



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

INFLUENCIA DE CONDICIONES AMBIENTALES SOBRE LA
DISTRIBUCIÓN, ABUNDANCIA Y DESARROLLO DE LARVAS DE
Totoaba macdonaldi (GILBERT, 1890), EN EL ALTO GOLFO
DE CALIFORNIA.

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Biología Marina)

P r e s e n t a

Marcelo Vidal Curiel Bernal

Guaymas, Sonora, diciembre de 2023.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 13:30 horas del día 08 del Mes de noviembre del 2023, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

INFLUENCIA DE CONDICIONES AMBIENTALES SOBRE LA DISTRIBUCIÓN, ABUNDANCIA Y DESARROLLO DE LARVAS DE *Totoaba macdonaldi* (Gilbert, 1890), EN EL ALTO GOLFO DE CALIFORNIA.

Presentada por el alumno:

Marcelo Vidal Curiel Bernal.

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Biología Marina.**

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


LA COMISIÓN REVISORA



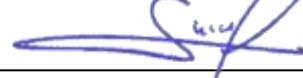
Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega.
Co-Director de Tesis



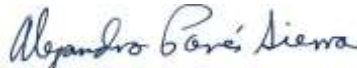
Dra. Laura Sánchez Velasco.
Co-Director de Tesis



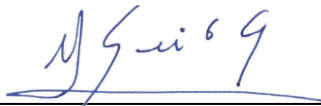
Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata.
Co-Tutor



Dra. S. Patricia A. Jiménez Rosenberg
Co-Tutor



Dr. Alejandro Francisco Parés Sierra
Co-Tutor

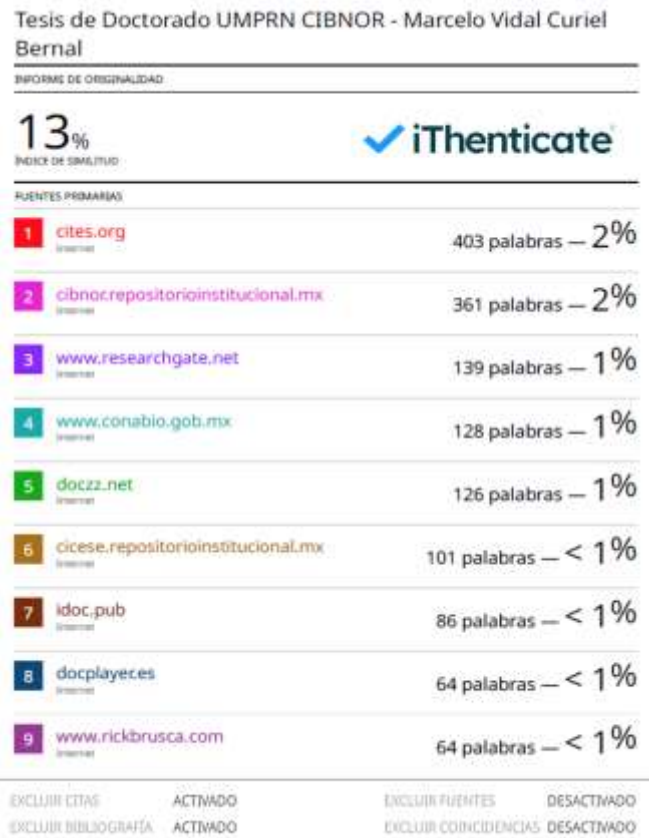


Dra. Alejandra Nieto Garibay,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

La Paz, Baja California Sur, a 09 de noviembre de 2023.

Los miembros del comité de tesis del (la) estudiante MARCELO VIDAL CUIREL BERNAL del Programa de DOCTORADO en Uso Manejo y Preservación de Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo.Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio:
iThenticate
- Filtros utilizados:
Citas y bibliografía excluida
- Porcentajes de similitud:
13%
Se muestra captura de pantalla



Firmas del Comité




Dr. E. Alberto Aragón Noriega.



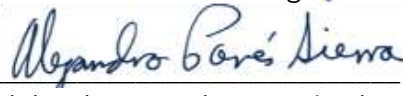
Dra. Laura Sánchez Velasco.



Dr. M. Ángel Cisneros Mata.



Dra. S. Patricia A. Jiménez Rosenberg.



Dr. Alejandro Francisco Parés Sierra.

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C.
Co-Director de Tesis

Dra. Laura Sánchez Velasco
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional
Co-Directora de Tesis

Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura
Co-Tutor de tesis

Dr. S. Patricia Adelheid Jiménez Rosenberg
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional
Co-Tutora de tesis

Dr. Alejandro Francisco Parés Sierra
Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada
Co-Tutor de tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Dra. Laura Sánchez Velasco
Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Dra. S. Patricia Adelheid Jiménez Rosenberg
Dr. Alejandro Francisco Parés Sierra

Jurado de Examen

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Dra. Laura Sánchez Velasco
Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Dra. S. Patricia Adelheid Jiménez Rosenberg
Dr. Alejandro Francisco Parés Sierra

Suplentes

Dr. Jorge Eduardo Chávez Villalba
Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga

Resumen

La presente tesis aborda una investigación sobre la biología, ecología y crecimiento de la *Totoaba macdonaldi* en el alto golfo de California. La totoaba, una especie endémica a esta región se encuentra actualmente en peligro de extinción debido a una serie de amenazas como: cambios en su ecosistema reproductivo y de crianza, pesca, incidental de juveniles e ilegal de adultos. Aunque en los últimos 30 años la población dio signos de recuperación, existen indicios de que tanto la población adulta como las abundancias de larvas presentan una tendencia decreciente. Lo que resalta la importancia de estudiar cómo la variabilidad ambiental incide en la distribución y abundancia de larvas de totoaba y subsecuentemente en el stock recluta de la especie. El estudio comienza con un análisis de la variabilidad del crecimiento individual en etapas juveniles y adultas de la totoaba. Para este propósito, se utiliza la varianza observada como elemento clave para parametrizar modelos de crecimiento individual. Los resultados indican que este enfoque proporciona estimaciones sólidas de los parámetros de crecimiento. A continuación, se investiga el crecimiento de las larvas de totoaba en condiciones de cultivo. Los datos revelan que un modelo sigmoideo describe mejor el crecimiento y se identifican dos puntos de inflexión en el crecimiento de las larvas. Estos hallazgos tienen importantes implicaciones para la cría y el cultivo de la totoaba para efectos de repoblación. Por último, se analiza la ecología y el transporte de las larvas de totoaba en el alto golfo de California. Se identifica una ventana óptima para el desove de la totoaba en términos de temperatura y concentración de clorofila, y se sugiere que las condiciones ambientales y la distribución de los adultos pueden influir en las abundancias de larvas en diferentes años. Además, se destaca la importancia del frente permanente al sur del alto golfo de California como una posible zona de acumulación de larvas como factor que contribuye al endemismo en la región. En conjunto, esta tesis representa un enfoque multidisciplinario para comprender los aspectos clave de la biología, ecología y crecimiento de la totoaba en el alto golfo de California. Los resultados proporcionan información valiosa para la conservación de esta especie amenazada y destacan la importancia de un enfoque integral en la gestión de los recursos marinos en esta región única.

Palabras Clave: Variabilidad ambiental, crecimiento, dispersión, rutas larvarias.
ORCID:0000-0003-2707-8564

Vo. Bo. Co-Directores de tesis



Dra. Laura Sánchez Velasco



Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega

Summary

The following thesis addresses a research on the biology, ecology, and growth of *Totoaba macdonaldi* in the upper gulf of California. The totoaba, a fish species endemic to this region, is currently endangered due to a series of threats such as: changes in its reproductive and breeding ecosystem, juvenile bycatch, and illegal fishing. Although over the last 30 years, the population has shown signs of recovery, there are indications that both the adult population and larval abundances are on a declining trend. This underscores the importance of studying how environmental variability affects the distribution and abundance of totoaba larvae and subsequently the recruitment stock of the species. The study begins with an analysis of growth in juvenile and adult stages of the totoaba. For this purpose, observed variance is used to parameterize individual growth models. Results indicate that this approach provides robust estimates of growth parameters. Next, the growth of cultivated totoaba larvae is investigated. The data reveal that a sigmoid model better describes the growth in the early life stages of the totoaba, and two inflection points in larval growth are identified. These findings have important implications for the breeding and cultivation of the totoaba for restocking purposes. Finally, the ecology and transport of totoaba larvae in the upper gulf of California are analyzed. An optimal window for totoaba spawning in terms of temperature and chlorophyll concentration is identified, and it is suggested that environmental conditions and the distribution of adults may influence larval abundances in different years. Additionally, the importance of the permanent front to the south of the upper gulf of California is highlighted as a possible larval accumulation zone and a contributing factor to endemism in the region. Overall, this thesis represents a multidisciplinary approach to understanding key aspects of the biology, ecology, and growth of the totoaba in the upper gulf of California. The results provide valuable information for the conservation of this threatened species and underscore the importance of a comprehensive approach in the management of marine resources in this unique region.

Keywords: Environmental variability, growth, dispersion, larval routes.

ORCID:0000-0003-2707-8564

Vo. Bo. Co-Directores de tesis



Dra. Laura Sánchez Velasco



Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega

Dedicatoria

A mi Familia; Padres, Hermanos, Quienes han estado siempre a mi lado, durante este largo viaje de aprendizaje que es la vida.

A mi Esposa Patricia y mis Hijos, por su amor, apoyo total y por ser mi motivación para esforzarme diariamente.

Agradecimientos

A CONAHCYT por otorgarme la beca nacional asociada al CVU (1000382) con la que fue posible realizar mi Posgrado.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. por la formación académica proporcionada, y todas las facilidades en mis estancias.

A la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del CIBNOR; a la Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro y Dra. Alejandra Nieto Garibay, por dirigir los esfuerzos de este Posgrado con una visión siempre profesional y humana, A la Mtra. Osvelia Ibarra Morales, a la Lic. Leticia González Rubio y Tania Verónica Núñez Valdez, por su profesionalismo y disposición en todo momento.

A mis Co-Directores Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega y Dra. Laura Sánchez Velasco, por su dirección, confianza y apoyo incondicional.

A la Dra. S. Patricia Jiménez Rosenberg, por la capacitación y el apoyo brindado al recibirme en su laboratorio de Ictiopláncton. Además de sus consejos y críticas a lo largo del trabajo de tesis.

Al Dr. Alejandro Francisco Parés Sierra, por su invaluable apoyo durante mi estancia en su institución abriendo las puertas de su Laboratorio de Oceanografía para nuestras simulaciones.

Al Doc. Miguel Ángel Cisneros Mata, por darme la oportunidad de trabajar a su lado especialmente en el proyecto totoaba, compartir sus conocimientos y experiencia ampliando la visión de quienes estamos a su lado.

Al M. en C. Edgar Alcántara Razo, responsable del Laboratorio de Ecología Aplicada y Pesquerías. Por su colaboración en la digitalización y tratamiento de datos, edición de imágenes y correcciones en redacción al cuerpo de esta tesis y las publicaciones indexadas.

Al Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, por el acceso a la base de datos del proyecto totoaba y por las facilidades otorgadas para la realización de este posgrado.

Al Centro Reproductor de Especies Marinas del Estado de Sonora. Y al Ing. Jesús Aguirre Osorio. Por su ayuda y todas las facilidades prestadas en la realización del cultivo larvario.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	v
Lista de figuras	vii
Lista de tablas	ix
Abreviaturas	x
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1 Ventana ambiental	4
2.2 Clasificación taxonómica	5
2.3 Biología de <i>Totoaba macdonaldi</i>	5
2.3.1 Reproducción y variables ambientales	6
2.3.2 Alimentación	6
2.3.3 Distribución	7
2.4 Endemismo	8
2.5 Aprovechamiento histórico de la totoaba.....	9
2.5.1 Pesca ilegal.....	10
2.5.2 Variabilidad estacional de las pesquerías	11
2.6 Edad y variabilidad en el crecimiento individual	13
2.7 Ecología y transporte del plancton en el AGC	14
2.8 Desarrollo biotecnológico.....	17
3. JUSTIFICACIÓN	19
3.1 Preguntas científicas.....	20
4. HIPÓTESIS.....	21
5. OBJETIVOS.....	22
5.1 Objetivo general	22
5.2 Objetivos particulares.....	22
6. MATERIAL Y MÉTODOS	23
6.1 Área de estudio.....	23
6.2 Reanálisis de las series históricas del crecimiento en adultos de <i>Totoaba macdonaldi</i>	27
6.2.1 Modelado.....	28
6.2.2 Criterio para seleccionar la mejor estructura de error.....	29
6.2.3 Intervalos de confianza para los parámetros	30
6.2.4 Rendimiento de crecimiento (Phi Prima) ϕ'	30
6.3 Monitoreo del crecimiento en laboratorio	31
6.3.1 Registro del ciclo embrionario	32
6.3.2 Desarrollo larvario en laboratorio	32
6.3.3 Modelación del crecimiento larvario.....	32
6.3.4 Selección de modelo	34
6.4 Muestreos de larvas silvestres	35
6.4.1 Trabajo de Campo.....	35

6.4.2	Recolecta y preservación de muestras	36
6.4.3	Almacenaje y transporte de muestras.....	36
6.4.4	Procesamiento de muestras	36
6.4.5	Análisis de datos	37
6.4.6	Variables ambientales.....	38
6.5	Simulación numérica del transporte larval	38
6.5.1	Modelo costero anidado.....	39
6.5.2	Escenarios para modelación	40
6.5.3	Análisis espacial	41
7.	RESULTADOS	42
7.1	Reanálisis del crecimiento de totoaba a partir de juveniles y adultos con datos históricos.	42
7.1.1	Variabilidad observada de los datos de talla-edad.....	42
7.1.2	Estructura de error utilizada en ambos modelos de crecimiento	42
7.1.3	Valores de parámetros estimados para diferentes estructuras de error.....	44
7.1.4	Valores de ϕ' calculados	46
7.2	Análisis del crecimiento larvario de totoaba	46
7.2.1	Crecimiento larvario de totoaba en cautiverio.....	47
7.2.2	Selección de modelo	49
7.2.3	Crecimiento a partir de información publicada.....	50
7.3	Muestreos de larvas de totoaba en el alto Golfo de California	51
7.3.1	Distribución de abundancias de larvas de totoaba	51
7.3.2	Estimación total de larvas de totoaba en el alto Golfo de California	54
7.3.3	Biovolumen y variables ambientales 2017	55
7.3.4	Biovolumen y variables ambientales 2018	58
7.3.5	Análisis interanual 2017 y 2018	61
7.4	Identificación posibles rutas de transporte larvario	62
7.4.1	Modelación preliminar	62
7.4.2	Modelación para la identificación	65
7.4.3	Análisis espacial	66
8.	DISCUSIÓN	68
8.1	Reanálisis de crecimiento en juveniles y adultos	68
8.2	Análisis del crecimiento de larvas	72
8.3	Ecología y transporte de larvas de totoaba.....	77
9.	CONCLUSIONES	83
9.1	Reanálisis de crecimiento en juveniles y adultos	83
9.2	Análisis de crecimiento de larvas de totoaba.....	83
9.3	Conclusiones de ecología y transporte de larvas de totoaba	84
10.	LITERATURA CITADA	85
11.	ANEXOS	96
	Anexo A. Artículo Publicado en revista incluida en JCR	96
	Anexo B. Artículo Publicado en revista incluida en JCR	108

Lista de figuras

Figura 1. Distribución de la población de <i>Totoaba macdonaldi</i> , modificado de Cisneros-Mata et al. (1997).....	8
Figura 2. Estacionalidad de las principales pesquerías del alto golfo de California. Modificado de Aragón (2006). Se incluye la captura ilegal de totoaba debido a que esta actividad continúa ocurriendo.	12
Figura 3. Clasificación de Golfo de California con base en procesos hidrológicos modificado de(Hidalgo-González y Alvarez-Borrego, 2004).	23
Figura 4. Localización del área de estudio y división del alto golfo de California: C) zona núcleo, B) zona de amortiguamiento y V) refugio de la vaquita marina. Modificado de Camacho Gastelum (2014).	27
Figura 5. Red de estaciones y división por zonas de muestreo, 2017 (A) y (B) 2018.	35
Figura 6. Varianza de tamaño por edad (σ^2) para los modelos de crecimiento de von Bertalanffy (vB) y Gompertz. (a) Varianza \odot , (b) varianza multiplicativa, (c) varianza dependiente, (d) varianza compensatoria, (e) varianza observada.	43
Figura 7. Datos de talla por edad de la totoaba, <i>Totoaba macdonaldi</i> , utilizados en el presente estudio. Las líneas muestran trayectorias de crecimiento del modelo más plausible (v Buscando la varianza observada) con intervalos de confianza del 95%.	45
Figura 8. Longitud total durante la producción en criadero de <i>Totoaba macdonaldi</i> según edad. A) Datos brutos y etapa de desarrollo, B) Variación promedio y régimen de alimentación, C) Variación de longitud y error estándar por edad.	48
Figura 9. El modelo de mejor ajuste (Exp-Schnute) para el crecimiento observado de las primeras etapas de <i>Totoaba macdonaldi</i>	49
Figura 10. Trayectorias de los modelos biológicamente más significativos utilizados para describir el crecimiento de la <i>Totoaba macdonaldi</i> en condiciones de laboratorio	50
Figura 11. Crecimiento de <i>Totoaba macdonaldi</i> en etapas tempranas en condiciones de laboratorio reportado en diferentes estudios.	51
Figura 12. Distribución de abundancias de larvas de <i>Totoaba macdonaldi</i> y su relación con las variables temperatura superficial del mar “escala de color anaranjado” y clorofila a “líneas segmentadas”; A) muestreo en marzo del 2017, B) muestreo en abril del 2017, C) muestreo en marzo del 2018, D) muestreo en abril del 2018.	53
Figura 13. Polígonos calculados de las distribuciones de larvas de <i>Totoaba macdonaldi</i> . Para cada año muestreado.	55
Figura 14. Fluctuación del promedio de temperatura superficial del mar (Triangulo); clorofila a (Punto); biovolumen (Equis) y profundidad (Cuadro) por campaña de muestreo durante 2017.	56
Figura 15. Distribución del biovolumen y su relación con las variables de temperatura superficial del mar y clorofila a. en las estaciones de muestreo para los meses de A) febrero B) marzo C) abril D) mayo E) junio del año 2017.	57
Figura 16. Fluctuación del Promedio de temperatura superficial del mar (Triangulo); clorofila a (Punto); biovolumen (Equis) y profundidad (Cuadro) por campaña de muestreo durante 2018.	59
Figura 17. Distribución de los valores de biovolumen de 80 estaciones de muestreo para los meses de A) febrero B) marzo C) abril y D) mayo del año 2018.	60
Figura 18. Comparación de las trayectorias totales y resultantes por mes de muestreo durante 2017. A) Total marzo, B) Resultante marzo, C) Total abril y D) Resultante abril.	63

Figura 19. Comparación de las trayectorias totales y resultantes por mes de muestreo durante 2018. A) Total marzo, B) Resultante marzo, C) Total abril y D) Resultante abril.	64
Figura 20. Comparación de las posiciones de liberación y finales por mes de muestreo durante 2017. A) marzo 2017 y B) abril 2017.	65
Figura 21. Comparación de las posiciones de liberación y finales por mes de muestreo durante 2018. A) marzo 2018 y B) abril 2018.	66
Figura 22. Representación espacial de los polígonos con abundancia de larvas, estaciones de origen asociadas a las larvas encontradas y la distribución de los adultos totoaba. Modificado de Cisneros-Mata, (2020) para los años 2017 y 2018.....	67
Figura 23. c) y d) Corrientes superficiales medias mensuales, m) Corriente superficial media anual Modificados de Montes et al. (2015).	81

Lista de tablas

Tabla 1. Clasificación taxonómica de <i>Totoaba macdonaldi</i>	5
Tabla 2. Principales especies capturadas durante 2003 en el alto golfo de California.	11
Tabla 3. Las funciones y descripciones de cada uno de los diez modelos.....	34
Tabla 4. Resultados de comparar la varianza de la talla por edad. θ_j es el número de parámetros en cada modelo, n es el tamaño de la muestra o el número de pares de edad-longitud, W_j es el peso del modelo y j se refiere al número de parámetros en cada modelo modificado de (Curiel <i>et al.</i> , 2021).....	44
Tabla 5. Intervalos de confianza media y del 95% para los parámetros que utilizan cinco estructuras de error para los dos modelos de crecimiento probados. t_0 corresponde a la edad de longitud cero de von Bertalanffy y t_1 al punto de inflexión del modelo de Gompertz. L_∞ es la longitud total asintótica. Para el modelo de von Bertalanffy, k es el crecimiento o coeficiente de Brody. Para el modelo de Gompertz, k/kg es la tasa de crecimiento instantáneo a la edad t_1 (Curiel <i>et al.</i> , 2021).....	45
Tabla 6. Los parámetros de von Bertalanffy k (y^{-1}), L_∞ (longitud total), valores de rendimiento de crecimiento ϕ' y sus anomalías, de investigaciones previas y del presente estudio; N : tamaño de la muestra; R : rango de tallas. Para facilitar la interpretación, también se proporcionan los parámetros de crecimiento de vB.....	46
Tabla 7. El criterio de información bayesiano (BIC) para cada uno de los diez modelos. Δ_i , diferencias en BIC; W_i , peso bayesiano	50
Tabla 8. Estaciones prospectadas, positivas a presencia de <i>Totoaba macdonaldi</i> y número de larvas por encontradas.....	52
Tabla 9. Comparación de parámetros centrales y estimación del número total de larvas de <i>Totoaba macdonaldi</i> por año.....	55
Tabla 10. Resultados de la comparación univariada entre los meses muestreados en 2017.....	58
Tabla 11. Resultados de la comparación univariada entre los meses de 2018.....	61
Tabla 12. Resultados del ANDEVA en la comparación interanual para 2017 y 2018.	62

Abreviaturas

AGC	Alto golfo de California.
B.C.	Baja California.
CITES	Convención Internacional para el tratado de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres.
CREMES	Centro de Reproducción de Especies Marinas del Estado de Sonora.
CROCO	Coastal and Regional Ocean Community Model.
DPH	Días Posteriores a la Eclosión.
GC	Golfo de California.
HYCOM	Hybrid Coordinate Ocean Model.
INAPESCA	Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura.
NEMO	Nucleus for European Modelling of the Ocean.
NGC	Norte del golfo de California.
psu	Unidades prácticas de salinidad.
pto	Puerto.
QGIS	Sistema de Información Geográfica Quantum.
RBAGCDRC	Reserva de la Biosfera del alto golfo de California y delta del río Colorado.
ROMS	Regional Ocean Modeling System.
SEMARNAT	Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.
TM	Totoaba macdonaldi.
UICN	Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza.

1. INTRODUCCIÓN

En el golfo de California existe una gran variedad de ecosistemas marinos y costeros que incluyen aproximadamente 350,000 hectáreas de manglares, alrededor de 383 especies endémicas de fauna marina, 5 géneros de tortugas marinas, 32 especies de mamíferos marinos que incluyen el 38% de las especies de cetáceos que se conocen en el mundo, y 875 especies de peces, de las cuales 77 son consideradas endémicas (SEMARNAT, 2020). Un claro ejemplo de peces endémicos a esta región y con gran importancia comercial lo constituye la *Totoaba macdonaldi* (TM) la cual se caracteriza por ser la especie más grande de la familia Sciaenidae y por ser un recurso que ha enfrentado grandes desafíos en las últimas décadas, incluida la sobreexplotación de su población debido a la alta demanda de su vejiga natatoria, conocida como "buche" en el mercado asiático.

La historia de aprovechamiento de la TM se remonta a principios del siglo XX, cuando la demanda de su vejiga natatoria generó una fiebre comercial en el puerto de Guaymas y posteriormente en el alto golfo de California (AGC). Sin embargo, el mal manejo de esta pesquería y las alteraciones ecológicas relativas al control del río Colorado provocaron la afectaciones a su población (Flanagan y Hendrickson, 1976), por lo que en México se instauró una veda permanente en 1975 y en 1991 se incluyó en la lista de especies protegidas bajo el estatus de especie en peligro de extinción. Aunque la pesca ilegal continuó aun después de las medidas de protección y se considera que es el mayor de los impactos sobre la población de totoaba durante los últimos años, el recurso muestra signos de recuperación según lo muestran recientes evaluaciones de la población realizadas por el Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (Cisneros-Mata, 2020). Estos esfuerzos en conjunto con iniciativas para el comercio por parte de compañías que la cultivan, lograron la reclasificación de la totoaba en la lista roja de la UICN, pasando de ser considerada como especie en peligro crítico a especie vulnerable (Cisneros-Mata *et al.*, 2021) Además se autorizó la comercialización de la carne de totoaba proveniente de las instalaciones de cultivo, por parte de CITES.

Los estudios sobre la ecología y la biología de la totoaba son esenciales para comprender, administrar y conservar esta especie, dado que, al igual que otros peces sujetos a explotación

pesquera, la sincronización de la reproducción de la totoaba con condiciones ambientales óptimas es esencial para su éxito reproductivo, lo que destaca la importancia de identificar y comprender las ventanas ambientales óptimas, su ciclo de vida, crecimiento y desplazamiento de larvas.

Este documento aborda aspectos cruciales, como la pesca ilegal de la totoaba, que continúa ejerciendo presión sobre las poblaciones de esta especie a pesar de los esfuerzos de conservación. Debido a que la pesca ilegal se dirige principalmente hacia las hembras de mayor tamaño, lo que tiene un impacto negativo en la descendencia de la especie y su población en general. La variabilidad ambiental en el AGC durante los meses reproductivos de la TM además de la estacionalidad de las pesquerías en la misma zona puesto que inciden en la presión social para la captura ilegal y las iniciativas para reactivar el aprovechamiento del recurso.

En los últimos años, se ha realizado un esfuerzo significativo para analizar y comprender los aspectos fundamentales de la biología y ecología de la totoaba. En este contexto, se han llevado a cabo investigaciones que abarcan desde la descripción morfológica de las larvas, crecimiento en etapas juveniles y adultas, análisis de la ecología de larvas en el hábitat reproductivo de totoaba hasta el desarrollo de la biotecnia para su cultivo (Cisneros *et al.*, 1995, 1997; Román y Hammann, 1997; Sandoval Garibaldi, 2002; True, 2012; De Anda *et al.*, 2013). Los resultados de estos estudios proporcionan información valiosa para el manejo sostenible y la conservación de esta especie. El uso de herramientas como imágenes satelitales y modelos numéricos de circulación oceánica permiten una mejor comprensión de los procesos de forzamiento ambiental y han mostrado ser muy útiles en la formulación de estrategias de manejo (Moreno Hernández, 2016). Por lo tanto, el presente estudio se apoya en estas técnicas en un esfuerzo por construir proyecto doctoral multidisciplinario.

Desde una perspectiva de investigación la totoaba es un recurso muy interesante no solo por ser endémica al golfo de California, su pasado como pesquería altamente rentable o por la demanda de su vejiga en países del oriente. La importancia de este recurso radica en que es un organismo que a lo largo de su vida está expuesta y completamente adaptada a los distintos

ecosistemas del golfo de California y a la variabilidad ambiental que caracteriza a cada uno de estos hábitats de los cuales se sirve hasta completar su ciclo de vida.

En la presente tesis se aborda de manera general cómo la variabilidad ambiental en el golfo de California influye sobre el crecimiento de la totoaba en las distintas etapas de su vida. De manera específica cómo la variabilidad ambiental en el AGC influye en los primeros días de vida de la especie. Para ello se presenta en primera instancia un re-análisis del crecimiento de totoaba para las etapas de juveniles y adultos, bajo un nuevo enfoque de modelación, ponderando el uso de varianza observada de datos históricos. Se presenta también un nuevo modelo para el ajuste del crecimiento de larvas de totoaba en condiciones de laboratorio y su análisis bajo en criterio de multimodelos. Por último, se presentan los resultados de las abundancias de larvas de totoaba obtenidas a partir de muestreos de zooplancton realizados en el AGC durante los años 2017 y 2018. Se investiga su relación con variables ambientales, así como las posibles rutas de transporte que siguen las larvas en el AG hasta los lugares en que se recolectaron. Lo anterior se realiza a través de modelación numérica de las corrientes durante la temporada de desove de la especie.

2. ANTECEDENTES

2.1 Ventana ambiental

La administración y conservación de recursos pesqueros requieren de un amplio conocimiento de la dinámica poblacional, la cual es un campo muy complejo que a su vez involucra varios procesos biológicos y ecológicos, además de la interacción entre los mismos procesos con la población sujeta al estudio. Por otra parte, la ley de la tolerancia (Shelford, 1913), establece que cualquier animal o planta se desempeña bien en un intervalo definido como óptimo bajo el efecto de cualquier variable. Fuera de ese intervalo óptimo el desempeño disminuye gradualmente llegando a ser muy pobre en ambos extremos (Jost *et al.*, 2012). De esta manera se puede deducir que para cada proceso biológico existen rangos de las variables ambientales que potencian el éxito de los mismos; a estos rangos se les conoce comúnmente como ventana ambiental óptima (Cury y Roy, 1989).

El concepto de la "ventana óptima" desempeña un papel crucial al delinear las condiciones ambientales ideales para ciertos eventos biológicos y ecológicos. Uno de los ejemplos más destacados de ventanas óptimas se encuentra en la reproducción de muchas especies, donde factores ambientales como la temperatura del agua, salinidad, oxígeno disuelto o la disponibilidad de alimento son variables críticas en este proceso. Diversas investigaciones han documentado que la sincronización de la reproducción con las condiciones ambientales adecuadas puede ser esencial para el éxito reproductivo de especies de pelágicos menores (Rodríguez y Esquivel, 2021). Durante estas ventanas óptimas, la supervivencia de las larvas y el subsecuente aumento de la clase anual de reclutas pueden aumentar significativamente (Shepherd, 1982).

En el caso de la totoaba, al tratarse de una pesquería colapsada, el estudio de las ventanas ambientales que rigen sus procesos de crecimiento, reproducción, migración, alimentación, principalmente, no se encuentran totalmente definidas en el golfo de California. Sin embargo, gracias a los programas de investigación para la recuperación de la población, se ha logrado inferir sobre los rangos óptimos de las variables más significativas en sus procesos biológicos.

2.2 Clasificación taxonómica

La TM en un principio fue clasificada como *Cynoscion macdonaldi* (Gilbert 1890). Sin embargo, más adelante se reclasificó al género *Totoaba* debido a su vejiga gaseosa y perforaciones infra mandibulares (Villamar, 1980) en la actualidad la clasificación taxonómica de *Tm* de acuerdo con (Lozano-Cabrera, 2019) es la siguiente (Tabla 1):

Tabla 1. Clasificación taxonómica de *Totoaba macdonaldi*.

Phylum	Chordata
Subphylum	Vertebrata
Infraphylum	Gnathostomata
Clase	Actinopterygii
Orden	Perciformes
Familia	Sciaenidae
Género	<i>Totoaba</i> (Villamar, 1980)
Especie	<i>Totoaba macdonaldi</i> (Gilbert, 1890)

2.3 Biología de *Totoaba macdonaldi*

La *Totoaba macdonaldi* (TM) es considerada un pez demersal endémico al golfo de California (Barrera, 1990). Forma parte de un grupo muy característico conocido como tambores o roncadores debido a que poseen una vejiga gaseosa con la que, mediante vibraciones, generan sonidos posiblemente asociados a su ritual de apareamiento (Arraya, 1984) en (Román-Rodríguez, 1994a). Es el ejemplar con mayor talla de la familia Sciaenidae, alcanzando al menos 2 m de longitud total (Lt) y un peso total (Wt) superior a 100 kg (Flanagan y Hendrickson, 1976; Cisneros *et al.*, 1995). La talla registrada para juveniles es de 28.0 a 136.5 cm de Lt, las hembras, que generalmente son más grandes alcanzan una Longitud máxima (Lt) de 186.0 cm mientras que los machos miden 165.1 cm (Valenzuela-Quiñonez *et al.*, 2016). Son organismos muy longevos, ya que pueden vivir hasta 25 años (Román-Rodríguez, 1994a). Son peces heterosexuales que no presentan dimorfismo, aunque en su temporada de reproducción que va

de febrero a mayo, con el pico máximo de desove en marzo (Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 2023) se puede observar que las hembras presentan un abultamiento del vientre (Arvizu y Chávez, 1972). Los experimentos en condiciones controladas indican que la totoaba es una especie desovadora sincrónica de múltiples lotes y no una especie de desove único como se sugería (True, 2012). Alcanzan su madurez sexual a una talla de 1.2 m en machos y 1.3 m para hembras a los seis y siete años, respectivamente (Barrera, 1990; Cisneros *et al.*, 1995). Las observaciones de totoaba en cautiverio indican que bajo estas condiciones las hembras maduran un año antes que en estado silvestre (True, 2012).

