

Informe final* del Proyecto RE006

Evaluación del impacto y pertinencia de las liberaciones experimentales de totoaba (*Totoaba mcdonaldi*) producida en cautiverio como estrategia de conservación de la población silvestre*

Responsable:	Dr. Luis Manuel Enríquez Paredes
Institución:	Universidad Autónoma de Baja California
Correo electrónico:	lmenriquez@uabc.edu.mx
Fecha de inicio:	29 de mayo de 2020
Fecha de término:	18 de octubre de 2023
Principales resultados:	Informe final
Forma de citar** el informe final y otros resultados:	Enríquez Paredes, L.M. et. al., 2023. Evaluación del impacto y pertinencia de las liberaciones experimentales de totoaba (<i>Totoaba mcdonaldi</i>) producida en cautiverio como estrategia de conservación de la población silvestre. Universidad Autónoma de Baja California. Informe final SNIB-CONABIO. Proyecto No. RE006. Ciudad de México.

Resumen:

La totoaba, *Totoaba macdonaldi*, es uno de los sciánidos de mayor talla y es endémica de la porción norte del Golfo de California. Pese a que su población se ha considerado severamente afectada por una combinación de factores antropogénicos, principalmente la intensa pesquería a la que estuvo sujeta entre 1930-1970 y a los cambios en su hábitat asociados a la disminución del flujo de agua del Río Colorado hasta el Golfo, estudios recientes sugieren que la salud genética no se encuentra comprometida y que recurso no es escaso. Como parte de las estrategias de conservación de esta especie la UABC desarrolló la biotecnología para la reproducción en cautiverio con el fin de liberar experimentalmente alevines de Totoaba a su hábitat natural con la finalidad de suplementar. A la fecha, la UABC y otras instituciones han liberado en conjunto cerca de 500 mil alevines en diferentes regiones del Golfo de California, pero sin un seguimiento para evaluar el impacto de dichas liberaciones. El presente estudio plantea monitorizar durante 5 meses la identidad genética de cierto número de jóvenes y adultos de Totoaba en las localidades donde se realizan las liberaciones. Para ello se realizará un muestreo dirigido a la captura de organismos jóvenes y se buscará el acceso a aseguramientos de vejigas natatorias realizados por las autoridades ambientales. El análisis de los genotipos multilocus de cada individuo capturado o recuperado de los aseguramientos permitirá identificar si los individuos corresponden a la población silvestre o a alguna de las UMAs de reproducción y crianza de totoaba. De esta forma se obtendrá información sobre la supervivencia, movimientos e identidad genética de cada localidad, misma que servirá de línea de base para evaluar la pertinencia de las zonas y el número de organismos en futuras liberaciones.

Palabras clave: Totoaba, suplementación de alevines, identidad genética.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

Informe Final del Proyecto RE006

Evaluación del impacto y pertinencia de las liberaciones experimentales de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) producida en cautiverio como estrategia de conservación de la población silvestre

Responsable:	Dr. Luis Manuel Enríquez Paredes
Institución:	Universidad Autónoma de Baja California
Dirección:	Carretera Ensenada-Tijuana No. 3971, Colonia Playitas, C.P. 22860, México
Correo electrónico:	lmenriquez@uabc.edu.mx
Teléfono/Fax:	(646) 1528213, (646) 1528215 Ext. 64833
Fecha de inicio:	29 de mayo de 2020
Fecha de término:	02 de febrero de 2023
Resultados a la fecha:	Bases de datos morfométrica (longitudes y pesos) y genética (secuencias de linajes maternos y genotipos multilocus con microsatélites). Interpretación de los resultados de los análisis demográficos y genéticos basados en las recapturas genéticas y recomendaciones sobre la pertinencia de las liberaciones experimentales.
Participantes:	Dr. Luis Enríquez Paredes (UABC ¹) Dr. Conal David True (UABC ¹) M. en C. Nelva Lorena Victoria Cota (Técnico UABC ¹) Dr. Ramón Alberto Nenninger Check Cinco (CREMES ²) Pablo Konietzko (EOF ³) Dra. Mary Burnham-Curtis (NMFS ⁴) Oc. Juan Carlos Vivanco (Acuario Oceánico ⁵) M. en C. Martha Román Rodríguez (CEDES ⁶) José Adrián Rosas Romero (Apoyo en campo, B.C.S.) Melva Berenice Aguilar Romero (Apoyo en campo, B.C.S.) Martín Malaquías Cárdenas Torres (Apoyo en campo, B.C.) Malaquías Martín Cárdenas Alcocer (Apoyo en campo, B.C.) Heriberto Zazueta Noriega (Apoyo en campo, Son.) Jonatan Antonio Zazueta López (Apoyo en campo, Son.)

Julio 2023

Contenido

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES.....	4
• Distribución y características del hábitat de la totoaba.....	4
• Generalidades sobre el estado actual de la población de totoaba	5
• Reproducción en cautiverio: Conservación y comercialización	6
• Importancia de la evaluación de las estrategias de suplementación	8
• Uso de marcadores genéticos en estudios de la población de totoaba	9
OBJETIVOS.....	12
ÁREA DE ESTUDIO	14
• Golfo de California	15
• Sitios de liberación de alevines de totoaba producidos en cautiverio.....	16
○ San Felipe y Puertecitos, Baja California.....	16
○ Bahía Concepción, Baja California Sur	17
○ Bahía Kino, Sonora.....	17
METODOLOGÍA.....	18
• Muestreo.....	18
○ Pesca incidental de totoaba en la pesca ribereña 2019-2022.....	20
○ Aseguramientos de vejigas natatorias 2019-2022	20
○ Cadáveres (despojos en playas y basureros) 2019-2022.....	21
○ Lotes parentales de las UMA 2019-2022.....	21
○ Muestreo complementario 1995-2018: Base de datos UBP-UABC.....	22
• Análisis morfométricos: Estructura de tallas y edades	22
○ Estimación de la longitud total a partir de la longitud de la vejiga natatoria.....	22
○ Estimación de edad con base en la lectura de los otolitos.....	24
○ Estimación de edad con base en la longitud total.....	25
• Análisis genéticos	26
○ Procesamiento de las muestras.....	26
○ Diversidad y diferenciación genética	32

○ Probabilidad de identidad, exclusión de paternidad y parentesco	32
○ Recapturas genéticas de las UMA en la población silvestre.....	33
○ Tamaño absoluto de la población: Marcaje-Recaptura genética	34
○ Proyección demográfica de la población: Tabla de vida y tamaño censal	35
○ Tamaño efectivo de la población silvestre	36
RESULTADOS	38
• Muestreo: Integración de la base de datos 1995-2018 y 2019-2022	38
• Análisis morfométrico: Estructura de tallas de la población	41
• Análisis morfométrico: Estructura de edades de la población	43
○ Estimación de edad con base en los otolitos.....	43
○ Estimación de edad con base en la longitud total.....	45
• Diversidad y diferenciación genética en la población silvestre y UMAs	48
○ Diversidad y diferencia genética a nivel del ADN mitocondrial: Haplotipos	48
○ Diversidad y diferencia genética a nivel del ADN nuclear: Microsatélites	51
○ Diferenciación genética de la población silvestre en la escala temporal	57
• Coeficientes de parentesco y asignación parental.....	61
• Recapturas genéticas	66
• Estimación del tamaño censal de la población: Marcaje-Recaptura	69
• Proyección demográfica: Tabla de vida y tamaño censal (N_C).....	71
• Estimación del tamaño efectivo de la población (N_e).....	73
INTERPRETACIÓN DE RESULTADOS	76
• Base de datos	77
• Estructura de tallas y edades de la población.....	78
• Diversidad genética de la población silvestre	80
• Diversidad genética en las UMA.....	81
• Cambios en la diversidad genética de la población silvestre	82
• Parentesco y asignación parental	83
• Recapturas genéticas	84

• Tamaño censal de la población	88
• Tamaño efectivo de la población	90
• Estado de conservación del recurso y el papel de las liberaciones.....	92
○ Estado actual de la población silvestre de Totoaba	92
○ Poblaciones de totoaba mantenidas en cautiverio: UMA.....	94
○ Factibilidad y pertinencia de las liberaciones de totoaba	96
CONCLUSIONES.....	100
• Conclusiones principales: impacto de las liberaciones de progenie de totoaba producida en cautiverio hacia la población silvestre	100
• Conclusiones secundarias: estado actual del conocimiento sobre la población de totoaba y su estado de conservación.....	101
○ Integración de la base de datos.....	101
○ Estructura de edades y tallas de la población	101
○ Diversidad genética	101
○ Parentesco, asignación parental y recapturas genéticas.....	102
○ Tamaño poblacional	102
RECOMENDACIONES SOBRE EL MANEJO DE TOTOABA	103
• Continuidad de los esfuerzos de suplementación	103
• Manejo de las liberaciones.....	104
• Manejo genético de la producción en cautiverio.....	105
• Acuicultura social como estrategia integral de manejo para la totoaba	108
• Acciones o líneas de investigación prioritarias a corto plazo.....	111
REFERENCIAS	113
Anexo I. Panel evaluado con 27 microsatélites de sciánidos.....	128
Anexo II. Simulaciones Monte Carlo para estimar N	130
Anexo III. Simulaciones coalescentes para estimar Ne	132
Anexo IV. Diversidad genética en sciánidos.....	134
Anexo V. Selección representativa de la memoria fotográfica.....	136

Evaluación del impacto y pertinencia de las liberaciones experimentales de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) producida en cautiverio como estrategia de conservación de la población silvestre

¹ Unidad de Biotecnología en Acuicultura. Facultad de Ciencias Marinas – UABC

² Centro Reprodutor de Especies Marinas del Estado de Sonora- IAES

³ Earth Ocean Farms S. de R.L. de C.V.

⁴ National Fish and Wildlife Service Forensic Laboratory

⁵ Acuario Oceánico S.A de C.V.

⁶ Comisión de Ecología y Desarrollo Sustentable del Estado de Sonora

RESUMEN

La totoaba, *Totoaba macdonaldi*, es uno de los sciánidos de mayor talla y es endémica de la porción norte del Golfo de California. Pese a que su población se ha considerado severamente afectada por una combinación de factores antropogénicos, estudios recientes sugieren que la salud genética no se encuentra comprometida y que el recurso no es escaso. Como parte de las estrategias de conservación de esta especie, la UABC desarrolló la biotecnología para la reproducción en cautiverio y estableció un esquema experimental de liberación de alevines de totoaba a su hábitat natural, buscando con ello suplementar la población silvestre y apoyar en la recuperación de la especie. En conjunto, las UMA de reproducción y crianza de totoaba han liberado cerca de 618 mil alevines de la especie en diferentes regiones del Golfo de California (San Felipe, Baja California; Bahía Kino, Sonora; Mulegé, Baja California Sur), pero sin un seguimiento formal para evaluar el posible impacto de dichas liberaciones, la suplementación con individuos criados en cautiverio podría tener un efecto no significativo o incluso negativo si reduce la diversidad genética y el tamaño efectivo de la población. A través de la caracterización genética de individuos provenientes de la pesca incidental en las localidades donde históricamente se han realizado las liberaciones, así como de los aseguramientos de captura ilegal de la especie, se evaluó la ocurrencia de individuos producidos en cautiverio en la población silvestre. En general, los resultados del análisis de la estructura de tallas y edades, así como los niveles de diversidad genética coinciden con otros estudios recientes al indicar que la población de totoaba es demográficamente estable y que la especie no se encuentra críticamente amenazada o en peligro de extinción pues cuenta con un tamaño efectivo mayor al considerado como el mínimo viable para su población. Aunque en las UMA se encuentra representada tan solo una fracción de la diversidad genética de la población silvestre, la diferenciación genética entre ellas fue significativa. El poder informativo de los marcadores genéticos empleados resultó muy alto y, mediante un análisis de asignación parental, permitió identificar en las muestras obtenidas de la población silvestre a 15 individuos, con edades de 2 y 13 años, que fueron liberados por las UMA. Aunque el número de recapturas fue muy pequeño, no se encontró evidencia que sugiera que los organismos liberados en la porción sur del Golfo de California se integran a la migración reproductiva en la porción del Alto Golfo, ni de que individuos liberados en Baja California o Sonora se desplacen hacia la porción sur del Golfo. La estimación de abundancia obtenida sugiere una biomasa promedio de 1,511 toneladas y un tamaño efectivo de 16,400 individuos que en conjunto sugieren que la población no es pequeña y que el potencial adaptativo de la especie no está en riesgo. Dado que el estado de conservación de la especie no es crítico, se recomienda reducir el número total de liberaciones, pero aumentar su edad para incrementar las probabilidades de supervivencia de los individuos liberados, así como implementar una estrategia coordinada de liberaciones que permita lograr una suplementación efectiva hacia la población silvestre. Estas recomendaciones deberán ser evaluadas y gestionadas de la mano con las UMA, pues implican modificaciones en los esquemas de producción y costos de operación.

INTRODUCCIÓN

La totoaba (*Totoaba macdonaldi*) es una especie de pez endémica del Golfo de California y que, aunque en algún momento constituyó una importante pesquería, actualmente se encuentra protegida por una veda permanente (DOF 1975). Oficialmente, la especie se encuentra catalogada como en peligro de extinción (ESA 1979, NOM-059-SEMARNAT-2010), razón por la que su comercialización internacional está restringida desde la entrada en vigor de la CITES en 1975 cuando México no era signatario aún (CITES Apéndice I). Sin embargo, varios estudios demográficos y genético-moleculares sugieren que, pese a la sobreexplotación que sufrió la especie y a los cambios en su hábitat por la reducción drástica del flujo del Río Colorado, el recurso sigue siendo abundante, la estructura de su población es estable y su salud genética no se encuentra comprometida (Enríquez-Paredes et al. 2008, 2015; De Anda et al. 2013; Valenzuela-Quñones et al. 2014, 2016; Rodríguez-García et al 2020, Ruiz-Barreiro 2019, Cisneros-Mata et al. 2020, IUCN 2021). Como parte del proyecto de investigación “OPTIMIZACIÓN Y EVALUACIÓN DE MARCADORES MOLECULARES ORIENTADOS A GARANTIZAR LA TRAZABILIDAD DE LA TOTOABA EN CAUTIVERIO Y EN LA POBLACIÓN SILVESTRE”, que se desarrolla en la UABC desde 2008, se ha integrado un conjunto de marcadores genéticos mitocondriales y nucleares con un poder informativo sumamente elevado. Estos marcadores han permitido no solo estimar los niveles de diversidad y salud genética de la población silvestre de totoaba, sino también el reconocimiento a nivel individual y la asignación parental para garantizar su trazabilidad genética con fines de conservación o comercialización (ver NOM-169-SEMARNAT 2018).

Las Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMA) dedicadas a la crianza y reproducción de totoaba han llevado a cabo, bajo la coordinación de la Dirección General de Vida Silvestre, liberaciones de alevines nacidos en cautiverio hacia la población silvestre con fines de suplementación. No obstante, en ausencia de datos pesqueros recientes de la especie, es fundamental contar con un programa de seguimiento de las liberaciones que permita dar certidumbre sobre el estado actual de su población silvestre. La evaluación de la supervivencia de los ejemplares liberados puede aportar información sobre la abundancia y la estructura poblacional de la especie, así como evidenciar cambios en su distribución y acervo genético.

El esfuerzo de las autoridades ambientales de México (PROFEPa y PGR) y de los Estados Unidos de América (NMFS) para combatir la captura ilegal de totoaba brindó la oportunidad de obtener información morfológica y genética de algunos de los ejemplares o productos derivados del tráfico ilegal de esta especie (Maron 2022); registros extraoficiales sugieren que cerca de 30,000 vejigas natatorias o buches

fueron asegurados entre 2011 y 2021 a nivel global. A través del uso de técnicas genético forense, el análisis de estos aseguramientos ha permitido identificar organismos que nacieron en cautiverio y que fueron liberados hacia la población silvestre. Sin embargo, tomando en cuenta que el grupo de tallas y edades que son objetivo de la captura ilegal está claramente sesgada hacia la población adulta, no se contaba con información sobre los organismos más jóvenes.

Con la incorporación de organismos obtenidos de la captura incidental de la pesca ribereña, particularmente en las zonas donde se llevan a cabo las liberaciones experimentales de alevines de totoaba, fue posible: 1) estimar con mayor resolución el tamaño efectivo de la población, es decir el número de organismos reproductivamente activos, y corroborar la estimaciones realizada por Valenzuela- Quiñonez y colaboradores (2014) hace una década; 2) obtener una aproximación del tamaño absoluto de la población mediante el uso de un modelo de captura y recaptura genética, y contrastar las estimaciones de biomasa (INAPESCA, 2019, 2021; Ruiz-Barreiro 2019) y la tendencia demográfica de la población; 3) explorar si la magnitud de la captura ilegal ha tenido efecto en los niveles de diversidad genética; y 4) monitorizar el impacto de las liberaciones experimentales de progenie producida en cautiverio en la población silvestre.

En definitiva, bajo el contexto actual, un estudio que permita evaluar la pertinencia y el manejo de las liberaciones de totoaba resulta indispensable. Actualmente existen tres unidades de reproducción y crianza que, en apego a las autorizaciones y a la normatividad de la DGVS, suplementan con crías a la población silvestre, pero sin un esquema de repoblamiento definido y biológicamente justificado. Los esfuerzos y el compromiso con la conservación por parte de las UMA carecen de sentido si estos no van acompañados y respaldados por un seguimiento sistemático con el que pueda evaluarse el impacto de las suplementaciones a la población silvestre (Lorenzen et al. 2010).

El contar con información detallada sobre la composición genética y edades de los organismos liberados es fundamental para poder establecer las tasas de supervivencia, evaluar el impacto en los niveles de diversidad genética y estimar el tamaño de la población silvestre. Con ello se busca tener las bases para desarrollar estrategias de manejo adaptativo, incrementando la probabilidad de reclutamiento de los organismos liberados, pero manteniendo los niveles de diversidad genética de la población silvestre. En esta búsqueda de sustentabilidad para el recurso totoaba, la colaboración de todas las UMA y grupos de investigación, así como el compromiso y apoyo de las autoridades ambientales; es fundamental revertir la connotación negativa generalizada que se ha dado a la especie (cocaína del mar o pez del narco) y demostrar que esta puede transformarse en un ejemplo de manejo de los recursos naturales.

ANTECEDENTES

Distribución y características del hábitat de la totoaba

La totoaba es una especie endémica del Pacífico oriental, y se distribuye principalmente en la porción norte y central del Golfo de California, México. Aunque se le puede encontrar desde la desembocadura del río Colorado, en la porción más norteña del golfo, hasta el río Fuerte, en la costa de Sonora, y hasta Bahía Concepción en la costa de Baja California (Arvizu y Chávez 1972), su máxima densidad poblacional ocurre en la región del Alto Golfo de California, en las áreas cercanas a Puerto Peñasco, Son., el Golfo de Santa Clara, Son. y San Felipe, B.C.

La especie presenta una distribución diferencial con relación a su ontogenia. Durante los meses de enero a marzo, los adultos migran y se congregan en la región del delta del Río Colorado para llevar a cabo sus actividades reproductivas (Cisneros-Mata et al. 1995). Solo en el Alto Golfo de California se han encontrado huevos, larvas y organismos jóvenes de totoaba (< 40 cm), por lo que se le considera su hábitat reproductivo y crianza (Muñoz-Valdéz et al. 2010).

El delta del Río Colorado, donde convergen las costas de Baja California y Sonora, comprende numerosos canales submarinos separados por barras de mareas que se extienden 50 km hacia el sur (Meckel, 1975). El Alto Golfo presenta un intervalo amplio de mareas que genera corrientes intensas (Carbajal et al., 1997) y aguas muy turbias debido a la resuspensión del sedimento (Hernández-Ayón et al., 1993). Estas condiciones posiblemente proveen de protección y alimento a las totoabas jóvenes (Guevara-Escamilla et al. 1973), las cuales permanecen en la zona al menos por un par de años. En contraste, de junio a octubre, los adultos se dispersan hacia regiones más sureñas, por lo que la densidad poblacional disminuye, particularmente en la costa occidental del Golfo (Cisneros-Mata et al. 1995). De acuerdo con algunos autores, los cambios de la salinidad del agua en el Delta del Río Colorado y el Alto Golfo de California pudieran afectar de alguna manera el hábitat de desove y crianza de la totoaba (Barrera-Guevara 1990, Rowell et al. 2008). Sin embargo, el flujo del Río Colorado ha fluctuado históricamente, y existe un debate controversial sobre cómo la reducción en el flujo, producto de los represamientos, ha impactado los ambientes ripario, estuarino y marino del norte del Golfo de California (Aragón-Noriega et al. 2000, Dettman et al. 2004, Rowell et al. 2008, Valdéz-Muñoz et al. 2010, Brusca et al. 2017, Glenn et al. 2017, Flessa et al. 2019, Rojas-Bracho et al. 2019). Aun así, las totoabas adultas retornan cada año a la región del delta a reproducirse y los jóvenes siguen ocupando la misma zona de crianza que hace miles de años (Ainis et al. 2021).

Generalidades sobre el estado actual de la población de totoaba

La totoaba, *Totoaba macdonaldi* (Perciformes: Sciaenidae) es un pez endémico del Golfo de California que alcanza tallas cercanas a los dos metros y puede llegar a pesar cerca de 100 kg. Debido a los hábitos reproductivos gregarios, característicos de su historia de vida, la totoaba es una especie particularmente vulnerable a la sobrepesca. Su población se ha considerado severamente afectada por la combinación de diversos factores antropogénicos (Berdegué 1955; Arvizu y Chávez 1972; Flanagan y Hendrickson 1976; Rosales-Juárez y Ramírez-González 1987; Barrera-Guevara 1990; Cisneros-Mata et al. 1995, 1997, 2020; Lercari y Chávez 2007), entre los que destacan: 1) la reducción de su abundancia que se ha asociado al esfuerzo pesquero al que estuvo sujeta entre 1930-1970; 2) alteración en su hábitat que pudieran haber afectado la capacidad de carga o reclutamiento (p. ej., disminución del flujo de agua del Río Colorado hacia el Golfo de California) y, más recientemente; 3) a la captura furtiva rampante (Crosta y Sutherland 2017).

Si bien la pesca de la totoaba representó el punto de partida de la importante actividad pesquera del Alto Golfo de California, la sobreexplotación de este recurso aparentemente provocó que las capturas colapsaran a principio de los años 70, razón por la que se decretó en veda permanente desde 1975 (DOF 1975). Varios estudios recientes han aportado evidencia que sugiere que la población ha incrementado su abundancia, que su demografía actual es la de una población estable y que, pese al supuesto colapso pesquero, sus niveles de diversidad genética no disminuyeron en forma drástica (FSCPP 2009, Valenzuela-Quiñones et al. 2011, García de León 2013, Calderón et al. 2013). En contraste, otros estudios plantean un escenario de baja resiliencia a la pesca y por ende una recuperación incipiente de los niveles de abundancia (Márquez-Farías y Rosales-Juárez 2013) o reducciones importantes en la biomasa disponible por efectos de la captura ilegal de un año a otro (Cisneros-Mata 2020).

Luego de casi 40 años de protección y pese a que se han realizado varios estudios que indican que el estado de su población no corresponde al de una especie críticamente amenazada (Enríquez-Paredes et al. 2015; Valenzuela-Quiñones et al. 2014; Cerda-Balcázar et al. 2018; Cisneros-Mata et al. 2020, 2021), la especie sigue catalogada como en peligro de extinción en la normatividad mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2018). Si bien se ha reconocido que varios factores antropogénicos la impactan negativamente, no existe consenso en los niveles de abundancia o en la forma en que estos factores pudieran haber afectado la capacidad de recuperación de la población (Musick et al. 2000, Valenzuela-Quiñones et al. 2011, García de León 2013, Ruiz-Barreiro et al. 2019, Cisneros-Mata et al. 2020). Esta controversia sobre el estado de la población, además de limitar la posibilidad de establecer estrategias

adecuadas de conservación, ha generado descontento entre la comunidad pesquera y conflictos con el sector gubernamental sobre el uso del recurso (SEMARNAT 2011, Valenzuela-Quiñones et al. 2011, Sanjurjo-Rivera et al. 2021). Esta situación puede magnificarse en el futuro cercano, ya que la más reciente evaluación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza ha cambiado la categoría de riesgo de la totoaba a “especie vulnerable” (Cisneros-Mata et al. 2021).

Desafortunadamente, además de la categoría de riesgo de la población de totoaba, su historia de vida presenta ciertas características que han representado una limitante para contar con datos biológico-pesqueros a través de las técnicas demográficas tradicionales. A pesar de la migración gregaria estacional con fines reproductivos, que reúne a la mayor parte de la población adulta en la región del Alto Golfo de California, existen restricciones obvias para llevar a cabo un muestreo con redes de enmalle dada la situación crítica por la que atraviesa la vaquita marina (*Phocoena sinus*). Por otra parte, la factibilidad de realizar muestreos no invasivos (pesca con línea y liberación) es poca; fuera de la región del Alto Golfo, la distribución de la especie puede alcanzar los 300 m de profundidad, por lo que es muy común la descompresión y muerte por embolia gaseosa cuando se capturan individuos a profundidad.

Pese a lo anterior, evaluaciones recientes (Ruiz-Barreiro 2019, Cisneros-Mata et al. 2020) sugieren que la biomasa del recurso totoaba es comparable con las que se han estimado para curvina golfinia (*Cynoscion othonpterus*,) y chano norteño (*Micropogonias megalops*), las cuales se pescan comercialmente en la región del Alto Golfo de California y cuya biomasa se estima en aproximadamente 20,000 toneladas por especie (Enciso 2014, Urías-Sotomayor et al. 2022). Por este motivo, el gobierno de México se ha planteado la posibilidad de reactivar la pesquería a través del uso de líneas y anzuelos (Ruiz-Barreiro 2019).

Reproducción en cautiverio: Conservación y comercialización

En respuesta a la problemática inicial del estado de conservación precario en el que se pensaba que estaba la totoaba, en 1994 la UABC inició un programa de reproducción en cautiverio de la especie con fines conservación. La Unidad de Biotecnología en Piscicultura (UBP) de la UABC representa uno de los principales esfuerzos orientados a la recuperación de la especie. Fue ahí donde se desarrolló la biotecnología para la producción de alevines de totoaba con fines de repoblamiento o suplementación a la población silvestre y que, posteriormente derivó en un programa paralelo de engorda experimental en granjas y cercos (True 2012). Actualmente operan cinco UMA con registro para totoaba, pero solo tres de ellas

están autorizadas para llevar a cabo reproducción y crianza de la especie: UBP-UABC en Baja California, registrada ante DGVS en 2009; CREMES-IAES en Sonora, registrada en 2012; y EOF en Baja California Sur, registrada en 2013. Estas UMA se encuentran comprometidas con la conservación y el aprovechamiento sostenible de la especie, y realizan liberaciones de alevines producidos en cautiverio con fines de suplementar la población silvestre. Entre 1997 y 2022 se han liberado aproximadamente 618 mil alevines de totoaba con edades de entre 3 y 8 meses (True 2012, True et al. 2017, UBP-UABC datos no publicados, IAES-CREMES datos no publicados, EOF datos no publicados, DGVS-SEMARNAT datos no publicados - 2023).

Aunque las liberaciones de alevines se llevan a cabo en diferentes regiones del Golfo de California, la especie tiene un comportamiento migratorio ontogénico y la única zona de crianza que se conoce es la región del Alto Golfo de California (Cisneros-Mata et al. 1995). Las UMA de la UABC y de IAES realizan sus liberaciones en el Alto Golfo, particularmente en la zona costera cercana a San Felipe, Baja California, y en Bahía Kino, Sonora, respectivamente. Por su parte, la UMA de EOF realiza sus liberaciones en Bahía Concepción (Mulegé), en la costa oriental de Baja California Sur. La autorización de liberaciones de totoaba fuera del área conocida de crianza se fundamentó en el hecho de que la especie es endémica del Golfo de California, y que su distribución histórica abarca hasta Bahía Concepción, B.C.S. y la desembocadura de Río Fuerte, en la costa de Sinaloa (DOF 1975). No obstante, no se ha documentado la presencia de alevines o animales jóvenes (1-2 años) en la porción sur del golfo (Rodríguez-García et al. 2020).

El cultivo de totoaba a escala comercial se ha desarrollado bajo una estricta regulación normativa por parte de la Dirección General de Vida Silvestre que, hasta principios de 2022, permitía exclusivamente el comercio nacional de filetes de la especie. Para ello es necesario demostrar, a lo largo de toda la cadena de comercialización, que la carne o filete es parte de la producción en cautiverio de alguna de las Unidades de Manejo Ambiental debidamente registradas y autorizadas. En marzo de 2022, el Comité Permanente de la CITES aceptó el primer registro de una UMA de totoaba (Earth Ocean Farms) como “establecimiento que reproduce especies de fauna del Apéndice I con fines comerciales” (CITES 2022), lo que permite abrir las puertas a la comercialización únicamente de filete o carne de totoaba para su comercialización en el mercado internacional. Esta decisión de la CITES ha sido criticada severamente por organizaciones conservacionistas y algunos miembros de la comunidad científica, quienes consideran que bajo tal escenario se incrementará la demanda de buche de totoaba silvestre, se escalará la captura ilegal y con

ello el riesgo de extinción para la vaquita marina (Gentry et al. 2019, Holden et al. 2021, AWI 2022, CBD 2022, EIA 2022).

La apertura del comercio internacional de la carne de totoaba representa un logro muy importante para los productores de esta especie, pero también un incentivo para continuar con los esfuerzos de conservación y uso sostenible de la especie. La acuicultura integral de la totoaba tiene el potencial para convertirse en una alternativa económica viable, no solo para la iniciativa privada sino también para las comunidades ribereñas del Alto Golfo de California. Esto a través del desarrollo del maricultivo, pero abriendo también la posibilidad de reactivación de la pesca con línea y anzuelo, acoplada a un programa formal de suplementación de alevines hacia la población silvestre.

Importancia de la evaluación de las estrategias de suplementación

La alteración del hábitat por efectos de cambios en el uso de suelo y cuerpos de agua, la contaminación, represamientos o derivaciones del flujo de los ríos, así como la extracción no regulada de especies, ha generado un interés creciente por establecer programas de reproducción en cautiverio con fines de conservación, los cuales han cobrado importancia en los últimos años (Lorenzen et al. 2010, 2013). No obstante, los efectos genéticos y demográficos a largo plazo asociados con la liberación de individuos nacidos en cautiverio no han sido extensamente estudiados (Kitada 2018). Existe la preocupación de que la liberación de individuos criados en cautiverio, que probablemente cuentan con una menor aptitud física, podría resultar en la reducción del tamaño poblacional y, consecuentemente, en pérdida de la diversidad genética de las poblaciones silvestres (Kitada 2018, Willoughby y Christie 2019). Por ello, los programas de reproducción en cautiverio enfocados en la conservación deben tomar medidas para prevenir la adaptación genética al cautiverio y llevar a cabo evaluaciones del tamaño de la población que permitan determinar cuantitativamente la magnitud y frecuencia de las suplementaciones con individuos nacidos en cautiverio (Willoughby y Christie 2019).

Para evaluar, reorientar e ir adaptando las estrategias de suplementación experimental es indispensable contar con información que permita establecer la cantidad y las zonas más apropiadas para llevar a cabo dichas liberaciones. Aunque muchos autores consideran que la distribución histórica de la totoaba abarca principalmente desde el delta del Río Colorado hasta la región de las grandes islas, a lo largo de las costas de Baja California y Sonora, hay también quienes sugieren que esta distribución se extendía hasta la desembocadura del Río Fuerte, en la costa de Sinaloa, y Bahía Concepción en la costa oriental de Baja

California Sur. Sin embargo, la especie presentan una migración reproductiva anual, formando agregaciones en el Alto Golfo de California, particularmente en la región del delta del Río Colorado, que se reconoce históricamente como la única área de desove y crianza de la especie (Flanagan y Hendrickson 1976, Berdegué 1955, Cisneros-Mata et al. 1995).

Existe información anecdótica, reportes de captura de pesca deportiva y colectas científicas que sugieren que, actualmente, la totoaba se distribuye en todo el Golfo de California e incluso fuera de éste, hacia el sur, en las costas de Jalisco y la porción sur de la costa occidental de Baja California Sur (Juárez et al. 2016, Cisneros-Mata et al. 2021). Si bien esto ha sido interpretado como una ampliación de la distribución histórica de la especie, no existe evidencia suficiente para afirmar o descartar que su distribución ha cambiado en respuesta a las liberaciones realizadas en la zona sur del golfo. En el mismo sentido, se desconoce si la liberación de alevines fuera de la zona de crianza natural de la especie le permite a estos individuos sobrevivir e integrarse a la migración reproductiva, o bien alcanzar su madurez sexual y reproducirse en otra región del golfo.

La especie ha empezado a aparecer, cada vez con mayor frecuencia, en la pesca ribereña y deportiva en el sur del Golfo de California, por lo que, de acuerdo con la normatividad vigente, quienes la capturan están incurriendo en un delito y la autoridad competente debería de actuar en consecuencia. Este último escenario podría generar un conflicto en las comunidades pesqueras del sur del Golfo de California, agravando la problemática actual en torno al recurso. Es en este sentido que la generación de información sobre la supervivencia y distribución de los organismos liberados es indispensable para llevar a cabo una evaluación de la pertinencia de esta estrategia de conservación en el contexto actual.

Uso de marcadores genéticos en estudios de la población de totoaba

Los estudios de genética poblacional constituyen una de las herramientas de aproximación más inmediata para evaluar el estado de salud de la especie y aspectos sobre su demografía (Allendorf y Ryman 2002). Es por ello por lo que el uso de marcadores genéticos se integró desde el inicio del desarrollo de la biotecnia para la reproducción en cautiverio de la totoaba con la finalidad de asistir en el diseño del plan de cruza, dar seguimiento a los lotes de progenie y evaluar la contribución de los reproductores de origen silvestre y de primera generación, todo ello para reducir los posibles efectos de la endogamia por la suplementación a la población silvestre y no comprometer los niveles de diversidad genética (Waples y

Do 1994). Paralelamente, estos marcadores han permitido identificar la progenie producida en cautiverio y darle seguimiento una vez que se ha integrado a la población silvestre (trazabilidad genética).

Con la explosión de métodos genómicos y la subsecuente creación de grandes conjuntos de datos de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP), estos marcadores genéticos se han convertido en las herramientas de mayor resolución para caracterizar poblaciones de vida silvestre, incrementando la reproducibilidad entre laboratorios y plataformas de análisis, la precisión en las estimaciones de parámetros poblacionales y aspectos demográficos, así como la identificación de grupos evolutivamente independientes (Baetscher et al. 2018, Oldoni et al. 2019, Zimmerman et al. 2020). Aunque aún efectiva, la caracterización genética a través de herramientas genéticas más tradicionales como los microsatélites tiene mucho menor poder que los SNP al estimar la diversidad genética y asignar individuos a grupos poblacionales.

Los microsatélites fueron seleccionados como marcadores para el sistema de trazabilidad genética en totoaba (NOM-169-2018-SEMARNAT) debido a que la genotipificación de los reproductores de la UBP-UABC y el seguimiento de las liberaciones experimentales de alevines a la población silvestre dio inicio con estos marcadores en 2010. El poder informativo de este conjunto de microsatélites ha mostrado ser más que suficiente para llevar a cabo el reconocimiento incluso a nivel individual (Enríquez-Paredes et al. 2015, Cerda-Balcázar 2018).

Con el desarrollo y tecnificación de la engorda de totoaba en cautiverio, y ante la posible apertura del comercio internacional de la especie, los marcadores genéticos orientados al seguimiento de la población silvestre se adecuaron a la nueva necesidad de reconocer si la producción que entrará al mercado legal proviene exclusivamente de las UMA registradas y autorizadas. De esta manera se busca detectar, sancionar y, por lo tanto, desalentar el “lavado” de producto capturado o producido de forma ilegal, abonando con ello a consolidar un esquema de acuicultura sostenible de la especie.

Sin embargo, uno de los aspectos más importantes para poder evaluar el estado de conservación del recurso totoaba, impulsar el maricultivo y en el mejor de los casos, establecer estrategias para el uso sostenible, es el tamaño de su población (Liukart et al. 2010). Una estimación confiable del tamaño poblacional es crucial para poder evaluar el nivel de recuperación de la especie y consolidar un programa de suplementación orientado a la reactivación de una pesquería de baja escala y estrictamente regulada, que pueda traer bienestar a las comunidades pesqueras de la región.

La relevancia ecológica-socioeconómica de conocer la abundancia de los recursos ha promovido el desarrollo de una gran cantidad de métodos para estimar el tamaño censal o absoluto (N_c) de las poblaciones (Williams et al. 2002; Amstrup et al. 2004), pero bajo el contexto actual ecológico-evolutivo en el área de la conservación, los métodos para estimar el tamaño efectivo (N_e) de la población a través del uso de marcadores moleculares han proliferado aún más (Nunziata y Weisrock 2018). El parámetro N_e representa el número de individuos reproductores efectivos que pueden explicar los niveles de variabilidad genética en una población y moldea los niveles de endogamia y de pérdida de diversidad genética, por lo tanto, proporciona información sobre el riesgo de extinción y del potencial adaptativo de una especie a largo plazo (Frankham, 2005).

Pese a la relevancia de N_e , su estimación en poblaciones naturales es complicada debido a que su estimación directa requiere de muchos parámetros demográficos difíciles de obtener en poblaciones pesqueras. Sin embargo, actualmente, la disponibilidad de marcadores genéticos y de herramientas analíticas brindan la posibilidad de estimar no solo el tamaño censal, sino el tamaño efectivo contemporáneo y aproximaciones del tamaño histórico ancestral o histórico a partir del mismo juego de datos moleculares (Pearse et al. 2001; Mowat y Paetkau 2002, Garrigue et al. 2004, Bellemain et al. 2005; Lukacs y Burnham 2005, Allendorf et al. 2010, Liukart et al. 2010, Madon et al. 2011).

Aunque el tamaño efectivo de la población de totoaba ha sido estimado con anterioridad (Enríquez-Paredes et al. 2008, 2015; Valenzuela-Quiñones et al. 2014; Cerda-Balcázar 2018) y se ha sugerido que sus niveles de diversidad genética no se encuentran comprometidos al corto plazo, la captura ilegal de la especie ha continuado. Esto hace necesario que se evalúe si se han presentado cambios en el tamaño efectivo a lo largo de la última década.

OBJETIVOS

Evaluar el impacto de las liberaciones experimentales de progenie producida en cautiverio en la población silvestre en las zonas aledañas a los sitios de liberación. Particularmente:

- Evaluar si existen diferencias en la supervivencia y la probabilidad de reclutamiento de los alevines liberados en diferentes regiones del Golfo de California para adaptar las estrategias de suplementación en consecuencia.
- Establecer que proporción de las variantes genéticas de la población silvestre están representadas en las UMA y en qué proporción se han liberado para contar con un indicador de impacto a la población silvestre.
- Considerando el estado actual de la población silvestre de totoaba y la problemática asociada a su captura ilegal, establecer la pertinencia de seguir realizando liberaciones.
- Evaluar, tomando en cuenta la estimación del tamaño poblacional y la tasa de recaptura genética, el número y el origen de las crías (pedigrí) que deben liberar las UMA para evitar cambios a corto plazo en la composición o acervo génico de la población silvestre.

Para poder cumplir con estos objetivos fue necesario integrar la información recopilada como parte del presente estudio con aquella reunida a lo largo de los últimos 25 años y llevar a cabo una serie de análisis que, en su conjunto, permitieron actualizar el estado actual de la población silvestre de totoaba, evaluar y contextualizar las acciones de conservación por parte de las UMA:

- Integrar una base de datos unificada, con información morfométrica y genética, que permita dar seguimiento a los lotes de organismos que se liberan hacia la población silvestre con fines de conservación, así como identificar el origen de la progenie producida con fines comerciales de acuerdo con lo que establece la NOM-169-SEMARNAT 2018 para la trazabilidad genética de totoaba.
- Evaluar la estructura de tallas y edades de la población silvestre de totoaba, y sus cambios temporales para el periodo 1995-2022.
- Contrastar los niveles de diversidad y diferenciación genética de la población silvestre de totoaba con relación a los lotes de reproductores de las UMA para evaluar la representatividad de las variantes genéticas silvestres en los lotes en cautiverio.

- Evaluar los cambios temporales en los niveles de diversidad genética de la población de totoaba para el periodo 1995-2022, en particular con relación a las fechas y número de individuos liberados por las UMA con fines de suplementación
- Cuantificar e identificar la UMA de origen de las recapturas genéticas en diferentes regiones del Golfo de California.
- Estimar el tamaño absoluto y el tamaño efectivo de la población silvestre de totoaba.
- Evaluar la tendencia demográfica poblacional entre 2008 y 2020 para determinar si la magnitud de la pesca ilegal reciente afectó significativamente la salud genética de la población.
- Integrar la información generada sobre el tamaño de la población silvestre de totoaba y su tendencia demográfica, así como la relacionada con el número y origen de las recapturas genéticas, para plantear una serie de recomendaciones en torno al impacto y la pertinencia de las liberaciones como estrategia de conservación.

ÁREA DE ESTUDIO

La fuente de las muestras para llevar a cabo el estudio fue la captura incidental, producto de la pesca ribereña, en los sitios en los que las UMA realizan tradicionalmente sus liberaciones (San Felipe, Baja California; Bahía Kino, Sonora; y Bahía Concepción (Mulegé), Baja California Sur; **Figura 1**). Por otro lado, se tuvo acceso a los aseguramientos de la captura ilegal (vejigas o especímenes) que se encuentran bajo el resguardo de la FGR, PROFEPA y del *National Fish and Wildlife Service* de los Estados Unidos; la mayor parte de estos aseguramientos corresponden a la captura ilegal que se lleva a cabo en la región del Alto Golfo de California, particularmente en San Felipe, Baja California y el Golfo de Santa Clara, Sonora.



Figura 1. Imagen de satélite del Golfo de California (*Google Earth*) en el que se muestran los sitios de liberación de cada una de las Unidades de Manejo Ambiental participantes. *Earth Ocean Farms* (EOF) realiza sus liberaciones en Bahía Concepción (Mulegé) en Baja California Sur. El Centro Reprodutor de Especies Marinas del Estado de Sonora -Instituto de Acuicultura del Estado de Sonora (IAES-CREMES) libera en Bahía Kino, Sonora. Finalmente, la Unidad de Biotecnología en Piscicultura de la Universidad Autónoma de Baja California (UBP-UABC) lleva a cabo sus liberaciones en San Felipe o Puertecitos, Baja California.

Tomando en consideración la distribución diferencial ontogénica de la totoaba (Cisneros-Mata et al. 1995), se describen brevemente las características generales del Golfo de California y algunas particularidades de las localidades donde se efectúan las liberaciones.

Golfo de California

El **Golfo de California** se ubica entre la Península de Baja California y los estados de Sonora y Sinaloa, en la zona noroeste de México (ver **Figura 1**). Tiene una longitud de 1,126 km y su anchura varía entre los 48 y 241 kilómetros. En su extremo norte se encuentra la desembocadura del Río Colorado y su extremo sur mantiene comunicación abierta con el Océano Pacífico. La productividad primaria en el Golfo de California es elevada, lo que sustenta una extraordinaria diversidad biológica y una actividad pesquera intensa (Mercado-Santana et al. 2017). Este mar semicerrado es una cuenca de evaporación con una variación térmica regional muy marcada (Mardones et al. 1999) y fluctuaciones amplias en el nivel de las mareas, particularmente en su porción norte (Lavín y Marinone 2003).

En el norte del Golfo de California, la variación media anual en la temperatura es de 18°C en tanto que, en contraste, para la porción sur dicha oscilación es de apenas 9°C. Es decir, mientras que la región del Alto Golfo la temperatura invernal superficial del mar desciende hasta 9°C y la veraniega llega a 38°C, en la región de la boca, la mínima temperatura superficial registrada en invierno es de 14°C y la de verano se mantiene a 26°C (Aguirre et al. 1995).

La Región de las Grandes Islas, en la porción central del Golfo de California, constituye una de sus características topográficas más relevantes, en la cual se encuentran las temperaturas superficiales más bajas asociadas a la intensa mezcla por marea (Roden y Groves 1959, Paden et al. 1991, Argote et al. 1995) y las surgencias de invierno y primavera que hacen que la productividad primaria sea alta (Tershy et al. 1991). En esta región central del golfo, la temperatura superficial muestra una marcada diferencia entre el invierno y el verano, alcanzando valores de 16°C y 31°C, respectivamente (Robles y Marinone, 1987) y mínimos de salinidad en la capa superficial por efecto de una corriente que fluye a lo largo de la costa este hacia el noroeste (Roden 1964). Aunque el flujo de mareas sea masivo en esta región, ocurre muy poco intercambio de agua entre la porción norte y el centro del golfo, lo que restringe el transporte de huevos, larvas y organismos planctónicos, y resulta en una barrera biogeográfica (Riginos 2005).

Finalmente, al sur de la Región de las Grandes Islas el golfo tiene básicamente la misma estructura termohalina que el Océano Pacífico Oriental, pero con modificaciones superficiales debidas a la excesiva evaporación (Roden 1964).

Sitios de liberación de alevines de totoaba producidos en cautiverio

Diversas lagunas y regiones costeras del Golfo de California presentan condiciones de hipersalinidad similares en salinidad y temperatura similares a las presentes en el hábitat de crianza de la totoaba en el Alto Golfo. Ya que la supervivencia de los alevines pudiera estar relacionada con las diferencias ambientales entre los sitios de liberación y el hábitat natural de crianza, se describen a continuación algunas de las características de las localidades donde históricamente se han realizado las liberaciones de alevines de totoaba con fines de suplementación a la población silvestre.

San Felipe y Puertecitos, Baja California

Las liberaciones que lleva a cabo la UBP-UABC se han realizado principalmente en San Felipe, B.C. (31°01'28.85" N, 114°50'21.08" W), en la región del Alto Golfo de California. Esta zona presenta una temperatura mínima de 8.3°C en diciembre y máxima de 32.6°C en agosto. La salinidad superficial mínima de 35.3 ppm registrada en octubre y máxima de 41.0 ppm en julio. El gradiente superficial de temperatura sufre reversiones al principio de primavera y otoño, debido a un ciclo anual de radiación solar y a la temperatura atmosférica. Al igual que en el resto del Alto Golfo de California, el comportamiento de la masa de agua de esta localidad es de tipo anti-estuarino.

En la línea de costa de San Felipe existen zonas extensas de marisma lodoso, cuyos sedimentos se derivan del Río Colorado (Thompson 1969), pero también playas arenosas y peñascos, así como algunos sitios con actividad hidrotermal somera (Gutiérrez y Espíndola 2010). Las mareas de la zona son de gran amplitud, como en todo el Alto Golfo de California, con componentes diurnos y semidiurnos.

Ocasionalmente, la UBP-UABC ha realizado también liberaciones en Puertecitos, B.C. (30°21'02" N, 114°38'20" W), localidad situada 86 km al sur de San Felipe. En este sitio, la temperatura superficial y la salinidad son similares al que se presentan en San Felipe y el resto del Alto Golfo de California, pero tiene una línea de costa predominantemente rocosa arenosa. Además, Puertecitos presenta también sitios de actividad hidrotermal submarina somera intensa (Gutiérrez y Espíndola 2010).

Bahía Concepción, Baja California Sur

EOF ha realizado todas sus liberaciones en Bahía Concepción, Mulegé, B.C.S. (26°40'14.70" N, 111°48'48.92" W). Esta bahía, que se ubica en la parte central de la costa este de la Península de Baja California), es un cuerpo de agua somero con un canal de 30 m de profundidad y una extensión de 40 km de largo por 4.5 km de ancho en su parte más angosta y 9.5 km en la parte más ancha (275 km²). Tiene una orientación paralela a la del Golfo de California, con el que mantiene comunicación en su extremo norte (Obeso-Nieblas *et al.* 1996). Su ubicación geográfica y alta productividad biológica la convierten en uno de los cuerpos costeros más significativos de la parte central del Golfo de California dado que en ella existe una amplia biodiversidad de especies marinas (Mateo-Cid *et al.* 1993, Martínez-López y Gárate-Lizárraga 1994; Romero *et al.* 1994). Además, las condiciones oceanográficas en la región modulan cambios estacionales en la productividad de la bahía (Gilmartin y Revelante 1978, Lechuga-Deveze & Morquecho-Escamilla 1998).

Bahía Concepción tiene un promedio anual de evaporación de 2,067 mm y una precipitación de 200 a 731 mm al año, por lo que tiene un comportamiento anti-estuarino. Las variaciones anuales de temperatura superficial del agua van de 17.5°C en enero a 34.8°C en julio (Mateo-Cid *et al.* 1993). La marea en tiene un comportamiento mixto semidiurno, con la secuencia pleamar superior bajamar inferior, lo que produce corrientes de reflujos más intensas que las de flujo; esta característica permite que los canales de la bahía permanezcan dragados (Obeso-Nieblas *et al.* 1996). En este sitio existen manantiales hidrotermales asociados a zonas de manglar costero (Gutiérrez y Espíndola 2010).

