



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA POBLACIONAL DE
LA JAIBA CAFÉ (*Callinectes bellicosus*) EN LA COSTA
DE SONORA Y SUS IMPLICACIONES PARA EL
MANEJO PESQUERO.**

TESIS

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

DEMETRIO RODRÍGUEZ FÉLIX

La Paz, Baja California Sur, Enero 2017.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:00 horas del día 4 del Mes de enero de 2017, 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:

“ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA POBLACIONAL DE LA JAIBA CAFÉ (*Callinectes bellicosus*) EN LA COSTA DE SONORA Y SUS IMPLICACIONES PARA EL MANEJO PESQUERO.”

Presentada por el alumno:

Demetrio Rodríguez Félix

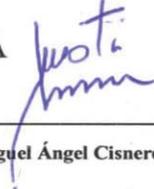
Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Biología Marina.**

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



Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata



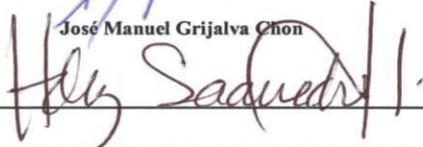
Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga



Dr. Adrian Muguía Vega



José Manuel Grijalva Chon



Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

Director de tesis

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Co-Director

Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata
Centro Regional de Investigación Pesquera (CRIP Guaymas)

Co-Tutor

Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste

Co-Tutor

Dr. Adrian Muguía Vega
Associate Researcher, University of Arizona

Co-Tutor

Dr. José Manuel Grijalva Chon
Universidad de Sonora

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega

Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata

Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga

Dr. Adrian Muguía Vega

Dr. José Manuel Grijalva Chon

JURADO DE EXAMEN DE GRADO

Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega

Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata

Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga

Dr. Adrian Muguía Vega

Dr. José Manuel Grijalva Chon

Suplente

Dr. Jorge Eduardo Chávez Villalba

Dra. Juana López Martínez

Resumen

La jaiba café (*Callinectes bellicosus*) es una especie importante en el Golfo de California, particularmente para el litoral de Sonora, en donde la jaiba es el segundo recurso en valor económico para los pescadores artesanales. En el Golfo de California, la pesquería de jaiba inició a mediados de la década de 1980 y se desarrolló plenamente desde 1992; sin embargo, en los últimos 10 años se ha observado una tendencia decreciente en las capturas y la biomasa de esa especie. La pesquería de jaiba de Sonora se lleva a cabo en al menos 14 comunidades, desde Puerto Peñasco (Norte) hasta Bahía Agiabampo (Sur); estos dos extremos presentan las máximas capturas, seguidos de Bahía de Kino. La pesquería de jaiba cuenta con una Norma Oficial Mexicana que regula los artes de pesca y esfuerzo el litoral del Océano Pacífico. A partir de 2013 entró en vigor una veda que comprende dos etapas: veda total para organismos de ambos sexos del 1 mayo al 30 junio, y para hembras del 1 julio-31 agosto de cada año. Adicionalmente, la pesquería cuenta con un plan de manejo pesquero para Sinaloa y Sonora. En estos tres instrumentos se consideró implícitamente que la jaiba capturada en Sonora tiene una distribución homogénea. Pese a lo anterior, *C. bellicosus* parece tener una distribución heterogénea (en “parches”) probablemente debido a factores ambientales no idóneos para la especie. Con el fin de investigar si la jaiba café tiene un arreglo metapoblacional a lo largo de la costa de Sonora, el objetivo de esta tesis fue determinar la estructura y dinámica poblacional con base en el análisis de características morfológicas, genéticas, demográficas y de hábitat. Se desarrollaron modelos poblacionales por separado y un modelo metapoblacional que permitieran inferir estrategias de manejo. Para lo anterior, se construyeron modelos de biomasa dinámicos de Schaefer de cada una de siete poblaciones de jaiba para las que se estimaron las tasas de migración anual mediante análisis genéticos. Los modelos fueron parametrizados primero por separado y posteriormente se interconectaron con las tasas de migración. Los datos utilizados para la mayoría de los análisis se obtuvieron a partir de muestreos de las descargas comerciales y a bordo de embarcaciones artesanales en 14 comunidades pesqueras a lo largo de la costa de Sonora, abarcando los periodos de 1998-2002 y 2012-2015. El esfuerzo destinado para la recolecta de muestras se determinó de acuerdo a cada uno de los objetivos planteados, así como a la disponibilidad de datos y recursos económicos. Con los resultados del análisis de relaciones morfométricas, así como análisis de los parámetros demográficos se infiere que hay diferencias entre las poblaciones de la misma especie *C. bellicosus* a lo largo de la costa de Sonora. Sin embargo, el análisis genético utilizando marcadores moleculares (microsatélites) no mostró diferenciación genética entre las poblaciones; esto se debe al flujo genético –tal vez a nivel de larvas- que mantiene conectadas las poblaciones y homogeniza sus frecuencias alélicas. La tasa de migración es asimétrica, siendo mayor de sur a norte y menor de norte a sur; esto probablemente obedece a los giros ciclónicos y anticiclónicos, respectivamente, en el norte del Golfo de California. Se identificaron dos poblaciones fuentes, Bahía El Tóbari ubicada en la porción sur, y El Sahuímaro, en el centro-sur del litoral de Sonora, y una población resumidero en El Desemboque de Caborca, al norte del litoral. A pesar de estar constituida como una población genéticamente homogénea, *C. bellicosus* es considerada como una metapoblación debido a las diferencias en la dinámica poblacional a lo largo de la costa de Sonora. Los modelos con y sin migración arrojaron diferente rendimiento máximo sostenible, capacidad de soporte y tasa de crecimiento de cada zona y de toda la

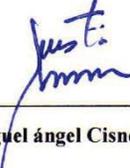
metapoblación. Los resultados indican que el considerar como una sola a la población de *C. bellicosus* en la costa de Sonora podría generar recomendaciones de manejo equivocadas, afectando no sólo al recurso sino a sus usuarios, los pescadores artesanales y sus familias en las comunidades de Sonora.

Palabras claves: *Callinectes bellicosus*, litoral de Sonora, metapoblación, manejo.

Vo. Bo. Co-Directores de tesis:



Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega



Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata

Summary

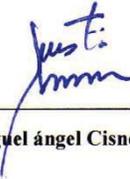
The brown swimming crab (*Callinectes bellicosus*) is a very important species in the Gulf of California, particularly along the coast of Sonora where it is the second most valuable fishery for artisanal fishers. This fishery started in the mid 1980's and fully developed since 1992; however, a decreasing trend in catch and biomass has occurred over the past decade. In Sonora, the brown crab fishery is captured in at least 14 communities, from Puerto Peñasco in the North to Agiabampo Bay in the South; the highest catches are done in those two zones, followed by Kino Bay. This fishery is regulated by a Mexican Official Standard that norms fishing gear and effort in the Mexican Pacific. Since 2013, a two-phase ban for the states of Sinaloa and Sonora is also in place: for both sexes from May 1 to June 30, and for females from July 1 to August 31 each year. The fishery has also a management plan for Sinaloa and Sonora. Those three management instruments implicitly consider that the brown crab captured along the coast of Sonora is homogeneously distributed. Nevertheless, *C. bellicosus* appears to have a heterogeneous ("patchy") distribution most likely due to environmental factors less than ideal for the species. To investigate a possible metapopulation array of the brown swimming crab along the coast of Sonora, the objective of this dissertation was to determine its structure and population dynamics, analyzing morphological, demographic and genetic characteristics, as well as its habitat. Individual population models and a metapopulation model were developed to gain insight on alternative management strategies for the brown crab along the coast of Sonora. To achieve this, Schaefer biomass-dynamic models were built for each one of seven brown crab populations for which migration rates were estimated based on genetic analyses. Models were first parameterized individually and then were interconnected including the estimated migration rates. Data for most of the analyses were obtained from samples of commercial landings and on board small scale fishing boats in 14 fishing communities along the coast of Sonora, during two periods: 1998-2002 and 2012-2015. The sampling and analyses effort was determined for each specific objective, and considered data and economic resources available. Results based on morphometric analysis as well as demographic data indicate that there are differences between populations of *C. bellicosus* along the coast of Sonora. On the other hand, genetic analysis using molecular markers (microsatellites) did not show genetic differences between populations; this is the result of genetic flow –apparently during the larval stages- which connects the populations and homogenizes their allelic frequencies. Migration rate is asymmetric, greater from South to North, and lower from North to South; this probably relates to cyclonic and ant-cyclonic vortices, respectively, in the northern Gulf of California. Two source populations were identified, El Tóbari Bay at the southern end, and El Sahuímaro in central-southern Sonora; El Desemboque de Caborca, in the northern portion, was found to be a sink population. Although *C. bellicosus* can be considered a genetically homogeneous population along the coast of Sonora, it is regarded a metapopulation due to differences in population dynamics and morphology. Models with and without migration produced different values of maximum sustainable yield, carrying capacity and growth rates for each population and for the whole metapopulation. These results indicate that considering a single population of *C. bellicosus* along the coast of Sonora could result in misleading management recommendations, affecting not only this resource but its users, the artisanal fishers of this State's communities and their families.

Key Words: *Callinectes bellicosus*, coast of Sonora, metapopulation, management.

Vo. Bo. Co-Directores de tesis:



Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega



Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata

Dedicatoria

A mi esposa Alicia Verónica Camacho Pacheco y a nuestro hijo Gael Sebastián mis más preciados tesoros. Gracias por haber llegado en el mejor momento de mi vida y ser mi motor de vida.

A mis padres Jesús Demetrio Rodríguez Montoya y Alma Delia Félix Mendiivil por estar siempre conmigo apoyándome. Gracias por creer en mí y por su amor incondicional.

A mis abuelos Jesús Rodríguez e Irma Montoya mis segundos padres. De igual manera les agradezco por estar siempre conmigo brindándome ese apoyo incondicional.

A mis hermanos y familiares en general por ese apoyo incondicional, esas porras que me alentaron y que fueron de gran ayuda para seguir adelante.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico otorgado a través de la beca de Doctorado, No. 289169.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), por permitirme realizar mis estudios de Doctorado a través de la Dirección de Estudios de Posgrado.

Al Centro Regional de Investigación Pesquera (CRIP-Guaymas), por las facilidades brindadas para llevar a cabo este estudio.

A Comunidad y Biodiversidad (COBI, A.C.), por el apoyo económico e información brindada para el desarrollo de esta tesis.

A las Sociedades Cooperativas de jaiba del estado de Sonora, por el apoyo brindado para llevar a cabo los monitoreos de jaiba en las distintas comunidades pesqueras de la costa de Sonora.

Al proyecto 178727 “Bases socioeconómicas y biológicas para la explotación sustentable de los recursos pesqueros del Alto Golfo de California”, cuyo responsable es el Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega.

Al Dr. Eugenio Alberto Aragón Noriega, por su disposición, confianza e interés de brindarme sus conocimientos para mi formación.

Al Dr. Miguel Ángel Cisneros Mata, por darme la oportunidad de continuar con mis estudios, pero sobre todo por la paciencia y el entusiasmo que me brindo al momento de las asesorías para llevar a cabo este trabajo.

Agradezco al Dr. José Alfredo Arreola, Dr. Adrian Munguía Vega y al Dr. José Manuel Grijalva, por su disposición de tiempo y espacio, así como por sus recomendaciones para llevar a cabo esta investigación, pero sobre todo gracias por formar parte de mi comité.

Al M. en C. Edgar Alcántara Razo, Técnico Titular del Laboratorio de Ecología Aplicada y Pesquerías, por su disposición, sugerencias y enseñanzas brindadas para llevar a cabo esta investigación.

Al Ing. Xicoténcatl Galicia García por su apoyo logístico en el departamento de informática, así como también, por sus atenciones en el área de biblioteca durante mi estancia.

Al personal del Programa jaiba del CRIP-Guaymas, por el apoyo en campo.

Al Lic. Miguel Alejandro Castellanos, por el apoyo brindado en esta investigación.

Reconocimiento especial, para todo el personal del Área de Posgrado.

A todos mis compañeros de posgrado del CIBNOR Campus-Guaymas, Sonora.

Contenido	Página
Resumen	i
Summary	iii
Dedicatoria	v
Agradecimientos	vi
Contenido	vii
Lista de figuras	x
Lista de tablas	xiii
Abreviaturas	xv
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	2
2.1 Generalidades	2
2.2 Taxonomía de la especie	4
2.3 Morfología de la especie	4
2.4 Ciclo biológico	5
2.5 Crecimiento	7
2.6 Reproducción	8
2.7 Migración	10
2.8 Metapoblación: definición y características	11
2.9 Diversidad y estructura genética	13
2.10 Importancia de la pesquería	16
3. JUSTIFICACIÓN	18
4. HIPÓTESIS	18
5. OBJETIVOS	18
5.1 Objetivo general	18
5.2 Objetivos particulares	18
6. MATERIALES Y MÉTODOS	19
6.1 Descripción del área de estudio	19
6.2 Trabajo de campo	21
6.2.1 Variables ambientales	21
6.2.2 Recolecta de muestras	21
6.2.2.1 Recolecta de muestras para datos morfométricos	23
6.2.2.2 Recolecta de muestras para datos genéticos	24
6.2.2.3 Recolecta de muestras para datos de dinámica poblacional	24
6.2.2.3.1 Estructura de tallas	25
6.2.2.3.2 Proporción de sexos	26
6.2.2.3.3 Talla de primera madurez (L_{50})	27
6.2.2.3.4 Fecundidad	27
6.2.2.3.5 Parámetros poblacionales L_{∞} , k , M y Φ'	28
6.2.2.3.6 Patrón de reclutamiento	29
6.3. Trabajo de laboratorio	29
6.3.1 Datos para análisis morfométricos	29
6.3.2 Datos para análisis genético	30
6.3.2.1 Extracción de ADN	30
6.3.2.2 Amplificación de microsatélites	30

6.3.2.3 Genotipificación	31
6.3.3 Datos para análisis de fecundidad	32
6.4 Análisis de datos	32
6.4.1 Variables ambientales	32
6.4.2 Análisis de datos morfométricos	32
6.4.3 Análisis de datos genéticos	34
6.4.3.1 Diversidad genética	34
6.4.3.2 Estructura genética poblacional	35
6.4.3.2.1 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)	35
6.4.3.2.2 Análisis de parentesco promedio por población (RELATEDNESS)	35
6.4.3.2.3 Índice de fijación de Wright (F_{st})	35
6.4.3.2.4 Tasas recientes de migración dirigida (BAYESASS)	35
6.4.3.2.5 Detección de migrantes de primera generación (GENECLASS2)	36
6.4.4 Dinámica poblacional	36
6.4.4.1 Estructura de tallas	36
6.4.4.2 Proporción de sexos	36
6.4.4.3 Talla de primera madurez sexual (L_{50})	37
6.4.4.4 Fecundidad	38
6.4.4.5 Parámetros poblacionales L_{∞} , k , M y Φ'	39
6.4.4.6 Patrón de reclutamiento	40
6.4.5 Modelo dinámico	40
6.4.6 Escenarios de manejo	43
7. RESULTADOS	44
7.1 Variabilidad ambiental	44
7.2 Análisis de datos morfométricos	45
7.3 Análisis de datos genéticos	48
7.2.1 Diversidad genética	49
7.3.2 Estructura genética poblacional	52
7.3.2.1 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)	52
7.3.2.2 Análisis de parentesco promedio por población (RELATEDNESS)	52
7.3.2.3 Índice de fijación de Wright (F_{st})	53
7.3.2.4 Tasas recientes de migración dirigida (BAYESASS)	53
7.3.2.5 Detección de migrantes de primera generación (GENECLASS2)	53
7.4 Dinámica poblacional	55
7.4.1 Estructura de tallas	55
7.4.2 Proporción de sexos	57
7.4.3 Talla de primera madurez sexual (L_{50})	59
7.4.4 Fecundidad	63
7.4.5 Parámetros poblacionales L_{∞} , k , M y Φ'	67
7.4.6 Patrón de reclutamiento	68

7.5 Modelos poblacionales	68
7.6 Análisis de escenarios de manejo	70
8. DISCUSIÓN	72
8.1 Análisis morfométricos	72
8.2 Análisis genético	73
8.3 Dinámica poblacional	78
8.3.1 Estructura de tallas	78
8.3.2 Proporción de sexos	78
8.3.3 Talla de primera madurez sexual	80
8.3.4 Parámetros poblacionales L_{∞} , k , M y Φ'	82
8.3.5 Patrón de reclutamiento	83
8.4 Modelos poblacionales	85
8.5 Análisis de escenarios de manejo	86
9. CONCLUSIONES	87
10. LITERATURA CITADA	89
11. ANEXOS	103

Lista de figuras

	Página
Figura 1. Principales característica morfológicas de <i>C. bellicosus</i> (Williams, 1974).	5
Figura 2. Estadios larvales de jaiba (<i>Callinectes</i> spp.). Tomado de Cisneros-Mata <i>et al.</i> , 2014b.	6
Figura 3. Esquema del ciclo de vida de la jaiba, <i>Callinectes</i> spp. en el Pacífico mexicano. A) En sitios con esteros (diseño de Molina-Ocampo, tomado de Sánchez-Ortíz y Gómez-Gutiérrez, 1992); B) En zonas de lagunas costeras grandes como en el centro norte de Sinaloa (elaborado por Cisneros-Mata, con información de Rodríguez, UAS). Tomado de Cisneros-Mata <i>et al.</i> , 2014b.	6
Figura 4. Masa ovígera de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) en su última fase de maduración.	9
Figura 5. Estructura metapoblacional con mortalidad adicional a la natural debido al esfuerzo de pesca.	13
Figura 6. Captura de jaiba registradas en el ámbito nacional y en el Golfo de California. Se incluyen para el Golfo de California las capturas de Sonora, Sinaloa, Nayarit Baja California y Baja California Sur. Fuente: elaboración propia con base en los registros oficiales de CONAPESCA.	17
Figura 7. Descargas (toneladas) comerciales de jaiba registrados en las distintas oficinas de pesca en Sonora. Las cifras son promedio de los últimos cinco años (2010-2014).	17
Figura 8. Ubicación del área de estudio.	20
Figura 9. Recolecta de muestras a bordo de embarcaciones artesanales y en descargas comerciales utilizando trampas tipo Chesapeake a lo largo de la costa de Sonora, durante el periodo de 1998-2002 y 2012-2015.	22
Figura 10. Sitios de muestreo considerados para los diferentes análisis de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) a lo largo del litoral de Sonora.	22
Figura 11. Sitios de muestreo considerados para la toma de datos morfométricos de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) a lo largo de la costa de Sonora.	23
Figura 12. Sitios de muestreo considerados para la toma de datos genéticos de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) a lo largo de la costa de Sonora.	24
Figura 13. Datos biológicos de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) tomados en campo. a) peso corporal, b) ancho del caparazón, medida como la distancia entre las puntas de las espinas laterales más largas, c) hembras vírgenes (abdomen triangular), d) hembras maduras o parchadas (abdomen con margen oval), e) hembras ovígeras y f) machos juveniles (abdomen pegado al caparazón) y/o machos maduros (abdomen libre).	25
Figura 14. Sitios de muestreo de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) agrupados en cinco zonas.	26
Figura 15. Sitios de muestreo de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) agrupados en cuatro zonas consideradas para estimar la proporción de sexos a lo largo de la costa de Sonora.	27

Figura 16. Sitios de muestreo considerados para la toma de datos de fecundidad de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) a lo largo de la costa de Sonora.	28
Figura 17. Medidas morfométricas de <i>C. bellicosus</i> . Nota de las abreviaciones merísticas: ancho de caparazón (AC), longitud de caparazón (LC), ancho de abdomen (AAb), longitud de abdomen (LAB), ancho del dactilo (AD), longitud del dactilo (LD), ancho del propodus (AP), longitud del propodus (LP), ancho del carpo (ACp), longitud del carpo (LCp), ancho del tercer pereiópodo del merus (A3PM), longitud del tercer pereiópodo de meru (L3PM), longitud total del tercer pereiópodo (LT3P), ancho de la pala inferior (API), longitud de la pala inferior (LPI), ancho de la pala superior (APS), largo de la pala superior (LPS), longitud total del apéndice natatorio (LTAN).	29
Figura 18. Variabilidad anual de la temperatura superficial del mar (TSM) de 1983 a 2013 en tres zonas a lo largo de la costa de Sonora.	44
Figura 19. Promedio mensual de la temperatura superficial del mar (TSM) de 1983 a 2013 en tres zonas a lo largo de la costa de Sonora. Las barras representan el error estándar.	45
Figura 20. Agrupación de campos pesqueros por el análisis de Clúster.	47
Figura 21. Zonificación con base en análisis de Clúster de los datos morfométricos de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) a lo largo de la costa de Sonora.	48
Figura 22. Valores promedio de parentesco (r) pareado dentro de cada población de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>). Las barras de error son los intervalos de confianza al 95%, determinados por remuestreo de 1000 bootstraps. Los límites de confianza azul y rojo son intervalos de confianza de 95% sobre la hipótesis nula de no diferencia o bien no parentesco en las poblaciones, este intervalo se determinó con 9999 permutaciones.	52
Figura 23. Mapa de conectividad genética de la jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) a partir de los datos de migrantes de primera generación de GENECLASS2. Las flechas de color señalan los migrantes desde el lugar de origen hacia el receptor. La línea delgada indica un migrante y la línea gruesa dos individuos migrantes.	55
Figura 24. Estructura de tallas de machos y hembras maduros e inmaduros recolectados de la captura comercial de <i>C. bellicosus</i> en cada zona de estudio de la costa de Sonora.	56
Figura 25. Proporción mensual de hembras/machos de <i>C. bellicosus</i> en cuatro zonas consideradas en el presente estudio.	58
Figura 26. Agrupación de las zonas de estudio con base en la proporción sexual de <i>C. bellicosus</i> en el litoral de Sonora, México.	58
Figura 27. Variación estacional de la proporción hembras/machos de <i>C. bellicosus</i> en las cuatro zonas de estudio.	59
Figura 28. Curva de madurez sexual (L_{50}) de <i>C. bellicosus</i> para sexo combinado por zona de muestreo.	59
Figura 29. Curva de madurez sexual (L_{50}) de <i>C. bellicosus</i> para machos y hembras por zona de muestreo.	61