2.3.1 Reproducción y variables ambientales

Aunque se infiere que la totoaba se congrega en el delta del río Colorado con fines reproductivos, no se cuenta con datos *in situ* que nos permitan identificar las condiciones ambientales presentes en el AG durante los desoves de totoaba. Al respecto, solo se tienen las observaciones de principios de siglo las cuales mencionan que durante su desove los adultos parecían evitar el flujo frío de invierno del río Colorado; y que la temperatura del agua en el delta durante la temporada de desove varió entre 14 °C y 26 °C (Nakashima, 1916). Por otra parte, los experimentos realizados por True y colaboradores (2012) reportan que el régimen fototérmico utilizado en la preparación de los reproductores resultó muy eficiente para lograr la maduración de totoaba. El periodo de desoves registrado fue de marzo a mayo con un rango de temperaturas entre 19 °C y 25 °C. Sin embargo, concluyen que la totoaba a pesar de completar la madurez, es incapaz de desovar en cautiverio al igual que sucede con la mayoría de los sciánidos y salmónidos cultivados. Al respecto, la hipótesis propuesta es que se quedan en espera de otra señal ambiental que dispare la producción de la hormona necesaria para el desove (Zohar, 1989; Yaron, 1995; Battaglione y Selosse, 1996).

2.3.2 Alimentación

La totoaba es de hábitos carnívoros, con dieta compuesta principalmente de peces pelágicos, crustáceos y moluscos durante su etapa adulta, mientras que los juveniles se alimentan de pequeños cangrejos y peces bentónicos, anfípodos y camarones (Rosales y Ramírez, 1987;

Román-Rodríguez, 1989). Estudios en organismos silvestres reportan que la totoaba reduce su ingesta de alimentos durante la temporada de reproducción (Román-Rodríguez, 1989). Por otra parte, los estudios de acondicionamiento de reproductores en laboratorio, corroboran que la totoaba reduce considerablemente su alimentación durante el cortejo y desove (True, 2012).

2.3.3 Distribución

De febrero a mayo, la mayor densidad de la población se encuentra en el alto golfo de California (AGC), principalmente frente a Puerto Peñasco y Santa Clara, en Sonora, y en San Felipe, Baja California (Cisneros *et al.*, 1995). Su distribución está influenciada por cambios en factores ambientales (temperatura y salinidad), por lo que la población realiza migraciones anuales asociadas a su temporada de reproducción (Valdez *et al.*, 2010). Se cree que después del desove y durante su etapa de juveniles, permanecen en el alto golfo de California, mientras que los pre adultos (3-5 años) migran al sur sobre la costa peninsular donde permanecen un tiempo antes de continuar su migración más al sur hasta integrarse al stock de adultos desovados (6-25 años) quienes tienden a refugiarse en aguas más profundas con condiciones ambientales estables (Barrera, 1990; Cisneros *et al.*, 1995, 1997) (Figura 1). De marzo a junio, las hembras se distribuyen en las inmediaciones del delta del río Colorado con el fin de desovar (Berdegú, 1955). Estos movimientos encajan en la definición de un comportamiento migratorio de tipo filopátrico y sugiere la existencia de una sola población (Valenzuela-Quíñonez, 2014).

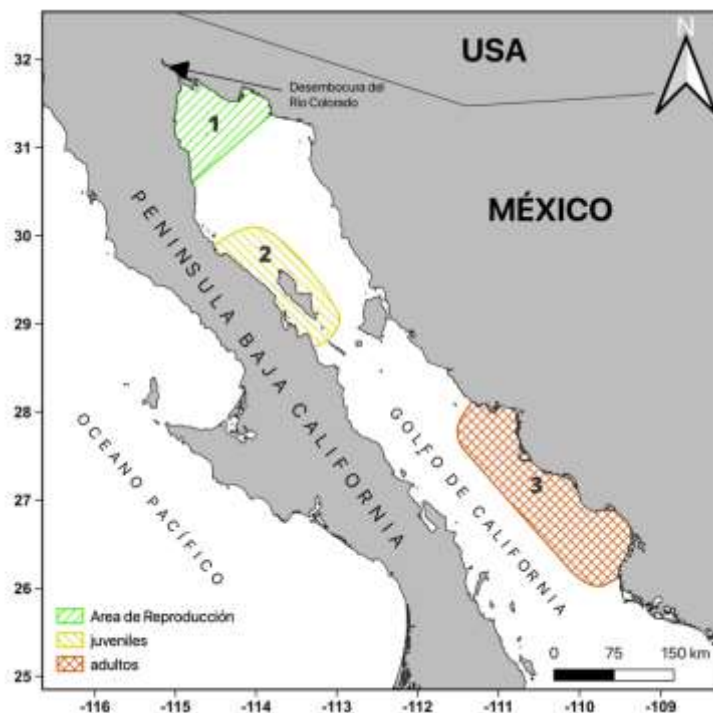


Figura 1. Distribución de la población de *Totoaba macdonaldi*, modificado de Cisneros-Mata et al. (1997).

La presencia de organismos juveniles ha sido interpretada como el sustento en la localización de la zona reproductiva de la totoaba en el AGC. Sin embargo, la delimitación geográfica del sitio particular de desove no está bien definida. En la bibliografía se reporta que la especie desova en la desembocadura del río Colorado, sin delimitar geográficamente si lo hacen dentro de los canales (con agua dulce) en la zona de mezcla (condiciones salobres) o la zona adyacente (condiciones marinas). Con respecto a las condiciones ambientales, se atribuye este comportamiento migratorio a que los desoves se asocian, o en su momento se asociaban, a las condiciones estuarinas que se presentaban en el delta del río Colorado. Sin embargo, dichas condiciones cambiaron dramáticamente, y los adultos continúan desovando en el área (Valdez et al., 2010).

2.4 Endemismo

Se considera que el GC se encuentra entre los ecosistemas con mayor grado de conservación en el mundo, con un alto grado de endemismo (Bourillón et al., 1988; Brusca y Findley, 2005). Para

explicar el endemismo en el caso del GC, se tiene la hipótesis que se puede deber a una combinación entre los diferentes ecosistemas y los procesos físicos que limitan la distribución de larvas a lo largo del GC (Brusca y Findley, 2005). Recientemente se han publicado estudios que identifican procesos físicos de meso escala. La presencia de frentes favorece la retención de larvas de peces, lo que podría estar influyendo en el proceso de endemismo en el GC (Garcés-Rodríguez *et al.*, 2018). Dos ejemplos de especies endémicas y que cohabitan en el AGC son la vaquita marina (*Phocoena sinus*) y nuestra especie de interés La totoaba (*Totoaba macdonaldi*). La primera es una marsopa de la cual se sabe que la pesca incidental ocasionó que su población declinara hasta considerarse en peligro crítico de extinción. Por otra parte, la totoaba es una especie de scíanido que durante el siglo pasado fue considerada una especie de gran importancia comercial y deportiva en esta zona. Sin embargo, el mal manejo de esta pesquería y las alteraciones ecológicas provocaron el descenso de su abundancia (Flanagan y Hendrickson, 1976) Por ello se instauró una veda permanente en 1975 (DOF, 1975) y en 1991 se incluyó en la lista de especies protegidas bajo el estatus de especie en peligro de extinción (DOF, 2002).

2.5 Aprovechamiento histórico de la totoaba

La importancia comercial de *Totoaba macdonaldi* se dio con el inicio del siglo pasado cuando se generó una demanda de la vejiga natatoria (buche) principalmente por parte del mercado oriental. La primera entidad con extracciones importantes para esta actividad fue el puerto de Guaymas donde se aprovechaba la migración reproductiva de esta especie (corrida) hacia la zona Norte del Golfo de California (NGC) para las actividades de pesca (Cisneros *et al.*, 1995). Con el declive de las capturas en esta entidad, la pesquería se trasladó al AG donde se atribuye a la totoaba la constitución de los campos pesqueros de San Felipe en B.C. y Golfo de Santa Clara y Puerto Peñasco en Sonora (Chute, 1928). Hasta antes del declive de su población de 1942, esta especie sostuvo una de las pesquerías deportivas y comerciales más importantes del Golfo durante los años 1934 a 1945, con capturas anuales totales que exceden las 2000 toneladas métricas (Rosales y Ramírez, 1987). Sin embargo, después de 1942 las capturas tuvieron una fuerte caída registrando su mínimo en 1975 con 59 toneladas. Ante este comportamiento de reducción en las capturas el gobierno de México implementó una estrategia para asegurar la protección de la totoaba, la vaquita marina y todas las especies que se reproducen en la zona

del AGC. Se declaró una veda temporal a la pesca de totoaba, y en 1955 declaró la zona del AGC como reserva para cultivo y repoblación en 1974. Un año más tarde se declaró veda total (Cisneros-Mata, 2020). En 1976 se integró a la totoaba en el Apéndice I de CITES (*CITES. The first meeting of the conference of the International Trade in Endangered Species of the Wild Fauna and Flora.*, 1976) y desde 1986 fue incluida en la lista roja como especies amenazadas como peligro crítico de la IUCN (Findley, 2010).

Recientes evaluaciones sobre el stock de totoaba, desarrollados por el Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (CITES, 2022). a la par de iniciativas para el comercio por parte de compañías privadas, dieron como resultado que la UICN, mejorara el estatus de la totoaba en su lista roja pasando de ser considerara como especie en peligro crítico a especie vulnerable (Cisneros-Mata *et al.*, 2021). También CITES autorizó la comercialización de la carne de totoaba proveniente de las instalaciones de cultivo(CITES, 2022).

2.5.1 Pesca ilegal

Uno de los factores que continúa ejerciendo presión sobre la población de totoaba aun después de los esfuerzos de conservación realizados por el gobierno de México es la pesca ilegal de esta especie (Cisneros *et al.*, 1995). El origen de esta actividad al igual que las pesca legal de antaño, responde a la demanda de su vejiga gaseosa por parte del mercado oriental, y se remonta a los inicios de esta (González-Acevedo, 2011; Aceves *et al.*, 2023). La pesca ilegal no se detuvo después de la prohibición total de su aprovechamiento en 1975, más bien continuó convirtiéndose en una explotación de bajo perfil. Sin embargo, se sabe que en la última década esta actividad ha repuntado, generando un incremento en la tasa de explotación estimada para esta actividad ilícita, sobre todo a partir de la década del 2010(Cisneros-Mata, 2020). Más allá de los efectos sobre la población adulta, esta actividad genera un impacto en la descendencia de la especie ya que se considera que este tipo de pesca (según los registros de los esqueletos usados para los análisis) es dirigida específicamente hacia las hembras de mayor talla que conforman el stock reproductivo de la especie; lo anterior, debido que poseen vejigas de mayor tamaño que los machos de igual tamaño. Por esto y otro tipo de impactos se considera que los efectos ecológicos generales de esta pesca ilegal son poco conocidos (Aceves *et al.*, 2023).

2.5.2 Variabilidad estacional de las pesquerías

El AGC está sujeto a marcados cambios estacionales en sus condiciones ambientales, y está bien documentado que las poblaciones de recursos marinos sin importar género y especie responden a esta variabilidad de forma muy diversa (Barange y Perry, 2009). Al ser el AGC un área tan pequeña y dinámica, las distintas especies lo utilizan como zona de reproducción y crianza y por ello necesariamente tienen que estar adaptadas para aprovechar al máximo las características fisicoquímicas e hidrodinámicas del lugar.

Algunas de las especies que utilizan de esta forma las aguas AGC y que además sostienen pesquerías importantes para la zona e incluso para el país son: curvina (*Cynoscion othonopterus*), chano (*Micropogonias megalops*), sierra (*Scomberomorus sierra*), camarón azul (*Litopenaeus stylirostris*), almeja de sifón (*Panopea globosa*), medusa (*Stomolophus* sp. 1), jaiba (*Callinectes bellicosus*), elasmobranquios y totoaba (Tabla 2). Con respecto a la estacionalidad de las actividades de pesca que se desarrollan en el AGC, se tiene documentado que existen dos temporadas importantes para la pesca, tanto por el volumen de extracción como por el valor económico. Durante enero la pesca es baja, pero de febrero a marzo inicia la captura de curvina; para abril se alterna la pesca de curvina con sierra y chano, en mayo continúa sierra y chano, para junio solo se pesca sierra. Julio y agosto son meses de actividad baja, sin embargo, en septiembre inicia la pesca de camarón, la cual dura hasta diciembre como se muestra en la Fig. 2 (Aragón, 2006).

Tabla 2. Principales especies capturadas durante 2003 en el alto golfo de California.

Recurso	Captura Kg	% de Captura anual	% de ingreso anual
Curvina	2,318,303	62.92	35.81
Sierra	517,744	14.05	6.96
Chano	469,498	12.74	3.57
Camarón Azul	295,038	8.01	52.35
Manta	53,354	1.45	0.85
Almeja blanca	7,055	0.19	0.09
Tiburón	4,911	0.13	0.06
Lenguado	1,825	0.05	0.05
Otras especies	16,828	0.46	0.26

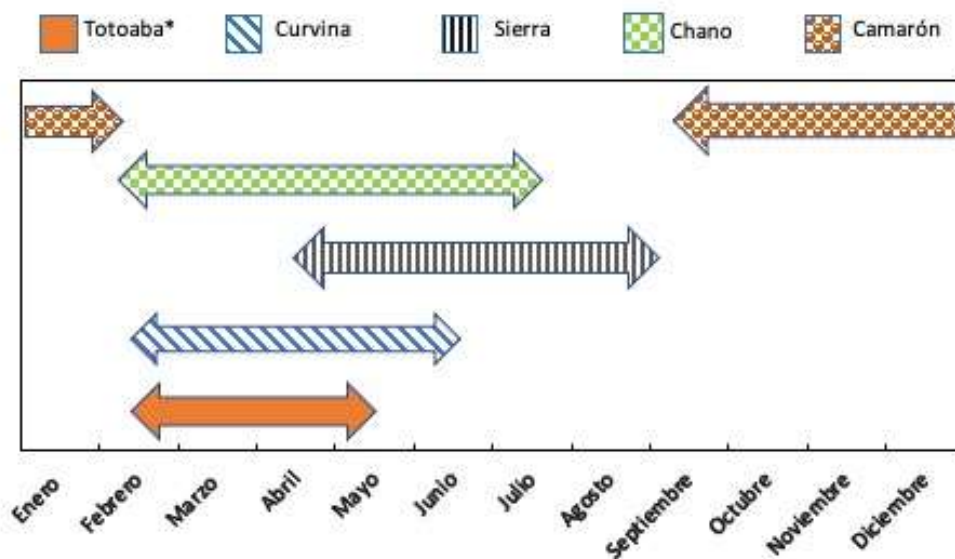


Figura 2. Estacionalidad de las principales pesquerías del alto golfo de California. Modificado de Aragón (2006). Se incluye la captura ilegal de totoaba debido a que esta actividad continúa ocurriendo.

La mayoría de estas especies tienen la característica común de congregarse con fines de reproducción. Las congregaciones reproductivas es una estrategia de supervivencia usada por especies de interés comercial incluso antes de la aparición de sus pesquerías (Erisman *et al.*, 2012). Existe una relación muy estrecha entre las actividades de pesca y los ciclos de reproducción de estas especies debido a la periodicidad y el alto grado de predicción del evento reproductivo, que generalmente se asocia a ciclos lunares o de mareas (Aragón, 2006). La administración de pesquerías con agregación reproductiva representa un reto para las autoridades. Por un lado, se deben aprovechar estos eventos para minimizar costos y aumentar las capturas haciendo más rentable la actividad; en contraparte, focalizar los esfuerzos de pesca durante la reproducción aumenta la probabilidad de capturar organismos que aún no se hayan reproducido por lo menos una vez en su vida. Un aspecto aún más importante es el hecho de que las agregaciones reproductivas incrementan la vulnerabilidad de las especies (Galindo-Cortes, 2011).

Esto conllevaría a reducción en los reclutas de temporadas futuras. El estudio de este tipo de impactos en pesquerías con agregación reproductiva es difícil de evaluar a lo largo de todo el

desarrollo ontológico de cada especie (Sadovy De Mitcheson y Colin, 2012). Sin embargo, se tiene evidencia de pesquerías que han sufrido caídas en sus capturas debido al fenómeno de hiperestabilidad (Galindo-Cortes, 2011), dado que la congregación reproductiva enmascara la caída del stock, debido a que la captura por unidad de esfuerzo se mantiene estable (Erisman *et al.*, 2012). Esto pudiera estar ocurriendo con las pesquerías actuales del AGC. Esto, asimismo, pudo haber ocurrido con la pesquería de totoaba y el aumento de esta actividad podría tener efectos significantes sobre la biomasa desovante y por ende en la clase anual de reclutas. Ello impacta directa y simultáneamente en dos sectores importantes de su población (adultos desovantes y reclutas).

La estacionalidad de las pesquerías del AGC da cuenta del traslape en las épocas reproductivas de la totoaba y por lo menos tres especies más (chano, curvina y sierra), lo que lleva a reflexionar sobre las posibles interacciones que ocurren entre las poblaciones de estos recursos y el resto de la comunidad zooplanctónica en un espacio tan estrecho y dinámico como lo es el AGC.

2.6 Edad y variabilidad en el crecimiento individual

La determinación de la edad y el crecimiento de los peces es de gran importancia en las investigaciones acerca de la dinámica de poblaciones, ya que con este conocimiento es posible inferir efectos potenciales del forzamiento ambiental, además el crecimiento y la mortalidad de un stock pesquero (Flores *et al.*, 1992). Los principales métodos para la estimación de edad en teleósteos son: recuento de anillos en estructuras duras (escamas u otolitos), análisis de frecuencia de tallas, estudios de marcado y recaptura y cultivo de organismos en cautiverio donde se asume al desove como tiempo cero (Morales, 1987). En el caso específico de la totoaba, gran parte de los análisis se realizaron durante la década de los noventa cuando la pesca desmedida y los cambios en el ecosistema ya habían diezmando la población (De Anda *et al.*, 2013). Aun así se estimó la edad y el crecimiento mediante el análisis de frecuencia de talla en las capturas (Cisneros *et al.*, 1995; Román y Hammann, 1997; Pedrín *et al.*, 2001), además de un estudio mediante conteo de anillos en estructuras duras (Román-Rodríguez, 1994). En esta última investigación se reporta a la totoaba como un organismo longevo y con crecimiento

isométrico durante su etapa de juvenil, presentando una tasa de crecimiento entre 2.6 y 4.4 cm/mes (Román-Rodríguez, 1994a) Todas las investigaciones utilizaron el modelo de von Bertalanffy para describir el crecimiento, obteniendo los siguientes parámetros por autor: $k = 0.231 \text{ año}^{-1}$, $L_{\infty} = 139.0 \text{ cm}$ (longitud patrón) y $t_0 = -1.10 \text{ años}$ (Román-Rodríguez, 1994a); $k = 0.152 \text{ año}^{-1}$, $L_{\infty} = 169.9 \text{ cm}$ de longitud total y $t_0 = 0.61 \text{ años}$ (Cisneros *et al.*, 1995); $k = 0.3162 \text{ año}^{-1}$, $L_{\infty} = 135.5 \text{ cm}$ y $t_0 = -0.0499 \text{ año}$ (Román y Hammann, 1997); $k = 0.1743 \text{ año}^{-1}$, $L_{\infty} = 206.33 \text{ cm}$, $t_0 = -0.30 \text{ años}$ (Pedrín *et al.*, 2001); $K=0.22 \text{ año}^{-1}$, $L_{\infty}=1,566 \text{ mm LT}$, $t_0=-0.65 \text{ años}$ (De Anda *et al.*, 2013).

Todas estas investigaciones analizaron el crecimiento de las etapas juveniles y adultos. Sin embargo, para los estadios desde huevo hasta alevines solo se tienen estudios desarrollados en el campo del desarrollo biotecnológico para el cultivo de totoaba en condiciones controladas las cuales se describen más adelante. Un aspecto importante por resaltar es que todos los análisis realizados a la fecha se desarrollaron bajo el esquema de parametrizar un solo modelo (von Bertalanffy) que permita estimar la velocidad de crecimiento y la longitud máxima. No se habían aprovechado las ventajas que ofrece el uso de múltiples modelos y el análisis de la estructura de error, que proporcione al investigador mayor certidumbre en las estimaciones además de elementos para inferir posibles efectos fisiológicos o ambientales en el crecimiento. Por lo que en el presente estudio abordaremos estas metodologías novedosas para el re-análisis de toda la información disponible en las etapas de vida de la totoaba.

2.7 Ecología y transporte del plancton en el AGC

En las últimas décadas el acoplamiento de herramientas como los modelos de circulación y datos biológicos tomados *in situ* han permitido inferir sobre las posibles trayectorias de partículas inertes basándose en la circulación histórica de una región en particular. En el AGC existen estudios que relacionan la circulación de la zona con la presencia de post-larvas de camarón en verano (junio-julio), utilizando el modelo numérico tridimensional Baroclinic Hamburg Shelf Ocean Model (HAMSOM)(Calderón *et al.*, 2003; Marinone, 2003). Aunque los hallazgos

respaldaron la hipótesis con respecto al transporte de las larvas, el modelo fue capaz de describir una corriente superficial de 8 cm/s y se sugiere que las post-larvas que se reclutan en el AGC provienen de grupos reproductores diferentes. Por su parte Marinone y colaboradores (2004), utilizaron el mismo modelo para determinar las rutas migratorias de los huevos y post-larvas de camarón en el AGC durante un periodo de mareas vivas y muertas por medio de simulación activa y pasiva. Este trabajo confirmó los supuestos de Aragón (2001) y los resultados de Calderón *et al.* (2003) en cuanto a que las larvas recolectadas frente a Santa Clara y San Felipe provienen de stocks reproductores diferentes. Asimismo, encontró rutas de transporte de las larvas en las costas de Sonora y Baja California y determinó que las distancias recorridas por las larvas hacia los sitios de crianza son de 140 km hasta El Golfo de Santa Clara y 95 km hasta San Felipe.

Otros trabajos que utilizaron el mismo modelo son los de Cudney *et al.* (2009), para el monitoreo de una red de reservas para moluscos situadas frente a Puerto Peñasco. El recuento de juveniles asentado antes y después del establecimiento de los polígonos de reserva fue consistente con la predicción del modelo numérico, probando que existe retención de larvas de moluscos en las zonas delimitadas y que estas favorecen el reclutamiento de las poblaciones. Además Soria *et al.* (2012), trabajaron con moluscos bivalvos para evaluar la conectividad entre las subpoblaciones de pesca de *Spondylus calcifer*. En el corredor de Puerto Peñasco, combinando un modelo biológico-oceanográfico acoplado explícito (CBOM) y genética de poblaciones (microsatélites) se encontró una fuerte conectividad entre los sitios muestreados y las fuentes situadas al sur. Para esa zona la conectividad disminuye cuando la escala espacial es mayor a 100 km.

Los estudios más sobresalientes con larvas de peces para el AGC se encuentran los desarrollados por Sánchez *et al.* (2012). A partir de muestreos planctónicos, variables fisicoquímicas y el uso de índice de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957) definió cuatro hábitats principales de larvas que a su vez coinciden con gradientes ambientales bien definidos. Concluyen que el AGC, a pesar de los cambios extremos en sus condiciones hidrológicas, continúa siendo una importante zona de desove y crianza para diversas especies de peces. En el

mismo sentido Garcés *et al.* (2018), analizaron la distribución y conectividad larvaria de la familia Sciaenidae en relación con las condiciones hidrográficas durante los períodos de desove (marzo, junio y septiembre), aplicando el modelo hidrodinámico Delf3D. El aporte más notable de este trabajo es la identificación morfológica y genética de cuatro especies de esa familia y la alta retención de partículas que observó a partir de las matrices de conectividad que responden al frente de estratificación. Se concluyó que estos procesos físicos favorecen la retención y sobrevivencia de larvas, lo cual suma al endemismo de la región.

La combinación de información biológica con nuevas herramientas como los sensores remotos imágenes satelitales y modelos numéricos de circulación oceánica, han permitido contextualizar en escalas más amplias de espacio y tiempo, la variabilidad ambiental y las respuestas de las poblaciones. Incluso simular distintos escenarios dependientes de una o más variables. Por ejemplo, los modelos de circulación son una herramienta que se considera necesaria para el diseño de planes de manejo costero. Su carácter predictivo permite tener un conocimiento cuantitativo y cualitativo de las diversas características físicas, biológicas y químicas de una región en particular (Alvarez *et al.*, 2011). Son, además, esenciales para comprender la dinámica y circulación que modulan el transporte, advección o retención de larvas de peces y otros recursos en sus fases planctónicas que dependen casi completamente de los procesos hidrodinámicos del océano y zonas costeras (Largier, 2003; Cowen *et al.*, 2006). Con excepción de algunos elasmobranchios y mamíferos marinos, la mayoría de los recursos pesqueros el AGC poseen una fase planctónica cuya dinámica depende de las condiciones ambientales (temperatura, salinidad, oxígeno, disponibilidad y competencia por alimento, depredación). Más aún, la distribución larvaria depende en gran medida de la hidrodinámica de la zona en que ocurren los desoves, mientras que el tiempo de permanencia en la comunidad planctónica dependerá del desarrollo ontológico de cada especie además de la circulación oceánica.

En resumen, el AGC es una zona muy dinámica en la que convergen varios fenómenos físicos como respuesta a la variabilidad ambiental. La combinación de estos factores modula la hidrodinámica del lugar. Existen estudios que dan cuenta de cómo las corrientes en el AGC contribuyen a la distribución larvaria de distintos recursos como camarón y almejas,

favoreciendo el asentamiento de larvas en zonas propicias para su desarrollo (Cudney *et al.*, 2009; Marinone, 2012). Con respecto a larvas de peces, el uso de modelos numéricos de circulación ha permitido conocer las migraciones de larvas entre los distintos hábitat del AGC mediante matrices de conectividad (Garcés Rodríguez, 2016), y la asociación de algunas especies de interés comercial como la curvina y el chano con el frente salino que sirve como frontera ambiental al AGC.

Para totoaba, hasta el momento no existen estudios que combinen la información biológica con los modelos de circulación. Sin embargo se cuenta con evidencias que sitúan a las larvas de totoaba en áreas costeras al norte del polígono de la reserva del AG (Garcés-Rodríguez *et al.*, 2018). Como se muestra más adelante, parte de la información utilizada en la presente tesis proviene de muestreos de ictioplancton realizados en 2017 y 2018, de los cuales se obtuvieron larvas de totoaba. Esto coincide con lo reportado por Garcés *et al.* (2018), quienes recolectaron muestras de estaciones menos costeras en general. Ello permite inferir que existen dos zonas de concentración de larvas, ambas con distribución muy costera, pero en lados opuestos del AGC. Por otra parte, algunas publicaciones reportan las posibles alteraciones generadas por la falta de flujo del río Colorado y por los desechos agrícolas, que posiblemente han tenido un impacto negativo en la supervivencia de las primeras etapas de la vida (Berdegué, 1955; Cisneros *et al.*, 1997; Márquez y Rosales, 2013). En la presente investigación se pretende analizar la distribución y abundancia de larvas de TM, identificando las zonas específicas de desove y las condiciones ambientales asociadas a través de las posibles rutas de transporte de dichas larvas.

2.8 Desarrollo biotecnológico

Sin duda el desarrollo de estudios a partir de 1993 en la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) para el desarrollo de la biotecnología del cultivo de TM (True, 2012) marcó la pauta para que distintos estudios apoyados en la disciplina de acuicultura aportaran nuevos conocimientos acerca de la biología de la especie y reforzaran las técnicas de reproducción en cautiverio de TM. Estos estudios han registrado el desarrollo embrionario, larval y esquelético así como diversas pruebas a nivel laboratorio que sobre preferencias alimenticias asociadas a variables ambientales y metabolismo (Talamas-Rohana, 2001); además distintas formulaciones

de alimento peletizado para juveniles (González-Acevedo, 2011). Entre estos estudios destacan las descripciones de huevos viables (Morales Ortiz, 1999). Los autores reportaron que las características generales de los huevos de TM concuerdan con las de huevos descritos para otra especie de su misma familia (Sciaenidae). Estos son esféricos de aproximadamente 826.9 μ de diámetro, contienen una gota lipídica grande y concéntrica, con un tiempo total de desarrollo hasta la eclosión de 20.5 h, y el embrión eclosionado alcanza un tamaño de 2.0 mm.

La descripción del desarrollo larval hasta una transformación evidente según lo reportado por Sandoval-Garibaldi. (2002), se da en un total de 27 días después de la eclosión con longitudes medias de 4.5 – 5.0 mm en estadio de flexión, logrando un incremento al final del experimento de 24.75 mm longitud. Mientras que (García-Concha, 2016) , describe el desarrollo esquelético y las deformaciones óseas más comunes además de evaluar el desempeño biológico de estos ejemplares. Asimismo, analiza el crecimiento de larvas en condiciones estándar de cultivo larvario, observando tres fases de crecimiento disimiles entre sí, durante 45 días de cultivo.

3. JUSTIFICACIÓN

La totoaba representó en un pasado la actividad pesquera más relevante en el AGC (Rosales y Ramírez, 1987). Sin embargo, la falta de conocimiento sobre su biología, el manejo inadecuado de la pesquería y cambios en su ecosistema de reproducción llevaron a la población a niveles muy bajos, hasta ser considerada en grave peligro de extinción (De Anda *et al.*, 2013). Hasta el día de hoy se han realizado avances importantes en lo que respecta a la biología de la especie, como: ciclo de vida, maduración, alimentación, edad y crecimiento en juveniles y adultos, además del desarrollo de la biotecnología para su cultivo. Sin embargo, el estudio de sus primeros días de vida sigue siendo un campo de oportunidad, ya que la mayoría de la información que se tiene proviene de estudios *ex situ* (cultivos en condiciones controladas).

Durante años se ha inferido que la zona de reproducción de la totoaba se encuentra en el delta del río Colorado, con base en las agregaciones de organismos adultos y datos provenientes de la pesca, sin que se reporte hasta el momento la presencia de huevos y larvas que confirmen el principal motivo de estas congregaciones. Además, son muy pocos los estudios de la comunidad planctónica que reporten incluso la presencia de larvas de totoaba. Y aunque esto se pudiera deber a la dificultad en la diagnosis de la familia Sciaenidae, también podría obedecer a la escasez de estudios, o bien a la errónea determinación de su zona de desove, a efectos del proceso de dispersión en la zona o incluso a la escasez de las larvas.

El estudio de los primeros estadios de vida de la totoaba en el AGC cobra importancia, ya que el análisis del ictioplancton es crucial para la detección y administración de recursos pesqueros, debido a que son reconocidos como métodos independientes de las pesquerías para estimar el tamaño del stock y dinámica poblacional (Smith y Richardson, 1979). Por lo tanto, es necesario inferir sobre el crecimiento larvario de totoaba en condiciones silvestres, su relación con el ambiente y sus posibles rutas de transporte.

3.1 Preguntas científicas

- 1.- ¿Cuáles son los parámetros que modulan el crecimiento de *Totoaba macdonaldi* durante sus distintos estadios de vida?
- 2.- ¿Dónde y cuándo desova la totoaba?
- 3.- ¿Cuál es la edad más probable de las larvas de totoaba capturadas en 2017 y 2018?
- 4.- ¿Cuál es la ventana ambiental óptima en la que se desarrollan las larvas de *Totoaba macdonaldi* en el AGC?
- 5.- ¿Cuál es la importancia del transporte hidrográfico para las larvas de totoaba?