Bahía Kino, Sonora

Bahía de Kino está ubicada en la porción central del Golfo de California en el Estado de Sonora, México (28° 49' N, 111° 56' W). Tiene un patrón estacional de temperatura superficial del agua, con una máxima de 32.2°C en agosto y una mínima de 15.6°C en enero. Esta región tiene un clima desértico seco con una evaporación de ~3000 mm anuales que supera la precipitación de <300 mm año⁻¹ (García 2004), por lo que la salinidad varía de 35.0 a 38.3 ppm (Grijalva-Chon y Barraza-Guardado 1992). A lo largo de la línea de costa de Bahía Kino se pueden encontrar distintos tipos de hábitat, entre los que destacan un estuario con manglar asociado, una isla cercana a la costa y playas costeras poco profundas. Además, es importante señalar que los efluentes de 1,350 hectáreas de varias granjas camaroneras descargan a la bahía (~160,000 m³/ha/año).

METODOLOGÍA

Inicialmente se planteó que, para evaluar la pertinencia y el impacto de las liberaciones experimentales de totoaba, cada UMA (UBP-UABC, IAES-CREMES y EOF) liberaría 20,000 jóvenes en otoño del 2020; idealmente, 50% de los alevines liberados a una edad de 3 meses y el otro 50% a los 6 meses de edad. Al realizar un esfuerzo de muestreo simultáneo, desde mediados de noviembre de 2020 y hasta mediados de abril de 2021, se esperaba poder estimar la tasa de recaptura de estos 60,000 individuos en las diferentes regiones del Golfo de California. De esta forma, se pretendía reunir evidencia sobre la proporción de individuos capturados en la población silvestre que corresponden a las liberaciones de cada UMA y en cada región, así como aportar información sobre la supervivencia y dispersión diferencial en relación con la edad a la que los organismos fueron liberados.

Sin embargo, debido a la contingencia de salud en respuesta a la pandemia COVID-19, este esquema de trabajo no pudo concretarse conforme a lo planeado. Muchas de las actividades comerciales, incluyendo las del sector pesquero y acuícola fueron afectadas por esta pandemia; las UMA prácticamente no liberaron individuos durante 2020 debido a que se retrasó la producción por el cierre parcial del mercado, así como a las medidas de distanciamiento social que limitaron el trabajo del personal. En consecuencia, también el trabajo de campo se llevó a cabo coordinando los esfuerzos de muestreo a distancia y con ciertas limitaciones de personal.

Si bien el esfuerzo de muestreo fue representativo de las regiones del Golfo de California en las que se realizan las liberaciones con fines de suplementación (**Figura 1**), no fue posible llevar a cabo el seguimiento simultáneo y equi-proporcional de alevines de una misma cohorte generacional.

Muestreo

Cuando los alevines de totoaba que se producen en las UMA con fines de suplementación son liberados, a una talla promedio de 25 cm, los sobrevivientes quedan disponibles tanto a sus depredadores naturales como a la captura incidental en algunas de las pesquerías ribereñas. En este sentido, el muestreo de las capturas incidentales de la pesca ribereña se llevó a cabo esperando recuperar individuos con edades de entre uno y tres años, correspondientes a las liberaciones del periodo 2017-2020 (n= 234,975 individuos) y que representan el 38% del total de organismos liberados a lo largo de los últimos 25 años (**Tabla I**).

Tabla I. Liberaciones experimentales de alevines de totoaba para suplementar la población silvestre. Las columnas referidas como “Disponibilidad” indican desde que periodo los alevines liberados de cada UMA podrían estar apareciendo en la pesca incidental o de la captura ilegal (*). Las columnas “Liberaciones” y “Escapes” se expresan en número de alevines o ejemplares.

Año	UMA	Liberaciones	Escapes **	Disponibilidad para su captura		
1997	UABC	200				
1999	UABC	600				
2000	UABC	1,200				
2001	UABC	3,300		*		
2002	UABC	1,600		*		
2007	UABC	2,000		*		
2012	UABC	2,070		*		
2013	UABC	12,000		*		
2013	ND		43,046	*		
2014	UABC	17,000		*		
2014	CREMES	20,000		*		
2014	ND		50,000	*		
2015	UABC	42,300		*		
2015	CREMES	61,200		*		
2015	EOF	1,500		*		
2016	UABC	35,000		*		
2016	CREMES	45,000		*		
2016	EOF	15,000		*		
2017	UABC	15,000		*		
2017	CREMES	20,000		*	*	
2017	EOF	30,000		*	*	
2018	UABC	0		*	*	
2018	CREMES	20,000		*	*	
2018	EOF	40,000		*	*	*
2018	ND		25	*	*	*
2019	UABC	4,200		*	*	*
2019	CREMES	250		*	*	*
2019	EOF	40,000		*	*	*
2019	ND		20,000	*	*	*
2020	UABC			*	*	*
2020	CREMES	200		*	*	*
2020	EOF	0		*	*	*
2020	ND		5,300	*	*	*
2021	UABC	20,000		*	*	*
2021	CREMES	0		*	*	*
2021	EOF	20,000		*	*	*
2022	UABC			*	*	*
2022	CREMES	0		*	*	*
2022	EOF	30,000		*	*	*
		499,620	118,371			

Nota: La información de los escapes accidentales de alevines fue proporcionada por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), en colaboración con la Dirección General de Vida Silvestre (DGVS-SEMARNAT), a través de una solicitud de acceso a la información. Los escapes se sumaron al año que corresponde a la producción del lote y no al año del escape. El origen de los escapes no se especifica y se manejó como No Determinado (N.D. y en color azul). No fue posible determinar la edad/talla de los ejemplares en escapes (**), pero se ubicaron en el año en que fueron sembrados, no en el año en que se liberaron de forma accidental.

Pesca incidental de totoaba en la pesca ribereña 2019-2022

El personal de apoyo en campo operó durante 5 meses consecutivos, reportando y muestreando los ejemplares de totoaba capturados de forma incidental durante sus jornadas de pesca desde mediados de noviembre de 2020 y hasta mediados de abril 2021. Adicionalmente, entre febrero de 2021 y enero de 2022, el personal de campo realizó algunos muestreos de oportunidad, tanto de especímenes de la captura incidental, como de cadáveres y despojos de la captura ilegal de totoaba encontrados durante recorridos en las playas de San Felipe, Baja California y en el Golfo de Santa Clara, Sonora.

Aunque se intentó que la captura incidental en la pesca ribereña fuera un muestreo semi-invasivo, para liberar posteriormente a los organismos, esto no fue posible. La mayoría de los individuos capturados se extrajeron ya sin vida o demasiado estresados y dañados por las redes o anzuelos. Los especímenes capturados se almacenaron enteros, en hielo, para procesarlos más tarde en el laboratorio o alguna instalación adecuada para este fin. Para cada captura se registró la fecha (mes) y la localidad, etiquetando con esta información una bolsa de plástico en la que se almacenaron de forma individual en refrigeración o congelación. Ya en el laboratorio, se procedió a disectar cada ejemplar, registrando la longitud patrón, longitud total, peso total, sexo, longitud y peso de la vejiga natatoria; información que posteriormente se utilizó para estimar la edad de cada organismo y realizar el análisis demográfico de la población (estructura de tallas y edades).

Adicionalmente, se tomaron muestras de piel de la membrana interespinal de la aleta dorsal de cada individuo, las cuales fueron preservadas a -20°C en tubos esterilizados y etiquetados, para extraer posteriormente el ADN y realizar los análisis genéticos correspondientes.

Finalmente se extrajo el par de otolitos (*sagittae*) para llevar a cabo la determinación de edad y validar las estimaciones basadas en la longitud de las vejigas natatorias (Beckman y Wilson 1971).

Aseguramientos de vejigas natatorias 2019-2022

Se gestionó con las autoridades ambientales el acceso a los aseguramientos de ejemplares o vejigas natatorias de totoaba, de los cuales se obtuvieron algunos datos morfométricos (longitud y peso) y muestras de tejido como fuente de ADN para, posteriormente, llevar a cabo los análisis genéticos.

Para las vejigas se registró el estado en el que éstas fueron aseguradas (seca o fresca), la longitud y el peso individual y, posteriormente, se procedió a tomar sólo una muestra de tejido para la obtención de ADN.

Para cada muestra de vejiga se empleó una navaja desechable estéril, evitando así el riesgo de contaminación cruzada entre muestras. Sin embargo, para el caso de las vejigas secas fue necesario emplear un alicate o tijeras para lámina, por lo que el instrumental tuvo que limpiarse a profundidad con agua oxigenada y alcohol después de cada toma de muestra. Las muestras de tejido se almacenaron en tubos esterilizados debidamente etiquetados, los cuales se preservaron a -20°C en el caso de las vejigas frescas, pero a temperatura ambiente para las vejigas secas.

Los análisis de muestras derivadas de los aseguramientos realizados por autoridades mexicanas fueron procesados en la Universidad Autónoma de Baja California, pero los que estaban bajo resguardo de las autoridades norteamericanas fueron procesados en el *National Fish and Wildlife Forensic Laboratory* en colaboración con la Dra. Mary Burnham-Curtis.

Cadáveres (despojos en playas y basureros) 2019-2022

Tanto para cadáveres frescos o descompuestos, como para cadáveres secos, esqueletos o fragmentos de huesos de totoaba que se encontraron a la deriva, en playa o en tiraderos de pescado, se procedió a la toma de datos morfométricos y, cuando fue posible, se extrajeron los otolitos para poder estimar la edad/talla. En los cadáveres frescos se tomaron muestras de las aletas o músculo, mientras que, para el caso de cadáveres secos o esqueletos, se preservaron fragmentos de hueso o tejido seco adherido al hueso para llevar a cabo la extracción de ADN. Ninguno de los cadáveres frescos o descompuestos que fueron muestreados presentaban la vejiga natatoria, por lo que se consideraron productos de la captura ilegal.

Lotes parentales de las UMA 2019-2022

Cada una de las UMA de reproducción y crianza de totoaba proporcionó muestras de tejido correspondientes a los lotes parentales silvestres, de primera o segunda generación registrados ante la DGVS. Se tomaron muestras de tejido de la aleta dorsal o caudal que se preservadas en alcohol o en congelación, dentro de tubos con etiquetas individualizadas.

Las muestras de los parentales son pieza fundamental del presente estudio ya que, a través de técnicas de genética forense para especies de vida silvestre, permiten identificar los organismos provenientes de la pesca incidental o la captura ilegal corresponden o no a alguno de los lotes liberados por las UMA antes de 2020.

Muestreo complementario 1995-2018: Base de datos UBP-UABC

Con el fin de dar seguimiento a los individuos adultos muestreados en el periodo 2019 y 2021, que podrían corresponder a lotes de alevines liberados antes de 2019, se incorporaron al estudio los datos morfométricos y genéticos obtenidos previamente por la UBP-UABC, los cuales abarcan el periodo 1995-2018. Este conjunto de datos permitió, además, llevar a cabo una comparación de los niveles de diversidad genética de la población de totoaba en la escala temporal y con relación al número de individuos que han sido liberados.

Es importante señalar que toda la información presentada en este trabajo se generó a partir de muestras de totoaba obtenidas con el respaldo de las autorizaciones correspondientes de la DGVS: SGPA/DGVS/07301/14, SGPA/DGVS/06959/17 y SGPA/DGVS/03981/19, así como con el consentimiento de la Fiscalía General de la República (FGR). Las vejigas natatorias obtenidas de las capturas incidentales y de los indicios gestionados con la FGR se inventariaron y resguardaron temporalmente. Concluido el análisis de las muestras, se dispuso de las mismas según los procesos normativos aplicables.

Análisis morfométricos: Estructura de tallas y edades

Estimación de la longitud total a partir de la longitud de la vejiga natatoria

Con base en la información morfométrica registrada en especímenes de totoaba de diferentes estadios de desarrollo, tanto en cautiverio como en vida libre, se ha generado una serie de ecuaciones predictivas que permiten calcular la longitud total de los individuos a partir de la longitud de la vejiga natatoria, independientemente de si se encuentra en estado fresco o seco (UBP-UABC datos no publicados). Esta información se obtuvo tomando como base los registros de la longitud estándar, la longitud total y la longitud de la vejiga natatoria para un conjunto de ejemplares completos en estado fresco. Posteriormente, las vejigas de estos organismos fueron desecadas para registrar de nueva cuenta su longitud total.

Las evidencias de crecimiento isométrico para la especie (Román-Rodríguez 1994, 2000; Pedrín-Osuna et al. 2001; De Anda et al. 2013; Rodríguez-García et al. 2020), aunadas a los coeficientes de determinación que se obtuvieron a partir de una serie de análisis de regresión lineal ($R^2 > 0.95$), sustentan el uso de ecuaciones lineales para el cálculo de la longitud estándar del pez a partir de la longitud de la vejiga y, a partir de esta última, la longitud total del pez (**Figuras 2 y 3**).

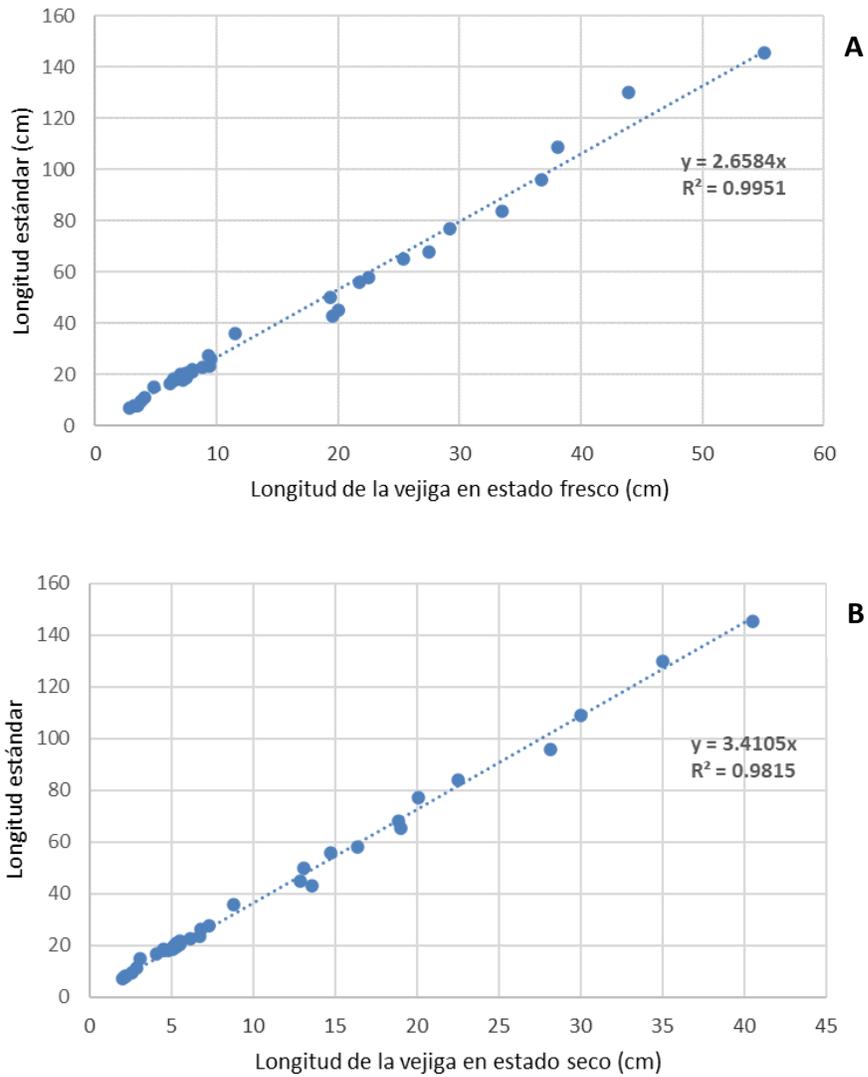


Figura 2. Correlación entre la longitud de la vejiga natatoria (buche) y la longitud estándar o patrón en la totoaba. Se muestra el ajuste lineal para los buches frescos (A) y los buches secos (B). En el eje de las abscisas se presentan la longitud de los buches en centímetros y en el eje de las ordenadas la longitud estándar del espécimen.

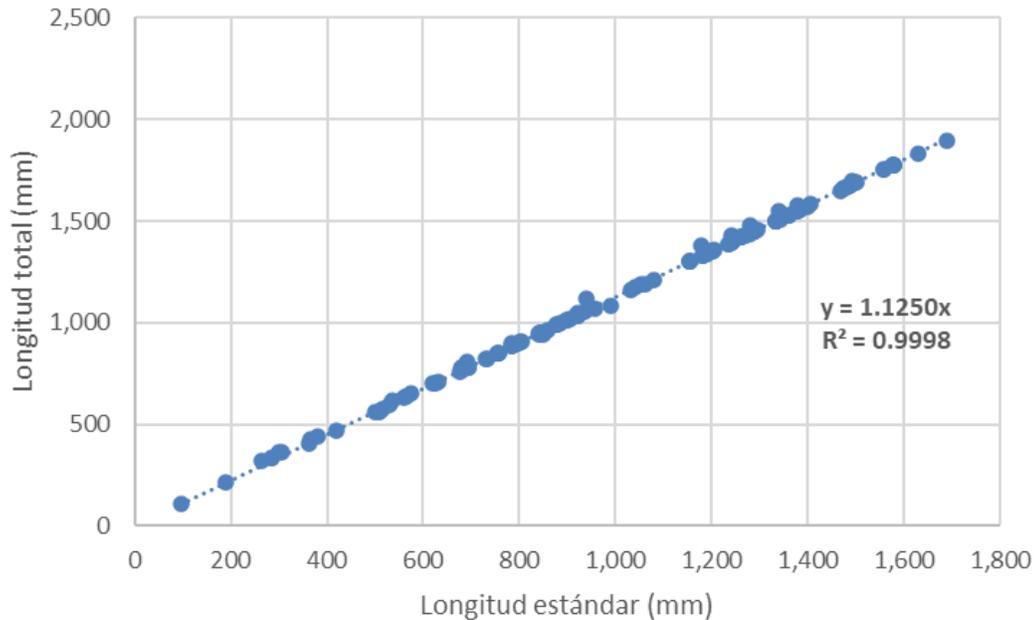


Figura 3. Correlación entre la longitud estándar o patrón de la vejiga natatoria (buche) y la longitud total en la totoaba. En el eje de las abscisas se presentan la longitud estándar o patrón de los organismos en milímetros y en el eje de las ordenadas la longitud total (n=502). Para obtener la longitud total a partir de la longitud estándar basta multiplicar esta última por 1.125.

Estimación de edad con base en la lectura de los otolitos

Los otolitos sagitales (*sagitta*) de los ejemplares se extrajeron siguiendo los protocolos descritos por Chittaro y colaboradores (2020), en particular con los otolitos de ejemplares con tallas pequeñas, los cuales pueden dañarse con facilidad. Una vez limpios y secos, los otolitos se pesaron y midieron individualmente, como lo describen Román-Rodríguez y Hammann (1997) para totoaba.

Los otolitos fueron incluidos en resina epóxica de dos componentes para encapsulado Sayer (Resina + catalizador). Aproximadamente 24 horas después de haber hecho el vaciado de la resina, una vez que el encapsulamiento quedó completamente seco, se procedió a seccionar los otolitos con una sierra lenta *Isomet Buheler*. Este proceso consistió básicamente en realizar un corte transversal del otolito siguiendo el protocolo descrito por Secor y colaboradores (1990), buscando que el corte incluya tanto el centro de crecimiento como el sulco para asegurar una buena definición de los anillos y de sus incrementos.

Una vez cortados los otolitos, se realizaron tres lecturas de los anillos de crecimiento (Beckman et al. 1990, Lowerre-Barbieri et al. 1994) bajo el microscopio estereoscópico. Dos de las lecturas las realizó un mismo observador y la otra la llevó a cabo un observador independiente. Los datos obtenidos de las tres lecturas se evaluaron mediante el método estadístico planteado por Chang (1982) para obtener un índice de variación y uno de reproducibilidad de las lecturas realizadas.

Al momento de realizar la lectura de los otolitos obtenidos de la pesca incidental o de los despojos de la captura ilegal, se incorporaron también algunos otolitos de individuos de edad conocida y que se obtuvieron de los decesos de algunos reproductores de la UBP-UABC. Esto permitió contar con una calibración más precisa para las estimaciones de edad y crecimiento de la especie ya que, de acuerdo con Curiel-Bernal y colaboradores (2021), la variación del crecimiento individual en totoaba es bastante amplia. Al no tomar en cuenta esta variación, puede introducirse un sesgo importante en las evaluaciones de la estructura de tallas y edades que, en última instancia, representa la base de las estimaciones de biomasa (Cisneros-Mata, 2020). Otras potenciales fuentes de sesgo en las estimaciones de edad están asociadas a las tasas de crecimiento diferencial bajo condiciones de cautiverio y la representatividad heterogénea de los grupos de edad en los muestreos (Curiel-Bernal et al. 2021).

El procesamiento completo de los otolitos, desde su inclusión en resina, corte, montaje y lectura se realizaron en la Comisión de Ecología y Desarrollo Sustentable del Estado de Sonora, bajo la coordinación y supervisión de la M.C. Martha Judith Román Rodríguez.

Estimación de edad con base en la longitud total

El modelo más estudiado y comúnmente empleado para modelar la relación edad-talla de los peces y otras especies es el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (von Bertalanffy 1938). Aunque varios autores han demostrado que este modelo es el que mejor describe el crecimiento individual para totoaba, los parámetros que se han reportado para la especie varían considerablemente de un estudio a otro (ver **Tabla II**). A pesar de que, como se mencionó anteriormente, las estimaciones de edad calibradas en base a datos de crecimiento bajo condiciones de cautiverio, el tamaño de muestra en el presente estudio es el más grande que se ha empleado a la fecha e incluye, además, tanto a individuos muy jóvenes como a sub-adultos y adultos. Con base en lo anterior, las estimaciones de edad se llevaron a cabo empleando los parámetros obtenidos del ajuste de la longitud total y las estimaciones de edad calibradas con las lecturas de los otolitos para los datos de la UBP-UABC.

Tabla II. Parámetros del modelo de von Bertalanffy que describe el crecimiento individual en totoaba. Se indican el tamaño de muestra (n), la longitud total infinita (LT_{∞}), la constante de crecimiento (k) y el tiempo al momento de la condición inicial (t_0). Los parámetros no reportados por alguna de las fuentes se indican como "No Disponibles (N.D.)".

n	LT_{∞}	k	t_0	Referencia
N.D.	198.0 cm	N.D.	N.D.	Nakashima 1916
453	149.5 cm	N.D.	N.D.	Berdegúe 1955
68	173.0 cm	0.170 año ⁻¹	N.D.	Flanagan 1973
244	203.0 cm	0.120 año ⁻¹	-2.26 años	Molina-Valdéz et al. 1988
101	156.3 cm	0.231 año ⁻¹	-1.10 años	Román-Rodríguez 1994
101	152.4 cm	0.316 año ⁻¹	-0.05 años	Román-Rodríguez y Hammann 1997
1,549	169.9 cm	0.152 año ⁻¹	-0.61 años	Cisneros-Mata 1995
365	206.6 cm	0.174 año ⁻¹	-0.30 años	Pedrín-Osuna et al. 2001
235	156.6 cm	0.220 año ⁻¹	-0.65 años	De Anda et al. 2013
360	180.0 cm	0.130 año ⁻¹	N.D.	Valenzuela-Quiñones 2014
462	155.4 cm	0.300 año ⁻¹	-0.48 años	Rodríguez-García et al. 2020
256	149.2 cm	0.290 año ⁻¹	0.00 años	Curiel-Bernal et al. 2020
3,150	188.0 cm	0.110 año ⁻¹	-0.55 años	UBP-UABC no publicado 1995-2018

Análisis genéticos

Procesamiento de las muestras

El procesamiento de las muestras (extracción del ADN, secuenciación y genotipificación) y la lectura de los marcadores genéticos se llevaron a cabo en el Laboratorio de Ecología Molecular y el Laboratorio de Trazabilidad Genética de la UBP, en la Facultad de Ciencias Marinas, ubicados en el Campus Ensenada de la Universidad Autónoma de Baja California, México. Sin embargo, el proceso automatizado de secuenciación y de análisis de fragmentos se realizó en laboratorios comerciales especializados ubicados en la ciudad de San Diego, California, Estados Unidos (www.seqxcel.com o www.retrogen.com).

Es importante señalar que los productos de las amplificaciones de ADN constituyen material genético sintético y que, al no estar considerado ADN nativo, no requieren del trámite de permisos CITES para su exportación y reimportación. Las muestras provenientes de aseguramientos resguardados por el *National Fish and Wildlife Service* se procesaron en sus laboratorios durante un par de estancias de investigación realizadas a mediados de 2019.

Extracción del ADN

Por lo general, el tejido que se usa como fuente de material genético para el caso de peces es el tejido epidérmico fresco de la porción interespinal de la aleta dorsal o caudal (fin-clip) o tejido muscular fresco. Sin embargo, la mayoría de las muestras de totoaba obtenidas en el periodo 2019-2022 fueron de tejido conectivo de las vejigas natatorias en estado fresco o seco. Adicionalmente se procesaron también algunas muestras de aletas secas, huesos, esqueletos con sangre seca, músculo o tejido conectivo seco adherido a huesos, y en muy pocos casos, tejidos no identificados en estado de descomposición avanzado.

La extracción de ADN genómico total de las muestras se llevó a cabo mediante el protocolo rápido de sales descrito en Aljanabi y Martínez (1997), a partir de entre 5 y 10 mg de tejido. Después de la digestión del tejido y la purificación del ADN genómico, éste fue resuspendido en 15 μ L de solución amortiguadora de almacenamiento (Tris-HCl 5.0 mM pH 7.9, EDTA 0.1 mM pH 8.0) durante ocho horas y finalmente evaluado tanto cualitativa, como cuantitativamente a través de una electroforesis en geles de agarosa al 1.5% con GelGreen[®] (30X) y un espectrofotómetro NanoDrop[™] 1000, respectivamente.

Para aquellas muestras con mayor riesgo de degradación del ADN, como las obtenidas de los despojos de la captura ilegal, cadáveres secos o en estado de descomposición (n=146), se realizó una segunda extracción de ADN, adicionalmente, por medio del DNeasy Blood & Tissue kit de Qiagen[®] siguiendo las especificaciones del fabricante.

Amplificación y secuenciación de los haplotipos de la región control mitocondrial

Mediante una reacción de PCR se amplificó una porción de la región control del ADN mitocondrial (RC-ADNmt) siguiendo las condiciones descritas en Ríos-Medina (2012) y los criterios de control de calidad recomendados por Morin y colaboradores (2010). Para ello se emplea un par de cebadores que flanquean una región de aproximadamente 420 pares de bases de la RC-ADNmt y que han sido optimizados en el Laboratorio de Ecología Molecular de la UABC con base en las secuencias mitocondriales de varias especies de curvinas y roncadores (Familia Scianidae) del Alto Golfo de California: CoRC_F (5'-GCCGGTCTTGTAACCGGA-3') y CoRC_R (5'-TGTCCCTCACCTTCAATAGTCG-3'). Esta región corresponde al primer bloque hipervariable de la región control mitocondrial comprendido entre el ARN de transferencia para prolina (tRNA-Pro) y el bloque central conservado de la región control (Kocher et al., 1989).

La amplificación se llevó a cabo en un volumen de reacción de PCR de 25 μ L (22 mM de Tris-HCl pH 8.4, 55 mM de KCl, 180 μ M de dNTPs, 1.2 U/ μ L de ADN Taq polimerasa PROMEGA, 1.5 mM de MgCl₂, 0.20 μ M

de cebador forward, 0.20 μ M de cebador reverse) y a partir de 10 a 15 ng de ADN genómico. El perfil de amplificación consistió en un periodo de desnaturalización inicial de 4 minutos a 94°C, seguido de 35 ciclos conformados de 45 segundos a 96°C para desnaturalizar, 45 segundos a 53°C para el alineamiento de los cebadores y 45 segundos a una temperatura de extensión de 72°C. Finalmente, se agregó un periodo de reacciones de PCR con una temperatura de extensión final a 70°C por 600 segundos y un último paso de enfriamiento hasta alcanzar 15°C. Para cada grupo de muestras amplificadas se incluyeron controles positivos y negativos como parte del proceso de control de calidad.

Los productos de las reacciones de PCR se evaluaron cualitativamente y semi-cuantitativamente a través de una electroforesis en gel de agarosa al 2% y GelGreen® 30X. Se cargaron en el gel entre 4 y 5 μ L del producto de PCR de cada muestra y se corrió la electroforesis a 90 volts por 45 minutos. Finalmente, se visualizó el resultado de la amplificación en un transiluminador de luz UV y corroborar la ausencia de amplificación en los controles negativos.

Los tubos o placas de PCR en los que el tamaño y la cantidad de amplicones fue la esperada, se prepararon para su transporte en frío y se trasladaron a un laboratorio comercial en San Diego, California (SeqXcel Inc. o Retrogen Inc.), en donde el personal técnico purificó los productos de PCR y llevó a cabo la secuenciación de forma automatizada en un equipo DNA ABI PRISM 3730.

Los resultados se recibieron en formato electrónico (cromatogramas), los cuales se revisaron y editaron en el programa ChromasPro® v2.1.8 (Technelysium Pty Ltd), removiendo la porción de la secuencia que corresponde a los cebadores y eliminando aquellas secuencias de calidad baja.

Amplificación y análisis de fragmentos automatizado de los microsatélites

Amplificación de los marcadores microsatélites

Para identificar el genotipo de los individuos, las muestras de ADN se amplificaron con los 24 marcadores especificados en la NOM-169-SEMARNAT 2018, así como con otros tres marcadores microsatélites (O'Malley et al. 2003, Farías et al. 2006, Karlsson et al. 2008, García de León et al. 2010, Renshaw et al. 2012; ver **Anexo I**). Esta incorporación de marcadores adicionales respondió a una serie de inconsistencias de reproducibilidad que detectamos hasta hace un par de años en algunos de los marcadores considerados en la norma.

El perfil de amplificación para los microsatélites consistió de un periodo de desnaturalización inicial de 3 minutos a 94°C, seguido de 25 ciclos conformados de 20 segundos a 96°C para desnaturalizar, 40 segundos a 56°C para el alineamiento de los cebadores y 40 segundos a una temperatura de extensión de 72°C. Finalmente, se agregó un periodo final de extensión con una temperatura de 70°C por 600 segundos y un último paso de enfriamiento hasta alcanzar 15°C (Ríos-Medina 2012, Calderón-Marmolejo et al. 2013 y Cerda-Balcázar et al. 2016). Para cada grupo de muestras amplificadas se incluyeron controles positivos y negativos como parte del proceso de control de calidad.

Recientemente se incorporó un protocolo optimizado para la genotipificación con el sistema Qiagen Multiplex PCR que permite una amplificación múltiple más eficiente y a menor costo (multiplexing). Esta reacción de amplificación para cada conjunto múltiple de marcadores se realiza en 10 uL de volumen total: 5.0 uL 2X Qiagen® Multiplex PCR Plus Kit, 0.3 uL 10 uM de cada microsatélite, 1.0 uL ADN, ajustar a 10 uL con H₂O ultrapura. El perfil de amplificación optimizado con la química utilizada para la reacción consiste en un periodo de dos ciclos con diferente temperatura de alineación de cebadores para obtener productos específicos en cada paso. La primera parte consiste en la desnaturalización inicial de 5 minutos a 95°C, seguido de 8 ciclos conformados de 30 segundos a 95°C para desnaturalizar, 90 segundos a 57°C para el alineamiento de los cebadores y 90 segundos a una temperatura de extensión de 72°C. La segunda parte consta de 25 ciclos que inician con 30 segundos a 95°C para desnaturalizar, 90 segundos a 53°C para el alineamiento de los cebadores y 90 segundos a una temperatura de extensión de 68°C. Finalmente, se agregó un periodo con una temperatura de extensión final a 70°C por 600 segundos y un último paso de enfriamiento hasta alcanzar 15°C.

Los productos de las reacciones de PCR se evaluaron cualitativamente y semi-cuantitativamente por medio de una electroforesis en gel de agarosa al 2% con GelGreen®30X. Se cargaron 3 µL de muestra en cada uno de los pozos del gel usando 90 volts por 45 minutos para la separación electroforética. Los productos de PCR se visualizaron en un transiluminador de luz UV para confirmar la amplificación en las muestras y la ausencia de amplificación en los controles negativos.

Análisis automatizado de fragmentos

El registro del tamaño de los amplicones, para llevar a cabo la genotipificación, se obtiene mediante un análisis automatizado de fragmentos en un secuenciador automático de ADN ABI PRISM® 3130xl Genetic Analyzer. Para reducir el error asociado a las diferencias en la movilidad de los amplicones en el análisis

de fragmentos por el fluorocromo específico, se incluyó en el análisis una serie de muestras previamente genotipificadas.

A lo largo de todo el proceso se siguieron estrictamente las recomendaciones de Morin y colaboradores (2010) con respecto al control y aseguramiento de la calidad de los procesos de extracción y amplificación. Para ello se analizan simultáneamente muestras previamente genotipificadas (controles positivos) y el conjunto de muestras problema. Adicionalmente, se incluyen controles negativos de extracción y amplificación para evaluar la presencia de contaminación cruzada y discriminar entre alelos reales y artificios de PCR.

Es sumamente importante resaltar la necesidad de contar con un conjunto de muestras de referencia que permita detectar problemas en la movilidad de la electroforesis capilar y los cambios de protocolos de los laboratorios comerciales, procesos que pueden confundir la lectura de los alelos en ausencia de muestras referenciales. Esto es particularmente relevante cuando se trabaja con distintos laboratorios comerciales y grupos de investigación que pueden sintetizar los cebadores siguiendo distintos protocolos o estrategias para optimizar costos (marcaje universal o fluoróforos de distinta marca comercial). De forma rutinaria se incluyeron entre 5 y 10 controles positivos por cada placa (90 muestras problema, 5 muestras de referencia y un control negativo). Igualmente, debe tomarse en cuenta el gestionar muestras de referencia que se compartan entre los laboratorios que estén realizando la genotipificación.

La lectura de los electroferogramas y el genotipificado de las muestras se realizaron con ayuda del programa GeneMarker V3.0 (SoftGenetics E.U.A). A lo largo de todo el proceso se mantuvieron medidas estrictas de control de calidad, como se ha mencionado anteriormente (Morin et al, 2010), para la lectura de los genotipos y la asignación de alelos. Este control de calidad incluyó dos lecturas independientes de cada muestra y la lectura por un tercero cuando se presentaron discrepancias. Cuando, a pesar de lo anterior, no se llegó a un consenso en la asignación de alelos, la muestra se amplificó de nueva cuenta para corroborar la asignación correcta del genotipo.

La asignación automatizada de alelos (binning) se llevó a cabo de forma simultánea a través de dos macros para Excel, Autobin (Guichoux et al. 2011) y Flexibin (Amos et al. 2007). Posteriormente, se analizaron los genotipos usando el programa MICRO-CHECKER 2.2.3 (Van Oosterhout et al. 2004) y el macro para Excel MStools v3.1.1 (Park 2001). El primero de estos programas analiza las frecuencias alélicas y genotípicas en los individuos para identificar errores de genotipificado tales como: deslizamiento de la polimerasa (stuttering), alelos nulos (null alleles), amplificación diferencial aleatoria de alelos (o allelic dropout) y

errores tipográficos. Usando MStools v3.1.1 se hizo una revisión de los alelos raros, ya sea por su baja frecuencia, la presencia de motivos de repetición diferentes al patrón típico o por estar fuera del intervalo alélico conocido.

Los criterios empleados para dicha revisión fueron la presencia de lecturas alélicas fuera de los 50 y 350 pares de bases y la presencia de alelos con saltos de más de 10 pares de bases con respecto al alelo anterior. Las muestras con ambigüedades para estos criterios fueron amplificadas y analizadas nuevamente.

Selección de muestras a genotipificar para optimizar la búsqueda de recapturas putativas

Para que una muestra genotipificada pueda ser asignada como recaptura genética, esta debe ser progenie de primera generación (F1) o segunda generación (F2) de cualquiera de los lotes parentales registrados en las UMA. Por lo tanto, se debe contar con una caracterización genética completa de todos y cada uno de los posibles padres; el haplotipo mitocondrial y el genotipo con la totalidad o, en su defecto, la mayor cantidad de los marcadores empleados. La asignación se llevó a cabo a través de un análisis de asignación de paternidad, el cual se detalla más adelante.

Las muestras de todos los reproductores de las UMA (silvestres, F1 o F2), así como un conjunto de muestras de la población silvestre tomadas al azar (1000 individuos), fueron genotipificadas con el panel completo de microsatélites. Sin embargo, para optimizar la búsqueda de recapturas genéticas e incrementar el número de individuos analizados, las pruebas ulteriores de asignación y contribución parental se realizaron exclusivamente en aquellas muestras con haplotipos mitocondriales (linajes maternos) representados en los lotes de reproductores en cautiverio. Los individuos con un linaje materno diferente a los que tienen los parentales de las UMA, específicamente al de las hembras reproductoras, no pueden ser hijos de éstas.

Todas aquellas muestras con linajes maternos coincidentes con los que se encuentran representados en las UMA fueron analizadas, inicialmente, con un panel reducido de entre 6 y 10 de los marcadores microsatélites. Sin embargo, cuando alguna de estas muestras presentó el potencial de ser considerada recaptura genética, se procedió a genotipificarla con el panel completo de microsatélites para confirmar la UMA de origen.

Diversidad y diferenciación genética

Los electroferogramas del análisis de secuenciación obtenidos se ensamblaron, revisaron y editaron utilizando ChromasPro Ver. 2.6.6 (Technelysium, South Brisbane, QLD, Australia) y las secuencias editadas se alinearon mediante el algoritmo ClustalW implementado en MEGA X (Kumar et al. 2018). La identificación de haplotipos, así como sus frecuencias absolutas y relativas se calcularon en DnaSP Ver. 6.12.03 (Rozas et al. 2017).

Los índices de diversidad genética haplotípica (h) y nucleotídica (π_n) global, así como para cada temporada de muestreo y cohorte generacional se estimaron con el programa Arlequin Ver 3.5.1.2 (Excoffier y Lischer, 2010), tanto en la población silvestre como para cada lote parental de las UMA de reproducción y crianza. Adicionalmente se usó el programa PopART (Leigh y Bryant 2015) para reconstruir una red de la mínima dispersión (Excoffier et al., 1992, Bandelt et al. 1999) para representar de forma gráfica la diversidad genética mitocondrial.

Para el caso de los marcadores nucleares se calculó el número y la frecuencia de alelos, la diversidad genética (H_o : heterocigosidad observada y H_e : heterocigosidad esperada) y la probabilidad de identidad con el programa Gimlet v1.33 (Valière 2002), además del desequilibrio en el ligamiento en el programa Arlequin v3.5 (Excoffier y Lischer 2010). El análisis de frecuencias alélicas y diversidad genética (H_o y H_e) para cada locus, se realizó mediante los programas Arlequin ver. 3.5 (Excoffier y Lischer 2010) y GenALEx v6.3 (Peakall y Smouse 2006).

Los coeficientes de diferenciación genética entre la población silvestre y las poblaciones en cautiverio (UMA), así como entre temporadas y cohortes generacionales se examinaron mediante un análisis jerárquico de varianza molecular (AMOVA; Excoffier et al. 1992) a través de los índices de fijación F_{ST} basados en las frecuencias relativas de las variantes genéticas para ambos tipos de marcadores (haplotipos mitocondriales y loci microsatélites). Por último, los genotipos multilocus se usaron para calcular la distancia genética y llevar a cabo un análisis de componentes principales en GenALEx v6.3, lo que permitió evaluar de la magnitud del distanciamiento genético entre las muestras de la población silvestre y las de los paneles parentales de las UMA.

Probabilidad de identidad, exclusión de paternidad y parentesco

Para evaluar el poder informativo del conjunto de microsatélites se empleó el programa Coancestry v1.0 (Wang 2011) que implementa métodos para estimar el coeficiente de parentesco (r) y los coeficientes de

consanguinidad a partir de los genotipos multilocus de un conjunto de individuos. Para ello se decidió usar el estimador de verosimilitud por triadas (TrioML), el cual incluye a un tercer individuo como control de referencia al momento de calcular el coeficiente de parentesco entre dos individuos focales. De esta forma se va reduciendo la probabilidad de que alelos idénticos por estado, se infieran erróneamente como idénticos por descendencia. Coancestry v1.0 también permitió estimar la probabilidad de exclusión, que representa qué tan factible es que un individuo sea excluido como uno de los parentales de otro en función de las frecuencias alélicas presentes en la población.

De forma paralela, se evaluó el parentesco y la asignación de paternidad a través del programa Gimlet v1.3.3 (Valière 2002), que ejecuta una rutina de identificación genotípica con etiquetas multilocus. El programa permite estimar las tasas de error durante la genotipificación, reagrupar genotipos idénticos, identificar uno o varios genotipos comparándolos con referencias, determinar la filiación entre individuos (parentesco) y calcular la probabilidad de identidad para el conjunto de marcadores y cada genotipo. Una ventaja importante del programa es que admite información demográfica específica sobre los parentales (sexo, fecha de nacimiento o deceso), lo que hace más eficiente la rutina de identificación de padres putativos al excluir parejas de individuos del mismo sexo o individuos con fechas de deceso posteriores al nacimiento de un grupo de individuos problema.

Básicamente, estos programas comparan los genotipos multilocus y calculan un valor que puede ir desde 0 (no comparten alelos) hasta 1 (individuos idénticos). A mayor número de marcadores genéticos y mayor número de alelos en cada marcador, menor será la probabilidad de identidad. Los valores promedio del coeficiente de parentesco son de 1.0 para gemelos monocigóticos, de 0.5 para padres-hijos y hermanos completos, de 0.25 para medios hermanos, tíos y abuelos-nietos, de 0.125 para primos de primer orden, de 0.0625 para primos de segundo orden y de 0 para individuos sin parentesco.

Recapturas genéticas de las UMA en la población silvestre

Para considerar una recaptura genética entre la población silvestre y alguna de las UMA, el individuo debe de compartir la mitad de sus alelos tanto con la madre, como con el padre (coeficiente de parentesco = 0.5), pero adicionalmente debe portar el mismo linaje materno (haplotipo mitocondrial) que presente la madre putativa. No se podría considerar como recaptura un individuo si presenta un valor de 0.5 solo con uno de los parentales de la UMA, así como cuando presente valores de 0.5 con relación a dos parentales del mismo sexo o dos parentales de diferentes UMA.

Cada muestra analizada se integró a una hoja de cálculo en la que se asociaron sus datos morfométricos (talla y edad), sexo e identidad genética de cada individuo (linaje materno y un genotipo multilocus de alta resolución). En conjunto, estos datos se usaron para obtener una aproximación del año en que los individuos nacieron (cohorte generacional), el haplotipo materno que le dio origen y una estimación de su coeficiente de parentesco con relación al resto de los individuos muestreados.

Con los datos obtenidos se contrastó el número de recapturas genéticas identificadas para cada zona con respecto al total de organismos muestreados. La proporción de individuos provenientes de cautiverio con relación al total de individuos muestreados y el número de individuos de cada cohorte generacional debería ser reflejo de la abundancia y la distribución natural de la especie.

Tamaño absoluto de la población: Marcaje-Recaptura genética

El método de captura-marcaje-recaptura consiste en capturar individuos y marcarlos para, posteriormente, liberarlos y llevar cabo una segunda captura para contabilizar la proporción de individuos marcados o recapturados. Básicamente, el modelo considera que el número de individuos marcados (m_1) dentro de la segunda muestra (n_1) debe ser proporcional al número de individuos marcados en toda la población (n_0); esto es, $\check{N}/n_0 = n_1/m_1$ (Seber 2002).

Por lo tanto, el tamaño total de la población (\check{N}), que corresponde al momento en el que se incorporaron los individuos marcados a la población, se puede estimar dividiendo el número de individuos marcados por la proporción de individuos marcados en la segunda muestra (Besbeas et al. 2002). En principio, la segunda captura debe llevarse a cabo no mucho tiempo después de la liberación para evitar el sesgo causado por la mortalidad o la pérdida de las marcas. Además, la segunda muestra debe ser tomada al azar, bajo el supuesto de que los individuos marcados tengan la misma probabilidad de captura que los no marcados, lo que incluye que no exista mortalidad diferencial entre marcados y no marcados (Seber 2002).

El uso de un marcaje genético, en lugar de las marcas físicas (etiquetas, implantes, anillos o chips electrónicos), tiene la ventaja de que el marcaje es natural, no invasivo y permanente, por lo que no representa una desventaja para la supervivencia y la detectabilidad de los individuos marcados (Garrigue et al. 2004).

Para el caso de las liberaciones de totoaba, si se cuenta con el genotipo de todos los parentales de las UMA, la progenie que estos produzcan posee una marca genética que permite identificar los parentales que le dieron origen (coeficiente de parentesco). En este sentido, dado que todos los reproductores de las UMA fueron genotipificados, todos los alevines de totoaba producidos en cautiverio cuentan con un sistema de marcaje genético que permite su identificación.

Cuando al análisis de asignación de paternidad confirma que ambos padres de un individuo eran reproductores de una de las UMA, se le consideró como recaptura (m_1). Usando como base la edad estimada por el modelo de von Bertalanffy, se infirió la cohorte generacional de cada recaptura genética y, por tanto, el año correspondiente de su liberación. El número de individuos liberados por cada UMA, en un año específico, representó el número de individuos marcados genéticamente o primer muestreo (n_0) a, mientras que el segundo muestreo (n_1) correspondió al número total de muestras analizadas para la cohorte generacional de cada recaptura.

Tomando en cuenta las limitaciones asociadas al método de marcaje-captura-recaptura, principalmente asociadas con la homogeneidad en la probabilidad de recaptura (Baddi et al. 2012), se decidió usar al menos dos estimadores de captura-recaptura para estimar el tamaño de la población al momento de la liberación (\check{N}). Para ello se seleccionaron los estimadores de Chapman (1951) y de Bailey (1952), los cuales son insesgados con respecto a tamaño de muestra:

$$\check{N}_{\text{Chapman}} = \left[\frac{(n_0+1)(n_1+1)}{m_1+1} \right] - 1$$

$$\text{Var}(\check{N}_{\text{Chapman}}) = \frac{[(n_0+1)(n_1+1)(n_0-m_1)(n_1-m_1)]}{[(m_1+1)^2(m_1+2)]}$$

$$\check{N}_{\text{Bailey}} = \frac{n_0(n_1+1)}{m_1+1}$$

$$\text{Var}(\check{N}_{\text{Bailey}}) = \frac{[n_0^2(n_1+1)(n_1-m_1)]}{[(m_1+1)^2(m_1+2)]}$$

Proyección demográfica de la población: Tabla de vida y tamaño censal

Ya que el modelo de captura-recaptura estima el tamaño de la población correspondiente al momento del primer muestreo, entonces \check{N} se consideró representativa de la abundancia del grupo de individuos de entre 3 y 8 meses, que es la edad promedio a la que las UMA liberan los alevines de totoaba. Por lo tanto, fue necesario reconstruir la tabla de vida con base en la mejor información biológica disponible para la especie.

Utilizando el programa Crystall Ball v11.0 (ORACLE Technology) se realizó una simulación de Monte Carlo o de probabilidad múltiple para estimar los posibles tamaños total de la población silvestre de totoaba, así como su tendencia demográfica. Esta simulación predice un conjunto de posibles resultados con base en la distribución de probabilidades para cualquier variable que tenga una incertidumbre inherente, por lo que se incluyeron las distribuciones de frecuencia para la proporción de sexos, así como las tasas de mortalidad total y fecundidad promedio por grupo de edad. Las distribuciones de estos parámetros se construyeron usando como base los valores reportados específicamente para totoaba, tanto en cautiverio como para la población silvestre, pero también los de otras especies de sciánidos con historias de vida y metabolismos similares (Pauly 1980; Holt 1981; Green et al. 1985; Ross y Steven 1995; Cisneros-Mata et al. 1995, 1997; Porch 2000; Pedrín-Osuna et al. 2001; Lercari y Chávez 2007; Stewart y Scharf 2008; Hervás et al. 2010; Valdéz-Muñoz et al. 2010; True 2012; De Anda-Montañez 2013; Valenzuela-Quiñonez 2015; Bennetts et al. 2019; Giffard-Mena et al. 2020; Rodríguez-García et al. 2020). Los detalles sobre los parámetros y las distribuciones empleadas en la simulación se detallan en el **Anexo II**.

Tamaño efectivo de la población silvestre

La teoría coalescente propone que el número y frecuencia de las variantes genéticas presentes en una población son el resultado de las mutaciones que originaron de un ancestro común, las cuales se fueron acumulando o perdiendo en respuesta a cambios demográficos. Si se conoce la tasa en la que aparecen estas mutaciones, se puede estimar el tiempo necesario para explicar las diferencias entre la diversidad genética inicial y la que se observa actualmente en la población y, en consecuencia, el tamaño efectivo de la población (N_e). En este sentido, las poblaciones más grandes suelen conservar la variación genética por más tiempo, ya que se espera que estas se pierdan más lentamente cuando muchos individuos de la población las poseen (Kingman 1982).