Figura 30. Perfiles de probabilidad de la talla de madurez sexual (ancho de caparazón) de machos y hembras. La línea continua representa la máxima verosimilitud y la línea discontinua la probabilidad Chi-cuadrada.	62
Figura 31. Distribuciones de frecuencias de las dimensiones de las hembras analizadas (a, b, c) y de la fecundidad (d, e) de las hembras de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) analizadas en el presente estudio. En todos los casos se aceptó la hipótesis de Normalidad (test Shapiro-Wilk).	64
Figura 32. Relación entre la fecundidad relativa con el peso corporal, peso de la masa ovígera y ancho del caparazón de las hembras de <i>C. bellicosus</i> analizadas en el presente estudio.	64
Figura 33. Relación entre el peso de la masa ovígera con el número total de huevos, y el peso de la masa ovígera con el número de huevos por mm de longitud de caparazón de hembras de <i>C. bellicosus</i> analizadas en el presente estudio.	65
Figura 34. Relación entre el número total de huevos y el peso total de las hembras de <i>C. bellicosus</i> analizadas en el presente estudio.	66
Figura 35. Variación geográfica de la fecundidad relativa de las hembras de <i>C. bellicosus</i> analizadas en el presente estudio. Zona 1 = Puerto Peñasco, Zona 2 = Bahía de Kino, Zona 3 = Bahía Las Guásimas, Zona 4 = Bahía Yavaros.	66
Figura 36. Análisis de clúster de la fecundidad relativa promedio por zona geográfica de las hembras de <i>C. bellicosus</i> analizadas en el presente estudio.	67
Figura 37. Patrón de reclutamiento de <i>C. bellicosus</i> para ambos sexos en cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora.	68
Figura 38. Rendimiento máximo sostenible (RMS) obtenido para cada una de las poblaciones y el litoral de Sonora en conjunto, utilizando el modelo dinámico de Schaefer sin flujo, con flujo y con el escenario de manejo suponiendo captura constante del 2015 al 2024.	70
Figura 39. Escenario de manejo suponiendo captura constante representada por la captura por zona que genera $K/2$ en 2024.	71

Lista de tablas

	Página
Tabla I. Muestra los apartados desarrollados de acuerdo a un esquema de muestreo y control de datos para cada objetivo planteado en el presente estudio.	23
Tabla II. Microsatélites utilizados en el presente estudio, diseñados para <i>C. bellicosus</i> (Munguía-Vega <i>et al.</i> , 2010b). Incluye, nombre del <i>loci</i> y número de acceso al GenBank, motivo de repetición, secuencia del oligo F y R, tamaño esperado, rango observado y número de alelos (<i>NA</i>).	31
Tabla III. Variabilidad ambiental en cuatro zonas a lo largo de la costa de Sonora.	44
Tabla IV. Resultados del ANOVA anidado utilizando razones morfométricas de jaiba café <i>C. bellicosus</i> extraídas en 10 campos pesqueros del litoral de Sonora.	45
Tabla V. Resultados del análisis de covarianza para hembras de jaiba café <i>C. bellicosus</i> extraídas en 10 campos pesqueros del litoral de Sonora.	46
Tabla VI. Resultados del análisis de covarianza para machos de jaiba café <i>C. bellicosus</i> extraídas en 10 campos pesqueros del litoral de Sonora.	46
Tabla VII. Diversidad genética observada entre poblaciones de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) con 11 <i>loci</i> microsatélites.	50
Tabla VIII. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para poblaciones de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) a lo largo de la costa de Sonora.	52
Tabla IX. Diferenciación genética entre poblaciones de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>). En la diagonal inferior de la tabla se muestran los valores de <i>Fst</i> y en la diagonal superior el nivel de significancia <i>p</i> .	53
Tabla X. Tasas de migración direccional entre poblaciones de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) y desviación estándar obtenidas con BAYESASS2. Las fuentes se enlistan en la primera columna y las poblaciones que reciben los inmigrantes se encuentran enlistadas en las columnas subsecuentes.	54
Tabla XI. 18 individuos de jaiba café (<i>C. bellicosus</i>) identificados por GENECLASS2 como migrantes de primera generación. La columna izquierda muestra la población muestreada, la probabilidad asociada como migrantes de primera generación, y los valores de probabilidad para la población identificada como fuente (en negrita).	54
Tabla XII. Número total mensual de <i>C. bellicosus</i> muestreadas por zona durante el período de 1998 a 2002 y 2012.	57
Tabla XIII. Proporción mensual hembras/machos de <i>C. bellicosus</i> por zona.	57
Tabla XIV. Talla de primera madurez sexual (L_{50} , mm AC) e intervalo de confianza obtenidos para jaiba café de cada zona.	60
Tabla XV. Datos biométricos y fecundidad de la jaiba café <i>C. bellicosus</i> en cuatro zonas a lo largo de la costa de Sonora.	63
Tabla XVI. Comparación de los valores obtenidos para los parámetros poblacionales de <i>C. bellicosus</i> en cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora. L_{∞} = longitud asintótica (mm AC), k = coeficiente de crecimiento (/año), M = mortalidad natural por el método de Pauly (1980), Φ' = índice de eficiencia de crecimiento, $\% \Phi'_{\text{máx}}$ = diferencia porcentual entre el índice Φ' mayor y el resto.	67

Tabla XVII. Valores de los parámetros: tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), biomasa inicial (B₀) y capacidad de carga (K) obtenidos de los diferentes modelos utilizados.	69
Tabla XVIII. Escenario de manejo suponiendo incremento anual del 30% en la captura con respecto al año anterior, del 2024 al 2035, para una zona en particular y en el resto de las zonas la captura constante en el RMS.	71

Abreviaturas

- Φ' = Índice de crecimiento
 A3PM = Ancho del tercer pereiópodo del meru
 AAb = Ancho de abdomen
 AC = Ancho de caparazón
 Acp = Ancho del carpo
 AD = Ancho del dactilo
 ADN = Acido desoxirribonucleico
 AMOVA = Análisis de Varianza Molecular
 ANOVA = Análisis de Varianza
 A_p = Alelos privados
 AP = Ancho del propodus
 API = Ancho de la pala inferior
 APS = Ancho de la pala superior
 Bo = Biomasa inicial
 COADS = Comprehensive Oceanic and Atmospheric Data Set of NOAA-CIRES Climate Diagnostics Center
 com. Pers. = Comunicación personal
 CONAPESCA = Comisión Nacional de Pesca y Acuicultura
 CPUE = Captura por unidad de esfuerzo
 CRIP = Centro Regional de Investigación Pesquera
 ELEFAN II = Electronic Length Frequency II
 Fst = Índice de fijación de Wright
 GENECLASS2 = Detección de migrantes de primera generación
 H_E = Heterocigosidad esperada
 H_O = Heterocigosidad observada
 INAPESCA = Instituto Nacional de Pesca
 J1 = Primer estadio juvenil del ciclo de vida de las especies del género *Callinectes*.
 k = Tasa de crecimiento
 K = Capacidad de soporte de la población
 L_∞ = Longitud asintótica
 L3PM = Longitud del tercer pereiópodo de meru
 L_{50} = Talla de primera madurez
 LAb = Longitud de abdomen
 LC = Longitud de caparazón
 Lcp = Longitud del carpo
 LD = Longitud del dactilo
 LP = Longitud del propodus
 LPI = Longitud de la pala inferior
 LPS = Largo de la pala superior
 LT3P = Longitud total del tercer pereiópodo
 LTAN = Longitud total del apéndice natatorio
 M = Mortalidad natural
 MCMC = Cadena de Markov Monte Carlo

N_A = Número de alelos
 N_E = Número de alelos efectivos
pb = Pares de bases
PCR = Reacción en Cadena de Polimerasa
PRP = Poder relativo de pesca
R = Tasa intrínseca de crecimiento poblacional en base anual
RAPD = ADN polimórfico amplificado al azar
RELATEDNESS = Análisis de parentesco promedio por población
RMS = Rendimiento Máximo Sostenible
SH = Superficie de humedales
SP = Superficie cubierta por la flota pesquera
SSRs = Secuencias de repetición simple
TSM = Temperatura superficial del mar
UAGC = University of Arizona Genetics Core

1. INTRODUCCIÓN

Las jaibas del género *Callinectes* son crustáceos de la familia Portunidae que habitan la zona de ribera marina y en los sistemas lagunares costeros durante su fase adulta. A nivel nacional la pesquería de la jaiba (*Callinectes* spp.) es una de las más importantes ocupando, dentro de las 58 pesquerías principales listadas en el Anuario Estadístico de la Comisión Nacional de Pesca y Acuicultura (CONAPESCA), los lugares 10 y 12 por sus volúmenes en fresco (26,878 toneladas) y valor en playa (\$349,652,000), respectivamente (CONAPESCA, 2014). En el litoral del Pacífico y sistemas lagunares asociados se encuentran las especies *Callinectes toxotes* (Ordway, 1863), *Callinectes arcuatus* (Ordway, 1863) y *Callinectes bellicosus* (Stimpson, 1859). En el Pacífico Mexicano, *C. bellicosus* (jaiba café o verde) y *C. arcuatus* (jaiba azul) generan casi la totalidad de las capturas comerciales de jaiba.

La pesca de jaiba es 100% artesanal y representa una actividad complementaria (y en algunos casos alternativa) para los pescadores artesanales de camarón. Las principales entidades del Pacífico donde se lleva a cabo ésta pesquería, en orden de importancia para el 2013, son Sinaloa con más de la mitad de la producción (66.3%), Sonora con (27.1%), Baja California Sur con un 2.8%, y Chiapas ocupa el último lugar con un 0.2% (CONAPESCA, 2014). En el caso particular de Sonora, *C. bellicosus* aporta el 95% de las capturas, y *C. arcuatus* el 5% (Huato-Soberanis *et al.*, 2006; Salazar-Navarro *et al.*, 2008). El 85% de las capturas se registran en tres puertos: Puerto Peñasco (34%), Bahía de Kino (28%) y Huatabampo (23%); el restante 15% en Ciudad Obregón, Guaymas y El Golfo de Santa Clara.

La pesquería de jaiba cuenta con una Norma Oficial Mexicana (NOM-039-PESC-2003; DOF, 2006) que regula la pesca de la jaiba en aguas de jurisdicción federal del litoral del océano Pacífico, en la cual, entre otras especificaciones, prohíbe la captura de hembras ovígeras y define la talla mínima de captura de 115 mm de ancho de cefalotórax para la jaiba café *C. bellicosus* y de 95 mm para la jaiba azul *C. arcuatus*. En junio de 2012 se publicó una veda en la pesca de jaiba, la cual entró en vigor en 2013 y que comprende dos etapas: la primera se implementa una veda total para organismos de ambos sexos en el periodo 1 mayo - 30 junio, y para hembras en el periodo 1 julio - 31 agosto de cada año (DOF, 2012).

Adicionalmente, en junio de 2012 el Instituto Nacional de Pesca (INAPESCA) concluyó la elaboración de un plan de manejo pesquero de jaiba para Sinaloa y Sonora. En estos tres instrumentos de manejo se consideró implícitamente que la jaiba capturada en Sonora tiene una distribución homogénea. Pese a lo anteriormente señalado, la jaiba café (*C. bellicosus*) parece tener una distribución heterogénea (en “parches”) a lo largo del litoral Sonorense, ya que no se cuenta con registros de captura en algunas localidades, lo que podría deberse a factores ambientales no idóneos necesarios para esta especie.

La teoría metapoblacional establece que al tener una estructura discreta o en parches la metapoblación será más estable en el tiempo y en el espacio (Burgman *et al.*, 1993). En metapoblaciones sujetas a explotación comercial, se esperaría que los procesos de extinción local se vean acelerados por la pesca. Esto aumenta el riesgo de extinciones locales y puede desestabilizar la metapoblación. Es por eso que es importante comprender el efecto de la presión de pesca en el riesgo y la persistencia de poblaciones específicas y de la metapoblación en su conjunto. Debido a lo anterior y a la importancia económica que presenta la especie surge el interés de llevar a cabo el presente estudio para investigar si la jaiba café tiene un arreglo o estructura metapoblacional a lo largo de la costa de Sonora y de ser así qué implicaciones ecológicas y socioeconómicas pudiera tener para el desarrollo de la pesquería y su manejo. De tal manera, se planteó el determinar las características morfológicas, genéticas, demográficas y de hábitat, así como también el desarrollo de modelos poblacionales que permitan la evaluación de estrategias alternativas para la conservación y manejo de sus poblaciones a lo largo de la costa de Sonora.

2. ANTECEDENTES

2.1 Generalidades

La jaiba guerrera, café o verde (*C. bellicosus*), es un crustáceo de la familia Portunidae que habita la zona de ribera marina y en los sistemas lagunares costeros durante su fase adulta. Es una especie meropláctónica con distribución ontogenética diferencial: fase larval pelágica y fase bentónica en lagunas costeras y estuarios, donde crecen y se reproducen (Hendrickx, 1984; Hernández-Moreno y Arreola-Lizárraga, 2007; Ramos-Cruz, 2008). De

acuerdo con Salazar-Navarro *et al.* (2008), *C. bellicosus* guarda una estrecha relación con aguas más frías y de tipo marino. Su distribución inicia desde el sur de California, E.U.A., hasta el Golfo de Tehuantepec, incluido también el Golfo de California, México (Cisneros-Mata *et al.*, 2014a).

La jaiba café es abundante en los fondos blandos de zonas estuarinas y la ribera marina adyacente, soportando un amplio rango de salinidad, y en temperaturas de 20 a 32 °C (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2003; Carmona-Suárez, 2009). Se asocia a comunidades de camarón y parecen tener en general distribución heterogénea de acuerdo a sus tamaños y sexos (Carmona-Suárez, 2009; Castro y DeAlteris, 1988; Estrada-Valencia, 1999).

Se ha reportado para la jaiba café en el Canal del Infiernillo-Bahía de Kino (Golfo de California) segregación sexual a lo largo de la costa y dentro de los esteros. La proporción de machos a lo largo del año es entre el 64% y 85%; al sur de esa zona la proporción se reduce a 39% (Bourillón-Moreno, 2002; Torre *et al.*, 2004). Su abundancia interanual no parece relacionarse con salinidad o precipitación pluvial (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2003; Carmona-Suárez, 2009), aunque puede mostrar amplias variaciones debido a una combinación de factores químicos, físicos o biológicos (Buchanan y Stoner, 1988; Estrada-Valencia, 1999; Rosas-Correa y Navarrete, 2008; Wilcox, 2007). Las oscilaciones interanuales en las capturas parecen estar relacionadas con los fenómenos El Niño-La Niña, que influyen en el éxito de la reproducción (Huato-Soberanis *et al.*, 2006; Molina-Ocampo *et al.*, 2006).

Por otro lado, la abundancia en sitios específicos y la vulnerabilidad de la jaiba a la pesca se relaciona con la temperatura del ambiente. En cuanto a la distribución espacial, parece relacionarse con salinidad, alimentación, maduración y disponibilidad de hábitat para protección; la variación temporal responde a temperatura y salinidad (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2003, ver también Ortiz-León *et al.*, 2007). El pH y la concentración de oxígeno disuelto pueden ser factores limitantes (Arimoro e Idoro, 2007; Wilcox, 2007), aunque no se ha definido un patrón general.

2.2 Taxonomía de la especie

Las jaibas son cangrejos de la Familia Portunidae (Crustacea: Decapoda), que se distinguen de otros crustáceos por presentar un cefalotórax más ancho que largo y deprimido dorso-ventralmente (Hendrickx, 1995). Su clasificación taxonómica es la siguiente:

Phylum: Arthropoda

Subphylum: Crustacea

Clase: Malacostraca

Subclase: Eumalacostraca

Superorden: Eucarida

Orden: Decapoda

Suborden: Pleocyemata

Infraorden: Brachyura

Superfamilia: Portunoidea

Familia: Portunidae

Género: *Callinectes*

Especie: *Callinectes bellicosus*

2.3 Morfología de la especie

C. bellicosus se distingue de las otras especies de jaiba por presentar caparazón con nueve dientes antero-laterales iguales o subiguales, salvo el noveno que es dos veces más largo que el margen posterior del diente inmediatamente precedente. Los dientes centrales de la frente son muy reducidos, a veces completamente obsoletos. Pedúnculos oculares son cortos, tiene fisura supraorbital bien definida, pero no muy ancha. La superficie externa de la mano del quelípodo tiene uno o dos dientes bien marcados; ángulo medial del carpo sin espina (Fig. 1).

El abdomen del macho en forma de “T” invertida; en organismos inmaduros está pegado al cuerpo y en organismos maduros puede ser despegado fácilmente. Las hembras tienen la parte superior triangular y sellado al cuerpo, las inmaduras redondeadas y las maduras anchas (Fig. 1). El color del caparazón es de amarillo-verdoso a café-verdoso, articulación del carpo

rojo morada, y articulación del dedo móvil de la pinza con una mancha azul-verdosa o morada.

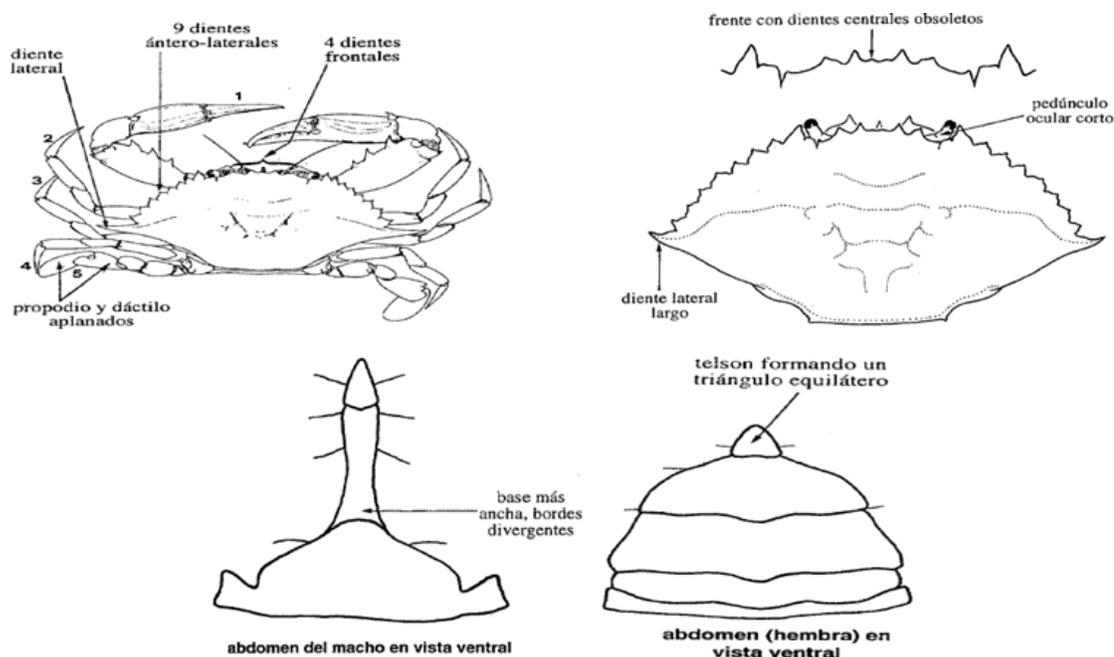


Figura 1. Principales característica morfológicas de *C. bellicosus* (Williams, 1974).

2.4 Ciclo biológico

El ciclo de vida de las especies del género *Callinectes* se inicia desde el momento que las hembras y los machos se aparean; este último monta a la hembra por un período de una semana y deposita en la espermateca de la hembra los espermátóforos que sirven para fecundar los óvulos producidos durante toda la vida de la hembra. Las hembras ovígeras de *C. bellicosus* al igual que otras especies de jaibas, liberan los huevecillos fecundados en las bocas de las lagunas costeras (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2003; Fischer y Wolff, 2006; Sánchez-Ortiz y Gómez-Gutiérrez, 1992). Los adultos de jaiba son eurihailinos, mientras que para su desarrollo las larvas requieren salinidades típicas del ambiente marino (Fischer y Wolff, 2006). Con el reflujó de la marea, las larvas zoeas de *C. sapidus* se alejan de las zonas estuarinas y permanecen de 30 a 45 días en la ribera adyacente hasta su metamorfosis al estadio megalopa, que tiene capacidad de migración vertical diel (por la noche están en la superficie y de día se sumergen). El estadio megalopa dura de seis a 20 días (Fig. 2); es en

esta etapa que las larvas son transportadas a cuerpos de agua estuarinos, donde se protegen entre la vegetación hasta convertirse en el primer estadio juvenil, llamado estadio J1 (Fischer y Wolff, 2006).

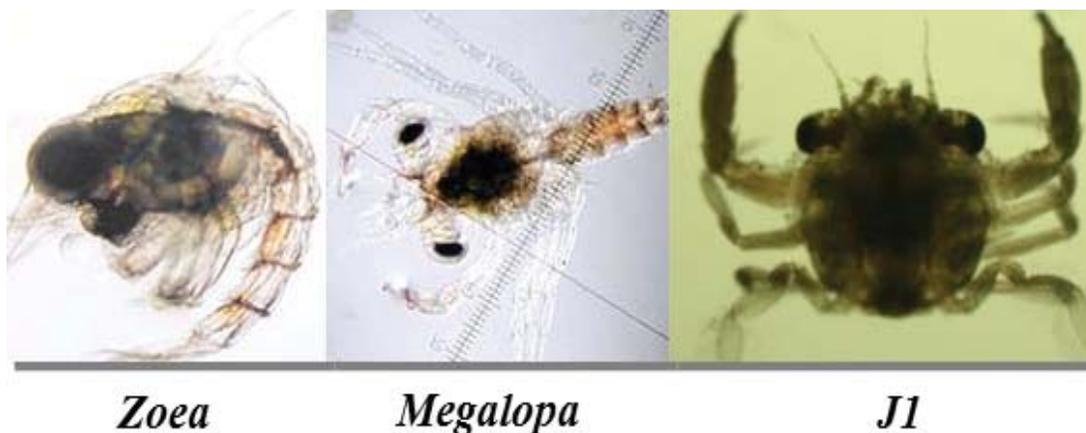


Figura 2. Estadios larvales de jaiba (*Callinectes* spp.). Tomado de Cisneros-Mata *et al.*, 2014b.

Después de esto sufren varias ecdisis (mudas) hasta convertirse en jaibas maduras, a los 12 o 18 meses de edad en el caso de *C. sapidus*. Las jaibas pueden tener una longevidad de cuatro a ocho años (Rosas-Correa y Navarrete, 2008; Wilcox, 2007) (Fig. 3).