4. HIPÓTESIS

Las condiciones ambientales presentes en el alto golfo de California durante la primavera temprana (febrero – abril) son determinantes para la reproducción de totoaba, proveyendo a los adultos la ventana óptima para el desove y asegurando la supervivencia de las larvas moldeando así el crecimiento individual desde sus primeros días. La dispersión y transporte de las larvas dependerán preponderantemente de la hidrología estacional, generando agregaciones lo largo de la costa peninsular concomitantes con la dirección de las corrientes residuales, o posiblemente asociadas al frente permanente al sur del área de estudio, permitiendo a las larvas completar su desarrollo en aguas del alto golfo por lo menos hasta que adquieran la capacidad de migrar a las zonas de reclutamiento.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Determinar la influencia de condiciones ambientales sobre el crecimiento y distribución de *Totoaba macdonaldi*, así como sobre las potenciales rutas de transporte de larvas en el alto golfo de California durante 2017 y 2018.

5.2 Objetivos particulares

1. Conocer la distribución y abundancia de larvas de *Totoaba macdonaldi* en el alto golfo de California durante el periodo de febrero a mayo de los años 2017 y 2018.
2. Determinar los modelos que mejor se ajustan a los datos de crecimiento de *Totoaba macdonaldi* durante sus etapas de vida y con base en lo mismo inferir la edad de las larvas recolectadas en 2017 y 2018.
3. Interpretar la variabilidad del crecimiento individual de totoaba.
4. Identificar mediante simulación numérica rutas de transporte y agregación potenciales de larvas de *Totoaba macdonaldi* en el alto golfo de California durante el periodo de febrero a mayo de 2017 y 2018.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

El GC es una cuenca marina de forma alargada perteneciente al Océano Pacífico. Se encuentra ubicado entre la península de Baja California y la costa continental de México, incluyendo los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit y una porción de Jalisco; cuenta con una superficie marina de 283,000 km² (incluyendo a las islas) (Valdez *et al.*, 2010). Es considerado como un mar marginal y se ha clasificado de manera general mediante estudios hidrológicos en cuatro zonas, caracterizadas cada una por diferentes procesos oceanográficos que gobiernan la circulación y la estructura de la termoclina: (1) AGC, (2) Grandes Islas, (3) centro y (4) boca (Hidalgo-González y Alvarez-Borrego, 2004; Brusca *et al.*, 2017) (Fig. 3).

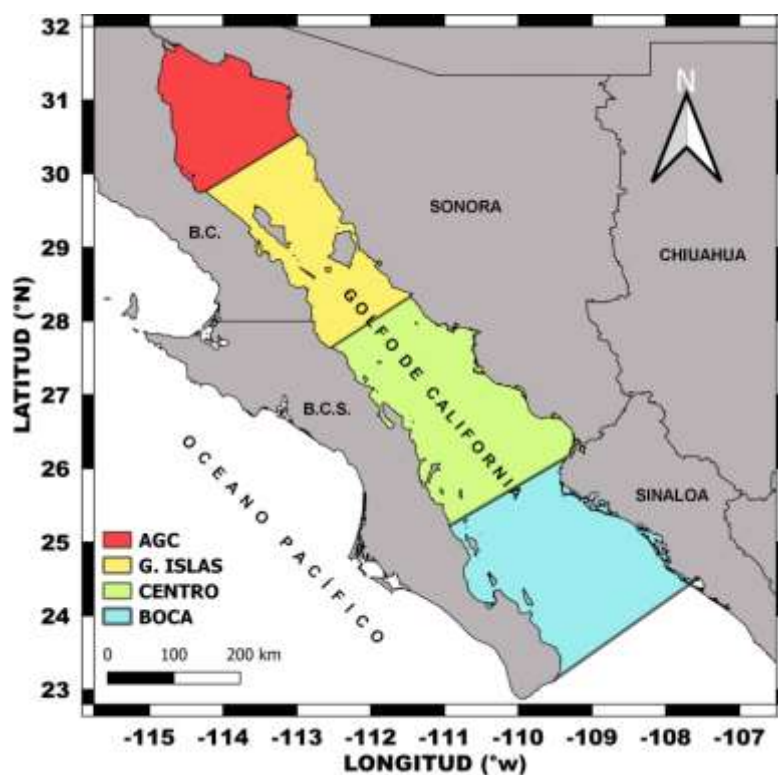


Figura 3. Clasificación de Golfo de California con base en procesos hidrológicos modificado de (Hidalgo-González y Alvarez-Borrego, 2004).

El área de estudio específica comprende el alto golfo de California (AGC), que se ubica de los 31°00' N, 114°48' W a los 34°28' N, 114°08' W y colinda al norte con el Delta del río Colorado

(31°44' N, 114°48' W a 31°45' N, 114°34' W) (Fig. 4). Esta área posee un clima árido, con precipitaciones anuales mínimas de 5 – 7 cm³, que en su mayoría promedian 5 días anuales (Thompson, 1975; Santamaria-Del-Angel *et al.*, 1994). La tasa de evaporación supera por mucho a las precipitaciones, alcanzando los 100 cm año⁻¹ con máximos de 250 cm año⁻¹ en la región del delta del Colorado (Thompson, 1979; Lavín y Organista, 1988; Castro *et al.*, 1994). La velocidad media del viento es baja con valores mínimos en agosto (3.7m s⁻¹) y valores máximos en junio (11m s⁻¹) con direcciones variantes. De octubre a abril los vientos provienen del noroeste, mientras que durante la primavera del sureste (García y Larroque, 1974; Carriquiry y Sánchez 1999).

La variabilidad espacial del viento que golpea la superficie marina de esta zona es muy característica ya que genera vorticidad atmosférica que se transfiere al mar mediante flujos de momento turbulentos capaces de crear giros y procesos de mezcla importantes a lo largo de la columna de agua (Parés *et al.*, 2003). El ambiente marino del AGC es muy dinámico y altamente variante en su climatología. Esto hace del AGC una de las zonas más productivas de los mares mexicanos y por ende con mayor diversidad de especies marinas (Thomson *et al.*, 2000; Sánchez *et al.*, 2012). Se caracteriza por ser una zona somera con profundidades menores a 30 m. La topografía de la zona es compleja; está compuesta por una serie de canales submarinos estrechos y profundos que corren de NW a SE, con sustrato arenoso en la costa continental. Del lado peninsular en su mayoría se compone de extensiones bajas de sustrato lodoso (Carriquiry y Sanchez, 1997; Álvarez *et al.*, 1975).

En el GC La marea es el resultado de la co-oscilación que se da entre estas aguas y la marea del Océano Pacífico. Esto significa que las diferencias en el nivel de mar en el interior del GC se deben principalmente a las variaciones en la boca del Golfo y no a la atracción gravitatoria del Sol o de la Luna (Ripa y Velázquez, 1993; Marinone y Lavín, 1997). Aunque la marea en el GC es de tipo mixta, la componente que domina el área del AGC es semidiurna, con una amplitud de hasta 7 m. El desplazamiento de este volumen de agua genera fuertes corrientes con velocidades que alcanzan 1 ms⁻¹ (Morales y Gutiérrez, 1989). Esto genera resuspensión de

sólidos y nutrientes elevando la turbidez de esta área sobre todo en las zonas poco profundas contiguas al delta del río.

Diversos autores reportan la formación de dos zonas con fuerte gradientes de temperatura y salinidad: norte, con condiciones hipersalinas y alta temperatura, y sur, con valores más bajos de temperatura y salinidad. Estas cualidades en combinación con las fuertes corrientes de marea generan una masa de agua isoclínica e isotérmica verticalmente bien mezclada. Mientras que al sur donde las corrientes de marea disminuyen se generan masas de agua parcialmente estratificadas y favorecen la formación de un frente salino posicionado entre las isobatas de 30 y 40 m (Álvarez y Galindo, 1974; Álvarez *et al.*, 1975; Argote *et al.*, 1995; Lavín *et al.*, 1998).

En el AGC la temperatura presenta amplias variaciones en espacio y tiempo, respondiendo principalmente a la señal estacional en concordancia con la irradiación solar. Durante invierno el gradiente de temperatura superficial del mar (TSM) presenta un incremento de noroeste a suroeste, mientras que para verano el patrón del gradiente se invierte presentando los valores máximos en la cabeza del delta. La TSM oscila entre 10 y 32° C durante invierno y verano, respectivamente (Álvarez y Galindo, 1974; Álvarez, 1975; Lavín *et al.*, 1998).

La salinidad es una variable ambiental estrechamente ligada a la temperatura y ambas inciden directamente en la densidad del agua de mar. En el AGC esta variable es un indicador del impacto de las actividades humanas en torno al delta del río Colorado, ya que en décadas pasadas el AGC era considerado un estuario típico, con propiedades salobres que probablemente se extendían desde la desembocadura del río hasta el límite sur del AGC (Carbajal *et al.*, 1997). Sin embargo, en la actualidad debido a la falta de agua del río Colorado, la alta evaporación y a las escasas precipitaciones, este sistema funciona como estuario inverso con salinidades que fluctúan entre de 35.4 psu en su límite sur hasta más de 39 psu en la cabeza. Una peculiaridad de esta zona es que a pesar de que la temperatura cambia su patrón de gradiente de manera estacional, la salinidad se mantiene (Sánchez *et al.*, 2009). Sin embargo, estudios ha mostrado fluctuaciones estacionales de este parámetro mostrando gradientes de 35.4 - 37 psu en invierno y de 35 - 39 en verano (Lavín *et al.*, 1998; Lavín y Sánchez, 1999).

Con la resuspensión de los nutrientes debido a las fuertes corrientes, se da subsecuentemente un aumento en la productividad primaria. Un indicador de este enriquecimiento son las concentraciones de Clorofila “a” (Chl-a) que en la actualidad pueden ser monitoreados (al menos en la capa superficial) mediante imágenes satelitales. Las elevadas concentraciones de Chl-a han sido asociadas con abundancias de larvas de peces que coinciden con la presencia de zonas de surgencias, frentes o giros (Sánchez *et al.*, 2002; Garcés *et al.*, 2018). Los estudios relacionados con el monitoreo de Chl-a indican que en el AGC la variabilidad de la Chl-a es estacional con valores que oscilan entre 2 y 5 mg m⁻³ con los mínimos en septiembre de 1990 y los máximos en febrero y mayo de 1991. Pese a la turbidez, los valores de la biomasa de zooplancton están en el rango de 1 a 154 mg (peso seco) m⁻³ (Farfán y Álvarez, 1992), valores generalmente encontrados en aguas oceánicas ricas y en estuarios.

El AGC fue declarado como reserva de la biosfera en 1993 (Sánchez *et al.*, 2012). La reserva se conforma principalmente por dos áreas, un espacio definido como núcleo y un área de amortiguamiento (Fig. 4); el núcleo forma un triángulo con vértices en la desembocadura de río Colorado, el Golfo de Santa Clara (GSC) en Sonora y el Estero La Ramada en Baja California. La zona de amortiguamiento es el área contigua al núcleo y tiene como frontera sur una línea trazada entre San Felipe (SF) Baja California, y Puerto Peñasco (PP) Sonora (Santana *et al.*, 2004).

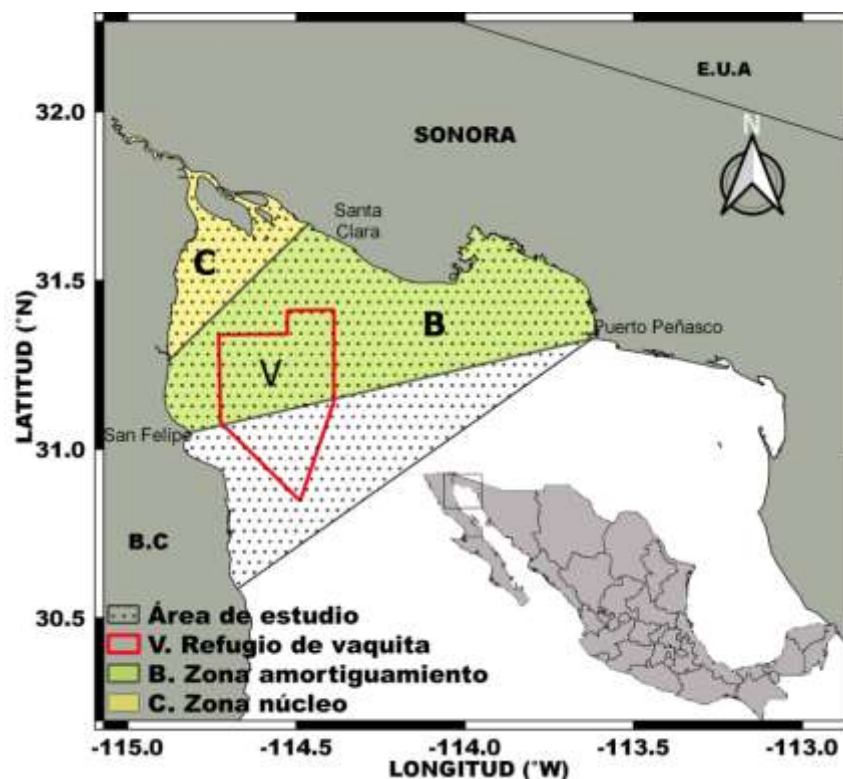


Figura 4. Localización del área de estudio y división del alto golfo de California: C) zona núcleo, B) zona de amortiguamiento y V) refugio de la vaquita marina. Modificado de Camacho Gastelum (2014).

6.2 Reanálisis de las series históricas del crecimiento en adultos de *Totoaba macdonaldi*

Se realizó una búsqueda de publicaciones dirigidas a la descripción del crecimiento para la totoaba, que contuviera el máximo número de datos por edad. Los datos utilizados para este estudio provienen de las siguientes publicaciones:

1. (De Anda-Montañez *et al.*, 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.
2. Román y Hamman (1977) Age and growth of totoaba, *Totoaba macdonaldi*; (Sciaenidae), in the upper Gulf of California.
3. Cisneros-Mata (2020). Evaluación de la población de *Totoaba macdonaldi*.

Para el caso de las dos primeras publicaciones, se infirieron los datos de longitud total *versus* edad a partir de las figuras descritas por los autores, utilizando técnicas de digitalización,

mientras que para la tercera los datos fueron proporcionados por instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA) a través del autor.

Se analizó la varianza observada de los datos evaluando los modelos de von Bertalanffy y Gompertz desde la perspectiva de distintas estructuras de error.

6.2.1 Modelado

Al igual que en la publicación raíz de De Anda-Montañez *et al.*, (2013) se evaluó el modelo de crecimiento de von Bertalanffy, sin embargo, se decidió contrastarlo con el modelo de Gompertz para dar mayor sustento al análisis. El modelo vB es: $L_t = L_\infty [1 - \exp(-k(t - t_0))]$ y el modelo de Gompertz es: $L_t = L_\infty \exp[-\exp(-k_g(t - t_1))]$, donde L_∞ es la longitud asintótica, k_g es el coeficiente de crecimiento instantáneo en t_1 , t_0 es la edad en la longitud nula y t_1 es el punto de inflexión de la curva de Gompertz (Castillo *et al.*, 2018). Ambos describen una curva asintótica y fueron ajustados usando log-verosimilitud considerando cinco estructuras de error diferentes.

Para cada estructura de error, las expresiones para las desviaciones estándar estimadas fueron (Hadon, 2011):

$$(a) \text{ Aditivo: } \hat{\sigma}_a = \sqrt{\sum (Y_o - Y_e)^2 / n} \quad (1)$$

$$(b) \text{ Multiplicativo: } \hat{\sigma}_m = \sqrt{\sum [\ln(Y_o) - \ln(Y_e)]^2 / n} \quad (2)$$

Dónde Y_o y Y_e son, respectivamente, el valor observado y esperado de la talla media.

Las funciones objetivo para estos dos modelos fueron, respectivamente (Hadon, 2011):

$$LL = -n [\ln(2\pi) + 2\ln(\hat{\sigma}^2) + 1] / 2$$

$$\text{y } LL = -n [\ln(2\pi) + 2\ln(\hat{\sigma}^2 + 1) / 2 - \sum_{i=1}^n \ln(Y_o)] \quad (3)$$

Dónde n es el número de pares observados de datos de edad y longitud.

$$(c) \text{ Depensatorio (Luquin et al., 2016): } \hat{\sigma}_d^2 = \sigma_\infty^2 [\exp(-\exp(-K(t - T)))]^2 \quad (4)$$

$$(d) \text{ Compensatorio [39]: } \hat{\sigma}_c^2 = \sigma_\infty^2 [\exp(-\exp(-K(t - T)))]^{-2} \quad (5)$$

Dónde K y T son, respectivamente, los valores optimizados de k o k_g , y t_0 o t_1 de ambas funciones de crecimiento; y

$$(e) \text{ Observado (Ratkoswsky, 1990): } \hat{\sigma}_o = \sqrt{\sum (Y_o - Y_e)^2 / (n \hat{\sigma}_i)} \quad (6)$$

En este caso, $\hat{\sigma}_i$ es la desviación estándar observada de la talla por edad para el grupo de edad i, y σ_∞^2 es la varianza asintótica (para los individuos más viejos). En todos los casos, n es el número de parejas de edades y sus longitudes correspondientes.

En los últimos tres casos, la función objetivo fue (Luquin *et al.*, 2016):

$$-LL = \sum [0.5 \ln(2\pi) + 0.5 \ln(\hat{\sigma}) + (Y_o - Y_e)^2 / (2\hat{\sigma}^2)] \quad (7)$$

Las variaciones esperadas por edad se calcularon de la siguiente manera. En el caso aditivo, fue el cuadrado de $\hat{\sigma}_a$ (Hadon, 2011) y en el multiplicativo (Casella y Berger, 2002) (p. 625): $\hat{\sigma}_m^2(t) = [f(L_\infty, K, T)]^2 [\exp(\sigma^2) (\exp(\sigma^2 - 1))]$ para cada clase de edad t, donde f(β) se refiere a las funciones de crecimiento vB o Gompertz. Para los supuestos depensatorios y compensatorios, se ajustaron modelos de varianza durante el mismo proceso de optimización para encontrar los parámetros de crecimiento, utilizando, respectivamente, $\hat{\sigma}_d^2$ y $\hat{\sigma}_c^2$ calculados para cada clase de edad.

6.2.2 Criterio para seleccionar la mejor estructura de error

El criterio para determinar el modelo que mejor se ajusta a los datos observados fue el BIC (Burnham y Anderson, 2002):

$$BIC = -2LL + \ln(n) \theta_j \quad (8)$$

Dónde LL es la máxima verosimilitud, θ_j es el número de parámetros en cada modelo y n es el número de observaciones.

El modelo con el valor BIC más bajo fue elegido como el más plausible. Las diferencias en los valores de BIC ($\Delta_j = BIC_j - BIC_{\min}$) donde BIC_{\min} es el BIC mínimo de los cinco j modelos, se estimaron entre todas las varianzas de los modelos probados. El peso BIC (W_j) se estimó como (Burnham y Anderson, 2002):

$$W_j = e^{-0.5\Delta_j} / \sum_{j=1}^5 e^{-0.5\Delta_j} \quad (9)$$

Para los casos aditivo y multiplicativo, se estimaron tres parámetros de vB y σ para un total de cuatro parámetros. Para los modelos depensatorio y compensatorio también se estimaron cuatro parámetros, tres del modelo vB y σ_{∞}^2 . El número de parámetros estimados en el caso de varianza observado fue 29; 26 para cada grupo de edad y uno para cada uno de los tres parámetros vB o Gompertz. En este caso, n disminuyó a 256 ya que σ^2 no pudo estimarse para 13 casos de pares de datos de talla única por edad.

6.2.3 Intervalos de confianza para los parámetros

Se calcularon los intervalos de confianza del 95% para cada parámetro de crecimiento utilizando los perfiles de máxima verosimilitud y Chi-cuadrado (Venzon y Moolgavkar, 1998). El intervalo de confianza se definió como todos los valores de θ que satisfacen la siguiente desigualdad:

$$2 (LL (Y | \theta) - L [Y | \theta_{\text{mejor}}]) < x_{1,1-\alpha}^2 \quad (10)$$

Dónde $L [Y | \theta_{\text{mejor}}] =$ máxima verosimilitud del valor más probable de θ y $x_{1,1-\alpha}^2$ es el valor de Chi-cuadrado con un grado de libertad en el nivel de confianza $1-\alpha = 0,95$. Por tanto, el intervalo de confianza del 95% de θ abarca todos los valores de θ que son el doble de la diferencia entre la probabilidad máxima de un θ dado y la probabilidad máxima de que la mejor estimación sea inferior a 3,84 (Hadam, 2011).

6.2.4 Rendimiento de crecimiento (Phi Prima) ϕ'

La eficiencia de crecimiento de la totoaba se comparó con estimaciones anteriores calculando el índice phi prima (ϕ') utilizando la fórmula empírica (Pauly y Munro, 1984):

$$\phi' = \log_{10}k + 2\log_{10}(L_{\infty}) \quad (11)$$

Dónde k (y^{-1}) y L_{∞} (en mm) son parámetros de las funciones de crecimiento vB y Gompertz. Luego se calculó una anomalía de ϕ' como la diferencia entre el valor de cada modelo y el valor máximo de ϕ' . Esta métrica refleja el crecimiento relativo de un pez por unidad de longitud y se puede utilizar para comparar el rendimiento del crecimiento entre diferentes especies o la misma especie en diferentes años y zonas (Ragonese *et al.*, 2012).

6.3 Monitoreo del crecimiento en laboratorio

Mediante donación del Centro reproductor de Especies Marinas del Estado de Sonora (CREMES) se obtuvo un lote de 130,000 huevos viables de totoaba para ser sembrados y mantenidos bajo condiciones de cultivo estándar en instalaciones del mismo centro. La inducción de la maduración se logró mediante estimulación térmica y fotoperíodo simulando las condiciones estacionales para su reproducción. El desove se indujo mediante un implante hormonal de sal hidratada de acetato de etilamina [des-Gly10, D-Ala6]-LHRH Fish Physiol Biochem 123 (SIGMA), colocado en el área posterior de la aleta dorsal.

Los huevos fertilizados (positivamente flotantes) fueron recolectados, separados del resto y contados por decantación (Álvarez, 1981) utilizando tubos plásticos de 1 L de capacidad, lavados con agua de mar filtrada y colocados para incubación en un tanque con capacidad de 3000 L, a una densidad de 65 huevos/L, con salinidad constante de 36 psu. La incubación se realizó a una temperatura promedio de 22 °C mientras que el resto de la crianza se realizó con temperaturas variables de acuerdo con las condiciones ambientales del ambiente exterior (costa de Bahía Kino). La alimentación se proporcionó de acuerdo con los protocolos de laboratorio y consistió en alimento vivo (microalgas, rotíferos, nauplios de *Artemia*) durante los primeros 30 días posteriores a la eclosión (DPH) y alimento formulado (micro pelets) desde el 31 hasta el 40 DPH. La temperatura, la salinidad y el oxígeno disuelto se registraron diariamente con un multiparámetro YSI Mod 556 MPS.

6.3.1 Registro del ciclo embrionario

Durante el estadio de huevo, las observaciones se llevaron a cabo cada dos horas durante las primeras 24 horas después de la fecundación. Este es el tiempo de eclosión, de acuerdo con lo reportado por (Morales-Ortiz, 1999), a una temperatura media de 22 °C. Se tomaron dos muestras de por lo menos 10 huevos viables en cada muestreo, se fijaron simultáneamente en formalina al 3% y alcohol al 90% para su posterior análisis.

6.3.2 Desarrollo larvario en laboratorio

Una vez eclosionadas las larvas, los muestreos se espaciaron a cada 4 horas durante los primeros 23 días después de la eclosión (DDE), de los 24 al 27 DDE se muestreo con intervalo de 6 horas y a partir del 28 DDE se tomaron muestras cada 12 horas hasta el DDE 40. Para lo cual se colectaron como mínimo 20 organismos vivos; estos fueron fotografiados frescos utilizando un estereoscopio Motic NC 40 con aumento de 6x y una cámara integrada. Las larvas fueron fijadas a partes iguales en soluciones de formalina al 3% y Alcohol al 90% para su posterior análisis. La longitud total larvaria (LT) se obtuvo a partir de mediciones electrónicas en las fotografías tomadas con el software especializado Mi Motic Plus.

6.3.3 Modelación del crecimiento larvario

Para la formación de los pares de datos (edad-talla), la talla de eclosión fue la talla inicial en el día cero del cultivo. Teniendo en cuenta que la periodicidad del muestreo no fue continua, los datos se agruparon por día. Para complementar la base de datos y fortalecer el análisis del crecimiento de las larvas de totoaba en sus primeras etapas, se realizó una búsqueda exhaustiva de información en la literatura publicada que reportara crecimiento, preferentemente bajo diferentes condiciones ambientales. Los datos bibliográficos se obtuvieron mediante digitalización utilizando un software disponible en línea (WebPlotDigitizer).

Se probó un conjunto de diez modelos (Tabla 3) utilizando datos de talla por edad observados para determinar cuál se ajustaba mejor a los datos de crecimiento de las primeras etapas de la

totoaba. La función de crecimiento de von Bertalanffy (VBGF) es el modelo más utilizado, mientras que el logístico se ha considerado eficaz para describir el crecimiento en tilapia de cultivo (Ansah y Frimpong, 2015). Ambos modelos muestran un tamaño a la edad monótono y asintótico; sin embargo, las larvas de peces no crecen asintóticamente. Por lo tanto, en el presente trabajo, una función de potencia, el modelo de Tanaka (Tanaka, 1982), el modelo de persistencia (Tjorve, 2009) y los modelos de potencia extendida se consideraron candidatos para describir el crecimiento (Mercier *et al.*, 2011). Los dos últimos modelos se comportan como una función de potencia dependiente de la edad; el modelo de Tanaka es cuasi-sigmoide y no tiene límites asintóticos (Tanaka, 1982). El modelo de referencia Schnute (Schnute, 1981) también fue considerado en el conjunto de modelos de crecimiento candidatos. Esta función versátil incluye parámetros de forma que pueden generar curvas asintóticas, no asintóticas y de potencia. Se consideraron cuatro casos del modelo general de Schnute, incluyendo una nueva versión, la exponencial del caso 1 de Schnute (Exp-Schnute):

$$L_t = e^{L_1 b} * e^{\left[(L_2^b - L_1^b) \frac{1 - e^{-a(t - \tau_1)}}{1 - e^{-a(\tau_2 - \tau_1)}} \right]} \quad (12)$$

Por lo tanto, el conjunto completo de modelos incluye las formas más probables en las primeras etapas de crecimiento de los peces. Las ecuaciones (excepto la nueva presentada en este artículo) son bien conocidas y se pueden encontrar en Curiel *et al.* (2021); Aragón *et al.* (2015); Mercier *et al.* (2011); Castillo *et al.* (2018). De acuerdo con los datos observados, el crecimiento se analizó asumiendo una varianza de longitud creciente. Los modelos se ajustaron utilizando la siguiente función objetivo (Restrepo *et al.*, 2010):

$$-LL(\theta_i | \text{dato}) = \sum_i \left[\frac{\ln(2\pi\sigma_i^2)}{2} + \frac{(l_i - \hat{l}_i)^2}{2\sigma_i^2} \right] \quad (13)$$

La desviación estándar por edad observada se estimó como:

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n} \sum (L_{t_{\text{observada}}} - L_{t_{\text{calculada}}})^2} \quad (14)$$

Para cada modelo, las estimaciones de los parámetros se obtuvieron minimizando la función objetivo utilizando el algoritmo de Newton (Neter *et al.*, 1996).

Tabla 3. Las funciones y descripciones de cada uno de los diez modelos.

Modelos	Función	Descripción de parámetros
EXP-Schnute 1	$Y(t) = e \left[Y_1^b + (Y_2^b - Y_1^b) \frac{1 - e^{-a(t-\tau_1)}}{1 - e^{-a(\tau_2-\tau_1)}} \right]^{\frac{1}{b}}$	τ_1 es la edad más joven en el conjunto de datos, τ_2 es la edad más antigua en el conjunto de datos
Schnute 1	$Y(t) = \left[Y_1^b + (Y_2^b - Y_1^b) \frac{1 - e^{-a(t-\tau_1)}}{1 - e^{-a(\tau_2-\tau_1)}} \right]^{\frac{1}{b}}$	a : es la constante de la tasa de crecimiento relativa (en tiempo)
Schnute 3	$Y(t) = \left[Y_1^b + (Y_2^b - Y_1^b) \frac{t - \tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \right]^{\frac{1}{b}}$	b : es la tasa relativa incremental de la tasa de crecimiento relative (adimensional)
Schnute 4	$Y(t) = Y_1 e \left[\log \left(\frac{Y_2}{Y_1} \right) \frac{t - \tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \right]$	Y_1 es la talla a la edad τ_1
Logístico	$Y(t) = \left[Y_1^{-1} + (Y_2^{-1} - Y_1^{-1}) \frac{1 - e^{-a(t-\tau_1)}}{1 - e^{-a(\tau_2-\tau_1)}} \right]^{-1}$	Y_2 es la talla a la edad τ_2
Bertalanffy	$Y(t) = \left[Y_1 + (Y_2 - Y_1) \frac{1 - e^{-a(t-\tau_1)}}{1 - e^{-a(\tau_2-\tau_1)}} \right]$	Parámetros a Y b puede ser positivo, negative o cero.
Potencial	$Y(t) = a + x^b$	a : es una constante de proporcionalidad and b es el exponente de la potencia.
Potencial extendido	$Y(t) = a * x^{\frac{b}{c}}$	a, b, c : son constantes determinadas por X
Persistencia	$Y(t) = a * x^{b * e^{\left(\frac{-c}{x}\right)}}$	a, b, c : son constantes determinadas por X
Tanaka	$Y(t) = \left(\frac{1}{\sqrt{f}} \right) \ln \left(\left 2f(t - c) + 2\sqrt{f^2(t - c)^2 + fa} \right \right) + d$	a : tasa máxima de crecimiento, c : edad a la que la tasa de crecimiento es máxima, d : es la talla a la que la tasa de crecimiento es máxima f : tasa de cambio o tasa de crecimiento.

6.3.4 Selección de modelo

El modelo más plausible se seleccionó utilizando el criterio de información bayesiano (Aragón *et al.*, 2015), $BIC = 2 - LL = \ln(n) K$, donde $-LL$ es el logaritmo de verosimilitud negativo, n es el total de pares de datos de edad-talla utilizados y K es el número de parámetros en cada modelo. El modelo que tenía el valor BIC más bajo fue elegido como el más plausible. Se estimaron las diferencias en los valores de $BIC = BIC_i - BIC_{min}$ para todos los modelos probados y el peso de la evidencia a favor de cada modelo se estimó utilizando la siguiente ecuación [15]:

$$w_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)}{\sum_{i=1}^{10} \exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)} \quad (15)$$

6.4 Muestreos de larvas silvestres

A partir de información bibliográfica sobre la biología de la especie y con el fin de inferir acerca de los picos máximos de reproducción de la totoaba, se recolectó ictioplancton en el AGC, con un diseño de 50 estaciones en 2017 y 80 estaciones en 2018. Los muestreos se programaron mensualmente en concurrencia con los periodos de mareas vivas para los meses de enero a mayo en 2017 y de febrero a mayo en 2018. La malla de estaciones fue distribuida homogéneamente, desde el delta del río Colorado hasta el campo pesquero Puertecitos en la costa peninsular y del delta del río Colorado a Puerto Peñasco en la costa continental (Cites, 2022) (Fig. 5).

6.4.1 Trabajo de Campo

Debido a la extensión del área de estudio, ésta se dividió en 5 zonas, dos del lado de El Golfo de Santa Clara, las zonas tres y cuatro del lado de San Felipe y la quinta comprendió una travesía desde Puerto Peñasco, Sonora, hasta Puertecitos, Baja California (Cites, 2022). (Fig. 5). En cada zona se realizaron muestreos mensuales durante los periodos antes descritos, de manera simultánea a bordo de cuatro embarcaciones menores de 22 ft de eslora con motor fuera de borda de 150Hp y el buque de investigación UNICAP XVI (Cites, 2022).