La incertidumbre asociada a las estimaciones de la tasa de mutación (μ) es alta para la región control mitocondrial (1.5×10^{-8} a 1.5×10^{-5} cambios por sitio por generación), que exhibe valores particularmente muy variables en peces óseos (Ruzzante et al., 2008; Valenzuela-Quiñonez et al., 2016; Allio et al., 2017). Además, existe evidencia de que las estimaciones de este parámetro muestran una dependencia temporal que genera valores mayores mientras menor sea el tiempo de coalescencia de los linajes mitocondriales (Burridge et al., 2008).

En constaste, μ es relativamente estable para el caso de los microsatélites, con un valor promedio de 5.0×10^{-4} cambios por locus por generación (Ellegren, 2000; Garza and Williamson, 2001; Selkoe and Toonen, 2006). Este valor es muy cercano al que se ha reportado para el caso específico de totoaba (5.4×10^{-4} ; Valenzuela-Quiñonez et al. 2014).

Para estimar N_e se usó el programa DIYABC Ver 2.1.0 (Cornuet et al., 2014), el cual permite hacer inferencias sobre la historia demográfica de una población a través de métodos de cálculo bayesiano aproximado (ABC). Este programa simula distintos escenarios de cambio histórico en el tamaño efectivo poblacional con base en algoritmos coalescentes, lo que permite contrastarlos simultáneamente y cuantificar su sustento relativo (Cornuet et al., 2010).

Se probaron escenarios contrastantes, representados por razones $N_e \text{ actual} : N_e \text{ ancestral}$ de distintas magnitudes asociadas con eventos de expansión o reducción poblacional, así como de estabilidad demográfica. Los detalles de la elección de los modelos históricos y los intervalos de las distribuciones de los parámetros que se consideraron se detallan en el **Anexo III**.

Dicha simulación consistió en 500 millones de conjuntos de datos para cada escenario, evaluando y contrastando los valores observados para el número de haplotipos, el número de sitios segregantes y la D de Tajima con los de cada simulación.

RESULTADOS

Muestreo: Integración de la base de datos 1995-2018 y 2019-2022

Los datos que se obtuvieron en el presente estudio, correspondiente al periodo 2019-2022, se integraron a una serie de bases de datos que incluyen información de los individuos reproductores de dos de las UMA de reproducción y crianza de totoaba (CREMES-IAES y EOF); ejemplares recolectados con el apoyo de los equipos de campo integrados por pescadores ribereños; aseguramientos de tráfico ilegal de vida silvestre obtenidas con la colaboración de autoridades mexicanas y norteamericanas; así como de algunos muestreos de oportunidad en restos o despojos de la captura ilegal varados en playa o localizados en tiraderos de basura.

Los equipos de apoyo en campo realizaron en promedio 15 viajes de pesca efectivos por mes entre mediados de noviembre de 2020 y mediados de abril 2021; un total de 88 viajes (369 horas) en San Felipe, Baja California; 63 viajes (258 horas) en Bahía Kino, Sonora; y 74 (271 horas) en Mulegé (Baja California Sur). Además, se lograron obtener muestras de la captura incidental en el Golfo de Santa Clara gracias a la colaboración de algunos miembros de la comunidad pesquera. Es importante señalar que, a pesar de que los equipos de campo realizaron un mayor número de viajes al que se reporta, se consideraron como esfuerzo de captura solo los días (horas) de pesca efectiva en los que las condiciones ambientales permitieron la navegación y la pesca. En conjunto los equipos de campo pudieron recuperar 96 individuos capturados de forma incidental en sus artes de pesca.

Adicionalmente, el personal de apoyo en campo realizó algunos muestreos de oportunidad durante recorridos en las playas de San Felipe, B.C. y el Golfo de Santa Clara, Son. El apoyo de algunos miembros de las comunidades pesqueras, así como de equipos de colaboradores que trabajan en el área e inspectores de campo de algunas instancias de gobierno, permitió obtener información y muestras de 148 individuos abandonados en playa, producto de la captura ilegal de la especie.

Para este mismo periodo, y a pesar de que se reportaron extraoficialmente aseguramientos de 26,339 vejigas natatorias de totoaba por parte de las autoridades de México, Estados Unidos y China, nuestro grupo de trabajo logró gestionar el acceso a los registros de datos morfométricos de tan solo de algunas vejigas natatorias (~ 5.9%) y la toma de algunas muestras para análisis genéticos (~ 3.8%).

En la **Tabla III** se detalla la información sobre la base de datos para el periodo 2019-2022, la cual incluyó 2,970 registros que corresponden a 1,490 muestras de tejido y datos morfométricos para 1,822 individuos.

Tabla III. Número de ejemplares, partes o derivados de totoaba registrados en la base de datos para el periodo 2019-2022. Entre paréntesis se indica el número de muestras de tejido para análisis genéticos en los casos en los que no fue posible muestrear el total de los aseguramientos.

2019 - 2022						
Fuente*	UMA	Aseguramientos	Pesca Deportiva	Pesca Incidental	Colecta Científica	Despojos de captura ilegal
UBP-UABC	45					
CREMES-IAES	100					
EOF	94					
FGR		1,425 (886)				
GN		196 (0)				
SEMAR						49 (42)
US-NFWS		134				
PROFEPA						3
UABC-FCM					1	
Aduana Internacional		721 (0)				
UABC-FC						
AO				14		3
UABC-CONABIO						
San Felipe, B.C.				44		61
Bahía Kino, Son				16		
Santa Clara, Son				22		32
Mulegé, B.C.S.			3			
Loreto, B.C.S.			1			
La Paz, B.C.S.			5			
	239	2,476 (1,020)	9	96	1	148 (141)

*UABC: Unidad de Biotecnología en Piscicultura de la Universidad Autónoma de Baja California, CREMES: Centro Reproductor de Especies Marinas del Estado de Sonora, EOF: Earth Ocean Farms, FGR: Fiscalía General de la República, SEMAR: Secretaría de Marina, US-NFWS: National Fish and Wildlife Service, PROFEPA: Procuraduría Federal de Protección al Ambiente, UABC-FCM: Facultad de Ciencias Marinas, UABC-FC: Facultad de Ciencias, AO: Acuario Oceánico.

Adicionalmente, con la finalidad de aumentar el tamaño de muestra y la resolución de los análisis, se incluyeron los registros morfométricos y muestras de la UBP-UABC del periodo 1995-2018. La **Tabla IV** detalla el número y tipo de muestras correspondientes a este periodo, para el que se cuenta con 3,398 registros asociados a 2,598 muestras de tejido y datos morfométricos de 3,070 individuos.

Tabla IV. Número de ejemplares, partes o derivados de totoaba registrados en la base de datos para el periodo 1995-2018. Entre paréntesis se indica el número de muestras de tejido para análisis genéticos en los casos en los que no fue posible muestrear el total de los aseguramientos.

1995 - 2018						
Fuente	UMA	Aseguramientos	Pesca Deportiva	Pesca Incidental	Colecta Científica	Despojos de captura ilegal
UBP-UABC	110 (108)			16	11	
CREMES-IAES						
EOF						
FGR		2,386 (1,603)				
GN						
SEMAR		4				
US-NFWS		515			3	
UABC-FCM					56 (52)	2
UABC-FC					11	
PROFEPA		202				69
CONANP						2
CRIP -Guaymas					9	
INAPESCA						2
	110 (108)	3,107 (2,324)	0	16	79 (75)	75

*UABC: Unidad de Biotecnología en Piscicultura de la Universidad Autónoma de Baja California, CREMES: Centro Reproductor de Especies Marinas del Estado de Sonora, EOF: Earth Ocean Farms, FGR: Fiscalía General de la República, SEMAR: Secretaría de Marina, US-NFWS: National Fish and Wildlife Service, PROFEPA: Procuraduría Federal de Protección al Ambiente, CONANP: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, UABC-FCM: Facultad de Ciencias Marinas, UABC-FC: Facultad de Ciencias, AO: Acuario Oceánico, INAPESCA: Instituto Nacional de la Pesca.

En total, el presente estudio integró la información de 6,368 registros, correspondientes a 4,088 muestras de tejido y los datos morfométricos de 4,892 ejemplares. Las bases de datos con la información detallada de cada registro (aseguramientos tráfico ilegal, morfometría de vejigas o ejemplares, muestras de tejido y otros datos relevantes), todas en formato Microsoft Excel, estarán disponible como parte del material suplementario del presente Informe Final de Proyecto – CONABIO RE006.

Análisis morfométrico: Estructura de tallas de la población

Aunque se logró integrar información morfométrica para un total de 4,892 individuos, la naturaleza del muestreo conlleva a que sean muy pocos los organismos que cuenten con un registro completo (longitud total, longitud de la vejiga, peso total, peso de la vejiga, sexo y lectura de otolitos). Lo anterior es reflejo de que la mayoría de los datos se obtuvieron de forma indirecta, con base en la longitud de las vejigas natatorias frescas o secas.

En la **Figura 4** se representa la distribución de frecuencias de la longitud de las vejigas natatorias obtenidas de los aseguramientos de capturas ilegales, a partir de las cuales se calcularon la longitud promedio y la desviación estándar (D.E.). La longitud promedio de 2,763 vejigas natatorias secas analizadas fue de 26.4 cm (D.E.= 7.3), mientras que para las 1,807 vejigas frescas el promedio fue de 41.1 cm (D.E.= 7.2).

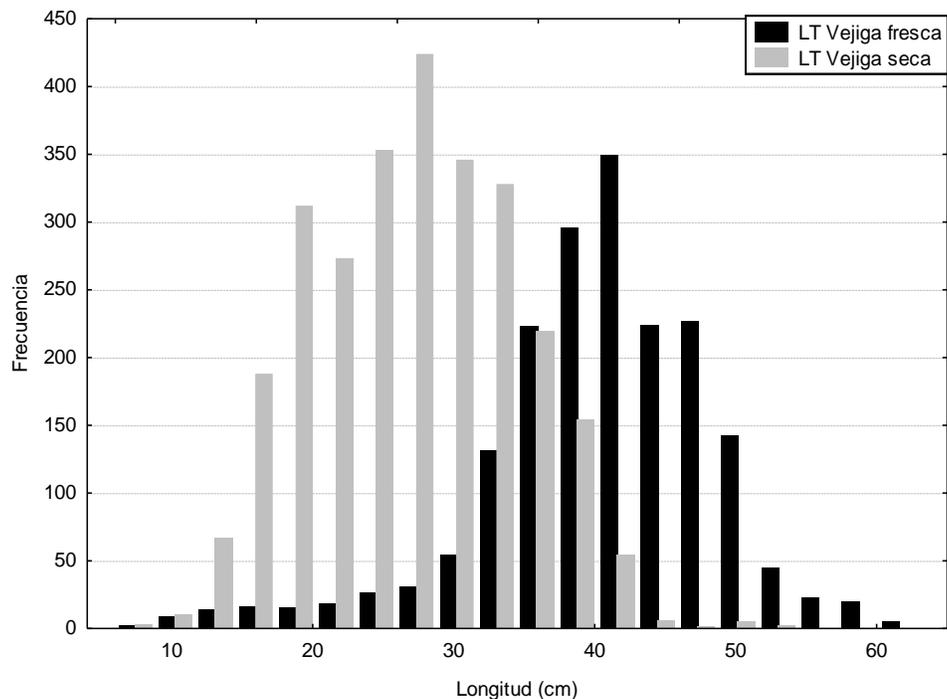


Figura 4. Distribución de frecuencia para la longitud de las vejigas natatorias en estado seco (barras grises) o en estado fresco (barras negras) obtenidas de los aseguramientos de la captura ilegal de totoaba para el periodo 1995-2022.

La longitud total promedio ($LT_{prom.}$) de los ejemplares completos que se obtuvieron de la pesca incidental o de despojos en playa ($n=189$; $LT_{prom.}= 1,045.6$ mm; D.E.= 434.1), fue similar a la que se estimó de forma indirecta a partir de los datos morfométricos de las vejigas natatorias aseguradas ($n= 4,570$; $LT_{prom.}= 1,113.7$ mm; D.E.= 269.7).

Finalmente, como puede apreciarse en la **Figura 5**, al integrar todos los registros de longitud total, la distribución de frecuencias fue relativamente continua y unimodal, con una talla promedio muy parecida a las estimadas con anterioridad ($n=4,892$; $LT_{prom.} = 1,112.5$ mm; D.E.= 283.0).

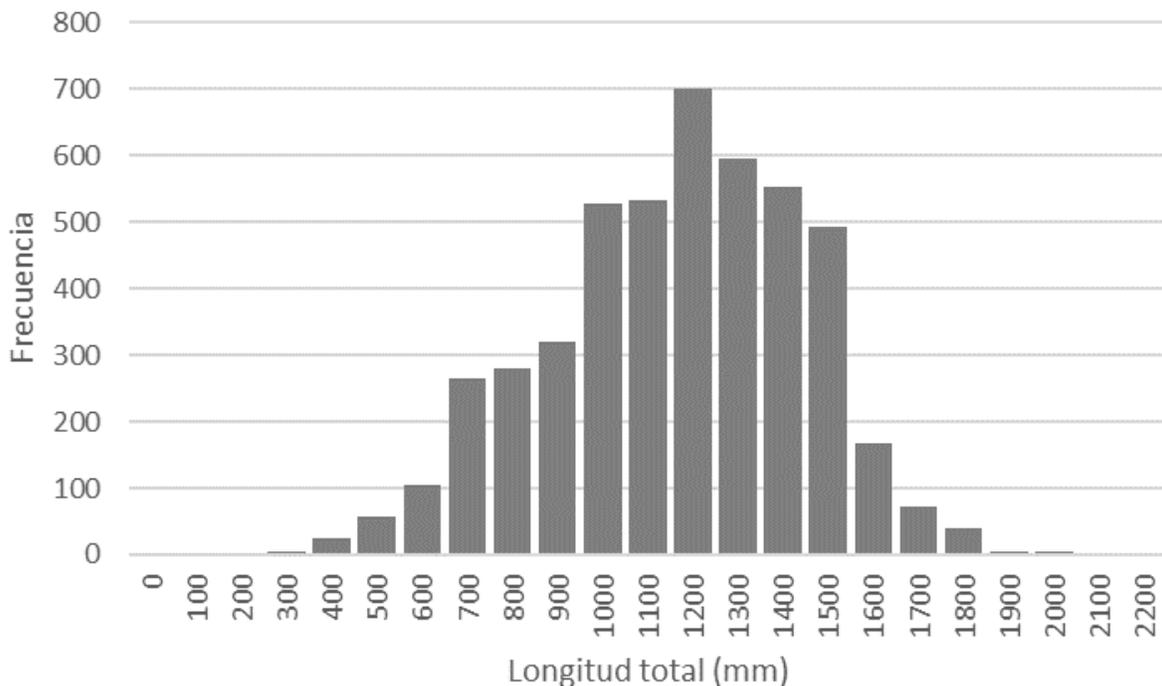


Figura 5. Distribución de tallas de los ejemplares de totoaba analizados para el periodo 1995-2022 ($n=4,892$).

La **Figura 6** representa la estructura de tallas (mm) observadas en la población silvestre de totoaba, a lo largo del periodo 2013-2021. Como lo muestra esta figura, la distribución de frecuencias dentro de cada temporada es relativamente continua y la talla promedio varió ligeramente entre años, pero sin una tendencia hacia la reducción.

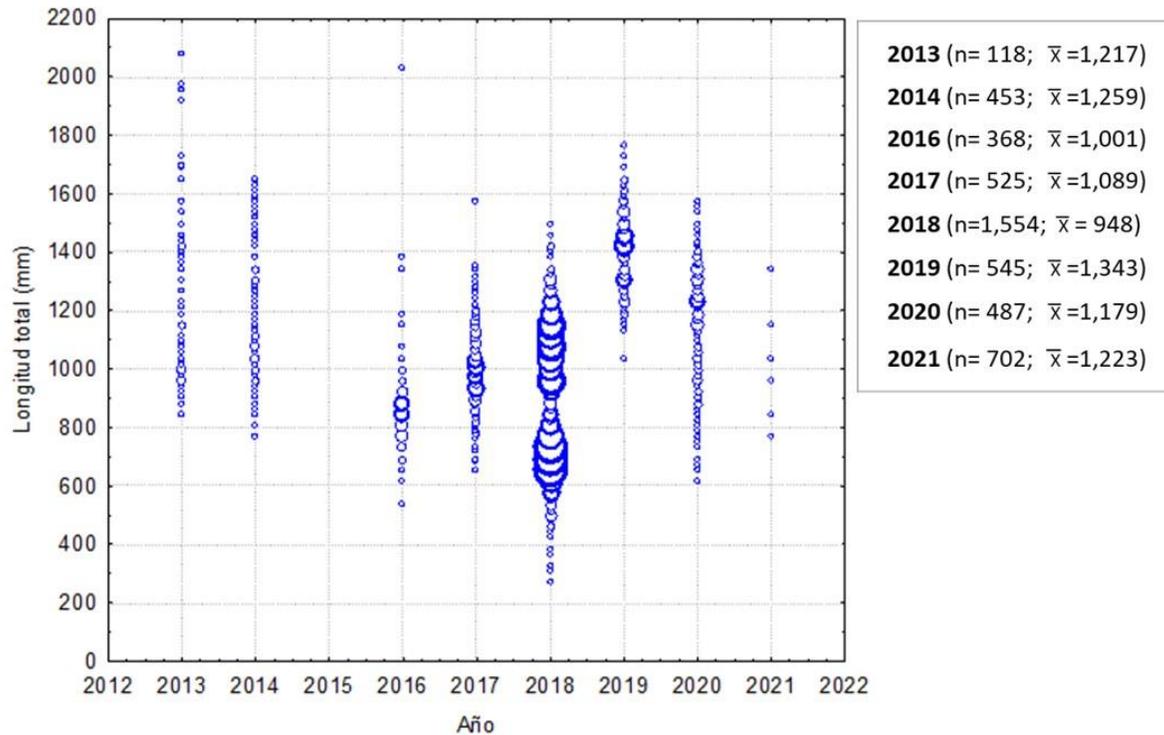


Figura 6. Estructura de tallas (longitud total) estimadas con base en las medidas de las vejigas analizadas (periodo 2013-2021). El tamaño del círculo indica la frecuencia relativa de las tallas. Los años que no están representados no se incluyeron debido a que contaban tamaños de muestra muy pequeños.

Análisis morfométrico: Estructura de edades de la población

Estimación de edad con base en los otolitos

A partir de las capturas incidentales, aseguramientos y despojos de la captura ilegal, así como de las muestras de referencia de la UBP-UABC, se lograron recuperar otolitos sagitales de 163 especímenes de totoaba. No obstante, solo fue posible procesar y realizar la lectura de anillos de crecimiento en 135 (82%).

El conteo de bandas anuales en todos los otolitos evidenció la ocurrencia de individuos de entre 0.5 y 24 años (**Figura 7**), con un promedio de 5.4 años ($n=135$; D.E.=5.4). Particularmente, el grupo de muestras correspondiente a la pesca incidental tuvo un promedio de 1.8 años ($n= 68$; D.E.= 1.2), el cual contrastó con el promedio de 9.9 años para los de la captura ilegal ($n= 53$; D.E.= 5.3).

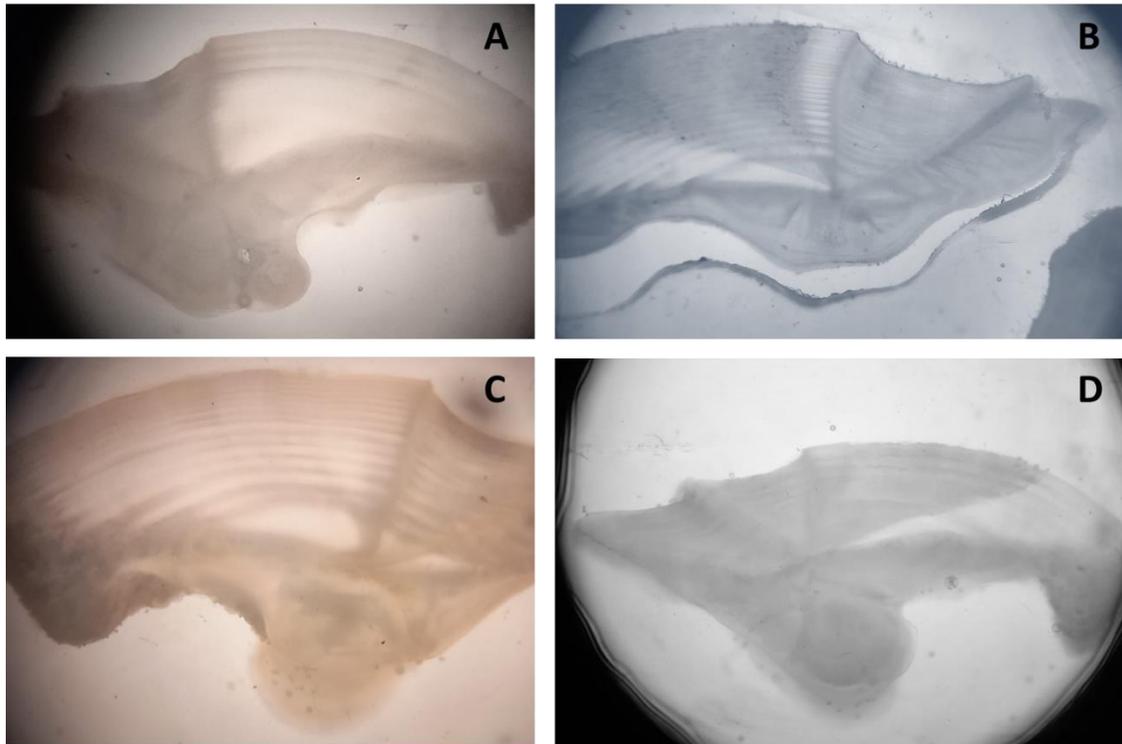


Figura 7. Registros fotográficos de las preparaciones de otolitos incluidos en resina y observados al estereoscopio para realizar el conteo de los anillos de crecimiento. Se muestran individuos de 3 años (A), 24 años (B), 14 años (C) y 5 años (D).

Al contrastar la longitud total observada en los individuos analizados (lectura de otolitos), con la estimada a través de la relación peso total del otolito (PO) – longitud total (LT) descrita por Román-Rodríguez y Hammann (1997), se evidenció una diferencia considerable por grupo de edad (**Figura 8**).

Por otro lado, la determinación de edad en un grupo de muestras de referencia, que incluyó biometrías de 11 individuos con edades mínimas conocidas (decesos en los lotes parentales de la UMA de la UABC), mostró un sesgo considerable al estimar edades promedio de 5.3 años cuando el promedio de edad conocida es de 6.83 años; una diferencia de 1.53 años. Con base en estas observaciones, se tomó la decisión de estimar la edad usando los parámetros asociados a una longitud infinita de 1,880 mm.

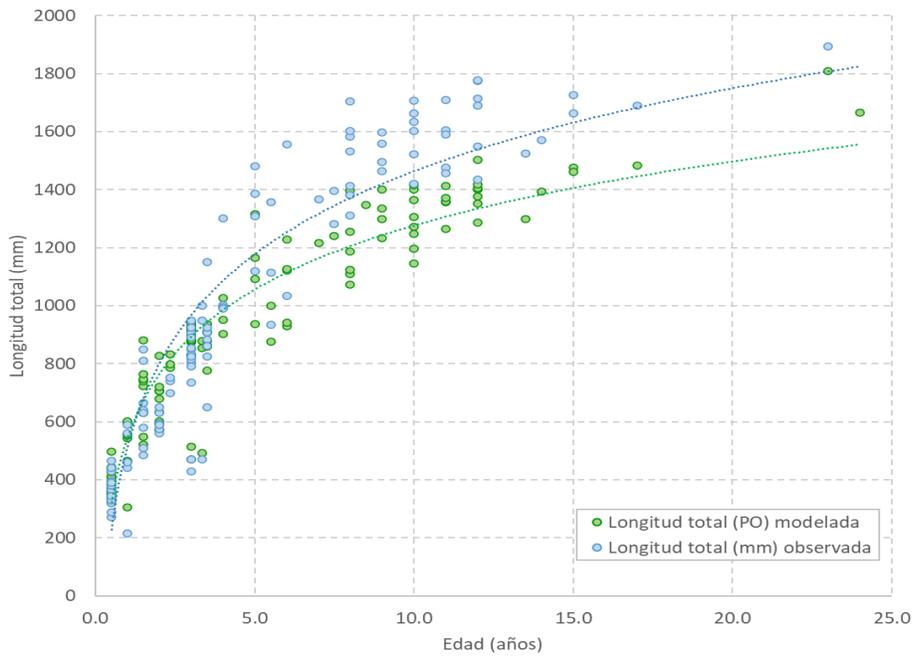


Figura 8. Estimación de edad con parámetros asociados a longitud infinita de 1,880 mm. Los círculos verdes representan la longitud total modelada, los círculos azules muestran la longitud total observada en milímetros.

Estimación de edad con base en la longitud total

Para estimar la edad de los individuos usando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy, se contrastaron las curvas de crecimiento empleando los parámetros reportados previamente en la literatura y los estimados a partir de los datos obtenidos en este estudio. Como puede apreciarse en la **Figura 9**, existe una considerable variación en el comportamiento de los modelos, lo que introduce incertidumbre en las estimaciones de la edad a partir de los registros de la longitud total de los individuos.

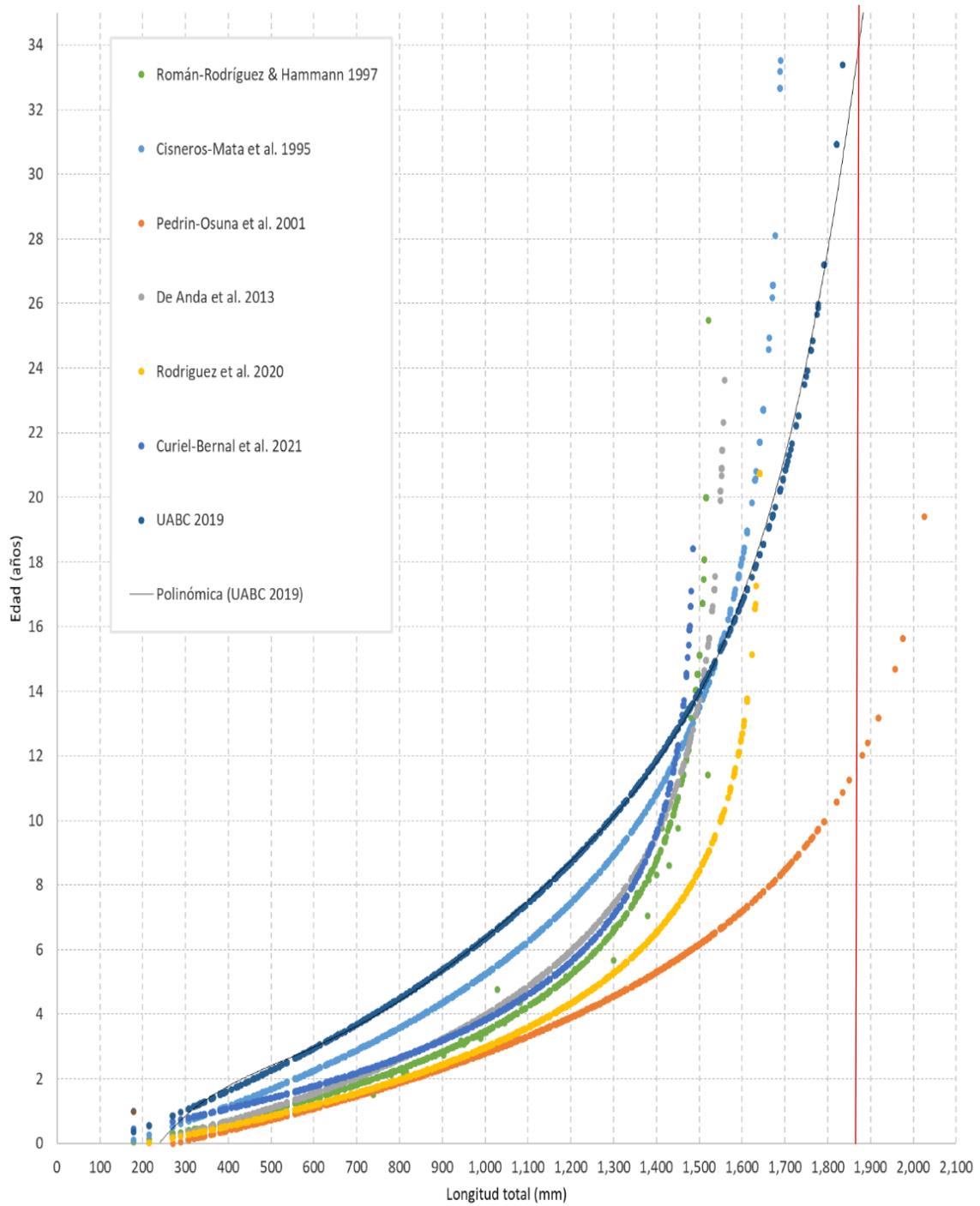


Figura 9. Estimación de edad utilizando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy con base en los parámetros reportados en estudios previos y los empleados en este trabajo (puntos en azul oscuro correspondientes a la leyenda “UABC 2019”). La línea vertical de color rojo representa la longitud asintótica del modelo empleado para estimar la edad a partir de la longitud total.

La edad de los individuos se empleó para estimar la fecha aproximada de nacimiento, sustrayendo la edad a la fecha de muestreo. Este dato, al que denominaremos cohorte generacional, es sumamente importante en el proceso de búsqueda y confirmación de las recapturas genéticas, y es la base para evaluar el programa de suplementación a la población silvestre. Pese a que la edad pudiera estar siendo sobreestimada por el modelo empleado, en las **Figuras 10 y 11** puede observarse que la distribución de clases de edad para el total de muestras y para cada cohorte generacional no presentan huecos o grupos de edades faltantes.

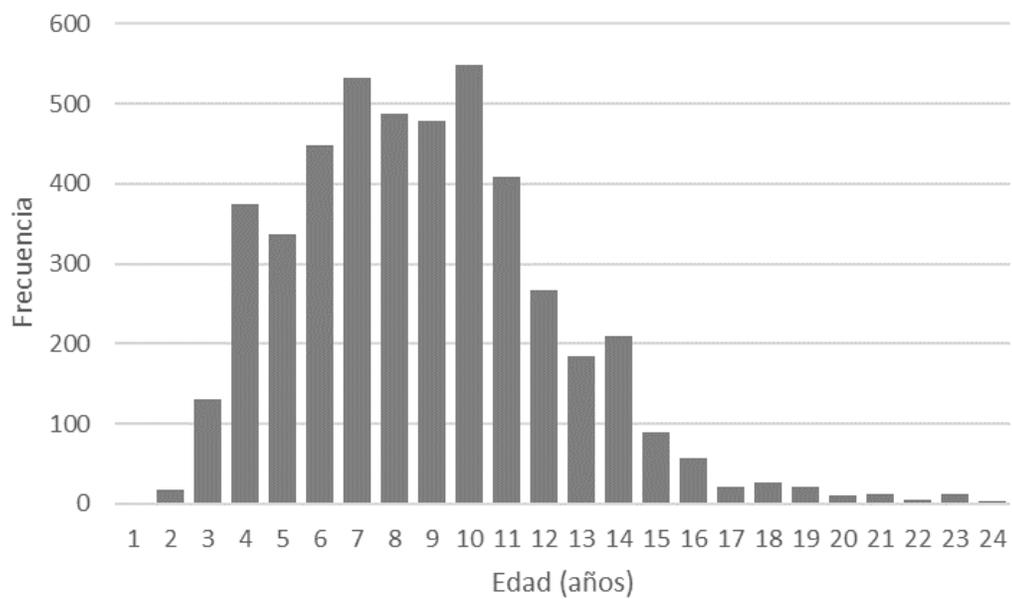


Figura 10. Distribución de frecuencias de la edad estimada para cada cohorte generacional. Cada barra representa la proporción de individuos de una edad en particular a lo largo del periodo 1995-2022.

La mayoría de los individuos analizados exhibieron edades de entre 3 y 16 años, pero el promedio de edad fue de 8.3 años ($n= 4,733$; D.E.= 3.6). Aunque la edad máxima estimada por el modelo fue de 37 años, los individuos con edades mayores a 24 años fueron poco frecuentes; tan solo el 0.16% de los individuos presentaron tallas de entre 1,881 y 2,076 mm para las que el modelo no permitió estimar la edad.

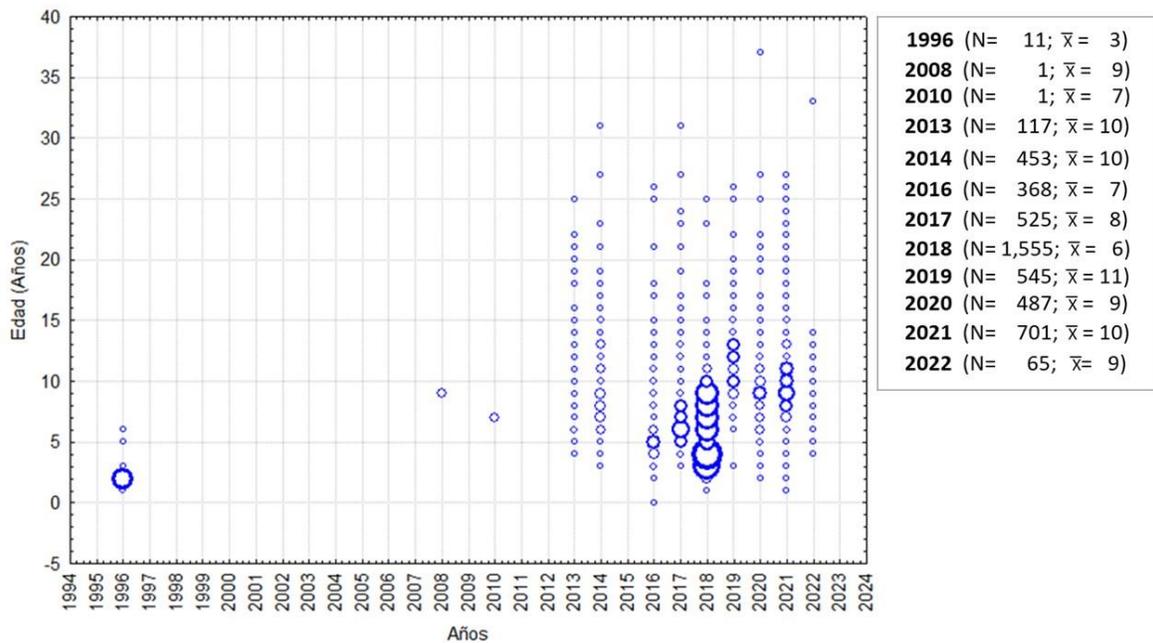


Figura 11. Distribución de frecuencia de las edades de los individuos de cada cohorte generacional. El tamaño del círculo indica la frecuencia relativa de los grupos de edad.

Diversidad y diferenciación genética en la población silvestre y UMAs

Diversidad y diferencia genética a nivel del ADN mitocondrial: Haplotipos

En total se procesaron 4,088 muestras de tejido para extraer el ADN; 349 de las UMA y 3,739 que corresponden a individuos de la población silvestre (ver **Tablas III y IV**). Algunas muestras, particularmente las que correspondieron a despojos de la captura ilegal, presentaron niveles considerables de degradación y no pudieron ser amplificadas (1.2%). Se obtuvieron secuencias mitocondriales de excelente calidad y con longitudes de al menos 322 pares de bases en 4,040 de las muestras, las cuales permitieron identificar 90 sitios variables y definir 272 haplotipos mitocondriales o linajes maternos de totoaba.

La reconstrucción de red de mínima expansión de los haplotipos mitocondriales evidenció una topología radiada caracterizada por la presencia de un haplotipo central, ligeramente dominante, y ramificaciones múltiples hacia haplotipos de menor frecuencia (**Figura 12**). La diversidad haplotípica global resultó muy alta ($H= 0.9585$; D.E.= 0.0018) y los valores de diversidad nucleotídica moderadamente bajos ($\pi_n= 0.0125$; D.E.= 0.0069).



Figura 12. Reconstrucción de red de mínima expansión de los 272 haplotipos de la región control mitocondrial identificados en el conjunto de muestras de totoaba analizadas entre 1995 y 2022 ($n=3,854$). Las dimensiones de los círculos son proporcionales a la frecuencia relativa de cada haplotipo. La red se reconstruyó en el programa PopART. El haplotipo central, representado por el círculo de mayor tamaño, corresponde al 15.13% de la población.

La tasa de encuentro de haplotipos nuevos se evaluó a través de una curva de rarefacción (**Figura 13**) que aparentemente está próxima a la asíntota, por lo que puede considerarse que el tamaño de muestra empleado es representativo de la identidad genética de la población silvestre de Totoaba.

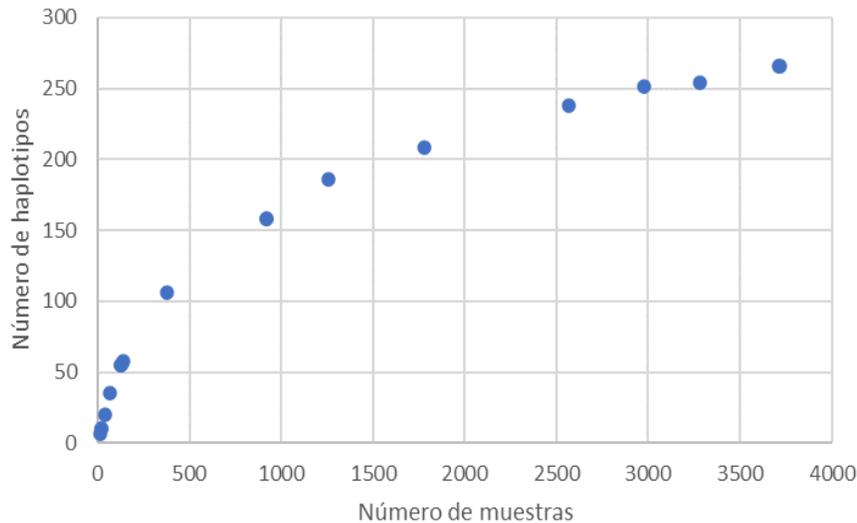


Figura 13. Tasa de encuentro de haplotipos nuevos en relación con el número de muestras obtenidas desde 1995 hasta 2022.

A la fecha se han registrado un total de 49 haplotipos en las UMA de totoaba (**Tabla V**), lo que contrasta con el número de haplotipos que se han observado en la población silvestre ($n= 271$). Todos los linajes maternos, excepto uno que se ha registrado exclusivamente en EOF, se encuentran representados en la población silvestre. Sin embargo, tomando en cuenta los niveles tan altos de diversidad genética en la especie, la representatividad de estas variantes en las UMA fue tan solo del 18% de la que se encuentra en la población silvestre.

Tabla V. Representatividad de la diversidad genética mitocondrial de totoaba en las UMA con respecto a la presente en la población silvestre.

	Haplotipos	Diversidad génica y nucleotídica	Representatividad
UBP-UABC 1995-2019*	36	H= 0.91; π_n = 0.097	13.28%
UBP-UABC 2019-2022	12	H= 0.81; π_n = 0.088	4.43%
CREMES	14	H= 0.77; π_n = 0.093	5.17%
EOF	24	H= 0.92; π_n = 0.101	8.86%
Todas las UMAS	49	H= 0.93; π_n = 0.007	18.08%
Población silvestre	271	H= 0.95; π_n = 0.125	
Total	272	H= 0.95; π_n = 0.124	

* Aunque la UBP-UABC ha mantenido reproductores en cautiverio desde 1994 varios de estos organismos han muerto desde entonces. Sin embargo, muchos de ellos participaron en eventos reproductivos de los que se obtuvieron alevines para las liberaciones experimentales a la población silvestre.

El análisis de diferenciación genética indicó que, a pesar de que las UMA resultaron significativamente distintas entre ellas en su composición haplotípica (F_{ST} = 0.1945; p = 0.000), no mostraron diferencias con respecto a la población silvestre (F_{ST} = 0.0014; p = 0.7521). Esto se debe a que, a pesar de que algunos de los haplotipos son muy comunes y estuvieron representados en todos los lotes de reproductores en cautiverio, cada una de las UMA presentó también haplotipos exclusivos. La UBP-UABC comparte 8 haplotipos con IAES-CREMES y 15 con EOF, mientras que IAES-CREMES y EOF comparten 6 haplotipos entre ellas.

Diversidad y diferencia genética a nivel del ADN nuclear: Microsatélites

En la **Tabla VI** se muestran los estadísticos descriptivos del panel de marcadores con los que se llevó a cabo la genotipificación. Tomando como referencia 1,000 individuos silvestres, seleccionados de forma aleatoria de entre aquellos con genotipos multilocus completos (24 de 24 marcadores), se evidenció que el número total de alelos observados en los grupos de reproductores de las UMA fue menor en todos los casos. Sin embargo, cada UMA presentó al menos el 50% de las variantes alélicas que hasta ahora se han observado en la población silvestre.

Tabla VI. Estadísticas descriptivas de los marcadores microsatélites (STR) empleados para la genotipificación multilocus automatizada.

Locus ^a	Número de alelos				Intervalo alélico
	UBP ^b (n= 84)	CREMES (n= 95)	EOF (n= 94)	Población Silvestre ^c (n= 1,000)	
Sc002 ^{NOM}	8	7	6	8	255-273
Sc003 ^{NOM}	12	12	11	16	165-207
Sc003t	4	4	3	5	153-161
Sc004 ^{NOM}	13	9	9	16	142-172
Sc005 ^{NOM}	4	4	4	4	148-156
Sc006 ^{NOM}	14	13	13	23	127-183
Sc012 ^{NOM}	8	8	10	13	148-174
Sc013 ^{NOM}	13	11	11	15	176-204
Sc014 ^{NOM}	5	4	6	7	140-152
Sc018 ^{NOM}	10	10	8	13	280-308
Sc025 ^{NOM}	14	15	14	18	142-174
Sc044 ^{NOM}	10	8	9	11	190-216
Sc051 ^{NOM}	20	18	19	30	111-175
Sc055 ^{NOM}	12	13	10	14	153-180
Sc056	9	7	6	12	178-206
Sc074 ^{NOM}	22	21	26	34	107-177
Sc403 ^{NOM}	ND	ND	ND	ND	Intensidad baja
Sc418 ^{NOM}	15	18	10	22	254-300
Sc423	7	9	7	9	179-197
Sc430 ^{NOM}	ND	ND	ND	ND	Artefactos
Sc443 ^{NOM}	4	4	4	4	189-201
Sc507 ^{NOM}	19	18	19	30	156-328
Sc554 ^{NOM}	22	22	23	33	188-288
Sc573 ^{NOM}	ND	ND	ND	ND	Artefactos
Sc609 ^{NOM}	9	8	10	14	255-269
Sc826 ^{NOM}	7	7	7	9	150-186
Sc973 ^{NOM}	3	3	2	5	182-194
	264 (70%)	188 (50%)	257 (68%)	375 (100%)	

^a El color del locus hace referencia al tipo de fluorocromo acoplado al cebador. Se emplearon cebadores de Applied Biosystems TM (VIC, NED, FAM y PET) y un marcador genérico (HEX). Los marcadores que conforman la NOM-169-SEMARNAT-2018 se señalan como NOM y los que presentaron problemas y fueron reemplazados como NOM.

^b La UBP-UABC ha mantenido reproductores en cautiverio desde 1994, pero algunos de los organismos han muerto desde entonces. Sin embargo, se contabiliza su diversidad total ya que en su momento participaron en eventos reproductivos de los que se obtuvieron alevines para las liberaciones experimentales a la población silvestre.

^c Las muestras silvestres empleadas para evaluar la representatividad de la diversidad genética corresponden a individuos genotipificados anteriormente con el panel completo de marcadores (2013-2018).

Debido que tres de los marcadores que especifica la NOM-SEMARNAT-169-2018 presentaron problemas de reproducibilidad, principalmente asociados a inconsistencias, eficiencia baja en la amplificación o amplificaciones inespecíficas (artefactos de PCR), se decidió reemplazarlos con otros de los microsatélites reportados para sciánidos (ver **Tabla VI, Anexo I**).

La curva de rarefacción para el conjunto de 24 marcadores, así como para un panel reducido con 6 de los marcadores presentó un comportamiento asintótico a partir de un tamaño de muestra de 800 individuos (**Figura 14**). La tasa de encuentro de alelos nuevos, después de haber analizado más de 1000 muestras, exhibió un comportamiento asintótico, por lo que puede considerarse que una muestra de esa magnitud fue adecuada para evaluar la representatividad de la diversidad genética dentro de las UMA.

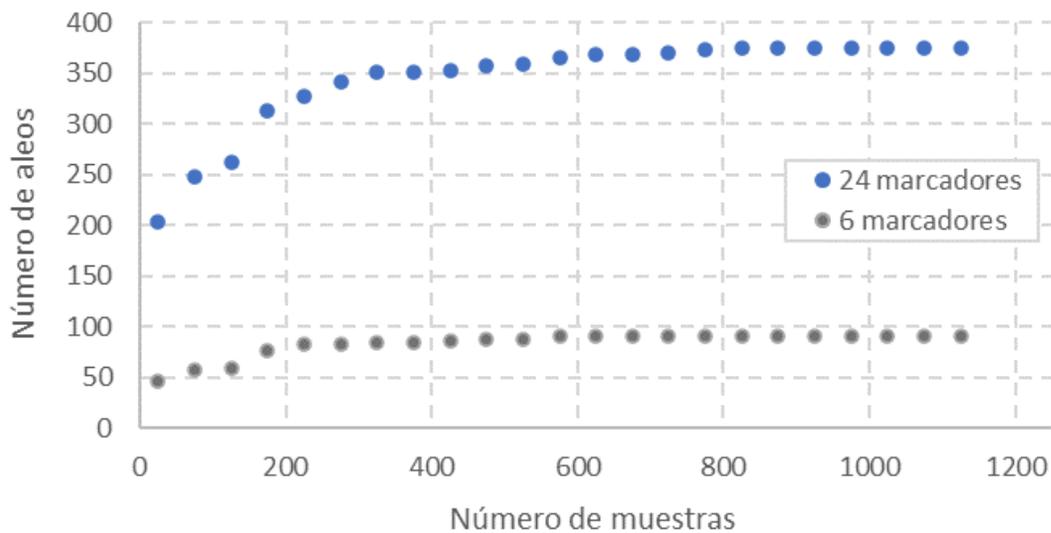


Figura 14. Representatividad de alelos con el panel completo de 24 microsatélites y para el panel reducido de seis microsatélites empleado para las evaluaciones preliminares de asignación parental y búsqueda de recapturas genéticas (loci más informativos: Sc002-Sc013-Sc018-Sc051-Sc609-SC826)

Aunque para estudios a nivel poblacional es común excluir de los análisis aquellas muestras cuyo genotipo contenga al menos 50% de los marcadores empleados, esto dependerá en gran medida del poder informativo del conjunto de marcadores.

Para este estudio en particular, el objetivo más importante fue evaluar al mayor número posible de individuos silvestres para identificar si alguno de ellos corresponde a alguna de las liberaciones realizadas por las UMA. Por ello, y con base en el conocimiento previo sobre los niveles de diversidad mitocondrial de la población silvestre de totoaba, se decidió usar una estrategia distinta que permitió hacer una búsqueda exhaustiva entre los individuos que realmente pudieran corresponder a progenie producida en cautiverio y liberada por las UMA, pero de forma más eficiente y a menor costo.

En primera instancia, se seleccionaron solamente las muestras con correspondencia a los linajes maternos registrados en las UMA. Si bien podría haberse omitido también la búsqueda de recapturas putativas entre las muestras con haplotipos mitocondriales presentes solo en los lotes de machos reproductores, no se contaba con información sobre el sexo de todos los reproductores activos en las UMA. En segundo lugar, el conjunto de muestras seleccionadas fue genotipificado solo con un panel reducido de seis microsatélites, el cual contiene algunos de los loci más informativos (Sc002-Sc013-Sc018-Sc051-Sc609-SC826; ver **Tabla VI, Anexo I**).

A pesar de que en algunas muestras no se obtuvo suficiente ADN o la calidad de éste se encontraba comprometida (7%), en todas las cohortes generacionales se logró analizar entre el 90% y 95% de la progenie putativa de los reproductores de las UMA.

Se genotipificaron 1,077 muestras para el periodo 2019-2022, las cuales resultaron en 1,030 genotipos de buena calidad para el panel reducido de seis microsatélites. Con la incorporación de 1,322 muestras previamente analizadas por la UBP-UABC, se logró integrar a la base de datos el genotipo de 304 reproductores de las UMA y 2,185 individuos de la población silvestre (1995-2022).

