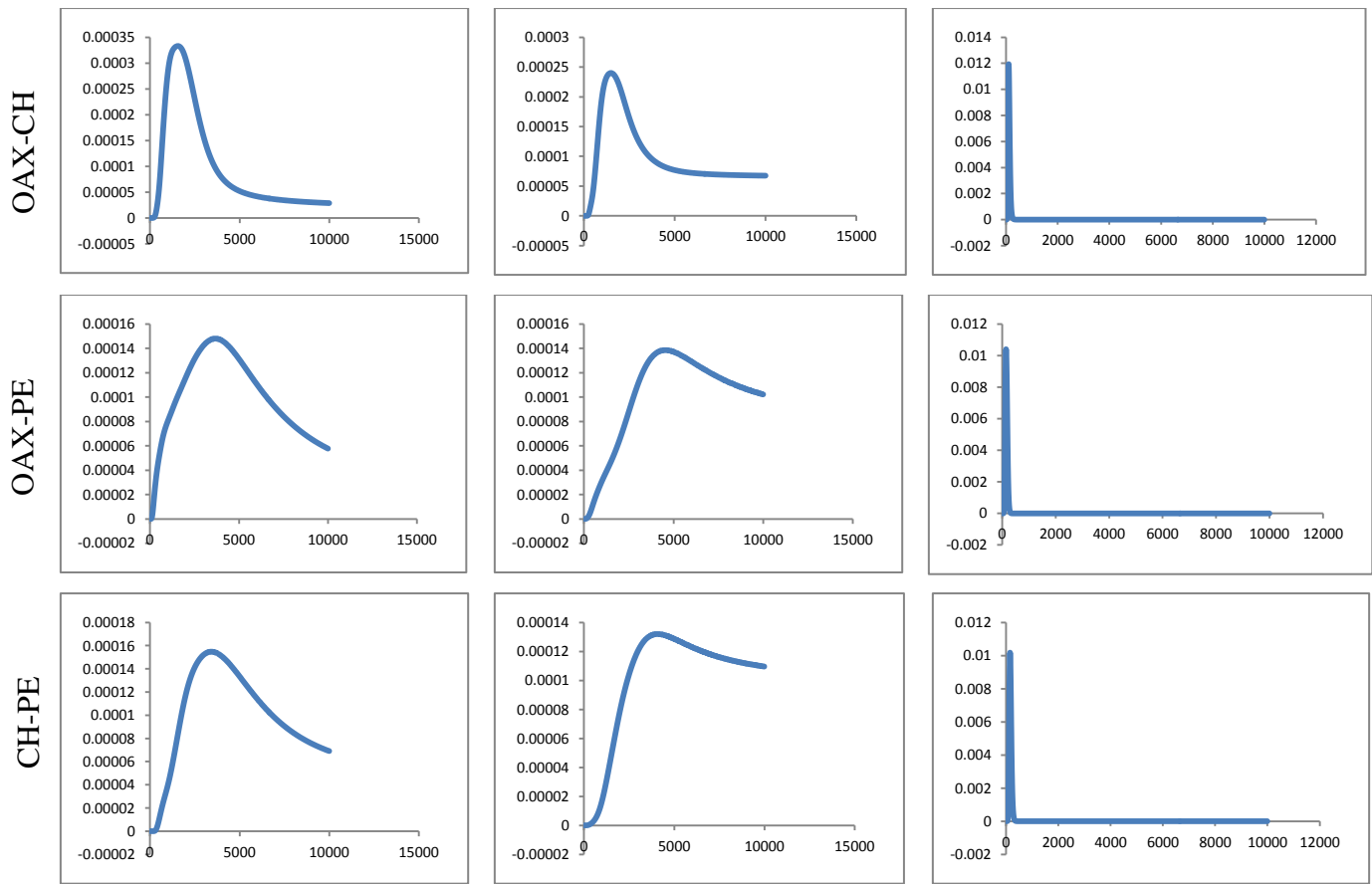


MICH-CH

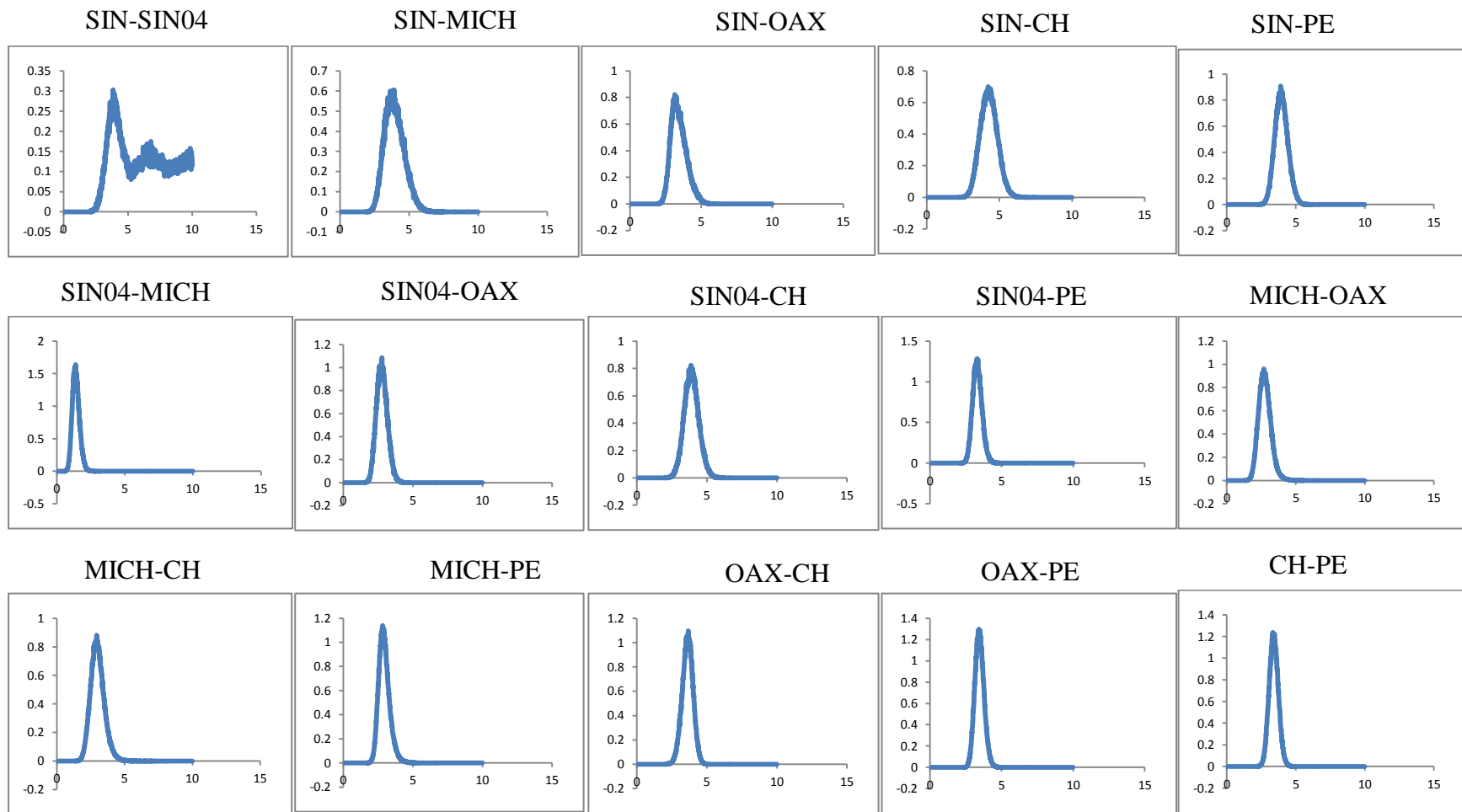


MICH-PE

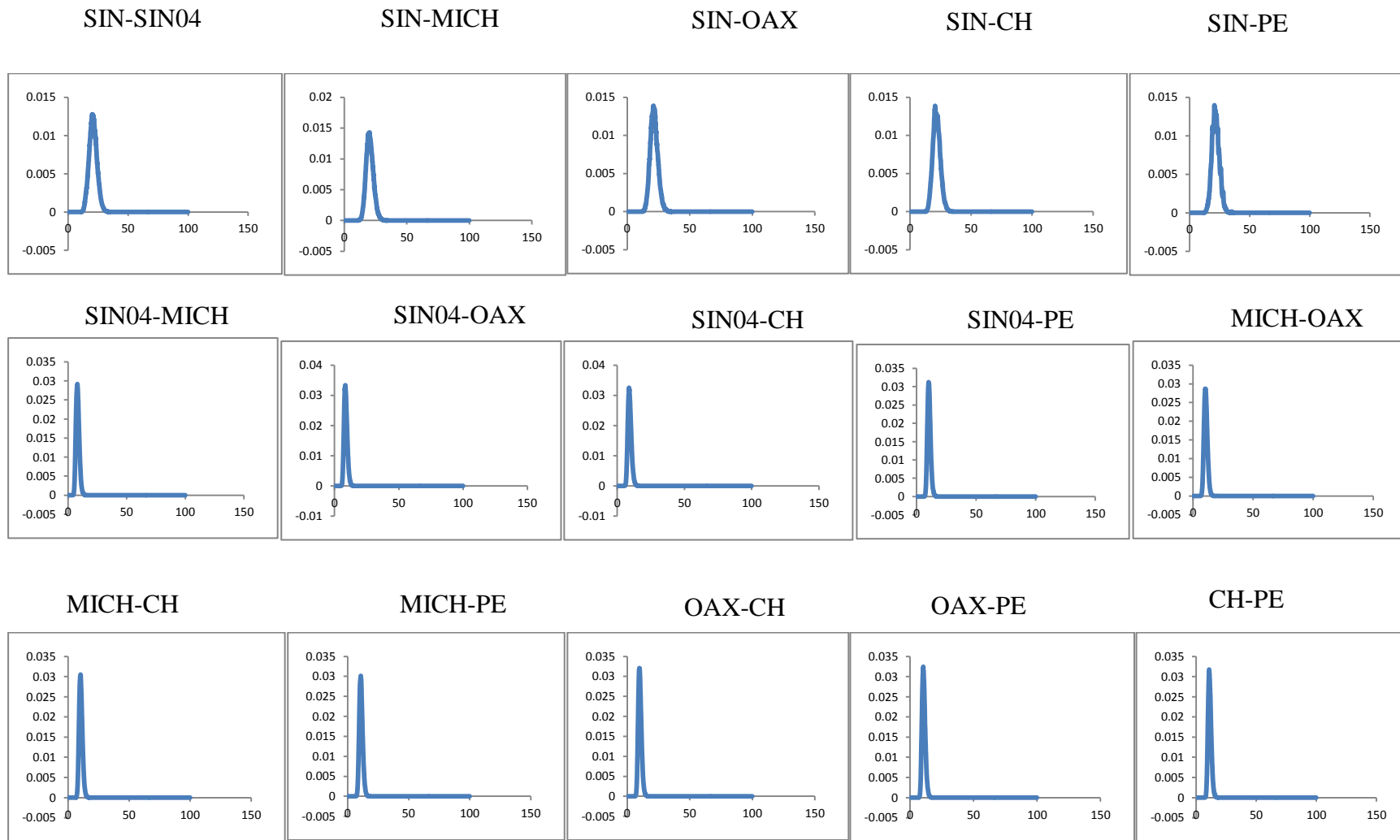




Anexo 2. Probabilidad posterior de las estimaciones de tamaño efectivo entre pared de poblaciones de *S. sierra*.



Anexo 3. Probabilidad posterior de las estimaciones del tiempo de divergencia entre pares de poblaciones de *S. sierra*.



Anexo 4. Probabilidad posterior de las estimaciones deTMRCA.