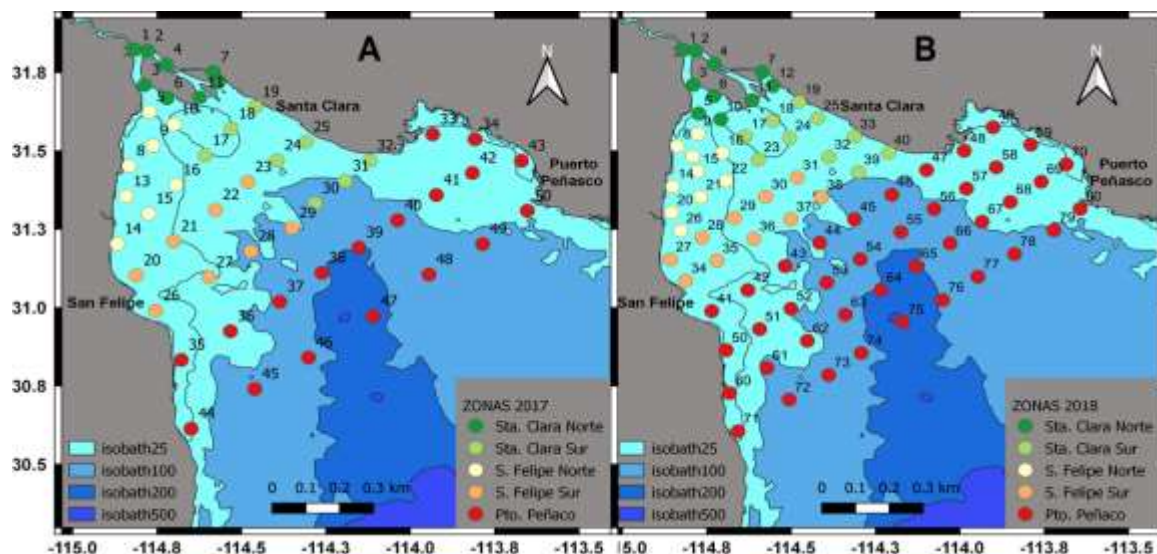


Figura 5. Red de estaciones y división por zonas de muestreo, 2017 (A) y (B) 2018.

Durante cada campaña el personal técnico del INAPESCA visitó entre 8 y 18 estaciones de muestreo apoyados por un GPS marca GARMIN e-trex. Se registró en bitácoras datos como: Posición geográfica, número de lance, estación, temperatura superficial del mar (TSM), profundidades de la zona y del muestreo, así como observaciones de vientos y lecturas del flujómetro (Cites, 2022).

6.4.2 Recolecta y preservación de muestras

Para la recolecta del plancton se realizaron arrastres sub-superficiales (± 40 cm de profundidad), durante cinco minutos en dirección circular a velocidades de entre 1.0 y 1.5 ms^{-1} , usando una red para zooplancton cónica con boca de 60 cm de diámetro y luz de malla de 335 μ (micras), equipada con un flujómetro marca General Oceanic con paleta para flujos rápidos. Las muestras así obtenidas se colocaron en frascos de 500 ml debidamente marcados y etiquetados, se fijaron en alcohol al 90% se colocaron en cajas transportadoras para protegerlas del sol y se almacenaron para su posterior análisis (Cites, 2022).

6.4.3 Almacenaje y transporte de muestras

Durante las campañas de muestreo se revisó la cantidad de material biológico recolectado con el fin de identificar aquellas muestras que sobrepasaron 200 ml de material y recambiar el alcohol para preservar las muestras (Cites, 2022). Logísticamente resultó más conveniente agrupar dos campañas de muestreo, por lo que, apoyados en las bitácoras se clasificaron las muestras por zonas y por campaña de muestreo. Se colocaron en cajas asegurando la verticalidad de los frascos contenedores con hule espuma o cartón y se transportaron vía terrestre y marina hasta el CICIMAR en La Paz, Baja California Sur (Cites, 2022).

6.4.4 Procesamiento de muestras

Al ingresar al laboratorio se revisó el número de muestras, estado y preservación, independientemente de los recambios de alcohol en aquellas muestras abundantes. Se realizó la determinación del biovolumen recolectado mediante el método de desplazamiento de

volumen, el cual consiste en separar de la muestra todo el material gelatinoso y organismos juveniles, retirar el contenido de agua intersticial y medir el volumen que desplaza la muestra en una probeta graduada. Al concluir la determinación del biovolumen se colocaron en frascos de 250 ml con alcohol al 80% (Cites, 2022).

La separación y conteo del ictiopláncton se realizó por observación directa con la ayuda de estereoscopios con aumentos de 5x a 10x. En los casos en los que la muestra sobrepasó los 100 ml de biovolumen, se realizó un sub-muestreo con la ayuda del equipo folsom splitter (Fig. 8). La identificación de la familia *Sciaenidae* se realizó con las claves de identificación para larvas del Atlas N°33 CALCOFI (Moser, 1996; Cites, 2022), mientras que las posibles larvas de totoaba se identificaron a través de una guía de caracterización de morfotipos desarrollada en CICIMAR (Camacho-Gastélum *et al.*, 2017). En combinación con comparaciones directas con una colección de larvas de totoaba cultivadas en el CREMES.

6.4.5 Análisis de datos

El número de larvas de peces se estandarizó a 10 m² de superficie marina, de acuerdo con la metodología propuesta por Smith y Richardson (1979), calculado con la fórmula siguiente:

$$C = 10 (a^{-1} \times b^{-1} \times c \times d) \quad (16)$$

Dónde:

C es el número de larvas en una unidad de área en el mar (en este caso, 10 m²);

a es el área de la boca de la red en metros cuadrados,

b es la longitud de la trayectoria del arrastre en metros;

c es el número de las larvas en la muestra;

d es la máxima profundidad del arrastre en metros en este caso es "0").

¿Y esto qué es?

$$a = 3.1416 r^2 \quad \text{Y} \quad (3) \quad b = f \times r \quad (17)$$

Dónde:

f: es el factor de calibración en metros por revoluciones (m/rev) para un flujómetro dado para un número dado de revoluciones por segundo.

r: es el número de revoluciones del flujómetro durante el arrastre.

Por lo tanto:

$$C = 10 (m - 2 * m - 1 * \text{larvas m}). \quad (18)$$

$$C = \text{larvas } 10 \text{ m}^2$$

Se realizó un Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) (Ter Braak, 1986). Con el objeto de evaluar la correlación entre el número de larvas encontradas y los valores de las variables incluidas en este estudio, para este análisis se utilizó el paquete Canoco 5.0.

6.4.6 Variables ambientales

Para los parámetros de temperatura superficial del mar (SST) y la clorofila “a” (Chl-a) se obtuvieron composiciones satelitales de 1 día, 3 días, 15 días y un mes, a partir de las bases de datos de NOAA ERDDAP, con las cuales mediante el uso de un software libre para el proceso de Información Geográfica (Qgis) se generaron mapas de interpolación con el objetivo de asignar una cantidad determinada de clorofila a o temperatura por sitio. A los datos así obtenidos se les aplicó una ANDEVA, con el fin de descartar diferencias entre los datos promediados y los datos diarios *in situ*, tanto en Chl-a como en temperatura no se encontraron diferencias significativas por lo que, datos promedio fueron usados en sitios donde los datos *in situ* o satelitales no existían.

6.5 Simulación numérica del transporte larval

La modelación numérica ha demostrado ser una herramienta muy versátil ya que sus aplicaciones abordan diversos procesos físicos presentes en el océano, como procesos de transporte, dispersión o procesos que potencian la retención o sedimentación de partículas, y

procesos asociados a la morfodinámica de cuerpos de agua costeros, los modelos al ser teóricos, permiten plantear diversos escenarios, con distintas escalas de tiempo y espacio, los cuales no podrían estudiar con otras metodologías (Guerrero, 2016). Para este estudio los datos obtenidos *in situ* y las edades calculadas a partir de los modelos de crecimiento individual (datos publicados y de cultivo) fueron la base para la identificación de las trayectorias relacionadas a las áreas de distribución de las larvas de totoaba en el AGC.

Los ROMS son modelos numéricos con superficie libre, se basan en la resolución de las ecuaciones primitivas de momento mediante aproximación hidrostática, al ser tridimensional, abordan la referencia espacial mediante coordenadas generalizadas S en la vertical mientras que para el plano horizontal utiliza coordenadas curvilíneas. Integra las ecuaciones de temperatura y salinidad además de una ecuación de estado para relacionar la presión con estos dos parámetros (Moreno-Hernández, 2016).

6.5.1 Modelo costero anidado

El modelo oceánico de simulación regional “CROCO” (Coastal and Regional Ocean COmmunity model) es un modelo oceanográfico construido teniendo como base al modelo “ROMS_AGRIF” (Regional Ocean Modeling System) sumado a otros algoritmos como: MARS3D (para sedimentos), Symphonie (Ecuaciones No Hidrostáticas), NEMO (Nucleus for European Modelling of the Ocean, no LAND) y HYCOM (Hybrid Coordinate Ocean Model, coordenadas verticales)(Ticse De la Torre, 2021). CROCO al igual que ROMS es un modelo de superficie libre con coordenadas curvilíneas en la horizontal y coordenadas $-S$ en la vertical. Una de las características más importantes de este modelo es que resuelve las ecuaciones que describen el océano a escalas finas además de las interacciones con escalas mayores. CROCO describe la dinámica del océano resolviendo las ecuaciones primitivas que se describen a continuación:

Ecuación de Movimiento (coordenadas cartesianas):

$$\frac{\partial u}{\partial t} + u \cdot \nabla u = - \frac{\partial \phi}{\partial x} - \frac{\partial}{\partial z} (\overline{u'w'}) - v \frac{\partial u}{\partial z} + 2\Omega v \sin \varphi + F_x \quad (19)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + \mathbf{u} \cdot \nabla \mathbf{v} = - \frac{\partial \phi}{\partial y} - \frac{\partial}{\partial z} \left(\overline{\mathbf{u}'\mathbf{w}'} - v \frac{\partial v}{\partial z} \right) - 2\Omega u \sin\varphi + F_x \quad (20)$$

Dónde, “ \mathbf{u} ” es el vector velocidad, “ F_x ,” representa la difusión en la horizontal y “ φ ” es la latitud.

Ecuación de continuidad para flujos incompresibles es:

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad (21)$$

Ecuación de advección – difusión, o conservación de trazadores (eg. Temperatura y Salinidad):

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \vec{\nabla} \cdot (\vec{v}C) = FC + DC \quad (22)$$

Dónde, “ C ” es el campo escalar como la temperatura, salinidad o nutrientes. Y la “ F ” y “ D ” son los términos forzantes y difusivos respectivamente. Todas estas ecuaciones basadas en la aproximación de Boussinesq y el balance hidrostático (Marchesiello *et al.*, 2001; Shchepetkin y McWilliams, 2004):

$$\frac{\partial \phi}{\partial z} = - \frac{\rho g}{\rho_0} \quad (23)$$

CROCO y CROCO_TOOLS son proporcionados por <https://www.croco-ocean.org>.

6.5.2 Escenarios para modelación

Con el fin de identificar las direcciones resultantes de las corrientes para cada mes de muestreo, se hicieron corridas del modelo predictor liberando 100 partículas por estación de muestreo positivas a presencia de larvas de totoaba para cada campaña. La estimación del tiempo de modelación se realizó calculando la edad de las larvas recolectadas a partir del modelo de crecimiento obtenido de larvas en condiciones de laboratorio. Según Las tallas encontradas durante los muestreos las corridas tuvieron una duración de cuatro días con incrementos de tiempo (Δt) de 0.01 días. Los archivos resultantes se graficaron en formatos RAW y filtrando los efectos de marea con la ayuda del software MATLAB.

Con base en las observaciones del primer escenario se identificaron las partículas que terminan depositadas dentro de los polígonos formados por las estaciones con abundancias de larvas de totoaba, con el objeto de hacer un seguimiento de sus rutas hasta su lugar de origen. Se usó el modelo con liberación de 100 partículas en cada nodo de la malla la cual consta de 426 nodos equidistantes en una cuadrícula de 1 X 1 km. Los tiempos de inicio del experimento se programaron a 15 días de antelación a las fechas de muestreos tomando en cuenta las observaciones del comportamiento de larvas de totoaba en cultivo. Ya que en esta edad las larvas comienzan a presentar más capacidad de nado, se alejan de la superficie y tratan de evitar la red de muestreo. Aunque el área de estudio comprende la totalidad de lo que se define como alto golfo de California, se realizó un filtrado en la malla del modelo discretizando la zona con base en la profundidad, para evaluar solo el área comprendida entre las isobatas 0 y -20 m de profundidad. Lo anterior tomando en cuenta que todas las estaciones positivas a presencia de totoaba se situaron en este rango de profundidad.

6.5.3 Análisis espacial

Se realizaron interpolaciones (IDW y TIN según la naturaleza de los datos) a partir de las siguientes variables: Temperatura superficial del mar, Clorofila-a, Biovolumen zooplanctónico y abundancias de larvas de totoaba. Con base en estas interpolaciones se construyeron polígonos con los datos asociados a las abundancias de larvas. Posteriormente se calculó el área de intersección para todas las variables, resultando en el polígono más probable de distribución de larvas. Los polígonos resultantes de las abundancias de larvas y las estaciones origen de las partículas asociadas a estas abundancias se sobrepusieron con polígonos de abundancias de adultos de totoaba, provenientes de prospecciones pesqueras e identificados mediante técnicas hidroacústicas. Las prospecciones fueron realizadas por el Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (Cisneros-Mata, 2020), durante las mismas fechas de los muestreos planctónicos. Para este análisis espacial se utilizó el software Quantum GIS de libre acceso, proporcionado por Open Source Geospatial Foundation <https://www.qgis.org/es/site/>

7. RESULTADOS

7.1 Reanálisis del crecimiento de totoaba a partir de juveniles y adultos con datos históricos.

Los resultados del re-análisis con el enfoque multimodelos y uso de la estructura de error observada fueron publicados en la revista indexada FISHES y se encuentra disponible en línea con el link <https://doi.org/10.3390/fishes6030035> bajo el título: Using Observed Residual Error Structure Yields the Best Estimates of Individual Growth Parameters

7.1.1 Variabilidad observada de los datos de talla-edad

Las cinco estructuras de varianza por longitud utilizadas para ajustar los cinco modelos vB y Gompertz se presentan en la Fig. 6. Para los casos de estructura de error aditivo y multiplicativo, las varianzas esperadas son similares en ambos modelos y difieren ampliamente cuando se usan estructuras de error compensatorio y dependiente. En otras palabras, estos resultados indican que juveniles y adultos están expuestos y responden de manera análoga a las condiciones ambientales (bióticas y abióticas) de los sitios de las distintas zonas del GC a las cuales emigran luego de sus desoves, y crianza en aguas del AGC. Como se discute más adelante, la variabilidad en el crecimiento individual de la población de totoaba refleja capacidades innatas de origen genético y ambiental de cada organismo.

7.1.2 Estructura de error utilizada en ambos modelos de crecimiento

Para los datos observados se estimaron 26 varianzas para el mismo número de clases de edad, de 0.5 a 22 años y cada una fue considerada como un parámetro a ser incluido en el análisis de criterio de información. Para todos los modelos, el número de pares de edad-longitud se vio limitado por la posibilidad de estimar las 26 posibles varianzas, en este caso 256 varianzas fueron el tamaño de la muestra. A pesar del gran número de parámetros usados en el ajuste del modelo, los valores de BIC indicaron que el modelo más plausible se obtuvo usando la estructura de varianza observada de los datos originales de talla-edad (Tabla 4). En este caso particular, el modelo de vB fue seleccionado como el más plausible. Los resultados deben interpretarse de la siguiente manera: El peso relativo del modelo que utiliza la varianza

observada indica que las otras cuatro estructuras de varianza propuestas no proporcionan una explicación adicional de la relación entre la talla y la edad observadas con ninguno de los modelos utilizados (vB o Gompertz).

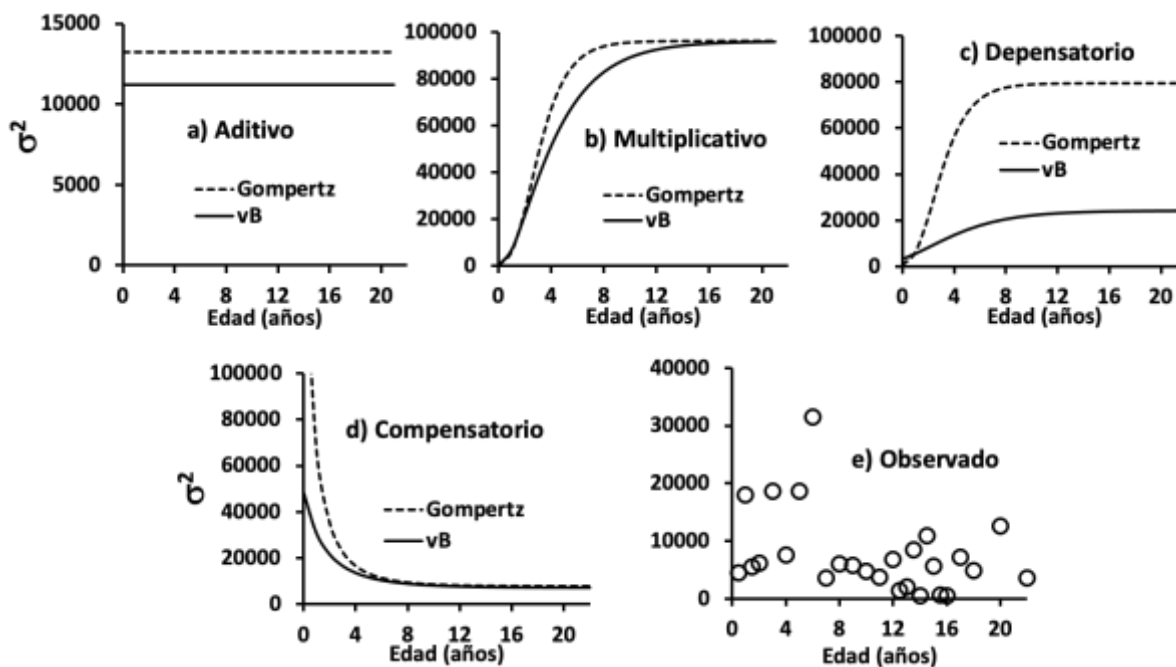


Figura 6. Varianza de tamaño por edad (σ^2) para los modelos de crecimiento de von Bertalanffy (vB) y Gompertz. (a) Varianza \odot , (b) varianza multiplicativa, (c) varianza depensatoria, (d) varianza compensatoria, (e) varianza observada.

Tabla 4. Resultados de comparar la varianza de la talla por edad. θ_j es el número de parámetros en cada modelo, n es el tamaño de la muestra o el número de pares de edad-longitud, W_j es el peso del modelo y j se refiere al número de parámetros en cada modelo modificado de (Curiel *et al.*, 2021).

Caso	n	θ_j	BIC	W_j
Modelo von Bertalanffy				
Aditivo	256	4	3136	0
Multiplicativo	256	4	3298	0
Depensatorio	256	4	3141	0
Compensatorio	256	4	3217	0
Observado	256	29	2393	1.00
Modelo Gompertz				
Aditivo	256	4	3178	0
Multiplicativo	256	4	3325	0
Depensatorio	256	4	3320	0
Compensatorio	256	4	3317	0
Observado	256	29	2479	0

7.1.3 Valores de parámetros estimados para diferentes estructuras de error

No se encontraron diferencias significativas para los valores de K y L_∞ entre modelos, a juzgar por la superposición de sus intervalos de confianza (Tabla 5). Para t_0 y t_1 , el significado es diferente, de ahí la diferencia en la magnitud de los valores estimados.

Los datos de talla por edad observados sugieren que el tamaño alcanza una asíntota entre los años 15 y 22 años (Fig. 7). El modelo más plausible (vB con errores observados) incluyó la mayor parte de la variabilidad en el rango de 4 a 12 años, pero tuvo un desempeño deficiente para edades más avanzadas. Esto permite suponer que después de los años existe una respuesta diferente de los individuos de totoaba al forzamiento ambiental, lo cual resulta en un crecimiento más acelerado para organismos de mayor edad. Una salvedad es que el aparente incremento en longitud responde a efectos del muestreo selectivo.

Tabla 5. Intervalos de confianza media y del 95% para los parámetros que utilizan cinco estructuras de error para los dos modelos de crecimiento probados. t_0 corresponde a la edad de longitud cero de von Bertalanffy y t_1 al punto de inflexión del modelo de Gompertz. L_∞ es la longitud total asintótica. Para el modelo de von Bertalanffy, k es el crecimiento o coeficiente de Brody. Para el modelo de Gompertz, k/kg es la tasa de crecimiento instantáneo a la edad t_1 (Curiel *et al.*, 2021).

Estructura de Error	L_∞ (mm)	$k/kg(\text{año}^{-1})$	t_0/t_1 (años)
<i>Modelo von Bertalanffy</i>			
Aditivo	(1466, 1484, 1502)	(0.29, 0.30, 0.31)	(-0.08, 0.0, 0.03)
Multiplicativo	(1416, 1451, 1488)	(0.32, 0.33, 0.34)	(0.06, 0.07, 0.09)
Depensatorio	(1450, 1470, 1489)	(0.30, 0.31, 0.33)	(-0.04, 0.0, 0.04)
Compensatorio	(1488, 1499, 1515)	(0.27, 0.27, 0.29)	(-0.26, -0.17, -0.08)
Observado	(1482, 1492, 1502)	(0.28, 0.29, 0.30)	(-0.06, 0.0, 0.03)
<i>Modelo Gompertz</i>			
Aditivo	(1420, 1439, 1456)	(0.46, 0.49, 0.52)	(1.58, 1.66, 1.75)
Multiplicativo	(1340, 1373, 1409)	(0.66, 0.68, 0.70)	(1.44, 1.48, 1.51)
Depensatorio	(1303, 1327, 1369)	(0.64, 0.67, 0.70)	(1.36, 1.40, 1.43)
Compensatorio	(1461, 1477, 1494)	(0.33, 0.35, 0.37)	(1.07, 1.21, 1.35)
Observado	(1455, 1464, 1473)	(0.45, 0.47, 0.49)	(1.75, 1.81, 1.87)

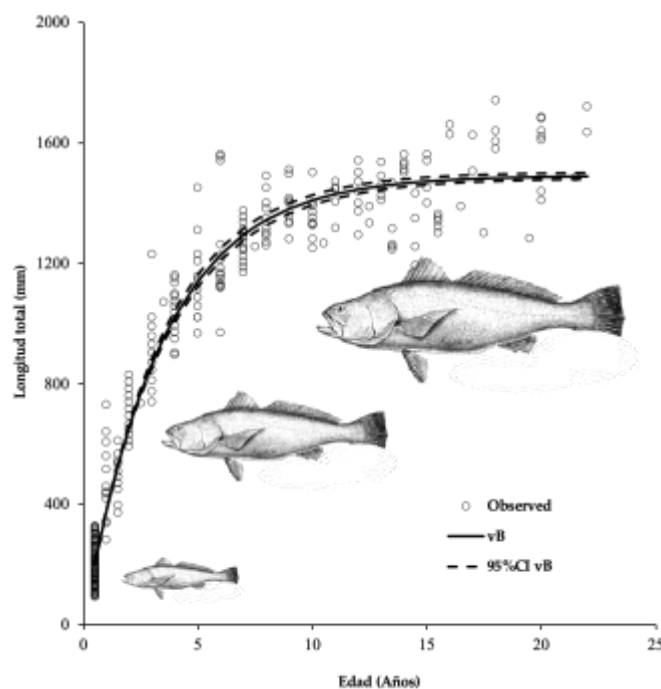


Figura 7. Datos de talla por edad de la totoaba, *Totoaba macdonaldi*, utilizados en el presente estudio. Las líneas muestran trayectorias de crecimiento del modelo más plausible (v Buscando la varianza observada) con intervalos de confianza del 95%.

7.1.4 Valores de ϕ' calculados

La ϕ' resultante y sus anomalías para los parámetros vB obtenidos en el presente estudio en comparación con los parámetros informados en siete estudios anteriores son indicativos de posibles errores cometidos cuando se estima el conjunto incorrecto de parámetros de crecimiento (Tabla 6). El valor más pequeño resultó del uso de los parámetros informados por Román y Hamman (1997), y la referencia (mejor desempeño de crecimiento) se obtuvo usando valores estimados en Pedrín *et al.* (2001). Con los parámetros de este estudio, el crecimiento de totoaba es 4.8% menos eficiente que el valor de referencia. Los peores resultados de rendimiento utilizando los parámetros de crecimiento vB se estimaron en el período 1986-1991 por (Román y Hamman, 1997). Un análisis exploratorio muestra que k y L_{∞} tienen una relación inversa significativa ($r = -0,73$, $P = 0,034$), como se espera en el modelo vB (Hadon, 2011).

Tabla 6. Los parámetros de von Bertalanffy k (y^{-1}), L_{∞} (longitud total), valores de rendimiento de crecimiento ϕ' y sus anomalías, de investigaciones previas y del presente estudio; N: tamaño de la muestra; R: rango de tallas. Para facilitar la interpretación, también se proporcionan los parámetros de crecimiento de vB.

Periodo de Muestreo.	k (año ⁻¹)	L_{∞} (mm)	ϕ'	ϕ' anomalías	Referencias
1972	0.17	1730	3.707	-0.151	Berdegúe, 1995
1985	0.12	2030	3.694	-0.164	Román y hammann 1997
1986-1991	0.23	1290	3.583	-0.275	Casella y Berger 2002
1916-1994	0.15	1670	3.622	-0.236	Castillo et al., 2018
1983-1993	0.17	2060	3.858	0.000	Nakashima, 1916
2010-2011	0.22	1430	3.653	-0.205	De Anda et al., 2021
2010-2011	0.13	1800	3.624	-0.234	Valenzuela-Quiñonez, 2014
2010-2019	0.29	1492	3.795	-0.048	Este estudio, modelo de mejor ajuste (vB)

7.2 Análisis del crecimiento larvario de totoaba

Los resultados del análisis del crecimiento de larvas de totoaba en cautiverio bajo un enfoque multimodelos fueron publicados en la revista indexada FISHES y se encuentra disponible en línea con el enlace <https://doi.org/10.3390/fishes8030155> bajo el título: Modelling Early Growth of *Totoaba macdonaldi* (Teleostei: Sciaenidae) under Laboratory Conditions.

7.2.1 Crecimiento larvario de totoaba en cautiverio

Se completaron 40 días de cultivo larvario con muestreos espaciados en función del crecimiento de los organismos, desde cada 2 h hasta lapsos de 12 h entre muestras. Se procesaron 40 jornadas para un total de 92 muestras y 1,390 organismos. La longitud total varió de 2.42 mm a 34.60 mm, el crecimiento durante este periodo mostró una tasa diaria de crecimiento (TDC) de 1.33 mm/d. Los datos mostraron cómo la disparidad de tamaño aumenta con la edad, tanto en datos sin procesar (Fig. 8A) como con datos promedio diarios (Fig. 1B). Se muestra la duración en días de cada etapa del cultivo larvario (Fig. 8A) y los cambios en el régimen de alimentación a lo largo del cultivo (Fig. 8B). Estos resultados respaldan la evidencia de la depensación del crecimiento en las primeras etapas de la totoaba cultivada y la respuesta creciente de la tasa de crecimiento y la varianza en las diferentes etapas del desarrollo ontológico, así como los cambios en el alimento ofrecido (Fig. 8C).

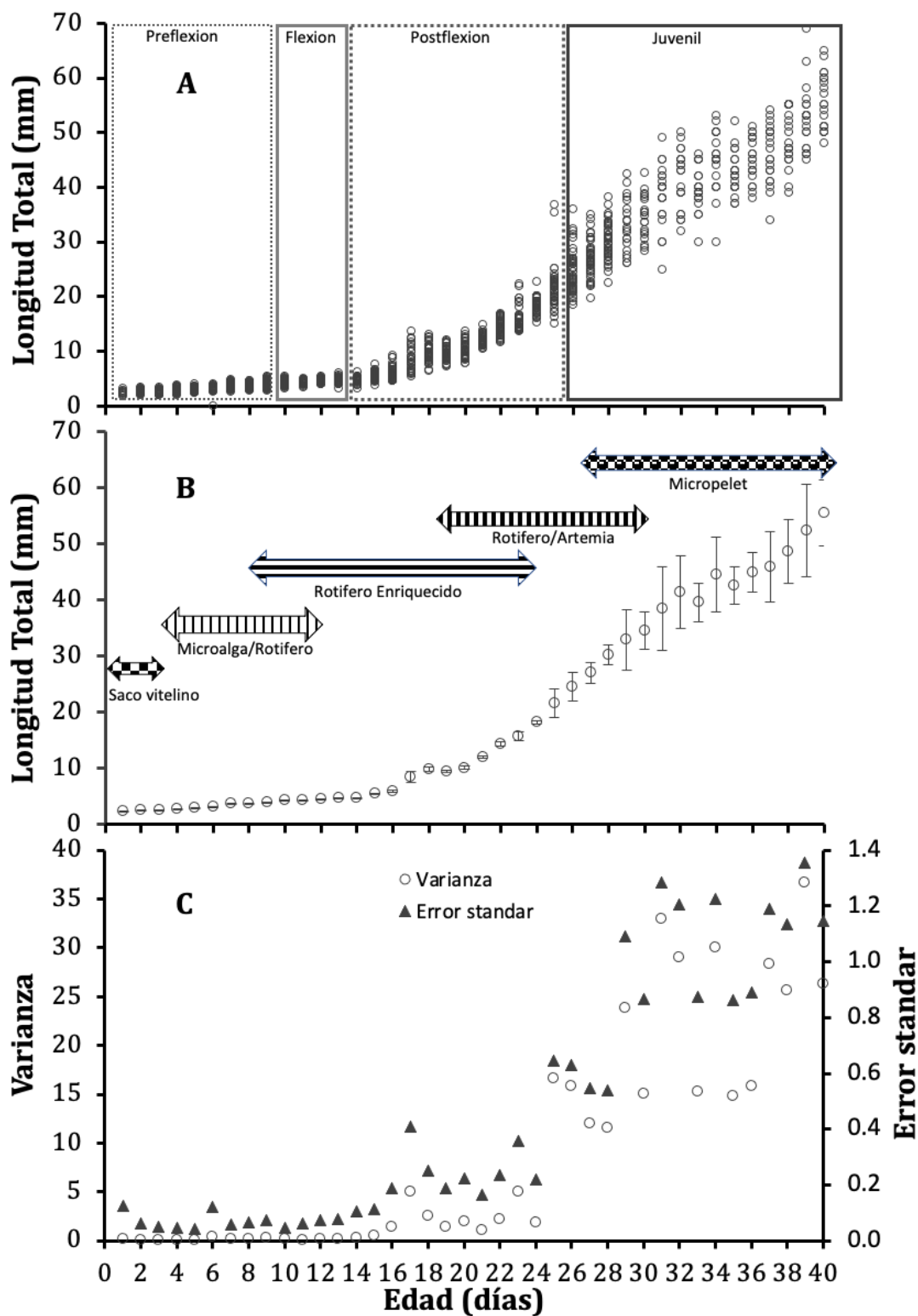


Figura 8. Longitud total durante la producción en criadero de *Totoaba macdonaldi* según edad. A) Datos brutos y etapa de desarrollo, B) Variación promedio y régimen de alimentación, C) Variación de longitud y error estándar por edad.

7.2.2 Selección de modelo

El mejor modelo dado los datos fue Exp-Schnute, que mostró una forma sigmoidea (Fig. 9). Advertimos que incluso cuando este fue el mejor modelo, los datos de los últimos dos días (39 y 40 días después de la eclosión) no pudieron ser capturados por este o cualquier otro modelo. La plausibilidad calculada fue del 100% (Tabla 7); a modo de comparación, se presentan las curvas más significativas (Fig. 10). Solo los ajustes de Tanaka y Exp-Schnute mostraron la longitud media sigmoidea por edad. Seis modelos exhibieron una curva de tipo exponencial y dos modelos siguieron una forma potencial.