La **Figura 15** muestra un comparativo entre el total de muestras de ADN obtenidas y el número de muestras seleccionadas para la genotipificación para el periodo 1995-2022. De un total de 3,709 muestras de ADN, aquellas con haplotipos representados en cautiverio resultaron ser 2,337 y solo en 1,711 de ellas se obtuvieron genotipos con la calidad suficiente para los análisis de asignación parental. Como puede apreciarse en esta figura, aunque no fue posible obtener genotipos de calidad de todas las muestras, al menos un 75%-80% de las recapturas putativas de cada cohorte generacional fue comparado.

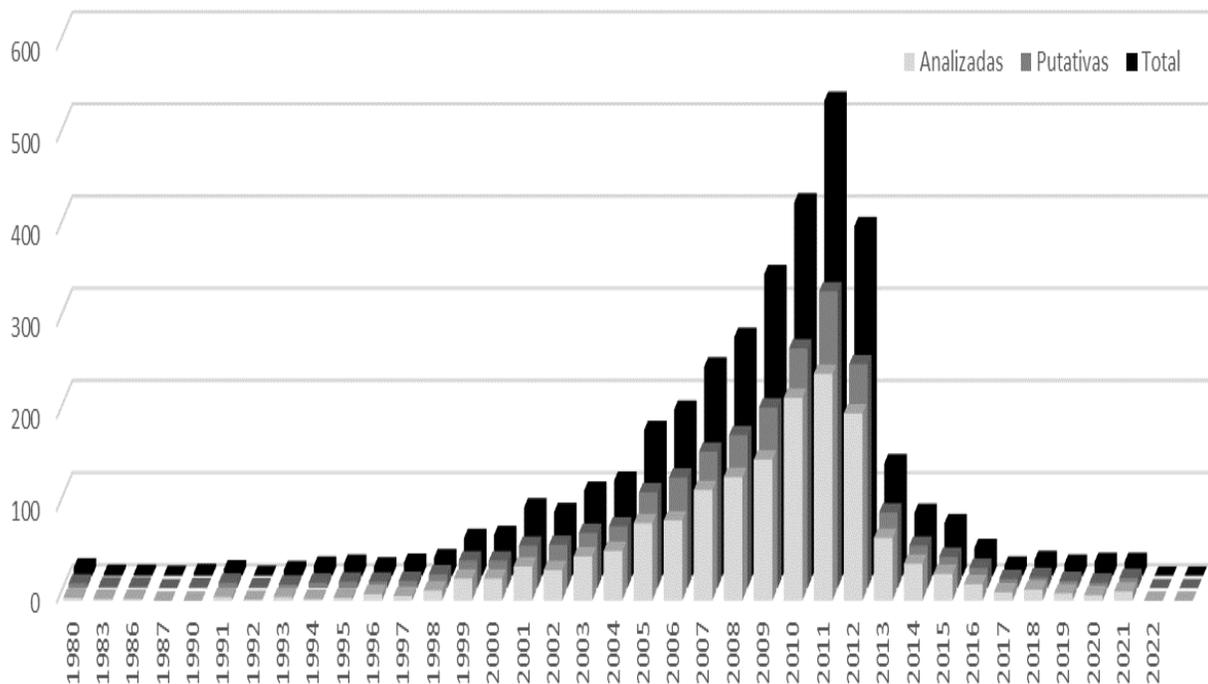


Figura 15. Proporción de muestras analizadas (barras grises claro) con respecto al total obtenidas por año (barras negras). La progenie putativa de los reproductores de las UMA se muestra en las barras grises oscuras.

Para evaluar el distanciamiento genético a nivel nuclear entre los grupos de reproductores de las UMA y una muestra representativa de individuos de la población silvestre, se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP) usando como base los genotipos multilocus del panel reducido de 6 marcadores microsatélites.

Como puede observarse en la **Figura 16**, el grupo principal y central de muestras de la población silvestre incluye a los reproductores de las tres UMA, pero los lotes de reproductores de primera generación (F1) muestran indicios de diferenciación genética al ubicarse hacia la periferia y en direcciones opuestas.

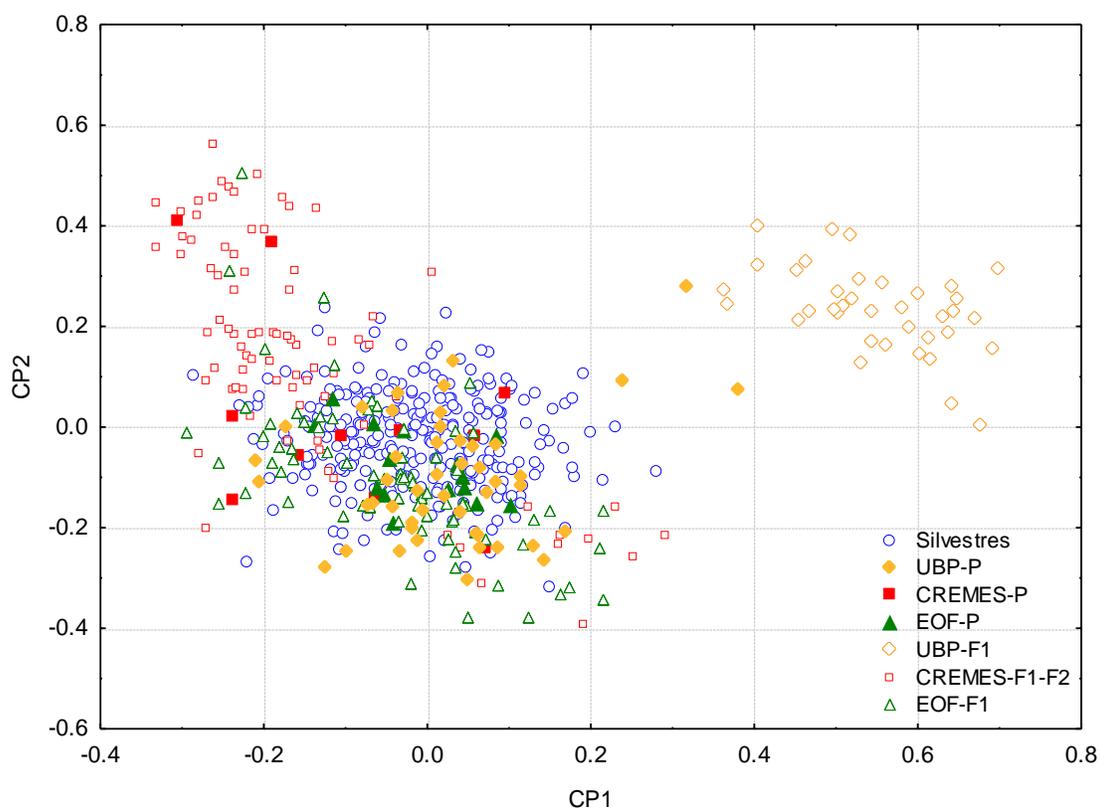


Figura 16. Análisis de componentes principales con base en los genotipos multilocus de los lotes de reproductores de las UMA (UBP, CREMES, EOF) y una muestra representativa de la población silvestre. Se indican los grupos de parentales de origen silvestre (P), así como los parentales de primera (F1) y segunda generación (F2) en función de los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2) .

La heterocigosidad de la población silvestre fue de 0.715 mientras que, como podría esperarse, el promedio de la población mantenida en cautiverio en las UMA fue de 0.704. Pese a que esta diferencia fue mínima, en la **Tabla VII** puede evidenciarse que los valores más bajos de heterocigosidad y el coeficiente de endogamia más alto correspondieron al lote parental F1 de la UBP-UABC.

El índice de diferenciación genética obtenido a través del AMOVA, evidenció diferencias significativas entre los lotes parentales de las UMA al comparar sus genotipos multilocus basados en el panel reducido de marcadores ($F_{ST}= 0.0422$; $p= 0.0000$). No obstante, la composición alélica de ninguna de las UMA fue distinta con relación a la presente en la población silvestre ($F_{ST}= -0.003$; $p= 0.6657$).

Tabla VII. Diversidad genética nuclear en los lotes parentales de totoaba en cautiverio y en relación con los de la población silvestre. Se indica la heterocigosidad observada (H_o) y la esperada (H_e), así como el coeficiente de endogamia (F)

Grupo	H_o	H_e	F
Población silvestre	0.715 (0.040)	0.713 (0.040)	-0.003 (0.002)
Parentales UBP	0.711 (0.041)	0.710 (0.041)	-0.005 (0.018)
Parentales CREMES	0.678 (0.047)	0.669 (0.042)	-0.012 (0.026)
Parentales EOF	0.750 (0.051)	0.694 (0.045)	-0.078 (0.022)
UBP - F1	0.662 (0.057)	0.523 (0.040)	-0.262 (0.054)
CREMES -F1/F2	0.701 (0.048)	0.647 (0.042)	-0.071 (0.023)
EOF - F1	0.719 (0.045)	0.704 (0.041)	-0.015 (0.016)

Diferenciación genética de la población silvestre en la escala temporal

Considerando que el presente estudio incluyó muestras que representan las temporadas y cohortes generacionales tanto previas al resurgimiento de la captura ilegal de totoaba en 2012-2013, como posteriores al periodo evaluado por INAPESCA y para el que se sugiere una reducción de hasta el 50% de la biomasa en la población de totoaba (Cisneros-Mata 2020), se evaluó la ocurrencia de cambios en la composición del acervo genético de la población silvestre de totoaba mediante un AMOVA. Para ello, se contrastaron los niveles de diversidad genética mitocondrial y nuclear a lo largo del periodo 1995-2022, dentro de la cuales se encontraron representantes de las cohortes generacionales 1983 a 2021.

La **Figura 17** representa los registros de presencia-ausencia de haplotipos por temporada para el periodo 1995-2021. Como puede observarse, hay un número importante de haplotipos que no se han registrado en muestreos recientes; cerca del 30% de los linajes maternos (81/272) no se han observado al menos desde hace cuatro años. Sin embargo, todos estos haplotipos son de muy baja frecuencia en la población y su ausencia podría ser bien reflejo de una muestra poco representativa para las temporadas más recientes.

}

Haplotipos

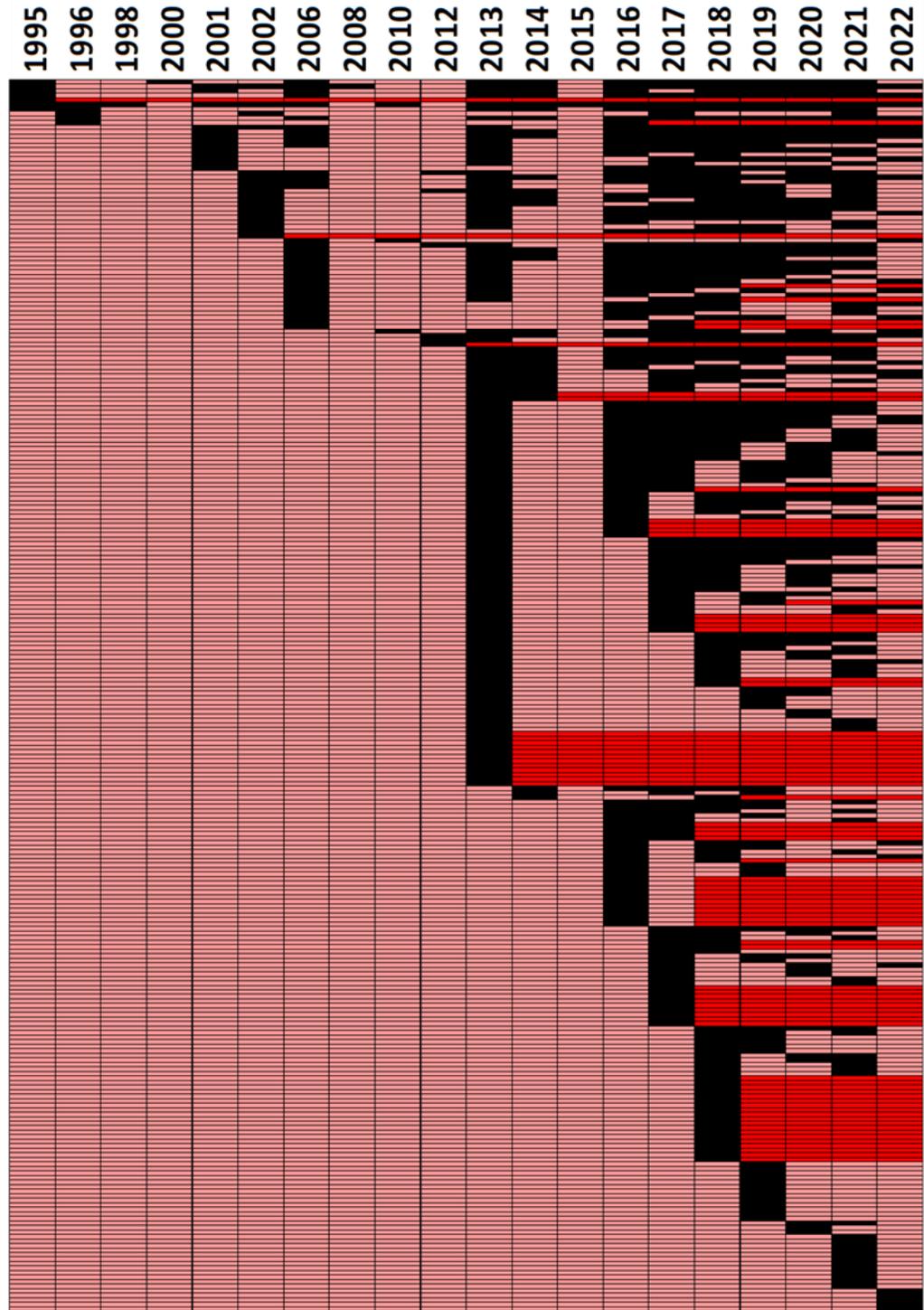


Figura 17. Registro histórico de presencia-ausencia de haplotipos maternos en la población silvestre de totoaba 1995-2022. Para cada periodo de muestreo se indica en color negro la presencia del haplotipo y el color rojo su ausencia. El color rojo intenso indica aquellos haplotipos que no se han observado en los últimos 4 años de muestreo. En la base de datos de haplotipos del material suplementario se especifican las frecuencias y las secuencias de los haplotipos, señalando aquellos que no se han observado durante los últimos 4 años o periodos más prolongados.

En la **Figura 18** se muestran los valores promedio para la diversidad haplotípica y la diversidad nucleotídica a nivel mitocondrial para cada cohorte generacional. La diversidad genética mitocondrial se mantuvo relativamente estable entre las cohortes de 1997 y 2013, pero los extremos del periodo evaluado presentaron un comportamiento más errático. Sin embargo, el AMOVA no evidenció cambios significativos de la diversidad genética mitocondrial entre temporadas ($F_{ST}= 0.0004$; $p= 0.1544$) y entre cohortes generacionales ($F_{ST}= 0.0009$; $p= 0.0762$). Muy probablemente las fluctuaciones en los extremos del periodo estuvieron relacionadas a las diferencias en el tamaño de muestra; la representación de individuos de más de 20 años y de menos de 2 años fue relativamente pobre en relación con las edades intermedias.

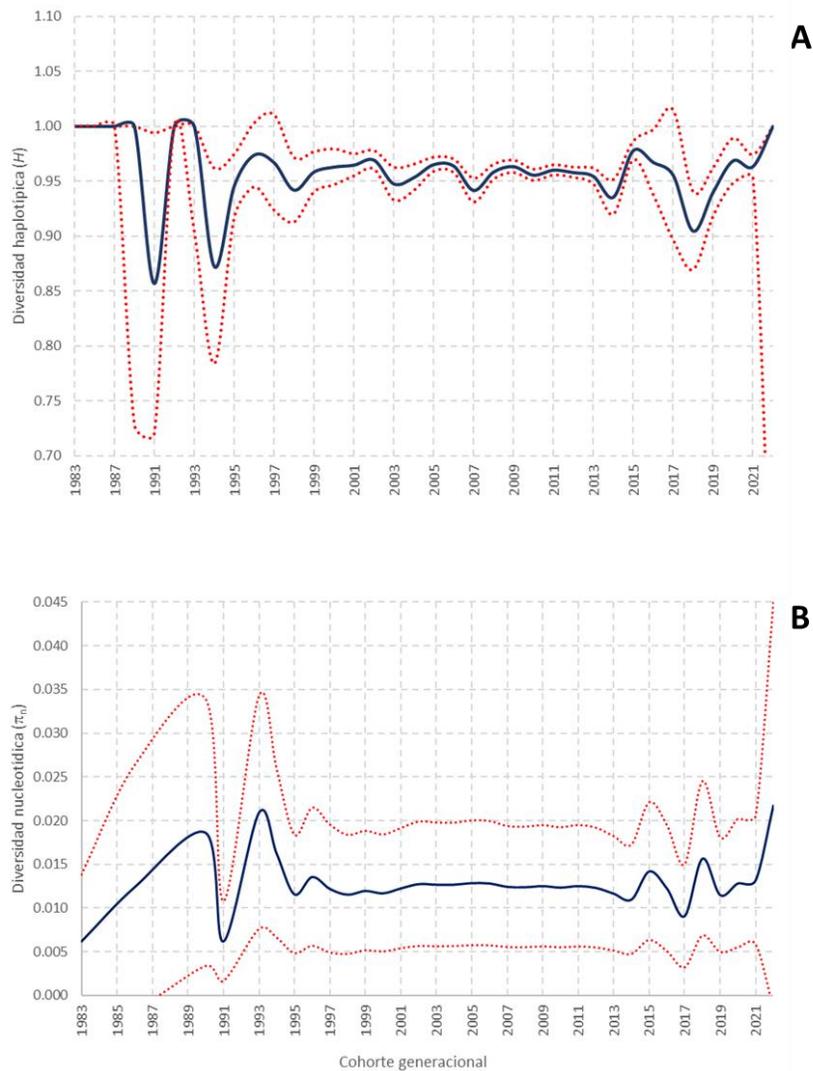
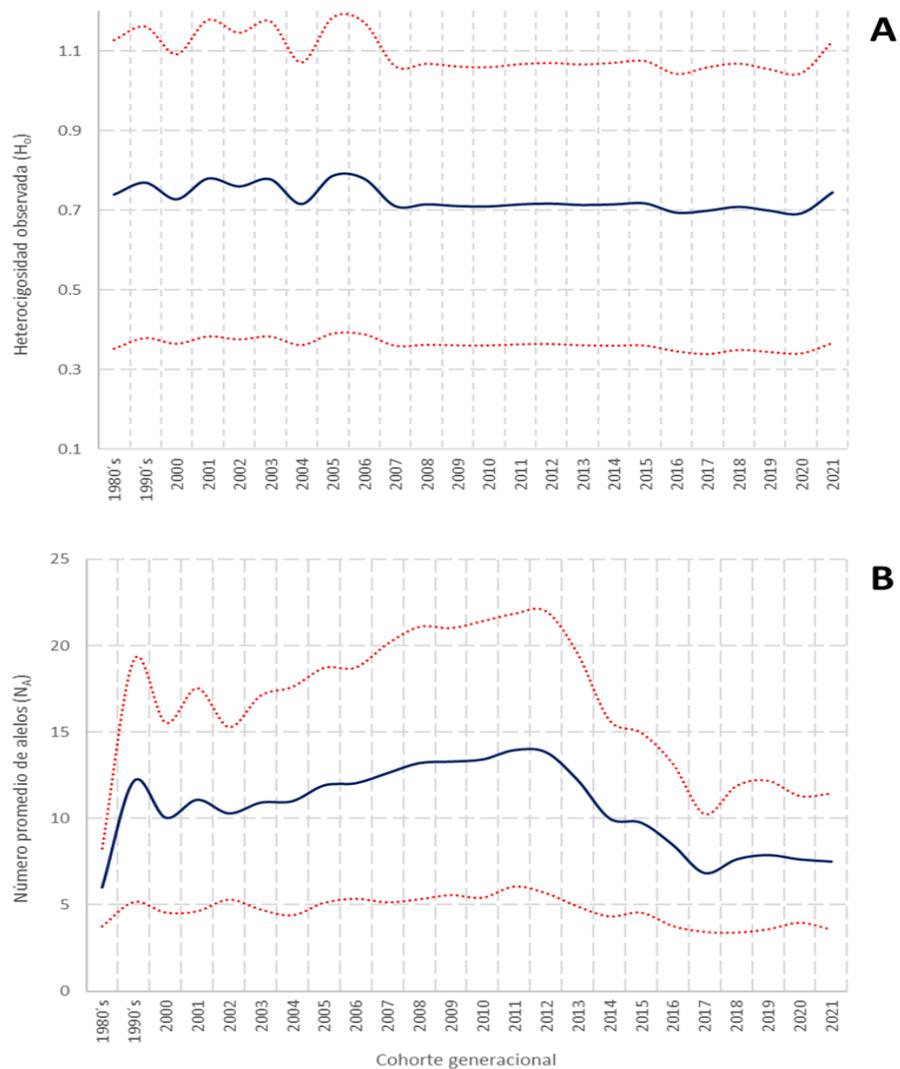


Figura 18. Diversidad genética mitocondrial de la población silvestre de totoaba para las cohortes 1983-2021. Se muestra la media (línea azul) y la desviación estándar para la diversidad haplotípica (A) y la diversidad nucleotídica (B).

En lo que respecta a la diversidad genética nuclear (microsatélites), el AMOVA tampoco mostró evidencia de cambios en la diversidad genética entre temporadas ($F_{ST}= 0.0001$; $p= 0.0635$) y cohortes generacionales ($F_{ST}= 0.0002$; $p= 0.0703$). En las **Figura 19** se puede apreciar que, al igual que para los haplotipos, el número promedio de alelos y la heterocigosidad observada en los microsatélites fueron relativamente estables a lo largo del periodo 1983-2021, pero con variaciones en los extremos que muy probablemente se deban al tamaño de muestra para esa cohorte.

Figura 19. Diversidad genética nuclear de la población silvestre de totoaba para las cohortes



generacionales 1983-2021. Se muestra la media (línea azul) y la desviación estándar para el número promedio de alelos (A) y la heterocigosidad observada (B).

En la **Figura 20** se comparan los niveles de diversidad genética en relación con el número de alevines que, en teoría, se han ido incorporando a la población silvestre. Aunque el número de alevines ha incrementado de forma exponencial desde que las tres UMA sumaron sus esfuerzos, no se aprecia una tendencia negativa en los índices de diversidad genética en la última década.

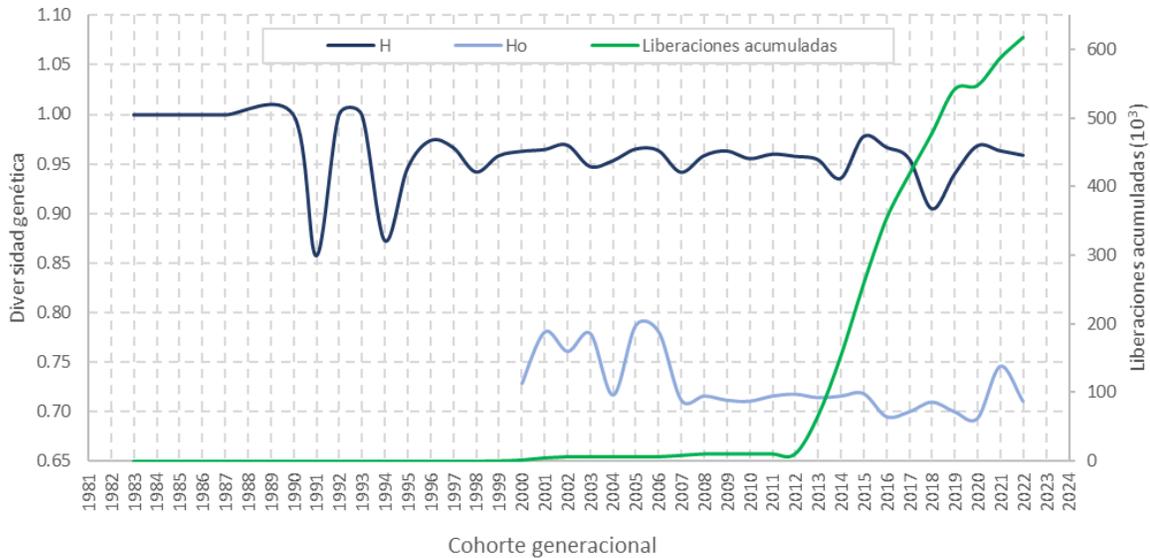


Figura 20. Fluctuaciones en la diversidad genética de la población silvestre de totoaba para las cohortes generacionales 1983-2021 en relación con el número de alevines producidos en cautiverio liberados por las UMA. Se indica la diversidad haplotípica (h) en color azul oscuro, la heterocigosidad observada con microsatélites (H_o) en color azul claro y el número acumulado de alevines liberados.

Coeficientes de parentesco y asignación parental

Con el objeto de evaluar si los alevines nacidos en cautiverio, y que son liberados a la población silvestre, sobreviven en la naturaleza, es fundamental poder identificarlos. Dado que el genotipo multilocus representa una marca genética permanente que permite, mediante el cálculo del coeficiente de parentesco y de una prueba de asignación parental, reconocer sin ambigüedades el nivel de parentesco entre individuos y confirmar la paternidad. La **Figura 21** ejemplifica el proceso de identificación de alelos y genotipificación que permite contrastar los genotipos de un grupo de individuos y establecer sus relaciones de parentesco.

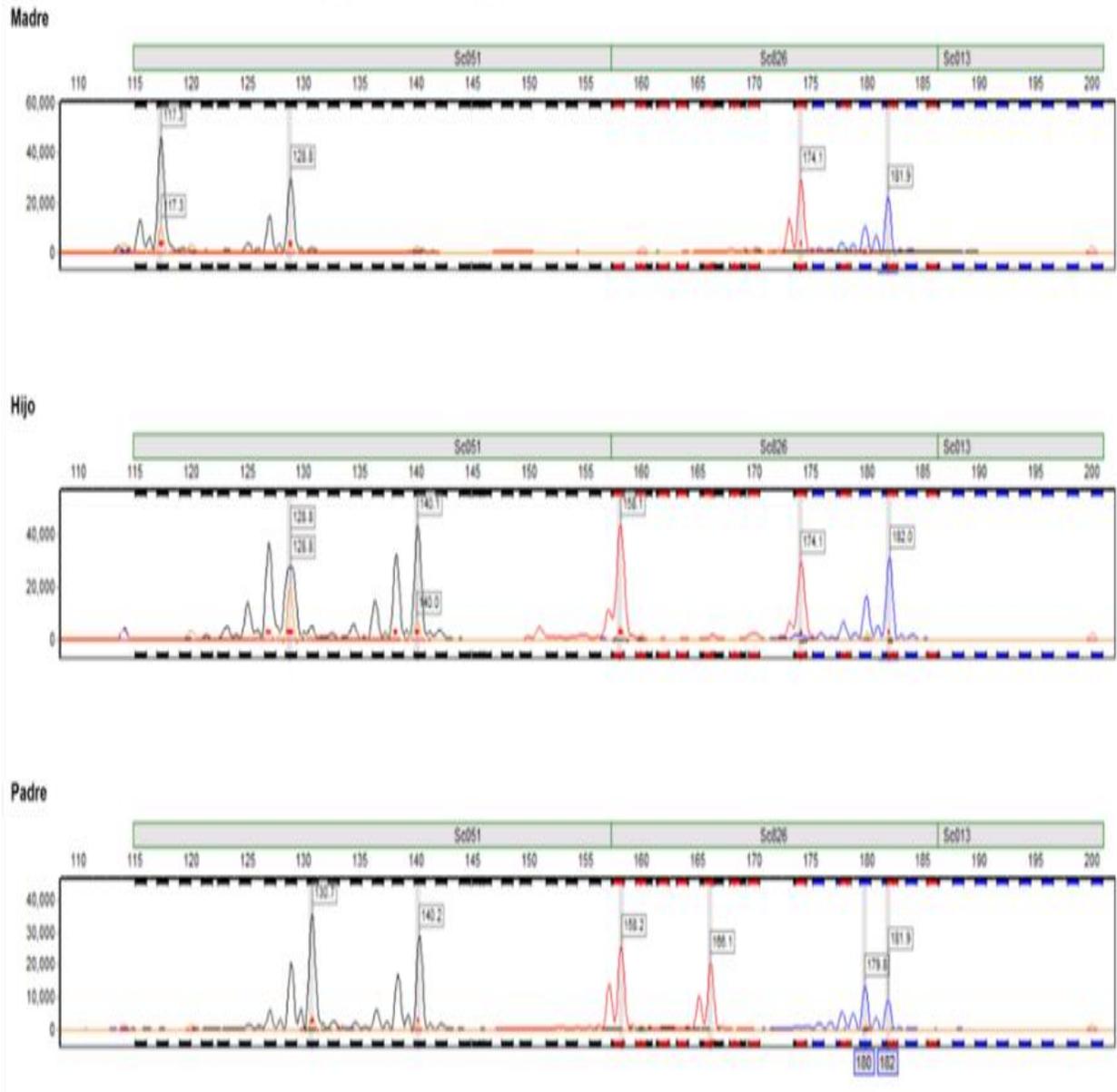


Figura 21. Electroferogramas del análisis de fragmentos automatizado para tres de los marcadores establecidos en la NOM-169-SEMARNAT-2018 para la trazabilidad genética de totoaba. Para la lectura, los alelos asignados se indican con las barras de color gris. Para asignar la paternidad debe confirmarse que la muestra del hijo putativo (panel central) debe poseer un alelo idéntico a los que porta el padre (panel inferior) y uno idéntico a los que porta la madre (panel superior) para cada marcador. Para el marcador Sc826, el penúltimo del panel del electroferograma (picos de color rojo), puede confirmarse que el genotipo del hijo putativo (158/174) comparte el alelo 158 con el padre putativo (158/166), mientras que comparte el alelo 174 de su madre (174/174).

Las estimaciones de parentesco y las pruebas de paternidad iniciales se llevaron a cabo incluyendo solo el panel reducido de microsatélites y en aquellas muestras con haplotipos mitocondriales representados en las UMA. Sin embargo, aquellas muestras identificadas como posibles recapturas genéticas de las liberaciones se confirmaron completando el panel de la NOM-169-SEMARNAT-2018. En la **Tabla VIII** se especifica el poder informativo del conjunto de microsatélites que conforman el panel reducido y se contrasta con el del panel completo.

Tabla VIII. Panel de microsatélites empleado para la genotipificación en totoaba. Se indica los marcadores que se amplifican en la misma reacción (múltiplex), el número de alelos observados, la heterocigosidad esperada (*He*) y observada (*Ho*) y su poder informativo en orden de importancia (de mayor a menor poder). Se indican en color azul los seis marcadores microsatélites que conforman el panel reducido y que corresponden al mismo múltiplex.

Marcadores			Heterocigosidad		
Locus	Múltiplex	Alelos	<i>He</i>	<i>Ho</i>	Poder Informativo
Sc_074	T5	34	0.94	0.93	1
Sc_507	T5	30	0.92	0.92	2
Sc_025		18	0.91	0.91	3
Sc_051	T6	30	0.9	0.89	4
Sc_554	T5	33	0.85	0.85	5
Sc_006	T7	23	0.87	0.88	6
Sc_418	T4	22	0.85	0.83	7
Sc_055	T5	14	0.83	0.83	8
Sc_004		16	0.82	0.83	9
Sc_013	T6	15	0.8	0.8	10
Sc_056	T7	12	0.77	0.77	11
Sc_826	T6	9	0.77	0.77	12
Sc_044		11	0.77	0.78	13
Sc_018	T6	13	0.77	0.79	14
Sc_012		13	0.75	0.76	15
Sc_609	T6	14	0.7	0.69	16
Sc_423	T4	9	0.68	0.69	17
Sc_003	T7	16	0.63	0.65	18
Sc_002	T6	8	0.62	0.64	19
Sc_005	T7	4	0.52	0.5	20
Sc_014	T4	7	0.49	0.48	21
Sc_443	T4	4	0.38	0.37	22
Sc_003T	T4	5	0.32	0.32	23
Sc_973		5	0.2	0.21	24
Panel completo			0.71	0.71	
Panel reducido			0.71	0.71	

El número promedio de alelos para el conjunto de 24 marcadores fue de 15.2 (D.E.= 14.8), mientras que para el panel reducido de 6 marcadores fue de 14.8 (D.E.= 7.9). En términos generales, el poder informativo del conjunto de marcadores empleados con fines de trazabilidad genética en totoaba resultó mayor al que se había contemplado al momento de su incorporación a la NOM. Es por ello por lo que, pese a que el panel reducido no incluyó a los marcadores con el mayor número de alelos, su poder informativo fue suficiente para llevar a cabo el análisis preliminar para identificar progenie putativa proveniente de las UMA (Tabla IX).

Tabla IX. Poder informativo y probabilidad de exclusión para el panel NOM-169-SEMARNAT-2018 de trazabilidad genética para la totoaba criada en cautiverio.

Marcadores		Probabilidad de identidad		Probabilidad de exclusión		
Locus	Múltiplex	Sin parentesco	Hermanos completos	Parental conocido	Parentales desconocidos	Parentales aleatorios
Sc_074	T5	5.82E-03	2.80E-01	3.99E-01	2.24E-01	5.89E-01
Sc_507	T5	1.27E-02	2.95E-01	4.62E-01	2.71E-01	6.80E-01
Sc_025		1.63E-02	3.01E-01	1.74E-01	5.61E-02	2.95E-01
Sc_051*	T6*	1.67E-02	3.04E-01	6.60E-01	4.89E-01	8.42E-01
Sc_554	T5	2.84E-02	3.31E-01	2.91E-01	1.41E-01	4.55E-01
Sc_006	T7	2.98E-02	3.23E-01	7.51E-01	6.01E-01	9.07E-01
Sc_418	T4	3.50E-02	3.33E-01	5.57E-01	3.74E-01	7.55E-01
Sc_055	T5	4.53E-02	3.48E-01	6.21E-01	4.46E-01	8.06E-01
Sc_004		5.31E-02	3.54E-01	2.69E-01	1.24E-01	4.25E-01
Sc_013*	T6*	6.63E-02	3.67E-01	5.62E-01	3.84E-01	7.44E-01
Sc_056	T7	7.84E-02	3.83E-01	8.10E-01	6.80E-01	9.42E-01
Sc_826*	T6*	7.99E-02	3.84E-01	5.68E-01	3.91E-01	7.61E-01
Sc_044		8.62E-02	3.89E-01	8.06E-01	6.76E-01	9.42E-01
Sc_018*	T6*	8.81E-02	3.86E-01	6.78E-01	5.07E-01	8.62E-01
Sc_012		8.92E-02	3.96E-01	5.80E-01	3.99E-01	7.72E-01
Sc_609*	T6*	1.25E-01	4.32E-01	8.89E-01	8.01E-01	9.79E-01
Sc_423	T4	1.44E-01	4.45E-01	7.13E-01	5.52E-01	8.87E-01
Sc_003	T7	1.54E-01	4.71E-01	4.58E-01	2.82E-01	6.50E-01
Sc_002*	T6*	1.83E-01	4.85E-01	1.74E-01	7.50E-02	2.78E-01
Sc_005	T7	2.78E-01	5.61E-01	8.37E-01	7.20E-01	9.57E-01
Sc_014	T4	2.99E-01	5.78E-01	7.47E-01	5.95E-01	9.20E-01
Sc_443	T4	4.36E-01	6.67E-01	4.95E-01	3.13E-01	6.96E-01
Sc_003T	T4	4.89E-01	7.13E-01	5.83E-01	4.02E-01	7.72E-01
Sc_973		6.48E-01	8.10E-01	9.79E-02	2.07E-02	1.74E-01
Global 24 STRs		2.33E-27	5.83E-10	2.07E-10	8.86E-07	1.59E-17
Global 6 STRs		1.77E-07	3.46E-03	2.21E-02	2.23E-03	1.12E-01

* Los marcadores señalizados con color azul corresponden al panel reducido de 6 microsatélites (T6) con amplificación simultánea y que resultaron con un valor alto de probabilidad de exclusión.

El promedio global de parentesco en la población silvestre fue considerablemente bajo ($r = 0.0212$, D.E. = 0.0345), mientras que en las UMA fue seis veces mayor, $r = 0.1230$ (D. E. = 0.1784); de las 2,838,153 comparaciones pareadas que realizó el programa *Coancestry*, aproximadamente el 50% de las diadas exhibieron valores típicos de individuos sin relación de parentesco (<0.0052). Más relevante aún resultó el hecho de que el 99.7% de las comparaciones resultaron en valores menores al valor típico entre medios hermanos (0.250). La distribución de frecuencias de los valores de parentesco observados en la población silvestre de totoaba presentó un sesgo hacia los valores de parentesco bajos (**Figura 22**).

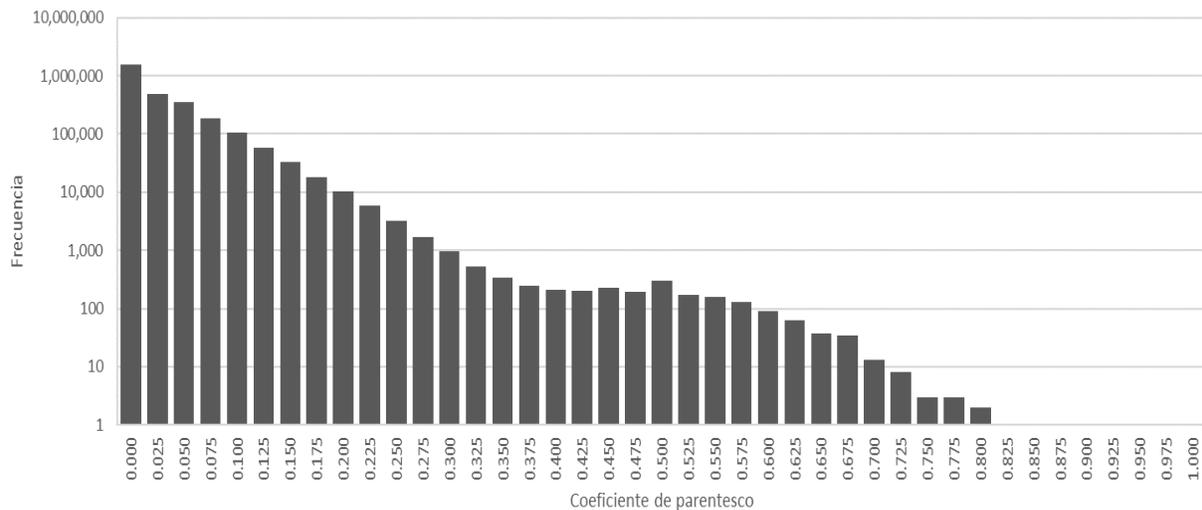


Figura 22. Distribución de frecuencias de los valores del coeficiente de parentesco estimado para la población silvestre de totoaba.

Usando como base las frecuencias alélicas de los microsatélites en la población silvestre, se llevó a cabo una simulación para establecer los valores promedio y la varianza que se esperaba observar entre pares de individuos con distintos niveles de parentesco (**Figura 23**). Los coeficientes de parentesco en los lotes de reproductores de origen silvestres mantenidos en las UMA exhibieron valores similares a los del resto de la población silvestre (sin parentesco), pero los lotes de parentales de primera generación (F1) de las UMA presentaron diferencias importantes. El nivel de parentesco en los reproductores de EOF fue similar al simulado para individuos sin parentesco ($r = 0.07$), mientras que en CREMES el valor promedio correspondió a relaciones de medios hermanos o primos de primer orden (0.10). Finalmente, el plantel reproductor de primera generación de UBP-UABC presentó los niveles más altos de parentesco observados entre el conjunto de muestras y que concuerda con valores típicos entre hermanos completos ($r = 0.5$).

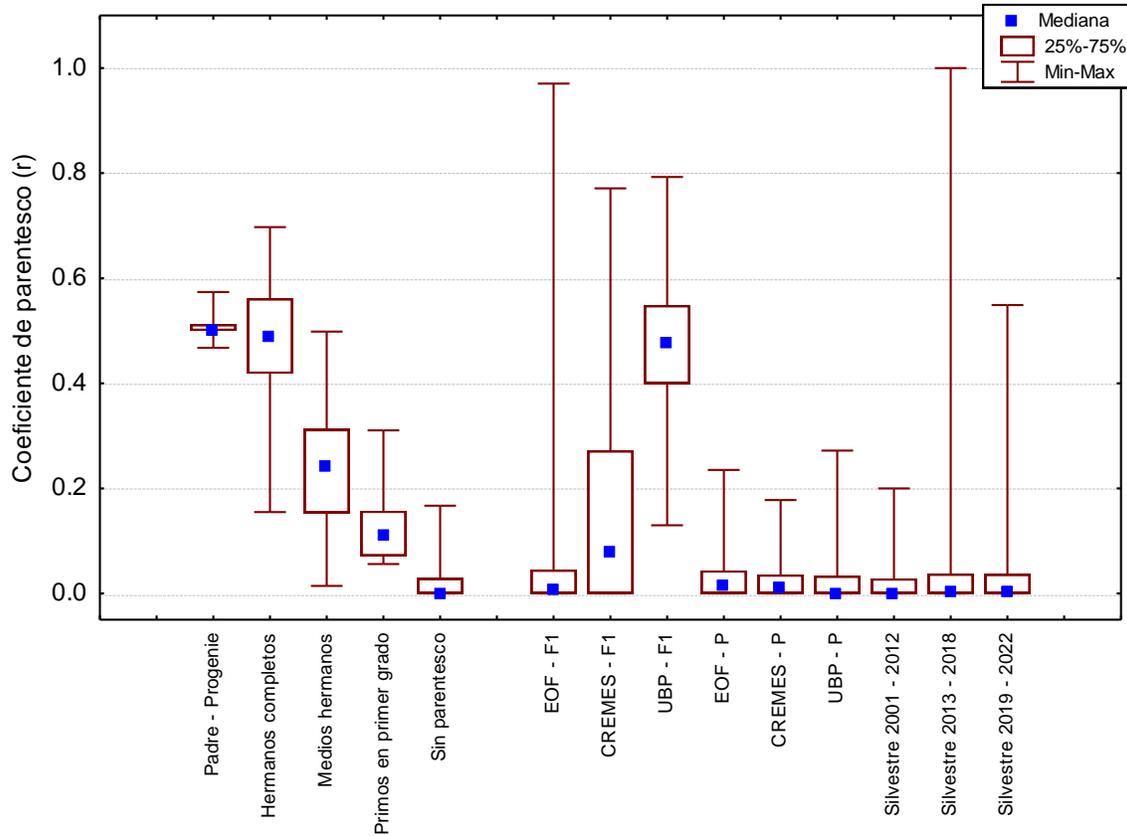


Figura 23. Distribución de frecuencias de los valores del coeficiente de parentesco estimado en la población silvestre de totoaba. Las primeras cinco categorías corresponden a los valores teóricos para cada tipo de relación de parentesco. Los lotes de reproductores de primera generación (F1) y los reproductores de origen silvestre (P), se comparan con tres grupos de muestras representativas de diferentes periodos de muestreo en la población silvestre.

Recapturas genéticas

Con base en los genotipos multilocus del panel de microsatélites reducido, se consideró progenie putativa de los reproductores de las UMA a todos aquellos individuos que: 1) compartían haplotipo mitocondrial con los planteles parentales registrados ante la DGVS; 2) fueron asignados a una pareja de padres putativos de una misma UMA por el programa Gimlet v.1.3.3 (incompatibilidad máxima de 1 loci); y 3) presentaron coeficientes de parentesco de 0.5 con la pareja parental asignada. Finalmente, cuando fue posible, se corroboró la información sobre el historial de liberaciones e información de los lotes parentales empleados con el fin de corroborar la recaptura.

En la **Tabla X** se detalla la información de las 15 recapturas genéticas que fueron identificadas. Estas recapturas incluyeron individuos que, al momento de ser capturados, tenían edades de entre 2 y 12 años. Ya que la mayoría de las recapturas recuperadas correspondieron a aseguramientos de capturas ilegales, no fue posible identificar la localidad en las que éstas fueron obtenidas. Sin embargo, durante el muestreo dirigido del periodo 2019-2022, se detectaron al menos dos recapturas de cada UMA y se recapturó al menos un individuo en las inmediaciones de cada uno de los sitios en los que tradicionalmente se han liberado alevines.

Tabla X. Recapturas genéticas de alevines de totoaba producidos en cautiverio y liberados en el Golfo de California entre 1997-2021 y recuperados a través de pesca incidental y aseguramientos de tráfico ilegal de vida silvestre. Se indica el número de identificación de la muestra (ID), el haplotipo mitocondrial (HAP), el año de captura, la longitud total en milímetros (LT), la edad estimada en años, la localidad y la información correspondiente a los parentales, incluyendo el valor de parentesco (r). Se señalan los datos de la madre en color amarillo y del padre en color azul.

ID	HAP	Año	LT	Edad	Localidad	Madre	HAP	r	Padre	HAP	r
Tm00811 ^A	Tm004	2014	1,418	12	AGC	UBP-P05F	Tm004	0.562	UBP-P07M	Tm011	0.500
Tm01259 ^A	Tm004	2016	1,224	9	AGC	UBP-P05F	Tm004	0.566	UBP-P03M	Tm041	0.557
Tm02389 ^A	Tm001	2018	1,036	7	GGC	UBP-T61	Tm001	0.510	UBP-T57	Tm044	0.500
Tm03911 ^A	Tm001	2019	985	6	AGC	UBP-T61	Tm001	0.500	UBP-G1-21	Tm004	0.532
Tm02053 ^A	Tm011	2018	985	6	AGC	UBP-T63	Tm011	0.500	UBP-T57	Tm039	0.540
Tm06309 ^{CI}	Tm004	2020	945	6	GSCS	UBP-G1-57	Tm004	0.500	UBP-T78	Tm041	0.500
Tm05312 ^A	Tm022	2020	950	6	MBCS	EOF-021	Tm022	0.500	EOF-031	Tm004	0.500
Tm05334 ^{CI}	Tm041	2021	944	6	SFBC	UBP-T60	Tm041	0.600	UBP-G1-30	Tm004	0.500
Tm01678 ^A	Tm011	2017	779	4	AGC	UBP-T63	Tm011	0.500	UBP-T78	Tm041	0.573
Tm06100 ^{PI}	Tm086	2021	702	4	BKS	CRE-030	Tm086	0.505	CRE-032	Tm013	0.505
Tm02881 ^A	Tm136	2018	691	4	GC	EOF-024	Tm136	0.526	EOF-028	Tm015	0.500
Tm03150 ^A	Tm004	2018	671	3	GC	UBP-G1-57	Tm004	0.500	UBP-T75	Tm045	0.559
Tm01985 ^A	Tm011	2017	642	3	AGC	UBP-T63	Tm011	0.500	UBP-T74	Tm044	0.500
Tm05331 ^{PI}	Tm001	2021	630	3	SFBC	UBP-T81	Tm001	0.533	UBP-T57	Tm039	0.500
Tm05319 ^{PI}	Tm024	2020	510	2	SFBC	CRE-026	Tm024	0.500	CRE-034	Tm017	0.512

Nota: En el código de identificación del individuo (ID) se indica si la muestra proviene de aseguramientos (A), pesca incidental (PI) o captura ilegal (CI). Para el caso de la localidad se representan el Alto Golfo de California (AGC); Golfo de California (GC); Golfo de Santa Clara, Sonora (GSCS); Mulegé, Baja California Sur (MBCS); San Felipe, Baja California (SFBC); y Bahía Kino, Sonora (BKS).

Aunque el número más grande de recapturas se obtuvo en la porción norte del Golfo de California, el hecho de que la mayor parte de las muestras se obtuvieran de los aseguramientos o despojos de la captura ilegal abandonados en playas no permitió obtener una medida comparable del esfuerzo de muestreo. La única fuente de información estandarizada con relación al esfuerzo de pesca es la que involucró las capturas incidentales de los equipos de pesca ribereña que trabajaron simultáneamente en las localidades donde se realizan las liberaciones (**Tabla XI**). Resalta el hecho de que no se obtuvo ninguna totoaba como parte del esfuerzo de pesca ribereña en áreas cercanas al sitio de liberación de alevines en el sur del Golfo de California.

Tabla XI. Estimación de la abundancia relativa de totoaba en las localidades de liberación donde operaron los equipos de trabajo de campo durante 2019-2021.

	Esfuerzo de pesca (h)	Muestras	Abundancia relativa	Recapturas
San Felipe, B.C.	369	43	0.117	3
Bahía Kino, Son.	258	16	0.062	1
Mulegé, B.C.S.	271	0	0.000	0

Al no contar con información precisa sobre los sitios en los que se extrajeron la mayoría de los especímenes que resultaron ser recapturas de las liberaciones de las UMA, no fue posible establecer si es que existe algún patrón de distribución o movimiento de los individuos, pero no se encontró evidencia de que los alevines liberados en la porción norte del Golfo se desplazaran hacia el sur o viceversa. En este punto es importante recordar que la mayoría de las muestras analizadas corresponden a individuos adultos capturados de forma ilegal a partir de 2012-2013, cuando la captura ilegal de totoaba escaló.