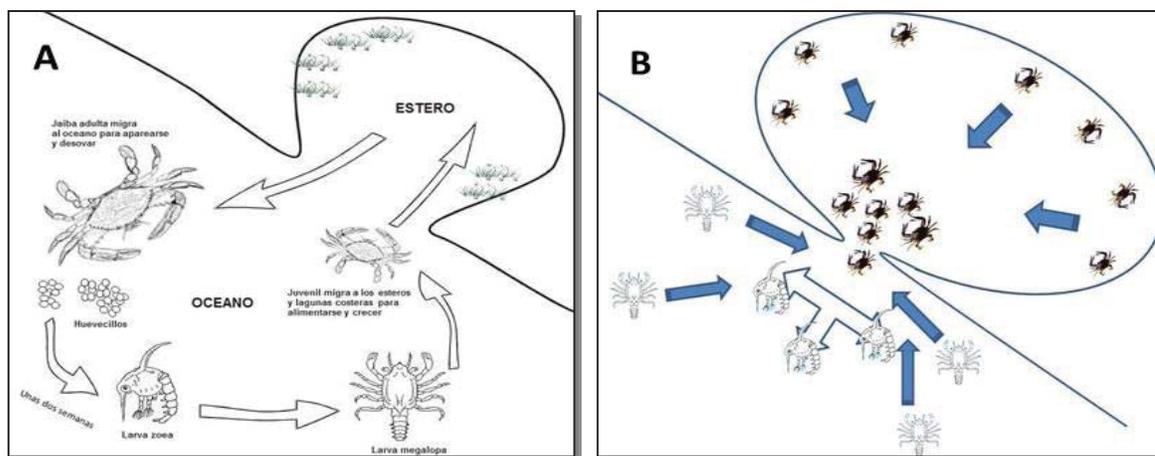


Figura 3. Esquema del ciclo de vida de la jaiba, *Callinectes* spp. en el Pacífico mexicano. A) En sitios con esteros (diseño de Molina-Ocampo, tomado de Sánchez-Ortiz y Gómez-Gutiérrez, 1992); B) En zonas de lagunas costeras grandes como en el centro norte de Sinaloa (elaborado por Cisneros-Mata, con información de Rodríguez, UAS). Tomado de Cisneros-Mata *et al.*, 2014b.

2.5 Crecimiento

El crecimiento de los crustáceos decápodos es un proceso discontinuo consistente en una sucesión de mudas separadas por un periodo entre mudas, durante el cual el integumento es duro y no hay crecimiento. En cada muda, el organismo se despoja del integumento y crece con rapidez en un periodo muy corto antes de que el nuevo integumento se endurezca. El mecanismo que controla la ecdisis es una interacción antagónica entre una hormona que inhibe la muda producida en la glándula del seno-órgano X localizada en el pedúnculo del ojo y la hormona de la muda ecdisona producida en el órgano Y localizado ventralmente en el pedúnculo del ojo. Previo a la muda, el exoesqueleto retira sales inorgánicas y las almacena en los gastrolitos y otros sitios. El exoesqueleto antiguo es roto por las enzimas del fluido de muda y se secreta una nueva cutícula. La jaiba rápidamente absorbe agua, rompe el viejo exoesqueleto junto con las suturas entre el carapacho y el esternón y se sale por la parte posterior. En seguida se presenta una rápida deposición al haber recuperado sales inorgánicas para endurecer la nueva cutícula (Barnes, 1975; Molina *et al.*, 2006). Hasta hace poco se consideraba que los crustáceos carecen de estructuras que puedan ser interpretadas como marcas de crecimiento tal como ocurre en especies que presentan estructuras óseas. Sin embargo, estudios recientes (Kilada *et al.*, 2012) mostraron que en los pedúnculos oculares y en los molinos gástricos se puede determinar la edad de cangrejos, jaibas y langostas.

En Sonora, Hernández-Moreno y Arreola-Lizárraga (2007) estimaron para *C. arcuatus* una tasa de crecimiento anualizada $k = 0.84/\text{año}$, mientras que para la misma especie en el estero El Sábalo en Sinaloa, Ruiz Camacho *et al.* (1985) estimaron una $k = 1.9/\text{año}$ y Ramos-Cruz (2008) obtuvo una tasa de $4.22/\text{año}$ en Oaxaca, mientras que en Costa Rica Fischer y Wolff (2006) estimaron una $k = 0.89/\text{año}$ para esta especie. Para el caso de la jaiba café *C. bellicosus* se han estimado tasas de crecimiento (k) que van desde 0.9 a $3.8/\text{año}$; en Sonora Hernández-Moreno y Arreola-Lizárraga (2007) y Márquez-Farías y Montemayor-López (2001) estimaron una tasa de crecimiento anualizada de $k = 0.9/\text{año}$ y Nevárez-Martínez *et al.* (2003) estimaron una tasa de crecimiento $k = 1.28/\text{año}$ en la Bahía Las Guásimas, para la misma especie en Sinaloa se han estimado tasas que varían entre $k = 1.7/\text{año}$ y $3.8/\text{año}$ (Ayala Cota y Espinoza-Cruz, 2001; Ulibarría-Valenzuela, 2003), incluso se ha observado variación interanual en una misma localidad; Ayala-Cota y Espinoza-Cruz (2001) estimaron tasas de

crecimiento de $k = 2.9/\text{año}$ y $3.8/\text{año}$ para machos y hembras, respectivamente, para el mismo sitio y especie Ulibarría-Valenzuela (2003) estimó tasas de $k = 1.9/\text{año}$ y $1.7/\text{año}$ respectivamente.

Todas las tasas de crecimiento antes mencionadas se estimaron mediante el modelo de von Bertalanffy. Rodríguez-Domínguez *et al.* (2012) estimaron la tasa de crecimiento mediante un enfoque multimodelo y encontraron una longitud asintótica de 155.4 mm AC para machos y 125.5 mm AC para hembras, además concluyeron que las hembras presentan una muda terminal relacionada a la maduración sexual, mientras que los machos continúan creciendo. Por otro lado, Ulibarría-Valenzuela (2003) menciona que las diferencias de crecimiento en *C. bellicosus* entre el litoral de Sonora y Sinaloa se han atribuido a diferencias en las temperaturas del agua y en la disponibilidad de alimento.

2.6 Reproducción

Las jaibas son heterosexuales y exhiben dimorfismo sexual pronunciado. Como muchos organismos marinos, el apareamiento y desove ocurre en tiempos diferentes. Son estrategias “r”, especies que se caracterizan por alta fecundidad, crecimiento rápido, madurez sexual temprana, alta tasa de mortalidad y ciclo de vida corto. Para transferir el esperma a la espermateca de la hembra, el macho la abraza durante uno o dos días hasta que su exoesqueleto endurece después de una ecdisis (denominada ecdisis pubertal, Key *et al.*, 1999). Posteriormente, el esperma fecunda los óvulos y la hembra desarrolla en el abdomen una masa ovígera externa (Fig. 4) inicialmente de color naranja, cuyos volumen y número de huevecillos se relacionan con el tamaño de la jaiba (Arshad *et al.*, 2006; Wilcox, 2007).

Las hembras llegan a producir de uno a ocho millones de huevos. Los huevos fertilizados se desarrollan en 14 días en aguas con salinidades de al menos 20 partes por mil (Estrada-Valencia, 1999; Ramírez-Félix *et al.*, 2003), aunque varía la tolerancia a bajas salinidades de las distintas especies de *Callinectes* (Buchanan y Stoner, 1988). En el hemisferio norte parece haber sincronía en la época reproductiva de *Callinectes*. La distribución espacial diferencial de hembras y machos se refleja en las capturas comerciales (Wilcox, 2007).



Figura 4. Masa ovígera de jaiba café (*C. bellicosus*) en su última fase de maduración.

En el litoral de Sonora, *C. bellicosus* y *C. arcuatus* presentan madurez sexual en primavera y verano (abril a septiembre), aunque desde marzo se puede observar esperma en el ovario (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2003; Castro-Longoria *et al.*, 2002; 2003).

En el Golfo de México, los machos de *C. sapidus* se aparean repetidamente después de que han sufrido tres o cuatro mudas, a los 12 o 18 meses de edad. Las hembras se aparean a la misma edad pero aparentemente solo una vez en su vida (ver Havens y McConaughy, 1990 y Key *et al.*, 1999). Las hembras apareadas pueden conservar el esperma durante varios años en un receptáculo seminal especializado; luego de dos a nueve meses del apareamiento pueden liberar huevos fertilizados más de una vez al año, durante dos o más años (Velázquez-de la Cruz y Ramírez-de León, 2011; Wilcox, 2007). Esta estrategia evolutiva (bet-hedging) permite a las hembras incrementar el periodo de producción de huevos y aumentar la probabilidad de éxito reproductivo en ambientes variables, lo que favorece a la población de jaiba (Fox y Rauter, 2003; Wilcox, 2007). Las hembras pueden formar hasta siete masas ovígeras al año, producto de un sólo apareamiento. A medida que las larvas consumen el vitelo y sus ojos se pigmentan, en dos semanas la masa de huevos se oscurece (Wilcox, 2007). Cada vez que se forma una masa ovígera, su volumen disminuye en 20% y la viabilidad de los embriones se reduce desde 97% en la primera masa hasta 79% en la quinta (Darnell *et al.*, 2010).

2.7 Migración

Los crustáceos decápodos presentan ciclos vitales complejos, que comprenden en general fases larvianas planctónicas y fases postlarvianas bentónicas, lo que determina que su distribución espacial y dinámica de poblaciones se encuentre en estrecha relación tanto con procesos de dispersión larvaria, mediados por factores físicos, como de selección de hábitat ligados a los patrones de movimientos y migraciones en estadios postlarvianos (Botsford *et al.*, 1994, 1998; Fernández *et al.*, 1993; Palma *et al.*, 1999; Pardieck *et al.*, 1999; Pascual *et al.*, 2001).

Las especies de jaiba presentan alto nivel de dispersión, tanto en el estadio adulto como en el larvario. En el litoral marino del centro-sur de Sonora, en verano (periodo de máxima actividad reproductiva) agregaciones de organismos de jaibas azul y café han sido observadas nadando en la superficie alejadas hasta seis millas náuticas de la costa (observaciones personales de Cisneros-Mata; CRIP-Guaymas). Además de los movimientos ontogenéticos descritos anteriormente (véase “Ciclo biológico”), las jaibas parecen tener capacidad de desplazamiento activo (juvenil y adulto) o pasivo (deriva larval) en escala regional, por lo menos en el caso del noroeste de México. Esto sugiere promover una estructura metapoblacional de la jaiba café. Para esta región existe evidencia basada en variabilidad genética de que hay una estructura genética metapoblacional en la costa de Sonora (Turk-Boyer, 2014). Se ha argumentado que está estructurada de acuerdo con corrientes marinas ciclónicas asimétricas durante el periodo de desove. Esto parece contradecir un estudio anterior que concluyó que en el noroeste de México no hay arreglo metapoblacional de las poblaciones de jaiba café debido a un importante flujo genético en toda la región (Pfeiler *et al.*, 2005). En condiciones controladas en estanques (Cisneros-Mata; CRIP-Guaymas, com. pers.) se observó una relación inversa entre el tamaño de las jaibas y la frecuencia con que nadan en la superficie. En condiciones naturales, esto resultaría en una capacidad de desplazamiento activo inversamente relacionada con la edad de las jaibas. En un trabajo de marcado-recaptura se encontró que una jaiba café se desplazó 65 km y otra más 75 km a lo largo de la costa (Cisneros-Mata *et al.*, 2014b).

2.8 Metapoblación: definición y característica

Una metapoblación es un conjunto de poblaciones de una misma especie que existen al mismo tiempo en una región. El término “metapoblación” en sentido estricto fue introducido por Levins (1970), pero hasta la década de 1990 se generalizó el uso de este término. A partir de entonces hubo un fuerte incremento del número de publicaciones en que se cita el término “metapoblación”, entre ellos Hanski y Simberloff (1997) y Smedbol *et al.* (2002).

El modelo de metapoblación propuesto por Levins (1970) incluye tres supuestos: 1) las poblaciones locales son equivalentes en tamaño y en grado de aislamiento, 2) las dinámicas poblacionales internas de las poblaciones locales son asíncronas, y 3) la tasa de intercambio de individuos entre poblaciones locales es demasiado baja para afectar a la dinámica de las poblaciones locales.

El modelo de Levins ignora la dinámica de las poblaciones locales (Gaines y Lafferty, 1995), centrándose en procesos de extinción/recolonización y el grado de aislamiento de cada población local (Gaines y Lafferty, 1995; Hanski, 1998), por lo que proporciona un marco inapropiado para la dinámica metapoblacional de las especies marinas, ya que no se ajusta a los ciclos biológicos de la mayoría de organismos marinos.

Hanski y Gilpin (1991) y Hanski y Simberloff (1997) proponen un modelo metapoblacional formado por una serie de poblaciones locales abiertas conectadas mediante intercambio de individuos. La teoría ecológica establece que la dinámica de cada población, además de la conectividad debida a migración (o dispersión) de individuos entre poblaciones, determina la dinámica espacial y temporal de la metapoblación (Burgman *et al.*, 1993; Smedbol *et al.*, 2002). Dicho de otra forma, las poblaciones de una especie no se encuentran aisladas sino que mantienen cierto contacto entre ellas a través de la migración de individuos. Esta estructura en forma de “parches” se debe a que los factores ambientales necesarios para que la especie sobreviva ocurren de manera discreta en la naturaleza.

Tanto la dinámica metapoblacional como los procesos dependientes de densidad locales son importantes para la persistencia de las especies a largo plazo (Hanski, 1991). Tres procesos son vitales para la ecología metapoblacional: la migración y cómo ésta afecta la dinámica

local, la extinción de la población y el establecimiento de nuevas poblaciones locales o colonización (Hanski, 1991). El tamaño de cada una de las poblaciones es afectado por varios procesos: por una parte, la natalidad e inmigración incrementan el tamaño poblacional, y por otra parte, la mortalidad y emigración la reducen (Burgman *et al.*, 1993).

Existen otros factores que también influyen en la dinámica de la metapoblación. Las poblaciones de una metapoblación que experimentan correlación de parámetros ambientales, tal como precipitación pluvial, escurrimiento o temperatura, estarán sujetas a variabilidad simultánea. Si en un año la precipitación favorece el crecimiento de una población, aumentará la probabilidad de que otras poblaciones crezcan también; lo opuesto será cierto en caso de un año desfavorable. Por el contrario, si las condiciones ambientales donde habitan las poblaciones no están correlacionadas, la metapoblación será más estable y experimentará menor riesgo de extinción (Burgman *et al.*, 1993).

Otros factores que influyen en la dinámica de la metapoblación son la distancia entre poblaciones, la complejidad del hábitat y la densidad. La tasa de dispersión es mayor si las poblaciones están más cerca y disminuye exponencialmente con la distancia (Gilpin y Diamond, 1976; Kitching, 1971). Si el hábitat presenta barreras geográficas o ambientales entre poblaciones la tasa de dispersión será menor que en el caso de condiciones homogéneas y continuas. Si los organismos de una población tienden a dispersarse cuando están hacinados, un mayor número o proporción emigrarán a otras poblaciones (Burgman *et al.*, 1993). En un arreglo o estructura metapoblacional puede haber poblaciones que actúen como **fuentes** de propágulos a poblaciones vecinas, así como poblaciones **sumidero** que solamente reciban estos propágulos.

En el caso de metapoblaciones sujetas a explotación comercial, se esperaría que los procesos de extinción local de una o más poblaciones se vean acelerados por efecto de la mortalidad pesquera. Esto puede incrementar la probabilidad de extinciones locales y con ello desestabilizar a la metapoblación. En estas circunstancias es importante comprender el efecto de la presión de pesca en el riesgo y la persistencia de poblaciones específicas y de la

metapoblación en su conjunto. En la figura 5 se esquematiza una metapoblación con mortalidad adicional a la natural y debido a la pesca.

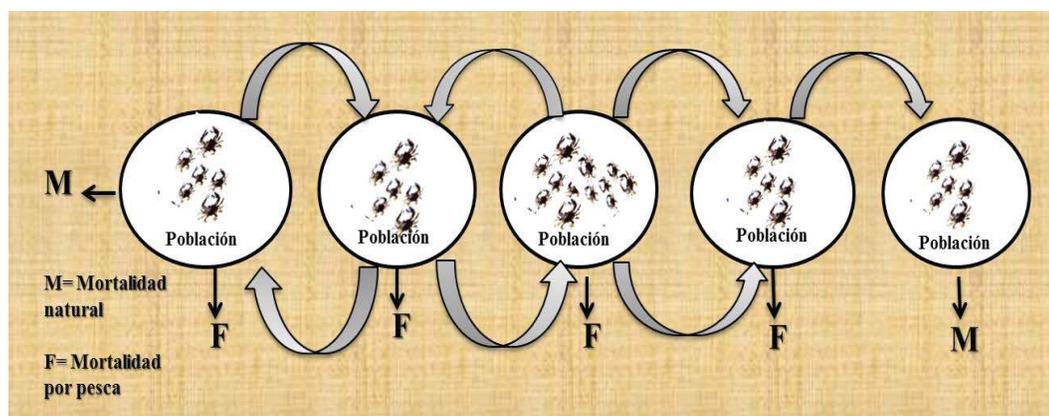


Figura 5. Estructura metapoblacional con mortalidad adicional a la natural debido al esfuerzo de pesca.

2.9 Diversidad y estructura genética

Los estudios de genética poblacional miden, tanto la diversidad genética que hay en las poblaciones, como la estructura y dinámica existente entre ellas. Uno de los factores más importantes a tener en cuenta para la conservación de la diversidad de las especies marinas es, precisamente, el conocimiento de la estructura de sus poblaciones y la manera en que las variaciones demográficas, la fragmentación, la endogamia y la selección natural, pueden afectar la distribución y abundancia de la variabilidad genética (Robainas-Barcia, 2004).

Las metodologías de genética de poblaciones durante mucho tiempo han sido implementadas con el fin de inferir la dinámica de la metapoblación en especies marinas. Sin embargo, la naturaleza continua de los mares y el hecho de que numerosas especies marinas hayan desarrollado estadios larvales pelágicos o habilidades migratorias como los adultos, dificulta la diferenciación genética de las poblaciones que habitan este medio, ya que aprovechan las oportunidades de dispersión que el medio marino les ofrece (Palumbi y Pinky, 2013; Waples, 1998).

La estimación por medio de marcadores genéticos moleculares de la diversidad genética presente en poblaciones, permite describir y conocer la estructura poblacional y poder

responder a preguntas que, frecuentemente, tienen implicaciones en el manejo de recursos naturales. Dentro de los marcadores moleculares se encuentran las aloenzimas, ADN mitocondrial, ADN polimórfico amplificado al azar (RAPD) y microsatélites. Entre estos, el ADN mitocondrial ha sido el principal marcador utilizado para evaluar tanto eventos históricos como para describir un panorama general del flujo genético entre las poblaciones (Avice, 2000; Reece *et al.*, 2010). Asimismo, los marcadores microsatélites han sido utilizados con mayor frecuencia para evaluar procesos más actuales (Goldstein y Schlötterer, 1999), aunque también han sido considerados como indicadores de eventos pasados (Kenchington *et al.*, 2009).

Los microsatélites son secuencias de repetición simple (SSRs) y se conforman desde una hasta seis pares de bases (pb) repetidas en tándem que se encuentran en el genoma nuclear de eucariotas, si estas repeticiones son lo suficientemente largas e ininterrumpidas, se consideran excelentes marcadores genéticos debido a su alto nivel de polimorfismo y a su elevada tasa de mutación (10^{-2} y 10^{-6}) (Ellegren, 2004). Presentan herencia mendeliana y son marcadores co-dominantes, lo que les permite definir loci y diferenciar individuos homocigotos y heterocigotos, estimar su porcentaje y las frecuencias alélicas de las diferentes variantes de una población (Hartl y Clark, 1997). Este tipo de características, los ha convertido en los marcadores moleculares favoritos para estimar parámetros de interés ecológico y conservación como lo son tasas de migración, tamaños efectivos poblacionales, cuellos de botella, parentesco, entre otros (Ellegren, 2004; Frankham *et al.*, 2004; Selkoe y Toonen, 2006).

Tradicionalmente se pensaba que las poblaciones de especies marinas tenían una gran homogeneidad genética debido a la aparente ausencia de fuertes barreras en la distribución de los organismos. Sin embargo, en las últimas décadas, se ha observado que la dinámica espacial y temporal del flujo genético es más compleja de lo que se asumía. Ello se debe a que las corrientes marinas, giros y frentes oceánicos pueden reducir o aumentar la mezcla y difusión de larvas y adultos de una manera significativa, afectando claramente a la estructura de las poblaciones (Weersing y Toonen, 2009). Conocer la dinámica oceanográfica puede, en consecuencia, mejorar la interpretación de la estructura poblacional de cualquier especie,

permitiendo cuantificar de una forma más precisa la conectividad entre las poblaciones marinas (Galindo *et al.*, 2006; Galarza *et al.*, 2009a; Gilg y Hilbish, 2003). Asimismo, esta relación entre conectividad y discontinuidades oceanográficas y corrientes puede estar muy influenciada por las características biológicas y el comportamiento de las especies.

Explorar la relación entre las corrientes oceánicas y datos genéticos ha sido el pilar del paisaje marino desde sus inicios (Liggins *et al.*, 2013). Las estimaciones de intercambio de larvas a partir de modelos de transporte biofísicos pueden ser comparadas directamente con patrones genéticos observados o incorporando simulaciones en genética de poblaciones para ser comparados con datos empíricos.

Estudios multidisciplinarios recientes en el Golfo de California correlacionan herramientas genéticas y modelación oceanográfica (como una aproximación para la dispersión y la conectividad), que han encontrado estructura poblacional baja pero significativa, dirección de las migraciones, así como poblaciones fuentes y sumidero. Esta información está ayudando a reestructurar planes de manejo y conservación adecuados, para especies de importancia comercial, o bajo una protección especial (Cudney-Bueno *et al.*, 2009; Jackson *et al.*, 2015; Marinone *et al.*, 2008; Munguía-Vega *et al.*, 2010, 2014, 2015a; Soria *et al.*, 2012).

Entre los trabajos recientes en análisis genéticos que se han realizado para el género *Callinectes* se encuentran: Place *et al.* (2005), quienes describen el genoma mitocondrial de *Callinectes sapidus* de muestras obtenidas en La Bahía David en Mississippi, E.U.A. En el noroeste de México existe evidencia basada en variabilidad genética de que hay una estructura genética metapoblacional en la costa de Sonora (Turk-Boyer, 2014). Se ha argumentado que está estructurada de acuerdo con corrientes marinas ciclónicas asimétricas durante el periodo de desove. Sin embargo, no se conocen las tasas de flujo genético entre jaibas de diferentes localidades a lo largo de la costa de Sonora.