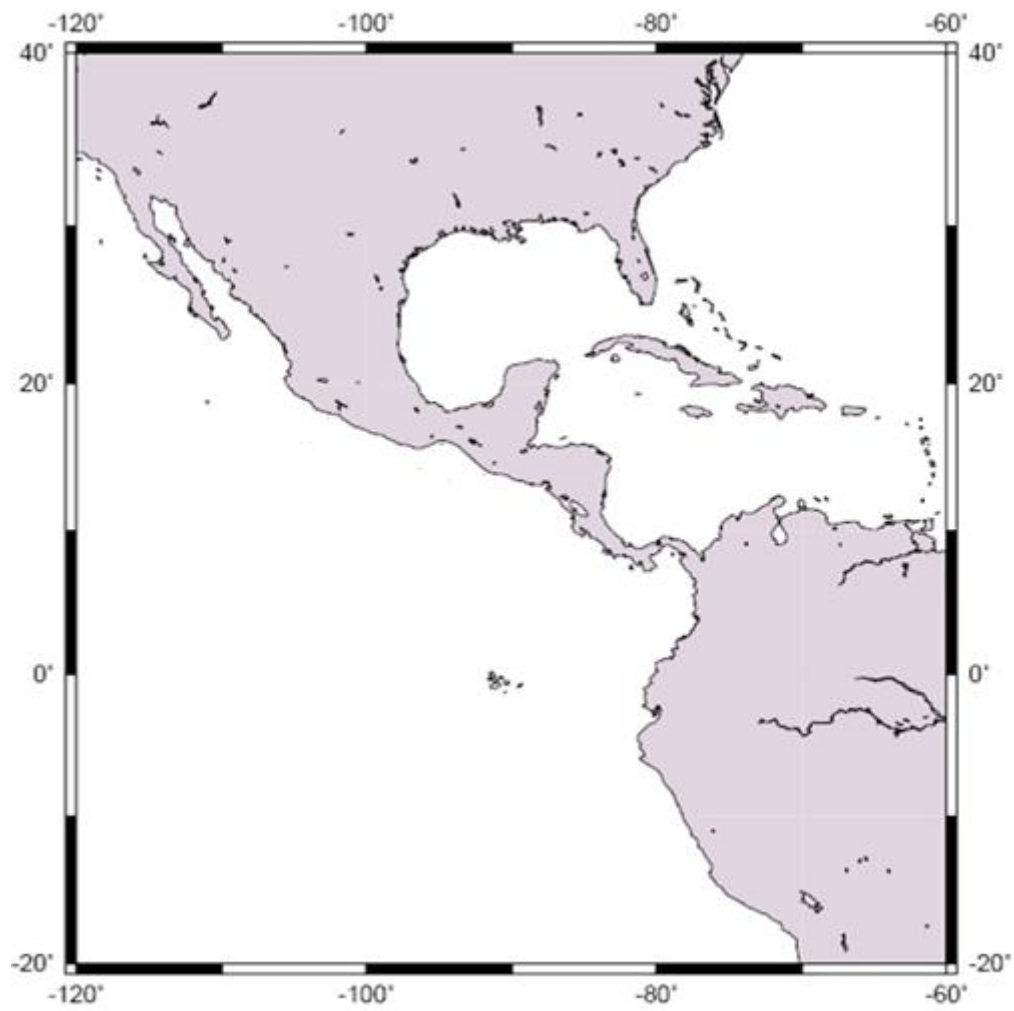
Anexo 5. Algunos parámetros poblacionales estimados en otros estudios para el Pacífico Mexicano.