Esto explica por qué la representación de las cohortes generacionales recientes fue mínima, así como el hecho de que no fue sino hasta fechas recientes que se empezaron a detectar recapturas de todas las UMA. La UABC comenzó sus liberaciones en 1997, mientras que CREMES y EOF lo hicieron en 2014 y 2015 respectivamente, por lo que era de esperarse que las recapturas de estas dos últimas UMA empezaran a aparecer con mayor frecuencia cuando los individuos liberados alcanzaran la talla objetivo (>1 m) de la captura ilegal de totoaba (**Figura 24**).

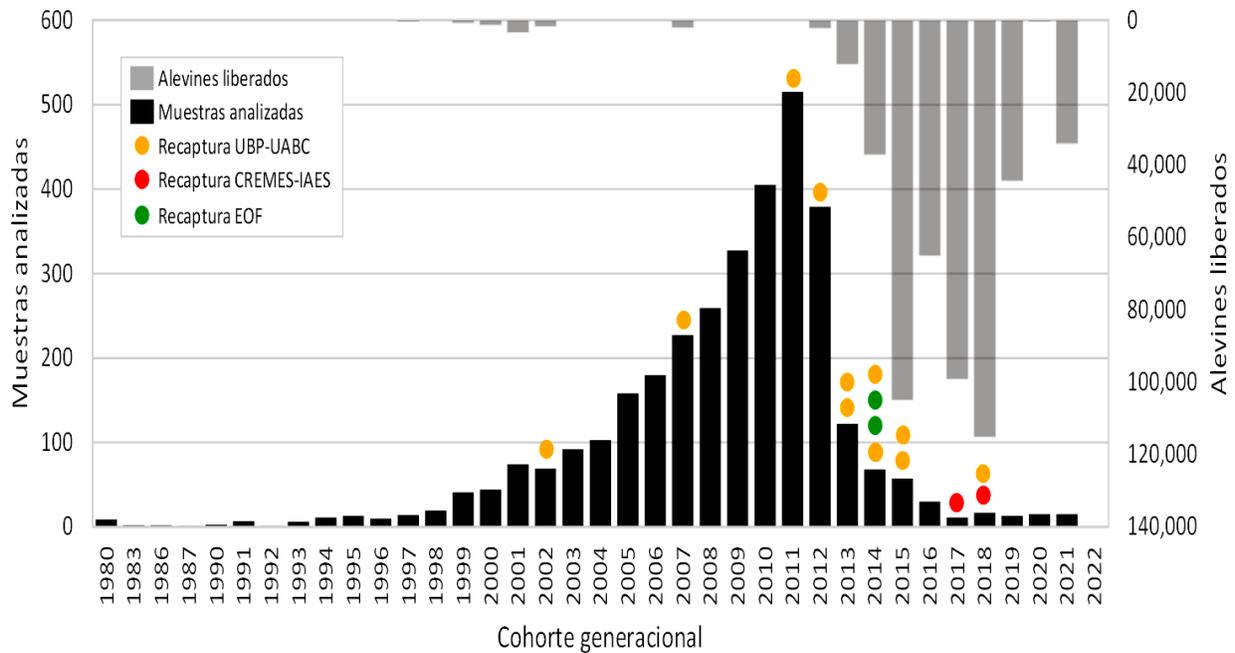


Figura 24. Recapturas genéticas de alevines de totoaba liberados por las UMA por cohorte generacional. El año en el que se registró la recaptura corresponde al año de nacimiento/liberación del alevín y no al año en el que se encontró o realizó la pesca del individuo. Los datos de cada recaptura se pueden consultar en la **Tabla X**.

Estimación del tamaño censal de la población: Marcaje-Recaptura

Originalmente se había planeado estimar el tamaño absoluto del grupo de individuos de entre 0.3 y 0.9 años, dirigiendo el esfuerzo muestreo por pesca incidental a los cinco meses posteriores a la liberación. Sin embargo, dado que las UMA no liberaron alevines en 2020, la estimación se llevó a cabo con las recapturas identificadas desde que iniciaron las liberaciones (1997-2022).

En la **Tabla XII** se detallan los valores para cada uno de los parámetros de los modelos de captura-recaptura empleados, así como las estimaciones del tamaño de la población (\hat{N}) y la variabilidad asociada. Tanto el número de alevines liberados cada año como el número de muestras analizadas de cada cohorte generacional fue sumamente variable y, en términos generales, las recapturas fueron pocas.

Tabla XII. Estimación del tamaño censal de la población de totoabas, de entre 0.3 y 0.9 años, obtenida mediante el uso de marcaje genético y modelos de captura-recaptura. Se presentan el número de individuos (\bar{N}) y los coeficientes de variación (C.V.) asociados uno de los estimadores (modelos de Chapman y Bailey).

Año	Liberados	Analizados	Asignación a UMA	Estimadores del tamaño poblacional			
	1a muestra	2da muestra	Recaptura	Chapman		Bailey	
	n_0	n_1	m_1	\bar{N}	C.V.	\bar{N}	C.V.
1997	200	12	0	2,612	0.68	2,600	0.68
1999	600	33	0	20,433	0.70	20,400	0.70
2000	1,200	67	0	81,667	0.70	81,600	0.70
2001	3,300	70	0	234,370	0.70	234,300	0.70
2002	1,600	72	1	58,436	0.57	58,400	0.57
2007	2,000	193	1	194,096	0.57	194,000	0.57
2012	2,070	390	2	269,919	0.50	269,790	0.50
2013	48,046	141	2	2,274,224	0.49	2,274,177	0.49
2014	87,000	86	4	1,513,816	0.40	1,513,800	0.40
2015	105,000	63	2	2,240,020	0.49	2,240,000	0.49
2016	95,000	36	0	3,515,036	0.70	3,515,000	0.70
2017	65,000	17	1	585,008	0.54	585,000	0.54
2018	60,025	18	2	380,164	0.46	380,158	0.46
2019	64,450	15	0	1,031,215	0.68	1,031,200	0.68
2020	5,500	15	0	88,015	0.68	88,000	0.68
2021	102,478	1	0	204,957	0.50	204,956	0.50
2022	30,000	1	0	60,001	0.50	60,000	0.50
\bar{X}				750,235		750,199	

Ante la incertidumbre en relación con el supuesto de igualdad en las probabilidades de recaptura, asociadas a la distancia entre las áreas de liberación y de recaptura, así como a la supervivencia diferencial de los alevines en función de la edad y los factores bióticos-abióticos de cada localidad (p.e. temperatura, salinidad, productividad, densidad de depredadores potenciales, etc.), estos resultados deben ser tomados con reserva. Aun así, tomando en cuenta que en los individuos recapturados estaban representados diferentes grupos de edad (ver **Tabla X**), y suponiendo que no hay mortalidad diferencial, se usó el promedio de las estimaciones como una aproximación del número de individuos al momento de la liberación, el cual fue de aproximadamente 750,000 individuos.

Proyección demográfica: Tabla de vida y tamaño censal (N_c)

Tomando en cuenta que la estimación del tamaño poblacional obtenida con los modelos de captura-recaptura representa tan solo la fracción de la población correspondiente a la edad de los individuos al momento de la liberación se extrapoló al tamaño total de la población silvestre a través de simulaciones de Monte Carlo. Con base en los valores reportados en la literatura para totoaba y otros sciánidos, se reconstruyeron distribuciones teóricas para la tasa de mortalidad, fecundidad, proporción de sexos y peso individual para cada grupo de edad. Para la mayoría de estos parámetros se decidió usar distribuciones log-normales, ya que típicamente muestran distribuciones sesgadas, varianzas grandes y valores totalmente positivos (ver **Anexo II**).

La **Figura 25** muestra la estructura de edades que resultó de 1,000,000 de simulaciones que tomaron como caso base la estimación promedio de 750 mil individuos con edades de entre 0.3 y 0.9 años obtenida del modelo de captura-recaptura (ver **Tabla XII**) y con la que se realizó una proyección de la población total.

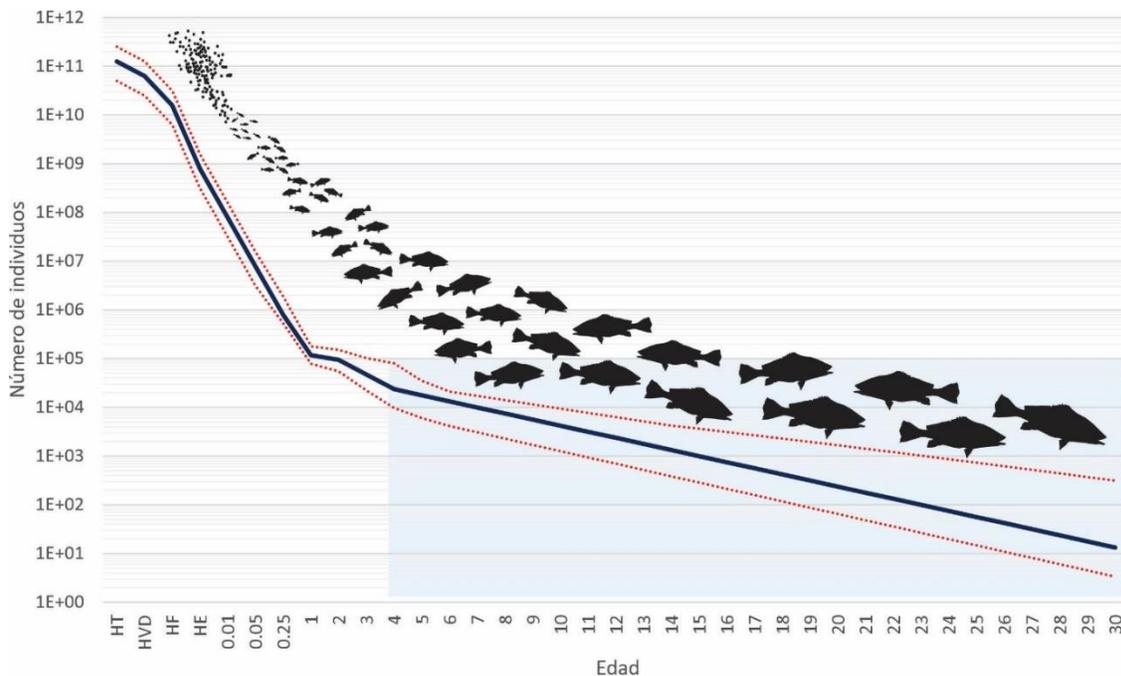


Figura 25. Proyección de la estructura poblacional de totoaba obtenida de las simulaciones de Monte Carlo. Se representa el número de huevos totales (HT), el número de huevos viables disponibles (HVD), el número de huevos fecundados (HF), el número de huevos eclosionados (HE) y los grupos de edad desde la primera semana y hasta los 30 años. El cuadro sombreado en color azul claro representa el grupo de individuos mayores a 4 años, el cual corresponde al grupo objetivo de la captura ilegal. La línea azul oscura representa la media del número de individuos, mientras que las líneas punteadas en color rojo corresponden a los intervalos de confianza al 95%.

Aunque esta proyección representa una tabla de vida simplificada, y no considera una tasa específica de mortalidad por captura ilegal, la población resultante exhibió una demografía estable; la cantidad de huevos promedio que podría producir un grupo de aproximadamente 42,415 hembras, mantendría la frecuencia de las clases de edad. En una población como la simulada, el componente sub-adulto y adulto (individuos de 4 años o más considerando los individuos silvestres más los liberados) correspondería a un total de 1,511 toneladas (C.V.= 0.52) de biomasa objetivo para la captura ilegal (**Figura 26**).

Es importante señalar que esta proyección de la biomasa podría estar siendo subestimada por el uso de valores tan elevados para la tasa de mortalidad durante las primeras etapas de desarrollo, lo que implicaría que solo una porción mínima del desove de cada hembra sobrevive, o bien que un grupo muy reducido de hembras participa en los eventos reproductivos. Sin embargo, es la primera de estas opciones la que resulta congruente con la ocurrencia tan baja de individuos con relaciones de parentesco estrechas, en donde el número de hermanos completos y medios hermanos en la población silvestre fue insignificante (0.31%; ver **Figura 22**).

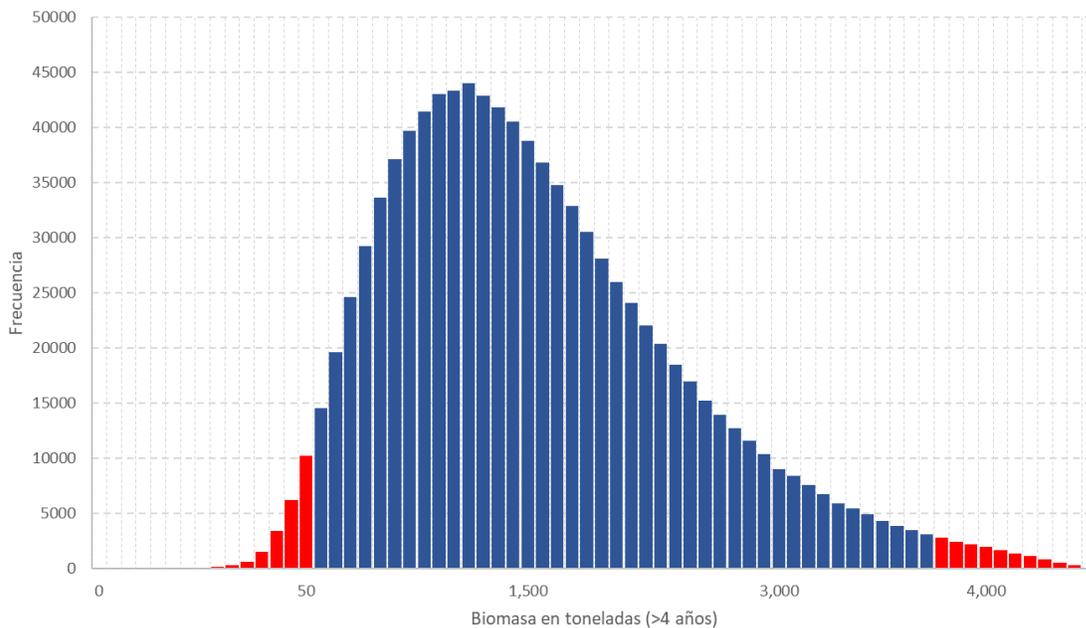


Figura 26. Distribución de frecuencias de la biomasa total del grupo de individuos mayores a 4 años obtenida de las simulaciones Monte Carlo. Las barras en color azul indican el intervalo correspondiente al 95% de los valores simulados, mientras que las barras de color rojo corresponden al 2.5% inferior y al 2.5% superior.

Estimación del tamaño efectivo de la población (N_e)

En la **Tabla III** se presenta el detalle de los resultados de las simulaciones coalescentes y el soporte relativo de los escenarios demográficos evaluados con cada uno de los marcadores genéticos empleados.

Tabla XIII. Sustento relativo de los diferentes escenarios demográficos simulados para explicar los niveles de diversidad genética observados en la población silvestre de totoaba. Los valores con mayor sustento para cada marcador genético se indican en color azul.

Escenario demográfico			Sustento	
Escenario	Tendencia	Magnitud	Haplotipos	Microsatélites
Caso 1	Reducción	11.7 veces	0.00%	0.29%
Caso 2	Expansión	13.0 veces	30.94%	0.09%
Caso 3	Reducción	2.2 veces	0.00%	0.38%
Caso 4	Expansión	26.0 veces	68.06%	0.33%
Caso 5	Estabilidad	1.1 veces	1.00%	88.02%
Caso 6	Reducción	11.7 veces	N.A.	4.73%
Caso 7	Reducción	2.2 veces	N.A.	6.15%

Para el caso de los haplotipos, el escenario demográfico con mejor ajuste a los niveles de diversidad observados fue el de una expansión poblacional con un incremento de 26 veces en el tamaño de la población durante las últimas 119 generaciones (~1,490 años). En contraste, el escenario demográfico con mayor soporte para el caso de los microsatélites fue de estabilidad demográfica a lo largo de las últimas 66 generaciones (825 años).

Con base en los haplotipos mitocondriales se obtuvo un N_e de 6,490 hembras, pero dado que estas representan aproximadamente el 45% de la población adulta reproductivamente activa, el tamaño efectivo de la población correspondería a un total de 14,422 individuos. Este valor fue muy similar al que se obtuvo con base en los marcadores microsatélites, el cual fue de 16,400 individuos (**Figura 27**) y que corresponde al total de adultos reproductivamente activos.

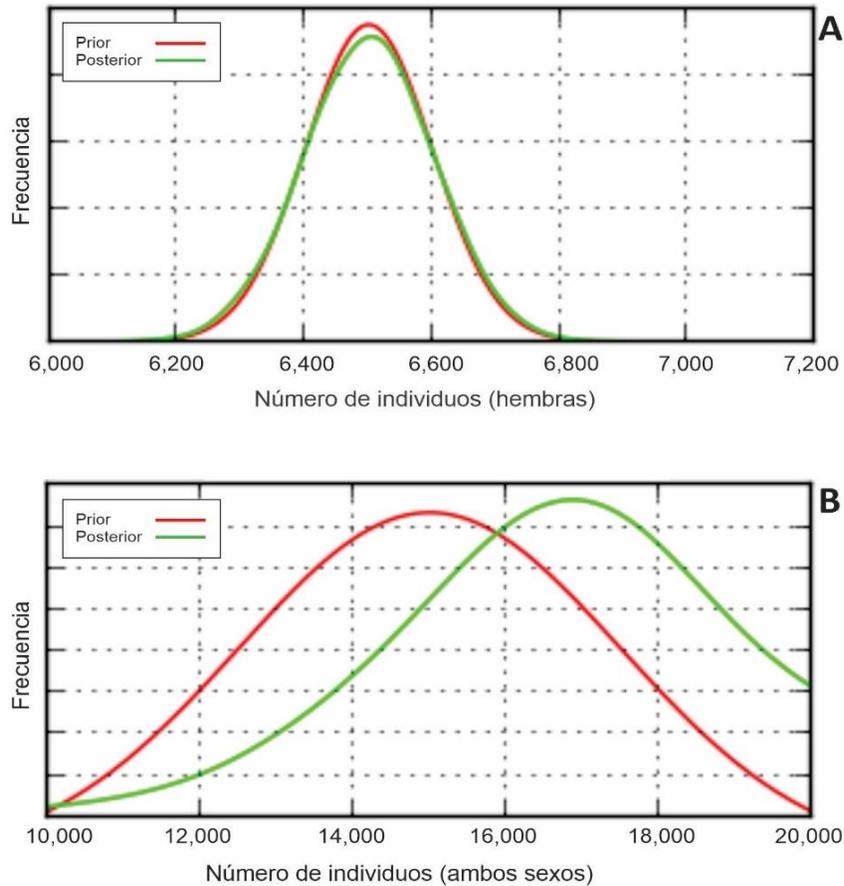


Figura 27. Distribuciones a priori y a posteriori para las estimaciones de tamaño efectivo poblacional actual de los escenarios demográficos con mejor ajuste a los niveles de diversidad genética observada en los haplotipos mitocondriales (A) y los microsatélites (B) en la población silvestre de totoaba.

Como puede apreciarse en la **Figura 27** el ajuste fue mejor para el caso de los haplotipos mitocondriales, cuya estimación presentó un intervalo de credibilidad menos amplio y un traslape casi total de la distribución posterior con el escenario original (prior). Para el caso de los microsatélites, el ajuste fue relativamente bueno y las distribuciones *a priori* y *a posteriori* tuvieron un traslape considerable.

La **Tabla XIII** resume los valores promedio y los intervalos de credibilidad para el tamaño efectivo actual, el tamaño efectivo ancestral y el tiempo transcurrido desde el evento de cambio demográfico. Independientemente de que cada marcador genético soporta un escenario demográfico distinto, una marcada expansión con base al ADN mitocondrial y una expansión mínima para el caso de los microsatélites, al menos ninguno de ellos sugiere una reducción del tamaño de la población. Más importante aún, la escala temporal en la que se estimó que se presentaron estos cambios demográficos

queda fuera de la escala antropogénica. En otras palabras, no existe evidencia de que estos cambios se encuentren asociados a la sobrepesca o al represamiento del Río Colorado.

Tabla XIII. Tamaño efectivo de la población de totoaba con base en simulaciones coalescentes e inferencia bayesiana. Se reporta la media y los intervalos de credibilidad al 95% (I.C. 95%)

Marcador genético	N_e actual	Tiempo (generaciones)*	N_e ancestral
Haplotipos ADNmt	6,490 (I.C. 95%= 6,290 – 6,690)	119 (I.C. 95%= 81.3 – 147)	248 (I.C. 95%= 219 – 277)
Microsatélites ADNn	16,400 (I.C. 95%= 11,100 – 19,500)	66 (I.C. 95%= 50.3 - 95.6)	16,200 (I.C. 95%= 8,090 – 17300)

*El tiempo generacional estimado para totoaba es de 11-15 años (ver Anexo III)

INTERPRETACIÓN DE RESULTADOS

El enfoque de esta investigación fue evaluar los posibles impactos y la pertinencia de las liberaciones de alevines de totoaba producidos en cautiverio hacia la población silvestre con fines de conservación. Es por ello por lo que, como punto de partida, es necesario señalar que estas liberaciones deben ser consideradas una estrategia a nivel experimental. Si bien estas son gestionadas, autorizadas y administradas por la Dirección General de Vida Silvestre, a través de UMA de crianza y reproducción de la especie, no existe formalmente un programa de repoblamiento o suplementación a la población silvestre de totoaba con objetivos precisos, seguimiento sistemático o indicadores específicos para evaluar su impacto.

Comprometidas con el desarrollo de una acuicultura ecológica y sostenible, las UMA han colaborado entre ellas y con las autoridades para consolidar el cultivo del recurso totoaba, pero con el objetivo paralelo de contribuir a su conservación. En consecuencia, este proyecto sumó a las tres UMA de reproducción y crianza de la especie, en un primer esfuerzo por evaluar el impacto de las liberaciones experimentales que se han llevado a cabo durante las últimas dos décadas.

Contar con esta información resulta sumamente importante en el contexto actual en función de que: i) el cultivo de totoaba se ha desarrollado a escala comercial rentable (True 2012, Juárez et al. 2016), ii) INAPESCA ha presentado una evaluación de la biomasa silvestre del recurso que resulta alentadora (Cisneros-Mata et al. 2020), iii) la IUCN ha determinado que la especie no se encuentra en peligro de extinción, sino en una categoría vulnerable (Cisneros-Mata et al. 2021), iv) la CITES ha registrado a EOF como la primera UMA con autorización para la exportación de carne de totoaba criada en cautiverio (SRE 2022), v) existe una demanda constante del sector pesquero por el aprovechamiento legal del recurso (Ruiz-Barreiro 2019) y, que desafortunadamente, vi) su captura ilegal continua ocurriendo impunemente, aumentando tanto el riesgo de extinción para la vaquita marina (EIA 2016, 2017; C4ADS 2017) como la presión sobre la población silvestre de totoaba, la cual es capturada principalmente en su temporada de reproducción. En la interpretación de los resultados del presente estudio se toman en cuenta todos estos aspectos, los cuales son el foco de atención de la comunidad internacional.

Base de datos

Pese a las complicaciones asociadas con la COVID-19 que obligaron a las UMA a no realizar liberaciones en 2020, el trabajo de campo se enfocó a la recuperación de ejemplares jóvenes de totoaba capturados incidentalmente en la pesca ribereña. Sin embargo, nuestra principal fuente de información resultó ser la captura ilegal a través del acceso a aseguramientos de vejigas o el muestreo de oportunidad de despojos o cadáveres de totoaba en playas.

Según registros no oficiales, entre 2011 y 2022 se aseguraron aproximadamente 30,600 vejigas natatorias de totoaba (ver Base de Datos – Aseguramientos), de las cuales solo logramos gestionar acceso a datos morfométricos y muestras de tejido para el 7-8% de ellas. La incorporación de 2,970 nuevos registros obtenidos de 2019 a 2022, como parte de este proyecto, permitió construir y depurar una base de datos actualmente conformada por 6,368 registros (4,892 datos morfométricos y 4,088 muestras de tejido). Esta base representa el conjunto de datos de mayor cobertura temporal (1995-2022) y con el mayor tamaño de muestra analizado hasta ahora para la especie (**Tablas III y IV**).

La base está integrada por varias tablas con información detallada sobre los aseguramientos de tráfico ilegal de la especie, la colección de muestras, los registros morfométricos y cálculos de edad, así como por las secuencias de los haplotipos mitocondriales y los genotipos multilocus con 24 marcadores microsatélites de individuos de la población silvestre y los reproductores de las UMA de crianza y reproducción de totoaba (archivos adjuntos en formato Excel).

La caracterización genética de los lotes de parentales activos de cada UMA, en apego a lo que exige la NOM-169-SEMARNAT-2018, permitirá la comparación directa de cualquier muestra de totoaba, tanto en organismos silvestres como a lo largo de la cadena de comercialización de organismos producidos en cautiverio, asignándola o excluyéndola como recaptura genética. Esto, en conjunto con la información complementaria de las muestras o ejemplares (localidad, longitud, peso, edad, sexo, etc.), dará lugar a evaluaciones cada vez más completas sobre el desempeño de los individuos liberados (supervivencia, tasa de crecimiento, estado general de salud, madurez gonadal, etc.) y de sus movimientos. Toda esta información es indispensable para poder dar seguimiento y evaluar el impacto de un programa de repoblamiento o suplementación (Strøttrup y Sparrevohn 2007; Lorenzen et al. 2010, 2013), pero también representan una herramienta poderosa para dar trazabilidad a la producción comercial y apoyar a las autoridades con la aplicación de ley.

Estructura de tallas y edades de la población

La distribución de frecuencia de las clases de talla y edad fueron unimodales y relativamente continuas, lo que refleja que todos los grupos de tallas y edades estuvieron bien representados en la muestra (**Figuras 5 y 10**). Cuando cierta talla o grupo de edad es poco frecuente en la población, esto se puede atribuir a problemas en el reclutamiento de una de las cohortes generacionales o bien a la extracción de una proporción importante de ese grupo en particular. Por otro lado, no se encontró evidencia de cambios temporales en la estructura de tallas y edades, al menos durante la última década (**Figuras 6 y 11**).

Al comparar la talla promedio de las totoabas capturadas a lo largo del periodo 1995-2022 (1,112 mm), esta fue muy similar a la reportada para el periodo 1954-1955 (1,241 mm; Berdegué 1955) y en otros estudios recientes realizados para los periodos 2010-2011 (1,187 mm; De Anda et al. 2013) y 2010-2014 (Rodríguez-García et al. 2020). Sin embargo, las tallas reportadas en 1963 (1,430 mm; Arvizu y Chávez), para el periodo 1983-1993 (1,503 mm; Pedrín-Osuna et al. 2001) y 1986-1991 (1,473 mm; Román-Rodríguez y Hammann 1997) fueron mayores. Es importante resaltar que algunos de estos estudios reportan solo organismos adultos, por lo que la talla promedio de la población podría estar sobreestimada.

Independientemente de estas diferencias, los estudios más recientes concuerdan en que la población de totoaba presenta una estructura de tallas y edades continua, en la que siguen apareciendo individuos de hasta casi 2 metros y con edades mayores a los 20 años (De Anda et al. 2013, Enríquez-Paredes et al. 2015, Valenzuela-Quiñones et al. 2015, Cisneros-Mata 2020, Rodríguez-García 2020, Curiel-Bernal 2021). Tomando todo esto en cuenta, y a pesar de los niveles de captura ilegal, la población parece haberse mantenido demográficamente. Los resultados aquí obtenidos, al estar basados en un tamaño de muestra mucho mayor y que corresponde principalmente a la última década, no solo refuerzan la idea de la estabilidad demográfica de la población de totoaba, sino que sugieren que el estado actual de conservación de la especie no se ha deteriorado.

Es importante resaltar que los parámetros de crecimiento individual de la ecuación de Von Bertalanffy con los que se estimaron las edades, difirieron considerablemente en relación con estudios previos de la población de totoaba. La curva de crecimiento individual con la que se calculó la edad (**Figura 9**), sugiere una velocidad de crecimiento menor a la que todos los estudios previos de totoaba han reportado (Román-Rodríguez y Hammann 1997, Cisneros-Mata 1995, Pedrín -Osuna et al. 2001, Rodríguez-García et al. 2020) y por lo tanto una edad promedio mayor (8.3 años).

La extrapolación de la longitud total a partir de las medidas de las vejigas, y que fue la base del cálculo de la edad, pudiera haber sido una fuente de sesgo. Curiel-Bernal y colaboradores (2021) resaltan el hecho de que el intervalo de tallas y el tamaño de la muestra influye de manera importante en la determinación de las clases de edad. La selectividad de las artes de pesca, así como el hecho de que, para cada grupo de edad los organismos con la mayor tasa de crecimiento tendrán mayor probabilidad de ser capturados, introducen un sesgo en los modelos. Una sobrerrepresentación de individuos jóvenes en la muestra introduciría un sesgo negativo en la estimación de la longitud infinita (L_{∞}), mientras que considerar solamente los individuos de mayor edad impactaría de forma inversa al parámetro de crecimiento.

La variabilidad individual de la longitud por clase de edad existe de forma natural en cualquier población (Schnute 1980), pero L_{∞} representa la talla promedio que los individuos de una población podrían alcanzar hasta tener una edad muy avanzada (de hecho, infinita). La variabilidad tan amplia de tallas que puede observarse en totoaba dentro de cada grupo de edad, particularmente durante los primeros años de vida, muy probablemente esté asociada a la variación ambiental y la disponibilidad de alimento en sus áreas de crianza (Cisneros-Mata 2020). Sin embargo, al alcanzar su talla máxima y en ausencia de pesca, lo que se esperaría observar en los individuos más viejos sería una amplia variabilidad en la edad, pero uniformidad en las tallas.

Por otro lado, en los análisis de los otolitos que se llevaron a cabo con las muestras obtenidas de la pesca incidental y los despojos de la captura ilegal, se incluyeron algunos otolitos de edad mínima conocida (decesos en UMA) con la finalidad de contar con una calibración para la relación edad-talla. Aunque la mayoría de las lecturas fueron congruentes con las edades conocidas y algunas subestimaron la edad por uno o dos años, la edad-talla mínima fue de 0.5 años – 270 mm y la máxima de 23 años – 1,894 mm. Desconocemos si esto pueda ser efecto de las condiciones en las que se les mantiene en cautiverio, no les falta alimento y la variabilidad de su ambiente, pese a que se simulan las condiciones estacionales de luz y temperatura de su hábitat natural, es relativamente estable. Los reproductores de 7- 8 años miden en promedio 1.1 m y pesan aproximadamente 12 kg, mientras que hembras con edades de entre 19 y 20 años miden 1.6 -1.7 m y pesan entre 50 y 60 kg. Si a estos datos les sumamos el hecho de que en la población silvestre existen individuos con vejigas de hasta 65 cm y de casi 1.7 kg ($\sim 1,940$ mm), usar una L_{∞} por debajo de los 1,700 mm parece poco realista.

Por último, solo en un par de las recapturas genéticas reportadas en el estudio se presentaron inconsistencias en la estimación de la cohorte generacional y la fecha de alguna liberación. Por ejemplo, la estimación de la cohorte generacional para dos de las recapturas de EOF indicó que los individuos

nacieron y fueron liberados en 2014, cuando la primera liberación de alevines de esta UMA fue en 2015. Al no contar con el dato preciso de la edad a la que fueron liberados los organismos, reconocemos que es posible que los parámetros de crecimiento que se emplearon para la estimación de la edad podrían estar sobreestimados por un año la edad.

Un sesgo en el cálculo de la edad y, por ende, en la estructura de edades de la población, desplazaría el promedio de edad, pero manteniendo la distribución continua y unimodal. Una distribución trunca o con múltiples modas, como la reportada tanto por Molina y colaboradores (1988) como por Pedrín-Osuna (2001) para el periodo 1983-1993 en la población de totoaba, es característica de sobreexplotación. Al final, como acertadamente lo indican Curiel-Bernal y colaboradores (2021), se requerirá de estudios adicionales que permitan entender la influencia del muestreo en las estimaciones de los parámetros de crecimiento. Los análisis de recapturas genéticas provenientes de las UMA pueden ser de gran valor en este sentido, más aún cuando se cuenta con la información detallada sobre los lotes parentales (biometrías, fechas de ingreso, periodos activos de reproducción, fechas de deceso y, en su caso, los otolitos).

Diversidad genética de la población silvestre

Pese al endemismo restringido (Cisneros-Mata et al. 1997) y la condición panmíctica de su población (Valenzuela-Quiñonez et al. 2016), los niveles de diversidad genética mitocondrial y nuclear que se encontraron en totoaba se encuentran entre los más altos reportados para la Familia Scianidae (ver **Anexo IV**). Estos valores fueron considerablemente mayores a los reportados previamente para la especie (Valenzuela-Quiñonez et al. 2014, 2016) y, aunque estas diferencias pudieran estar asociadas al tamaño de muestra empleado, la tasa de encuentro de haplotipos y alelos microsatélites mostraron un comportamiento asintótico que permite inferir que la mayor parte de las variantes genéticas presentes en la población estuvieron representadas en la muestra (**Figuras 13 y 14**). Con base en esta representatividad, es muy probable que el número tan alto de haplotipos y alelos microsatélites observado sea reflejo de una población con un tamaño suficientemente grande para haber preservado este número de variantes a lo largo de su historia evolutiva (**Tabla V y VI**).

De acuerdo con Grant y Bowen (1998), la mayoría de los peces marinos exhiben niveles bajos de divergencia entre los haplotipos de ADNmt en comparación con la diferenciación observada en otros taxones. Lo anterior, podría estar asociado a una separación rápida de los linajes debido a eventos

diferenciales de reclutamiento, cuellos de botella demográficos y/o barridos selectivos seguidos de una expansión demográfica. Estos autores agrupan a las poblaciones de peces marinos en categorías basadas en combinaciones de valores de diversidad haplotípica (h) y nucleotídica (π_n), mismas que se asocian a distintos escenarios demográficos. Tomando como referencia otras especies (ver Anexo IV) totoaba presenta valores relativamente altos de h y π_n que corresponderían a población demográficamente estable con una historia evolutiva larga, tal y como lo describe la topología de la red de haplotipos (**Figura 12**); una red con muchos haplotipos, sin dominancia clara de uno de ellos y sin polarización.

Por su parte, el número de alelos microsatélites observados en relación con el intervalo alélico (**Tabla VI**), también es indicador de que no se han perdido alelos a causa de algún evento de fragmentación, reducción del tamaño poblacional o un barrido selectivo.

Diversidad genética en las UMA

Como era de esperarse, la diversidad genética dentro de las UMA fue considerablemente menor que en la población silvestre (**Tabla V y VI**). Al estar conformadas por un número limitado de individuos, tan solo una porción del total de las variantes disponibles en la población silvestres estuvo representada en las UMA; estas representaron en promedio el 18% de los haplotipos mitocondriales y entre 50%-70% de los alelos microsatélites presentes en su hábitat natural.

En este sentido, la diversidad genética en las UMA se encontró estrechamente ligada al número de reproductores y al origen de estos (**Figura 16, Tabla VII**). Los grupos de reproductores de origen silvestre presentaron más diversidad y menores coeficientes de endogamia que los reproductores de primera (F1) o segunda generación (F2). Aunque todas las UMA tienen lotes de reproductores de reserva F2, en algunos casos estos aún no se encuentran activos y no se han dado de alta ante la DGVS. Por lo tanto, muchos de ellos no han sido genotipificados.

La caracterización genética de los lotes de reproductores de las UMA permitió evidenciar que, aunque no se han diferenciado de forma significativa con respecto a la población silvestre, existen diferencias importantes entre ellas. Estas diferencias, además de estar asociadas con el escaso número de generaciones que se han mantenido en cautiverio, pueden también explicarse con base en el muestreo aleatorio de variantes silvestres que se llevaron a cautiverio; comparten todas sus variantes genéticas con población silvestre, pero solo algunas de las variantes más frecuentes se comparten entre las UMA.

Estas diferencias se magnificarán conforme se incrementa el número de generaciones criadas en cautiverio y podrían derivar en líneas domesticadas con diferencias marcadas con respecto a la variedad silvestre. Por ejemplo, el grupo de reproductores más divergente con respecto a la población silvestre y con mayor coeficiente de endogamia fue el grupo F1 de la UBP-UABC (ver **Figura 16, Tabla VII**), el cual está conformado por prole de los primeros 10 reproductores que se llevaron a cautiverio en 1995-1996 (True et al. 1997), los cuales fallecieron en 2009. Ese grupo F1, conformado por hermanos completos o medios hermanos, tienen una marcada diferenciación genética con respecto a los 35 reproductores silvestres que ingresaron a la UBP-UABC en 2005 (True 2012).

Cambios en la diversidad genética de la población silvestre

Al parecer, ni la captura ilegal ni las liberaciones experimentales de alevines producidos en cautiverio han tenido un impacto significativo en los niveles de diversidad genética de la población silvestre; no se detectaron diferencias significativas en la diversidad genética entre temporadas o entre cohortes generacionales (**Figuras 18 y 19**). Esto da soporte a la idea de que la población silvestre de totoaba, pese a que pudo haber disminuido por diversos factores antropogénicos (Cisneros-Mata et al. 1995), no se encuentra comprometida en términos de su potencial evolutivo al no haber perdido diversidad genética (Valenzuela-Quiñonez et al. 2014). Sin embargo, debe resaltarse que la historia de vida de esta especie, particularmente su comportamiento reproductivo gregario y migratorio (Cisneros-Mata et al. 1995), la hace extremadamente vulnerable a la sobrepesca.

Es importante resaltar que, a pesar de que el número de muestras analizadas fue considerablemente grande, 30% de los haplotipos mitocondriales del registro histórico de la población de totoaba no se han observado en años recientes (**Figura 17**). Al ser linajes que ocurren en frecuencias muy bajas, su ausencia no se refleja en diferencias significativas o una pérdida de diversidad entre temporadas o cohortes generacionales. No obstante, deberá ponerse atención a este aspecto en futuros muestreos ya que esto también podría ser reflejo de un incremento en la captura ilegal.

Tomando en cuenta que los alevines producidos en cautiverio provienen de un grupo de reproductores en los que solo se encuentra representada una porción de las variantes genéticas de la población silvestre, el hecho de que no se haya evidenciado una reducción en los niveles de diversidad genética no es motivo suficiente para considerar que las liberaciones tienen un impacto positivo y justificar su pertinencia. En conjunto, las UMA han liberado, intencional o incidentalmente, aproximadamente 618 mil alevines desde

1997 (**Tabla I, Figura 16**). El que no se detectaran cambios en la diversidad genética puede deberse a que los esfuerzos de suplementación estén incorporando de forma efectiva lotes de individuos a la población, pero con una composición genética similar a la de la población silvestre, o bien, a que el impacto de las liberaciones sea mínimo o nulo en el reclutamiento de individuos a la población, quizá el número de alevines liberados sea insignificante en relación con el tamaño de la población, o bien, que los alevines criados en cautiverio no sobreviva en el hábitat natural de la especie.

Aunque no se cuenta con información detallada sobre la composición genética de los lotes liberados por cada UMA, por lo general la producción en cautiverio se soporta en pocos individuos (1 a 3 hembras y 1 a 4 machos). Esto podría representar un factor de riesgo por el hecho de que se libera una gran cantidad de individuos que son hermanos completos y que, de sobrevivir en una proporción alta, impactarían negativamente a la población silvestre al disminuir su diversidad genética. No obstante, al menos por el momento, el hecho de que no se haya encontrado evidencia de un tamaño efectivo poblacional reducido o cambios en los niveles de diversidad genética sugiere que las liberaciones no tienen un impacto negativo (**Figura 20**).

Parentesco y asignación parental

La detección de las recapturas genéticas, y de la inferencia que en ellas se sustenta, depende en gran medida del poder de los marcadores genéticos empleados, de los protocolos de aseguramiento y control de calidad para reducir al mínimo los falsos positivos, y de la asignación correcta a la cohorte generacional.

En conjunto, la probabilidad de identidad tan baja (1 en 1,700 millones de individuos) y la probabilidad tan alta de exclusión de paternidad (99.99%) sustentaron y validaron el uso del panel de marcadores microsatélites para dar trazabilidad genética a la producción en cautiverio, tanto para fines comerciales (mercado legal) como de conservación (seguimiento en vida libre). Sin embargo, para ello es necesario contar con una muestra con suficiente cantidad y calidad de ADN; las muestras muy degradadas o contaminadas, generan genotipos incompletos o con baja señal que, al ser excluidas en análisis subsiguientes, podrían representar una recaptura que no será detectada.

La mayoría de los microsatélites de la NOM-169-SEMARNAT-2018 mostraron un buen desempeño y suficiente poder informativo para detectar las recapturas potenciales; incluso cuando se usó solo el panel reducido de 6 microsatélites (**Tabla VIII**). Sin embargo, a lo largo del proceso de control de calidad, se detectó que el análisis de fragmentos de algunos de los loci presentó inconsistencias en la movilidad

electroforética entre laboratorios (cambios en el tamaño de alelo). Sin embargo, la inclusión rutinaria de controles positivos y réplicas permitió detectar y resolver la mayoría de estos problemas.

En conjunto con los haplotipos mitocondriales, los microsatélites evidenciaron una diferenciación clara entre UMA y permitieron la asignación a los lotes parentales sin ambigüedades. La asignación del 100% de los lotes de progenie a los lotes de reproductores activos, la identificación de muestras duplicadas en los muestreos de parentales, y el empate perfecto entre una muestra obtenida de un cadáver de totoaba varado y una vejiga asegurada meses después, representan ejemplos claros de que la identificación de recapturas es sumamente confiable.

El coeficiente de parentesco promedio en la población silvestre fue muy bajo, al igual que al calcularlo de forma independiente para los periodos 2001-2012, 2013-2018 y 2019-2022 (**Figura 23**). Estos valores tan reducidos aportan evidencia adicional que sugiere que el tamaño de la población de totoaba es suficientemente grande para mantener la diversidad genética a largo plazo, que la endogamia no es un factor de preocupación para la especie, y de que no se han presentado reducciones en los niveles de diversidad genética.

Los niveles de parentesco entre los lotes de parentales de las UMA fueron congruentes con el nivel de diversidad genética presente en cada uno (**Tabla VIII**). Los valores más altos de parentesco se presentaron en el grupo de reproductores F1 de la UBP-UABC, los cuales exhibieron el mayor coeficiente de endogamia y que correspondió con los valores típicos entre hermanos completos (**Figura 23**). Los lotes parentales de origen silvestre exhibieron niveles bajos de parentesco en las tres UMA, similares a los de presentes en la población silvestre. Como se mencionó anteriormente, aunque todas las UMA de reproducción y crianza de la especie mantienen una reserva de reproductores de segunda generación (F2), que aún no han sido genotipificados porque no se han registrado como reproductores activos.

Recapturas genéticas

En conjunto, las UMA de Reproducción y Crianza de totoaba han liberado poco más de 618 mil alevines al Golfo de California y solo se han registrado 15 recapturas (7 individuos jóvenes y 8 adultos), todas ellas genéticas. Hasta la fecha, no se ha recuperado ningún individuo con marcaje de tipo elastómero en la lengua, que fue el método de marcaje empleado para las liberaciones realizadas entre 1997 y 2001. En otras palabras, solo 0.0011% de los ejemplares jóvenes capturados y 0.0013% de los adultos corresponden a liberaciones de las UMA. Estos resultados contrastan dramáticamente con los del programa de

suplementación de curvina blanca (*Atractoscion nobilis*) del Hubbs-Sea World Research Institute, en las costas de California, E.U.A. (Hervas et al. 2010). Este programa ha liberado cerca de 2.6 millones de individuos desde 1986 y sus resultados más recientes evidenciaron que un 46% de los individuos jóvenes y hasta un 30% de los adultos que provienen de la pesca comercial o deportiva de esta especie exhiben una huella genética de las unidades de producción en cautiverio, es decir, se produjeron en cautiverio (Batson 2022).

El hecho de que una proporción tan grande de individuos provengan de las unidades de producción en cautiverio podría representar un factor de riesgo para la diversidad genética de la población silvestre. Aunque la totoaba y la curvina blanca pertenecen a la misma familia de peces, sus programas de suplementación no son del todo comparables. Las curvinas blancas son de tallas menores y es más fácil manejar eventos de reproducción masal en el que se involucren a muchos individuos, lo que contrarresta de la endogamia. Por otro lado, los jóvenes de curvina Blanca se liberan a tallas mayores (>400 mm, lo que aumenta su probabilidad de supervivencia y, además, existe una pesca regulada de la especie que permite un muestreo extensivo en los puertos de arribo de la pesca comercial y deportiva, así como en los mercados locales (Hervas et al. 2010).

El número de recapturas genéticas correspondió a aquellas muestras de organismos de la población silvestre, que fueron asignadas a una pareja parental de alguna de las UMA a través de un análisis de paternidad. A partir del análisis de 3,665 muestras obtenidas entre 1995 y 2022, se identificaron 15 recapturas genéticas que representan individuos con edades de entre 2 y 12 años, capturados o asegurados en diferentes localidades o regiones del Golfo de California (**Tabla X**). Desafortunadamente, poco más del 50% de estas recapturas se identificaron en muestras de aseguramientos de la captura ilegal que no cuentan con información detallada sobre la localidad en la que se extrajeron. Por esta razón, cualquier interpretación sobre la abundancia relativa, la distribución y la sobrevivencia de los individuos liberados deberá ser tomada con reserva.

A pesar del número tan pequeño de recapturas de individuos liberados por las UMA, éstas aportan la primera evidencia de que algunos de los individuos liberados no solamente logran sobrevivir, sino que pueden alcanzar edades en las que podrían haberse integrado a la población reproductora (2-12 años).

Como era de esperarse, el número de recapturas fue mayor en la zona norte del Golfo de California, lo que coincide con principal zona de distribución histórica y las estimaciones de abundancia de la especie (Cisneros-Mata 2020). La distribución de la especie incluye la porción sur del golfo e incluso se ha

reportado fuera de éste (Juárez et al. 2016, Cisneros-Mata 2020), pero el equipo de pesca ribereña de Mulegé (B.C.S.) no logró capturar ninguna totoaba en la zona durante el periodo 2019-2021 (**Tabla XI**). Sin embargo, en los últimos dos años, la frecuencia con la que ha estado capturado la especie en la pesca recreativa de la región de la Bahía de La Paz, Puerto Escondido y Loreto, en Baja California Sur, ha aumentado considerablemente (<https://www.youtube.com/watch?v=TEJY565vkUk>).

Asimismo, aunque se logró identificar en las costas de Baja California una recaptura que fue liberada en Sonora, no se encontró evidencia de que los individuos que se liberan en Mulegé se muevan hacia el centro o norte del golfo o viceversa. Aunque algunos autores sugieren que la distribución de la población de totoaba se ha expandido, la mayoría de los individuos que se han reportado en el sur del golfo han sido animales jóvenes y pre-adultos (Rodríguez-García et al. 2020, Cisneros-Mata 2020). Si a estas evidencias le sumamos el hallazgo de que la única muestra analizada de la porción sur (pesca deportiva) resultó una recaptura confirmada de EOF con una edad de 6 años, quizá no sea adecuado hablar de una expansión en la distribución de la especie. La otra recaptura de EOF se identificó en un aseguramiento, por lo que se desconoce el sitio en donde se extrajo al individuo del que provino la vejiga natatoria analizada.

Entre las recapturas de UBP-UABC se identificó tanto progenie de parentales de origen silvestre (3 a 12 años), como progenie de una hembra de primera generación con machos de origen silvestre (3 a 6 años). Aunque el número de recapturas es limitado, este hallazgo sugiere que el desempeño de los reproductores (fertilidad y fecundidad) de primera generación y la supervivencia de su progenie (supervivencia, crecimiento, deformidades, etc.) en su hábitat natural no es diferente al que se obtiene de los reproductores de origen silvestre. Esto ya se había demostrado en condiciones de cautiverio (True 2012, Neyra-Flores 2016), pero es hasta ahora que se empiezan a obtener datos de organismos liberados a la población silvestre.

La distribución de las recapturas en el tiempo refleja el historial de liberaciones de las UMA (Figura 20); UABC comenzó sus liberaciones en 1997, mientras que CREMES y EOF lo hicieron en 2014 y 2015 respectivamente, por lo que los primeros organismos liberados por las dos últimas UMA alcanzaron apenas hace dos años la talla objetivo (>1 m) de la captura ilegal de totoaba. Es de esperarse que un mayor número de recapturas puedan ser identificadas en los aseguramientos recientes y que aún no han sido analizados.

Con la poca información disponible hasta ahora no es posible estimar la tasa de sobrevivencia de los alevines liberados. La pandemia por COVID-19 no permitió llevar a cabo el esquema de liberaciones

planeado y afectó la capacidad de operación de las UMA por las restricciones y medidas de distanciamiento social.