2.10 Importancia de la pesquería

Las jaibas del género *Callinectes* sostienen pesquerías importantes en varias partes del mundo y tienen una alta demanda (Rosas-Correa y Navarrete, 2008). A diferencia del Golfo de México donde la jaiba es un recurso tradicional desde hace décadas, la pesquería de jaiba en el Golfo de California inició a mediados de la década de 1980 y se desarrolló plenamente desde 1992 hasta convertirse en una pesquería ribereña importante, pesquería que ha llegado a ocupar los lugares 10 y 12 dentro de las 58 pesquerías listadas en el Anuario Estadístico de la Comisión Nacional de Pesca y Acuicultura (CONAPESCA, 2014). En el Golfo de California, el desarrollo de esta pesquería obedeció al colapso de la pesca de la jaiba azul (*C. sapidus*) en EEUU, mismo que se ha asociado a la sobreexplotación y deterioro del hábitat (Huato-Soberanis *et al.*, 2006).

En el periodo de 2001 a 2014, la producción nacional de jaiba varió entre 15,959 y 34,468 toneladas en 2002 y 2014, respectivamente; el promedio anual fue de 22,612 toneladas en peso vivo (Fig. 6). El litoral del Pacífico Mexicano y en particular la región del Golfo de California, es una de las principales productoras a nivel nacional. Entre el 2001 y 2014 la pesquería de la jaiba en el Golfo de California aportó entre el 29.6% (2003) y el 62.3% (2014) de la producción nacional (Fig. 6).

La pesca de jaiba es artesanal y representa una actividad complementaria y en algunos casos alternativa para los pescadores artesanales de camarón. En la última década, la tasa neta promedio (media geométrica) de crecimiento de la producción de jaiba fue de 4.8%/año. Este ritmo de crecimiento ha consolidado a la pesquería para constituir la en una actividad económica fundamental en la estabilidad social y económica de la zona costera del litoral nacional.

Las principales entidades del Pacífico Mexicano donde se lleva a cabo ésta pesquería, en orden de importancia para el 2014, son: Sinaloa con 66.3%, Sonora con 27.1%, Baja California Sur con 2.8% y Chiapas con 0.2% (CONAPESCA, 2014).

En Sonora las mayores descargas se registraron en las oficinas de Puerto Peñasco (34%), Bahía de Kino (28%) y Huatabampo (23%) y el restante 15% en Ciudad Obregón, Guaymas

y Golfo de Santa Clara (Fig. 7). La especie más importante es *C. bellicosus*, con 95% de las capturas, seguida por *C. arcuatus* con 5% (Huato-Soberanis *et al.*, 2006).

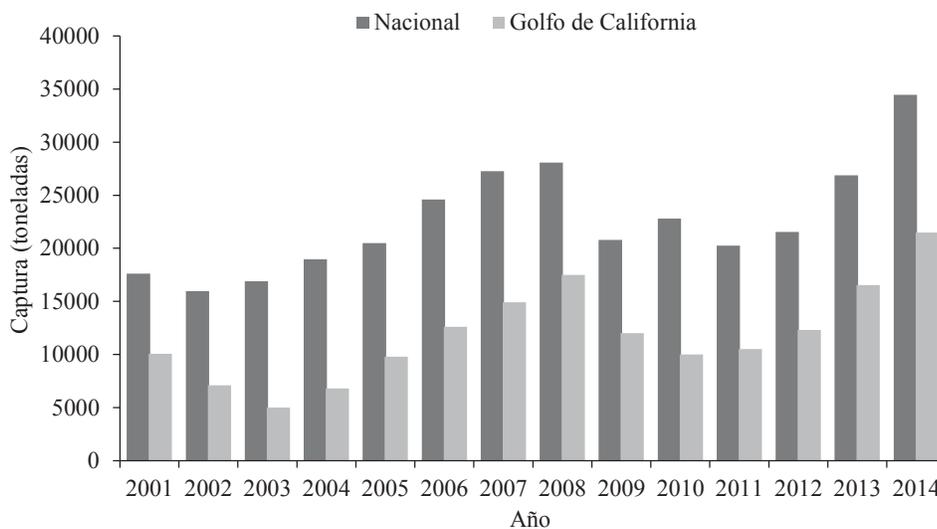


Figura 6. Captura de jaiba registradas en el ámbito nacional y en el Golfo de California. Se incluyen para el Golfo de California las capturas de Sonora, Sinaloa, Nayarit Baja California y Baja California Sur. Fuente: elaboración propia con base en los registros oficiales de CONAPESCA.

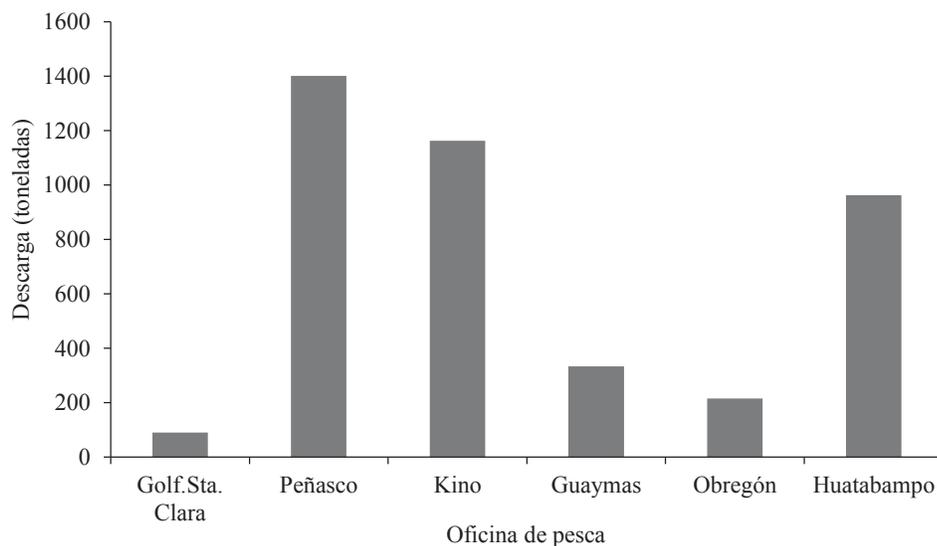


Figura 7. Descargas (toneladas) comerciales de jaiba registrados en las distintas oficinas de pesca en Sonora. Las cifras son promedio de los últimos cinco años (2010-2014).

3. JUSTIFICACIÓN

La jaiba se ha convertido en la base de una pesquería comercial importante en México, especialmente en el Golfo de California, y en particular en las costas de Sonora, donde ocupa el segundo lugar después de Sinaloa en aportar la mayor producción de jaiba a nivel nacional. Hasta el momento, la pesquería de jaiba de Sonora se encuentra en explotación plena (Cisneros-Mata *et al.*, 2014a). Esta pesquería se ha convertido en una actividad sumamente importante, generadora de empleos y divisas para los pescadores ribereños de Sonora. En virtud a ello, se requieren estudios cada vez más completos e integrales para dar respuesta a sus inquietudes y las de las autoridades responsables del manejo. La investigación aquí desarrollada permitirá la implementación de evaluaciones poblacionales, estimación de parámetros demográficos, y el desarrollo de modelos de la dinámica de poblaciones, información clave para la toma de decisiones y la evaluación de estrategias alternativas para la conservación y manejo de las poblaciones de *C. bellicosus* a lo largo de la costa de Sonora. Además de obtener información requerida para elaborar acciones concretas, el presente estudio incluye un modelo metapoblacional para ser aplicado en otros sectores u otras especies.

4. HIPÓTESIS

La jaiba café de la costa de Sonora tiene una estructura metapoblacional que favorece una pesquería más estable que en el caso de una sola población continua.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Determinar la estructura y dinámica poblacional de la jaiba café, *C. bellicosus*, a lo largo de la costa de Sonora.

5.2 Objetivos particulares

- a. Determinar las características morfológicas, genéticas y el hábitat de la jaiba café que se distribuye a lo largo de la costa de Sonora.
- b. Determinar el arreglo geográfico de la jaiba café.

- c. Comparar los atributos demográficos de la jaiba café a lo largo de la costa de Sonora.
- d. Desarrollar modelos poblacionales para la jaiba café.
- e. Establecer escenarios de manejo para una pesquería sustentable.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Descripción del área de estudio

El Golfo de California es un mar largo, marginal de considerable interés oceanográfico y meteorológico, debido a sus diferentes características hidrográficas y climáticas. El Golfo fue dividido en una región norte, centro y sur, con base atributos o características analizadas por Gutiérrez *et al.* (2004) y Soria *et al.* (2014). La región del norte presenta una temperatura que varía entre 17 y 30 °C, dependiendo de la temporada. En la región central, las temperaturas superficiales son similares, entre 18 y 30 °C. La región sur, que es una extensión del Océano Pacífico tropical, posee una estructura hidrográfica compleja, resultado de intrusiones de diferentes masas de agua (Soto-Mardones *et al.*, 1999).

El campo de vientos sobre el Golfo de California es de naturaleza monzónica, con vientos del noroeste durante el invierno (noviembre-mayo) y del sur o sureste en verano (junio-septiembre). Este patrón de vientos produce surgencias costeras en la costa oriental durante el invierno y en la costa occidental durante el verano (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Bray y Robles, 1991). Sin embargo, estas surgencias alternas no tienen la misma intensidad. A lo largo de la costa oriental es más intensa y se extiende sobre una mayor distancia que en la costa occidental. Incluso se ha sugerido que el agua proveniente de las surgencias en la costa oriental podría alcanzar la costa occidental gracias al transporte horizontal superficial.

La región de interés para el estudio es el litoral de Sonora, que abarca la zona más norteña y el centro del Golfo de California. Se localiza entre los 32° 29' y los 26° 14' de latitud Norte y entre los 108° 26' y los 105° 02' de latitud Oeste, con una extensión de 1,200 km de litoral, donde se encuentran un gran número de esteros y lagunas costeras (Fig. 8). Las lagunas situadas en la región norte reciben muy poca agua dulce proveniente de las lluvias (<100 mm/año). Su desarrollo está relacionado con las mareas, cuya amplitud es de hasta nueve

metros en el extremo norte de esta región (Sullivan y Bustamante, 1999). En la parte centro-sur, desde Guaymas a Agiabampo, hay una serie continua de estas lagunas costeras con presencia de manglar, que reciben agua dulce proveniente de la precipitación pluvial y del escurrimiento de drenes agrícolas, así como de los Ríos Yaqui y Mayo (Arreola-Lizárraga, 1995).

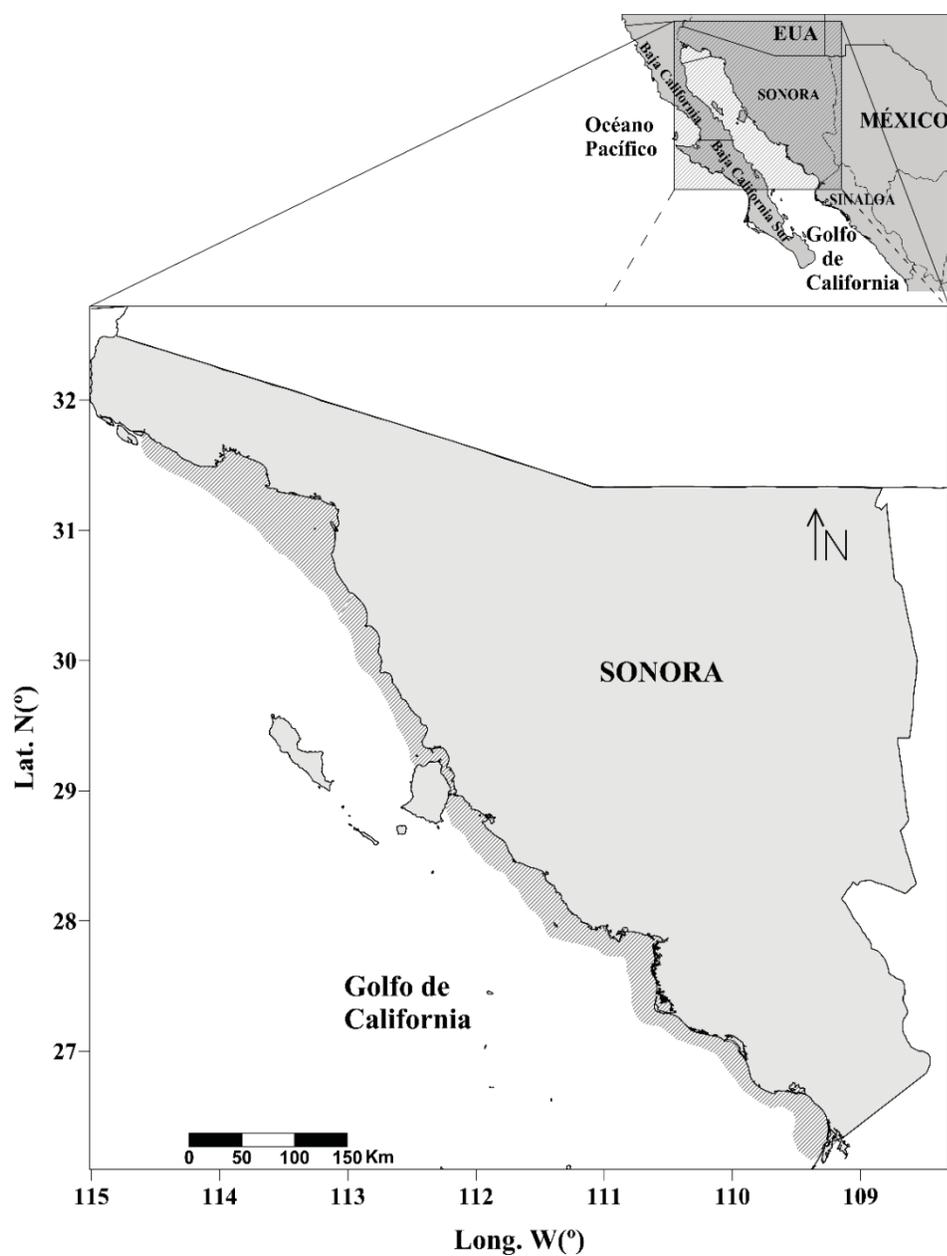


Figura 8. Ubicación del área de estudio.

6.2 Trabajo de campo

6.2.1 Variables ambientales

La temperatura superficial del mar (TSM) se obtuvo de imágenes de satélite del sensor MODIS-AQUA procesadas en el programa WAM-Series, así como de los Comprehensive Oceanic and Atmospheric Data Set of NOAA-CIRES Climate Diagnostics Center (COADS).

El tamaño del área de distribución de la jaiba, fue considerada como la superficie cubierta por la flota pesquera (SP). Se obtuvo mediante encuestas realizadas por el personal técnico del Centro Regional de Investigación Pesquera (CRIP-Guaymas) a pescadores que se dedican a la pesca de jaiba en cada uno de los campos pesqueros a lo largo de la costa de Sonora.

La superficie de humedales (SH) se obtuvo mediante revisión bibliográfica (Ayala *et al.*, 1980, 1990; Beman y Christopher, 2006; Canchola, 2009; Cruz y Ortega, 1991; Guzmán, 1993; Ortega y Vázquez, 1989).

6.2.2 Recolecta de muestras

El recurso jaiba es capturado con diversos artes de pesca, sin embargo, para este estudio se utilizaron únicamente trampas tipo Chesapeake para la obtención de muestras (organismos), siendo un promedio de 80 trampas por embarcación las empleadas, las cuales fueron caladas mayormente de una a cinco brazas en bahías (> 80%), y hasta 10 brazas en la ribera marina. Los muestreos se realizaron mensualmente de descargas comerciales y a bordo de embarcaciones artesanales (Fig. 9) que efectuaron sus actividades en 14 campos pesqueros a lo largo de la costa de Sonora, durante el periodo de 1998-2002 y 2012-2015 (Fig. 10).

En el presente estudio, el esfuerzo destinado para la recolecta de muestras, estuvo definido de acuerdo a cada uno de los objetivos planteados, determinando como el mejor esquema de muestreo y control de datos el que se presenta en la tabla I.



Figura 9. Recolecta de muestras a bordo de embarcaciones artesanales y en descargas comerciales utilizando trampas tipo Chesapeake a lo largo de la costa de Sonora, durante el periodo de 1998-2002 y 2012-2015.

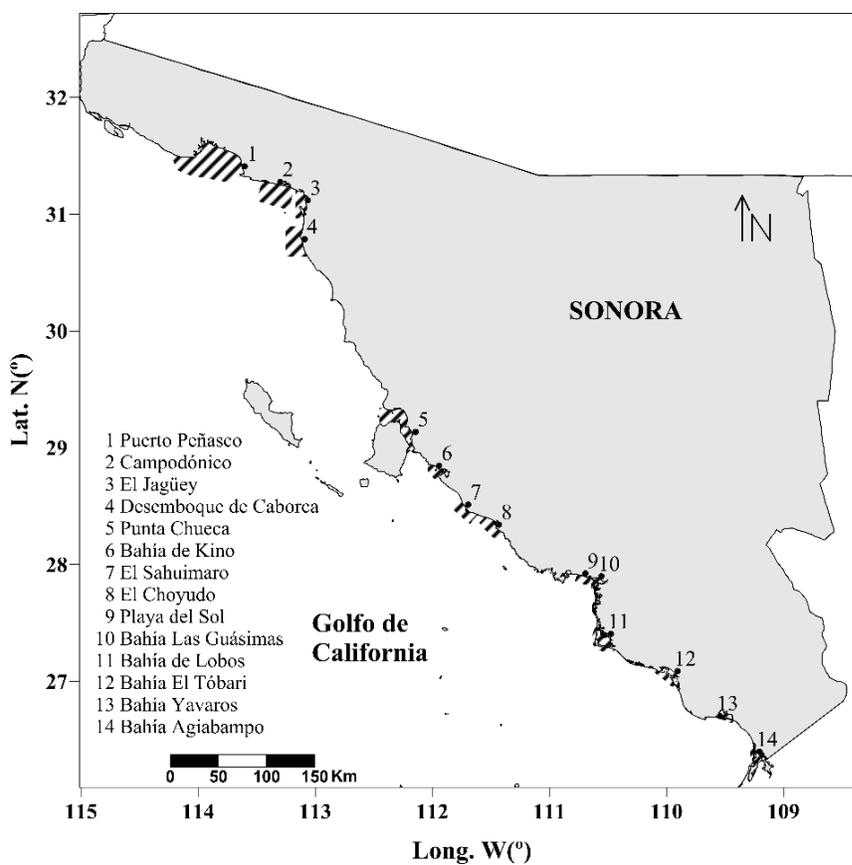


Figura 10. Sitios de muestreo considerados para los diferentes análisis de jaiba café (*C. bellicosus*) a lo largo del litoral de Sonora.

Tabla I. Muestra los apartados desarrollados de acuerdo a un esquema de muestreo y control de datos para cada objetivo planteado en el presente estudio.

Apartado	Recolecta de muestras
6.2.2.1 Análisis morfométricos	10 Sitios de muestreo
6.2.2.2 Análisis genéticos	7 Sitios de muestreo
6.2.2.3 Dinámica poblacional	
6.2.2.3.1 Estructura de tallas	• 14 Sitios agrupados en cinco zonas
6.2.2.3.2 Proporción de sexos	• 14 Sitios agrupados en cuatro zonas
6.2.2.3.3 Talla de primera madurez	• 14 Sitios agrupados en cinco zonas
6.2.2.3.4 Fecundidad	• 4 Sitios agrupados en cuatro zonas
6.2.2.3.5 Parámetros poblacionales L_{∞} , k , M y Φ'	• 14 Sitios agrupados en cinco zonas
6.2.2.3.6 Patrón de reclutamiento	• 14 Sitios agrupados en cinco zonas

6.2.2.1 Recolecta de muestras para datos morfométricos

Se recolectaron ejemplares de jaiba café en 10 sitios de muestreo de la costa de Sonora, en el año 2013 y 2015 (Fig. 11). Las muestras fueron enhieladas y transportadas al laboratorio del CRIP-Guaymas para la toma de datos correspondientes.

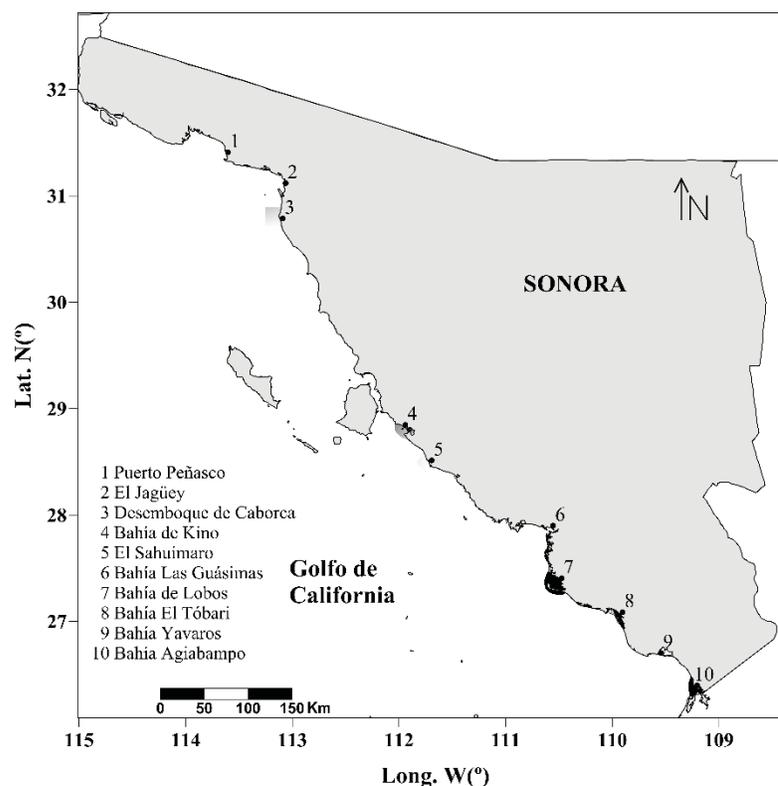


Figura 11. Sitios de muestreo considerados para la toma de datos morfométricos de jaiba café (*C. bellicosus*) a lo largo de la costa de Sonora.

6.2.2.2 Recolecta de muestras para datos genéticos

Un total de 273 muestras de tejido muscular de jaiba café (*C. bellicosus*) fueron recolectadas en siete sitios de muestreo a lo largo de la costa de Sonora, durante el periodo agosto-octubre de 2015 (Fig. 12). Las muestras fueron preservadas en alcohol etílico al 95% y mantenidas en refrigeración hasta la obtención de ADN genómico.