	ÉPOCA DE CAPTURA (CORRIDAS)	LONGITUD mm min max	PESO grs min max	PROPORCIÓN ♂ ♀	ÉPOCA DE DESOVE FECUNDIDAD	MIGRACIÓN	PARÁMETROS CRECIMIENTO BERTALANFFY	GRUPOS DE EDAD
BCS La Paz	Noviembre a Marzo	LF 330 710					$L_{\infty} = 773$ $K = 0.2$ $T_0 = -0.4$ ¹² (2006)	9 grupos de Edad, el 5 es el más frecuente. Edad máxima: 11 años.
		LP 250 690	135 1500				$L_{\infty} = 600$ $K = 0.77$ $T_0 = -0.15$ ⁹ (1999)	
SONORA Guaymas		LF 260 600					¹⁰ (2004)	
		LF 260 490	774 194	0.73			¹² (2004)	
		LF 260 600					$L_{\infty} = 652$ $K = 0.24$ $T_0 = -0.25$ ¹² (2006)	7 grupos de edad, el 4 es el más abundante. Edad máxima: 11 años.
	Otoño a primavera	LT 300 450	190 525	2:1	Reproducción todo el año, se intensifica de mayo a sep.	Migra hacia el N en primavera en verano se encuentra en zona occidental del Golfo de California, en otoño regresa al S frente a Cabo corrientes Jal.	¹ (1981)	
SINALOA Mazatlán	Noviembre a Julio, mayor intensidad Feb-abril	LP 318 710		1: 1.3			⁴ (1985)	
		LT 269 665	100 5200	1:1.4			$L_{\infty} = 1010$ A1020 $K = 0.07-0.10$ $T_0 = -2.85$ a -5.9 ⁶ (1990)	
		LT 284 660			Desove de Agosto hasta noviembre		⁷ (1994)	
		LT 330 640	190 1574	1:1.1			⁸ (1997)	
	Nov. a julio	LT 260 600					$L_{\infty} = 732$ $K = 0.20$ $T_0 = -0.25$ ¹² (2006)	8 grupos de edad, el grupo 3 es el más abundante
		LF 105 740	150 2700	1:1 35.36 % ♂ 29.01 % ♀	Madurez inicia en diciembre Reproducción de julio a sep y de oct-nov. Desove en: mayo a junio		$L_{\infty} = 1083.68$ $K = 0.015$ $T_0 = -0.5$ ¹³ (2006)	6 grupos de edad,