Dado que un mismo individuo del grupo de parentales de cada UMA se puede usar en años consecutivos o alternados, algunas de las recapturas exhibieron coeficientes de parentesco de hermanos completos o medios hermanos. No obstante, ninguno de ellos correspondió a la misma pareja de reproductores y a la misma cohorte generacional. Es decir, hasta ahora no se ha encontrado más de una recaptura que corresponda a un mismo desove (hermanos o medios hermanos de la misma edad). Esto podría estar asociado a una sobrevivencia mucho menor de los individuos producidos en cautiverio con respecto a los individuos silvestres, pero recordemos que menos del 0.5% de las relaciones de parentesco estimadas entre individuos silvestres correspondieron a hermanos completos o medios hermanos (**Figura 22**). El hecho de que un porcentaje muy bajo de los individuos de la población silvestre presenten relaciones de parentesco de primer orden, sugiere que, pese a que la especie presenta una fecundidad tan alta, una fracción mínima del desove de cada hembra alcanza la edad adulta.

Para poder confirmar estas ideas se requerirá de análisis más profundos de los niveles de parentesco de una cohorte en particular, donde la probabilidad de encontrar hermanos o medios hermanos estará en función de la intensidad del sesgo en el éxito reproductivo (Bravington et al., 2016).

Igualmente, las recapturas genéticas registradas durante el periodo 2019-2021 permitieron actualizar las estimaciones por captura-recaptura genética (Cerdeña-Balcázar 2016) y obtener una aproximación de la biomasa para este periodo. Para ello, se gestionó con DGVS información sobre el número de liberaciones involuntarias o escapes accidentales que ocurridos en las UMA desde que se instalaron. Estos escapes no representan un riesgo para la población silvestre de totoaba ya que, como lo indican los resultados aquí presentados, la diversidad genética de las UMA no resultó significativamente distinta a la de la población silvestre y las autorizaciones vigentes para las UMA de engorda solo existen dentro del área de distribución geográfica histórica de la especie. No obstante, éstas representan una fuente importante de sesgo en las estimaciones de captura-recaptura; el número de organismos liberados sería mayor al reportado en las liberaciones experimentales y, dependiendo de la edad promedio de los individuos de los escapes, la supervivencia puede ser diferente a la de los alevines recién ingresados a las granjas (Hervas et al. 2010, Drawbridge et al. 2021)

Esto podría explicarse por la ocurrencia de uno o la combinación de algunos de los siguientes escenarios:
i) la sobrevivencia de los alevines liberados es muy baja o nula, por lo que no impacta en los niveles de

diversidad genética; ii) la sobrevivencia es alta pero el tamaño de la población silvestre es tan grande que las liberaciones representan una fracción despreciable del total de individuos; y iii) la sobrevivencia es alta pero su desempeño reproductivo es inferior y no contribuyen aún en la formación de progenie en la población silvestre. El análisis de un mayor número de recapturas y su información morfométrica complementaria podría aportar evidencia que sustente o excluya alguno de estos escenarios.

Tamaño censal de la población

A pesar de que el número de recapturas que se encontró fue mínimo, fue posible calcular el tamaño de la población al momento de la liberación. Para ello fue necesario hacer uso de los datos de edad previamente estimados para cada ejemplar o vejiga natatoria. De esta forma, si un individuo identificado como recaptura genética fue capturado en 2020 y su edad estimada fue de 8 años, se consideró parte de la cohorte de 2012. Es decir, que correspondería a la producción en cautiverio de 2012 y fue liberado antes de cumplir un año.

Como se mencionó anteriormente, aunque las estimaciones de edad podrían estar un poco sesgadas, la mayoría de las recapturas coincidieron con el ciclo de producción correspondiente al año de su liberación, ya que fueron asignadas a una de las parejas de reproductores registrada en las bitácoras de manejo de parentales para el ciclo en cuestión.

Aunque las características del hábitat de los sitios de liberación difieren principalmente en la morfología de la playa y el régimen de mareas (ver Área de estudio), se desconoce si factores bióticos o abióticos propios de cada localidad (p.e. temperatura, salinidad, productividad, densidad de depredadores potenciales, edad, etc.), así como la distancia entre los sitios de liberación y recaptura, pudieran traducirse en una supervivencia diferencial de los individuos.

Para considerar la variación tan amplia entre las estimaciones de los distintos años, se decidió usar el promedio 750,235 alevines (C.V.=70) de 4 meses como el valor base con el que se llevaron a cabo la serie de simulaciones de Monte Carlo y la reconstrucción de la tabla de vida de la especie (ver **Tabla XII**). El producto de los valores tomados al azar a partir de las distribuciones de frecuencia para la tasa de mortalidad, fertilidad, proporción de sexos y peso promedio resultó en una estructura de edades teórica que sugirió que la población está conformada aproximadamente 94,250 individuos adultos de 4 años o más que, al contribuir diferencialmente al desove, en función de la edad y el peso total, podrían producir 125,800 millones de huevos (ver **Anexo II**).

Si se reconstruye la tabla de vida usando como punto de partida esa cantidad de huevos, el grupo de edad de 4 meses correspondería aproximadamente a 785,700 alevines (C.V.= 0.64) y serían muy pocos los individuos que alcanzarían los 30 años, que corresponde a la edad máxima reportada en totoaba (Ainis et al. 2021). Una población así constituida podría mantener relativamente estables las frecuencias de cada grupo de edad y que, transformadas a biomasa, representarían 1,511 toneladas (C.V.=0.52) de individuos de entre 4 y 30 años en vida silvestre (**Figura 26**; ver sección “Estado de conservación del recurso y el papel de las liberaciones: *Estado actual de la población silvestre de Totoaba*”). Este ejercicio da soporte adicional a la idea de que la población se ha mantenido demográficamente estable, con una distribución continua de tallas y edades, así como con bajos niveles de parentesco que son reflejo de una mortalidad muy alta en las primeras etapas de desarrollo. Adicionalmente, la mortalidad natural calculada a partir de las simulaciones demográficas ($M=0.26$) resultó consistente con las que se han reportado en estudios previos en la especie (Cisneros-Mata et al. 1995, Valenzuela-Quiñonez et al. 2015).

Resulta interesante que un escenario como el aquí planteado mantenga congruencia con el conocimiento que se tiene sobre la historia de vida de la especie y algunas estimaciones previas de su abundancia relativa. Por ejemplo, Valdéz-Muñoz y colaboradores (2010) estimaron la abundancia de juveniles (4 – 10 meses) entre 6 y 34 individuos/km² en la región de la Reserva de la Biosfera de Alto Golfo y Delta del Río Colorado; si se extrapola esta densidad al área marina de esta reserva (9,200 km²), la abundancia resultante sería de entre 55,000 y 312,000 alevines, mientras que la simulación demográfica aquí realizada indicó 117,800 alevines. Por otra parte, Bobadilla y colaboradores (2011) calcularon que aproximadamente entre 11,000 y 16,000 juveniles de totoaba con edades de entre 1 y 2 años mueren anualmente a causa de las redes de arrastre de camarón en la región del Alto Golfo.

Finalmente, Garcés-Rodríguez y colaboradores (2018) encontraron que tan solo el 1.5% de las larvas de sciánidos del Alto Golfo corresponden a totoaba, mientras que el resto pertenece principalmente a curvina golfina (*Cynoscion othonopterus*) y chano norteño (*Micropogonias megalops*), las cuales se pescan comercialmente en la región del Alto Golfo de California y cuya biomasa se estima en 20,000 y 14,000 toneladas, respectivamente (Enciso 2014, Urías-Sotomayor et al. 2022). En este sentido, no resulta lógico que la biomasa disponible de totoaba, cuya abundancia larval es mucho menor a la de la curvina golfina y el chano norteño otras, sea mayor que la de estas dos especies, como lo sugiere el estudio el estudio más reciente de INAPESCA (Cisneros-Mata 2020).

Tamaño efectivo de la población

La evaluación del tamaño efectivo poblacional es relevante para el estudio de las poblaciones y representa el número de individuos que explican los niveles observados de variabilidad genética. Regula la tasa de pérdida de diversidad y proporciona información sobre el riesgo de extinción y del potencial adaptativo a largo plazo (Frankham 2005, Charlesworth 2009). Si se cuenta con muestreos a una escala temporal, los programas de monitoreo genético a largo plazo pueden proporcionar información sobre el estado de conservación de la población y de cómo esta responde a la presión de la pesca, alteraciones en el hábitat, e incluso a la suplementación con individuos producidos en cautiverio.

Las simulaciones coalescentes de los escenarios demográficos contra los que se contrastaron los niveles de diversidad genética presentes en la población silvestre de totoaba resultaron en un par de escenarios discrepantes (**Tabla XIII, Anexo III**). La diversidad genética mitocondrial sustentó un escenario de expansión demográfica súbita, mientras que los microsatélites dieron mayor soporte a un escenario de estabilidad demográfica. Pese a esta incongruencia, ninguna de las simulaciones resultó en un escenario de reducción poblacional.

Dado que el tamaño efectivo del genoma mitocondrial es cuatro veces menor con respecto al genoma nuclear, este es más sensible a eventos de cuello de botella poblacionales (Hare et al. 2011). Además, la falta combinada de histonas protectoras, la generación de radicales libres en la membrana interna de la mitocondria y los mecanismos de reparación limitados, hacen a este ADN particularmente susceptible al daño y tiene una tasa de mutación estimada entre 10 y 20 veces mayor que la del ADN nuclear (Brown et al. 1979). En otras palabras, acumula variación genética a un ritmo mucho mayor que los microsatélites. Esto podría explicar el hecho de que mientras la diversidad nuclear se ha mantenido estable, la diversidad mitocondrial haya aumentado.

El tamaño efectivo de la población de totoaba estimado con los datos de microsatélites resultó 2.5 veces mayor que el estimado con los haplotipos mitocondriales ($N_e = 16,400$ vs $N_e = 6,490$; **Tabla XIII**). El tamaño efectivo mitocondrial refleja el número de hembras reproductoras, mientras que el tamaño efectivo nuclear es reflejo del número total de reproductores, lo que puede explicar la diferencia observada. Sin embargo, nuestra estimación fue 6 veces mayor a la de un estudio realizado con muestras del periodo 2010-2011 ($N_e = 2,680$; Valenzuela-Quiñonez et al. 2014).

En una población ideal, el número de individuos reproductores es igual al número total de individuos (Kimura y Otha 1969). Esto rara vez ocurre en la naturaleza, pues en una población idealizada el

apareamiento debe ser completamente aleatorio, cada nueva generación nace de forma simultánea, el tamaño de la población permanece constante y no hay varianza en el éxito reproductivo (cada padre produce el mismo número de hijos). Por lo general, el tamaño censal (N_c) es mayor que el tamaño efectivo poblacional (N_e), pero en el contexto de la conservación la evaluación del tamaño mínimo viable de una población usa la regla 50/500 como umbral (Franklin 1980). Esta regla ha sido adoptada por la IUCN como criterio de evaluación del estado de conservación de especies en riesgo, aunque recientemente se ha recomendado un ajuste a 100/1,000 (Frankham et al. 2014). De acuerdo con estas reglas, un tamaño mínimo de 50 a 100 individuos evitaría los efectos nocivos de la depresión por endogamia, mientras que de 500 a 1,000 individuos retendrían la variación genética adaptativa para contar con potencial evolutivo a largo plazo (Lynch y Lande 1998, Frankham et al. 2014). En este sentido, y bajo el supuesto de que las condiciones ambientales del Golfo de California no cambiarán de manera importante, el tamaño efectivo actual de la población de totoaba puede considerarse lo suficientemente grande para asegurar su persistencia tanto a corto como a largo plazo.

Finalmente, la estabilidad de los niveles de diversidad genética y la señal histórica de expansión demográfica sugieren que la población silvestre de totoaba no se ha visto afectada de forma negativa por la actividad antropogénica. La escala temporal de los escenarios demográficos más plausibles, que se estimó entre 825 y 1,500 años atrás (ver **Tabla XIII**), queda fuera de la ventana de tiempo en la que estarían enmarcadas la sobrepesca y otros factores (como la captura incidental de juveniles y la falta de agua dulce debida al represamiento del Río Colorado; ver siguiente sección).

La presencia de otolitos de varias especies de sciánidos, es común en los concheros de la región del Alto Golfo de California de hace 6,500 y 6,000 años, periodo para el que ya se habían estabilizado los niveles de mar después del último máximo glacial (Mitchell et al. 2015, Ainis et al. 2021). Estos concheros aportan evidencia de que la totoaba y otras especies, como el chano norteño (*Micropogonias megalops*), la curvina golfina (*Cynoscion othonopterus*), la curvina boca naranja (*Cynoscion xanthulus* y otras curvinas eran aprovechadas por los antiguos pobladores del Alto Golfo y que han usado este hábitat desde entonces (Mitchell et al. 2015).

Desde el Holoceno medio (~7,500 años atrás), la mayor variabilidad climática interanual en el Golfo de California ha estado dominada por eventos El Niño-Oscilación del Sur (ENOS; Páez-Osuna et al. 2016). Sin embargo, de acuerdo con algunos estudios paleo-climáticos, hace entre 7,000 y 3,000 años el clima de la región era cálido y con menor productividad (Douglas et al. 2001), y no fue sino hasta hace 2,800 años que se establecieron las condiciones oceanográficas actuales que hacen de del golfo un sistema

sumamente productivo (Barron et al. 2004). Bajo estas condiciones de mayor productividad, es probable que las poblaciones de estas y otras especies aumentaran de tamaño, como lo sugiere el escenario demográfico con el mejor ajuste a los niveles de diversidad genética observada en la población de totoaba (ver **Tabla XIII** y **Anexo III**).

Estado de conservación del recurso y el papel de las liberaciones

Estado actual de la población silvestre de Totoaba

Durante más de 40 años, la totoaba sostuvo una pesquería importante, con un máximo histórico de capturas de más de 2,100 t anuales para la década de 1940 que aparentemente llevó al colapso a la pesquería, con menos de 58 t capturadas anuales para la década de 1970 (Rosales-Juárez y Ramírez-González 1987), y a que se prohibiera su captura en 1975. Durante los años siguientes, diversos estudios se enfocaron en evaluar los factores que redujeron la abundancia de la especie y plantear estrategias para su recuperación y conservación. Se consideró que la falta de recuperación del recurso estaba limitada por: i) la pesca incidental de los juveniles en las redes de arrastre camaroneras, ii) la alteración del hábitat ocasionado por el represamiento del Río Colorado y, iii) la persistencia de captura clandestina pese a la implementación de la veda permanente (Cisneros-Mata et al. 1995). Actualmente, es este último aspecto el que genera la mayor preocupación por el recurso, debido a que durante la última década se dio un crecimiento exponencial en la captura ilegal de la especie (EIA 2016, 2017, 2022; C4ADS 2017).

El argumento de que la reproducción y la crianza de la totoaba, así como en otras especies, era dependiente de las aguas salobres y de la condición estuarina del Alto Golfo (Berdegué 1955), y que de hecho fue lo que sustentó que la totoaba ingresara a la *Endangered Species Act* de los Estados Unidos, se había aceptado como válido hasta hace poco. Esta idea respecto a que la condición estuarina de la región cambió radicalmente debido al represamiento del agua salobre que llegaba al Delta de Río Colorado, disminuyendo la productividad primaria y alterando el ecosistema por completo (Aragón-Noriega y Calderón-Aguilera 2000, Lau y Jacobs 2017, Manjarrez-Bringas et al. 2018) ha sido desestimada con evidencias más recientes (Brusca et al. 2017, Brusca 2018, Rojas-Bracho et al. 2019). Sin embargo, dejando a un lado esta controversia, lo que es un hecho es que la totoaba sigue usando el Delta del Río Colorado como zona de desove y crianza (Valdez-Muñoz et al. 2010, Garcés-Rodríguez et al. 2018, Cisneros-Mata et al. 2020) y, como se discute enseguida, no existe evidencia de que la especie haya experimentado cambios en el uso del hábitat o algún cuello de botella a la escala temporal antropogénica.

Lamentablemente, la evidencia más tangible de que la población de totoaba no fue afectada de manera importante por la falta de agua del Río Colorado y de que su abundancia no es baja, es la captura ilegal sostenida que se ha registrado desde 2013 (EIA 2016, 2017; C4ADS 2017).

En lo que respecta al argumento de que la población de totoaba fue llevada al borde de la extinción a causa de la sobreexplotación, ya sea como pesquería dirigida o incidental, es evidente que muchas poblaciones de peces comerciales han experimentado drásticos descensos poblacionales (Costello et al. 2012). Sin embargo, además del efecto directo sobre la disponibilidad de los recursos pesqueros, la sobreexplotación puede alterar la composición y variabilidad genética de las poblaciones naturales (Larsson et al. 2009), incrementando el riesgo de extinción (Niwa et al. 2017). Si bien la magnitud de los efectos que la sobrepesca puede tener sobre los niveles de diversidad genética no ha sido suficientemente estudiada, se ha demostrado que un colapso pesquero no necesariamente conlleva a la reducción de la variabilidad genética (Valenzuela-Quiñonez et al. 2014, Arce-Valdéz 2018, Soto-Rodríguez 2021). Los niveles elevados de diversidad genética encontrados en la población silvestre de totoaba (**Tablas V y VI**) y su tamaño efectivo poblacional (**Tabla XIII**), coinciden con los de estudios previos y no aportan evidencia de que la sobrepesca haya provocado un colapso reciente en la población (Enríquez-Paredes et al. 2008, 2015; Valenzuela-Quiñones et al. 2014, 2016, Cerda-Balcázar 2018).

Con respecto a la estimación de biomasa de la población de totoaba, existen diferencias entre los distintos estudios. Lecari y Chávez (2007) llevaron a cabo una simulación con datos de captura y esfuerzo pesquero, con la cual sugieren que para 1974 la biomasa no sobrepasaba las 700 t, mientras que Molina-Valdéz y colaboradores (1988) estimaron una biomasa disponible anual de 2,572 t con base en un análisis de cohortes por tallas de captura usando datos de 1985. Por otro lado, tanto Enríquez-Paredes y colaboradores (2015) como Cerda-Balcázar (2018) obtuvieron una estimación de biomasa de entre 1,100 y 1,500 t anuales con base en una aproximación por captura-recaptura genética para el periodo 2001-2007. Estos números son congruentes y muy similares a los obtenidos para el periodo 1997-2021 (1,511 toneladas, C.V.=0.56) en el presente trabajo, pero contrastan de manera importante con los estimados mediante el uso de modelos tróficos y biomasa dinámica para 2014 (27,000 -37,000 t; Ruiz-Barreiro 2019), así como con los reportados recientemente por INAPESCA con base en una estimación por eco-integración para el periodo 2017-2018 (19,000 - 36,000 t; Cisneros-Mata et al. 2020). Independientemente de estas diferencias, y a pesar de que las biomásas estimadas difieren al menos en un orden de magnitud, la intensidad con la que se ha seguido realizando la captura ilegal de totoaba (EIA 2016, Cisneros-Mata et al.

2020) y la cantidad de variantes genéticas presentes en la población silvestre (**Tablas V y VI, Figura 17**) son indicadores claros de que el recurso no es escaso.

En resumen, la información generada en este estudio sobre la población de totoaba, en conjunto con la de estudios previos, sustenta la propuesta de cambio de categoría de la especie en la NOM-059-SEMARNAT-2010, de “En Peligro de Extinción” a “Amenazada” que presentó recientemente el INAPESCA (Cisneros-Mata et al. 2020). De hecho, para la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, totoaba aparece en sus registros como especie “vulnerable” y no como “en peligro crítico” desde 2021, por lo que las autoridades ambientales de nuestro país seguramente tendrán que llevar a cabo la revisión correspondiente sobre el estado de conservación de este recurso.

Poblaciones de totoaba mantenidas en cautiverio: UMA

Como ya se mencionó, el desarrollo de reproducción en cautiverio surge del compromiso del sector académico y las autoridades ambientales por la conservación de una especie a la que se le considera en peligro de extinción (NOM-059-SEMARNAT-2010). De este proceso, en el que la UBP-UABC logró cerrar su ciclo de vida en cautiverio, emulando las condiciones ambientales de su hábitat natural e induciendo el desove, se obtuvieron los primeros alevines destinados al repoblamiento. Al ir desarrollando y mejorando los procesos, las observaciones y primeros estudios sobre la fertilidad, crecimiento y sobrevivencia de la especie, se vislumbró el potencial de la totoaba para la acuicultura (True 2012).

Actualmente dos instituciones públicas, la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) y el Centro Reproductor de Especies Marinas del Estado de Sonora (CREMES), así como la empresa privada Earth Ocean Farms S de RL de CV, están registradas y operan como UMA de reproducción y crianza de totoaba. De forma paralela a sus actividades comerciales, y manteniendo su compromiso con la conservación, las UMA han liberado de forma experimental más de 500 mil juveniles de totoaba entre 1997 y 2022. A este número es necesario agregar 118 mil que representan escapes involuntarios de las UMA de engorda.

La estrategia de liberación de alevines hacia la población silvestre se planteó inicialmente con el objetivo de coadyuvar a la recuperación de la especie, reduciendo el riesgo de extinción, pero también con el objetivo de recuperar información que permitiera evaluar el estado de la población silvestre. Para ello se implementó un sistema de marcaje físico para los alevines destinados a las liberaciones (elastómeros de color en la lengua) y se publicó infografía para que las comunidades pesqueras cooperaran a recuperar información de los organismos liberados. Sin embargo, hasta la fecha, no se ha logrado recuperar ningún

individuo marcado con elastómero. Muy probablemente esta información se deba, en parte, a la falta de un programa formal de seguimiento y evaluación de las liberaciones, pero también al hecho de que, al tratarse de una especie protegida, los pescadores que llegaban a capturar incidentalmente alguna totoaba preferían no reportar si estas contaban o no con la marca física, evitando el riesgo de ser sancionados por las autoridades.

No fue sino hasta el momento en que la producción de alevines en las UMA incrementó sustancialmente, en respuesta al interés comercial por la especie y el desarrollo de las unidades de engorda de totoaba, que se planteó la necesidad de contar con un sistema de marcaje más eficiente. Para ello se seleccionó un conjunto de microsatélites que, una vez que se había optimizado y validado para el seguimiento de la población silvestre, se adaptó para cumplir con un segundo objetivo, garantizar la trazabilidad de la totoaba que se produce en cautiverio, y que puede ser comercializada de forma legal, para distinguirla de la captura ilegal y desalentar el tráfico ilegal (NOM-169-SEMARNAT-2018).

El seguimiento de las liberaciones hacia la población silvestre es indispensable para poder evaluar sus posibles impactos. Esto debido a que las poblaciones de peces mantenidas en cautiverio presentan menor diversidad genética y tienden a perderla mucho más rápido que las poblaciones silvestres; el número limitado de reproductores y la contribución diferencial de éstos en la formación de la progenie, pueden reducir el tamaño efectivo de la población y generar niveles de endogamia muy altos. La consanguineidad en las poblaciones en cautiverio se puede prevenir caracterizando genéticamente a los reproductores y cuantificando los niveles de diversidad genética, con lo que se puede diseñar un plan de cruzas que permita maximizar la diversidad genética de los individuos que serán destinados a las liberaciones. Sin embargo, las poblaciones en cautiverio también pueden perder aptitud como consecuencia de la domesticación intencional o no intencional a las condiciones de cultivo (Kitada 2017, Willoughby y Christie 2019).

En los programas de suplementación a las poblaciones silvestres, el objetivo es producir alevines que sean lo más parecido posible a los organismos silvestres, tanto en diversidad genética como en morfología y comportamiento (genotipo y fenotipo). En contraste, cuando la producción tiene como meta la seguridad alimentaria, se pueden obtener eficiencias significativas a través de la crianza selectiva para mejorar el crecimiento y la sobrevivencia bajo las condiciones de cultivo, obteniendo líneas específicas o domesticadas (Drawbridge et al. 2021). En consecuencia, los programas de repoblamiento de especies de importancia comercial generalmente cuentan con un sistema de diseño de cruzas que busca cubrir dos objetivos distintos: maximizar la diversidad genética para el repoblamiento y, por otro lado, seleccionar

las líneas de mayor rendimiento bajo las condiciones del cultivo para atender la demanda del mercado. La primera estrategia busca mantener las características originales de la población silvestre para incidir de forma efectiva en los esfuerzos de conservación, mientras que la otra busca seleccionar y mejorar las características deseables para el mercado, las cuales no necesariamente son las que funcionen mejor en el hábitat natural, tal es el caso en las UMA de totoaba.

Cabe señalar que, hasta el momento, no existen lineamientos, planes de manejo o estrategias consensuadas y coordinadas sobre la forma en la que las UMA llevan a cabo las liberaciones. En consecuencia, tampoco se ha planteado un esquema formal para dar seguimiento a estas liberaciones y, con base en indicadores específicos, evaluar sus impactos potenciales. Por lo tanto, la información sobre la composición genética de los lotes liberados es limitada o no está disponible.

Después de evaluar el estado de salud de los alevines de cada ciclo de producción, las UMA deberían contar con mecanismos y estrategias para establecer y reportar, ante las autoridades correspondientes (DGVS-SEMARNAT) no solo la cantidad y la edad de los alevines que se liberarán, sino también la composición genética de cada lote. Esta información permitiría evaluar la supervivencia de los individuos liberados y cuantificar los posibles impactos en la diversidad genética de la población silvestre (Kitada y Kishino 2006, Lorenzen et al. 2010, 2013; Kitada 2017).

Factibilidad y pertinencia de las liberaciones de totoaba

Para abordar el tema de la factibilidad y la pertinencia de las liberaciones experimentales de alevines de totoaba producidos en cautiverio es necesario enfatizar que, aunque originalmente estaban orientadas al repoblamiento de una especie en peligro de extinción, actualmente debe considerarse más bien una estrategia de suplementación. En la revisión más reciente del estado actual de conservación de la totoaba se concluyó que actualmente la especie no se encuentra en peligro de extinción (Cisneros-Mata et al. 2021), pero la información aquí generada sobre el tamaño efectivo de su población y su historia demográfica sugiere, además, que muy probablemente nunca lo estuvo. Por lo tanto, en términos estrictos, ya que la especie no desapareció ni cambió su distribución, no debe hablarse de repoblamiento, sino de una suplementación que busca incrementar el número de individuos en la población para mitigar los efectos de la captura ilegal, la pesca incidental y de otros factores de riesgo de origen antropogénico, pero con el objetivo de lograr un aprovechamiento sostenible.

Para discutir acerca de la pertinencia de las liberaciones, decidimos tomar como guía la actualización de Lorenzen y colaboradores (2010) sobre los lineamientos para el manejo responsable de los programas de suplementación de poblaciones marinas (**Tabla XIV**), basada en la propuesta original de Blankenship y Leber (1995).

Tabla XIV. Consideraciones para el manejo responsable de los programas de suplementación para poblaciones pesqueras marinas. Modificada a partir de Lorenzen et al. (2010).

FASE I: Evaluación inicial y establecimiento de metas

1. Comprender el papel de la mejora dentro del sistema pesquero.
 2. Involucrar a las partes interesadas y desarrollar un proceso de toma de decisiones riguroso y responsable.
 3. Evaluar cuantitativamente las contribuciones de mejora a los objetivos de gestión pesquera.
 4. Priorizar y seleccionar especies y poblaciones objetivo para mejorar.
 5. Evaluar los beneficios y costos económicos y sociales de la mejora.
-

FASE II: Investigación y desarrollo tecnológico, incluidos estudios piloto

6. Definir diseños de sistemas de mejora adecuados para la pesquería y los objetivos de gestión.
 7. Desarrollar sistemas de acuicultura y prácticas de crianza apropiadas.
 8. Evaluar los recursos genéticos para minimizar los efectos nocivos de la endogamia en las poblaciones silvestres y avanzar en la selección de características de interés comercial en cautiverio.
 9. Llevar a cabo un manejo adecuado de las enfermedades y salud.
 10. Asegurar que se puedan identificar los peces de criadero liberados.
 11. Definir estrategias de liberación óptimas.
-

ETAPA III: Implementación operativa y gestión adaptativa

12. Diseñar arreglos de gobernanza efectivos.
 13. Definir un plan de manejo de pesquerías con objetivos claros, medidas de éxito y reglas de decisión.
 14. Evaluar y planificar estrategias de mitigación de los posibles impactos ecológicos.
 15. Aplicar estrategias de manejo adaptativo.
-

Pese a que la pesca de totoaba está prohibida desde 1975, los esfuerzos de conservación siempre han tenido como meta poder reactivar su pesquería en beneficio de las comunidades pesqueras del Alto Golfo de California. Al no existir una pesquería, la mejora al sistema pesquero a través de la suplementación de alevines es solo teórica, pero fundamentalmente debe estar orientada a contrarrestar los principales factores de riesgo que se reconocen para la especie (Cineros-Mata et al. 1995, 2020).

Con el desarrollo del cultivo de totoaba, pareciera que la suplementación pasó a ser un objetivo paralelo o secundario al que, si bien se han sumado autoridades de gobierno, el sector académico, la iniciativa privada y algunos miembros de las comunidades ribereñas, no cuenta con una coordinación efectiva. No obstante, los beneficios económicos y sociales que potencialmente tiene la suplementación han sido evaluados y discutidos en una gran variedad de foros locales, regionales, nacionales e internacionales.

Los sistemas de mantenimiento para los reproductores en cautiverio y las prácticas de crianza apropiadas, incluyendo los aspectos sobre las dietas y la salud de los organismos, se han desarrollado en colaboración con el sector académico y se mejoran constantemente. Se ha integrado el uso de marcadores genéticos para dar seguimiento al plan de cruza, evitar la endogamia y evaluar el desempeño de la progenie, el cual funciona a la vez como sistema de marcaje que garantiza la trazabilidad genética de la producción comercial y de la producción destinada a las liberaciones. Las UMA cuentan con protocolos de bioseguridad y manuales de buenas prácticas en salud para la prevención y detección de patógenos, además de que evalúan continuamente la condición nutricional para mejorar la calidad del alimento y reducir sus costos. De esta forma se busca que los organismos que se producen en cautiverio tengan las mejores condiciones de desarrollo y que se encuentren libres de enfermedades, reduciendo el riesgo de introducir patógenos a la población silvestre y aumentando las probabilidades de sobrevivencia de los organismos liberados.

El desarrollo del cultivo de totoaba representa el esfuerzo más tangible de conservación para la especie: 1) se ha concretado la biotecnología para su reproducción y crianza; 2) se cuenta con un reservorio de recursos genéticos y se ha caracterizado la identidad genética de la población silvestre y de los lotes parentales en las UMA, 3) se ha establecido un sistema de marcaje genético con carácter normativo (NOM-169-SEMARNAT-2018) para la trazabilidad comercial; y 4) se han realizado liberaciones experimentales con fines de conservación que han demostrado que algunos de los individuos liberados sobreviven hasta la edad adulta. Sin embargo, aunque se han llevado a cabo liberaciones experimentales de forma rutinaria y en cantidades cada vez mayores, no se han consolidado estos esfuerzos en un programa formal de liberaciones en el que se establezcan las estrategias de liberación y se cuente con recursos para darles seguimiento.

La supervivencia de los alevines criados en cautiverio depende en gran medida de las estrategias de liberación (Leber et al. 2004). Los experimentos de liberación piloto proveen un medio para cuantificar y controlar los efectos de las estrategias de liberación y su influencia en la supervivencia y el desempeño de la progenie producida en cautiverio (Blankenship y Leber 1995). Factores como el número y tamaño de los organismos, la temporada, la localidad, el manejo para su trasportación y la aclimatación en los sitios de liberación, son fundamentales para poder llevar a cabo un análisis sistemático de las recapturas, evaluar su factibilidad y realizar las adecuaciones necesarias para su manejo. Desafortunadamente, los esfuerzos de liberación realizados hasta ahora han sido aislados y al no existir una coordinación por parte de las autoridades, no se cuenta con información estandarizada que permita comparar la eficiencia de las UMA en términos de su contribución efectiva a la población silvestre.

CONCLUSIONES

Conclusiones principales: impacto de las liberaciones de progenie de totoaba producida en cautiverio hacia la población silvestre

- Aunque el número de muestras de organismos jóvenes recuperados a partir de la pesca incidental ribereña fue muy limitado, en el conjunto de muestras (aseguramientos y pesca incidental) se encontraron recapturas provenientes de las tres UMA de reproducción y crianza de totoaba. Con ello se evidencia que hay un reclutamiento efectivo de algunos de los individuos liberados al medio silvestre y que estos pueden alcanzar la edad reproductiva.
- Tomando en consideración que el número de recapturas genéticas de las UMA fue bajo, no se encontró evidencia de que los organismos liberados en la porción sur del Golfo de California se desplacen a la región del Alto Golfo y viceversa, pero no se puede descartar que suceda.
- No existe evidencia de que las liberaciones tengan un impacto negativo, pero tampoco positivo, en la población silvestre de totoaba. La tasa de recapturas es muy baja y solo un muy pequeño porcentaje de los adultos capturados de la población silvestre provienen de las UMA ($\ll 1\%$), por lo que debe evaluarse la factibilidad de liberar individuos de mayor talla para reducir la mortalidad natural de los ejemplares y beneficiar al reclutamiento.
- El número de alevines y el nivel de parentesco de los lotes que se liberen debería reducirse hasta que no se cuente con un programa formal de seguimiento para evaluar sus efectos potenciales, pero dar continuidad a las liberaciones es fundamental para poder evaluar el estado de la población silvestre y adaptar las estrategias de manejo.
- Con base en las evidencias de que la población de totoaba no se encuentra en peligro de extinción, las liberaciones representan, más que una estrategia de recuperación, una estrategia de suplementación que podría potenciar un aprovechamiento sostenible de la especie.
- Considerando el estado actual de conservación de la especie, la estimación del tamaño poblacional, pero muy particularmente el número de individuos de un año, la sobrevivencia tan baja de las etapas tempranas y la falta de un programa formal de seguimiento efectivo

de las liberaciones, se recomienda liberar lotes para los que se maximice la diversidad genética y se incremente la probabilidad de un reclutamiento efectivo que no aumente la endogamia en la población silvestre.

Conclusiones secundarias: estado actual del conocimiento sobre la población de totoaba y su estado de conservación

Integración de la base de datos

- Con la incorporación de 2,380 registros y el procesamiento de 906 muestras obtenidas o gestionadas con los recursos del proyecto, se ha conformado la base de datos más completa para la especie: 6,368 registros, datos morfométricos de 4,892 ejemplares y 4,088 ejemplares caracterizados genéticamente.
- Esta base de datos incluye la caracterización genética descrita en la NOM-169-SEMARNAT-2018 y los linajes maternos de los lotes de reproductores de las tres UMA de reproducción y crianza de totoaba registrados ante DGVS entre 2009 y 2022, lo que permite garantizar la trazabilidad de la producción comercial y de las liberaciones con fines de conservación.
- La información morfométrica y genética sobre la población silvestre representa una línea de base sólida para evaluar cambios potenciales en la población asociados a la captura ilegal, el deterioro del hábitat o las liberaciones con fines de suplementación.

Estructura de edades y tallas de la población

- La población silvestre de totoaba exhibe una estructura de edades y tallas continua y unimodal, con valores promedio similares a los reportados desde finales de la década de los años 50s. Esto es reflejo de que la población ha permanecido demográficamente estable y de que no muestra señales de sobreexplotación.

Diversidad genética

- Los niveles de diversidad genética de la población silvestre de totoaba se encuentran entre los más altos reportados para el grupo de los sciánidos y se han mantenido relativamente constantes a lo largo de la última década.

- Los altos niveles de diversidad genética no son congruentes con un escenario en el que la conservación de la especie se encuentre comprometida; un valor de diversidad genética alto indica que la especie nunca estuvo, ni se encuentra actualmente en peligro de extinción. Sin embargo, por la naturaleza gregaria migratoria, la especie es sumamente susceptible a la captura, por lo que debe mantenerse bajo alguna categoría de protección.
- La diversidad genética dentro de las UMA es menor que en la población silvestre, por lo que se recomienda un seguimiento continuo de las liberaciones y un plan de manejo genético que busque maximizar la variabilidad genética de los lotes de ejemplares liberados.

Parentesco, asignación parental y recapturas genéticas

- Los niveles de parentesco de la población silvestre de totoaba son muy bajos, por lo que no hay sustento para un escenario reciente de reducción drástica de la población.
- Los 24 marcadores genéticos que establece la NOM-169-SEMARNAT-2018, en conjunto con la secuenciación parcial de la región control mitocondrial tienen una resolución muy alta y permiten la asignación parental y el reconocimiento de recapturas genéticas provenientes de las UMA con un 99.9% de confianza. Esto garantiza la posibilidad de dar trazabilidad al comercio legal y, por lo tanto, detectar el comercio ilegal o no regulado.

Tamaño poblacional

- Las estimaciones indican que el tamaño efectivo de la población silvestre no es reducido y, al estar por arriba de los valores considerados como los mínimos viables para una población, no compromete el potencial adaptativo de la especie en el corto y mediano plazo.
- El tamaño censal de la población y la biomasa disponible obtenidos con base en la proyección de modelo de captura-recaptura genético, contrastan notablemente con los de otros estudios recientes, pero todos sugieren que el recurso totoaba no es escaso.
- Los escenarios demográficos históricos con mejor ajuste a los niveles de diversidad genética observados actualmente en la población no corresponden con los de una reducción drástica o un cuello de botella en la escala temporal antropogénica.

RECOMENDACIONES SOBRE EL MANEJO DE TOTOABA

Este estudio representa un primer esfuerzo por integrar la información disponible sobre las liberaciones de las UMA y contrastarla con la mejor información científica disponible sobre la población silvestre de totoaba con el fin de contar con elementos para evaluar la pertinencia de estas como estrategia de conservación. Es con este conjunto de evidencias que nos permitimos hacer una serie de recomendaciones sobre la pertinencia de las liberaciones de alevines producidos en cautiverio con el fin de suplementar la población en su hábitat natural. Consideramos que estas recomendaciones representan una línea de base para la toma de decisiones sobre las estrategias de liberación en el futuro próximo.

Continuidad de los esfuerzos de suplementación

Las UMA de totoaba representan un reservorio invaluable de recursos genéticos de una especie que, a pesar de no encontrarse en peligro de extinción, es sumamente vulnerable a la sobreexplotación pesquera. El Alto Golfo es la única zona conocida de agregación para el desove y la crianza de totoaba, al menos a lo largo de los últimos 6,000 mil años (Rowell et al. 2008). El hecho que su población se haya mantenido relativamente estable en cuanto a su demografía, sin cambios aparentes en su distribución o uso de hábitat, es reflejo de la resiliencia de esta especie (Cisneros-Mata 2020). Por otro lado, con la evidencia de que su tamaño efectivo es suficientemente grande, es posible afirmar que el potencial evolutivo de la totoaba no se encuentra comprometido, ni al corto ni al largo plazo. No obstante, desde mediados de 2013, cuando resurgió con fuerza la captura ilegal de la especie, esta actividad no ha podido ser erradicada. Es precisamente la falta de acciones concretas para combatir el tráfico ilegal de la vejiga natatoria de la totoaba en el mercado negro asiático lo que no permite garantizar la conservación de la especie. En este contexto que, si se considera el peor de los escenarios hipotéticos, las UMA de totoaba podrían ser los actores claves en el rescate de una población diezmada por la captura ilegal. Por otro lado, bajo un escenario ideal, las UMA representan la base potencial de un aprovechamiento sostenible de la totoaba y de otras especies de scíanidos endémicos del Golfo de California.

Por lo anterior, y pese a que el número de recapturas de alevines liberados a la población silvestre es mínimo, las liberaciones deben continuar. Esta es la única forma de promover mantener niveles adecuados de variabilidad genética en las UMA, reconocer el compromiso de conservación de estas y evitar la domesticación extrema de la especie. Para garantizar la continuidad de las liberaciones y su

seguimiento, será necesario impulsar proyectos integrales que permitan contar con los recursos para financiar las liberaciones, los muestreos y los análisis correspondientes

Manejo de las liberaciones

Como se mencionó anteriormente, los niveles de diversidad genética de la población silvestre de totoaba están entre los más elevados que se han reportado para la Familia Scianidae, por lo que la probabilidad de que las liberaciones tengan un impacto negativo no es alta y no representan un riesgo en el corto o mediano plazo. Además, los efectos negativos potenciales son menores en especies con ciclos de vida más largos y tasas menores de reemplazo poblacional o suplementación (Willoughby y Christie 2018), tal sería el caso para totoaba.

Ante el número tan reducido de recapturas genéticas registradas hasta la fecha y la falta de un monitoreo sistemático y continuo en la población silvestre, aún no es posible ahondar en recomendaciones sobre la pertinencia de los sitios de liberación. Sin embargo, el hecho de haber recuperado individuos liberados por cada una de las UMA es un primer indicador de que estos pueden sobrevivir independientemente de la localidad donde se hayan liberado. Liberar miles de individuos carece de sentido si no se cuenta con mecanismos y estrategias bien definidas para poder dar seguimiento puntual a los posibles impactos, pero reconocemos la importancia de continuar con las liberaciones para identificar si los individuos liberados fuera de la zona de crianza natural de la especie están siendo reclutados a la población reproductora silvestre.

Tomando en cuenta lo anterior, así como la estimación del número de individuos de un año que conforman la población silvestre (~120,000; ver **Anexo II**) y la mortalidad tan elevada en edades tempranas, se recomienda reducir el número de individuos liberados, particularmente en la región sur del Golfo de California ya que no existe evidencia de que esta represente una zona de crianza histórica o actual para la especie. En este sentido, es importante considerar que los eventos de captura incidental o deportiva de totoaba en el sur del golfo cada vez son más frecuentes en redes sociales ⁽¹⁾ e incluso ya han derivado en sanciones por afectaciones contra el medio ambiente para capturas realizadas en esta región ⁽²⁾, en la cual la ocurrencia de la especie no era tan común.

⁽¹⁾ <https://www.youtube.com/watch?v=TEJY565vkUk>

⁽²⁾ <https://www.diarioelindependiente.mx/2023/05/por-un-delito-contr-a-el-medio-ambiente-la-fgr-vinculo-a-proceso-coa-manuel-n>

Este tipo de sucesos representarán un reto nuevo para las autoridades ambientales, por lo que deberán establecerse medidas de control adecuadas con el fin de evitar el descontento y el surgimiento de conflictos en las comunidades pesqueras del Golfo.

Nuestra recomendación inicial sería reducir el número de individuos con los que se suplementaría anualmente la población silvestre, pero incrementando la edad al momento de su liberación (talla) y la diversidad genética del lote, buscando con ello una mayor probabilidad de sobrevivencia y un impacto menor en el tamaño efectivo de la población silvestre (Drawbridge et al. 2020). Para ello, las UMA deberían reportar la composición genética del lote liberado (contribución parental relativa), así como la fecha exacta de eclosión y de liberación de los alevines.

A la fecha, es bastante común que las UMA liberen entre 20 mil y 40 mil individuos, lo que representa cerca del 30% de ese grupo de edad y un mayor riesgo de disminuir la diversidad genética en la población silvestre. Tomando en consideración todos estos aspectos, y hasta que no se cuente con información detallada sobre la supervivencia y contribución genética de los alevines de cada UMA, se sugiere que, para poder llevar a cabo una evaluación sistemática de las liberaciones y reducir el posible impacto a la población silvestre, que entre todas las UMA liberen en total 15,000 alevines en proporciones equitativas, lo que representa el 10% de los organismos de esa categoría de edad en la población silvestre (ver **Anexo II, Tabla AII.2**), pero de entre 10 y 12 meses de edad.

La estrategia recomendada deberá ser puesta a consideración de las UMA, a fin de evaluar los costos asociados y su factibilidad, pero una de las alternativas que podría ayudar a consolidar esta estrategia sería apoyarse en proyectos de acuicultura social, los cuales abordaremos en una siguiente sección. De la misma forma, deberán de buscarse estrategias para poder garantizar el monitoreo de estas liberaciones y la generación de información para establecer un plan de manejo adaptativo. De no hacerlo de esta forma, las liberaciones no tendrían un propósito real y serían solo una estadística aislada.

Manejo genético de la producción en cautiverio

Se recomienda monitorizar con más detalle la diversidad genética y los coeficientes de endogamia de los lotes de parentales con el fin de evaluar el desempeño de la progenie y establecer el momento en que sea necesario incorporar nuevos reproductores de origen silvestre para dar cumplimiento a los objetivos de cada UMA. En este sentido, se recomienda que las autoridades de gestión, en este caso la DGVS, establezca lineamientos más estrictos sobre la información requerida sobre los lotes parentales, a

detallarse en las autorizaciones de aprovechamiento de las UMA. Esto permitirá conocer con precisión la contribución parental y los niveles de diversidad de los lotes destinados a la suplementación de la población silvestre.

Asimismo, ponemos a consideración de las Autoridades CITES en México, la necesidad de aclarar con las UMA la interpretación de las restricciones asociadas a la producción comercial a partir de reproductores F1. Aparentemente, las UMA de engorda entienden que las disposiciones de la Convención sobre “Especímenes de especies animales criados en cautividad” establecen que solo podrán ser comercializados organismos F2 (organismos de segunda generación criados en cautiverio, catalogados como código C, de acuerdo con la Res. Conf. 10.16 Rev.). Por su parte, las UMA de reproducción y crianza entienden que esta disposición de la CITES (que plantea la posibilidad de demostrar que puede producirse progenie F2 como un criterio para cumplir la definición de cría en cautiverio) tiene como objeto evitar la introducción constante de especímenes silvestres a cautiverio para utilizarlos como reproductores, más no restringe el comercio de organismos F1 (primera generación nacida en cautiverio a partir de organismos parentales), como se indica en la Res. Conf. 12.10 (Rev. CoP15) sobre el Registro de establecimientos que crían en cautividad especies de fauna incluidas en el Apéndice I con fines comerciales.

Esta aclaración es relevante ya que ante la presión de las UMA de engorda, las cuales incluso han solicitado por escrito que los alevines que se les entreguen se encuentren certificados como F2, las UMA de reproducción y crianza se ven obligadas a mantener dos programas de reproducción en cautiverio relativamente independientes: uno de ellos para la producción de líneas con mayor diversidad genética a partir de reproductores silvestres, orientado a las liberaciones con fines de conservación, y otro para la producción de líneas comerciales a partir de reproductores F1. Lo anterior representa un mayor esfuerzo y costos operativos, ya que se requiere un ciclo de producción para cada uno de estos objetivos, o bien un esquema de manejo simultáneo, lo que implica más infraestructura y personal.

Para el caso particular de totoaba, en la que los reproductores tienen una vida media de más de 15 años y en la que el marcaje genético es de carácter obligatorio, la progenie es completamente trazable y su origen verificable con relación a los registros de alta de los lotes reproductores ante la DGVS. En este sentido, el comercio nacional e internacional de especímenes de totoaba producidos en cautiverio, es completamente trazable a través de la NOM-169-SEMARNAT-2018, independientemente de que sean F1 o F2.

Discutir y aclarar todos estos aspectos con las UMA también tiene la finalidad de que, al menos en el corto plazo, se evite una marcada domesticación de las líneas de totoaba, la cual se generaría si se mantiene la idea de que la producción en cautiverio deberá ser exclusiva o preferentemente de organismos F2. Esto es particularmente preocupante para el caso de las liberaciones no intencionales, como las que se han presentado a causa de eventos climáticos extremos o interacciones con especies de la megafauna. Estos eventos, aunque esporádicos, no pueden preverse o evitarse y ya han ocurrido en todas las UMA de engorda de la especie. Si los organismos destinados a la engorda comercial corresponden a lotes compuestos exclusivamente por individuos F2, dominados por hermanos completos y medios hermanos provenientes de muy pocos parentales, existe mayor riesgo de que se incrementen los niveles de endogamia en la población silvestre; mientras más grandes sean los organismos que haya escapado accidentalmente, mayores probabilidades de sobrevivir y de reclutarse a la población silvestre.

Además, debe de tenerse en mente que, en el futuro cercano seguramente se buscará implementar estrategias de crianza selectiva o selección genómica para la búsqueda de líneas de totoaba con mayores tasas de crecimiento, tolerancia superior a alguna enfermedad o algún otro factor estresante. Sin embargo, es también muy probable que para entonces existan mejoras considerables en los sistemas de cultivo y en el manejo de las cruzas para reducir los riesgos de depresión por endogamia, por lo que, al menos por el momento, no parece prudente que la producción comercial de totoaba se lleve a cabo exclusivamente a partir de parentales nacidos en cautiverio (F1).

Como se mencionó anteriormente, los protocolos de caracterización genética que han implementado las UMA de totoaba tienen una resolución muy alta. Es gracias a ello que la producción de prole puede realizarse indistintamente con reproductores silvestres (F0), de primera (F1) y hasta de segunda generación (F2), sin comprometer la trazabilidad NOM-169-SEMARNAT-2018. De tal forma, el uso de reproductores no registrados (no genotipificados) o la comercialización de individuos silvestres como provenientes de cautiverio puede ser detectada fácilmente tanto en ejemplares vivos como muertos, así como a partir de sus partes o derivados (carne, piel, gónadas o vejigas). Por ejemplo, el número de haplotipos maternos presentes en los aseguramientos de vejigas natatorias de totoabas silvestres siempre será mayor con respecto al que puede observarse en lotes comerciales producidos en cautiverio, los cuales generalmente provienen de no más de cuatro hembras. En consecuencia, el porcentaje de asignación parental a los lotes reproductores de las UMA es del 100% en los lotes producidos en cautiverio, pero cero o muy cercano a cero en los aseguramientos de productos ilegales. Finalmente, niveles de parentesco bajos entre un grupo de muestras permiten concluir que su origen es silvestre, pues

la probabilidad de que individuos capturados de forma ilegal exhiban parentesco cercano, o bien que provengan de un número reducido de linajes maternos, sería extremadamente baja.