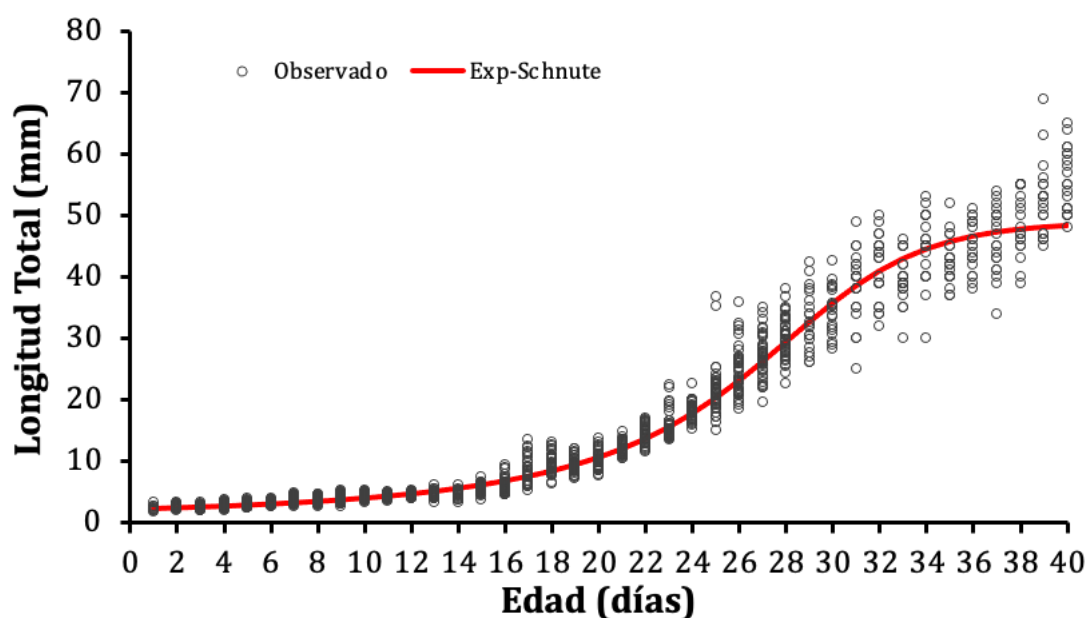


Figura 9. El modelo de mejor ajuste (Exp-Schnute) para el crecimiento observado de las primeras etapas de *Totoaba macdonaldi*.

Es importante notar que, de manera similar a lo observado con juveniles y adultos de totoaba, el crecimiento de las larvas en los días 39 y 40 se aceleró. Una diferencia obvia es que la varianza de la longitud de las larvas creció a medida que pasaban los días. Esto será retomado en la discusión, pero por el momento permite inferir que al eclosionar los organismos tienen tamaños muy similares; sin embargo, factores genéticos innatos favorables para el crecimiento se van manifestando a medida que adquieren mayor edad, además de que atraviesan por las distintas fases de su desarrollo ontogenético.

Tabla 7. El criterio de información bayesiano (BIC) para cada uno de los diez modelos. Δ_i , diferencias en BIC; W_i , peso bayesiano

Modelos	Parámetros	BIC	Δ_i	W_i	Y1	Y2	A	b	c	d	F
EXP-Schnute 1	44	5052	0	1	0.88	3.88	0.37	-7.01	0	0	0
Persistencia	43	5814	762	0	0	0	2.89	1.53	24.22	0	0
Tanaka	44	5837	785	0	0	0	0.02	0	25.08	37.95	0.04
Schnute 1	44	6487	1435	0	2.62	70.04	-0.42	4.40	0	0	0
Logístico	43	6707	1655	0	0.10	-1.00	1.82	62.49	0	0	0
Bertalanffy	43	6724	1672	0	2.14	69.61	-0.10	1.00	0	0	0
Schnute 4	42	6783	1753	0	1.94	67.06	0	0	0	0	0
Schnute 3	43	6790	1760	0	1.93	66.95	0	1.78E ⁻⁰³	0	0	0
Potencial extendido	43	10056	5003	0	0	0	2.63	0.53	-22.51	0	0
Potencial	42	16743	11691	0	0	0	0.13	1.52	0	0	0

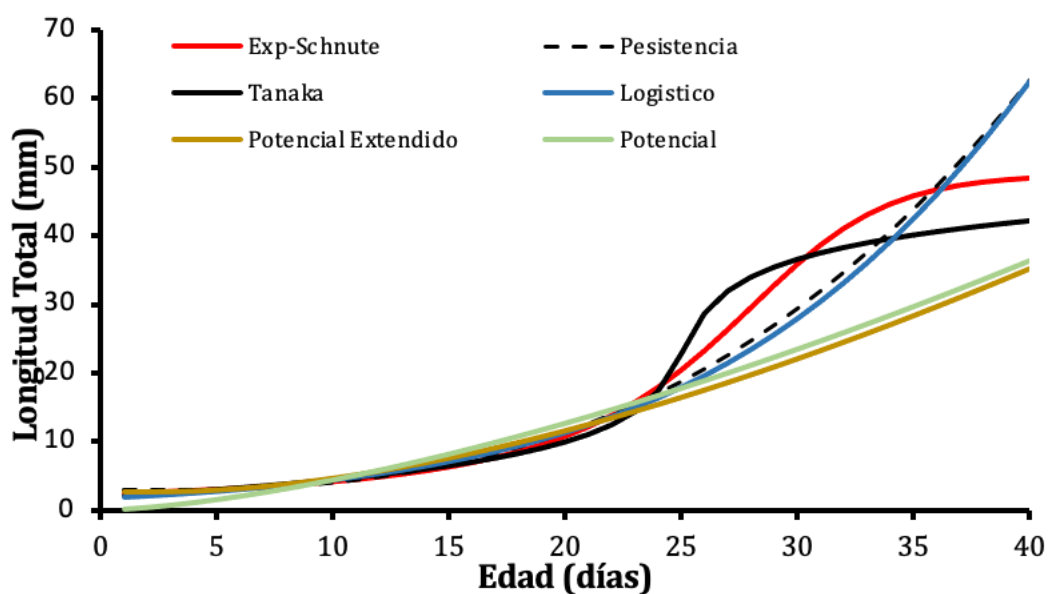


Figura 10. Trayectorias de los modelos biológicamente más significativos utilizados para describir el crecimiento de la *Totoaba macdonaldi* en condiciones de laboratorio

7.2.3 Crecimiento a partir de información publicada

La Fig. 11 resume los datos de crecimiento encontrados en la literatura; muestra el crecimiento de estadios tempranos de totoaba en condiciones de laboratorio con diversos objetivos. Los datos son para diferentes días posteriores a la eclosión (DPH); el período más largo fue de 45 DPH pero comenzó a los 4 DPH (Neyra-Flores, 2016). Un estudio se realizó solo de 20 a 40 DPH (Cabrera-Lozano, 2019) y el crecimiento resultó en una línea recta. Las larvas en tres estudios

(Neyra-Flores, 2016; Sandoval-Garibaldi, 2002; Segovia-Salas, 2019) y nuestros datos exhibieron un crecimiento similar hasta 14 DPH (Fig. 11).

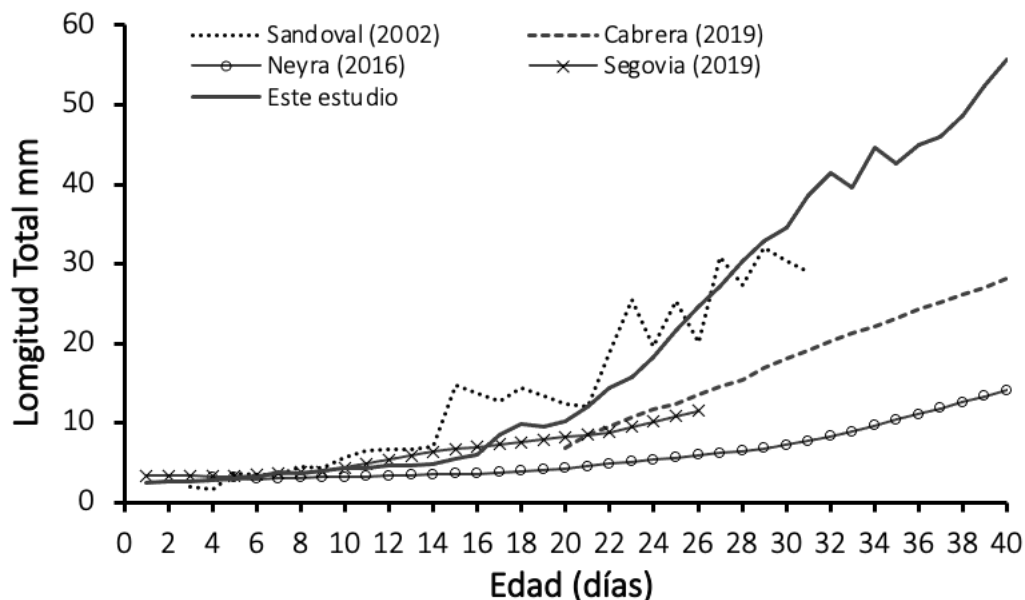


Figura 11. Crecimiento de *Totoaba macdonaldi* en etapas tempranas en condiciones de laboratorio reportado en diferentes estudios.

7.3 Muestreos de larvas de totoaba en el alto Golfo de California

7.3.1 Distribución de abundancias de larvas de totoaba

Se procesaron un total de 555 muestras de zooplankton de las cuales 241 se recolectaron en 2017 y 314 en 2018. Debido a las condiciones climáticas en algunas campañas no fue posible completar las estaciones programadas por lo que la cantidad de datos por mes no es constante. En ambos años se registraron larvas de totoaba únicamente durante los meses de marzo y abril con algunas diferencias en abundancia y localidad de recolecta. Los resultados se muestran en la Tabla 8.

Tabla 8. Estaciones prospectadas, positivas a presencia de *Totoaba macdonaldi* y número de larvas por encontradas.

Muestreo	Estaciones prospectadas	Estaciones positivas	Larvas de totoaba
2017	241	5	218
febrero	46	0	0
marzo	76	4	214
abril	32	1	4
mayo	87	0	0
2018	314	10	175
febrero	78	0	0
marzo	80	1	19
abril	79	9	156
mayo	77	0	0

Los datos de densidad estándar para los muestreos del 2017 muestran que durante el mes de marzo se encontraron un total de 4 estaciones (14, 15, 20, 21) con larvas de totoaba frente a San Felipe. Los valores fluctuaron con las siguientes abundancias: Est14=10 L*10m⁻²; Est15=1 L*10m⁻²; Est20=49 L*10m⁻²; Est21=1 L*10m⁻². Así mismo, durante el mes de abril se registró la presencia de larvas de totoaba en una sola estación (16) con una abundancia de Est16=11 L*10m⁻² nuevamente frente a San Felipe (Fig. 12A para marzo y Fig. 12B para abril). Durante el mes de marzo del 2018, se obtuvieron larvas de totoaba solamente en una estación (27) ubicada al norte de San Felipe, con una abundancia de 5 larvas *10 m⁻² (Fig. 12C). Mientras que durante el mes de abril se registró la mayor concentración de larvas de totoaba para ese año, estas se encontraron distribuidas en la región continental de la desembocadura del río Colorado, presentando su mayor abundancia por encima de las 10 larvas*10 m⁻² (Fig. 12D).

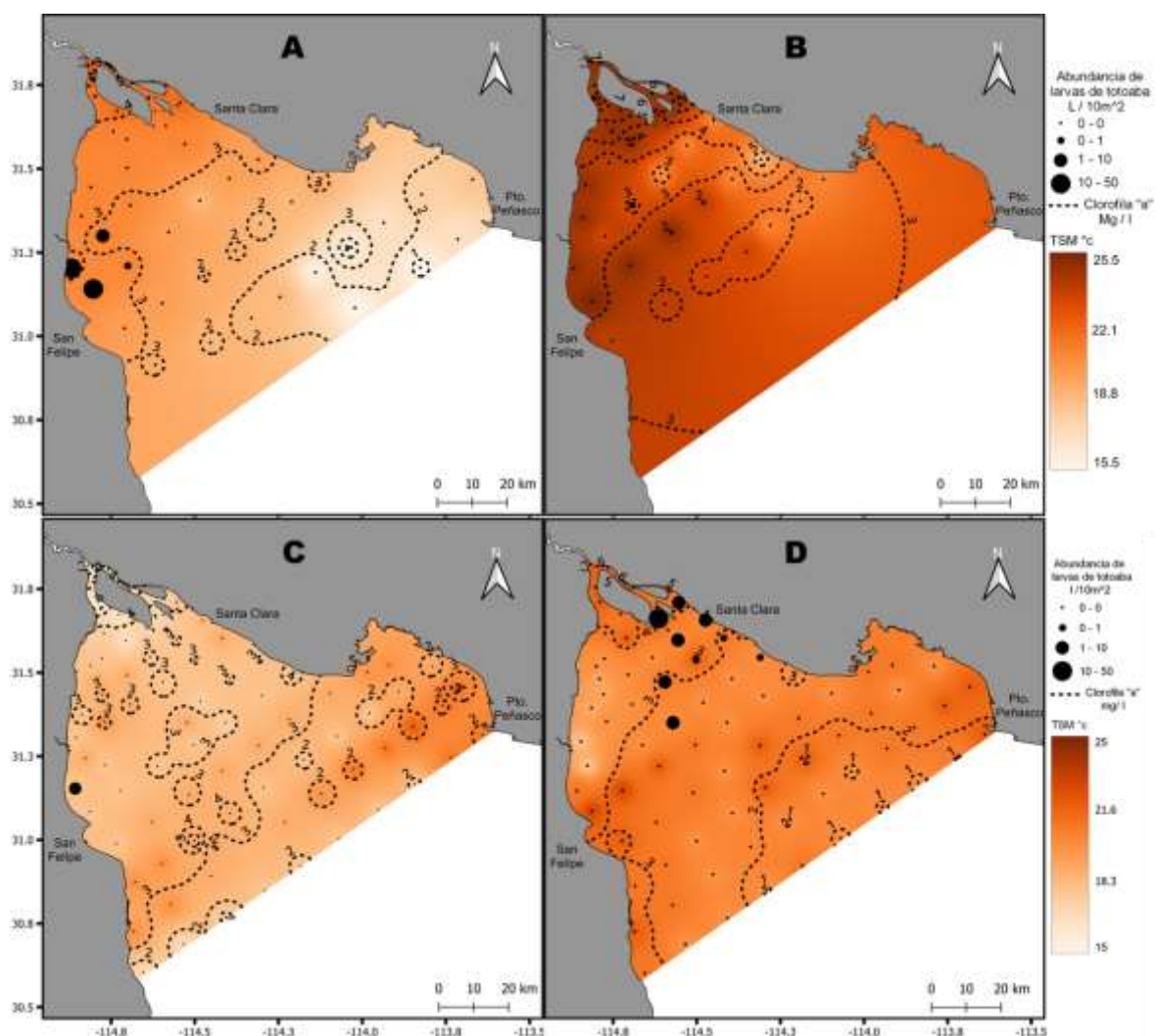


Figura 12. Distribución de abundancias de larvas de *Totoaba macdonaldi* y su relación con las variables temperatura superficial del mar “escala de color anaranjado” y clorofila *a* “isolíneas segmentadas”; A) muestreo en marzo del 2017, B) muestreo en abril del 2017, C) muestreo en marzo del 2018, D) muestreo en abril del 2018.

En cuanto a su relación con las variables medidas para los meses con abundancias del 2017, podemos observar la existencia de una zona más baja de temperatura superficial del mar (SST) en la parte continental entre Santa Clara y Pto. Peñasco. Mientras que las mayores abundancias que se dieron durante el mes de marzo parecen estar asociadas a los valores máximos de SST. Aunque este patrón se presenta en ambos meses, la asociación es más evidente durante marzo asociadas a 21°C y 23°C en abril (Fig. 12 A y B). En cuanto a Chl-*a*, pudimos observar altas concentraciones durante marzo, distribuidas en torno a la cabecera del sistema AGC, mientras que para el mes de abril la zona de enriquecimiento se expandió hacia el sur cubriendo el delta

del río Colorado. Sin embargo, las abundancias se muestran entre las isolíneas con valores de 3 a 4 mg/l para ambos meses.

Durante los muestreos del 2018 podemos observar que se invirtió el patrón de temperaturas con respecto de enero del 2017, se registraron temperaturas bajas en la desembocadura y la costa peninsular, mientras que los valores más altos se dieron en la costa continental y al sur de la zona de estudio, frente a Pto. Peñasco, bahía Adair y Puertecitos. En este mes las larvas aparecieron con temperaturas de 18°C, sin embargo, las mayores abundancias se dieron en el mes de abril con temperaturas entre 20 y 22°C (Fig. 12 C y D). La clorofila *a* durante el 2018 presentó sus valores más altos en la desembocadura del río Colorado sin embargo la zona comprendida entre las isolíneas de 3 y 4 mg/l se contrajo de marzo a abril, contrario a lo registrado en 2017, sin embargo, las mayores abundancias continuaron asociadas a esta zona.

7.3.2 Estimación total de larvas de totoaba en el alto Golfo de California

Se generaron polígonos con envolvente convexa para los muestreos con más de una estación positivas a presencia de totoaba por cada año. Además, se calculó una zona de influencia (búfer) con longitud de 1 Km alrededor de la envolvente (Fig. 13). Así se obtuvo un área total de 19,224.1 ha para el año 2017 y un área de 64,982.1 ha para el 2018. Este dato se tomó de base en las estimaciones totales de larvas a través del estimador delta (Pennington,1996), las cuales se muestran en la Tabla 9.

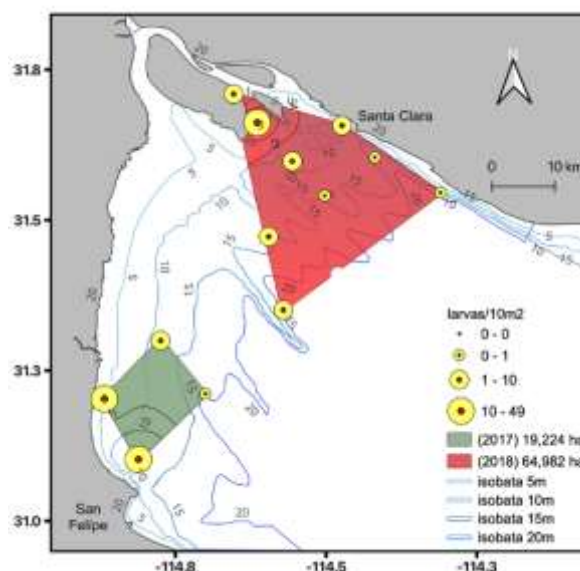


Figura 13. Polígonos calculados de las distribuciones de larvas de *Totoaba macdonaldi*. Para cada año muestreado.

Tabla 9. Comparación de parámetros centrales y estimación del número total de larvas de *Totoaba macdonaldi* por año.

PARAMETRO	2017	2017	2018	2018
	Aritmética	Delta	Aritmética	Delta
Media	7.625	8.733	0.889	0.830
Varianza	291.125	2.410	5.681	0.345
Desv est	17.062	1.552	2.383	0.587
Orgs./10 m ²	0.76	0.87330	0.09	0.08298
Estimación total	249,822,411.13	286,125,013.24	19,734,411.08	18,423,039.14

7.3.3 Biovolumen y variables ambientales 2017

Se analizaron los datos medios de biovolumen, temperatura superficial del mar, clorofila a y Profundidad de las campañas realizadas de febrero a junio del 2017. Los datos muestran que el

biovolumen del mes de febrero presentó una concentración media de 146.59 ml m^{-3} , para el mes de marzo la concentración incrementó a 386.28 ml m^{-3} y alcanzó un valor máximo de concentración en el mes de abril ($1018.30 \text{ ml m}^{-3}$) posteriormente, en mayo se observó un decremento en la concentración del biovolumen (733.18 ml m^{-3}), finalmente el mes de junio presentó una concentración de 278.64 ml m^{-3} (Fig. 14). La distribución espacial de este parámetro muestra que sus concentraciones más altas para los meses de febrero, marzo y abril, se registraron en la desembocadura del río Colorado y al norte de San Felipe, mientras que los valores mínimos se registran por la costa continental al sur de Santa Clara y la parte central del área de estudio (Fig. 15 A,B y C), mientras que para los meses de mayo y junio la zona de enriquecimiento neto del mes, se trasladó hacia la zona sur del muestreo con las concentraciones máximas frente a San Felipe y el centro sur de la zona muestreada (Fig. 15 D y E).

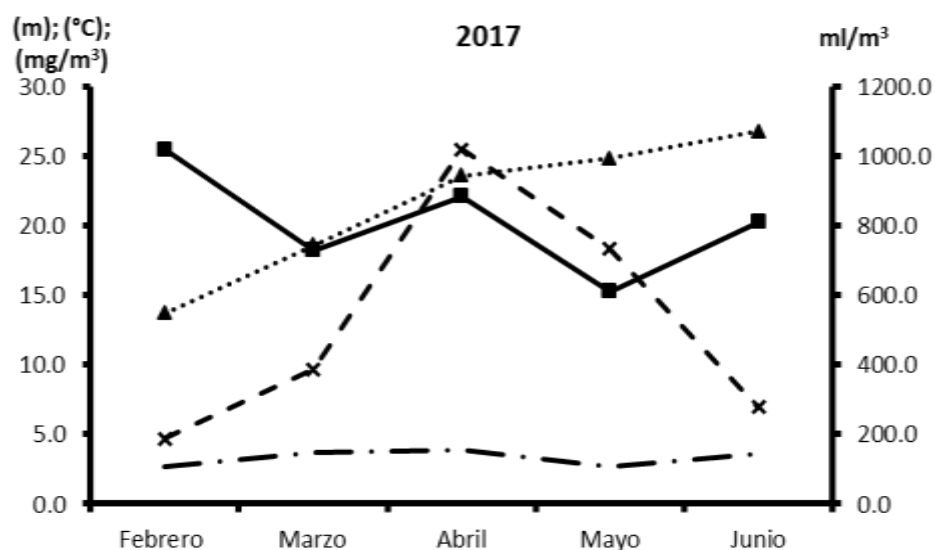


Figura 14. Fluctuación del promedio de temperatura superficial del mar (Triángulo); clorofila a (Punto); biovolumen (Equis) y profundidad (Cuadro) por campaña de muestreo durante 2017.

Los valores de clorofila a muestran un aumento progresivo de febrero ($\bar{x}=2.98 \text{ mg m}^{-3}$), marzo ($\bar{x}=3.56 \text{ mg m}^{-3}$), y abril ($\bar{x}=3.86 \text{ mg m}^{-3}$), decayendo ligeramente en el mes de mayo ($\bar{x}=2.90 \text{ mg m}^{-3}$) y nuevamente se incrementa en el mes de junio ($\bar{x}=3.56$). La Pf fluctuó durante los meses de muestreo alcanzando su valor máximo en el mes de mayo ($z=131.7 \text{ m}$) y su valor mínimo en el mes de febrero ($z=0.7 \text{ m}$).

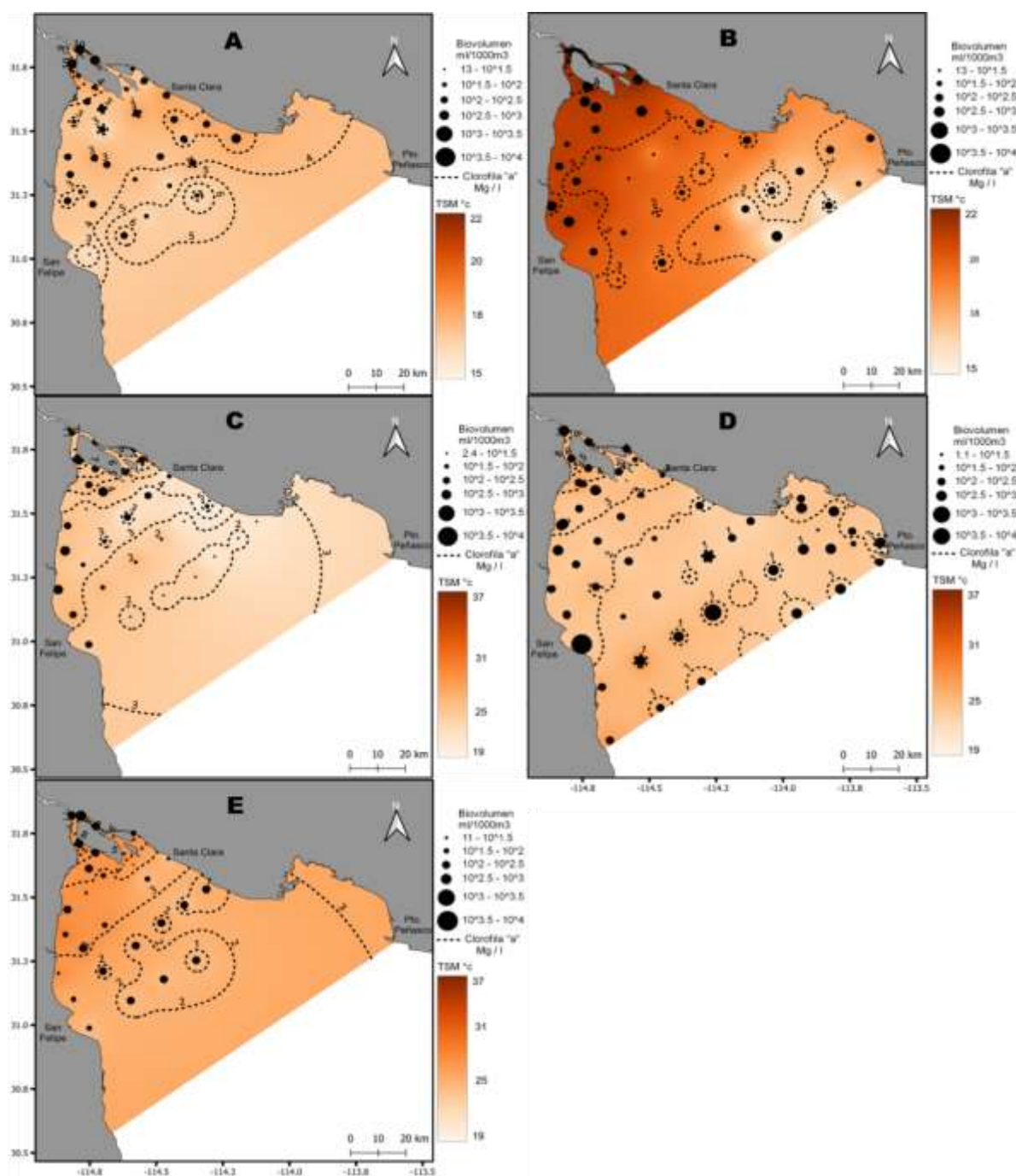


Figura 15. Distribución del biovolumen y su relación con las variables de temperatura superficial del mar y clorofila a. en las estaciones de muestreo para los meses de A) febrero B) marzo C) abril D) mayo E) junio del año 2017.

Al realizar la comparación entre los meses de muestreo de 2017 se observaron diferencias significativas de manera multivariada (λ de Wilks= 0.134, $F = 45.79$, $p < 0.001$). Los resultados de esta prueba nos indican diferencias significativas en las variables temperatura superficial del

mar y Chl-a, sin embargo, para esta última las diferencias estadísticas son poco evidentes ($p=0.02$) (Tabla 10).

Tabla 10. Resultados de la comparación univariada entre los meses muestreados en 2017.

2017	S.C.	C.M.	F	P	gl
Biovolúmen (ml/m³)	5779872	1444968	1.935	0.105	1
Temperatura (°C)	5058.4	1264.6	342.58	<0.001	1
Clorofila (mg/m³)	51.649	12.912	2.828	0.025	1
Profundidad, z (m)	3491.27	872.82	2.379	0.052	1

Los valores en negritas indican que existieron diferencias significativas entre estas variables para esas bases de datos. S.C.=suma de cuadrados, F=F de Fisher, P=probabilidad, gl=grados de libertad, C.M.=cuadrados medios.

Mediante la prueba de Tukey se observó que no existieron diferencias estadísticas en la comparación entre los diferentes meses para las variables biovolúmen, clorofila a y profundidad.

7.3.4 Biovolúmen y variables ambientales 2018

Al analizar la biomasa estándar de los meses de febrero a mayo 2018, se observó un incremento progresivo en la concentración del biovolúmen promedio. El mes de febrero presentó una concentración promedio de 336.1 ml m⁻³, en marzo de 1769.8 ml m⁻³, abril una concentración promedio de 1863.2 ml m⁻³ y el mes de mayo el valor más alto con 2173.6 ml m⁻³ (Fig. 16). Aunque el valor promedio mostró una tendencia de incremento, en general durante 2018 se observó que el biovolúmen presentó las mayores concentraciones frente a Puerto Peñasco y en la desembocadura del río Colorado. En todos los meses se puede observar una franja con bajas concentraciones de plancton desde el sur de San Felipe hasta el Tornillal en Sonora (Fig. 17 A, B, C y D). La zona enriquecimiento frente a bahía Adair y Pto. Peñasco parece estar asociada a bajas concentraciones de Chl-a entre 1 y 2 mg l⁻¹, mientras que la zona norte se asocia a valores comprendidos entre las isolíneas con valores de clorofila a entre 3 y 4 mg l⁻¹. Con respecto a la temperatura las altas concentraciones de biovolúmen en febrero y marzo parecen asociarse a puntos cálidos de temperatura superficial del mar. Sin embargo, en abril se presentan altas

concentraciones en zonas de baja temperatura y durante mayo no se aprecia una clara relación con la temperatura superficial del mar (Fig. 17 A,B,C y D).

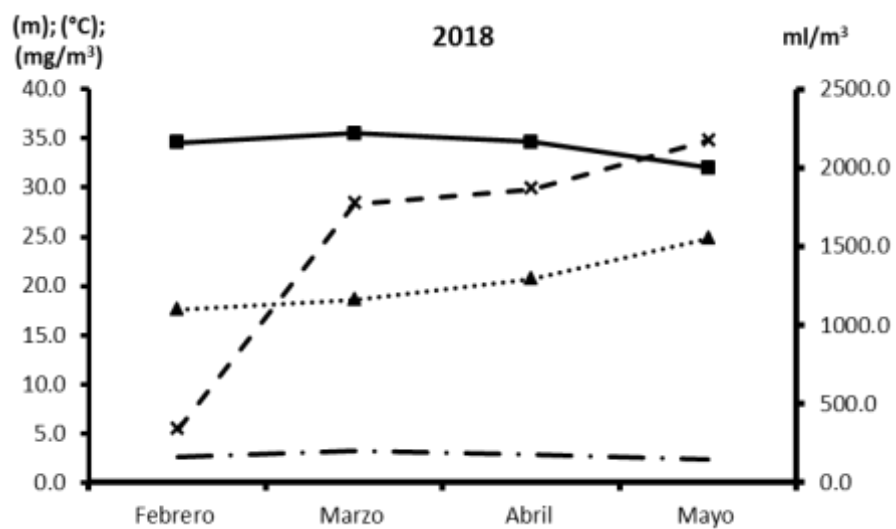


Figura 16. Fluctuación del Promedio de temperatura superficial del mar (Triangulo); clorofila a (Punto); biovolumen (Equis) y profundidad (Cuadro) por campaña de muestreo durante 2018.