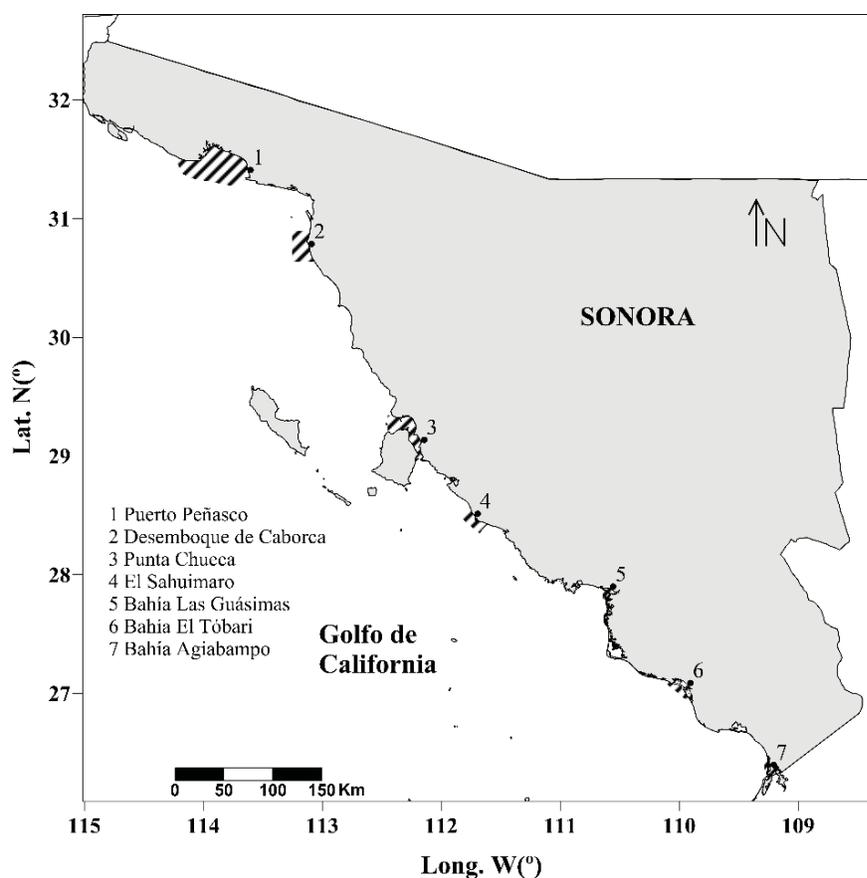


Figura 12. Sitios de muestreo considerados para la toma de datos genéticos de jaiba café (*C. bellicosus*) a lo largo de la costa de Sonora.

6.2.2.3 Recolecta de muestras para datos de dinámica poblacional

De cada una de las muestras recolectadas se registró: peso corporal con una balanza digital (con precisión de 0.1 g) (Fig. 13a), ancho del caparazón, medida como la distancia entre las puntas de las espinas laterales más largas (± 1.0 mm) utilizando un vernier (con precisión de 0.1 mm) (Fig. 13b). El sexo y la etapa de madurez se determinaron por inspección visual:

hembras vírgenes (abdomen triangular) (Fig. 13c), hembras maduras o parchadas (abdomen con margen oval) (Fig. 13d) y hembras ovígeras (Fig. 13e); machos juveniles (abdomen pegado al caparazón) y/o machos maduros (abdomen libre) (Fig. 13f).



Figura 13. Datos biológicos de jaiba café (*C. bellicosus*) tomados en campo. a) peso corporal, b) ancho del caparazón, medida como la distancia entre las puntas de las espinas laterales más largas, c) hembras vírgenes (abdomen triangular), d) hembras maduras o parchadas (abdomen con margen oval), e) hembras ovígeras y f) machos juveniles (abdomen pegado al caparazón) y/o machos maduros (abdomen libre).

6.2.2.3.1 Estructura de tallas

Para este apartado se utilizaron datos mensuales de organismos muestreados durante el periodo 2012-2013 de la captura comercial en 14 sitios de muestreo agrupados en cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora (Fig. 14).

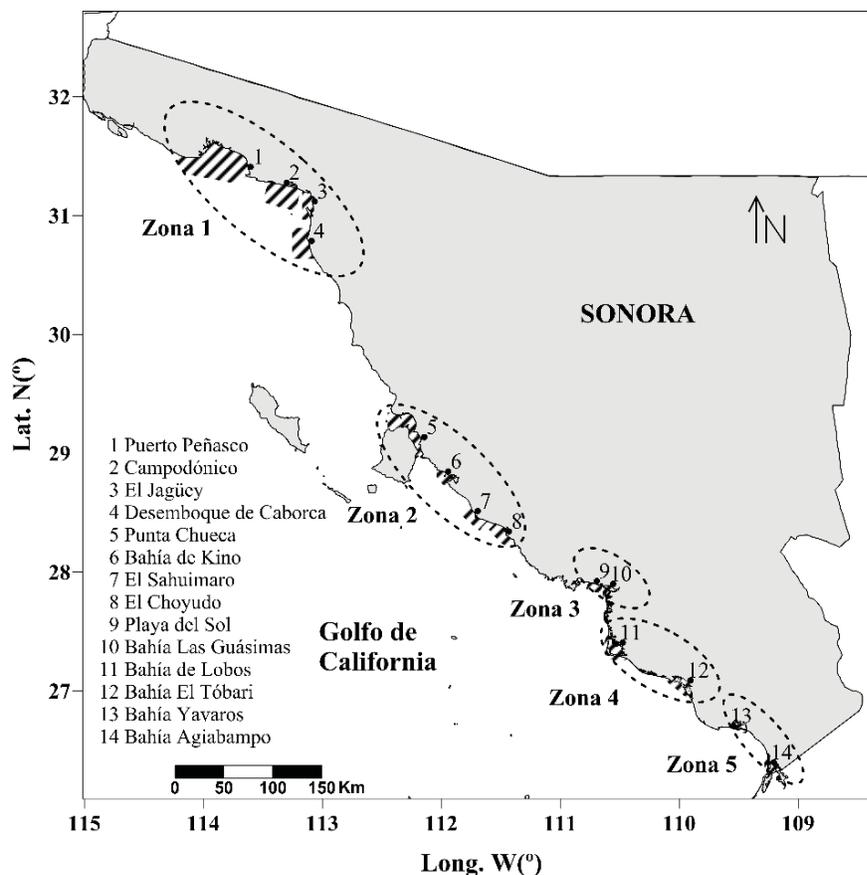


Figura 14. Sitios de muestreo de jaiba café (*C. bellicosus*) agrupados en cinco zonas.

6.2.2.3.2 Proporción de sexos

La proporción de sexo de jaiba café se obtuvo de muestreos mensuales de descargas comerciales y a bordo de embarcaciones artesanales que efectuaron sus actividades, disponibles para 1998-2002 y 2012 (Fig. 13). Los 14 sitios de muestreo agrupados en cuatro zonas a lo largo de la costa de Sonora (Fig. 15).

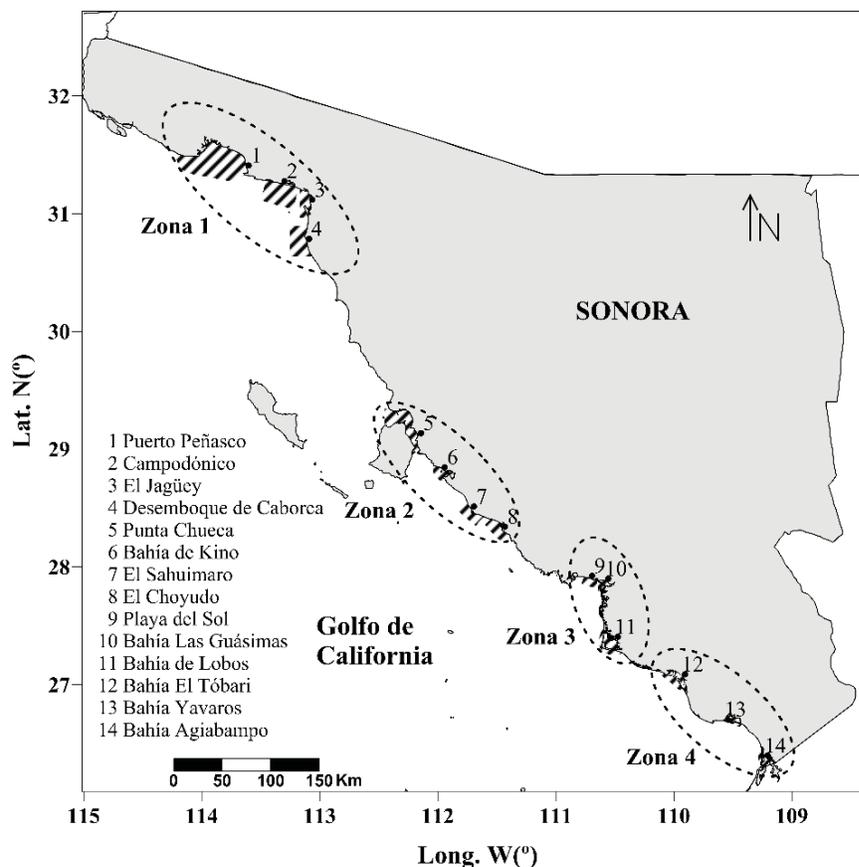


Figura 15. Sitios de muestreo de jaiba café (*C. bellicosus*) agrupados en cuatro zonas consideradas para estimar la proporción de sexos a lo largo de la costa de Sonora.

6.2.2.3.3 Talla de primera madurez (L_{50})

Para estimar la talla de primera madurez (L_{50}) se recolectaron muestras de la captura comercial (Fig.13) realizada en 14 sitios de muestreo, los cuales se agruparon en cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora, durante el periodo 2012-2013 (Fig. 14).

6.2.2.3.4 Fecundidad

Para la obtención de datos de fecundidad se tomaron en cuenta cuatro sitios de muestreo considerados como zonas a lo largo de la costa de Sonora; Puerto Peñasco (Zona 1), Bahía de Kino (Zona 2), Bahía Las Guásimas (Zona 3) y Bahía Yavaros (Zona 4) (Fig. 16). Se recolectaron tres hembras de jaiba café con masa ovígera de diferente talla por zona. Las

jaibas ovígeras se obtuvieron de la pesca que normalmente realiza el pescador, estas fueron enhieladas y transportadas al laboratorio del CRIP-Guaymas, posteriormente preservadas en alcohol al 70% para su siguiente análisis.

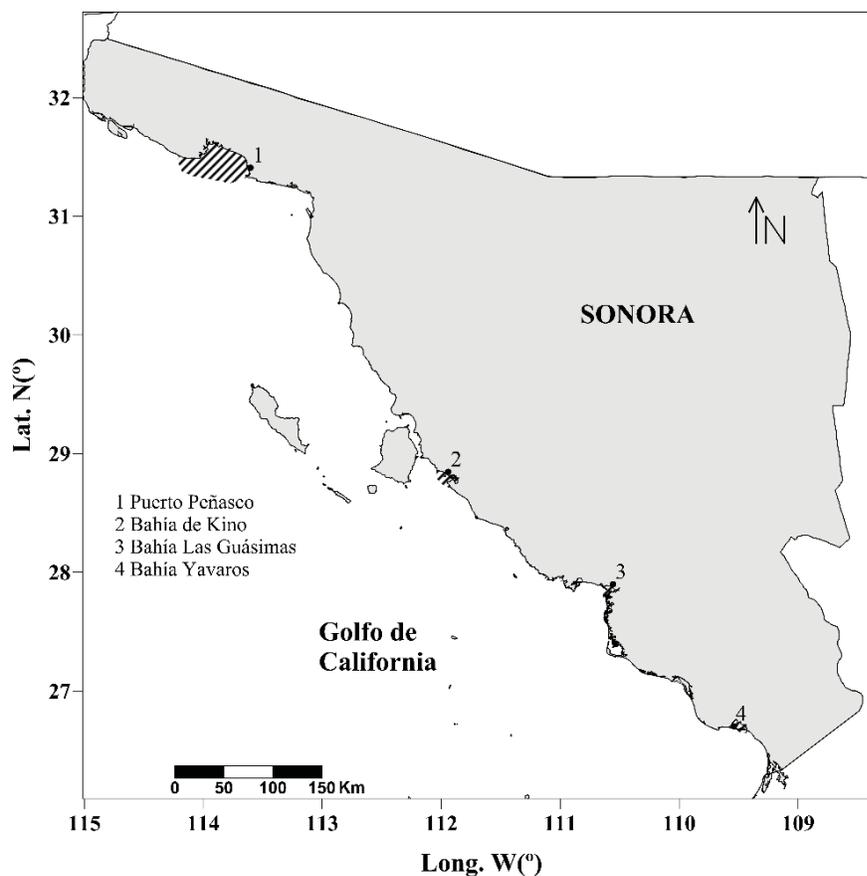


Figura 16. Sitios de muestreo considerados para la toma de datos de fecundidad de jaiba café (*C. bellicosus*) a lo largo de la costa de Sonora.

6.2.2.3.5 Parámetros poblacionales L_{∞} , k , M y Φ'

Para la estimación de los parámetros poblacionales se recolectaron muestras de la captura comercial y a bordo de embarcaciones artesanales (Fig.13) realizada en 14 sitios de muestreo, los cuales se agruparon en cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora, durante el periodo 2012-2014 (Fig. 14).

6.2.2.3.6 Patrón de reclutamiento

Para este apartado se utilizaron datos mensuales de organismos muestreados durante el periodo 2012-2014 (Fig. 13) de la captura comercial y a bordo de embarcaciones en 14 sitios de muestreo agrupados en cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora (Fig. 14).

6.3 Trabajo de laboratorio

6.3.1 Datos para análisis morfométricos

En el laboratorio del CRIP-Guaymas, a los organismos recolectados en campo, se les tomó con un vernier digital (precisión de 0.1 mm) las medidas morfométricas señaladas en la figura 17. Se midieron un total de 473 organismos, de los cuales, 187 fueron hembras y 286 machos. Cabe mencionar que en el caso del abdomen solamente se midió en hembras.

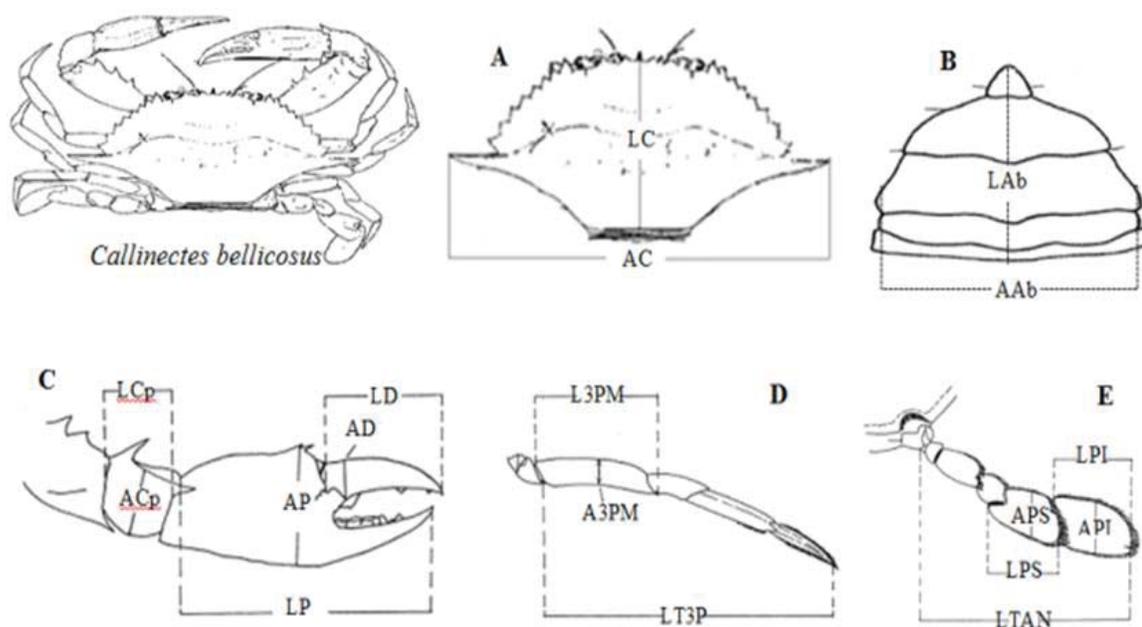


Figura 17. Medidas morfométricas de *C. bellicosus*. Nota de las abreviaciones merísticas: ancho de caparazón (AC), longitud de caparazón (LC), ancho de abdomen (AAb), longitud de abdomen (LAb), ancho del dactilo (AD), longitud del dactilo (LD), ancho del propodus (AP), longitud del propodus (LP), ancho del carpo (ACp), longitud del carpo (LCp), ancho del tercer pereiópodo del merus (A3PM), longitud del tercer pereiópodo de meru (L3PM), longitud total del tercer pereiópodo (LT3P), ancho de la pala inferior (API), longitud de la pala inferior (LPI), ancho de la pala superior (APS), largo de la pala superior (LPS), longitud total del apéndice natatorio (LTAN).

6.3.2 Datos para análisis genético

6.3.2.1 Extracción de ADN

El ADN se extrajo utilizando un Kit comercial QIAamp DNA Mini Kit (Quiagen, No. de Cat. 51306) según las especificaciones del fabricante. El ADN extraído fue visualizado por medio de electroforesis en geles de agarosa al 2% y teñidos con RedGel a 5x (Invitrogen, No. de Cat. 41002).

6.3.2.2 Amplificación de microsatélites

Se amplificaron 7 *loci* microsatélites específicos descritos previamente para *C. bellicosus* (Munguía-Vega *et al.*, 2010b) y 6 loci adicionales aislados empleando la misma metodología (Munguia-Vega *et al.* datos no publicados) descritos en la tabla II.

Todos los *loci* microsatélites fueron sintetizados con la secuencia del oligo M13 para ser utilizados con oligos M13 fluorescentes de manera universal y económica (6-FAM, VIC, NED y PET) (Schuelke, 2000). La reacción en cadena de polimerasa (PCR por sus siglas en inglés) se realizó con PuRe Taq Ready-To-Go PCR Beads (GE Healthcare, No. de Cat. 27-9559-01) en reacciones de 12.5 μ L, siguiendo las especificaciones del proveedor y las concentraciones de oligos que se mencionan a continuación. Para los *loci* *Cabe55*, *Cabe80* y *Cabe86* se utilizaron concentraciones de reactivos para un volumen de 15 μ L: 50 ng de ADN genómico, 1x buffer, 0.2 mM de cada dNTP, 1.5 mM $MgCl_2$, 0.2 μ M del oligo forward, 0.2 μ M del oligo reverse, 0.2 μ M del oligo M13 etiquetado con (FAM, VIC, NED o PET), 0.2% de BSA (Bovine Serum Albumin) y 0.5 U Taq DNA polymerase (Invitrogen, No. de Cat. 11 435 094 001). Fue amplificado con un protocolo de PCR touchdown, el cual consistió en desnaturalización a 94 °C por 5 min, 15 ciclos de 94 °C por 30 s, alineamiento de 65-50 °C por 30 s (disminuye 1 °C cada ciclo), 72 °C por 30 s de extensión, y una extensión final de 72 °C por 5 min (Munguía-Vega *et al.*, 2010b).

Mediante el método de POOLPLEX, los productos de PCR fueron mezclados de acuerdo al tamaño de fragmentos y el marcador con fluorescencia (6-FAM, VIC, NED o PET), empleando la escalera LIZ 500 como referenica. Posteriormente, la mayoría de las muestras

se enviaron a análisis de fragmentos en un secuenciador Applied Biosystem 3730XL DNA Analyzer en Macrogen Inc. Seúl, Corea, y otra partida de muestras al secuenciador Applied Biosystem 3730XL DNA Analyzer de la University of Arizona Genetics Core (UAGC).

Tabla II. Microsatélites utilizados en el presente estudio, diseñados para *C. bellicosus* (Munguía-Vega *et al.*, 2010b). Incluye, nombre del *loci* y número de acceso al GenBank, motivo de repetición, secuencia del oligo F y R, tamaño esperado, rango observado y número de alelos (NA).

<i>Loci</i> GenBank	Motivo de repetición	Secuencia de oligo F y R	Tamaño esperado (pb)	Rango observado (pb)	N_A
<i>Cabe30</i> GU338217	(CA) ₁₉	F: AACGCAGCAGGATAATACCG R: CATTCAGCTTGCGTGAGTG	179	157–169	6
<i>Cabe45B</i> GU338220	(CA) ₉	F: CAGCAGCAGCGGTAGTAGTG R: GCTAGCCTTCGTTCAACAAGC	178	176–178	2
<i>Cabe55</i> GU338221	(GT) ₁₁	F: GATTCTCATCATCTATATGTATGTATG R: TCCACCTCAAGGGACTCA	194	196–198	2
<i>Cabe78</i> GU338222	(GA) ₃₃	F: TCCTCTTTCTCTCTTCACGA R: AGTAACGCTACCACGCCAAC	182	149–205	21
<i>Cabe80B</i> GU338223	(GTT) ₁₈	F: TGGTTGGGAAATGTGATCTG R: TGAGGGTGAATAATTTACAGAAAAGA	179	156–222	17
<i>Cabe2</i> GU338224	(GTAT) ₉ (GT) ₃ (GTAT) ₁₆	F: GAGTCTCTTTCTCTCTCTGTGTGTATG R: TGATAGAAGGTCGAAATTCAAATG	263	191–203	5
<i>Cabe73</i> GU338225	(GCCT) ₃ (GTCT) ₁₀	F: TGGCAAGATACTTCATGATTCC R: CTGGCTAAGGGCAACAAAAA	266	239–305	13
<i>Cabe29</i> XXX	(ACTG) ₆	F: GCAGTTTGTTTCTTCTGGGTGTC R: GGGATATACTGCCAGCCAAA	271	172–198	6
<i>Cabe59</i> XXX	(AAAG) ₁₀	F: TACCTCAGTGGTGGTGTGGA R: CCAATGAACCTTGTGTCTGTG	273	154–183	12
<i>Cabe72</i> XXX	(AACCT) ₄	F: CCTGTCCCTCCTCTCTTCCT R: AGTCGCTCGGAACAGAACCT	439	199–238	2
<i>Cabe86</i> XXX	(AAGG) ₅	F: ATGGAGGAGAAGAGGGAGGA R: GAAACACTCGCTTAGGGCTTT	310	198–200	2
<i>Cabe87</i> XXX	(AAAT) ₅	F: CCTGACTTTTCGGCTAACTCG R: CGCTGACCAAGAAGTGAGTG	367	153–273	4
<i>Cabe7</i> XXX	(AACCT) ₄	F: CCACTGTCACCACCACCATA R: TTTTCTCCCCTTGTCAG	211	209–223	5

6.3.2.3 Genotipificación

Los genotipos de todas las muestras se obtuvieron con ayuda del programa GeneMarker Versión 2.6.0 (SoftGenetics). El tamaño de los alelos fue asignado utilizando el programa macro para Excel, FLEXIBIN (Amos *et al.*, 2007).

6.3.3 Datos para análisis de fecundidad

De cada jaiba se obtuvo el peso total con una balanza analítica y la talla (ancho de caparazón (AC) con un vernier de 0.1 mm de precisión.