Adicionalmente, se sugiere organizar y coordinar intercambios eventuales de lotes de reproductores F1 entre las UMA con el fin de maximizar la diversidad genética de cada una, evitando así la necesidad de renovar de forma recurrente los lotes de reproductores silvestres. De esta forma aumentaría la diversidad genética dentro de cada UMA, pero los haplotipos mitocondriales presentes en cautiverio seguirán siendo los mismos; esto facilitaría la trazabilidad de los especímenes producidos en cautiverio, tanto en los monitoreos de la población silvestre como a lo largo de la cadena de comercialización.

Por último, recomendamos respetuosamente que se evite, en la medida de lo posible, el manejo de biotecnología o técnicas para la criopreservación para el manejo de líneas celulares o almacenaje de germoplasma en esta especie. El avance tan significativo en estos campos representa un riesgo innecesario para la producción de totoaba en México, ya que el uso de ciertas estrategias genómicas y de reproducción subrogada (Yoshizaki y Yazawa 2019; Houston et al. 2020) podrían derivar en el desarrollo de cultivos de totoaba a partir de otras especies de sciánidos fuera de México.

Acuicultura social como estrategia integral de manejo para la totoaba

La acuicultura cumple con un rol importante en la sociedad al contribuir no solo a la seguridad alimentaria, sino a favorecer también la disminución en las capturas silvestres, aumentando así el valor agregado de ambas actividades. Esto a través de la promoción de esquemas de aprovechamiento sostenible y la diversificación de los productos y derivados de los recursos naturales acuáticos, evitando así la sobreexplotación y reduciendo el riesgo de colapso o extinción de sus poblaciones silvestres. Sin embargo, pese al desarrollo notablemente acelerado de la producción acuícola, las sociedades occidentales han fracasado en gran medida en abordar los aspectos sociales y culturales de esta actividad (Krause et al. 2020).

En todos los acercamientos que han tenido las UMA de totoaba con los sectores gubernamental y productivo, se han planteado alternativas para el manejo de la especie que puedan generar un impacto socioeconómico real y significativo, pero que mantenga como uno de sus ejes principales la conservación. Desde nuestra perspectiva, una estrategia integral, sustentada principalmente por la acuicultura social de la totoaba, e incluso de otras especies de sciánidos, podría ser el medio para alcanzar estos objetivos.

Como se ha detallado en secciones anteriores, los resultados de este estudio derivaron en una serie de recomendaciones sobre el manejo de la producción en cautiverio de totoaba, las cuales están orientadas a la conservación de la población silvestre. En resumen, recomendamos dar formalidad y continuidad a las liberaciones, pero de lotes con un número menor de organismos de talla (edad) mayores, con mejores probabilidades de supervivencia y de reclutamiento efectivo. Asimismo, se ha recomendado que dichos lotes deberán conformarse a partir de un número mayor de reproductores con el fin de no reducir los niveles de diversidad genética de la población silvestre. Sin embargo, llevar a la práctica estas recomendaciones implicaría un aumento en los costos de producción de las UMA y que también absorben el costo de las liberaciones.

Desde nuestra perspectiva, un programa de acuicultura social integral de totoaba podría posicionar a nuestro país como un ejemplo de manejo sostenible de una especie que actualmente es el vórtice de un conflicto social y ecológico de escala internacional. La biotecnia del cultivo de totoaba se ha desarrollado, optimizado y escalado a nivel comercial; se cuenta además con los mecanismos para darle trazabilidad a la producción en cautiverio con fines comerciales y de suplementación a la población silvestre, por lo que es posible garantizar su legal procedencia en apego a las normativas nacionales e internacionales. Para involucrar y beneficiar al sector social, es necesario que el sector gubernamental apoye a las comunidades ribereñas, tanto directamente como a través de las UMA actualmente instaladas, para llevar a cabo engorda de totoaba en instalaciones de maricultivo y/o en la infraestructura en tierra firme (estanquería rústica) establecida originalmente para la producción de camarón en el Golfo de California.

La idea fundamental es, no solo desarrollar mayores capacidades de engorda y dotar a las comunidades de una línea nueva de generación de valor agregado, sino que además tenga un papel fundamental en las acciones dirigidas a la conservación de la especie. Las UMA consolidadas podrían aportar los alevines de entre 2 y 3 meses de edad, así como la asesoría para que estos proyectos comunitarios reciban y mantengan crías de totoaba destinadas tanto a una producción comercial como a la suplementación de la población silvestre. El sector social se capacitaría y sería el responsable del mantenimiento de las jaulas o estanques, así como de la alimentación, procesamiento y comercialización de la cosecha generada en estas nuevas UMA o PIMVS de engorda. Esto, sin duda, les daría otra orientación a las generaciones más jóvenes de las comunidades ribereñas, quienes con su esfuerzo y constancia podrían evaluar sus capacidades reales de diversificar sus actividades productivas, cambiando gradualmente la narrativa actual de la captura ilegal y no regulada hacia la sostenibilidad.

Uno de los beneficios para las UMA de reproducción y crianza estribaría precisamente en descargar parte del trabajo y de los costos de la engorda de los lotes de alevines destinados a la suplementación hacia estas nuevas UMA o PIMVS, las cuales liberarían peces de entre 10 y 12 meses de edad (tallas mayores), que se hayan aclimatado mejor a su hábitat natural y hayan aprendido a capturar algunas de las especies que forman parte de su dieta y que ingresan a las jaulas o a la estanquería de forma natural. La liberación de organismos con mayores probabilidades de supervivencia debería traducirse en una suplementación más efectiva. Además de beneficiarse de una cosecha que podrán comercializar, el sector social podría apoyar con el monitoreo de las suplementaciones a la población silvestre que ellos mismos realizan. La toma de muestras (tejido y otolitos) e información morfométrica (registros fotográficos con referencia de escala) a partir de las capturas incidentales en la pesca artesanal, aportarían datos con los que se evaluaría continuamente el impacto de las liberaciones y el tamaño de la población (biomasa disponible). Al final, la evaluación del recurso a través de la participación comunitaria daría soporte e impulsaría la gestión para reactivar la pesca deportiva y la pesca ribereña de totoaba con artes de pesca que no comprometan a la población de la vaquita marina (línea y anzuelo), ni de totoaba, así como el establecimiento de cuotas y regulaciones específicas.

A través del programa integral de acuicultura social la comunidad estaría informada y concientizada sobre las herramientas de trazabilidad genética que se han desarrollado para evitar que la engorda de totoaba producida en cautiverio sea obstaculizada por considerarse que fomentará y permitirá el lavado de la captura ilegal. A la entrega de alevines a las unidades de engorda de proyectos comunitarios, el sector social sería informado sobre los compromisos de la cuota de liberación con fines de suplementación, así como de los protocolos de inspección y vigilancia de la cosecha (NOM-169-SEMARNAT-2018). Es importante que el sector social tenga el conocimiento de que, a través de la norma de trazabilidad genética para totoaba, es posible identificar el origen de la producción autorizada y detectar producto ilegal que pretenda ser introducido a las unidades de producción acuícola o comercializado a través de ellas. Este mismo sistema de trazabilidad genética se podría usar en caso de que se logre gestionar un aprovechamiento regulado de la población silvestre; las comunidades serían responsables de entregar información y muestras de los organismos capturados, con lo que cada ejemplar quedaría atado a un sistema infalsificable de trazabilidad genética, desde su arribo a pie de playa hasta las cooperativas o centros de almacenaje, procesadoras, comercializadoras de productos marinos y restaurantes, tanto nacionales como internacionales.

Toda la información generada de las inspecciones en los cultivos, de la pesca incidental y de los aseguramientos de la captura ilegal, así como de la potencial captura legal de totoaba silvestre que pudiera darse en un futuro, permitiría monitorear la población silvestre y evaluar el impacto del programa de forma continua y adaptativa. Las cuotas de liberación y de captura se establecerían con base en el análisis científico y consensuado de los datos obtenidos del programa de acuicultura social integral, con la participación de todos los sectores (gobierno, academia, iniciativa privada y sector social). Por otro lado, estos datos representarían indicadores de transparencia sobre los mecanismos y protocolos de actuación para dar trazabilidad a lo largo de la cadena de comercialización legal de totoaba, así como una herramienta de control interno anticorrupción en el manejo los aseguramientos de la captura ilegal, desde su levantamiento hasta su destrucción final.

Por último, es de suma importancia hacer la aclaración de que, la acuicultura de totoaba es una actividad ajena a la problemática de la captura ilegal; es una alternativa productiva que busca apertura hacia el mercado internacional, inicialmente para la carne, pero también en un futuro para otros subproductos derivados de esta especie. Es una actividad completamente legal, que cumple estrictamente con las normativas nacionales e internacionales, y en la cual tanto el gobierno de México como la iniciativa privada nacional y extranjera han invertido una cantidad importante de recursos. La acuicultura integral de totoaba tiene como objetivo central generar bienestar para las comunidades ribereñas a través de una actividad productiva alterna a la pesca y generar información que coadyuve en la evaluación de estado de conservación de su población silvestre para gestionar su aprovechamiento legal y sostenible.

Acciones o líneas de investigación prioritarias a corto plazo

- Realizar, bajo la coordinación de la DGVS y apoyo de la CONABIO e instituciones y organizaciones competentes, la revisión del estado de conservación de la especie para evaluar la pertinencia de un cambio en la categoría de riesgo en la NOM-059-SEMARNAT-2010.
- Diseñar e implementar por parte de las UMA, en conjunto con la DGVS y otras instituciones competentes, una estrategia administrativa de seguimiento que permita obtener información detallada de las liberaciones, tanto intencionales como incidentales, que coadyuve a la evaluación del impacto de las UMA en la población silvestre.

- Promover, con apoyo de la DGVS, convenios de colaboración entre las UMA para llevar a cabo el intercambio de reproductores F1, establecer esquemas de renovación de los bancos de reproductores silvestres y programas de apoyo técnico-científico para los programas de acuicultura social.
- Coordinar los esfuerzos de la CONABIO, la PROFEPA, la FGR y otras dependencias gubernamentales para que, a través de las universidades y centros de investigación, se gestione la obtención de información biológica a partir de los aseguramientos de vida silvestre enlistada en la NOM-059-SEMARNAT-2010, tanto a nivel nacional como internacional. El análisis de los aseguramientos realizados en Asia aportaría información valiosa sobre la población y un mecanismo de transparencia para demostrar que los aseguramientos que realiza México no reingresan al mercado negro. Por otro lado, la totoaba representa un caso de estudio práctico con respecto a cómo es que los aseguramientos de especies de vida silvestre, particularmente de aquellos con mucha demanda y precios elevados en el mercado negro, pueden aportar información sobre el estado de conservación de los recursos naturales, así como herramientas para garantizar su trazabilidad y comercialización regulada.
- Promover y apoyar proyectos de participación o monitoreo ciudadano que permitan evaluar continuamente la intensidad de la captura ilegal y dar seguimiento a las liberaciones (recolecta de información morfométrica, otolitos y muestras de tejido de ejemplares en basureros o playas, así como los obtenidos en captura incidental o pesca deportiva).
- Apoyar a PROFEPA en el desarrollo e implementación de protocolos de actuación para las inspecciones de trazabilidad en las UMA, comercializadoras, aduanas, pescaderías, tiendas de autoservicio y restaurantes. Es sumamente importante demostrar que la comercialización legal de totoaba puede llevarse a cabo de forma transparente y en cumplimiento de los lineamientos nacionales (NOM-059-SEMARNAT-2010) e internacionales (CITES).

REFERENCIAS

- Aguirre, J. C., Balart, E. F., & Martínez, J. A. 1995. Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 5(1-2), 57-78.
- Ainis, A. F., Porcayo-Michelini, A., Vellanoweth, R. L., & Guía-Ramírez, A. 2021. Morphometric and stable isotope analysis of archaeological *Totoaba macdonaldi* otoliths, Baja California, México. *Quaternary International*, 595, 98-117.
- Aljanabi, S. M. y Martinez, I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high-quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, 25(22), 4692-4693.
- Allendorf, F. W. y Ryman, N. 2002. The role of genetics in population viability analysis. En: Beissinger SR, McCullough DR (Eds.) *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press. Chicago, IL; EEUU. pp. 50-85.
- Allendorf, F. W., Hohenlohe, P. A. y Luikart, G. 2010. Genomics and the future of conservation genetics. *Nature reviews genetics*, 11(10), 697-709.
- Alonso, M. P. y Fernández, P. J. 2015. Genetic structure and demographic history of striped weakfish *Cynoscion guatucupa* (Sciaenidae) from the southwestern atlantic. *Basic and Applied Genetics*, 26(2), 7–15.
- Alvarez-Borrego, S., Flores-Báez, B. P. y Galindo-Bect, L. A. 1975. Hidrología del Alto Golfo de California II. Condiciones durante invierno, primavera y verano. *Ciencias Marinas*, 2(1), 21-36.
- Amos, W., Hoffman, J. I., Frodsham, A., Zhang, L., Best, S. y Hill, A. V. S. 2007. Automated binning of microsatellite alleles: problems and solutions. *Molecular Ecology Notes*, 7(1), 10-14.
- Amstrup, S. C., McDonald, T. L. y Durner, G. M. 2004. Using satellite radiotelemetry data to delineate and manage wildlife populations. *Wildlife Society Bulletin*, 32(3), 661–679
- Anderson, J. D. y Karel, W. J. 2009. A Genetic Assessment of Current Management Strategies for Spotted Seatrout in Texas. *Marine and Coastal Fisheries*, 1(1), 121–132.
- Aragón-Noriega, E. A. y Calderón-Aguilera, L. E. 2000. Does damming of the Colorado River affect the nursery area of blue shrimp *Litopenaeus stylirostris* (Decapoda: Penaeidae) in the Upper Gulf of California? *Revista de Biología Tropical*, 48(4), 867-871.
- Aragón-Noriega, E. A., & Calderón-Aguilera, L. E. 2000. Does damming of the Colorado River affect the nursery area of blue shrimp *Litopenaeus stylirostris* (Decapoda: Penaeidae) in the Upper Gulf of California? *Revista de Biología Tropical*, 48(4), 867-871.
- Arce-Valdés, L. R. 2018. Estado de conservación e historia demográfica de *Cynoscion othonopterus* a través de la estimación de su tamaño efectivo poblacional. CICESE, Ensenada B.C., México.
- Archangi, B., Chand, V. y Mather, P. B. 2009. Isolation and characterization of 15 polymorphic microsatellite DNA loci from *Argyrosomus japonicus* (mulloway), a new aquaculture species in Australia. *Molecular Ecology Resources*, 9(1). 412-414.
- Argote, M. L., Amador, A., Lavín, M. F., & Hunter, J. R. 1995. Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 100(C8), 16103-16118.

- Arvizu, J. y Chávez, H. 1972. Sinopsis sobre la biología de la Totoaba: "*Cynoscion macdonaldi*" Gilbert, 1890. Subsecretaría de Pesca. Secretaría de Industria y Comercio. Instituto Nacional de Pesca. Programa de Investigaciones y Fomento Pesqueros 108: 26 pp.
- AWI. 2022. Animal Welfare Institute: CITES Approves Totoaba Trade in Major Blow to Imperiled Vaquita Porpoise. <https://awionline.org/press-releases/cites-approves-totoaba-trade-major-blow-imperiled-vaquita-porpoise>. Consultada el 12 de abril de 2023.
- Baetscher, D. S., Clemente, A. J., Ng, T. C., Anderson, E. C. y Garza, J. C. 2018. Microhaplotypes provide increased power from short-read DNA sequences for relationship inference. *Molecular Ecology Resources*, 18(2), 296-305.
- Bailey, N. J. 1952. Improvements in the interpretation of recapture data. *Journal of Animal Ecology*, 21, 120–127.
- Bandelt, H. J., Forster, P. y Röhl, A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16(1), 37-48.
- Barrera-Guevara, J. 1990. The conservation of *Totoaba macdonaldi* (Gilbert) (Pisces: Sciaenidae), in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Fish Biology*, 37, 201-202.
- Barron, J. A., Bukry, D., & Bischoff, J. L. 2004. High resolution paleoceanography of the Guaymas Basin, Gulf of California, during the past 15 000 years. *Marine Micropaleontology*, 50(3–4), 185–207.
- Batson, A. 2022. Genetics-Based Study Shows Hatchery Contribution to White Seabass Fishery Significantly Greater Than Previous Estimates. Home News, Press Release (27 abril 2022) <https://hswri.org/genetics-based-study-shows-hatchery-contribution-to-white-seabass-fishery-significantly-greater-than-previous-estimates>
- Beckman, D. W., Stanley, A. L., Render, J. H. y Wilson, C. A. 1990. Age and growth of black drum in Louisiana waters of the Gulf of Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119(3), 537-544.
- Beckman, D. W., Wilson C. A. y Stanley A. L. 1989. Age and growth of red drum, *Sciaenops ocellatus*, from offshore waters of the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 87(1-2), 17-28.
- Bellemain, E. V. A., Swenson, J. E., Tallmon, D., Brunberg, S. y Taberlet, P. 2005. Estimating population size of elusive animals with DNA from hunter-collected feces: four methods for brown bears. *Conservation biology*, 19(1), 150-161.
- Bennetts, C. F., Leaf, R. T. y Brown-Peterson, N. J. 2019. Sex-specific growth and reproductive dynamics of red drum in the northern Gulf of Mexico. *Marine and Coastal Fisheries*, 11(2), 213-230.
- Berdegú, A. J. 1955. La pesquería de totoaba (*Cynoscion macdonaldi*) en San Felipe, Baja California. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 16(1-4), 45-78.
- Besbeas, P., Freeman, S. N., Morgan, B. J. T. y Catchpole, E. A. 2002. Integrating mark-recapture-recovery and census data to estimate animal abundance and demographic parameters. *Biometrics*, 58(3): 540-547.
- Blandon, I. R., Morales, C., Vega, R. R., Overath, R. D., Stunz, G. W., Ward, R. 2011. Development of primers for 29 microsatellite loci in spotted seatrout (*Cynoscion nebulosus*). *Conservation Genetics Resources*, 3(1). 123-126.
- Blankenship, H. L. y Leber, K. M. 1995. A responsible approach to marine stock enhancement. *American Fisheries Society Symposium* 15:67-175.

- Bobadilla, M., Alvarez-Borrego, S., Avila-Foucat, S., Lara-Valencia, F. y Espejel, I. 2011. Evolution of environmental policy instruments implemented for the protection of totoaba and the vaquita porpoise in the Upper Gulf of California. *Environmental Science & Policy*, 14(8), 998-1007.
- Bravington, M. V., Grewe, P. M. y Davies, C. R. 2016. Absolute abundance of southern bluefin tuna estimated by close-kin mark-recapture. *Nature communications*, 7(1), 1-8.
- Brusca, R. 2018. Lax science can have negative impacts on conservation: A rebuttal to Lau and Jacobs (2017). *PeerJ Preprints*, 6:e26767v1
- Brusca, R. C., Álvarez-Borrego, S., Hastings, P. A. y Findley, L. T. 2017. Colorado River flow and biological productivity in the Northern Gulf of California, Mexico. *Earth-Science Reviews*, 164, 1-30.
- C4ADS. 2017. Hooked. How Demand for a Protected Fish Lined the Pockets of Mexican Cartels & Sunk the Future of an Endangered Porpoise Species <https://static1.squarespace.com/static/566ef8b4d8af107232d5358a/t/59c011106f4ca3a44430588c/1505759529205/Hooked.pdf>.
- Calderón-Marmolejo, T. N., True, C. D. Camarena-Rosales, F. y Enríquez-Paredes L. 2013. Optimización y evaluación de marcadores microsatélites para el análisis de la diversidad genética y los niveles de parentesco en la totoaba (*Totoaba macdonaldi*). XIII Congreso del Mar de Cortés y VII Simposio Internacional del Mar de Cortés.
- Carbajal, N., Souza, A. y Durazo, R. 1997. A numerical study of the ex-ROFI of the Colorado River. *Journal of marine systems*, 12(1-4), 17-33.
- CBD. 2022. Center for Biological Diversity: CITES Approves Totoaba Trade in Major Blow to Imperiled Vaquita Porpoise. <https://biologicaldiversity.org/w/news/press-releases/cites-approves-totoaba-trade-in-major-blow-to-imperiled-vaquita-porpoise-2022-03-11>. Consultado el 10 de abril de 2023.
- Cerda-Balcázar, K.J, Victoria-Cota, N., Calderón-Marmolejo, T., True, C., Burnham-Curtis, M. y Enríquez-Paredes, L. 2016. Aproximación de la abundancia absoluta de la población de totoaba con base en datos de captura-recaptura genéticos. XIV Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés, y VII Simposium Internacional sobre el Mar de Cortés. La Paz, Baja California Sur.
- Cerda-Balcázar, K. J. 2018. Aproximación a los niveles de abundancia absoluta de la población de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) con base en un método de marcaje-recaptura genético. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, México.
- Chai, X. J., Hu, Z. H., Wang, Y. Bin, & Sun, M. 2013. Genetic diversity and the relationship of *Nibeajaponica* and *Nibeamiichthioides* using mitochondrial DNA gene. *Biochemical Systematics and Ecology*, 48(71), 274–280.
- Chang, W. Y. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39(8), 1208-1210.
- Chapman, D.G. 1951. Some properties of the hypergeometric distribution with applications to zoological sample censuses. University of California Press
- Charlesworth, B., 1994. Evolution in age-structured populations. Cambridge University Press, 538 Cambridge.
- Chase, C. 2019. CITES decision on totoaba keeps Earth Ocean Farms from selling product abroad. *Seafood Source*. <https://www.seafoodsource.com/news/environment-sustainability/cites-decision-on-totoaba-keeps-earth-ocean-farms-from-selling-product-abroad>

- Chen, W. y Cheng, Q. 2013. Development of thirty-five novel polymorphic microsatellite markers in *Pseudosciaena polyactis* (Perciformes: Sciaenidae) and cross-species amplification in closely related species, *Pseudosciaena crocea*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 47, 111-115.
- Chittaro, P., Veggerby, K., Haught, K. y Sanderson, B. 2020. Otolith Processing and Analysis. U.S. Department of Commerce, NOAA Processed Report NMFS-NWFSC-PR-2020-02.
- Chong, J. P. y Roe, K. J. 2018. A comparison of genetic diversity and population structure of the endangered scaleshell mussel (*Leptodea leptodon*), the fragile papershell (*Leptodea fragilis*) and their host-fish the freshwater drum (*Aplodinotus grunniens*). *Conservation Genetics*, 19(2), 425–437.
- Cisneros-Mata, M. A. (Ed.) 2020. Evaluación de la población de *Totoaba macdonaldi*. Mexico City, México: INAPESCA. <https://www.gob.mx/inapesca/documentos/libro-evaluacion-de-la-poblacion-de-totoaba-macdonaldi>
- Cisneros-Mata, M. A., Botsford, L. W. y Quinn, J. F. 1997. Projecting viability of *Totoaba macdonaldi*, a population with unknown age-dependent variability. *Ecological Applications*, 7(3), 968-980.
- Cisneros-Mata, M. A., Montemayor-López, G. y Román-Rodríguez, M. J. 1995. Life history and conservation of *Totoaba macdonaldi*. *Conservation Biology*, 9(4), 806-814.
- Cisneros-Mata, M. A., True, C. D., Enríquez-Paredes, L. M., Sadovy, Y. y Liu, M. 2021. *Totoaba macdonaldi* (totoaba) The IUCN Red List of Threatened Species 2021. <https://www.iucnredlist.org/species/22003/2780880>.
- CITES. 2022. Summary of the 74th Meeting of the CITES Standing Committee: 7-11 March 2022. CITES Standing Committee Briefing Note. CITES SC74 FINAL. 19 pp.
- Cordes, J. F. y Graves, J. E. 2003. Investigation of congeneric hybridization in and stock structure of weakfish (*Cynoscion regalis*) inferred from analyses of nuclear and mitochondrial DNA loci. *Fishery Bulletin*, 101(2), 443-450.
- Costa, A. y Sutherland, K. 2017. Operation fake gold. Los Angeles, CA. Elephant Action League (EAL). <https://elephantleague.org/en>
- Curiel-Bernal, M. V., Aragón-Noriega, E. A., Cisneros-Mata, M. Á., Sánchez-Velasco, L., Jiménez-Rosenberg, S. P. A. y Parés-Sierra, A. 2021. Using observed residual error structure yields the best estimates. *Fishes*, 6(3):35
- D'Anatro, A., Pereira, A. N. y Lessa, E. P. 2011. Genetic structure of the white croaker, *Micropogonias furnieri* Desmarest 1823 (Perciformes: Sciaenidae) along Uruguayan coasts: contrasting marine, estuarine, and lacustrine populations. *Environmental Biology of Fishes*. 91(4), 407.
- Daesslé, L. W., Orozco, A., Struck, U., Camacho-Ibar, V. F., van Geldern, R., Santamaría-del-Angel, E. y Barth, J. A. C. 2017. Sources and sinks of nutrients and organic carbon during the 2014 pulse flow of the Colorado River into Mexico. *Ecological Engineering*, 106, 799-808.
- De Anda-Montañez, J. A., García de León, F. J., Zenteno-Savín, T., Balart-Paez, E., Méndez-Rodríguez, L. C., Bocanegra-Castillo, N., Martínez-Aguilar, S., Campos-Dávila, L., Román Rodríguez, M. J., Valenzuela-Quiñonez, F., Rodríguez-Jaramillo, M. E., Meza-Chávez, M. E., Ramírez-Rosas, J. J., Saldaña-Hernández, I. J., Olguín-Monroy, N. O. y M. E. Martínez-Delgado. 2013. Estado de salud y estatus de conservación de la(s) población(es) de totoaba (*Totoaba macdonaldi*) en el Golfo de California: una especie en peligro de extinción. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. La Paz, Baja California Sur. Informe Final, SNIB-CONABIO. Proyecto No. HK050, México, D.F.

- DOF 1975. Diario Oficial de la Federación: Acuerdo que establece veda para la especie Totoaba, *Cynoscion macdonaldi*, en aguas del Golfo de California, desde la desembocadura del Río Colorado hasta el Río Fuerte, Sinaloa en la costa oriental, y del Río Colorado a Bahía Concepción, Baja California, en la costa occidental.
- dos Santos, A. F., da Silva, R., Sampaio, I. y Schneider, H. 2017. The mitochondrial control region reveals genetic structure in southern kingcroaker populations on the coast of the Southwestern Atlantic. *Fisheries Research*, 191, 87–94.
- Douglas, R. G., Gorsline, D., Grippo, A., Granados, I. y Gonzalez-Yajimovich, O. 2001. Holocene Ocean - Climate Variations in Alfonso Basin, Gulf of California, Mexico. In West, G.J., Bujaloe., L.D. (Eds), *Proceedings of the eighteenth Pacific Climatic Workshop, Asilomar, Pacific Grove, CA, March 18-21, 2001. Technical Report 68*. (Issue January 2001).
- Drawbridge, M., Shane, M., & Silbernagel, C. (2021). The status of white seabass, *Atractoscion nobilis* as a commercially ready species for marine US aquaculture. *Journal of the World Aquaculture Society*, 52(3), 647-661.
- EIA. 2016. Environmental Investigation Agency: Collateral damage: how illegal trade in totoaba swim bladders is driving vaquita to extinction. www.eia-international.org/report/collateral-damage.
- EIA. 2017. Environmental Investigation Agency: Facing extinction. Survival of the vaquita depends on eliminating the illegal trade in totoaba. Environmental Investigation Agency. London, UK. November 2017. 8p.
- EIA. 2022. Environmental Investigation Agency: In approving Totoaba fish trade, CITES may have signed the death warrant for the vaquita porpoise. <https://eia-international.org/news/in-approving-totoaba-fish-trade-cites-may-have-signed-the-death-warrant-for-the-vaquita-porpoise> (11 de marzo de 2022)
- Ellegren, H. 2000. Microsatellite mutations in the germline: implications for evolutionary inference. *Trends in genetics*, 16(12), 551-558.
- Enciso, C. 2014. Evaluación de la pesquería de Curvina Golfina, *Cynoscion othonopterus* (Gilbert y Jordan, 1882) en el Alto Golfo de California. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Sinaloa. 65 p
- Enríquez-Paredes, L, True C. D., Victoria-Cota, N. y Burnham-Curtis M. 2015. Controversial molecular signatures of past demography in the totoaba: A critically endangered species with high mtDNA diversity and a large population size. American Fisheries Society 145th Annual Meeting. Portland, Oregon, EUA.
- Enríquez-Paredes, L., Schramm-Urrutia, Y., De la Rosa-Vélez, J.†, Quezada, J., True, C.D. y Galarza, J. 2008 Identidad y demografía histórica de la totoaba *Totoaba macdonaldi* (Gilbert 1890) con base en sus niveles de diversidad genética mitocondrial. Resúmenes del XI Congreso Nacional de Ictiología (SIMAC) La Paz, Baja California Sur.
- Excoffier, L. y Lischer, H. E. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10(3), 564-567.
- Excoffier, L., Smouse, P. E. y Quattro, J. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131(2), 479-491.
- Fariás, I. P., Muniz, L. B., Astolfi-Filho, S., y Sampaio, I. 2006. Isolation and characterization of DNA microsatellite primers for *Cynoscion acoupa*, the most exploited sciaenid fish along the coast of Brazil. *Molecular Ecology Notes*, 6(3), 660-663.

- Flanagan, A. y Hendrickson, J. 1976. Observation on the comercial fishery and reproductive biology of the totoaba *Cynoscion macdonaldi*, in the northern Gulf of California. *Fishery Bulletin*, 74(3):531-544.
- Flessa, K. W., Calderon-Aguilera, L., Cintra-Buenrostro, C. E., Dettman, D. L., Dietl, G. P., Goodwin, D. H., Jacobs, D. K., Kowalewski, M., Nelson, S. M., Rowell, K., Schone, B. R., Smith, J. A. y Zamora-Arroyo, F. 2019. Vaquita Face Extinction from Bycatch. Comment on Manjarrez-Bringas, N. et al., Lessons for Sustainable Development: Marine Mammal Conservation Policies and Its Social and Economic Effects. *Sustainability* 2018, 10, 2185. *Sustainability*, 11(7), 2161.
- Frankham, R., Bradshaw, C. J. y Brook, B. W. 2014. Genetics in conservation management: revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation*, 170, 56-63.
- Franklin, I. R. 1980. Evolutionary change in small populations. *Conservation Biology and Evolutionary-Ecological Perspective, Chapter 6*, 135–150.
- FSCPP. 2009. Federación de Sociedades Cooperativas de Producción Pesquera Ribereña del Puerto de San Felipe, S. de R.L. de C.V. Pesca Ribereña Multiespecífica Manifestación de Impacto Ambiental modalidad regional. 337 pp.
- Gaillard, J. M., Yoccoz, N. G., Lebreton, J. D., Bonenfant, C., Devillard, S., Loison, A., Pinter, D. y Allaine, D. 2005. Generation time: a reliable metric to measure life-history variation among mammalian populations. *The American Naturalist*, 166(1), 119-123.
- Garcés-Rodríguez, Y., Sánchez-Velasco, L., Díaz-Viloria, N., Jiménez-Rosenberg, S. P. A., Godínez, V., Montes-Arechiga, J. y Munguía-Vega, A. 2018. Larval distribution and connectivity of the endemic Sciaenidae species in the Upper Gulf of California. *Journal of Plankton Research*, 40(5), 606-618.
- García de León, F. J. G. 2013. La totoaba, un pez enigmático del golfo de California. *Investigación y Ciencia*, (436), 10-11.
- García de León, F. J., Valles-Jimenez, R., Shaw, K., Ward, R., de Anda Montañez, J. A. y Martínez Delgado, M. E. 2010. Characterization of fourteen microsatellite loci in the endemic and threatened totoaba (*Totoaba macdonaldi*) from the Gulf of California. *Conservation Genetics Resources*, 2(1), 219-221.
- García, E. 1987. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koppen para adaptarlo a condiciones de México. Editorial de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Distrito Federal de México, 246.
- Garrigue, C., Dodemont, R., Steel, D., y Baker, C. S. 2004. Organismal and 'gametic' capture-recapture using microsatellite genotyping confirm low abundance and reproductive autonomy of humpback whales on the wintering grounds of New Caledonia. *Marine ecology progress series*, 274, 251-262.
- Garza, J. C. y Williamson, E. G. 2001. Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 10(2), 305-318.
- Gentry, R. R., Gaines, S. D., Gabe, J. S., y Lester, S. E. 2019. Looking to aquatic species for conservation farming success. *Conservation letters*, 12(6), e12681.
- Giffard-Mena, I., Hernández-Montiel, Á. H., Pérez-Robles, J. y True, C.D. 2020. Effects of salinity on survival and plasma osmolarity of *Totoaba macdonaldi* eggs, larvae, and juveniles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 526, 151339.

- Gilmartin, M. y Revelante, N. 1978. The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 7(1), 29-47.
- Glenn, E. P., Flessa, K. W., Cohen, M. J., Nagler, P. L., Rowell, K., & Zamora-Arroyo, F. 2007. Just add water and the Colorado River still reaches the sea. *Environmental Management*, 40, 1-6.
- Grant, W. A. S. y Bowen, B. W. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 89(5), 415-426.
- Green, A. W., Osburn, H. R., Matlock, G. C. y Hegen, H. E. 1985. Estimated survival rates for immature red drum in northwest Gulf of Mexico bays. *Fisheries Research*, 3, 263-277.
- Grijalva-Chon, J. M. y Barraza-Guardado, R. H. 1992. Distribution and abundance of postlarvae and juveniles of shrimps of the genus *Penaeus* in Kino Bay and La Cruz Lagoon, Sonora, Mexico. *Ciencias Marinas*, 18(3), 153-169.
- Guevara-Escamilla, S., Huerta-Díaz, M. A., Félix-Pico, E., Farfan, B. C. y Matheus, C. 1973. Biología (peces, contenidos estomacales). Estudio Químico sobre Contaminación por Insecticidas en la Desembocadura del Río Colorado, 235-264.
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S., Chaumeil, P., Léger, P., Lepais, O., Lepoittevin, C., Malausa, T., Revardel, E., Salin, F. y Petit, R. J. 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources*, 11(4), 591-611.
- Gutiérrez, H. y Espíndola, S. 2010. Using low enthalpy geothermal resources to desalinate sea water and electricity production on desert areas in Mexico. *GHC Bulletin*, 29, 19-24.
- Haffray, P., Malha, R., Ould Taleb Sidi, M., Prista, N., Hassan, M., Castelnaud, G., Karahan-Nomm, B., Gamsiz, K., Sadek, S., Bruant, J. S., Balma, P. y Bonhomme, F. 2012. Very high genetic fragmentation in a large marine fish, the meagre *Argyrosomus regius* (Sciaenidae, Perciformes): Impact of reproductive migration, oceanographic barriers, and ecological factors. *Aquatic Living Resources*, 25(2), 173-183. <https://doi.org/10.1051/alr/2012016>
- Han, Z. Q., Gao, T. X., Yanagimoto, T., & Sakurai, Y. 2008a. Deep phylogeographic break among white croaker *Pennahia argentata* (Sciaenidae, Perciformes) populations in North-western Pacific. *Fisheries Science*, 74(4), 770-780.
- Han, Z. Q., Gao, T. X., Yanagimoto, T., & Sakurai, Y. 2008b. Genetic population structure of *Nibea albiflora* in Yellow Sea and East China Sea. *Fisheries Science*, 74(3), 544-552.
- Hare, M. P., Nunney, L., Schwartz, M. K., Ruzzante, D. E., Burford, M., Waples, R. S., Ruegg, K. y Palstra, F. 2011. Understanding and Estimating Effective Population Size for Practical Application in Marine Species Management. *Conservation Biology* 25(3), 438-449).
- Henriques, R., McKeown, N. J., Shaw, P. W. 2012. Isolation of 12 microsatellite markers for geelbeck (*Atractoscion aequidens* (Cuvier, 1860; Sciaenidae), an overexploited marine fish. *Conservation Genetics Resources*. 4(1). 85-87.
- Henriques, R., Potts, W. M., Santos, C. V., Sauer, W. H. H. y Shaw, P. W. 2014. Population connectivity and phylogeography of a coastal fish, *Atractoscion aequidens* (Sciaenidae), across the Benguela Current region: Evidence of an ancient vicariant event. *PLoS ONE*, 9(2).

- Hernández-Ayón, J. M., Galindo-Bect, M. S., Flores-Báez, B. P., & Alvarez-Borrego, S. 1993. Nutrient concentrations are high in the turbid waters of the Colorado River Delta. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 37(6), 593-602.
- Hervas, S., Lorenzen, K., Shane, M. A. y Drawbridge, M. A. 2010. Quantitative assessment of a white seabass (*Atractoscion nobilis*) stock enhancement program in California: Post-release dispersal, growth and survival. *Fisheries Research*, 105(3), 237-243.
- Holden, M. H., y Lockyer, J. 2021. Poacher-population dynamics when legal trade of naturally deceased organisms funds anti-poaching enforcement. *Journal of Theoretical Biology*, 517, 110618
- Holt, G. J. 1981. Effects of temperature and salinity on egg hatching and larval survival of red drum, *Sciaenops ocellatus*. *Fisheries Bulletin*, 79, 569-573.
- Houston, R. D., Bean, T. P., Macqueen, D. J., Gundappa, M. K., Jin, Y. H., Jenkins, T. L., Shelly, S-L. C., Martin, S. A. M. Stevens, J.R., Santos, E. M., Davie, A. y Robledo, D. 2020. Harnessing genomics to fast-track genetic improvement in aquaculture. *Nature Reviews Genetics*, 21(7), 389-409.
- Jiang, L. y Zhu, A. 2015. New microsatellite markers for large yellow croaker (*Pseudosciaena crocea*) and cross-amplification in closely related species. *Journal of genetics*. 94(1). 113-117.
- Jorde, P. E. 2012. Allele frequency covariance among cohorts and its use in estimating effective size of age-structured populations. *Molecular Ecology Resources*, 12(3), 476–480.
- Juárez, L. M., Konietzko, P. A., y Schwarz, M. H. 2016. Totoaba aquaculture and conservation: Hope for an endangered fish from Mexico's Sea of Cortez. *World Aquaculture*, 47(4), 30-38.
- Karlsson, S., Renshaw, M. A., Rexroad III, C. E. y Gold, J. R. 2008. Permanent Genetic Resources: PCR primers for 100 microsatellites in red drum (*Sciaenops ocellatus*). *Molecular Ecology Resources*, 8(2), 393-398.
- Kimura, M. y Ohta, T. 1969. The average number of generations until fixation of a mutant gene in a population. *Genetics* 61, 763–771
- Kingman, J. F. C. 1982. On the Genealogy of Large Populations. *Journal of Applied Probability* 19, 27-43.
- Kitada, S. 2018. Economic, ecological, and genetic impacts of marine stock enhancement and sea ranching: A systematic review. *Fish and Fisheries*, 19(3), 511-532.
- Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Pääbo, S., Villablanca, F. X. y Wilson, A. C. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(16), 6196-6200.
- Krause, G., Billing, S. L., Dennis, J., Grant, J., Fanning, L., Filgueira, R., Miller, M., Pérez-Agúndez, J.A. Stybel, N., Stead, S.M., Wawrzynski, W. (2020). Visualizing the social in aquaculture: how social dimension components illustrate the effects of aquaculture across geographic scales. *Marine Policy*, 118, 103985. Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. y Tamura, K. 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1547.
- Lau, C. L. y Jacobs, D. K. 2017. Introgression between ecologically distinct species following increased salinity in the Colorado Delta-Worldwide implications for impacted estuary diversity. *PeerJ*, 5, e4056.
- Lavín, M.F. y Marinone, S.G. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics: A tribute to the scientific work of Pedro Ripa*, 173-204.

- Leber, K. M., Kitada, S., Blankenship, H. L. y Svasand, T. 2004. Stock Enhancement and Sea Ranching: Developments, Pitfalls and Opportunities. Blackwell Publishing, Oxford, U.K.
- Lechuga-Devéze, C. H. y Morquecho-Escamilla, M. 1998. Early spring potentially harmful phytoplankton in Bahía Concepción, Gulf of California. *Bulletin of marine science*, 63(3), 503-512.
- Leigh, J. W. y Bryant, D. 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1110-1116.
- Lercari, D. y Chávez, E. A. 2007. Possible causes related to historic stock depletion of the totoaba, *Totoaba macdonaldi* (Perciformes: Sciaenidae), endemic to the Gulf of California. *Fisheries Research*, 86(2-3), 136-142.
- Li, J., Feng, F. y Yue, G. H. 2006. Twelve novel polymorphic microsatellites in a marine fish species, yellow croaker *Larimichthys polyactis*. *Molecular Ecology Resources*. 6(1). 188-190.
- Lorenzen, K., Agnalt, A. L., Blankenship, H. L., Hines, A. H., Leber, K. M., Loneragan, N. R. y Taylor, M. D. 2013. Evolving context and maturing science: aquaculture-based enhancement and restoration enter the marine fisheries management toolbox. *Reviews in Fisheries Science*, 21(3-4), 213-221.
- Lorenzen, K., Leber, K. M. y Blankenship, H. L. 2010. Responsible approach to marine stock enhancement: an update. *Reviews in Fisheries Science*, 18(2), 189-210.
- Lowerre-Barbieri, S. K., Chittenden Jr, M. E. y Jones, C. M. 1994. A comparison of a validated otolith method to age weakfish, *Cynoscion regalis*, with the traditional scale method. *Fishery Bulletin*, 92(3), 555-568.
- Luikart, G., Ryman, N., Tallmon, D. A., Schwartz, M. K. y Allendorf, F. W. 2010. Estimation of census and effective population sizes: the increasing usefulness of DNA-based approaches. *Conservation Genetics*, 11, 355-373.
- Lukacs, P. M. y Burnham, K. P. 2005. Review of capture–recapture methods applicable to noninvasive genetic sampling. *Molecular ecology*, 14(13), 3909-3919.
- Lynch, M. y Lande, R. 1998. The critical effective size for a genetically secure population. *Animal Conservation*, 1(1), 70–72.
- Ma, C. Y., Ma, H. Y. y Ma, L. B. 2011. Development and testing of 13 polymorphic microsatellite markers in *Larimichthys polyactis* (Sciaenidae) using 5' anchored PCR. *Genetics and Molecular Research*. 10(3). 1455-1460.
- Madon, B., Gimenez, O., McArdle, B., Scott Baker, C. y Garrigue, C. 2011. A new method for estimating animal abundance with two sources of data in capture–recapture studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(4), 390-400.
- Manjarrez-Bringas, N., Aragón-Noriega, E. A., Beltrán-Morales, L. F., Cordoba-Matson, M. V. y Ortega-Rubio, A. 2018. Lessons for sustainable development: Marine mammal conservation policies and its social and economic effects. *Sustainability*, 10(7), 2185.
- Mardones, L. S., Marioni, S. y Sierra, A. P. 1999. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 25(1), 1-30.

- Maron, D.F. 2022. The high-stakes quest to save a behemoth, croaking fish. National Geographic. September 15, 2022. <https://www.nationalgeographic.com/animals/article/the-high-stakes-quest-to-save-a-behemoth-croaking-fish>.
- Martínez-López, A. y Gárate-Lizarraga, I. 1994. Quantity and quality of the particulate organic matter in Concepcion Bay, during the spawning season of the scallop *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835). *Ciencias marinas*, 20(3), 301-320.
- Mateo-Cid, L. E., Sánchez-Rodríguez, I., Rodríguez-Montesinos, Y. E. y Casas-Valdez, M. M. 1993. Floristic study on benthic marine algae of Bahía Concepcion, BCS, Mexico. *Ciencias Marinas*, 19(1), 41-60.
- Meckel, L. D. 1975. Holocene sand bodies in the Colorado River delta area, northern Gulf of California. En: M.L. Broussard (Ed.), *Deltas: Models for Exploration*, Houston Geological Society, Houston. pp. 87-98.
- Mercado-Santana, J.A., Santamaría-del-Ángel, E., González-Silvera, A., Sánchez-Velasco, L., Gracia-Escobar, M.F., Millán-Núñez, R. y Torres-Navarrete, C. 2017. Productivity in the Gulf of California large marine ecosystem. *Environmental development* 22: 18-29.
- Mitchell, D. R., Huckleberry, G., Rowell, K. y Dettman, D. L. 2014. Coastal Adaptations During the Archaic Period in the Northern Sea of Cortez, Mexico. *Journal of Island and Coastal Archaeology*, 10(1), 28–51.
- Molina-Valdéz, D, Cervantes-Valle, C., Urías-Sotomayor, R., Márquez-Tiburcio, M. A. y Méndez-Tenorio, F.J. 1988. Informe técnico. Prospección y evaluación de la totoaba (*Cynoscion macdonaldi* Gilbert 1890) en el Golfo de California. Informe técnico final del proyecto CONACYT con clave PCEBNA 021227. Guaymas Sonora. México 1988.
- Morin, P. A., Martien, K. K., Archer, F. I., Cipriano, F., Steel, D., Jackson, J. y Taylor, B. L. 2010. Applied conservation genetics and the need for quality control and reporting of genetic data used in fisheries and wildlife management. *Journal of Heredity*, 101(1), 1-10.
- Mowat, G. y Paetkau, D. 2002. Estimating marten *Martes americana* population size using hair capture and genetic tagging. *Wildlife Biology*, 8(3), 201-209.
- Musick, J. A., Harbin, M. M., Berkeley, S. A., Burgess, G. H., Eklund, A. M., Findley, L., Grant, R., Golden, J. T., Ha, D. S., Huntsman, G. R., McGovern, J. C. y Wright, S. G. 2000. Marine, estuarine, and diadromous fish stocks at risk of extinction in North America (exclusive of Pacific salmonids). *Fisheries*, 25(11), 6-30.
- Nakashima, E. 1916. Notes on the totoaba (*Cynoscion macdonaldi* Gilbert). *Copeia*. 37: 85–86.
- Neyra-Flores, A. E. 2016. Evaluación del desempeño de la progenie de familias de totoaba silvestre y F1 bajo crianza comunal. Tesis Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, México.
- Nunziata, S. O., & Weisrock, D. W. (2018). Estimation of contemporary effective population size and population declines using RAD sequence data. *Heredity*, 120(3), 196–207.
- Obeso-Nieblas, M., Gaviño-Rodríguez, J. H. y Obeso-Huerta, H. (2012). Variabilidad espacial y estacional de temperatura, salinidad y densidad en Bahía Concepción, Golfo de California, México. *Revista de biología marina y oceanografía*, 47(3), 489-502.
- O'Malley, K. G., Abbey, C. A., Ross, K. y Gold, J. R. 2003. Microsatellite DNA markers for kinship analysis and genetic mapping in red drum, *Sciaenops ocellatus* (Sciaenidae, Teleostei). *Molecular Ecology Notes*, 3(1), 155-158.

- Páez-Osuna, F., Sanchez-Cabeza, J. A., Ruiz-Fernández, A. C., R. Alonso-Rodríguez, A. C., Piñón-Gimate, A., Cardoso-Mohedano, J. G., Flores-Verdugo, F. J., Carballo, J. L., Cisneros-Mata, M. A. y Álvarez-Borrego, S. 2016. Environmental status of the Gulf of California: A review of responses to climate change and climate variability. *Earth-Science Reviews*, 162, 253–268.
- Paden, C. A., Abbott, M. R., & Winant, C. D. 1991. Tidal and atmospheric forcing of the upper ocean in the Gulf of California: 1. Sea surface temperature variability. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 96(C10), 18337-18359.
- Panarari-Antunes, R. S., Prioli, A. J., Prioli, S. M. A. P., Gomes, V. N., Júlio, H. F., Agostinho, C. S., Silva Filho, J. P., Boni, T. A. y Prioli, L. M. 2012. Genetic divergence among invasive and native populations of *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Sciaenidae) in Neotropical regions. *Journal of Fish Biology*, 80(7), 2434–2447.
- Park, S. 2001. MStools v 3 (Excel spreadsheet toolkit for data conversion). Smurfit Institute of Genetics, Trinity College, Dublin, 2.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES journal of Marine Science*, 39(2), 175-192.
- Peakall, R. O. D. y Smouse, P. E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6(1), 288-295.
- Pearse, D. E., Eckerman, C. M., Janzen, F. J. y Avise, J. C. 2001. A genetic analogue of 'mark–recapture' methods for estimating population size: an approach based on molecular parentage assessments. *Molecular ecology*, 10(11), 2711-2718.
- Pedrin-Osuna, O. A. P., Murueta, J. H. C. y Marchena, M. D. 2001. Crecimiento y mortalidad de la totoaba, *Totoaba macdonaldi*, del alto golfo de California. *Ciencia Pesquera*. No. 15: 131-140.
- Peñaranda-Gonzalez, L. V. 2013. Caracterización genético-poblacional basada en marcadores moleculares tipo microsatélites en la corvina golfina (*Cynoscion othonopterus*) del Alto Golfo de California. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, México.
- Piller, K. R. y Cordes, L. M. (2011). Development and characterization of 12 polymorphic microsatellite loci in the Spotted Seatrout, *Cynoscion nebulosus* (Teleostei: Sciaenidae). *Molecular Ecology Resources*, 11, 418-421
- Porch, C. E. 2000. Status of the red drum stocks of the Gulf of Mexico. Southeast Fisheries Science Center. Sustainable Fisheries Division Contributions: SFD-99/00-85.
- Puchnick, A. L. y Levy, J. A. 2006. Genetic structure of Brazilian populations of white mouth croaker *Micropogonias furnieri* (Perciformes: Sciaenidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(3), 429–439.
- Renshaw, M. A., Hollenbeck, C. M. y Gold, J. R. 2012. Isolation of microsatellite markers from red drum, *Sciaenops ocellatus*, and characterization in red drum and spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus*. *Molecular Ecology Resources*, 12, 570-572.
- Riginos, C. 2005. Cryptic vicariance in Gulf of California fishes parallels vicariant patterns found in Baja California mammals and reptiles. *Evolution*, 59(12), 2678-2690.