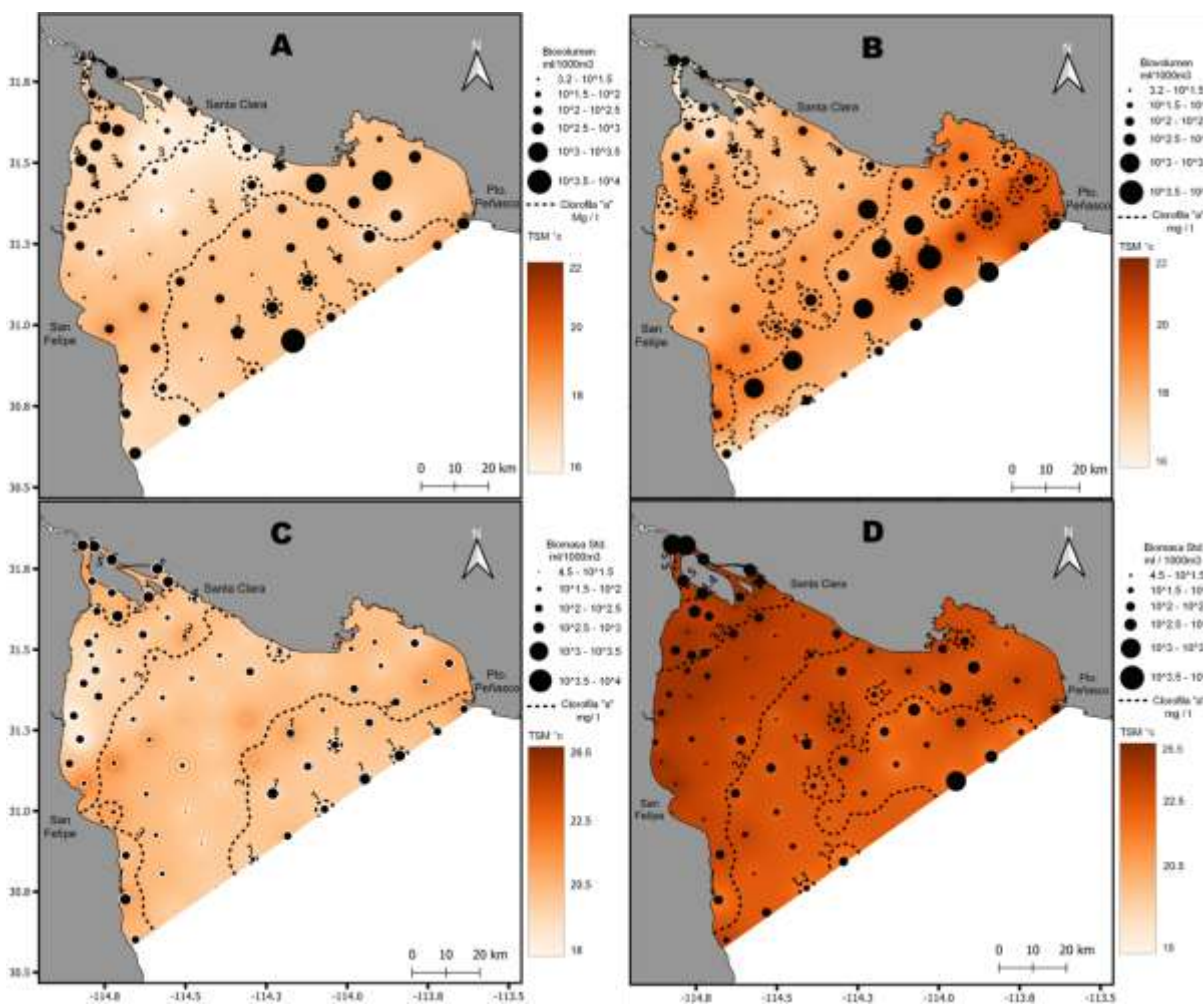


Figura 17. Distribución de los valores de biovolumen de 80 estaciones de muestreo para los meses de A) febrero B) marzo C) abril y D) mayo del año 2018.

Al realizar la comparación entre los meses de muestreo del 2018 se observaron diferencias significativas de manera multivariada (λ de Wilks= 0.095, $F = 95.32$, $p < 0.001$). Al analizar los datos de mediante una vía se observaron diferencias significativas para las variables biovolumen, temperatura superficial del mar y Chl-a (Tabla 11).

Tabla 11. Resultados de la comparación univariada entre los meses de 2018.

2018	S.C.	C.M.	F	P	gl
Biovolumen (ml/m³)	153331420	51110473	29.843	<0.001	1
Temperatura (°C)	2391.8	797.3	805.6	<0.001	1
Clorofila (mg/m³)	25.593	8.531	3.462	0.0167	1
Profundidad, z (m)	540.9	180.3	0.181	0.910	1

Los valores en negritas indican que existieron diferencias significativas entre estas variables para esas bases de datos. S.C.=suma de cuadrados, F=F de Fisher, P=probabilidad, gl=grados de libertad, C.M.=cuadrados medios.

La prueba de Tukey nos indica que el mes de febrero fue diferente al resto de los meses en la variable Bv (febrero vs marzo, $F = 328.93$, $p < 0.001$; febrero vs abril, $F = 1863.2$, $p < 0.001$ y febrero vs mayo, $F = 2173.6$, $p < 0.001$). Este mes presentó la concentración más baja de Bv en comparación con los demás meses. La variable clorofila a mostró diferencias entre los meses de mayo y marzo ($F=3.128$, $p=0.009$) siendo marzo el mes con mayor concentración de Chl-a (3.18 mg/m³). La variable temperatura superficial del mar mostró diferencias significativas entre la comparación de todos los meses ($p < 0.001$) en los que se observó un incremento gradual de febrero ($\bar{x}=17.5$ °C) a mayo ($\bar{x}=24.7$ °C). La variable profundidad no mostró diferencias estadísticas en la comparación entre meses ($p = 0.9$ en todas las comparaciones).

7.3.5 Análisis interanual 2017 y 2018

El análisis multivariado de varianza comparativo para los años 2017 y 2018 dio como resultado diferencias significativas entre ambas bases de datos (λ de Wilks= 0.43, $F=144.75$, $p < 0.001$). Al analizar los datos de manera univariada, se determinó que existieron diferencias estadísticas en las variables Bv, Pf y Chl a, mientras que para la variable temperatura superficial del mar no mostró diferencias significativas (Tabla 12).

Tabla 12. Resultados del ANDEVA en la comparación interanual para 2017 y 2018.

2017 - 2018	S.C.	C.M.	F	P	gl
Biovolúmen (ml/m³)	1.289999E+08	128999916	48.0216	<0.001	1
Temperatura (°C)	7.8	7.8	0.55	0.457	1
Clorofila a (mg/m³)	19.702	19.702	5.899	0.015	1
Profundidad, z (m)	20330.5	20330.5	27.8507	<0.001	1

Los valores en negritas indican que existieron diferencias significativas. S.C.=suma de cuadrados, F=F de Fisher, P=probabilidad, gl=grados de libertad, C.M.=cuadrados medios.

7.4 Identificación posibles rutas de transporte larvario

7.4.1 Modelación preliminar

Durante el primer año las partículas se liberaron en la costa peninsular al norte de San Felipe. Durante el mes de marzo los mayores desplazamientos (23.1 km) se dieron en dirección nor-noroeste y nor-noreste, paralelos a la costa peninsular. Sin embargo, se observó que las partículas sembradas en estaciones con menor profundidad presentaron los menores desplazamientos (1.12 km) con una dirección resultante oeste-suroeste, excepto en la estación más sureña donde el desplazamiento fue este-sureste. Durante el mes de abril del 2017 el desplazamiento de la única estación con presencia de totoaba fue de 9.1 km con dirección nor-noroeste debido a que se encuentra en una zona más somera su recorrido es muy similar a las estaciones 15 y 21 de marzo 2017. Los resultados de las trayectorias totales y las resultantes restando los efectos de marea se muestran en la Fig. 18 para el año 2017 y la Fig. 19 para el año 2018.

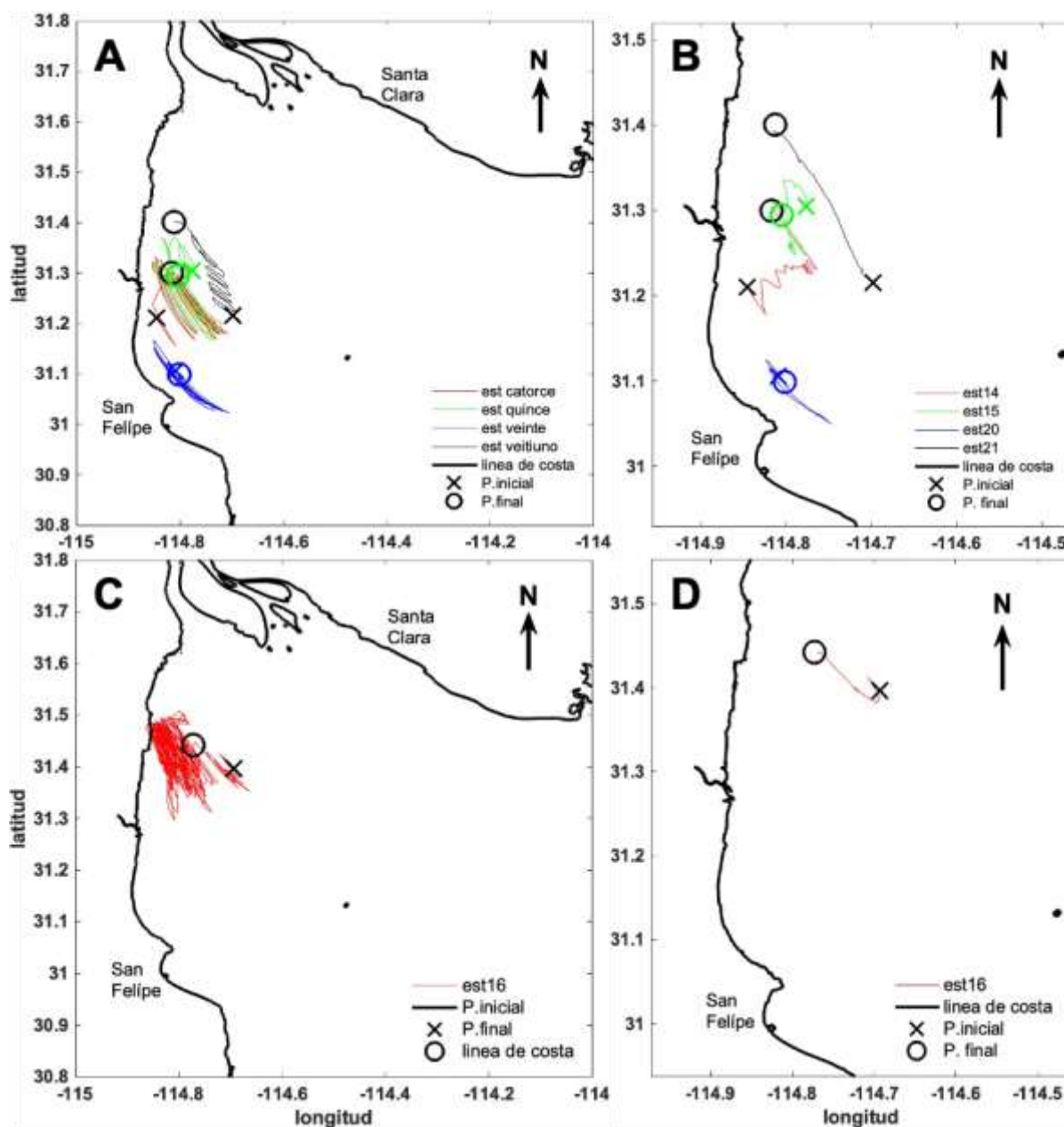


Figura 18. Comparación de las trayectorias totales y resultantes por mes de muestreo durante 2017. A) Total marzo, B) Resultante marzo, C) Total abril y D) Resultante abril.

Por otra parte, las partículas liberadas frente a San Felipe durante el mes de marzo del 2018 presentaron trayectorias similares a las partículas liberadas durante marzo del 2017 en la misma zona, es decir su recorrido fue mínimo y no dejaron la zona de muestreo mientras que su desplazamiento fue hacia el sureste. Sin embargo, los desplazamientos de las partículas liberadas en abril 2018 frente a Santa Clara registraron los mayores desplazamientos (15.7 km) dejando completamente la zona de liberación para terminar en posiciones alejadas con

respecto a sus posiciones de siembra. Inicialmente se movieron en dirección sureste viajando paralelamente a la costa continental y alejándose de la cabeza del estero, después cambiaron su dirección al suroeste franco, alejándose de la costa de sonora. En resumen, de las imágenes anteriores podemos destacar que las partículas liberadas en el año 2017 muestran un desplazamiento espacial menor que las liberadas durante 2018.

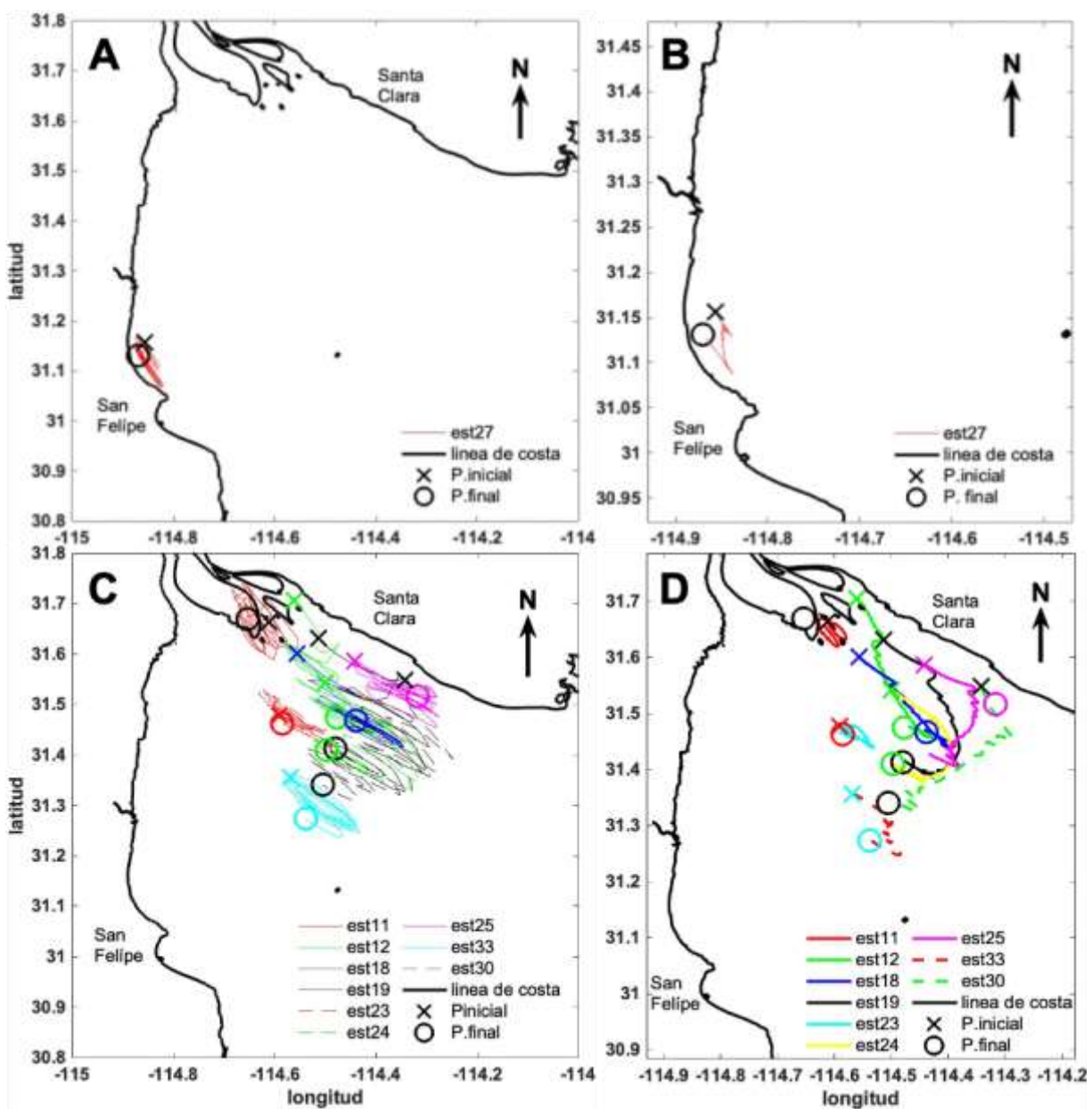


Figura 19. Comparación de las trayectorias totales y resultantes por mes de muestreo durante 2018. A) Total marzo, B) Resultante marzo, C) Total abril y D) Resultante abril.

7.4.2 Modelación para la identificación

Con base en estos resultados el segundo escenario que se corrió fue un comparativo entre las posiciones iniciales de liberación y las finales después de los 15 días de simulación los resultados se presentan en las Fig. 20 y Fig. 21.

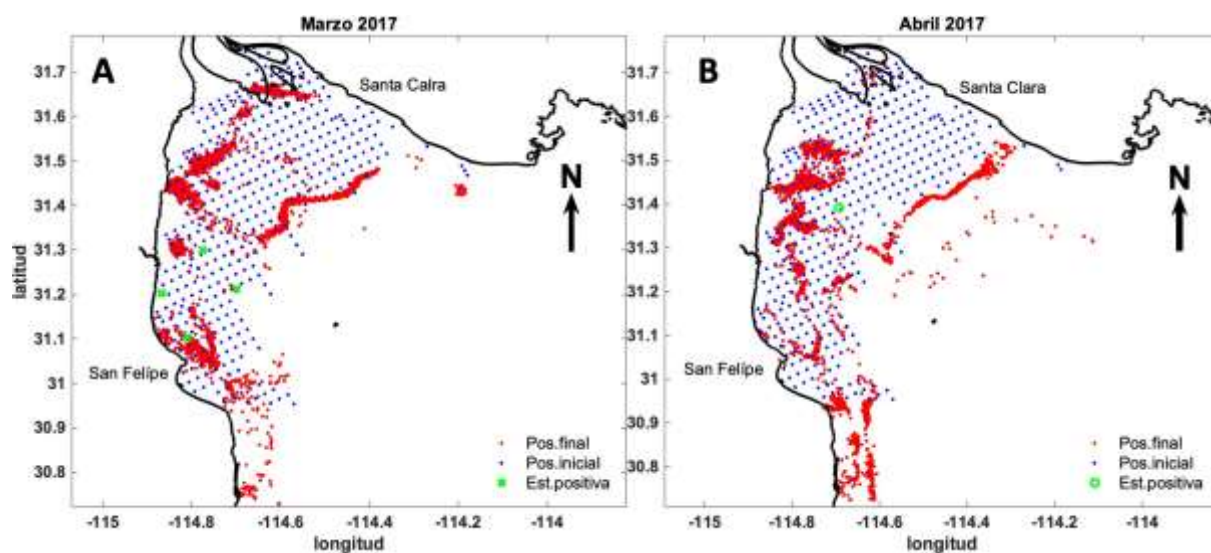


Figura 20. Comparación de las posiciones de liberación y finales por mes de muestreo durante 2017. A) marzo 2017 y B) abril 2017.

En general se observa que para ambos años las partículas tienden a formar congregaciones cercanas a la costa y asociadas a la isobata de 20 m. Sin embargo, las agregaciones costeras se muestran ligeramente más nutridas en cantidad de partículas en comparación con las agregaciones en forma de filamento en la parte central del área de estudio. En todos los meses se puede observar un patrón migratorio con sentido ciclónico bajando por la costa peninsular frente a puertecitos; solo el mes de abril del 2018 se aprecian partículas con migración hacia el sur por la costa continental frente a bahía Adair. En los meses de abril 2017 y marzo 2018 se pueden apreciar un pequeño número de partículas distribuidas al sur de la congregación central (isobata 20m) en la frontera del área de estudio.

Al sobreponer las estaciones de muestreo con presencias de larvas podemos observar que existen coincidencias entre las distribuciones encontradas y las zonas de congregación

resultantes del modelo para los meses de marzo en ambos años mientras que para los meses de abril la relación no es tan clara sin embargo algunas estaciones si presentan coincidencia.

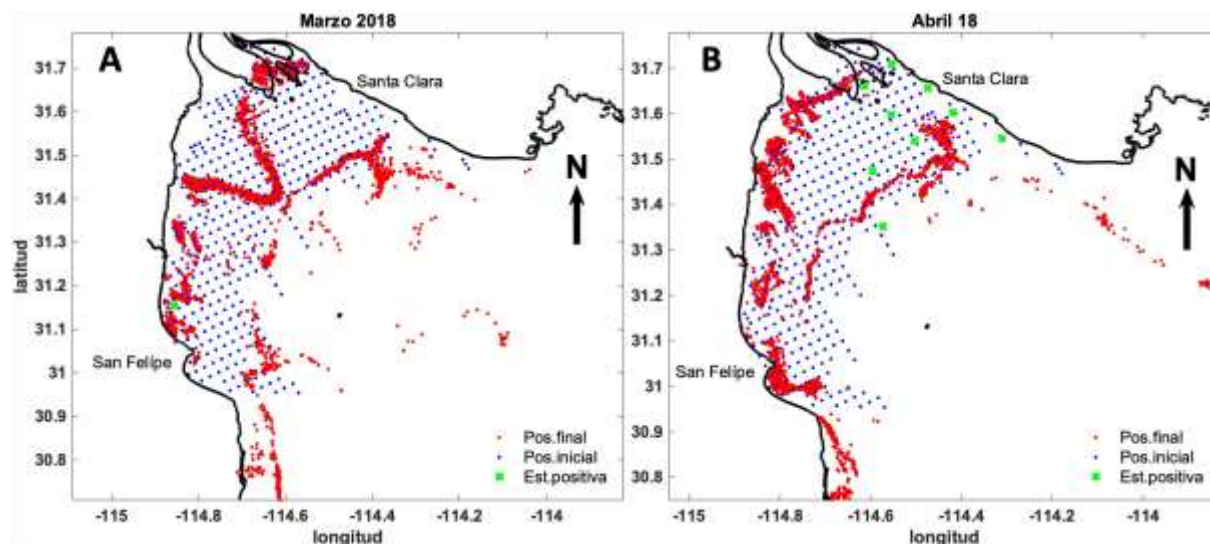


Figura 21. Comparación de las posiciones de liberación y finales por mes de muestreo durante 2018. A) marzo 2018 y B) abril 2018.

7.4.3 Análisis espacial

El análisis espacial de posiciones finales asociadas a los polígonos de abundancias de larvas, muestra que las áreas posibles de desove resultan mayores a los polígonos con recolección de larvas, sin embargo, se mantiene en la misma área dentro de la zona de estudio sin que exista intersección entre las mismas. La sobreposición de la distribución de adultos de totoaba es consistente con las áreas de abundancias de larvas y sus posibles estaciones de origen para ambos años (Fig. 22).

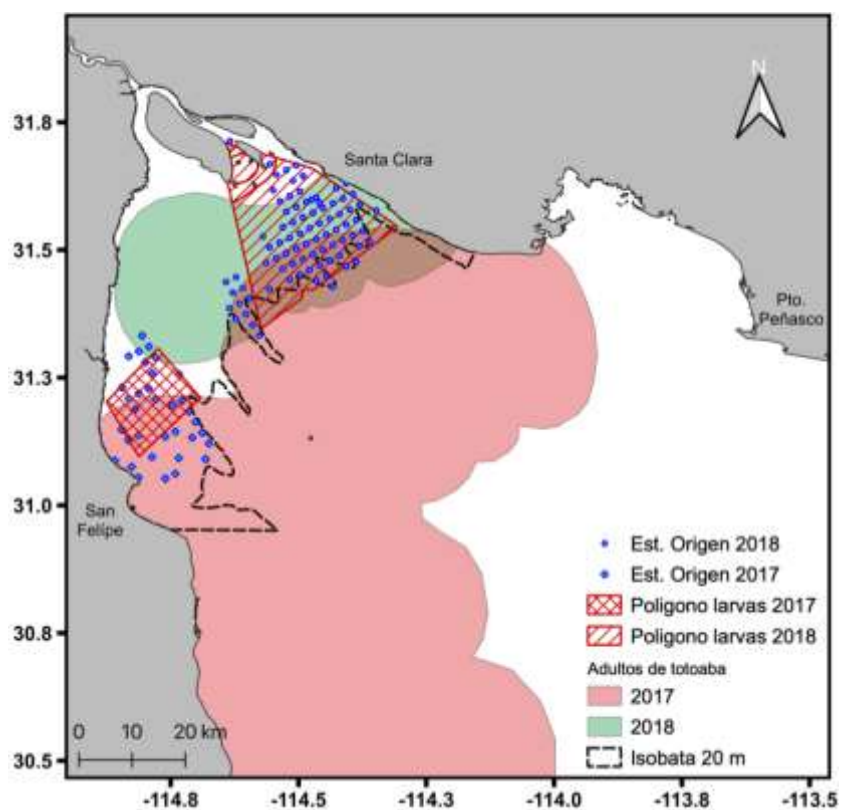


Figura 22. Representación espacial de los polígonos con abundancia de larvas, estaciones de origen asociadas a las larvas encontradas y la distribución de los adultos totoaba. Modificado de Cisneros-Mata, (2020) para los años 2017 y 2018.

8. DISCUSIÓN

8.1 Reanálisis de crecimiento en juveniles y adultos

El rango de la talla y el tamaño de la muestra en los diferentes estudios utilizados para este trabajo pueden haber afectado las estimaciones de los parámetros de crecimiento. Incluso el uso de diferentes métodos y criterios de envejecimiento también pueden afectar los resultados originales de cada obra original. Dado que la pesca a menudo elimina primero a los individuos de crecimiento más rápido, la suposición de que las muestras utilizadas para construir modelos de crecimiento individual están bien representadas en el arte de pesca no es válida. En el caso de la totoaba, la pesca furtiva se dirige a los individuos más grandes (Cisneros-Mata, 2020), lo que podría explicar por qué la estimación más plausible de L_{∞} es menor que varios de los individuos de la muestra. Por otro lado, una representación excesiva de totoaba joven en la muestra podría haber influido en las estimaciones para producir un L_{∞} bastante pequeño.

Sin embargo, Villa-Diharce *et al.* (2023) indican que el muestreo solo de los individuos más jóvenes en una población produce el mayor sesgo en L_{∞} , y el sesgo disminuye drásticamente cuando solo se muestrean los individuos más viejos. Por lo tanto, se requieren más estudios para comprender la influencia de la toma de muestras en las estimaciones de los parámetros de crecimiento. La notable variabilidad en la longitud a una edad temprana en los peces más jóvenes podría reflejar la alta variabilidad del entorno natural y posiblemente la competencia alimentaria en la zona de desove relativamente reducida del totoaba (Barrera, 1990; Valenzuela *et al.*, 2016; Cisneros-Mata, 2020), y esta variabilidad continúa siendo significativa a medida que los peces envejecen, a pesar de su migración a lugares desconocidos (Cisneros-Mata *et al.*, 1995). Ambos sexos se incluyeron en la parametrización de los modelos, lo que también podría aumentar la variabilidad en el tamaño a una edad determinada (Nyeste *et al.*, 2017).

Los estudios anteriores sobre el análisis del crecimiento de la totoaba asumieron una variación constante, pero cuando se utilizó un enfoque de criterios múltiples, la variación observada fue la más apropiada según el BIC. Hasta donde sabemos, el enfoque adoptado en el presente estudio de utilizar la varianza observada es novedoso en la literatura sobre el análisis del

crecimiento de los peces. Se propuso un criterio de "cola de gorda" (Chen y Fournier, 1999) utilizando una combinación de dos o más funciones de distribución de probabilidad (PDF) mediante el cual una variable aleatoria se deriva de un conjunto de FDP diferentes (e.g., Una distribución normal y una distribución t). Estos dos componentes de FDP combinados, con una función de densidad de probabilidad (FDP) de la distribución de cola gruesa, requería un parámetro llamado "g", que se utiliza para ajustar la dispersión de los datos (Chen y Fournier, 1999). Un aumento de g tiende a incrementar el grosor de las colas, aumentando así la probabilidad de tener valores extremos alejados del valor medio. Para la distribución de mezcla de dos componentes propuesta, la referencia (Chen y Fournier, 1999) también utilizó un parámetro "p" que representa las observaciones del "problema" (valores atípicos). A pesar de la novedad de este método, tiene una salvedad: funciona con varianza constante.

La variabilidad individual por edad es real e irrefutable. Se ha considerado y formulado desde los años ochenta (Schnute y Fournier, 1980) de dos formas: "compensación del crecimiento" (la variabilidad presenta una tendencia decreciente conforme la edad avanza) y "disminución del crecimiento" (la variabilidad aumenta con la edad). Si se consideraba que los organismos juveniles experimentan una alta variabilidad en el crecimiento, entonces los peces más viejos tienden a alcanzar un tamaño límite (Chen y Fournier, 1999). Esta peculiaridad se denominó "compensación del crecimiento" (Castillo *et al.*, 2018). Sin embargo, también se sugirió (Chen y Fournier, 1999) que "muchos factores pueden contribuir a la variación de tamaño entre los peces de una edad", y también es factible que la variabilidad individual aumente con la edad. Este tipo de variabilidad individual se denominó "disminución del crecimiento" (Retrepo *et al.*, 2010; Luquin *et al.*, 2016). El problema se abordó originalmente (Retrepo *et al.*, 2010) para el modelo de crecimiento vB desarrollando una ecuación que resolvió la depensación del crecimiento que luego se extendió a seis modelos asintóticos (Luquin *et al.*, 2016). Por otro lado, se desarrollaron ecuaciones para calcular la compensación del crecimiento en cinco modelos asintóticos (Castillo *et al.*, 2018).

Un desafío novedoso en la parametrización de modelos de crecimiento se presenta si tomamos en cuenta la variabilidad real a la edad. La innovación propuesta en el presente estudio fue

utilizar la varianza observada, la cual se comparó con la varianza constante, compensatoria y dependatoria. En este estudio, se utilizó la ecuación para la varianza compensatoria basada en los valores de BIC más bajos en comparación con la varianza dependatoria. Se pueden utilizar en otros estudios si se observa la varianza dependatoria.

El cálculo de los valores de σ_i^2 mediante la optimización de σ_∞^2 condujo a una mejor interpretación de la talla por edad. Esto no se puede observar si se supone que la varianza es constante con el método convencional o con el enfoque de cola de gruesa. En el presente estudio, el valor BIC captó una variabilidad estrecha de la talla por edad para los organismos mayores. La varianza observada tiene la ventaja de demostrar una variabilidad intrínseca de la talla por edad que no se puede observar si la función objetivo se resuelve (como ocurre tradicionalmente) con base en la varianza constante convencional o en el enfoque monotónicamente creciente / decreciente.

A partir de la varianza de los datos brutos (véase la Fig. 6), se puede esperar que el modelo tenga una varianza constante (estable en el tiempo). Sin embargo, fue interesante observar las diferencias entre este y los modelos que sumaron n varianzas. No se observan claramente diferencias en los parámetros estimados del modelo (ver Tabla 5) a menos que se utilice un criterio de selección. En este caso, el BIC hizo evidentes las diferencias. En otras palabras, confiar en los intervalos de confianza para los parámetros del modelo podría conducir a una mala interpretación al concluir que la estructura del error no es importante ya que las curvas de crecimiento son similares. Sin embargo, ajustar dos de los modelos de crecimiento más comunes en la literatura científica nos permitió mostrar aquí que el enfoque de usar la varianza observada produce resultados robustos, es decir, la varianza observada produjo los ajustes más plausibles.

Aunque el objetivo del presente trabajo no fue seleccionar el mejor modelo sino probar las diferencias en la estructura de varianza hipotetizada, resultó que el modelo vB que usa la dispersión de talla-edad observada era el modelo más plausible. Esto es aún más relevante dado que el número de parámetros en este caso fue mucho mayor ya que las varianzas observadas se

estimaron a partir de los datos y , por lo tanto, deben considerarse como parámetros del modelo en el BIC (Burnham y Anderson, 2002).

La función vB con la varianza observada se seleccionó como la mejor alternativa considerando todos los datos. Este modelo produjo el tercer valor más pequeño de L_{∞} y el segundo valor más alto de k . Por otro lado, analizando solo los resultados del presente estudio, para cada modelo, los valores más bajos de L_{∞} y los segundos valores más altos de k fueron el resultado del uso de varianzas crecientes (estructuras multiplicativas y compensatorias). Estos resultados son consistentes con la correlación inversa esperada entre L_{∞} y k (Haddon, 2011; Shelton y Mangel, 2012).