Para el conteo de huevecillos, a cada hembra se le desprendió la masa ovígera y se le registró el peso. Del peso total de la masa ovígera se tomaron tres submuestras de 0.03 g cada una. Cada submuestra se colocó en solución de Gilson para posteriormente realizar el conteo de huevecillos en un microscopio estereoscopio. El conteo se hizo con un contador Veedor-Root y se obtuvo el promedio de las tres submuestras mismo que se extrapoló al peso total de la masa ovígera para calcular el total respectivo.

6.4 Análisis de los datos

6.4.1 Variables ambientales

Con los datos del sensor MODIS-AQUA se obtuvo el promedio mensual de mayo a agosto de la temperatura superficial del mar de cuatro zonas a lo largo de la costa de Sonora. En esos meses es cuando ocurre el desove de la jaiba café (DOF, 2012).

La TSM promedio mensual desde enero 1983 hasta diciembre de 2013 se obtuvo del Comprehensive Oceanic and Atmospheric Data Set of NOAA-CIRES Climate Diagnostics Center. La interpolación se genera semanalmente para cuadrantes de un grado de latitud-longitud (Reynolds *et al.*, 2002). Se seleccionaron tres áreas de estudio: Zona 1 (31.5 °N 113.5 °O), Zona 2 (27.5 °N 110.5 °O), y la Zona 3 (26.5 °N 109.5 °O). Se comparó el promedio de todo el período para cada zona, así como las variaciones anuales entre las tres zonas promediando la TSM de cada año. Para comparar la temperatura media entre las zonas, se utilizó la prueba de Fisher, al nivel de significación del 95%. Cuando se encontraron diferencias significativas, se utilizó la prueba de Tukey.

6.4.2 Análisis de datos morfométricos

Se llevó a cabo una serie de análisis para identificar si existen diferencias morfométricas entre poblaciones de jaiba café en los 10 sitios de muestreo a lo largo de la costa de Sonora

(Fig. 11). Se decidió utilizar la prueba del ANOVA anidado o jerárquico como análisis, debido a que se consideraron tres variables nominales en los datos obtenidos ya que estos cumplían con los requisitos de la prueba (independencia entre los residuales y distribución normal). Los datos y variables se ajustaron al siguiente modelo estadístico (Zar, 1996).

$$Y_{ijhk} = \mu + \rho_i + \beta_{(i)j} + q_{(ij)h} + \varepsilon_{(ijh)k} \quad (1)$$

donde:

$i = 1, \dots, a$ corresponde al número de niveles del primer factor.

$j = 1, \dots, b$ corresponde al número de niveles del segundo factor en cada nivel del primer factor.

$h = 1, \dots, c$ corresponde al número de niveles del tercer factor para cada nivel del segundo factor en cada nivel del primer factor.

$k = 1, \dots, n$ corresponde al número de réplicas por combinación i, j, h .

μ = gran media.

ρ = diferencia entre la media del i -ésimo nivel del primer factor y la gran media.

$\beta_{(i)j}$ = diferencia entre la media del j -ésimo nivel del segundo factor anidado dentro del i -ésimo nivel del primer factor y la gran media.

$q_{(ij)h}$ = diferencia entre la media del h -ésimo nivel del tercer factor anidado dentro del j -ésimo nivel del segundo factor anidado dentro i -ésimo nivel del primer factor y la gran media.

$\varepsilon_{(ijh)k}$ = error de la muestra.

El primer nivel se conforma por 10 sitios de muestreo: Puerto Peñasco, El Jagüey, Desemboque de Caborca, Bahía de Kino, Sahuimaro, Bahía Las Guásimas, Bahía de Lobos, Bahía El Tóbari, Bahía Yavaros y Bahía Agiabampo. El segundo nivel está conformado por el sexo de los organismos; hembras (H) y machos (M). El tercer nivel se conforma de 6 razones morfométricas:

- Longitud del d ctilo/ancho del d ctilo (LD/AD)
- Longitud del propodus/ancho del propodus (LP/AP)
- Longitud del carpo/ancho del carpo (Lcp/Acp)
- Longitud del tercer perei podo del meru/ancho del tercer perei podo del meru (L3PM/A3PM)
- Longitud de la pala inferior/ancho de la pala inferior (LPI/API)
- Longitud de la pala superior/ancho de la pala superior (LPS/APS)

El 4to nivel corresponde al error de la muestra y se utilizan los valores resultantes de las razones calculadas como se muestran en el tercer nivel del ANOVA anidado. En Microsoft Excel (2013), se introdujeron todas las variables y las f rmulas para obtener una tabla con los resultados del ANOVA anidado.

Posteriormente se realiz  un an lisis de covarianza por sexo y para cada raz n morfom trica tomando en cuenta los 10 sitios de muestreo. Debido a que ambos an lisis mostraron diferencias significativas entre los sitios de muestreo se prosigui  con un an lisis de cl ster restringido. Tanto para el an lisis de covarianza como para el de cl ster, se organizaron las matrices de datos en Microsoft Excel 2013 y se realizaron los an lisis correspondientes con el software PAST ( ltima versi n disponible en l nea).

6.4.3 An lisis de datos gen ticos

6.4.3.1 Diversidad gen tica

Se estimaron los niveles de diversidad gen tica por loci y poblaci n de muestreo. Se estim  el n mero de alelos por locus (N_A), n mero de alelos efectivos (N_E), Alelos privados (A_P), heterocigosidad observada (H_O) y heterocigosidad esperada (H_E), As  como tambi n, se estimaron las desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg con ayuda del programa GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012). Los valores de p fueron ajustados ($\alpha = 0.05$) utilizando una prueba secuencial de Bonferroni para comparaciones m ltiples.

6.4.3.2 Estructura genética poblacional

6.4.3.2.1 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)

Se calculó la diferenciación genética observada dentro y entre poblaciones con ayuda de un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) bajo el modelo de alelos infinitos y 999 permutaciones, implementado en GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012).

6.4.3.2.2 Análisis de parentesco promedio por población (*RELATEDNESS*)

Se estimó el parentesco promedio (*RELATEDNESS*) para cada una de las poblaciones a partir de matrices pareadas de cada muestra, utilizando la frecuencia alélica de acuerdo al estimador promedio (r) descrito por Queller y Goodnight (1989) e implementado en GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012). El cálculo se realizó con 9999 permutaciones para evaluar la significancia y con 10,000 bootstraps para establecer intervalos de confianza al 95% alrededor de los valores del estimador (r).

6.4.3.2.3 Índice de fijación de Wright (*Fst*)

Se calcularon los valores pareados de *Fst* que mide el grado actual de la diferenciación genética entre poblaciones a partir de las frecuencias alélicas. De manera general, la interpretación de los valores de *Fst* iguales a cero significan homogeneidad genética, mientras que valores significativamente mayores que cero indican diferenciación genética poblacional. El cálculo se realizó en el programa GenAlEx 6.5 (Peakall y Smouse, 2012), para evaluar el nivel de significancia se utilizaron 9999 permutaciones.

6.4.3.2.4 Tasas recientes de migración dirigida (BAYESASS)

Se estimaron tasas de migración reciente entre las poblaciones utilizando Cadena de Markov Monte Carlo (MCMC) en un estimador bayesiano implementado en el programa BAYESASS 3.0.3. (Wilson y Rannala, 2003). Los parámetros fueron un periodo de calentamiento o burn-in (son los primeros datos desechados con la finalidad de que las cadenas comiencen a estabilizarse o bien a converger) de 1,000,000 de pasos, de un total de 10,000,000 de iteraciones y una frecuencia de muestreo cada 1,000 iteraciones. El modelo de

mezcla para las MCMC utilizó parámetros continuos como frecuencia alélica, coeficiente de endogamia y tasas de migración ($-a$, $-f$ y $-m$), el valor de cada parámetro fue de 50, 60 y 80, hasta que las cadenas se mezclaran bien lo cual ocurre cuando la tasa de aceptación para cada uno de los parámetros este entre 20% y 60% (Wilson y Rannala, 2003).

6.4.3.2.5 Detección de migrantes de primera generación (GENECLASS2)

Para probar evidencia de flujo de genes reciente y el papel de cada población como una fuente o sumidero de las larvas, los migrantes de primera generación fueron identificados en base a las frecuencias de alelos con un método bayesiano (Rannala y Mountain, 1997) implementado en GENECLASS2 (Piry *et al.*, 2004). Se utilizó el cálculo de probabilidad $L = L_{\text{home}}/L_{\text{max}}$, que es la relación de la probabilidad calculada a partir de la población en la que se tomaron muestras del individuo (L_{home}) entre el valor de probabilidad más alto entre todas las muestras de población, incluida la población en la que se tomaron muestras del individuo (L_{max}) y probabilidades calculadas con una prueba Monte Carlo con un valor de $\alpha = 0.01$ y 10,000 simulaciones (Paetkau *et al.*, 2004). Los individuos con una probabilidad menor o igual a 0.01 fueron excluidos como residentes.

6.4.4 Dinámica poblacional

6.4.4.1 Estructura de tallas

A partir de las mediciones de ancho de caparazón (AC) de los organismos muestreados mensualmente durante el periodo 2012-2013 de la captura comercial, se obtuvieron las distribuciones de frecuencia de talla para machos y hembras en estadio maduro e inmaduro para 14 campos agrupados en cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora.

6.4.4.2 Proporción de sexos

Se estimó la proporción mensual y estacional hembras/machos (H/M) por zona. En los meses sin datos, la proporción H/M se obtuvo por interpolación de valores contiguos; cuando faltaban dos datos, el primero se estimó con la tasa de cambio promedio de tres meses

consecutivos y el segundo por interpolación lineal (Izar, 1998). Con el cuadro completo de la proporción H/M por mes y zona, se realizaron análisis posteriores.

Las diferencias de H/M entre años se probaron por tabla de contingencia con la prueba χ^2 y entre zonas con el test de Kruskal-Wallis y comparaciones Mann-Whitney *a posteriori* (Zar, 1999).

Se construyó un dendrograma de similitud de H/M por zona utilizando la distancia euclidiana (Elmore y Richman, 2001). Estos análisis se realizaron en el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001).

6.4.4.3 Talla de primera madurez sexual (L_{50})

La fase de madurez a partir de la inspección visual (Fig. 13) fue comparada con los datos de talla para estimar la longitud de primera madurez sexual (L_{50}). Esta variable se define como el valor de talla a la cual 50% de los individuos muestreados se encuentran maduros o han tenido alguna puesta. No se debe confundir con la talla o longitud a la cual un individuo puede encontrarse maduro ya que ésta regularmente es muy inferior a L_{50} .

La estimación se realizó obteniendo el porcentaje de individuos maduros por clase de tallas de 10 mm y posteriormente ajustando el siguiente modelo logístico a los datos observados:

$$P_i = \frac{1}{1 + \exp^{-r(L_i - L_{50})}} \quad (2)$$

donde p_i es la proporción de individuos maduros/total de un tamaño dado, r es la pendiente, L_i es la longitud total en mm y L_{50} es la longitud que corresponde a 50% de los individuos maduros.

La función logística se ajustó minimizando el valor negativo de la ración de probabilidad logarítmica usando una función binomial (Brouwer y Griffiths, 2005):

$$-L = -\sum_{i=1}^n \left[m_i \ln \left(\frac{p_i}{1-p_i} \right) + n_i \ln(1-p_i) + \ln \left(\frac{n_i}{m_i} \right) \right] \quad (3)$$

donde p_i es la proporción de madurez de los individuos en clase de tamaño i , n_i es el número de individuos en clase de tamaño i y m_i es el número de individuos maduros de tamaño de la clase i .

Se estimaron los intervalos de confianza de la talla de primera madurez con base en los perfiles de verosimilitud y la distribución χ^2 (Venzon y Moolgavkar, 1988). El intervalo de confianza fue definido como todos los valores de θ que satisfacen la siguiente desigualdad:

$$2(L(Y|\theta) - L(Y|\theta_{best})) < \chi_{1, 1-\alpha}^2 \quad (4)$$

donde $L(Y|\theta_{best})$ es la log verosimilitud negativa del valor más probable de θ y $\chi_{1, 1-\alpha}^2$ es el valor de χ^2 con un grado de libertad al nivel de confianza $1-\alpha$. El intervalo de 95 de confianza para θ abarca todos los valores de θ que son dos veces la diferencia entre la verosimilitud negativa de θ y la verosimilitud negativa de la mejor estimación de θ que sea menor a 3.84 (Haddon, 2001).

Se estimó el perfil de similitud para θ_i que genera una verosimilitud negativa igual a la máxima verosimilitud negativa ($L(Y|\theta_{best})$) menos la mitad del valor requerido de χ^2 ($3.84/2$). El estimador es:

$$L(Y|\theta) = L(Y|\theta_{best}) - \frac{\chi_{1, 1-\alpha}^2}{2} \quad (5)$$

6.4.4.4 Fecundidad

La fecundidad fue estimada mediante el método gravimétrico (Laevastu, 1971; Tresierra y Culquichicón, 1993; 1995), con la siguiente ecuación;

$$F = n G/g \quad (6)$$

en donde, n es el número de huevos en la muestra; G es el peso de todos los huevos; y g es el peso de la muestra (0.03 g). También se obtuvo la relación del ancho de caparazón (AC) contra el peso de la masa ovígera y número de huevos.

Para ver posibles diferencias significativas entre zonas, se estandarizaron los datos dividiendo el número promedio de huevos entre el peso de la masa ovígera. Posteriormente se obtuvo el número promedio de las tres tallas muestreadas por zona y se aplicó el test de Kruskal-Wallis en el programa PAST.

6.4.4.5 Parámetros poblacionales L_{∞} , k , M y Φ .

Los parámetros de crecimiento del modelo de von Bertalanffy se estimaron utilizando distribuciones de tallas para el periodo 2012-2014. El modelo de von Bertalanffy es (Pauly, 1980):

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (7)$$

en donde L_t = longitud a la edad t (años), L_{∞} = longitud asintótica (mm), k = coeficiente de crecimiento (/año), t_0 = edad teórica para longitud = 0.

La tasa de mortalidad natural (M) es un parámetro de gran importancia en la dinámica poblacional y se considera un parámetro crítico en el estudio de la dinámica de poblaciones explotadas. Existen varios métodos de la estimación de la tasa instantánea de mortalidad natural (M) desarrollados por diversos autores. En este caso, se utilizó el método de Pauly (1980) quien establece una relación múltiple entre los parámetros de crecimiento de la VBGF y la temperatura media de las aguas en que se encuentre la población, y la ecuación es la siguiente:

$$\log_{10} M = -0.0066 - 0.079 \log_{10} L_{\infty} + 0.6543 \log_{10} k + 0.4634 \log_{10} T^{\circ}\text{C} \quad (8)$$

La estimación se realizó en el programa de cálculo FISAT II. Para ver posibles diferencias significativa entre zonas, se aplicó el test de Kruskal-Wallis en el programa PAST.

Con el fin de comparar la eficiencia del crecimiento individual de las jaibas en cada zona, se estimó el índice Φ' (phi prima) (Munro y Pauly, 1983):

$$\Phi' = \text{Log}_{10}(k) + 2 \text{Log}_{10}(L_{\infty}) \quad (9)$$

6.4.4.6 Patrón de reclutamiento

La estimación se realizó utilizando el método de ELEFAN II (Electronic Length Frequency II) contenida en FISAT II, que proyecta las muestras de frecuencia de talla presente en las capturas, utilizando para ello los estimados de los parámetros de crecimiento L_{∞} y k , con base en un tiempo relativo de un año, es decir tomando $t_0 = 0$ (Pauly, 1986).

6.4.5 Modelo dinámico

Se desarrollaron modelos dinámicos de biomasa (Schaefer, 1954) para cada una de las siete poblaciones (sitios de muestreo). Para desarrollar los modelos se utilizaron los registros oficiales de captura de jaiba café registrados en cinco oficinas de pesca establecidas a lo largo de la costa del estado de Sonora. En el caso particular de las poblaciones de Desemboque de Caborca y El Sahuimaro, sus capturas se obtuvieron en base a los permisos de pesca de jaiba café (*C. bellicosus*) obteniendo así, un porcentaje de la captura total registrada en la oficina de pesca que le corresponde. En este caso, la oficina de pesca para la población de Desemboque de Caborca es Puerto Peñasco y para la población de El Sahuimaro es Bahía de Kino.

En el presente trabajo se asumió que la captura de jaiba café en las cuatro poblaciones más norteñas es de 100% y que hacia el sur disminuye al 98, 96 y 94%.

Ante la falta de series anuales confiables de esfuerzo de pesca por zona se optó por estimarlo de la siguiente manera. Con datos de CPUE observada en el campo se estimó el esfuerzo que debió ser ejercido para generar la captura registrada como $f = C/CPUE$. Para cada año de la

serie de captura se obtuvo una CPUE promedio de 30 valores generados al azar de una distribución Normal con media y varianza estimadas con la CPUE de cada zona.

Tomando en cuenta que los artes de pesca varían de norte a sur, se estimó el esfuerzo efectivo de pesca considerando al esfuerzo en la zona más norteña como estándar. Para la estandarización se estimó el poder relativo de pesca (PRP) como $PRP_i = CPUE_i/CPUE_e$ en donde $CPUE_i$ es la captura por unidad de esfuerzo promedio de cada zona, y $CPUE_e$ es la captura por unidad de esfuerzo estándar. El esfuerzo estandarizado representa el número de trampas caladas por temporada/año.

Para la evaluación del stock de jaiba café (*C. bellicosus*) se utilizó el modelo dinámico de biomasa de Schaefer (1954) para cada una de las siete poblaciones:

$$B_{t+1} = \left[B_t + rB_t \left(1 - \frac{B_t}{K} \right) - C_t \right] \quad (10)$$

Para las siete poblaciones se consideró que el coeficiente de capturabilidad (q) depende de la biomasa (MacCall, 1975):

$$q = \alpha B^\beta \quad (11)$$

en donde:

B_t = biomasa (toneladas) de jaiba café en el año t (B_0 = biomasa inicial)

r = tasa intrínseca de crecimiento poblacional en base anual

α, β = parámetros del sub-modelo para q variable

K = capacidad de soporte (toneladas)

C_t = captura (toneladas) en el año t

Los valores semillas de los parámetros r , B_0 y K para cada una de las poblaciones se estimaron mediante el método de Martell y Froese (2012) utilizando datos oficiales de captura

comercial (t) de 1986-2014 y estimaciones de la resiliencia de las poblaciones de jaiba, consideradas como siete stocks. Se asumió que en 1986 la biomasa de los siete stocks estaban entre 75-100 % de sus capacidades de soporte (K), y en 2014 entre 60-85 % de K (Martell y Froese, 2012). En todos los casos r varió entre 0.2/año y 1.8/año.

Al modelo dinámico de Schaefer se agregaron dos parámetros formando así el siguiente modelo general:

$$B_{t+1} = \left[B_t + rB_t \left(1 - \frac{B_t}{K} \right) - C_t - E + I \right] \quad (12)$$

en donde E e I representan, respectivamente, las tasas anuales netas de emigración desde e inmigración hacia.

El modelo para determinar el tamaño total T de la metapoblación conformada por n poblaciones, integra para cada periodo de tiempo, el tamaño de cada población i :

$$B_{T,t+1} = \sum_n^i \left[B_{t,i} + r_i B_{t,i} \left(1 - \frac{B_{t,i}}{K_i} \right) - C_{t,i} - E_i + I_i \right] \quad (13)$$

Estos últimos dos parámetros se obtuvieron con base en análisis genéticos y utilizando el programa GENECLAS2 (detección de migrantes de primera generación).

Para ajustar los modelos a los datos de captura y esfuerzo, para cada año t se comparó la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) observada contra la estimada:

$$CPUE_{obs_t} = C_t / f_t \quad (14)$$

$$CPUE_{esp_t} = q_t B_{0t} \quad (15)$$

en donde q_t es el coeficiente de capturabilidad en el año t , que se define como la proporción de la biomasa disponible que es capturada en cada unidad de esfuerzo (en nuestro caso, en

cada trampa/faena de pesca). En la función objetivo (S) para el ajuste se consideró error multiplicativo con estructura lognormal en la varianza de la serie de CPUE observada (Ratkowsky, 1989; Hilborn y Mangel, 1997):

$$S = \text{Mín} \sum_{t=1986}^{2014} [(\ln \text{CPUE}_{\text{obs}_t} - \ln \text{CPUE}_{\text{est}_t})^2] \quad (16)$$

Los modelos se ajustaron por el método de máxima verosimilitud (Hilborn y Mangel, 1997); la verosimilitud se estimó como sigue (Punt y Hilborn, 2001):

$$LL = e^{\frac{-\sum [\ln(\text{CPUE}_{\text{obs}_t}) - \ln(\text{CPUE}_{\text{est}_t})]^2}{2\sigma^2}} \quad (17)$$

en donde σ es la desviación estándar del logaritmo natural de las CPUE.

6.4.6 Escenarios de manejo

Para el análisis de escenarios, se utilizó el modelo parametrizado con flujo (tasas anuales de migración), con los siguientes escenarios;

- Suponiendo captura constante representada por la captura por zona que genera K/2 en 2024.
- Suponiendo incremento anual del 30% en la captura con respecto al año anterior, del 2025 al 2035, para una zona en particular y en el resto de las zonas la captura constante en el RMS.

7. RESULTADOS

7.1 Variabilidad ambiental

Las zonas 3 y 4 fueron mayores tanto en la SH como SP; la TSM aumentó de norte a sur. En general, la TSM y SH fueron mayores en las zonas 3 y 4 (Tabla III).

El promedio de la TSM (1983-2013) fue significativamente diferente ($F_{(2, 2373)} = 215.4, p < 0.05$) entre las tres zonas. La TSM disminuyó, al igual que la variabilidad interanual, desde el sur a la zona norte (Fig. 18). La TSM mensual media para todos los años presentó claras variaciones estacionales (Fig. 19). Las temperaturas más bajas se presentaron en febrero y las temperaturas más altas en agosto-septiembre. La TSM promedio de las tres regiones difieren significativamente para todas las estaciones ($F_{(6, 2364)} = 54.28, p < 0.05$).

Tabla III. Variabilidad ambiental en cuatro zonas a lo largo de la costa de Sonora.

Zona	TSM (°C)	SP (km ²)	SH (km ²)*
1	27.04	147.73	15.89
2	28.00	121.25	2.53
3	28.46	268.98	354.56
4	29.03	29.03	342.30

SP = superficie de pesca, TSM = temperatura superficial del mar costera, y SH = superficie de humedales. Referencias: Ayala *et al.*, 1980; 1990; Beman y Christopher, 2006; Canchola, 2009; Cruz y Ortega, 1991; Guzmán, 1993; Ortega *et al.*, 1988; Ortega y Vázquez, 1989.