- Ríos-Medina, K. 2008. Análisis de diversidad y estructura genética de la corvina blanca (*Atractoscion nobilis*) de las costas de la Península de Baja California (México) y California (EE.UU.) como primera aproximación para evaluar el impacto de su programa de repoblación. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California, México.
- Ríos-Medina, K. 2012. Diversidad genética de la corvina golfina (*Cynoscion othonopterus*) en la Reserva de la Biosfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado. Tesis de Maestría UABC. 118 pp.
- Ríos-Medina, K. 2012. Diversidad genética de la corvina golfina (*Cynoscion othonopterus*) en la Reserva de la Biosfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, México.
- Robles, J. M. y Marinone, S. G. 1987. Seasonal and interannual thermohaline variability in the Guaymas Basin of the Gulf of California. *Continental Shelf Research*, 7(7), 715-733.
- Roden, G. I., y Groves, G. W. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. *J. mar. Res*, 18(1), 10-35.
- Rodrigues, R., Santos, S., Haimovici, M., Saint-Paul, U., Sampaio, I. y Schneider, H. 2014. Mitochondrial DNA reveals population structuring in *Macrodon atricauda* (Perciformes: Sciaenidae): A study covering the whole geographic distribution of the species in the southwestern Atlantic. *Mitochondrial DNA*, 25(2), 150–156.
- Rodríguez-García, O. U., Román-Rodríguez, M. J., Morales-Bojórquez, E., De Anda-Montañez, J. A., García-De León, F. J., Campos-Dávila, L., Bervera-León, H. y Rivera-Rodríguez, L. B. 2020. New features on spatial distribution, age and growth of the protected species *Totoaba macdonaldi* in the Gulf of California. *Biotecnia*, 22(3), 61-72.
- Rojas-Bracho, L., Brusca, R. C., Álvarez-Borrego, S., Brownell Jr, R. L., Camacho-Ibar, V., Ceballos, G., de la Cueva, H., García-Hernández, J., Hastings, P. A., Cárdenas-Hinojosa, G., Jaramillo-Legorreta, A. M., Medellín, R., Mesnick, S. L., Nieto-García, E., Urbán, J., Velarde, E., Vidal, O., Findley, L. T. y Taylor, B. L. 2019. Unsubstantiated claims can lead to tragic conservation outcomes. *BioScience*, 69(1), 12-14.
- Román-Rodríguez, M. 1994. Edad y crecimiento de la totoaba (*Totoaba macdonaldi*) Gilbert en el Alto Golfo de California. Tesis de Maestría. CICESE.
- Román-Rodríguez, M. J. 2000. Estudio poblacional del chano norteño, *Micropogonias megalops* y la curvina Golfina *Cynoscion othonopterus* (Gilbert) (Pisces: Sciaenidae), especies endémicas del Alto Golfo de California, México. Instituto del Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable del Estado de Sonora. Bases de datos SNIB-CONABIO, proyecto L298. México, D. F.
- Román-Rodríguez, M. y Hammann G. 1997. Age and growth of totoaba, *Totoaba macdonaldi*; (Sciaenidae), in the upper Gulf of California. *Fishery Bulletin*, 95: 620-628.
- Romero, J. R., Cárdenas, L. A. A., Magaña, F. G. y Ramos, H. C. 1994. Composición, abundancia y riqueza específica de la ictiofauna de Bahía Concepción, Baja California sur, México. *Ciencias Marinas*, 20(3), 321-350.
- Rosales-Juárez, F. y Ramírez-González, E. 1987. Estado Actual sobre el Conocimiento de la totoaba (*Cynoscion macdonaldi*, Gilbert 1890). 1ª ed. Secretaría de Pesca. México. 42 pp.
- Ross, J. L., Stevens, T. M. y Vaughan, D. S. 1995. Age, growth, mortality, and reproductive biology of red drums in North Carolina waters. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124(1), 37-54.

- Rowell, K., Flessa, K. W., Dettman, D. L., Román, M. J., Gerber, L. R. y Findley, L. T. 2008. Diverting the Colorado River leads to a dramatic life history shift in an endangered marine fish. *Biological Conservation*, 141: 1139–1148.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S. E. y Sánchez-Gracia, A. 2017. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 34(12), 3299-3302.
- Ruiz-Barreiro, T. M. 2019. Viabilidad de la reactivación de una pesquería deportivo-recreativa de totoaba (*Totoaba macdonaldi*, Gilbert 1890), en el Alto Golfo de California. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional. 154pp.
- Ruiz-Barreiro, T. M., Arreguín-Sánchez, F., González-Baheza, A. y Hernández-Padilla, J. C. 2019. Effects of environmental variability on abundance of commercial marine species in the northern Gulf of California. *Scientia Marina*, 83(3), 195-205.
- Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Godínez, V. M., Barton, E. D., Santamaría-del-Angel, E., Jiménez-Rosemberg, S. P. A. y Marinone, S. G. 2017. Hydrographic and fish larvae distribution during the “Godzilla El Niño 2015–2016” in the northern end of the shallow oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(3), 2156-2170.
- Sanjurjo-Rivera, E., Mesnick, S. L., Ávila-Forcada, S., Poindexter, O., Lent, R., Felbab-Brown, V., Cisneros-Montemayor, A.M., Squires, D., Sumalia, U.R., Munro, G., Ortíz-Rodríguez, R., Rodríguez, R. y Sainz, J. F. 2021. An economic perspective on policies to save the Vaquita: Conservation actions, wildlife trafficking, and the structure of incentives. *Frontiers in Marine Science*, 625.
- Santos, S., Hrbek, T., Farias, I. P., Schneider, H. y Sampaio, I. 2006. Population genetic structuring of the king weakfish, *Macrodon ancylodon* (Sciaenidae), in Atlantic coastal waters of South America: Deep genetic divergence without morphological change. *Molecular Ecology*, 15(14), 4361–4373.
- Schnute, J. y Fournier, D. 1980. A new approach to length–frequency analysis: growth structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(9), 1337-1351.
- Seber, G. A. F. 1982. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. Caldwell, New Jersey: Blackburn Press.
- Secor D. H., Dean, J. M. y Laban, E. H. 1990. *Manual for otolith removal and preparation for microstructural examination*. Electric Power Research Institute. The Belle W. Baruch Institute for Marine Biology and Coastal Research. 85 p.
- Selkoe, K. A. y Toonen, R. J. 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters*, 9(5), 615-629.
- SEMARNAT. 2011. Diagnóstico de los problemas más intensos localizados en la UGA’s de interés prioritario en el Golfo de California. 18 pp.
- Seyoum, S., Tringali, M. D. y Bert, T. M. 2000. An analysis of genetic population structure in red drum, *Sciaenops ocellatus*, based on mtDNA control region sequences. *Fishery Bulletin*, 98(1), 127–138.
- Song, N., Ma, G., Zhang, X., Gao, T. y Sun, D. 2014. Genetic structure and historical demography of *Collichthys lucidus* inferred from mtDNA sequence analysis. *Environmental Biology of Fishes*, 97(1), 69–77.

- Soto-Rodriguez, M. 2021. Diversidad genética mitocondrial de a curvina golfin y sus implicaciones en el manejo de la pesquería. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, México.
- SRE. 2022. Secretaría de Relaciones Exteriores: Mexico takes another step towards protecting the vaquita porpoise and totoaba. [En línea] <https://www.gob.mx/sre/prensa/mexico-takes-another-step-towards-protecting-the-vaquita-porpoise-and-totoaba?idiom=en>
- Stewart, C. B. y Scharf, F. S. 2008. Estuarine recruitment, growth, and first-year survival of juvenile red drum in North Carolina. *Transactions of the American Fisheries Society*, 137(4), 1089-1103.
- Støttrup, J. G. y Sparrevohn, C. R. 2007. Can stock enhancement enhance stocks? *Journal of Sea Research*, 57(2-3), 104-113.
- Sun, D. Q., Zhang, B., Xu, T. J. y Wang, R. X. 2013. Fourteen polymorphic microsatellite markers isolated from big-head croaker (*Collichthys lucidus*). *Journal of Genetics*. 92(2). 79-81.
- Tershy, B. R., Breese, D., & Alvarez-Borrego, S. 1991. Increase in cetacean and seabird numbers in the Canal de Ballenas during an El Niño-Southern Oscillation event. *Marine Ecology Progress Series*, 299-302.
- Thompson, R.W., 1969, The northern Gulf of California: A synopsis based on available information. Bathymetry and sedimentation. En: Thomson, D.A., Mead, A.R., Schreiber, J.R. (eds.), *Environmental impact of brine effluents on Gulf of California: Washington, D.C., United States Department of the Interior, Research and Development Progress Report No. 387*, 196 p.
- True C. D., Sandoval-Garibaldi, G., López-Acuña, L.M., Galaviz-Espinoza, M.A., Enríquez-Paredes, L.M., Castro-Castro, N. y Pérez-Arvizu, P. 2017. Unidad de Biotecnología en Piscicultura (UBP) - Donde la ciencia se encuentra con la conservación y el desarrollo de la industria acuícola. *Aquaculture Magazine Editorial Panorama Acuícola* 27: 44-49
- True, C. D. 2012. Desarrollo de la biotecnología de cultivo de *Totoaba macdonaldi*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Marinas. UABC. 142 p.
- Urías-Sotomayor, R., Rodríguez-Domínguez, G., Félix-Ortiz, J. A., Ortega-Lizárraga, G. G., Muñoz-Rubí, H. A. y Aragón-Noriega, E. A. 2022. Stock Reduction Analysis of Bigeye Croaker *Micropogonias megalops* in the Upper Gulf of California, Mexico. *Fishes*, 7(1): 1-10.
- Valdez-Muñoz, C., Aragón-Noriega, E. A., Ortega-Rubio, A., Salinas-Zavala, C. A., Arreola-Lizárraga, J. A., Hernández-Vázquez, S. y Morales, L. F. B. 2010. Distribución y abundancia de juveniles de totoaba, *Totoaba macdonaldi* y la salinidad del hábitat de crianza. *Interciencia*, 35(2), 136-139.
- Valdez-Muñoz, C., Aragón-Noriega, E. A., Ortega-Rubio, A., Salinas-Zavala, C. A., Arreola-Lizárraga, J. A., Hernández-Vázquez, S., & Morales, L. F. B. 2010. Distribución y abundancia de juveniles de totoaba, *Totoaba macdonaldi* y la salinidad del hábitat de crianza. *Interciencia*, 35(2), 136-139.
- Valenzuela-Quinonez, F., Garza, J. C., De-Anda-Montanez, J. A. y García-De-León, F. J. 2014. Inferring past demographic changes in a critically endangered marine fish after fishery collapse. *ICES Journal of Marine Science*, 71(7), 1619-1628.
- Valenzuela-Quinonez, F., Arreguín-Sánchez, F., Salas-Márquez, S., García-De León, F. J., Garza, J. C., Román-Rodríguez, J., De-Anda-Montañez, J. A. 2015. Critically Endangered totoaba *Totoaba macdonaldi*: signs of recovery and potential threats after a population collapse. *Endanger Species Research*. 29:1-11.

- Valenzuela-Quiñonez, F., De-Anda-Montañez, J. A., Gilbert-Horvath, E., Garza, J. C. y García-De León, F. J. 2016. Panmixia in a critically endangered fish: the totoaba (*Totoaba macdonaldi*) in the Gulf of California. *Journal of Heredity*, 107(6), 496-503.
- Valenzuela-Quiñonez, F., García-De-León, F. J., de Anda-Montañez, J. A. y Balart-Páez, E. F. 2011. La totoaba del Golfo de California ¿Una especie en peligro de extinción? *Interciencia*, 36(9), 664-671.
- Valière, N. 2002. GIMLET: a computer program for analysing genetic individual identification data. *Molecular Ecology Notes*, 2(3), 377-379.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. y Shipley, P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4(3), 535-538.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II). *Human Biology* 10, 181– 213.
- Wang, J. 2011. COANCESTRY: a program for simulating, estimating, and analyzing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources*, 11(1), 141-145.
- Wang, R. X., Xu, T. J., Sun, Y. N. y He, G. Y. 2010. Polymorphic microsatellite loci from two enriched genomic libraries for the genetic analysis of the miuy croaker, *Miichthys miuy* (Sciaenidae). *Genetics and Molecular Research* 9(2). 931-934.
- Waples, R. S. y Do, C. H. I. 2008. LDNE: A program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Resources*, 8(4), 753-756.
- Waples, R. S. y Do, C. 1994. Genetic risk associated with supplementation of Pacific salmonids: captive broodstock programs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51(S1), 310-329.
- Williams, B. K., Nichols, J. D. y Conroy, M. J. 2002. *Analysis and management of animal populations*. Academic press.
- Willoughby, J. R. y Christie, M. R. 2019. Long-term demographic and genetic effects of releasing captive-born individuals into the wild. *Conservation Biology*, 33(2), 377-388.
- Wu, R. 2012. Population genetic structure and demographic history of small yellow croaker, *Larimichthys polyactis* (Bleeker, 1877), from coastal waters of China. *African Journal of Biotechnology*, 11(61), 12500–12509.
- Xing, S., Shao, C., Liao, X., Tian, Y. y Chen, S. 2009. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci from a dinucleotide-enriched genomic library of spotted maigre (*Nibea albiflora*). *Conservation Genetics*. 10(3). 789-791.
- Yoshizaki, G. y Yazawa, R. 2019. Application of surrogate broodstock technology in aquaculture. *Fish. Sci.* 1333 (85), 429–437
- Zimmerman, S. J., Aldridge, C. L. y Oyler-McCance, S. J. 2020. An empirical comparison of population genetic analyses using microsatellite and SNP data for a species of conservation concern. *BMC Genomics*, 21(1), 1-16.

Anexo I. Panel evaluado con 27 microsatélites de sciánidos

Tabla AI.1. Panel de marcadores microsatélites evaluados para la genotipificación en totoaba. Se indica en nombre del marcador, el nombre homologado con respecto a la NOM-169-SEMARNAT-2018 (NOM), las secuencias de los cebadores, la especie fuente, la estructura de la unidad de repetición y el número de acceso al GenBank. Los marcadores señalados en color rojo y naranja corresponden a los establecidos en la NOM, pero los naranjas fueron reemplazados por los de color verde por presentar problemas de reproducibilidad.

Locus	NOM	Cebadores	Especie*	Repetición	GenBank
Sc002	Cyne02	GCGTGAGGAGCTAGGAATCA AGCTGCAGAGAGACGCATTA	Cn	(GT) ₁₂	HQ540635 ^a
Sc003	CacMic03	GAGTGACGTCTCCCTTCTG GGTGAGTCTGAGCAGGAAGC	Ca	(GT) ₁₅	DQ285026 ^b
Sc003T	Tmac03T	GAGTTTGAGGACTGAATCACTA ATGGCTACCAAGTAGGAAGA	Tm	(CA) ₉	HM130045 ^c
Sc004	Tmac04	CTGTGTTGGCTTCTGTCA ACTGAGCGGAAATGAAAA	Tm	(CA) ₁₅	HM130046 ^c
Sc005	Tmac05	ATTTCTCTGCTGGTGGTG TCCATGCTGTAGAAATATGG	Tm	(GA) ₁₄	HM130047 ^c
Sc006	Tmac06	ATTAAGAAGAGTGCAGGAAC TGTGTCTTTGATGTGTTGT	Tm	(GT) ₁₇	HM130048 ^c
Sc012	Cyne12	GACTCACACTTCATACGGCT TACTGTCACTCCCGTTGG	Cn	(GT) ₂₁	HQ540639 ^a
Sc013	CacMic13	AGGATGGGATGGAGGAAGAG TACAGGGTTGTGCTCAGTGG	Ca	(GA) ₁₃	DQ285033 ^b
Sc014	CacMic14	ATCTTCTCCCCTCCGTCCT CTGTGTTGTTAAGGCGCATC	Ca	(CT) ₁₂	DQ285034 ^b
Sc018	CacMic18	GCTCGCCTCTCGTGTGAAT CCTGTGAAACAGCCCATGTA	Ca	(GT) ₁₁	DQ285038 ^b
Sc025	Tmac25	CACCAGTAATTTATGGTTAGAACA GGGACTGCTGTTTCTGAT	Tm	(GT) ₂₂	HM134218 ^c
Sc044	Tmac44	ACAGAATGAGGGGCAGAGG GCCACAAAGACACAATGCAG	Tm	(CA) ₁₆	EU784693 ^c
Sc051	Tmac51	GTTTTGCCTCTGCACACCTC TTCTGCCAAGATGACAGCAC	Tm	(TG)A(TG) ₁₂ TT(TG)	EU784694 ^c
Sc055	Tmac55	TGCAAAGCAGAAGAGAGGTG TGAGCCCGTTTTGATGATCT	Tm	(GAT) ₂ (GT) ₁₂	EU784695 ^c
Sc056	Tmac056	CCTCCACCTCCACCTTTAT GCGTGTTTCGCTCTTTGTAAC	Tm	CA(C) ₆ (A) ₅ (CA) ₁₂ GA	EU784696 ^c
Sc074	Tmac74	ATCGATTTTCATCAACAGGT GTCTTCTCTCTGCGTTTCT	Tm	(AG) ₁₈ GG(AG) ₁₇	HM134219 ^c
Sc403	Soc403	AGGGAAATGGTTGGTGAAGTAG GTCTGGACCTGTTTGTGAGAG	So	(TG) ₃₆	AY161013 ^d
Sc418	Soc418	GTTTTTCTGGCATTATGGATG TGAGGTTATCAAACACCTGCCACT	So	(TG) ₂₄	AY161021 ^d
Sc423	Soc423	GTCACCGCACCATGATGGAGAT TACCACTTACACTCAGCAGGTG	So	(CA) ₂₆	AY161025 ^d
Sc430	Soc430	TAACAGTCCCTAAACAGGTT GTTTCTCCTCCCTTTCCTC	So	(TG) ₂₃	AY161031 ^d

Locus	NOM	Cebadores	Especie*	Repetición	GenBank
Sc443	Soc443	CACAGGAGGAGTTTGTCCAAT ATGTTTCGGTTTTTCGTTTGCTC	So	(TG) ₁₅	AY161039 ^d
Sc507	Soc507	GCTGAGCAGAAAAGATGAGATAG CAGAGAGCCCAATGAAGGTC	So	(GATA) ₂₄	EF609021 ^e
Sc554	Soc554	GAAAGTAGTCCAACATCCAAGT AAATGCCAGTTTTCTCAGG	So	(CA) ₄₀	EF609054 ^e
Sc573	Soc573	AGAGCAGGAGGATGTGACTTC CTTTCTGGGAGGTTTCAGCACA	So	(CA) ₂₃	EF609072 ^d
Sc609	Soc609	CCCGCATTAGACAGAAAAC ATGGGTATGTGTGGCTTACAG	So	(CA) ₂₃	EF609099 ^e
Sc826	Soc826	GGCAGGATTTAGGCAATTCA ACACACTCCTGTGTGCAACC	So	(GTGA) ₁₁	JF509133 ^f
Sc973	Soc973	TCTTCATCCTGCTGTGAGTCC CAGACAAAACCTGGAAAATACAGAGG	So	(CA) ₁₃	JQ235359 ^f

* Las abreviaciones en las especies corresponden a *Cynoscion nebulosus* (Cn), *Cynoscion acoupa* (Ca), *Totoaba macdonaldi* (Tm) y *Sciaenops ocellatus* (So). Los números de acceso al GenBank están referenciados por el superíndice de la siguiente manera: ^a Piller y Cordes (2010), ^b Farias et al. (2006), ^c García de León et al. (2010), ^d O'Malley et al. (2003), ^e Karlsson et al. (2008) y ^f Renshaw et al. (2012).

Anexo II. Simulaciones Monte Carlo para estimar N

Tabla AII.1. Distribuciones de los parámetros empleados en las simulaciones de Monte Carlo para reconstruir la tabla de vida y estimar el tamaño censal de la población silvestre de totoaba.

Edad	Mortalidad	Fecundidad	% Hembras	Peso individual
HT	log-normal (0.3, 0.9)	N.A.	normal (0.4, 0.6)	N.A.
HVD	log-normal (0.3, 0.9)	N.A.	normal (0.4, 0.6)	N.A.
HF	log-normal (0.5, 1.0)	N.A.	normal (0.4, 0.6)	N.A.
HE	log-normal (0.5, 1.0)	N.A.	normal (0.4, 0.6)	N.A.
0.02	log-normal (0.5, 1.0)	N.A.	normal (0.4, 0.6)	N.A.
0.04	log-normal (0.5, 1.0)	N.A.	normal (0.4, 0.6)	N.A.
0.25	log-normal (0.5, 1.0)	N.A.	normal (0.4, 0.6)	log-normal (0.01, 0.03)
0.90	log-normal (0.1, 0.7)	N.A.	normal (0.4, 0.6)	log-normal (0.08, 0.32)
2.00	log-normal (0.1, 0.7)	N.A.	normal (0.4, 0.6)	log-normal (0.75, 3.00)
3.00	log-normal (0.1, 0.7)	N.A.	normal (0.4, 0.6)	log-normal (1.20, 4.80)
4.00	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 38,500)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (1.50, 6.00)
5.00	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 110,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (2.10, 8.40)
6.00	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 440,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (2.40, 9.60)
7.00	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 1,375,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (2.85, 11.40)
8.00	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 2,750,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (3.30, 13.20)
9.00	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 7,150,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (4.20, 16.8)
10.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 9,350,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (5.40, 21.60)
11.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 11,550,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (6.00, 24.00)
12.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 12,650,000)	normal (0.4, 0.6)	Log-normal (6.75, 27.00)
13.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 13,750,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (7.35, 29.40)
14.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 14,850,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (7.95, 31.80)
15.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 15,950,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (8.55, 34.20)
16.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 17,050,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (9.15, 36.60)
17.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 18,150,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (9.75, 39.00)
18.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 19,250,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (10.35, 41.40)
19.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 20,350,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (10.95, 43.80)
20.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 21,450,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (11.55, 46.20)
21.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 22,550,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (12.15, 48.60)
22.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 23,650,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (12.75, 51.00)
23.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 24,750,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (13.35, 53.40)
24.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 25,850,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (13.95, 55.80)
25.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 26,950,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (14.55, 58.20)
26.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 28,050,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (15.15, 60.60)
27.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 29,150,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (15.75, 63.00)
28.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 30,250,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (16.35, 65.40)
29.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 31,350,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (16.95, 67.80)
30.0	log-normal (0.1, 0.5)	log-normal (0.0, 32,450,000)	normal (0.4, 0.6)	log-normal (17.55, 70.20)

Tabla AII.2. Tabla de vida de la población silvestre de totoaba reconstruida con base en simulaciones de Monte Carlo de los parámetros de mortalidad, proporción de hembras, fecundidad y peso individual para cada grupo de edad. Los valores para el caso base se indican en color azul. Los grupos de edad que son objetivo de la captura ilegal y cuya contribución al desove fue considerada se señalan con un asterisco.

Edad (años)	N	Mortalidad	% Hembras	Desove	Biomasa (kg)
HT	125,718,318,611	0.50	0.45		
HVD	62,859,159,306	0.75	0.45		
HF	15,714,789,826	0.95	0.45		
HE	785,739,491	0.90	0.45		
0.02	78,573,949	0.90	0.45		
0.04	7,857,395	0.90	0.45		
0.25	785,739	0.85	0.45		27,501
0.90	117,861	0.20	0.45		47,144
2.00	94,289	0.50	0.45		353,583
3.00	47,144	0.50	0.45		282,866
4.00*	23,572	0.25	0.45	371,261,910	176,791
5.00*	17,679	0.25	0.45	795,561,235	185,631
6.00*	13,259	0.25	0.45	2,386,683,705	159,112
7.00*	9,945	0.25	0.45	5,593,789,933	141,709
8.00*	7,458	0.25	0.45	8,390,684,900	123,063
9.00*	5,594	0.25	0.45	16,361,835,555	117,470
10.0*	4,195	0.25	0.45	16,047,184,871	113,274
11.0*	3,147	0.25	0.45	14,867,244,807	94,395
12.0*	2,360	0.25	0.45	12,212,379,663	79,646
13.0*	1,770	0.25	0.45	9,955,744,290	65,044
14.0*	1,327	0.25	0.45	8,064,152,875	52,765
15.0*	996	0.25	0.45	6,496,123,150	42,561
16.0*	747	0.25	0.45	5,208,098,732	34,161
17.0*	560	0.25	0.45	4,158,078,826	27,301
18.0*	420	0.25	0.45	3,307,562,703	21,735
19.0*	315	0.25	0.45	2,622,424,714	17,247
20.0*	236	0.25	0.45	2,073,133,051	13,644
21.0*	177	0.25	0.45	1,634,585,675	10,764
22.0*	133	0.25	0.45	1,285,741,171	8,472
23.0*	100	0.25	0.45	1,009,157,315	6,653
24.0*	75	0.25	0.45	790,506,563	5,214
25.0*	56	0.25	0.45	618,108,855	4,079
26.0*	42	0.25	0.45	482,503,341	3,185
27.0*	32	0.25	0.45	376,068,781	2,483
28.0*	24	0.25	0.45	292,695,041	1,934
29.0*	18	0.25	0.45	227,503,873	1,503
30.0*	13	0.25	0.45	176,614,849	1,167
Total	353,543			125,805,430,385	
Total de adultos*	94,249				1,511,005
Hembras maduras	42,415				

Anexo III. Simulaciones coalescentes para estimar Ne

Para la estimación del tamaño efectivo de la población se consideraron distribuciones a priori de 50 a 20,000 individuos en una escala temporal de 20 a 7,500 generaciones, que corresponden a los valores empleados en un estudio previo (Valenzuela-Quiñonez et al. 2014) para estimar el tamaño efectivo de su población. Asimismo, dado que no existe evidencia de subpoblaciones de totoaba (Enríquez-Paredes et al. 2008, 2015; Valenzuela-Quiñonez et al. 2014, 2016), las simulaciones demográficas se realizaron bajo el supuesto de una sola población, aislada y que pasó por un único evento cambio demográfico en el tiempo. La **Tabla AIII.1** detalla los parámetros demográficos que se emplearon para un total de 1,000,000 de simulaciones coalescentes en DIYABC para cada marcador genético (haplotipos y microsátelites).

Tabla AIII.1. Parámetros demográficos empleados en las simulaciones demográficas para estimar el tamaño efectivo actual de la población silvestre de totoaba.

Escenario demográfico	Tamaño efectivo		Tiempo (generaciones)
	Actual	Pasado	
Caso 1	1, 200 (750-200)	14,000 (5,000 - 20,000)	4,500 (150 - 7,500)
Caso 2	6,500 (5,000 - 8,500)	500 (200 -800)	75 (50 - 100)
Caso 3	6,500 (5,000 - 8,500)	14,000 (5,000 - 20,000)	75 (50 - 100)
Caso 4	6,500 (6,000 - 7,200)	250 (50 - 550)	120 (70 - 1500)
Caso 5	15,000 (10,000 - 20,000)	14,000 (10,000 - 20,000)	75 (50 - 100)
Caso 6	1,200 (750 - 2,000)	14,000 (10,000 - 20,000)	75 (50 - 100)
Caso 7	6,500 (5,000 - 8,500)	14,000 (10,000 - 20,000)	4,500 (150 - 7,500)

Tomando en cuenta que la longitud total máxima reportada en la especie es de 2,030 mm (Pedrín-Osuna et al. 2001), la edad máxima es de 30 años (Alanis et al. 2021) y que alcanza la madurez sexual entre los 4 y 6 años (Cisneros -Mata et al. 1995, De Anda et al. 2013), se estimó el tiempo generacional para poder dimensionar la escala temporal de las simulaciones demográficas. El tiempo generacional estimado con base en la ecuación recomendada por los métodos de evaluación de la Lista Roja de la UICN fue de 15 años (Edad de la primera reproducción + (Edad de última reproducción – edad de primera reproducción)/2; Charlesworth 1994, Gaillard et al. 2005). Sin embargo, para ponderar las diferencias relacionadas con la edad en fecundidad y la supervivencia, así como la presencia de generaciones traslapadas, los datos de la tabla de vida se usaron para alimentar el programa Factor C (Jorde 2012), lo que resultó en un promedio de 12.8 años (mínimo= 11.0, máximo= 14.6).

En la Figura **AIII.1** se pueden apreciar el comportamiento de las simulaciones para los distintos escenarios demográficos evaluados. Para el caso de los haplotipos mitocondriales se evaluaron solo 5 escenarios, pero para los microsatélites se consideraron dos escenarios adicionales.

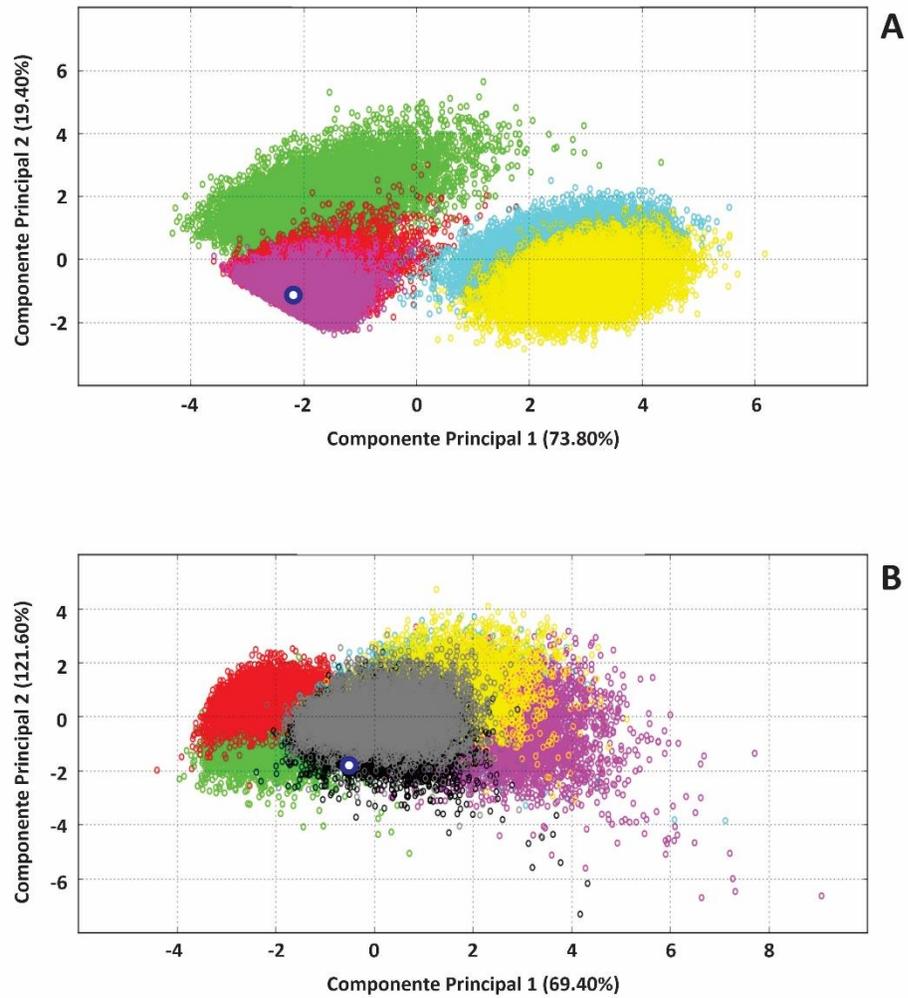


Figura AIII.1. Escenarios demográficos simulados en DIYABC con base en los niveles de diversidad genética observada a nivel de los haplotipos mitocondriales (A) y los microsatélites en la población silvestre de totoaba. El color de cada uno de los escenarios simulados corresponde al que se usó en la **Tabla AIII.1**. El círculo blanco con contorno azul indica el valor observado al que se busca se ajusten los escenarios simulados.

Anexo IV. Diversidad genética en scianidos

Tabla AIV.1. Valores de diversidad genética mitocondrial reportados para especies de la Familia Scianidae con distintas categorías de riesgo para sus poblaciones de acuerdo con las evaluaciones de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN). Se indica el número de muestras (n), el número de haplotipos (n_h), la diversidad haplotípica (h) y la diversidad nucleotídica (π_n).

Diversidad genética mitocondrial (región control)						
Especie	IUCN*	n	n_h	h	π_n	Referencia
<i>Aplodinotus grunniens</i>	LC	126	11	0.73	0.004	Chong y Roe (2018)
<i>Argyrosomus japonicus</i>	EN	20	9	0.81	0.005	Chai et al. (2013)
<i>Atractosion aequidens</i>	VU	104	32	0.85	0.005	Henriques et al. (2014)
<i>Atractosion nobilis</i>	LC	59	32	0.96	0.010	Ríos-Medina (2008)
<i>Collichthys lucidus</i>	NE	151	55	0.89	0.034	Song et al. (2014)
<i>Cynoscion acoupa</i>	LC	297	83	0.89	0.003	Rodrigues et al. (2008)
<i>Cynoscion guatucupa</i>	NE	92	31	0.82	0.004	Alonso y Fernández (2015)
<i>Cynoscion nebulosus</i>	LC	280	60	0.85	0.006	Anderson y Karel (2009)
<i>Cynoscion othonopterus</i>	VU	1,717	47	0.5	0.003	Soto-Rodríguez (2021)
<i>Cynoscion othonopterus</i>	VU	92	23	0.69	0.004	Ríos-Medina (2012)
<i>Cynoscion reticulatus</i>	LC	120	55	0.99	0.016	UBP-UABC (no publicados)
<i>Cynoscion reticulatus</i>	LC	42	31	0.99	0.016	Ríos-Medina (2012)
<i>Cynoscion xanthurus</i>	DD	61	16	0.79	0.008	UBP-UABC (no publicados)
<i>Larymichtys polyactis</i>	NE	127	125	1	0.013	Wu (2012)
<i>Macrodon ancylodon</i>	LC	130	43	0.91	0.019	Santos et al. (2006)
<i>Macrodon atricauda</i>	NE	266	85	0.8	0.003	Rodrigues et al. (2014)
<i>Menticirrhus americanus</i>	LC	224	113	0.84	0.005	dos Santos et al. (2017)
<i>Micropogonias furnieri</i>	LC	149	5	0.39	0.012	Puchnick y Levy. (2006)
<i>Miichthys miiuy</i>	DD	76	65	0.99	0.010	Cheng et al. (2011)
<i>Nibea albiflora</i>	NE	65	37	0.97	0.008	Han et al. (2008b)
<i>Nibea miichthioides</i>	NE	20	5	0.79	0.003	Chai et al. (2013)
<i>Pennahia argentatus</i>	NE	132	113	1	0.026	Han et al. (2008a)
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	LC	57	7	0.69	0.024	Panarari-Antunes et al. (2012)
<i>Sciaenops ocellatus</i>	LC	209	134	0.98	0.03	Seyoum et al. (2000)
<i>Totoaba macdonaldi</i>	VU	44	32	0.98	0.009	Valenzuela-Quiñones et al. (2016)
<i>Totoaba macdonaldi</i>	VU	3,615	267	0.97	0.013	Este trabajo

Tabla AIV.2. Valores de diversidad genética nuclear (microsatélites) reportados para especies de la Familia Scianidae con distintas categorías de riesgo para sus poblaciones de acuerdo con las evaluaciones de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN). Se indica el número de muestras (n), el número de haplotipos (n_h), la diversidad haplotípica (h) y la diversidad nucleotídica (π_n).

Diversidad genética nuclear (microsatélites)							
Especie	IUCN	n	n_L	k	Ho	He	Referencia
<i>Argyrosomus japonicus</i> (Kob)	NE	20	14	9.3	0.8	0.8	Archanagi et al. (2009)
<i>Argyrosomus japonicus</i> (Mulloway)	NE	29	15	9.4	0.8	0.8	Archanagi et al. (2009)
<i>Argyrosomus japonicus</i> (Mulloway)	NE	30	24	9.5	0.2	0.8	Jiang y Zhu (2014)
<i>Argyrosomus regius</i>	LC	361	11	13	0.6	0.6	Haffray et al. (2012)
<i>Atractoscion aequidens</i>	VU	41	12	18	0.8	0.8	Henriques et al. (2012)
<i>Atractoscion aequidens</i>	VU	558	8	23	0.9	0.9	Henriques et al. (2014)
<i>Collichthys lucidus</i>	NE	30	14	3.9	0.3	0.5	Sun et al. (2011)
<i>Cynoscion acoupa</i>	LC	-	17	5.9	0.6	0.7	Farias et al. (2006)
<i>Cynoscion nebulosus</i>	LC	556	6	15	-	0.6	Anderson y Karel (2010)
<i>Cynoscion nebulosus</i>	LC	25	29	9.5	0.6	0.7	Blandon et al. (2011)
<i>Cynoscion othonopterus</i>	VU	35	5	14	0.7	0.8	Ríos-Medina (2012)
<i>Cynoscion othonopterus</i>	VU	74	10	19	0.6	0.7	Peñaranda-González (2013)
<i>Cynoscion othonopterus</i>	VU	187	15	16	0.6	0.7	Arce-Valdés (2018)
<i>Cynoscion regalis</i>	NE	50	4	7.9	-	0.5	Cordes y Graves (2003)
<i>Cynoscion reticulatus</i>	LC	35	5	11	0.8	0.8	Ríos-Medina (2012)
<i>Johnius belangerii</i>	NE	31	24	11	0.2	0.8	Jiang y Zhu (2014)
<i>Larimichthys crocea</i>	NE	30	27	6.7	0.6	0.8	Jiang y Zhu (2014)
<i>Larimichthys crocea</i>	NE	25	33	13	0.7	0.8	Chen y Cheng (2013)
<i>Larimichtys polyactis</i>	NE	30	13	5.7	0.7	0.7	Ma et al. (2011)
<i>Larimichtys polyactis</i>	NE	32	12	14	0.8	0.8	Li et al. (2006)
<i>Larimichtys polyactis</i>	NE	30	35	15	0.7	0.8	Chen y Cheng (2013)
<i>Micropogonias furnieri</i>	LC	144	7	20	0.7	0.7	D'Anatro et al. (2011)
<i>Miichthys miiuy</i>	NE	30	12	5.7	0.5	0.6	Wang et al. (2011)
<i>Nibea albiflora</i>	NE	44	13	6.2	0.6	0.6	Xing et al. (2009)
<i>Nibea albiflora</i>	NE	-	23	9.6	0.2	0.8	Jiang y Zhu (2014)
<i>Pseudolithus senegallus</i>	VU	17	9	2.2	-	-	Haffray et al. (2012)
<i>Sciaenops ocellatus</i>	LC	24	100	12	0.8	0.8	Karlsson et al. (2008)
<i>Sciaenops ocellatus</i>	LC	8	38	6.4	0.7	0.8	O'Malley et al. (2003)
<i>Totoaba macdonaldi</i>	VU	180	19	12	0.6	0.6	Valenzuela-Quiñonez et al. (2014)
<i>Totoaba macdonaldi</i>	VU	2,185	24	16	0.7	0.7	Este estudio
<i>Umbrina cirrosa</i>	VU	31	8	4.1	-	-	Haffray et al. (2012)

Anexo V. Selección representativa de la memoria fotográfica

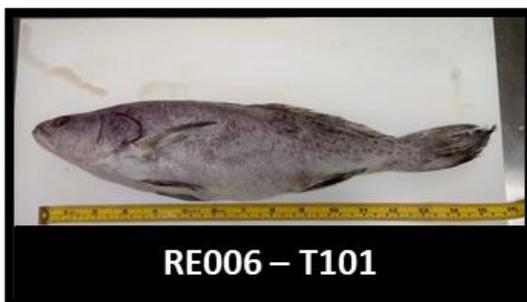
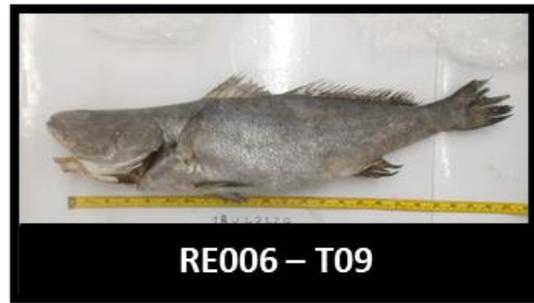
Trabajo del equipo de campo para la captura y registro de datos morfométricos de organismos jóvenes de totoaba obtenidos durante la pesca ribereña de escama con redes y línea.



Trabajo del equipo de campo para la captura y registro de datos morfométricos de organismos jóvenes de totoaba obtenidos durante la pesca ribereña de escama con redes y línea.



Registro fotográfico de algunos de organismos jóvenes de totoaba obtenidos durante la pesca ribereña de escama con redes y línea en las localidades donde sistemáticamente se llevaron a cabo las liberaciones experimentales de alevines provenientes de las UMA, con el objeto de suplementar la población silvestre.



Registro fotográfico de algunos de organismos jóvenes de totoaba obtenidos durante la pesca ribereña de escama con redes y línea en las localidades donde sistemáticamente se llevaron a cabo las liberaciones experimentales de alevines provenientes de las UMA, con el objeto de suplementar la población silvestre.



Registro fotográfico de algunos de organismos jóvenes de totoaba obtenidos durante la pesca ribereña de escama con redes y línea en las localidades donde sistemáticamente se llevaron a cabo las liberaciones experimentales de alevines provenientes de las UMA, con el objeto de suplementar la población silvestre.



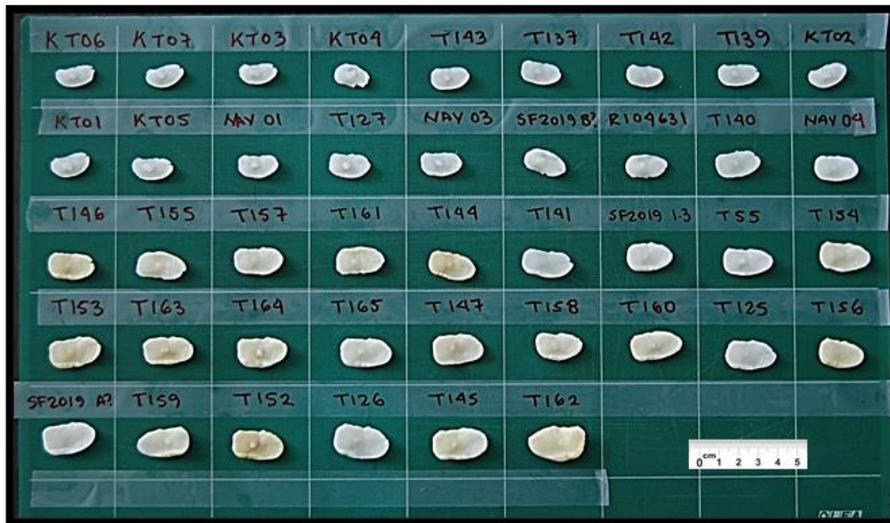
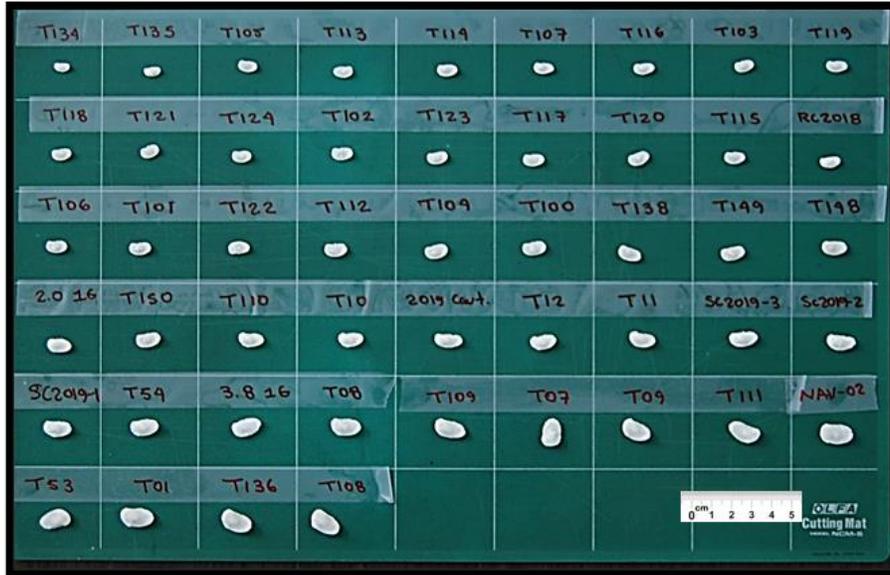
Registro fotográfico de algunos de organismos jóvenes de totoaba obtenidos durante la pesca ribereña de escama con redes y línea en las localidades donde sistemáticamente se llevaron a cabo las liberaciones experimentales de alevines provenientes de las UMA, con el objeto de suplementar la población silvestre.



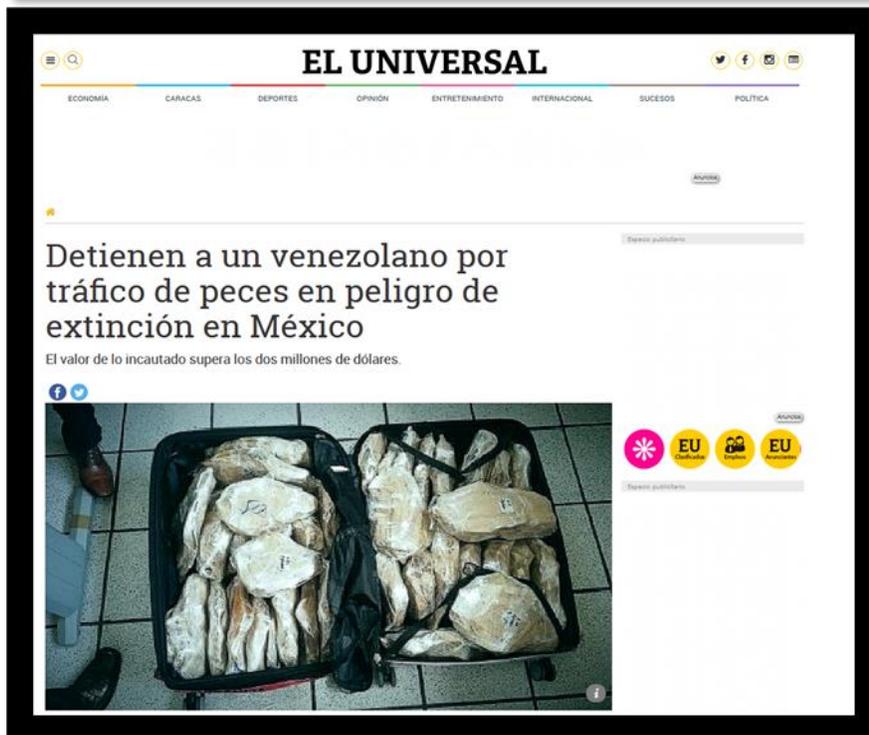
Registro fotográfico de algunos de organismos de totoaba obtenidos durante los recorridos en playa para la recolección de despojos de las actividades de captura ilegal de la especie en las localidades del Alto Golfo de California (San Felipe, B.C. y Santa Clara, Son.)



Registro fotográfico de algunos de los otolitos de totoaba recuperados de los ejemplares capturados o recolectados en playa, en las localidades donde sistemáticamente se llevaron a cabo las liberaciones experimentales de alevines provenientes de las UMA, con el objeto de suplementar la población silvestre.



Notas periodísticas relacionadas con el tráfico ilegal y el aseguramiento de vejigas natatorias (buches) de totoaba ocurridos durante 2020-2021 y para los que se gestionó el acceso para la obtención de datos morfométricos y muestras para análisis genéticos.



Registro fotográfico de algunos de los aseguramientos de vejigas de totoaba a los que se tuvo acceso para realizar el análisis morfométrico y genético.