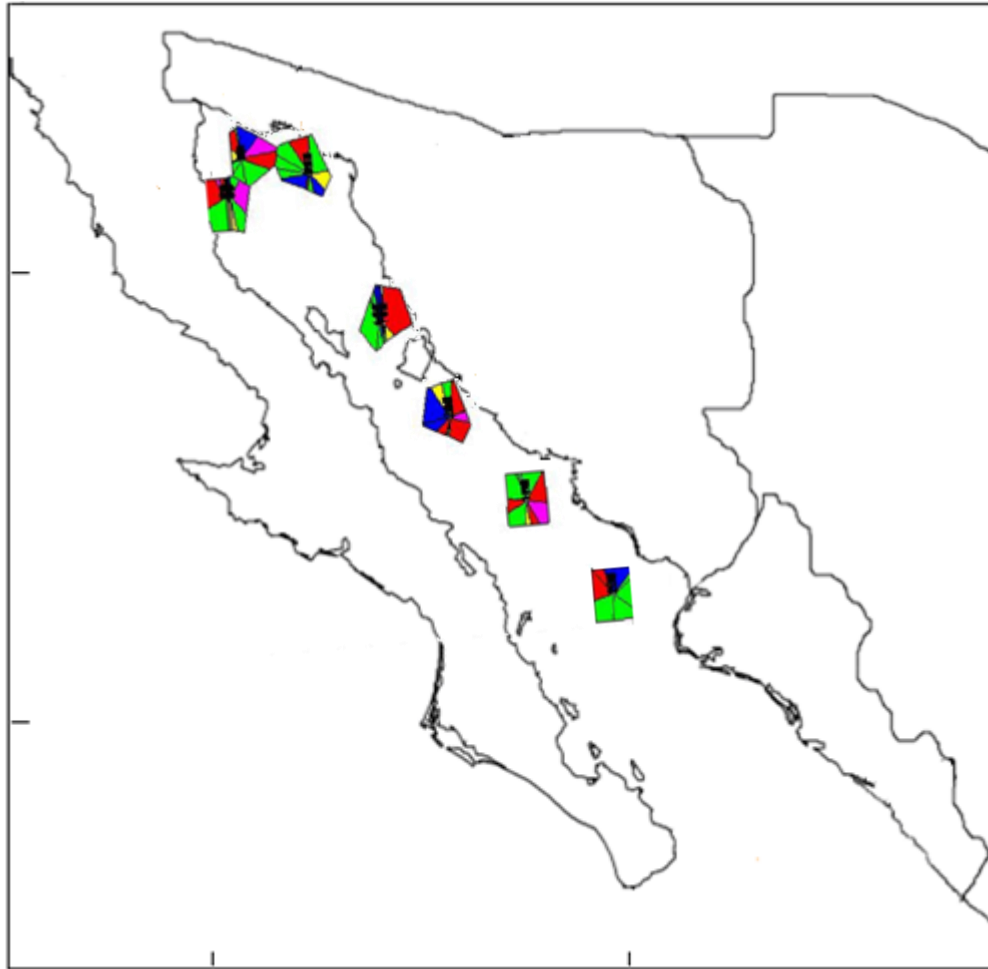
	ÉPOCA DE CAPTURA (CORRIDAS)	LONGITUD mm		PESO grs	PROPORCIÓN	ÉPOCA DE DESOVE FECUNDIDAD	MIGRACIÓN	PARÁMETROS CRECIMIENTO BERTALANFFY	GRUPOS DE EDAD
		min	max	min	max				
NAYARIT (San Blas)		LF	305 675	120 2400	1:1.7			² (1984)	
	(Bahía de Matanchén)	LF	217 556	89 1000		De Julio a noviembre , época de desove larga y con varios desoves en la misma temporada.	Zona de engorda, alta disponibilidad de alimento.	³ (1986)	7 grupos
JALISCO		LF	195 780	89 4486				¹¹ (2004)	
		LT	260 1028	100 4930	1:0.9	Hembras gónadas maduras de enero a agosto y en los machos de enero a julio; porcentajes máximos de hembras maduras en abril, mayo y junio en ambos sexos. Talla de madurez sexual 59 cm. en ♀ y 56 cm. en ♂		¹⁶ (2011)	
COLIMA		LF	270 665	197 3191				$L_{\infty} = 80.7$ $K = 0.36$ $T_0 = - 0.023$ ⁵ (1990)	
	Febrero - marzo Sept. a noviembre	LT	300 970	140 5400				$L_{\infty} = 99.54$ cm $K = 0.205$ $T_0 = -0.060$ (2012)	5 grupos de edad
MICHOACÁN		LT	270 290	100 5200	1:1.7			$L_{\infty} = 1010$ a 1020 $K = 0.05$ a 0.06 $T_0 = - 4.58$ a -5.9 ⁵ (1990b)	

¹Verdi-Lara (1981), ²Lizarraga-Rodríguez (1984), ³Vicencio A., M. E. (1986), ⁴Arámburo-Páez (1985), ⁵Espino-Barr et. al. (1990) ⁶Macías-Romero et. al., (1990b), ⁷Pérez-Ramos (1994), ⁸Peraza-Vizcarra et. al (1997), ⁹Montemayor-López et. al. (1999), ¹⁰Cervantes-Escobar 2004, ¹¹Espino-Barr et. al. (2004), ¹²Medina-Gómez (2004, 2006), ¹³Aguirre-Villaseñor et. al (2006), ¹⁴Pesca y Acuicultura Colombia (2006), ¹⁵Ramírez-Pérez (2010), ¹⁶Lucano-Ramírez (2011), ¹⁷Nava-Ortega et. al. (2012).

Anexo 6. Distribución de haplotipos en las diferentes localidades de *S. sierra*, para la partición en cuatro probables poblaciones obtenida con BAPS.



Anexo 7. Distribución de haplotipos en las diferentes localidades de *S. concolor*, para la partición en cinco probables poblaciones obtenida con BAPS.



Anexo 8. Gráficas de la tendencia en la fluctuación del tamaño poblacional con respecto al tiempo (skyline) obtenidas mediante Beast para los haplogrupos I (a) y II (b), en la población de *S. concolor* del golfo de California.