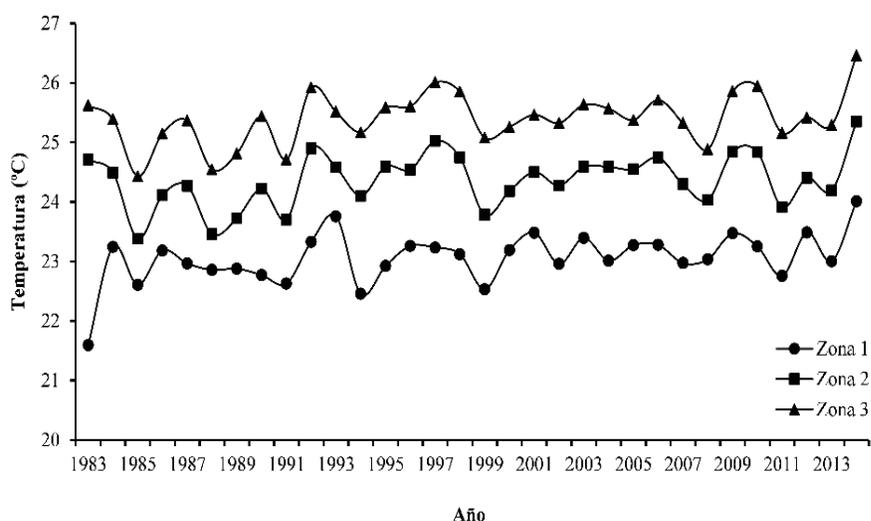


Figura 18. Variabilidad anual de la temperatura superficial del mar (TSM) de 1983 a 2013 en tres zonas a lo largo de la costa de Sonora.

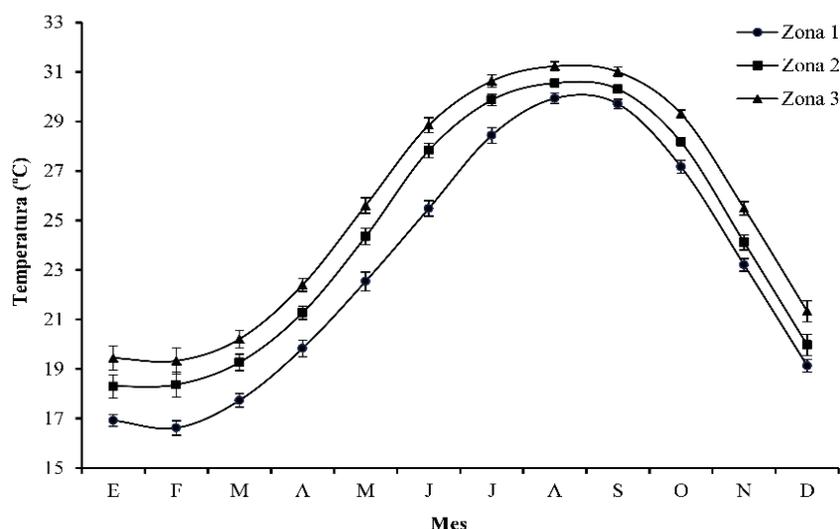


Figura 19. Promedio mensual de la temperatura superficial del mar (TSM) de 1983 a 2013 en tres zonas a lo largo de la costa de Sonora. Las barras representan el error estándar.

7.2 Análisis de datos morfométricos

Tanto el ANOVA anidado con una $F_{\text{Crítica}} = 3.02$ y una $F_{\text{Calculada}} = 69.50$ (Tabla IV) como el análisis de covarianza mostraron diferencias significativas entre los campos pesqueros. El ANOVA anidado engloba tres variables nominales y los errores de las razones morfométricas con lo cual genera un resultado. En cuanto al análisis de covarianza toma en cuenta también los 10 campos pesqueros, pero se hace un cálculo individual por sexo y para cada razón morfométrica.

Tabla IV. Resultados del ANOVA anidado utilizando razones morfométricas de jaiba café *C. bellicosus* extraídas en 10 campos pesqueros del litoral de Sonora.

Fuente	SS	MS	GL	F	$F_{\text{Crítica}}$	p
Sitio	11.801	1.311	9.000	69.508	3.020	0.000
Sexo	0.189	0.019	10.000	0.007	1.927	1.000
Razón	262.628	2.626	100.000	3581.107	1.243	0.000
Error	190.002	0.001	259080.000			

En las tablas V y VI se reportan los resultados obtenidos en cada análisis de covarianza para hembras y machos respectivamente. Se puede observar que en hembras la igualdad de medias indica diferencia significativa en las siete razones morfométricas y el resultado de homogeneidad de pendientes indica diferencia significativa para las razones LP/AP, Lcp/Acp, Lap/Aap. En machos, el ANCOVA indicó diferencia significativa en 5 de las 6 razones morfométricas, y la homogeneidad de pendientes en 2 de las 6 razones.

Tabla V. Resultados del análisis de covarianza para hembras de jaiba café *C. bellicosus* extraídas en 10 campos pesqueros del litoral de Sonora.

Razón	F _{Crítica}	F _{calculada}	p	Homogeneidad de pendientes	
				F _{calculada}	p
LD/AD	1.935	9.130	3.22E-11	0.686	0.720
LP/AP	1.934	3.756	0.0002466	2.949	0.003
Lcp/Acp	1.934	7.196	7.41E-09	2.925	0.003
L3PM/A3PM	1.933	3.671	0.0003127	0.713	0.696
LPI/API	1.934	12.96	1.13E-15	1.292	0.244
LPS/APS	1.934	2.764	0.004778	0.977	0.460
Lap/Aap	1.968	8.750	3.87E-09	2.809	0.007

Tabla VI. Resultados del análisis de covarianza para machos de jaiba café *C. bellicosus* extraídas en 10 campos pesqueros del litoral de Sonora.

Razón	F _{Crítica}	F _{calculada}	p	Homogeneidad de pendientes	
				F _{calculada}	p
LD/AD	1.918	6.360	4.19E-08	1.566	0.126
LP/AP	1.918	5.866	9.84E-14	2.919	0.003
Lcp/Acp	1.918	10.500	1.56E-06	1.329	0.222
L3PM/A3PM	1.918	5.242	0.07612	2.878	0.003
LPI/API	1.918	1.762	2.06E-07	1.256	0.262
LPS/APS	1.918	2.954	0.002371	2.469	0.010

Con base en el resultado del análisis de clúster se decidió agrupar los campos pesqueros en cuatro zonas: Puerto Peñasco, El Jagüey y Desemboque de Caborca (Zona 1) ubicada al

norte. Bahía de Kino y Sahuimaro (Zona 2) ubicada en el centro-norte. Guásimas y Bahía de Lobos (Zona 3) ubicada en el centro-sur. Bahía El Tóbari, Bahía Yavaros y Bahía Agiabampo (Zona 4) ubicada al sur de Sonora (Fig. 20, 21).

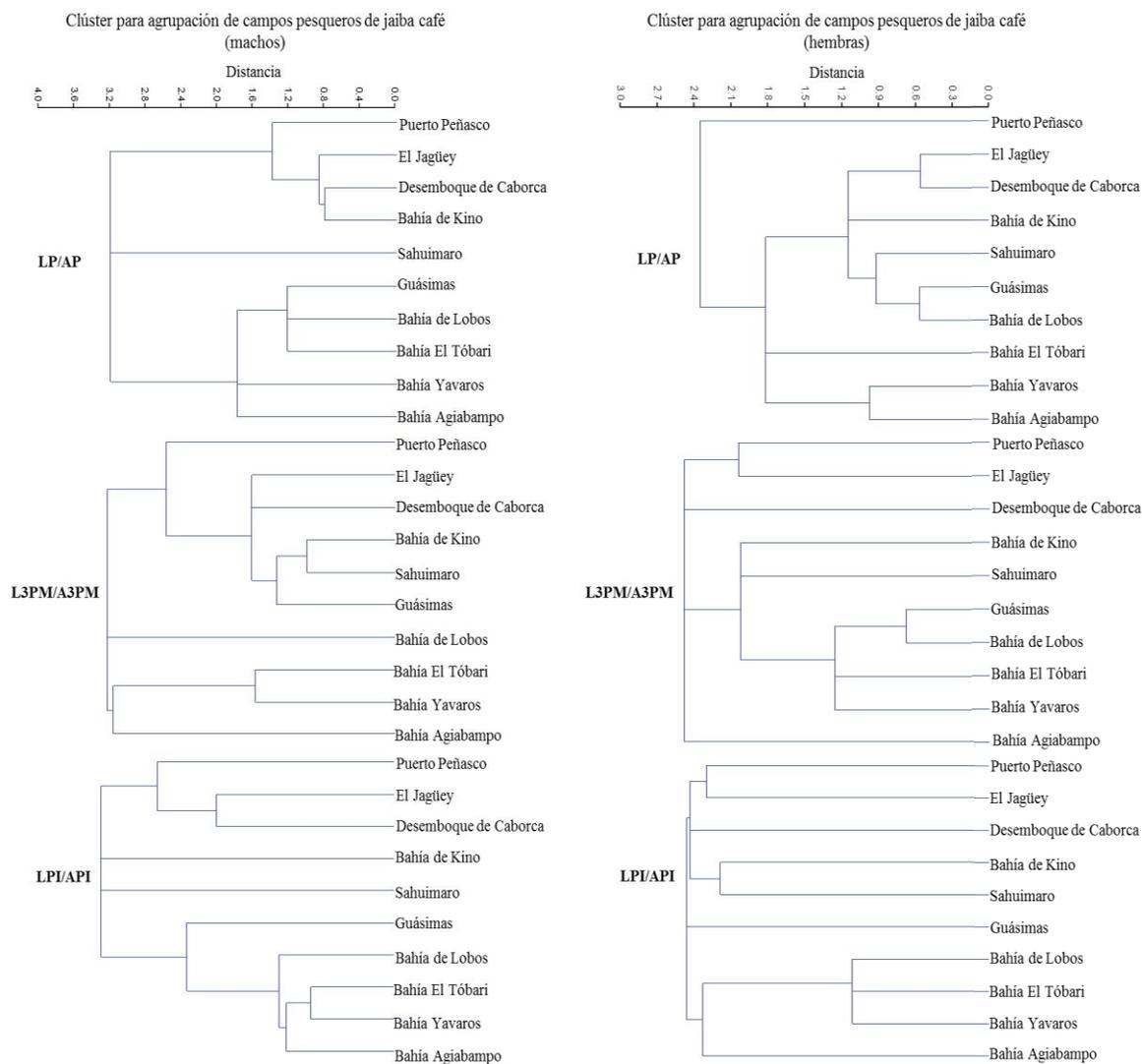


Figura 20. Agrupación de campos pesqueros por el análisis de Clúster.

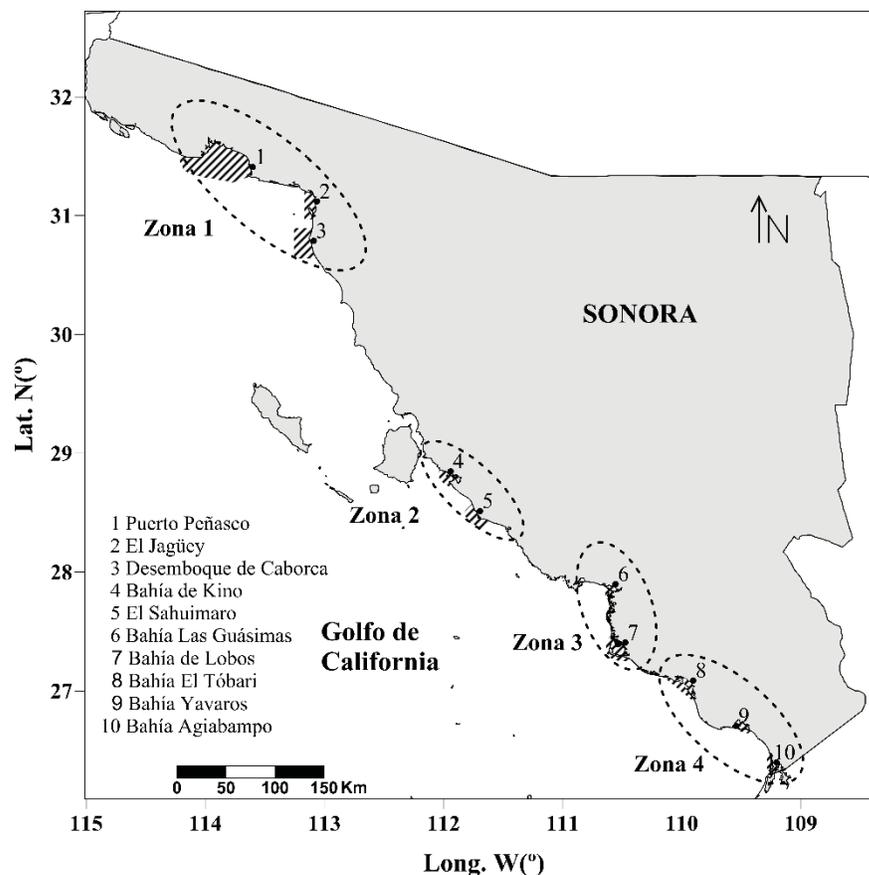


Figura 21. Zonificación con base en análisis de Clúster de los datos morfométricos de jaiba café (*C. bellicosus*) a lo largo de la costa de Sonora.

7.3 Análisis de datos genéticos

Un total de 273 muestras correspondiente a siete campos pesqueros (poblaciones) a lo largo de la costa de Sonora fueron analizadas con 13 *loci* microsatélites iniciales. Posterior a la limpieza de los datos, se eliminaron dos *loci*, *Cabe87* y *Cabe86*, debido al exceso de datos faltantes, quedando una proporción de datos faltantes de 3.4% en promedio (rango 0-9.1%) por *loci* y 3.4% en promedio (rango 0-11.6%) por muestra, para un total de 217 muestras y 11 *loci* microsatélites distribuidos de la siguiente manera para los análisis subsecuentes: Puerto Peñasco (22 organismos), Desemboque de Caborca (34), Punta Chueca (25), Sahuimaro (33), Guásimas (32), Bahía El Tóbari (36) y Bahía Agiabampo (35).

7.3.1 Diversidad genética

Los valores de diversidad genética por *loci* por población, así como los valores multiloci por población y valor promedio global se muestran en la tabla VII. La prueba de equilibrio de Hardy Weinberg después de la corrección de Bonferroni ($p_{crítica} < 0.00065$), sugiere una desviación significativa en 8 de 77 combinaciones únicas loci/población puestas a prueba. De los ocho loci que presentaron desviación significativa del equilibrio de Hardy Weinberg, tres se presentaron en la población de Bahía El Tóbari; *Cabe30*, *Cabe55*, *Cabe80*. Los últimos dos con exceso de heterocigotos. La mayoría de los *loci* microsatélites fueron polimórficos, a excepción del *loci Cabe72* que fue monomórfico para cuatro poblaciones: Puerto Peñasco, Bahía Las Guásimas, Bahía El Tóbari y Bahía Agiabampo.

El número de alelos (N_A) se encontró en el rango de 1 a 23 con un promedio global multiloci para todas las poblaciones de 6 ± 0.6 , siendo, Desemboque de Caborca (7 ± 6), Bahía El Tóbari (6 ± 7) y Bahía Agiabampo (6 ± 7), las poblaciones con mayor número de alelos. Mientras que los valores más bajo lo presentó la población de Puerto Peñasco (5 ± 5).

El número de alelos efectivos (N_E) tomó valores de 1 a 16.3 con un promedio global multiloci de 3.9 ± 0.3 , siendo, las poblaciones de Bahía Agiabampo (4.0 ± 4.6), Bahía El Tóbari (4.1 ± 4.4) y Bahía Las Guásimas (4.0 ± 4.3) quienes presentaron los valores más altos, mientras que el valor más bajo lo presentó Punta Chueca (3.8 ± 3.7).

El número promedio de alelos privados (alelos que no se comparten con otras poblaciones) fue de 0.104 ± 0.042 . Bahía El Tóbari fue la única población que no presentó alelos privados y la población con mayor número fue Puerto Peñasco (0.273 ± 0.141).

La heterocigosidad observada (H_O) presentó valores de 0.000 a 1.000 con un promedio global multiloci de 0.492 ± 0.013 , mientras que la heterocigosidad esperada (H_E) presentó valores de 0.000 a 0.939 con un promedio global de 0.499 ± 0.010 . En general, la mayor heterocigosidad observada (H_O) se presentó en la población de Punta Chueca con 0.552 ± 0.376 y la menor en Puerto Peñasco con 0.459 ± 0.351 , seguida de Desemboque de Caborca con 0.483 ± 0.38 . Las diferencias no fueron significativas entre poblaciones para el número de alelos (N_A), número

de alelos efectivos (N_E) y heterocigosidad observada (H_O) ($p = 0.98$, $p = 0.99$ y $p = 0.98$ prueba de Kruskal-Wallis).

Tabla VII. Diversidad genética observada entre poblaciones de jaiba café (*C. bellicosus*) con 11 *loci* microsatélites.

Población	Loci	N_A	N_E	A_P	H_O	H_E	<i>p-val</i>
Puerto Peñasco ($n = 22$)	<i>Cabe30</i>	4	2.2	1	0.944	0.551	0.024
	<i>Cabe78</i>	18	13.8	1	0.850	0.928	0.332
	<i>Cabe55</i>	2	1.0	0	0.053	0.051	0.906
	<i>Cabe45</i>	2	1.3	0	0.150	0.219	0.160
	<i>Cabe80</i>	11	8.9	0	0.368	0.888	0.000
	<i>Cabe72</i>	1	1.0	0	0.000	0.000	--
	<i>Cabe2</i>	4	3.2	0	0.900	0.684	0.158
	<i>Cabe73</i>	9	4.8	0	0.800	0.790	0.998
	<i>Cabe59</i>	4	2.8	1	0.278	0.647	0.016
	<i>Cabe29</i>	2	1.4	0	0.353	0.291	0.377
	<i>Cabe7</i>	2	2.0	0	0.350	0.489	0.204
Promedio		5	3.8	0.273	0.459	0.503	0.289
Desviación estándar		5	4.0	0.141	0.351	0.324	0.353
Desemboque de Caborca ($n = 34$)	<i>Cabe30</i>	4	2.3	0	0.971	0.563	0.000
	<i>Cabe78</i>	18	12.6	0	0.800	0.921	0.077
	<i>Cabe55</i>	3	1.0	0	0.059	0.058	0.999
	<i>Cabe45</i>	2	1.2	0	0.091	0.140	0.044
	<i>Cabe80</i>	15	9.5	0	0.688	0.895	0.070
	<i>Cabe72</i>	2	1.0	0	0.029	0.029	0.931
	<i>Cabe2</i>	5	2.8	0	0.818	0.641	0.370
	<i>Cabe73</i>	13	6.0	1	0.735	0.833	0.009
	<i>Cabe59</i>	6	3.1	0	0.375	0.677	0.000
	<i>Cabe29</i>	2	1.5	0	0.441	0.344	0.099
	<i>Cabe7</i>	2	1.9	0	0.303	0.463	0.047
Promedio		7	3.9	0.091	0.483	0.506	0.241
Desviación estándar		6	3.9	0.091	0.338	0.327	0.373
Punta Chueca ($n = 25$)	<i>Cabe30</i>	4	2.2	0	1.000	0.542	0.001
	<i>Cabe78</i>	19	12.2	0	1.000	0.918	0.733
	<i>Cabe55</i>	3	1.1	1	0.080	0.078	0.998
	<i>Cabe45</i>	2	1.2	0	0.208	0.187	0.569
	<i>Cabe80</i>	15	9.4	0	0.708	0.893	0.147
	<i>Cabe72</i>	2	1.0	0	0.040	0.039	0.919
	<i>Cabe2</i>	4	2.7	0	0.920	0.634	0.011
	<i>Cabe73</i>	9	5.2	0	0.880	0.810	0.837
	<i>Cabe59</i>	4	3.0	0	0.640	0.672	0.037
	<i>Cabe29</i>	2	1.3	0	0.273	0.236	0.459
	<i>Cabe7</i>	2	1.9	0	0.320	0.480	0.096
Promedio		6	3.8	0.091	0.552	0.499	0.437
Desviación estándar		6	3.7	0.091	0.376	0.322	0.393
Sahuimaro ($n = 33$)	<i>Cabe30</i>	4	2.2	0	0.969	0.544	0.000
	<i>Cabe78</i>	20	13.6	0	0.906	0.926	0.965
	<i>Cabe55</i>	3	1.1	1	0.063	0.061	0.998
	<i>Cabe45</i>	3	1.3	0	0.188	0.222	0.718
	<i>Cabe80</i>	15	8.2	0	0.613	0.879	0.022
	<i>Cabe72</i>	2	1.1	0	0.061	0.059	0.858
	<i>Cabe2</i>	4	3.1	0	0.909	0.674	0.022
	<i>Cabe73</i>	12	5.6	0	0.667	0.821	0.191

Continuación Tabla VII		<i>Cabe59</i>	4	3.0	0	0.606	0.665	0.318
		<i>Cabe29</i>	2	1.5	0	0.385	0.355	0.671
		<i>Cabe7</i>	2	1.9	0	0.281	0.488	0.017
Promedio		6	3.9	0.091	0.513	0.518	0.435	
Desviación estándar		6	3.9	0.091	0.338	0.312	0.411	
Guásimas (n = 32)		<i>Cabe30</i>	3	2.3	0	0.739	0.560	0.004
		<i>Cabe78</i>	18	11.8	0	0.839	0.915	0.457
		<i>Cabe55</i>	2	1.0	0	0.031	0.031	0.928
		<i>Cabe45</i>	3	1.2	0	0.156	0.200	0.000
		<i>Cabe80</i>	18	12.8	0	0.781	0.922	0.156
		<i>Cabe72</i>	1	1.0	0	0.000	0.000	--
		<i>Cabe2</i>	4	2.8	0	0.906	0.647	0.029
		<i>Cabe73</i>	11	5.3	1	0.875	0.811	0.878
		<i>Cabe59</i>	3	2.8	0	0.419	0.648	0.049
		<i>Cabe29</i>	2	1.2	0	0.219	0.195	0.487
		<i>Cabe7</i>	2	1.7	0	0.406	0.417	0.879
Promedio		6	4.0	0.091	0.488	0.486	0.352	
Desviación estándar		6	4.2	0.091	0.352	0.339	0.390	
Bahía El Tóbari (n = 36)		<i>Cabe30</i>	3	2.2	0	0.882	0.552	0.000
		<i>Cabe78</i>	22	15.0	0	0.889	0.933	0.711
		<i>Cabe55</i>	2	1.1	0	0.000	0.057	0.000
		<i>Cabe45</i>	2	1.2	0	0.111	0.153	0.102
		<i>Cabe80</i>	16	9.5	0	0.500	0.895	0.000
		<i>Cabe72</i>	1	1.0	0	0.000	0.000	--
		<i>Cabe2</i>	5	3.0	0	0.917	0.666	0.176
		<i>Cabe73</i>	12	5.6	0	0.667	0.822	0.363
		<i>Cabe59</i>	4	3.0	0	0.611	0.666	0.743
		<i>Cabe29</i>	2	1.3	0	0.194	0.225	0.439
		<i>Cabe7</i>	2	1.9	0	0.389	0.461	0.346
Promedio		6	4.1	0.000	0.469	0.494	0.262	
Desviación estándar		7	4.4	0.000	0.355	0.339	0.281	
Bahía Agiabampo (n = 35)		<i>Cabe30</i>	3	2.1	0	0.852	0.524	0.004
		<i>Cabe78</i>	23	16.3	1	0.853	0.939	0.109
		<i>Cabe55</i>	2	1.0	0	0.029	0.028	0.932
		<i>Cabe45</i>	2	1.2	0	0.171	0.157	0.579
		<i>Cabe80</i>	14	8.2	0	0.629	0.878	0.300
		<i>Cabe72</i>	1	1.0	0	0.000	0.000	--
		<i>Cabe2</i>	4	3.0	0	0.857	0.668	0.154
		<i>Cabe73</i>	10	4.8	0	0.857	0.791	0.628
		<i>Cabe59</i>	4	3.0	0	0.486	0.663	0.193
		<i>Cabe29</i>	2	1.3	0	0.276	0.238	0.389
		<i>Cabe7</i>	2	2.0	0	0.286	0.496	0.012
Promedio		6	4.0	0.091	0.481	0.489	0.300	
Desviación estándar		7	4.6	0.091	0.345	0.337	0.304	
Total								
Promedio		6	3.9	0.104	0.492	0.499	0.301	
Desviación estándar		0.6	0.3	0.042	0.013	0.010	0.049	
Kruskal-Wallis, p=		0.98	0.99		0.98			

Incluye tamaño de la muestra (n), número de alelos (N_A), número de alelos efectivos (N_E), Alelos privados (A_P), Heterogosisidad observada (H_O), Heterogosisidad esperada (H_E), y valor- p de significancia para la prueba del equilibrio de Hardy-Weinberg. Los valores en negritas señalan los loci/población que presentaron desequilibrio de Hardy-Weinberg después de la prueba de Bonferroni ($p_{crítica} < 0.00065$) y los señalados con doble guion (--) corresponden a los loci/población monomórfico.