El índice ϕ' se utiliza para comparar el rendimiento de crecimiento de una especie en diferentes áreas o períodos de tiempo (Ragonese *et al.*, 2012). La comparación debe basarse en parámetros obtenidos con el mismo método. Se podría argumentar que el período de tiempo en que la totoaba tuvo un crecimiento más eficiente fue 1983-1993 (ver Tabla 6). En el presente estudio, usamos la máxima verosimilitud logarítmica, mientras que (Pedrín *et al.*, 2001) usó el método de Bhattacharya. Por tanto, la conclusión que se extrae de esta comparación es que nuestros datos obtenidos son apropiados para la especie. Aparte de la clara advertencia de que la mayoría de los parámetros de crecimiento y , por lo tanto, ϕ' fueron datos de mezcla estimados de diferentes años, existen al menos dos explicaciones para los diferentes valores de ϕ' obtenidos para la totoaba en el presente trabajo que pueden servir como punto de referencia para estudios similares. La variable productividad y su efecto de disponibilidad de alimentos pueden influir en la parametrización del crecimiento y , por lo tanto, los valores de ϕ' en diferentes períodos de tiempo. La variabilidad de la productividad primaria en el área de estudio se ha propuesto como hipótesis (Pérez *et al.*, 2013).

Dos resultados son importantes a este respecto. Primero, la estimación más alta de longitud asintótica correspondió al período 1983-1993. De 1983 a 1987, una elevada temperatura de la superficie del mar relacionada con un fuerte evento de El Niño (Pérez *et al.*, 2013) resultó en un

alto aporte de nutrientes por la escorrentía de la lluvia, probablemente aumentando la productividad primaria y el alimento para la totoaba. En segundo lugar, el período 2010-2011 se analizó utilizando la varianza constante (De anda *et al.*, 2013; Valenzuela-Quiñones, 2014) y con la varianza observada (presente estudio). El uso de parámetros de crecimiento en estudios publicados resultó en una anomalía negativa de ϕ' , mientras que el uso de los valores de los parámetros estimados en el presente estudio resultó en un ϕ' mayor. Estos argumentos llevaron a la conclusión alternativa: ϕ' depende no solo de la productividad primaria sino de la estimación adecuada de los parámetros de crecimiento. En consecuencia, creemos que el uso de la estructura de error adecuada para estimar k y L_{∞} puede aumentar la probabilidad de evaluar con precisión el rendimiento del crecimiento de la totoaba y otras especies.

8.2 Análisis del crecimiento de larvas

Modelar el crecimiento de las etapas larvales de los peces en condiciones de cultivo no es una práctica común; con mayor frecuencia, la información utilizada para registrar el desarrollo es el peso o la longitud inicial y final (Segovia-Salas, 2019). En ocasiones los estudios muestran un gráfico de crecimiento que, dependiendo de la especie o las condiciones del cultivo, pueden tener una representación lineal, exponencial o potencial, por ejemplo (Mata-Sotres, 2015). El estudio de Aragón-Noriega (2016) ha demostrado que una forma más informativa de describir los patrones de crecimiento en organismos cultivados es ajustar los datos observados a un modelo. Esto permite una interpolación precisa del tamaño en cualquier momento en el rango de observación, no solo cuando se obtuvieron los datos (no se recomiendan las interpolaciones sin ajustar un modelo). Sin embargo, seleccionar el modelo adecuado sigue siendo un tema complicado para muchos biólogos; esto se analiza con más detalle en los párrafos siguientes.

No hay un solo informe en la literatura gris o revisada por pares donde se modele el crecimiento para la etapa larval de la totoaba. El estudio realizado por Papadakis *et al.* (2018) incluye una curva de crecimiento en longitud y añade una ecuación exponencial a la figura. La referencia utilizada (Diken *et al.*, 2019) dividió la curva de crecimiento en dos períodos separados, el primero de 0 a 16 días después de la eclosión (DPH) y un segundo de 17 a 45 DPH y describe cada período con regresión lineal. Estos dos estudios no son muy útiles para comprender el

crecimiento de las larvas de totoaba porque, como se muestra aquí, el crecimiento es un proceso suave y continuo. Nuestros resultados muestran que los datos sin procesar describieron un crecimiento similar al de la potencia; una mirada más cercana sugirió una curva sigmoidea con dos puntos de inflexión. Galaviz *et al.* (2015) estudiaron al magro *Argyrosomus regius* durante 32 DPH. Sugirieron una curva casi sigmoidea con dos puntos de inflexión, el segundo a 30 DPH, similar a lo que se encontró en el presente trabajo. Nuestro estudio indica que las primeras etapas de la totoaba se describen mejor mediante una curva sigmoidea; este resultado podría aplicarse a los peces de la familia Sciaenidae en general. Además, Diken *et al.* (2019) realizaron un estudio sobre *A. regius* durante 45 DPH; establecieron un primer período de 0 a 16 DPH y un segundo de 17 a 45 DPH. Ambas regresiones lineales arrojaron un r^2 superior a 0.95. En el presente estudio con totoaba, también estudiamos estos dos períodos por separado, pero no presentamos los resultados. Para el primer periodo, de 1 a 16 DPH, se obtuvo una regresión lineal con $r^2 = 0.7425$ ($L = 0.2292 * DPH + 1.9668$); para el segundo período, de 17 a 40 DPH, $r^2 = 0.9288$ ($L = 2.158 * DPH - 31.152$). Los resultados de Papadakis *et al.* (2018) son similares a los de la figura 3 del presente estudio. Seis modelos siguen una curva exponencial, pero el modelo de mejor ajuste fue el Exp-Schnute de forma sigmoidea.

Nuestros resultados muestran que el crecimiento somático temprano de la totoaba hasta 38 días después de la eclosión (DPH) presenta dos puntos de inflexión: entre ca. 16-18 DPH, y ca. 31-33 DPH. Estas características se observaron en los datos originales y se presentan aquí por primera vez, y también son capturadas por el modelo ganador (hasta 38 DPH). Los puntos de inflexión pueden reflejar el momento de un tracto digestivo bien desarrollado en las larvas de peces y, como resultado, el éxito del destete. Mata-Sotres *et al.* (2015) realizaron un estudio con totoaba que incluyó el destete a los 17, 22 y 27 días post-eclosión (DPH). Entre los 3 y 5 DPH las larvas de totoaba ya desarrollaron su tracto digestivo, y a los 17 DPH las larvas fueron destetadas a dietas comerciales. Además, entre 20 y 24 DPH, las larvas de totoaba tienen un sistema digestivo completamente funcional y desarrollado en función de la actividad medida de las proteasas tripsina, quimotripsina y pepsina (Papadakis *et al.*, 2018). En el presente estudio, el alimento formulado (destete) comenzó a los 31 DPH; como resultado, el segundo punto de inflexión fue evidente a los 32-35 DPH. Los datos empíricos sugieren que a los 36 DPH, la

totoaba había completado el destete, por lo que las larvas entraron en una nueva fase de crecimiento.

El ajuste sólido del modelo de los datos empíricos es una forma deseable de describir los patrones de crecimiento en la acuicultura (Aragón-Noriega, 2016). Esto facilita la interpolación del crecimiento a una edad dada dentro del rango observado. Seleccionar el modelo más plausible sigue siendo un desafío. Un solo modelo, como la función de crecimiento de von Bertalanffy, se usa más comúnmente para estimar los parámetros de crecimiento de diferentes peces cultivados. Sin embargo, contrastar múltiples modelos se ha convertido en una práctica común (Baer *et al.*, 2010; Ansah, 2015; Mercier, 2011; Castillo *et al.*, 2021) que aborda la pregunta: ¿qué modelos deben considerarse, asintóticos o no asintóticos? Para el pargo rosado manchado (*Lutjanus guttatus*, Steindachner, 1869) criado en jaulas marinas, Castillo *et al.*, (2021) eligieron 10 modelos, incluidos asintóticos, no asintóticos y acotados con el fin de contrastar los modelos y corroborar cuál de ellos ajusta más eficientemente el crecimiento durante su cultivo. Sin embargo, hasta donde sabemos, no se han probado múltiples modelos de crecimiento para las primeras etapas de ninguna especie de pez. Posiblemente asociado a la idea de que todas las especies en sus primeros días crecen a una misma velocidad. O con incrementos proporcionales.

Schnute (1981) introdujo un modelo generalizado y versátil para evaluar el crecimiento individual que puede incluir muchas ecuaciones alternativas y los investigadores modificaron aún más el modelo de Schnute para describir patrones específicos de la especie en estudio. En nuestro caso, solo el modelo de Tanaka fue capaz de describir los datos de crecimiento de larvas y juveniles de totoaba. La nueva ecuación, denominada Exp-Schnute, no solo mejoró el modelo de Tanaka, sino que también obtuvo el mejor rendimiento. Esta modificación captura el principio biológico de la aceleración del crecimiento: la ecuación resultó en una curva de crecimiento de forma sigmoidea con un período larval de desarrollo acelerado seguido de una tasa de crecimiento reducida. Como se mencionó, esto parece estar relacionado con un cambio de alimento vivo a alimento formulado. Si bien la ecuación propuesta podría generar debate, nuestro objetivo principal es proporcionar un ejemplo simple mediante el cual cambiar un

modelo de crecimiento existente podría generar una comprensión integral de los impulsores del crecimiento. Esperamos que, en futuros estudios de las primeras etapas de los peces, el Exp-Schnute se compare con otros modelos de crecimiento.

En acuicultura, el destete de peces se considera un cuello de botella para controlar completamente una biotecnología de cría (Papadakis *et al.*, 2018). Los peces “dominantes” (más grandes o activos) pueden controlar el acceso a los alimentos para los individuos de menor talla “suprimidos”; los organismos dominantes mostrarán un mejor desempeño de crecimiento que los suprimidos. Estas diferencias en la tasa de crecimiento generalmente aumentan o desaparecen con la edad. La depensación del crecimiento ocurrirá cuando el potencial de crecimiento se acumule en algunos o varios individuos, de modo que los peces más grandes lo harán mejor que los más pequeños. Se producirá una compensación del crecimiento si los individuos más grandes alcanzan un límite de tamaño y los peces más pequeños alcanzan su tamaño. Se producirá una variabilidad constante del crecimiento por edad si los procesos de depensación y compensación se equilibran entre sí (Schnute y Fournier, 1980).

La mayoría de los estudios de crecimiento para animales silvestres o cultivados asumen una variación constante por edad y, a priori, no tienen en cuenta la compensación del crecimiento cuando esto podría ser una característica generalizada. Se debe tener en cuenta la variabilidad individual por edad para parametrizar los modelos y obtener un mejor resultado (Restrepo *et al.*, 2010). Este enfoque ha sido utilizado tanto para peces silvestres (Curiel-Bernal *et al.*, 2021) como para peces cultivados (Castillo *et al.*, 2021), concluyendo que esta debe ser una práctica común. En el presente estudio utilizamos tal enfoque; en las investigaciones publicadas por (Curiel *et al.*, 2021; Castillo *et al.*, 2021) se proporcionan más conocimientos y debates. Los experimentos de (Abdo *et al.*, 2015) y (Ibarra *et al.*, 2020) informaron una disparidad de tamaño muy significativa entre peces de la misma edad en condiciones de cultivo para las primeras etapas de *L. guttatus*. En el presente estudio con totoaba, la variabilidad individual aumentó con la edad, lo que respalda la hipótesis de una depensación del crecimiento como se describe en la publicación de (Restrepo *et al.*, 2010). Esto justifica la parametrización del modelo considerando el error multiplicativo, el enfoque de depensación o la varianza observada como lo propone la

referencia (Curiel *et al.*, 2021). La consideración de la varianza observada resultó en la mejor parametrización en comparación con los supuestos alternativos (Curiel *et al.*, 2021; Castillo *et al.*, 2021). Se recomienda que, al menos para los peces de la familia Sciaenidae, se reduzca la densidad de cultivo para evitar el crecimiento individual dependiente y prevenir el canibalismo.

Nuestro modelo es una herramienta heurística útil, ya que captura las principales características observadas en los primeros datos de crecimiento de larvas de totoaba en las condiciones específicas que usamos en nuestro entorno de cultivo, a excepción de los dos últimos días, para los cuales se necesita más análisis. Nuestro modelo capturó dos puntos de inflexión que podrían estar relacionados con aspectos fisiológicos de la especie en nuestras condiciones de cultivo. Se necesita más investigación para determinar si el crecimiento observado en condiciones controladas refleja el crecimiento temprano en la totoaba silvestre y si esto se debe a aspectos genéticos o ambientales.

La variabilidad de tamaño dentro de peces individuales de la misma edad puede ser el resultado de diferencias genéticas en el potencial de crecimiento o accesibilidad diferencial a los alimentos. En otras palabras, el potencial de crecimiento se debe a factores intrínsecos (genética) y extrínsecos (ambiente), en particular la temperatura y disponibilidad de alimento. Aunque no se conoce con precisión el mecanismo en que la temperatura afecta el crecimiento, existen estudios que evidencian que una alta variabilidad de este parámetro durante el período larval se traduce en mayor tasa de crecimiento. Se ha hipotetizado que alta variabilidad en la temperatura favorece la capacidad de termorregulación de las larvas (Boltaña *et al.*, 2017). Por otro lado, si la capacidad de crecimiento está relacionada con factores genéticos (Boltaña *et al.*, 2017). Es de esperarse que los organismos con ventajas potencien a lo largo de su vida su capacidad de alimentación, competencia y evasión ante depredadores (Abdo de la parra, 2015). Esto daría como resultado variabilidad en la talla a la edad. Aunque el experimento de crecimiento larval del presente estudio se realizó en condiciones de laboratorio, es evidente que la variabilidad de la talla con la edad de la totoaba inicia en estadios muy tempranos. Como se mostró, esta variabilidad se estabiliza a partir del periodo de juveniles.

Lo anterior parece indicar que la alta variabilidad de factores ambientales, como la temperatura, característica del AGC genera crecimiento acelerado de las larvas de totoaba. Como se observa en los datos de crecimiento larval, la varianza de la talla es creciente a medida que los organismos crecen. Una vez que los juveniles de dos años emigran del AGC (Cisneros *et al.*, 1995) se encuentran con ambientes relativamente menos variables en sus zonas de distribución conocidas: Canal de Ballenas-Salsipuedes y Costa de Sonora-Sinaloa. Esto genera una estabilización de la variabilidad del crecimiento, que se refleja en una varianza casi constante.

8.3 Ecología y transporte de larvas de totoaba

Las colectas de larvas de totoaba realizadas en el alto golfo de California durante invierno y primavera de 2017 y 2018, mostraron variación espacial e interanual en el desove de la especie, lo cual puede estar relacionado con variaciones en el ambiente y cambios en los patrones de migración de las poblaciones adultas. Al menos esto se puede hipotetizar con base en los resultados de una reciente prospección de recursos demersales realizada por el INAPESCA, quienes reportan cambios interanuales en la distribución de la totoaba y otras especies demersales durante las primaveras de los años 2017 y 2018 (Nevárez *et al.*, 2020).

Los parámetros ambientales considerados en este estudio, es decir la temperatura superficial del mar, la concentración de clorofila a y el biovolumen (biomasa del zooplancton) mostraron diferencias estadísticas interanuales, con mayores valores en 2018 en comparación con los valores del 2017. Sin embargo, en ambos años, se detectó que en los meses de marzo y abril se presentaron los máximos valores de concentración de clorofila a y biomasa del zooplancton dentro de un rango de temperatura aproximado entre 21 y 23 °C. Especialmente estas condiciones se presentaron en diferentes zonas del alto golfo de California. En el año de 2017 al norte del San Felipe en marzo y abril, y en 2018, al norte de Santa Clara, cerca del Delta del río Colorado, en el mes de abril. Esta ventana óptima coincide con las áreas donde se colectaron larvas de totoaba en este estudio.

Los resultados muestran que la zona de desove de la especie cambio interanualmente, siendo al norte de San Felipe en marzo y abril del 2017, y al norte de Santa Clara en abril del 2018. Sin

embargo, estas zonas de desove coinciden con los antecedentes de prospecciones de larvas de peces en el alto golfo de California. Garces-Rodríguez *et al.* (2018) quienes reportaron la distribución y abundancia de larvas de totoaba en la misma región en marzo del 2011, encontraron dos núcleos de desove. Uno de ellos al norte de San Felipe y el otro al norte de Santa Clara, ambos en zonas donde la temperatura fue ~ 21 °C. Estas coincidencias permiten mencionar que ambas costas son áreas de desove de la especie cuando las temperaturas incrementan hasta ~ 21 °C, y donde se presentan los mayores florecimientos de fitoplancton y zooplancton. Condición que podría asegurar alimento para las larvas de totoaba, aunque también incremente la depredación.

El reducido número de larvas de totoaba colectadas en superficie en este estudio podría ser consecuencia de efectos de la mezcla vertical por marea, la cual podría generar que las larvas se encuentren a lo largo de la columna de agua y no solo en la superficie. Lavín *et al.* (1998) han descrito que durante invierno y primavera la columna de agua se encuentra bien mezclada incluso en periodos de mareas muertas. Además, otro factor que refuerza esta idea está relacionada al desarrollo ontológico de la especie, ya que según lo descrito por (Sandoval-Garibaldi, 2002) las reservas alimenticias (gota lipídica), que les confiere flotabilidad positiva a las larvas, son absorbidas durante las primeras 24 horas., periodo durante el cual las larvas podrían estar más asociadas a la superficie. Sin embargo, más allá de 24 horas, al estar expuestas a corrientes de marea con flujos turbulentos característicos del Alto golfo, no podemos asegurar que las larvas se mantengan en superficie. Este es un tema que deberá ser abordado en futuras investigaciones.

Otro factor que podría explicar el déficit de larvas y la diferencia en las abundancias entre los años de muestreo es el tiempo y la zona de desove. En el AGC se tiene ya reportado una marcada estacionalidad en las pesquerías, mismas que se asocia al tiempo de arribo de los adultos para reproducción (Aragón, 2007), dando como resultado que, durante un corto periodo de tiempo, distintas especies se congreguen en esta porción mínima del Golfo de California, por lo que un desfase en el tiempo de desove puede dejar expuestas a las larvas de totoaba a mayor competencia o depredación. La influencia de presentar distintas zonas de desove se relaciona

con los diferentes hábitats de larvas ya reportados para el AGC por Sánchez *et al.* (2012). Dado que, la intrusión de las larvas de totoaba durante sus primeros días de vida en hábitats dominados por otras especies, supone un aumento en la competencia por alimento tomando en cuenta que éstas, eclosionan con la menor talla entre los miembros de su familia (Sandoval-Garibaldi, 2002).

La influencia que la distribución de los adultos que tiene al momento del desove, ya se había planteado como posible explicación a los pocos registros de larvas de totoaba. Garces *et al.* (2018), con base en sus abundancias, menciona que la distribución de estas larvas no coincide con las de sus congéneres, y que esto pudiese estar relacionado a los sitios de desove. Otro factor muy importante que podría explicar la caída en las abundancias puede ser el impacto generado por la pesca furtiva, la cual se sabe que está dirigida a los reproductores, en especial hacia las hembras por ser las de mayor talla con las vejigas gaseosas más grandes (Cisneros-Mata, 2020). De cualquier manera, aunque el número de larvas sea reducido, estas son indicador de las áreas de desove de la especie considerando los resultados de edad de las larvas recolectadas y los experimentos de modelación numérica de la circulación, los cuales se discuten más adelante.

Estas dos zonas de desove de la totoaba en el AGC indican que los adultos se acercan a la costa a desovar, en busca de la señal térmica o la aparición de la ventana ambiental que mencionamos con anterioridad, o probablemente ligado también a sus hábitos de alimentación. Aunque se sabe que la totoaba reduce su tasa de alimentación durante su periodo reproductivo (Román, 1990), es evidente una migración al AGC donde tiene acceso a sitios donde se alimenta de especies que le permitan cubrir sus requerimientos nutricionales en preparación para la maduración. En otras especies, como la vaquita marina (mamífero endémico de la región), se ha observado que tuvieron que adaptarse al cambio de condición estuarina a estuario inverso, y a hábitats reducidos donde las condiciones de temperatura y presas potenciales les permitieran sobrevivir al cambio drástico del ecosistema (Cisneros-Mata *et al.*, 1995; Rodríguez-Pérez *et al.* 2018). En el caso de la totoaba, es posible que en las zonas costeras poco profundas encuentren alimento asociado a su dieta preferencial. Se sabe que los adultos de totoaba se alimentan

principalmente de sardinas, anchoas y cangrejos adultos (Arvizu & Chávez, 1972; Guevara-Escamilla *et al.*, 1973; Flanagan & Hendrickson, 1976; Molina-Valdéz *et al.*, 1988; Cisneros-Mata, 1995). Por otra parte, es posible que los adultos se congreguen en el delta del río Colorado de manera instintiva, al igual que los salmones retornan al río en que fueron desovados, en busca de esa ventana óptima: una combinación entre temperatura, disponibilidad de alimento, turbidez que favorezca refugio, y/o salinidad. Nuestros resultados refuerzan lo publicado por Arvizu & Chávez (1972); Guevara *et al.* (1973); Flanagan & Hendrickson (1976); Molina-Valdéz *et al.* (1988); Cisneros-Mata *et al.* (1995) quienes aseguran que la totoaba se congrega en el delta de río Colorado con fines reproductivos y permanecen en estas aguas incluso hasta alcanzar tallas de juveniles (machorros).

Estas hipótesis están en relación con las simulaciones de transporte larvario a partir de las zonas de colecta de larvas donde se observa que, a los 4 días de edad, las larvas carecen de gota lipídica, ya han agotado sus reservas y por lo tanto capacidad de nado es aún incipiente. Durante esta etapa se encuentran a merced de las condiciones de circulación hidrodinámica presente en el AGC durante la primavera temprana. Lavín *et al.* (2004) y Montes *et al.* (2015) reportan que la hidrodinámica del AGC durante invierno – primavera, está dominada por corrientes de marea y que existe una corriente residual con sentido ciclónico durante los meses de marzo a junio, con velocidades máximas de 20m s^{-1} . Este patrón coincide también con el seguimiento de partículas realizadas por Marinone *et al.* (2008), quienes modelaron la zona costera del AGC y reportan una tendencia de acumulación de partículas en el extremo noroeste del AGC, y la migración de estas con dirección sur por la costa peninsular en corridas superiores a los 15 días de simulación, lo que coincide con las derivas “suroeste” reportadas en el este estudio.

El desplazamiento total de partículas presentó diferencias interanuales y fueron mayores durante el 2018; sin embargo, sabemos que existe una marcada diferencia tanto en batimetría como en la composición de sedimentos y el ambiente entre ambas costas (Álvarez *et al.* 1974,1975; Carriquiry y Sánchez 1998; Álvarez *et al.* 2010). La zona frente a el Golfo de Santa Clara está compuesta por canales estrechos y profundos con suelos de arenas y, debido a la

hidrodinámica, se reporta como zona de exportación de sedimentos; mientras que la zona norte frente a San Felipe está compuesta por bajos muy someros de suelo limoso, y es identificada como zona de depósito de sedimentos (Carriquiry y Sánchez, 1999). Estos reportes coinciden con nuestros resultados que muestran distancias cortas en los recorridos de 2017 frente a San Felipe y recorridos más largos frente a El Golfo de Santa Clara durante el 2018.

Aunque Las trayectorias resultantes en los meses de marzo y abril 2017 muestren un sentido opuesto a la corriente residual ciclónica reportada (Lavín *et al.*, 2004; Marinone *et al.*, 2008), no significa que sea errónea, ya que esto puede estar relacionado con el hecho de que estas estaciones se encuentran más alejadas de la costa y, en consecuencia, son más profundas y su migración puede estar reflejando una recirculación contigua a las corrientes de marea. Este patrón de circulación noroeste en la misma zona ya fue reportado por Montes *et al.* (2015) durante sus simulaciones de corrientes; donde la media de la corriente durante los meses de marzo y abril al igual que la media anual, reportan un patrón de corriente en la misma dirección para esa zona (Fig. 23).

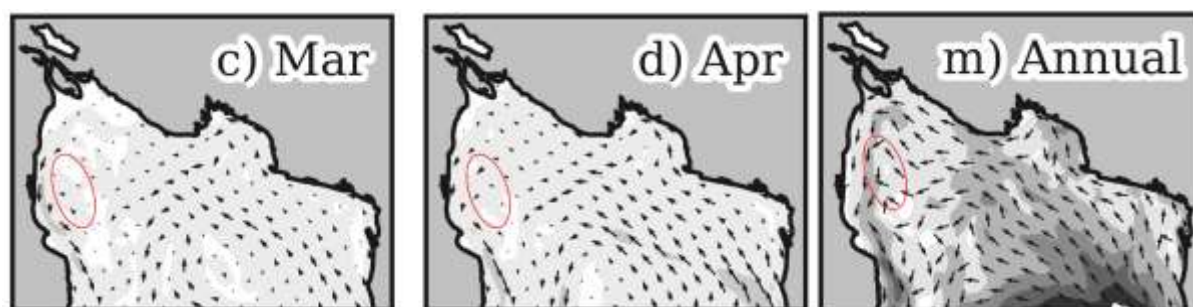


Figura 23. c) y d) Corrientes superficiales medias mensuales, m) Corriente superficial media anual Modificados de Montes *et al.* (2015).

El hecho que las posiciones finales del modelo no coincidan al cien por ciento con las estaciones con presencia de larvas de totoaba durante los meses de abril en ambos años, se puede deber al hecho de que durante este segundo experimento se programaron corridas con 15 días de duración tomando en cuenta las observaciones del comportamiento de larvas en cultivo. Donde pudimos constatar que las larvas con 15 días de vida inician un comportamiento de alejarse de la superficie y de evasión a la red de muestreo. Por otra parte, no debemos olvidar que estas

trayectorias reflejan un escenario bajo el supuesto de que las larvas entre 1 y los 15 días programados presenten un 100 por ciento de sobrevivencia, lo cual de antemano sabemos que es no sucede. Según datos proporcionados por el CREMES la sobrevivencia a los 4 días de cultivo se estima en 2.3 %, por lo que es de esperarse que encontremos discrepancias entre las zonas muestreadas y las congregaciones teóricas. Las posibles rutas reportadas en el presente estudio coinciden con las publicaciones antes mencionadas y muestran que las larvas encontradas no han sido transportadas fuera de la zona de desove, lo que refuerza nuestra hipótesis de que las larvas encontradas son indicadores de la zona del área de desove para ambos años.

Finalmente es importante mencionar que muchas de las partículas se concentraron en una franja de costa a costa sobre la isobata de los 20 m, lo cual coincide con el reporte de un frente permanente entre el AGC y el norte del Golfo de California, siendo la primera región zona mezclada y la segunda una región de estratificación (Argote *et al.*, 1995). Trabajos previos sobre larvas de peces en el AGC han mostrado una acumulación de larvas en esa región (Sánchez-Velasco *et al.*, 2012; Garcés-Rodríguez *et al.*, 2018) lo cual se relacionó con la presencia del frente permanente. Este frente podría ser una zona de acumulación de larvas de peces y larvas de otros organismos meroplanctónicos, así como de sus presas potenciales contribuyendo a la sobrevivencia de las especies meroplanctónicas, en etapas previas a su reclutamiento. Así mismo, el frente podría ser una barrera entre el intercambio planctónico entre el AGC y el norte del Golfo contribuyendo al endemismo de la región.

9. CONCLUSIONES

9.1 Reanálisis de crecimiento en juveniles y adultos

El uso de la varianza observada en el presente estudio fue la mejor manera de parametrizar dos modelos de crecimiento individual de uso común (von Betalanffy y Gompertz) con datos de edad y talla de la totoaba (*Totoaba macdonaldi*) como estudio de caso. Incluso cuando se estimaron las varianzas para el grupo de 26 años, se consideraron como parámetros del modelo en el criterio de información bayesiano, lo que indica que la estructura de error observada produjo los modelos más plausibles. Por lo tanto, siempre que sea posible aplicar el mismo enfoque, el error observado debe usarse para realizar estimaciones sólidas del crecimiento individual. Además, este procedimiento puede reducir las posibilidades de estimar incorrectamente los indicadores derivados de los parámetros de crecimiento, como se probó aquí con el índice de desempeño del crecimiento.

9.2 Análisis de crecimiento de larvas de totoaba

Destacamos tres resultados importantes para modelar la etapa larval y juvenil de la totoaba: (1) el mejor modelo para describir la trayectoria de crecimiento en las primeras etapas de *Totoaba macdonaldi* en un ambiente de cultivo es una curva de forma sigmoidea. (2) Los resultados respaldan la evidencia de una disminución del crecimiento en las primeras etapas de la totoaba cultivada y la disminución del crecimiento conduce a la aplicación de una función objetivo de muy alto rendimiento para analizar la variabilidad individual de talla por edad. (3) Nuestros datos y el ajuste del modelo indican que las primeras larvas de totoaba hasta 38 días después de la eclosión (DPH), muestran una variación creciente de longitud por edad y dos puntos de inflexión: el primero entre 16 y 18 DPH y el segundo entre 31 y 33 DPH. Aunque las explicaciones para el aumento de la varianza y los dos puntos de inflexión necesitan más investigación, nuestros resultados tienen implicaciones prácticas significativas para los investigadores y las personas interesadas en cultivar totoaba.

9.3 Conclusiones de ecología y transporte de larvas de totoaba

En el alto golfo de California durante los meses de marzo y abril, se presentó una ventana óptima para el desove de totoaba la cual se da entre los 21 y 23 °C, y concentraciones de clorofila entre 2 y 3 mg l⁻¹. Las abundancias se redujeron considerablemente en los años de muestreo, sin embargo, hacen falta más datos para poder explicar si este déficit responde a las condiciones ambientales o simplemente a los cambios en la distribución de los adultos, y que los motiva a desovar en zonas distintas.

Las abundancias de larvas presentaron diferencia en la distribución de un año a otro al igual que las distribuciones reportadas para adultos. Además, los resultados de las simulaciones de corrientes muestran que las larvas de hasta cuatro días de edad permanecen cerca de donde fueron desovadas. Por lo que se concluye que las larvas muestreadas son indicadoras del área de desove, la cual se sitúa a lo largo de ambas costas entre las isobatas de 0 y 20 m.

Las corrientes superficiales que se presentan durante marzo y abril, debido a que es un periodo de transición entre los giros reportados para verano e invierno, favorecen la retención de las larvas al norte de frente permanente, y permite a las larvas permanecer en la zona verticalmente mezclada.

10. LITERATURA CITADA

- Abdo de la Parra, M.I., Rodríguez Ibarra, E., Rodríguez Montes de Oca, G., Velasco Blanco, G., Ibarra-Castro, L. (2015). Estado actual del cultivo de larvas del pargo flamenco (*Lutjanus guttatus*). *Latin American Journal of Aquatic Research*, (43): 415–423.
- Aceves, B.E., Davids, L., Rodriguez-Valencia, J.A., Jaramillo-Legorreta, A.M., Nieto-Garcia, E., Cárdenas-Hinojosa, G., Hidalgo-Pla, E., Bonilla-Garzón, A., Diaz-de-Leon, A.J., Rojas-Bracho, L. y Cisneros-Mata, M.A. (2023). Derelict gear from an illegal fishery: Lessons from gear retrieval efforts in the Upper Gulf of California. *Marine Policy*, 147 (January). doi: 10.1016/j.marpol.2022.105387
- Alvarez Borrego, S. (2010). Physical, chemical and biological oceanography of the Gulf of California. en: *The Gulf of California: Biodiversity and Conservation*, The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson Arizona, pp 24-48.
- Álvarez Borrego, S., Galindo Bect, L.A. (1974). Hidrología del Alto Golfo de California-I. condiciones durante otoño. *Ciencias Marinas* (1): 46–64.
- Álvarez 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): 21–36.
- Álvarez Borrego, S., y Schwartzlose, R. (1979). Water masses of the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 6, (1), 43–63. <https://doi.org/10.7773/cm.v6i1.350>
- Alvarez Lajonchere, L. (1981). Determinación de la edad y el crecimiento de *Mugil liza*, *M. curema*, *M. hospes* y *M. trichodon* (Pisces, Mugilidae) en aguas cubanas. *Revista de Investigaciones Marinas*. (2): 142–162.
- Alvarez, Ll., Cuadrado, D.G. y Perillo, G.M.E. (2011). Aplicación de un modelo de trazadores lagrangianos en Bahía Anegada, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 46(2): 199-206. doi: 10.4067/S0718-19572011000200009
- Ansah, Y.B. y Frimpong, E.A. (2015). Using model-based inference to select a predictive growth curve for farmed Tilapia. *North American Journal of Aquaculture*, (77): 281–288.
- Aragón Noriega, E. A. (2016). Model selection to describe the growth of the Squalid Callista *Megapitaria squalida* from the Eastern Gulf of California. *Journal of Shellfish Research*, 35(4), 747-755.
- Aragón Noriega, E.A. y Calderón Aguilera, L.E. (2001). Edad y crecimiento de postlarvas de camarón en el alto golfo de California. *Revista acuática de ictiología Biología acuática*, 4 (3): 99–104.
- Aragón Noriega, E.A., Alcántara Razo, E., Valenzuela Quiñonez, W. y Rodríguez Quiroz, G. (2015). Multi-model inference for growth parameter estimation of the Bigeye Croaker *Micropogonias megalops* in the Upper Gulf of California. *Revista Biología Marina y Oceanografía*, (50): 25–38.
- Argote, M.L., Amador, A., Lavín, M.F. y Hunter, J.R. (1995). Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, (100): 16103–16118.
- Arraya. (1984). Los sciaénidos del Golfo de Nicoya. *Revista de Biología Tropical*, 32 (2): 179-196
- Arvizu, J. y Chávez, H. (1972). Sinopsis sobre la biología de la totoaba, *Cynoscion macdonaldi* Gilbert, 1890. FAO Fisheries Synopsis, (108): 26 p. Disponible en: <http://library.wur.nl/WebQuery/clc/521444>
- Baer, A., Schulz, C., Traulsen, I. y Krieter, J. (2010). Analysing the growth of turbot (*Psetta maxima*) in a commercial recirculation system with the use of three different growth models.

Aquaculture International, (19): 497–511.

- Barange, M. y Perry, R.I. (2009). Physical and ecological impacts of climate change relevant to marine and inland capture fisheries and aquaculture. In: Climate change implications for fisheries and aquaculture: *Overview of Current Scientific Knowledge*, (December): 7-106 Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/012/i0994e/i0994e00.htm>
- Barrera, G.J.C. (1990). The conservation of *Totoaba macdonaldi* (Gilbert), (Pisces: *Sciaenidae*), in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Fish Biology*, 37: 201-202. doi: 10.1111/j.1095-8649.1990.tb05038.x
- Battaglione, S. y Selosse, P. (1996). Hormone-induced ovulation and spawning of captive and wild broodfish of the catadromous Australian bass, *Macquaria novemaculeata* (Steindacher), (Percichthyidae). *Aquaculture Research*, 27: 191-204
- Berdegú, J. (1955). La pesquería de totoaba (*Cynoscion macdonaldi*) en San Felipe, Baja California. *Revista Mexicana de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 16: 45-78.
- Boltaña, S., Sanhueza, N., Aguilar, A., Gallardo Escarate, C., Arriagada, G., Valdes, J.A., Soto, D. y Quiñones, R.A. (2017). Influences of thermal environment on fish growth. *Ecology and Evolution*, 7: 6814–6825.
- Bourillón, L., Cantún, A., Eccardi, F., Lira, E., Ramírez, J., Velarde, E. y Zavala, A. (1988). Islas del Golfo de California. SEGOB-UNAM, México, D.F.
- Bray, J.R. y Curtis, J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, (7): 325–349.
- 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. doi: 10.1016/j.earscirev.2016.10.012
- Brusca, R.C. y Findley, L.T. (2005). El Mar de Cortés. En: M. E. Hendrickx R.C.B y L.T.F (ed) *Listado y distribución de la macrofauna del Golfo de California, México..Parte I. Invertebrados*. Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson. pp 1-32
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multi-model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*; Springer New York, NY.
- Cabrera-Lozano, R. (2019). *Efecto de la temperatura en la proporción de sexos de Totoaba macdonaldi*. Tesis de Maestría inédita. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- Calderón Aguilera, L.E., Marinone, S.G. y Aragón-Noriega, E.A. (2003). Influence of oceanographic processes on the early life stages of the blue shrimp (*Litopenaeus stylirostris*) in the Upper Gulf of California. *Journal of Marine Systems*, 39: 117-128.
- Camacho-Gastelum, R. (2014). *Identificación de larvas de peces de la familia Sciaenidae del alto golfo de California, mediante marcadores moleculares*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S.
- Camacho-Gastelum, R., Díaz-Viloria, N., Sánchez-Velasco, L., Jiménez-Rosenberg, S.P.A. y Perez-Enriquez, R. (2017). Molecular identification and morphological description of *Micropogonias megalops*, *Cynoscion othonopterus*, *C. reticulatus* and *Menticirrhus nasus* larvae, collected in the upper Gulf of California during Summer 2012. *Mitochondrial DNA Part A*, 28:3, 416-423, DOI: 10.3109/19401736.2015.1136302
- Carbajal, N., Souza, A., Durazo, R. (1997). A numerical study of the ex-ROFI of the Colorado River. *Journal of Marine Systems*, (12): 17–33.
- Carriquiry, J.D., Sánchez, A. (1999). Sedimentation in the Colorado River delta and Upper Gulf of

- California after nearly a century of discharge loss. *Marine Geology*, (158): 125–145.
- Casella, G. y Berger, R.L. (2002). *Statistical inference*, 2nd ed.; Duxbury Press: Pacific Grove, CA, USA.
- Castillo Vargasmachuca, S.G., Aragón Noriega, E.A., Rodríguez Domínguez, G., Martínez Cárdenas, L., Arámbul Muñoz, E. y Burgos Arcos, Á.J. (2021). The standard deviation structure as a new approach to growth analysis in weight and length data of farmed *Lutjanus guttatus*. *Fishes*, (6): 60.
- Castillo Vargasmachuca, S.G., Ponce-Palafox, J.T., Arámbulo Muñoz, E., Rodríguez Domínguez, G. y Aragón Noriega, E.A. (2018). The spotted rose snapper (*Lutjanus guttatus* Steindachner 1869) farmed in marine cages: Review of growth models. *Reviews in Aquaculture*, (10): 376–384.
- Castro, R., Lavín, M.F. y Ripa, P. (1994). Seasonal heat balance in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, (90): 3249–3261.
- Chen, Y. y Fournier, D. (1999). Impacts of atypical data on Bayesian inference and robust Bayesian approach in fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, (56): 1525–1533.
- Chute, R. (1928). The totoaba fishery at the California Gulf. *California Fish and Game*, 14: 275–281.
- Cisneros-Mata, M.Á., True, C., Enriquez-Paredes, L.M., Sadovy, Y. y Liu, M. (2021). *Totoaba macdonaldi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T22003A2780880. 8235 Disponible en: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-2.RLTS.T22003A2780880.en>
- Cisneros-Mata, M.Á (Editor). (2020). Evaluación de la población de *Totoaba macdonaldi*. Primera ed. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, Ciudad de México. ISBN: 9781626239777
- Cisneros, 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. doi: 10.2307/2269447
- Cisneros, MMÁM., Montemayor López, G. y Román Rodríguez, M. (1995). Life history and conservation of *Totoaba macdonaldi*. *Conservation Biology*, 9(4): 806-814
- CITES. (1976). The first meeting of the conference of the international trade in endangered Species of the wild fauna and flora. Berne, Switzerland.
- CITES. (2022). Convención Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. Apéndices I, II y III. Disponible en: <http://www.cites.org>
- Cowen, R.K., Paris, C.B. y Srinivasan, A. (2006). Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311(5760): 522-527. doi: 10.1126/science.1122039
- Cudney, B.R., Lavín, M.F., Marinone, S.G., Raimondi, P.T. y Shaw, W.W. (2009). Rapid effects of marine reserves via larval dispersal. *PLoS ONE*, 4(1). doi: 10.1371/journal.pone.0004140
- Curriel-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 of Individual growth parameters. *Fishes*, 6(3):1-11. DOI: <https://doi.org/10.3390/fishes6030035>
- Cury, P. y Roy, C. (1989). Window and pelagic fish recruitment success in upwelling region. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46: 670-680
- De Anda, M.J.A., García de León, F.J., Zenteno-Savín, T., Balart-Paez, E., Méndez-Rodríguez, L., 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., Olgúin-Monroy, N.O. y Martínez-Delgado, M.E. (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. Informe Fial, SNIB-CONABIO. Proyecto No. HK050, México, D.F. Disponible en: <https://www.gob.mx/conabio>
- Diken, G., Demir, O. y Naz, M. (2019). The inhibitory situational analysis of some feed ingredients for meagre, *Argyrosomus regius* (Asso 1801) larvae and evaluation for diet formulations. *Aquatic Research*, 2, 41–52.
- DOF, Diario Oficial de la Federación. (1975). *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, México.* Disponible en: https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=4786520&fecha=01/08/1975#gsc.tab=0
- DOF, Diario Oficial de la Federación. (2002). *Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo, México.* Disponible en: https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=735036&fecha=06/03/2002#gsc.tab=0
- Erisman, B., Aburto-Oropeza, O., Gonzalez-Abraham, C., Mascareñas-Osorio, I., Moreno-Báez, M. y Hastings, P.A. (2012). Spatio-temporal dynamics of a fish spawning aggregation and its fishery in the Gulf of California. *Scientific Reports*, 2: 1-11. doi: 10.1038/srep00284
- Espejel, I. (2006). Regionalización. En: *Ordenamiento ecológico marino del Golfo de California (OEMGC)*: 130-152.
- Farfán, C. y Alvarez Borrego, S. (1992). Biomasa del zooplancton del alto golfo de California. *Ciencias Marinas*, 18(3): 17-36. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v18i3.905>
- Findley, L. (2010). *Totoaba macdonaldi*. The IUCN red list of threatened species 2010: doi: e.T22003A9346099. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010->
- Flanagan, C.A. y Hendrickson, J.R. (1976). Observations on the commercial fishery and reproductive biology of the totoaba, *Cynoscion macdonaldi*, in the northern Gulf of California. *Fishery Bulletin*, 74(3): 531-544
- Flores, C.C., Sánchez turbe, A., Zavala-García, F. y López-García, D. (1992). Edad y crecimiento de larvas de *Achirus lineatus*, *Etropus crossotus*, *Syacium gunteri* y *Symphurus civitatus* en el sur del Golfo de México, determinados a partir del número de anillos de crecimiento diario en los otolitos. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología - UNAM*, 19: 167-173
- Galaviz, M.A., López, L.M., García Gasca, A., Álvarez González, C.A., True, C.D. y Gisbert, E. (2015). Digestive system development and study of acid and alkaline protease digestive capacities using biochemical and molecular approaches in totoaba (*Totoaba macdonaldi*) larvae. *Fish Physiology Biochemistry*, 41 (5): 1117–1130.
- Galindo-Cortes, G. (2011). *Enfoque precautorio aplicado a recursos pesqueros fluctuantes: Un análisis bioeconómico para la sardina del Pacífico. Tesis doctoral.* Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C., La Paz, B.C.S.
- Garcés-Rodríguez, Y., Sánchez-Velasco, L., Díaz-Viloria, N., Jiménez-Rosenberg, S.P.A., Godínez, V., Montes-Arechiga, J. y Munguia-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. doi: 10.1093/plankt/fby033
- Garcés-Rodríguez, Y. (2016). *Distribución, abundancia y transporte larval de especies de la*

- familia Scianidae en el Alto Golfo de California. Tesis de Maestría.* Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S.
- García Ballesteros, M.G., Larroque, M. (1974). Elementos sobre la distribución de turbidez en el alto golfo de California. *Ciencias Marinas*, (1): 1–30.
- García-Concha, O. (2016). *Descripción del desarrollo esquelético de Totoaba macdonaldi, caracterización de sus malformaciones y su efecto en el desempeño biológico.* Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Programa de Posgrado en Ciencias en Acuicultura, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada, Baja California.
- Gilbert CH. (1890). A preliminary report on the fishes collected by the steamer “Albatross” on the Pacific coast of North America during the year 1889, with descriptions of twelve new genera and ninety-two new species. *Proceedings of the United States National Museum* (13): 49-126.
- Gilbert, J.Y. y Allen, W.E. (1943). The phytoplankton of the Gulf of California obtained by the E.W. Scripps in 1939 and 1940. *Journal of Marine Research*, 5, (2). https://elischolar.library.yale.edu/journal_of_marine_research/605
- González-Acevedo, D. (2011). *Respuesta en crecimiento de juveniles de Totoaba macdonaldi alimentados con dietas con diferentes niveles de almidón y lípidos, y adicionadas con un probiótico.* Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.
- Guerrero, G.J. (2016). Modelación de los patrones de circulación oceánica a niveles de submesoescala en el Mar Caribe Colombiano. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Medellín. 76 Disponible en: <http://www.bdigital.unal.edu.co/52395/%0Ahttp://www.bdigital.unal.edu.co/39697/%5Cn>
- Guevara Escamilla, S., Huerta Diaz, H. A., Félix Pico, E., Farfán, B. C., y Matheus, C. (1973). Biología (Peces, contenidos estomacales (peces, agrupaciones de fauna, macroinvertebrados, biomasa de zooplancton). En *Estudio químico sobre la contaminación por insecticidas en la desembocadura del río Colorado*. Reporte final de la segunda etapa a la Dirección de Acuicultura de la Secretaría de Recursos Hidráulicos, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.
- Haddon, M. (2011). *Modelling and quantitative methods in fisheries*, 2nd ed.; Chapman and Hall/CRC: London, UK.
- Hidalgo-González, R.M. y Alvarez-Borrego, S. (2004). Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWiFS. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(6-9): 739-752. doi: 10.1016/j.dsr2.2004.05.006
- Ibarra Castro, L., Ochoa Bojórquez, M.O., Sánchez Téllez, J.L., Rojo Cebrenos, A.H. y Alvarez Lajonchere, L. (2020). A new efficient method for the mass production of juvenile spotted rose snapper, *Lutjanus Guttatus*. *Aquaculture Reports*, (18):100550.
- Jiménez-Rosenberg, S.P.A (2008). *Asociaciones de Larvas de Peces por Estadio de Desarrollo en la Costa Noroccidental de la Península de Baja California.* Tesis Doctoral. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S.
- Jordan, D., Evermann, B.N.D. (1896). The Fishes of the North and Middle America. *United States National Museum Bulletin*,(47): 1240 pp.
- Jost, L., González-Oreja, J. (2012) Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana*, 56: 3-14.

- Lavín, M. F., Alvarado, R., Álvarez, L.G., Godínez, V.M. y Washburn, L. (2004). Mixing, gravity currents and circulation in the Upper Gulf of California. PECS 2004 – MÉRIDA - MÉXICO.
- Lavín, M.F., Godínez, V.M. y Álvarez, L.G., (1998). Inverse-estuarine features of the Upper Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, (47): 769–795.
- Lavín, M.F. y Marinone, S.G. (2003). An overview of the Physical Oceanography of the Gulf of California. In: Velasco-Fuentes, O.U., Sheinbaum, J., Ochoa de la Torre, J.L. (Eds.), *Nonlinear processes in geophysical fluid dynamics. Kluwer Academic Publishers*, Dordrecht, Netherlands, pp. 173–204.
- Lavin, M. F. y Organista, S. (1988). The surface heat force in the northern Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, (93): 1433-1445.
- Lavín, M. F. y Sánchez, S. (1999). On how the Colorado River affected the hydrography of the Upper Gulf of California. *Continental Shelf Research*, (19): 1545- 1560.
- Largier, J.L. (2003). Considerations in estimating larval dispersal distances from oceanographic data. *Ecological Applications*, 13(1 SUPPL.): 71-89. doi: 10.1890/1051-0761(2003)013[0071:cieldd]2.0.co;2
- Longhurst, A. (2002). Murphy's Law revisited: Longevity as a factor in recruitment to fish population. *Fisheries Research*, (56): 125-131.
- Lozano-Cabrera, R. (2019). *Efecto de la temperatura en la proporción de sexos de Totoaba macdonaldi. Tesis de Maestría*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada, Baja California.
- Luquin Covarrubias, M.A., Morales Bojórquez, E., González Peláez, S.S., Hidalgo de la Toba, J.Á. y Lluch Cota, D.B. (2016). Modeling of growth depensation of geoduck clam *Panopea globosa* based on a multimodel inference approach. *Journal of Shellfish Research*, 35(2), 379-387
- Marchesiello, P., McWilliams, J. C. y Shchepetkin, A. (2001). Open boundary conditions for long-term integration of regional oceanic models. *Ocean Modelling*, 3(1–2): 1–20. doi:10.1016/S1463-5003(00)00013-5
- Marinone, S.G. (2003). A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 108(C10): 3325. doi: doi: 10.1029/2002JC001720.
- Marinone, S.G. (2012). Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 100(March 2012): 133-141. doi: 10.1016/j.ecss.2012.01.003
- Marinone, S.G., Gutiérrez, O.Q. y Parés-Sierra, A. (2004). Numerical simulation of larval shrimp dispersion in the Northern Region of the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60: 611-617. doi.org/10.1016/j.ecss.2004.03.002
- Marinone S.G. y Lavín, M.F.(1997). Mareas y corrientes residuales en el Golfo de California, 113-140. En: Lavín, M. F. (Ed.) *Contribuciones a la oceanografía Física en México. Unión Geofísica Mexicana. Monografía (3): 272.*
- Márquez Farias, J.F. y Rosales Juárez, F.J., (2013). Intrinsic rebound potential of the endangered (*Totoaba macdonaldi*) population, endemic to the Gulf of California, México. *Fisheries Research*, 147: 150-153. doi: 10.1016/j.fishres.2013.05.009
- Mata Sotres, J.A., Lazo, J.P. y Baron-Sevilla, B. (2015). Effect of age on weaning success in totoaba (*Totoaba macdonaldi*) larval culture. *Aquaculture*, 437, 292–296. doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.11.037
- Méndez-Ramos C. (2011). *Regionalización del Golfo de California con base en el ciclo anual de la concentración de clorofila-a. Tesis de Licenciatura*. Universidad Nacional Autónoma de

México, México.

- Mercier, L., Panfili, J., Paillon, C., N'diaye, A., Mouillot, D. y Darnaude, A.M. (2011). Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92 (4): 534–545. doi.org/10.1016/j.ecss.2011.02.001.
- Molina Valdéz, D., Cisneros Mata, M.A., Urías Sotomayor, R., Cervantes Vaca, C. y Márquez Tiburcio, M. A. (1988). Prospección y evaluación de la totoaba (*Totoaba macdonaldi*) en el Golfo de California. Informe final al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. Centro Regional de Investigaciones Pesqueras de Guaymas, Instituto Nacional de la Pesca, Guaymas, Sonora, México.
- Montes, J.M., Lavín, M.F. y Parés-Sierra, A.F. (2015). Seasonal heat and salt balance in the Upper Gulf of California. *Journal of Coastal Research*, 32(4): 853–862. doi:10.2112/jcoastres-d-14-00192.1
- Morales Nin, B. (1987). Métodos de estimación de la edad en los osteictios en base a estructuras de crecimiento. Informe Técnico, Instituto de Ciencias del Mar, Barcelona.
- Morales-Ortiz, C. (1999). *Descripción desarrollo embrionario totoaba (Totoaba macdonaldi) condiciones laboratorio*. Universidad Autónoma de Baja California, Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.
- Morales, R.A. y Gutiérrez, G. (1989). Mareas en el Golfo de California. *Geofísica Internacional*, 28(1), 25-46.
- Moreno-Hernández, C.A. (2016). *Validación De Las De Las Corrientes Climatológicas Del Océano Pacífico Mexicano Simuladas Por El Modelo Regional Roms*. Tesis de Maestría. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, Juitepec, México.
- Moser, H. G. (1996). The early stages of fishes in the California current Region. CalCOFI Atlas No. 33. 1517 p.
- Nakashima, E. (1916). Notes on the totuava (*Cynoscion macdonaldi*, Gilbert). *Copeia*, 37: 86-96
- Neter, J., Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J. y Wasserman, W. (1996). Applied linear statistical models. 4th ed. McGraw-Hill: New York, NY, USA, pp. 1–720.
- Nevárez Martínez, M.O., Cisneros Mata, M.A., González Máñez, V.E., Valdez Pelayo, A., Barajas Girón, M. P., Rodríguez Félix, D., Guevara Aguirre, D., Apolinar Romo, A. A. En: Cisneros Mata, M.A., ed. (2020). *Evaluación de la población de Totoaba macdonaldi*. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, México, (2): 23-29.
- Neyra-Flores, A.E. (2016). *Evaluación del desempeño de la progenie de familias de totoaba silvestre y F1 bajo crianza comunal*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, Repositorio Institucional (CRIS), Ensenada, Baja California.
- Nyeste, K., Kati, S., Nagy, S.A. y Antal, L. (2017). Growth features of the Amur sleeper, *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Perciformes: *Odontobutidae*), in the invaded Carpathian Basin, Hungary. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 47(1): 33-40
- Parés Sierra, A., Mascarenhas, A., Marinone, S.G., Castro, R. (2003). Temporal and spatial variation of the surface winds in the Gulf of California. *Geophysical Research Letters*, 20(6), 1312, doi: 10.1029/2002GL016716.
- Pauly, D. y Munro, L. (1984). Once more on growth comparison in fish and vertebrates. *Fishbyte*, (2): 21.
- Pedrín-Osuna, O.A., Córdova-Murueta, J.H., Delgado-Marchena, M., (2001). Crecimiento y mortalidad de la totoaba, *Totoaba macdonaldi*, del alto golfo de California. *Ciencia Pesquera*,

15.

- Pérez Arvizu, E.M., Aragón Noriega, E.A. y Espinosa Carreón, T.L. 2013. Variabilidad estacional de la clorofila a y su respuesta a condiciones El Niño y La Niña en el norte del Golfo de California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 48, (1): 131–141.
- Papadakis, I.E., Kentouri, M., Divanach, P. y Mylonas, C.C. (2018). Ontogeny of the eye of meagre (*Argyrosomus regius*) from hatching to juvenile and implications to commercial larval rearing. *Aquaculture*, 484, 32–43.
- Quijano del Olmo, L. (2017). *Circulación en el Golfo de California inducida por mareas y esfuerzo del viento: implicaciones sobre dispersión de trazadores*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- Ragonese, S., Vitale, S., Mazzola, S., Pagliarino, E. y Bianchini, M.L. (2012). Behavior of some growth performance indexes for exploited Mediterranean hake. *Acta Adriatica*, 53(1): 105 - 122.
- Restrepo, V.R., Diaz, G.A., Walter, J.F., Neilson, J.D., Campana, S.E., Secor, D. y Wingate, R.L. (2010). Updated estimate of the growth curve of western Atlantic bluefin tuna. *Aquatic Living Resources*, (23): 335–342.
- Ripa, P., y Velázquez, G. (1993). Modelo unidimensional de la marea en el Golfo de California. *Geofísica Internacional*, 32(1): 41–56. doi.org/10.22201/igeof.00167169p.1993.32.1.1151
- Roden, G. I. (1958). Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. *Pacific Science*, (12): 21–45.
- Rodríguez-Jaramillo, C., Valenzuela-Quiñonez, F., Balart, E.F., Palacios-Mechetnov, E., Méndez-Rodríguez, L.C., Román-Rodríguez, M.J. y De-Anda-Montañez, J.A. (2023). Reproductive biology of the totoaba (*Totoaba macdonaldi*), an endangered species in the Gulf of California. *Animal Reproduction Science*, 259(October). doi: 10.1016/j.anireprosci.2023.107363
- Rodríguez Pérez, M. Y., Auriolos Gamboa, D., Sánchez Velásco, L., Lavín, M. F. y Newsome, S. D. (2018). Identifying critical habitat of the endangered vaquita (*Phocoena sinus*) with regional $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isoscapes of the Upper Gulf of California, Mexico. *Marine Mammal Science*, 34(3): 790–805. doi:10.1111/mms.12483
- Rojas Bracho, L., Reeves, R. y Jaramillo Legorreta, A. (2006). Conservation of the vaquita *Phocoena sinus*. *Mammal Review*, 36 (3): 179–216.
- Román-Rodríguez, M.J. (1989). *Análisis de los contenidos estomacales de la totoaba Totoaba macdonaldi (Gilbert 1891) (Pises: Sciaenidae) durante la época reproductiva en la parte norte del alto Golfo de California*. Tesis de licenciatura inédita. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Román-Rodríguez, M. J. (1994a). *Edad y crecimiento de la totoaba (Totoaba macdonaldi) Gilbert en el alto golfo de California*, Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- Román-Rodríguez, M.J. y Hammann, M.G. (1997). Age and growth of totoaba, *Totoaba macdonaldi* (Sciaenidae), in the upper Gulf of California. *Fishery Bulletin*, 95(3): 620-628
- Rosales Juárez, F. y Ramírez González, E. (1987). Estado actual sobre el conocimiento de la totoaba (*Cynoscion macdonaldi*, Gilbert, 1890). Secretaría de Pesca, México, Pág. 1-42
- Round, F.E. (1967). The phytoplankton of Gulf of California. Part 1. Its composition, distribution and contribution to the sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, (1):76-97.

- Sadovy de Mitcheson, Y. y Colin, P.L. (2012). Reef fish spawning aggregations: Biology, research and management. Reef fish spawning aggregations: *Biology, Research and Management*, (January): 1-621. doi: 10.1007/978-94-007-1980-4
- Sánchez-Velasco, L., Lavín, M.F., Jiménez-Rosenberg, S.P.A., Montes, J.M. y Turk-Boyer, P.J. (2012). Larval fish habitats and hydrography in the Biosphere Reserve of the Upper Gulf of California (June 2008). *Continental Shelf Research*, 33: 89-99. doi: 10.1016/j.csr.2011.11.009
- Sandoval-Garibaldi, G. (2002). *Desarrollo morfológico Toatoba macdonaldi (Gilbert, 1890) durante su estadio larval. Tesis de Maestría*. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada.
- Santamaria del Angel, E., Álvarez Borrego, S. y Muller Karger, F.E. (1994). Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research*, 99(C4): 7411-7421. doi: 10.1029/93JC02154
- Santana, M. O., Castillo, G. J. L., Sosa, N. O. y Rodríguez M. C. (2004). Catálogo de tiburones, rayas y quimeras (*Chondrichthyes*) que habitan en las aguas del norte del Golfo de California. Reporte técnico, CICESE. 119 pp.
- Schnute, J. (1981). A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, (38): 1128–1140. doi.org/10.1139/f81-153
- 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. doi.org/10.1139/f80-172.
- Segovia-Salas, J.C. (2019). *Efecto del enriquecimiento de rotíferos (Brachionus plicatilis) y Artemia sp. con taurina sobre el crecimiento y sobrevivencia de larvas de Totoaba macdonaldi. Tesis de Maestría*. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.
- SEMARNAT, (2020). SEMARNAT.GOB.MX. In: El Alto Golfo de California, los esfuerzos para la protección la vaquita Mar. y la totoaba. Disponible en: https://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/Libros2011/ALTO_GOLFOa.pdf
- Shchepetkin, A. y McWilliams, J. C. (2004). The regional oceanic modeling system (ROMS): A split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling*, 9(4): 347–404. doi:10.1016/j.ocemod.2004.08.002.
- Shelford, V.E. (1913). *Animal communities in temperate North America, as illustrated in the Chicago region; a study in animal ecology*. University Chicago Press, Chicago.
- Shelton, A.O. y Mangel, M. (2012). Estimating von Bertalanffy parameters with individual and environmental variations in growth. *Journal of Biological Dynamics*, 6 (2): 3-30, DOI: 10.1080/17513758.2012.697195.
- Shepherd, JG. (1982). A Versatile new stock-re-ruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves. *ICES Journal of Marine Science*, 40 (1): 67-75. doi: 10.1093/icesjms/40.1.67
- Smith, P.E. y Richardson, S.L. (1979). *Técnicas modelo para prospección de huevos y larvas de peces pelágicos*. FAO. Documentos Técnicos de Pesca (175).
- Soria, G., Munguía Vega, A., Marinone, S.G., Moreno Báez, M., Martínez Tovar, I. y Cudney Bueno, R. (2012). Linking bio-oceanography and population genetics to assess larval connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, (463): 159-175. doi.org/10.3354/meps09866
- Talamas-Rohana, E. (2001). *Efecto de la temperatura sobre la preferencia térmica y el metabolismo de juveniles de Totoaba macdonaldi (Gilbert, 1890) (Pisces: Sciaenidae) Tesis de Maestría*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.

- Tanaka, M. (1982) A new growth curve which expresses infinite increase. *Amakusa Marine Biological Laboratory*, Kyushu University, Vol. 6, 167-177.
- Ter Braak, C.J.F. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, (67): 60–71.
- Thompson, R.W. (1975). Tidal-Flat Sediments of the Colorado River Delta, Northwestern Gulf of California. In: Ginsburg, R.N. (eds) *Tidal Deposits*. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-88494-8_7
- Thomson, D. A., Findley, L. T., & Kerstitch, A. N. (2000). Reef fishes of the sea of Cortez: The rocky-shore fishes of the Gulf of California, revised edition. University of Texas Press. <https://doi.org/10.7560/781542>
- Thomson, D.A. y Gilligan, M. (1979). *The rocky shore fishes*. 198-129. In: Case T, M. Cody E. Ezcurra. (2002). *A new island biogeography of the sea of Cortes*. Oxford Univ. Press, USA. 653 pp.
- Ticse De la Torre, K.E. (2021). *Efecto del río Colorado sobre la hidrografía del norte del Golfo. Tesis de Maestría*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada.
- Tjorve, E. (2009). Shapes and functions of species–area curves (II): a review of new models and parameterizations. *Journal of Biogeography*, (36): 1435-1445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02101.x>
- True, C.D. (2012). *Desarrollo de la biotecnia de cultivo de Totoaba macdonaldi. Tesis Doctoral*. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.
- Valdez-Gardea, G.C. (2001). *People's responses in a time of crisis: Marginalization in the Upper Gulf of California. Ph.D. dissertation*, The University of Arizona, Tucson, 336p.
- Valdez Muñoz, C., Aragón Noriega, E.A., Ortega Rubio, A., Salinas Zavala, C.A., Alfredo Arreola Lizárraga, J., Hernández Vázquez, S. y Beltrán Morales, L.F. (2010). Distribución y abundancia de juveniles de totoaba, *Totoaba macdonaldi* y la salinidad del hábitat de crianza. *Interciencia* 35: 136–139.
- Valdez-Muñoz, C. (2010). *Distribución y abundancia de juveniles de totoaba (Totoaba macdonaldi: Gilbert, 1981) en relación con las variables ambientales en el alto golfo de California y del delta del río Colorado. Tesis Doctoral*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C, La Paz, B.C.S.
- Valenzuela Quiñonez, F. (2014). *Genética y dinámica poblacional de la totoaba (Totoaba macdonaldi Gilbert, 1891) en el Golfo de California. Tesis Doctoral*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz, B.C.S.
- Valenzuela-Quíñonez, F., Arreguín Sánchez, F., Salas Márquez, S., García De León, F.J., Garza, J.C., Román Rodríguez, M.J. y De Anda-Montañez, J.A. (2016). Critically Endangered totoaba *Totoaba macdonaldi*: Signs of recovery and potential threats after a population collapse. *Endangered Species Research*, (29): 1–11.
- Venzon, D. J., y Moolgavkar, S. H. (1988). A method for computing profile Likelihood-based confidence intervals. *Journal of the Royal Statistical Society, Series C (Applied Statistics)*, 37(1), 87–94. <https://doi.org/10.2307/2347496>
- Villamar, A. (1980). Totoaba un nuevo género de la familia *Sciaenidae* en el golfo de California (Pices) Teleostei. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas Mexico*, (23): 129–133.
- Yaron, Z. (1995). Endocrine control of gametogenesis and spawning induction in the carp. *Aquaculture*, 129: 49-73.

Zohar, Y. (1989). Fish reproduction: Its physiology and artificial manipulation. In: Shilo, M., Sarig, S. (eds). *Fish Culture in warm water systems: Problems and trends*. CRC Press, Boca Raton, USA, Pp 65-119.