7.3.2 Estructura genética poblacional

7.3.2.1 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)

El análisis de varianza molecular (Tabla VIII) mostró que la mayoría de la variación en la frecuencia de alelos se encuentra dentro de los individuos (97%), seguido por la variación entre los individuos (3%); la variación entre poblaciones fue 0% (no significativa).

Tabla VIII. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para poblaciones de jaiba café (*C. bellicosus*) a lo largo de la costa de Sonora.

Fuente de variación	Varianza (%)	Estadístico F	Valor F	g-1	Suma de cuadrados	Cuadrado Medio	Varianza Estimada	<i>p</i>
Entre poblaciones	0	<i>Fst</i>	0.000	6	17.046	2.841	0.000	0.541
Entre Individuos	3	<i>Fis</i>	0.035	208	601.156	2.890	0.097	0.008
Dentro de individuos	97	<i>Fit</i>	0.035	215	579.589	2.696	2.696	0.009
Total	100			429	1197.791		2.793	

7.3.2.2 Análisis de parentesco promedio por población (*RELATEDNESS*)

Aunque la población de Puerto Peñasco mostró el promedio más bajo (-0.049), se mantiene apenas dentro de los límites de confianza. En general, se observa que las poblaciones presentan niveles de parentesco que no son significativamente distintos de los esperados bajo un esquema de reproducción aleatoria dentro de cada población (Fig. 22).

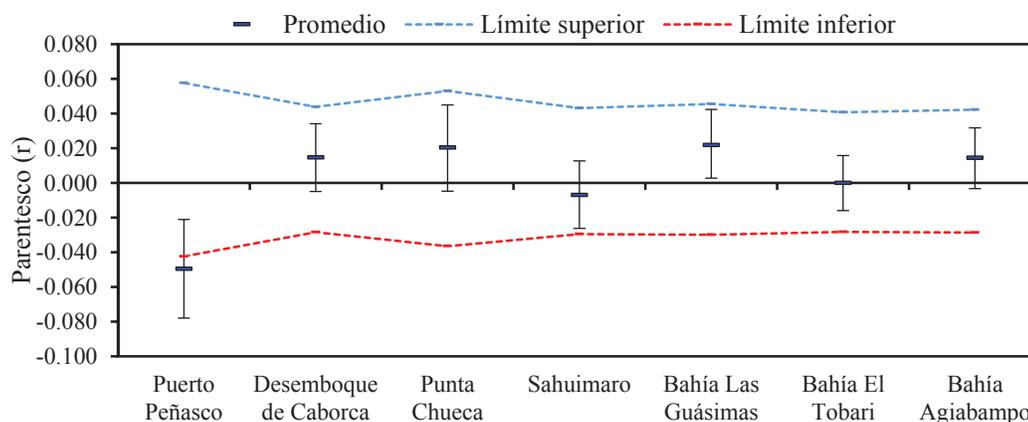


Figura 22. Valores promedio de parentesco (r) pareado dentro de cada población de jaiba café (*C. bellicosus*). Las barras de error son los intervalos de confianza al 95%, determinados por remuestreo de 1000 bootstraps. Los límites de confianza azul y rojo son intervalos de confianza de 95% sobre la hipótesis nula de no diferencia o bien no parentesco en las poblaciones, este intervalo se determinó con 9999 permutaciones.

7.3.2.3 Índice de fijación de Wright (F_{st})

En general, el análisis de diferenciación genética basado en F_{st} mostró escaso o nulo nivel de diferenciación genética entre las poblaciones. Los valores pareados de F_{st} entre las poblaciones oscilaron entre 0.000 y 0.010. La mayor diferenciación genética que se observó fue entre Bahía de Agiabampo vs. Desemboque de Caborca (0.010, $p < 0.05$), seguido por el mismo Desemboque de Caborca vs. Puerto Peñasco (0.008, $p = 0.073$) (Tabla IX).

Tabla IX. Diferenciación genética entre poblaciones de jaiba café (*C. bellicosus*). En la diagonal inferior de la tabla se muestran los valores de F_{st} y en la diagonal superior el nivel de significancia p .

	Puerto Peñasco	Desemboque de Caborca	Punta Chueca	Sahuimaro	Guásimas	Bahía El Tóbari	Bahía Agiabampo
Puerto Peñasco	-	0.073	0.376	0.449	0.094	0.446	0.440
Desemboque de Caborca	0.008	-	0.429	0.212	0.339	0.250	0.045
Punta Chueca	0.001	0.000	-	0.368	0.418	0.422	0.433
Sahuimaro	0.000	0.003	0.001	-	0.144	0.438	0.449
Guásimas	0.007	0.001	0.000	0.004	-	0.424	0.260
Bahía del Tóbari	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	-	0.430
Bahía de Agiabampo	0.000	0.010	0.000	0.000	0.002	0.000	-

7.3.2.4 Tasas recientes de migración dirigida (BAYESASS)

De acuerdo al análisis Bayesiano, todas las poblaciones pueden intercambiar migrantes (0.008%-0.229%), sin embargo, se observa un mayor porcentaje de migrantes que proviene de sur a norte (Bahía Agiabampo-Puerto Peñasco), siendo Bahía El Tóbari la principal fuente para el resto de las poblaciones. Por otro lado, Puerto Peñasco presentó la menor emigración hacia el resto de las poblaciones (0.008%-0.011%) (Tabla X).

7.3.2.5 Detección de migrantes de primera generación (GENECLASS2)

Los análisis de GENECLASS2 mostraron que 18 individuos (8.3% del total) fueron identificados como los inmigrantes de primera generación (Tabla XI, Fig. 23). 10 individuos (56%) fueron identificados como migrantes en dirección sur a norte y el resto (44%) de norte a sur. La fuente más importante fue Bahía El Tóbari con 5 emigrantes (28%), seguida por El Sahuimaro con 4 (22%). Las poblaciones que recibieron mayor número de inmigrantes fueron; Bahía El Tóbari y Desemboque de Caborca con cuatro cada una.

Tabla X. Tasas de migración direccional entre poblaciones de jaiba café (*C. bellicosus*) y desviación estándar obtenidas con BAYESASS2. Las fuentes se enlistan en la primera columna y las poblaciones que reciben los inmigrantes se encuentran enlistadas en las columnas subsecuentes.

De / Hacia	Puerto Peñasco	Desemboque de Caborca	Punta Chueca	Sahuimaro	Guásimas	Bahía El Tóbari	Bahía Agiabampo
Puerto Peñasco	0.680 (0.013)	0.008 (0.008)	0.011 (0.011)	0.009 (0.009)	0.009 (0.009)	0.008 (0.008)	0.008 (0.008)
Desemboque de Caborca	0.019 (0.019)	0.679 (0.013)	0.020 (0.019)	0.017 (0.016)	0.015 (0.015)	0.017 (0.016)	0.013 (0.014)
Punta Chueca	0.029 (0.029)	0.030 (0.033)	0.682 (0.015)	0.018 (0.018)	0.018 (0.019)	0.024 (0.024)	0.013 (0.013)
Sahuimaro	0.050 (0.044)	0.028 (0.028)	0.022 (0.021)	0.691 (0.025)	0.019 (0.018)	0.032 (0.033)	0.060 (0.056)
Guásimas	0.034 (0.030)	0.043 (0.037)	0.041 (0.029)	0.030 (0.027)	0.686 (0.017)	0.037 (0.028)	0.016 (0.015)
Bahía El Tóbari	0.141 (0.060)	0.164 (0.057)	0.180 (0.045)	0.191 (0.052)	0.229 (0.038)	0.812 (0.055)	0.197 (0.061)
Bahía Agiabampo	0.048 (0.035)	0.047 (0.039)	0.045 (0.034)	0.045 (0.036)	0.024 (0.023)	0.069 (0.048)	0.694 .026)

Nota: Los valores que se encuentran por la diagonal representan la retención local de larvas y los valores por encima y debajo de la diagonal representan tasas direccionales.

Tabla XI. 18 individuos de jaiba café (*C. bellicosus*) identificados por GENECLASS2 como migrantes de primera generación. La columna izquierda muestra la población muestreada, la probabilidad asociada como migrantes de primera generación, y los valores de probabilidad para la población identificada como fuente (**en negrita**).

Hacia/Desde	Probabilidad	Puerto Peñasco	Desemboque de Caborca	Punta Chueca	Sahuimaro	Guásimas	Bahía El Tóbari	Bahía Agiabampo
Puerto Peñasco	0.04	-			7.06			
Puerto Peñasco	0.32	-					9.14	
Desemboque de Caborca	0.02		-		8.12			
Desemboque de Caborca	0.03		-				7.93	
Desemboque de Caborca	0.04	7.55	-					
Desemboque de Caborca	0.03		-	7.38				
Punta Chueca	0.02			-		11.80		
Punta Chueca	0.02			-			11.99	
Sahuimaro	0.04				-		7.48	
Sahuimaro	0.02				-		7.72	
Bahía Las Guásimas	0.03	7.78				-		
Bahía Las Guásimas	0.05				7.63	-		
Bahía El Tóbari	0.02		8.80				-	
Bahía El Tóbari	0.05						-	8.82
Bahía El Tóbari	0.05				8.03		-	
Bahía El Tóbari	0.04		8.68				-	
Bahía Agiabampo	0.02			6.78				-
Bahía Agiabampo	0.02	8.30						-

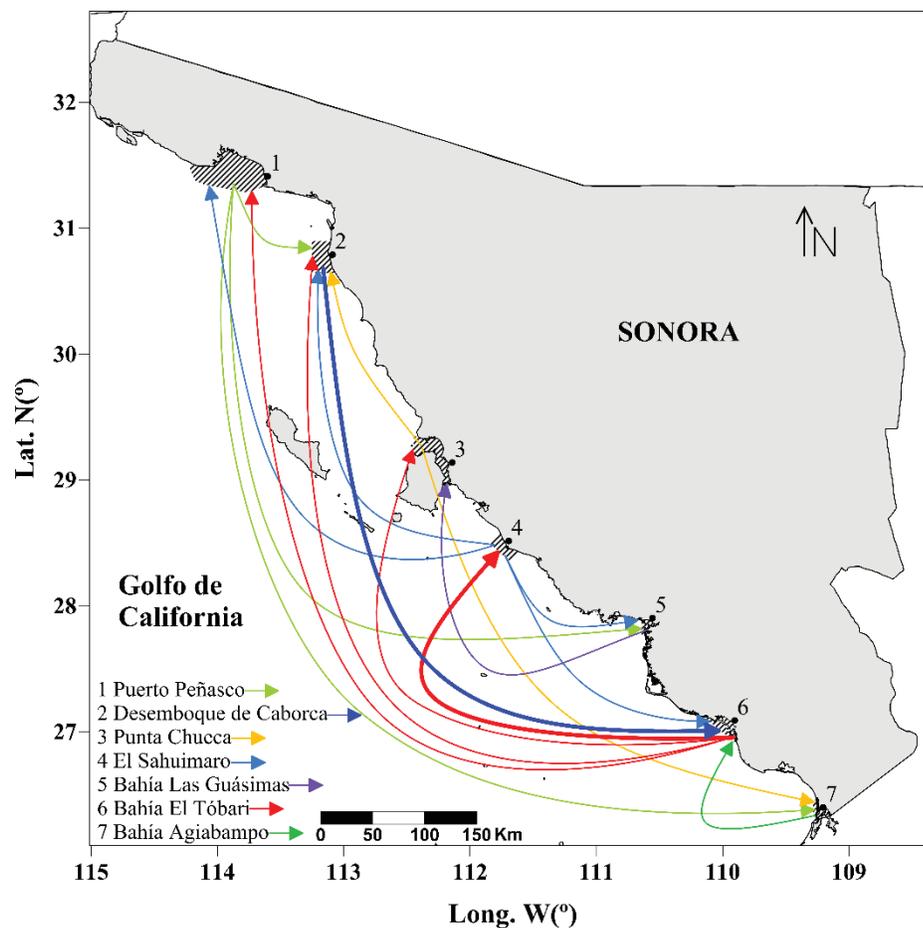


Figura 23. Mapa de conectividad genética de la jaiba café (*C. bellicosus*) a partir de los datos de migrantes de primera generación de GENECLASS2. Las flechas de color señalan los migrantes desde el lugar de origen hacia el receptor. La línea delgada indica un migrante y la línea gruesa dos individuos migrantes.

7.4 Dinámica poblacional

7.4.1 Estructura de tallas

En el caso de machos maduros, la talla varió de 110 a 173 mm AC, y en inmaduros de 73 a 127 mm AC (Fig. 24). Los machos maduros mostraron la mayor frecuencia en el intervalo de 140 a 150 mm AC en la zona 2 y una frecuencia menor a 120 mm AC en la zona 5. Los machos inmaduros no presentaron amplia variación entre zonas, ya que la máxima frecuencia estuvo en el intervalo de 100 a 110 mm AC. La talla de las hembras maduras varió de 100 a 173 mm AC; la máxima frecuencia no fue muy variable entre zonas y la moda fue de 120

mm AC. La talla de hembras inmaduras varió de 50 a 123 mm AC; la máxima frecuencia se observó para la zona 3, disminuyendo hacia la zona 5 (Fig. 24). A pesar de que las tallas extremas de ambos sexos son muy similares, los machos presentaron tallas más grandes que las hembras (Fig. 24). Los machos fueron significativamente mayores que las hembras ($t_{1\ 060}$, $p < 0.005$).

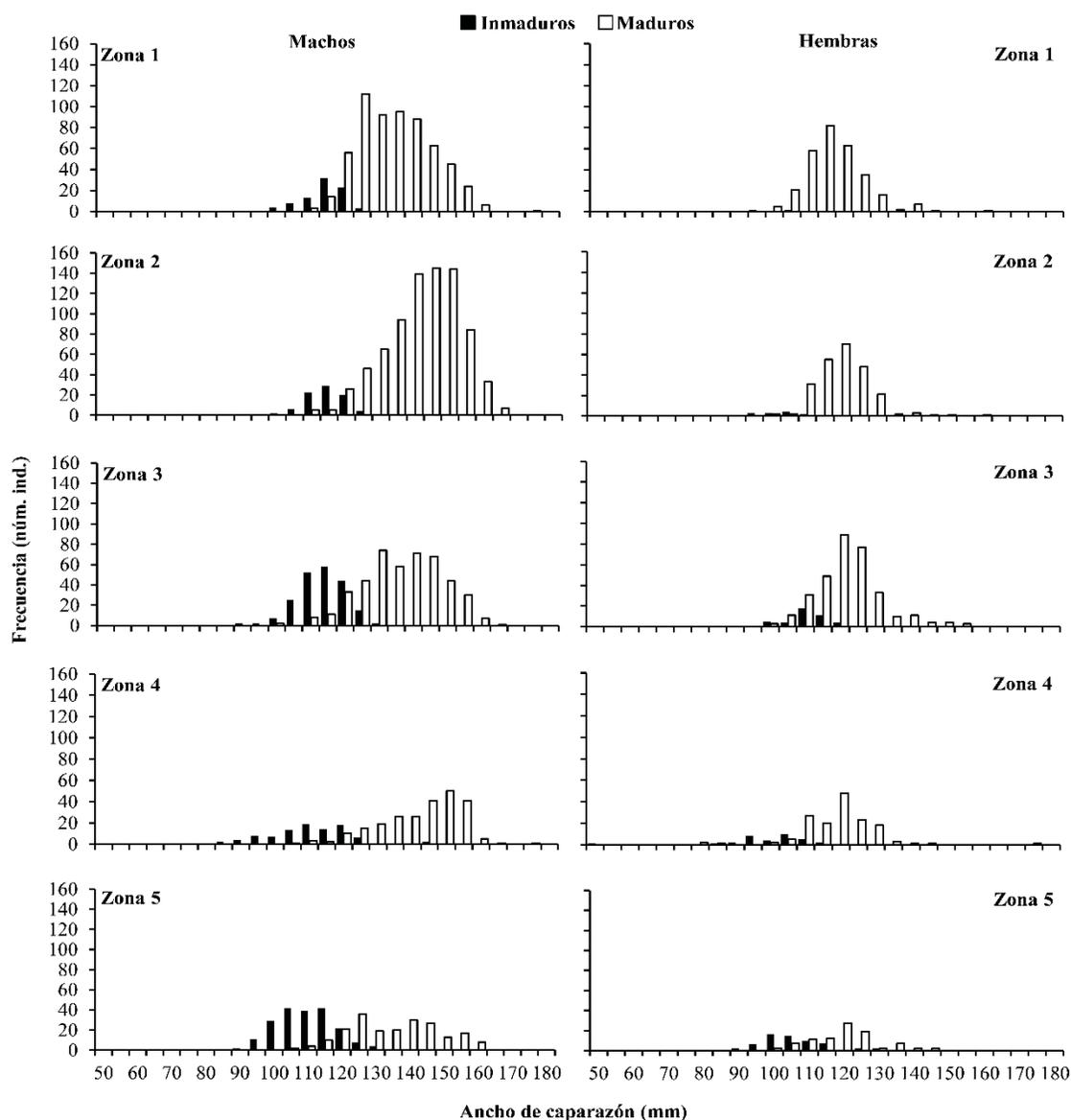


Figura 24. Estructura de tallas de machos y hembras maduros e inmaduros recolectados de la captura comercial de *C. bellicosus* en cada zona de estudio de la costa de Sonora.

7.4.2 Proporción de sexos

Se analizaron un total de 24,556 organismos durante el periodo 1998-2002 y 2012. En la tabla XII se muestran las proporciones H/M indicando los 14 (29.2%) datos faltantes estimados por interpolación. La proporción H/M no difiere ($\chi^2 = 0.27$; $p = 0.6$) en el periodo de 1998-2002 (0.40) comparado con 2012 (0.45). En general, H/M fue 29.2% (0.54H:1.00M), no es homogénea entre zonas ($\chi^2 = 8.5$; $p = 0.037$) y varía mensualmente de manera distinta (Fig. 25).

Tabla XII. Número total mensual de *C. bellicosus* muestreadas por zona durante el período de 1998 a 2002 y 2012.

ZONA	Ene		Feb		Mar		Abr		May		Jun		Jul		Ago		Sep		Oct		Nov		Dic	
	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H
1	0	0	0	0	280	106	161	91	0	0	0	0	91	89	168	194	135	75	138	5	378	139	0	0
2	1004	133	692	286	1178	583	181	27	0	0	0	0	829	362	2767	617	2083	906	1652	646	1547	287	1434	814
3	28	10	23	22	0	0	22	39	44	23	30	15	267	140	608	384	0	0	254	201	71	46	96	62
4	0	0	93	28	0	0	31	34	0	0	0	0	0	0	551	224	144	101	359	218	136	126	26	22

La zona 3 presentó la H/M más cercana a 1:1 la zona 4 fue segunda en el valor H/M. En general, la H/M fue mayor en las dos zonas del sur que en las dos del norte (Tabla XIII).

Tabla XIII. Proporción mensual hembras/machos de *C. bellicosus* por zona.

ZONA	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
1	<u>0.17</u>	<u>0.25</u>	0.38	0.57	<u>0.70</u>	<u>0.83</u>	0.98	1.15	0.56	0.04	0.37	<u>0.27</u>
2	0.13	0.41	0.49	0.15	<u>0.39</u>	<u>0.62</u>	0.44	0.22	0.43	0.39	0.19	0.57
3	0.36	0.96	<u>1.36</u>	1.77	0.52	0.50	0.52	0.63	<u>0.71</u>	0.79	0.65	0.65
4	<u>0.57</u>	0.30	<u>0.70</u>	1.10	<u>1.61</u>	<u>0.98</u>	<u>0.35</u>	0.41	0.70	0.61	0.93	0.85

*Las cifras subrayadas y en cursivas indican los valores interpolados.

El análisis de similitud basado en la proporción H/M identificó dos grupos: Las zonas 1 y 2 al norte, y las zonas 3 y 4 al sur de Sonora (Fig. 26). La proporción H/M por estación del año fue similar en las zonas 1 y 2, con máximo en verano; las zonas 3 y 4 fueron distintas, con máximo en primavera (Fig. 27).

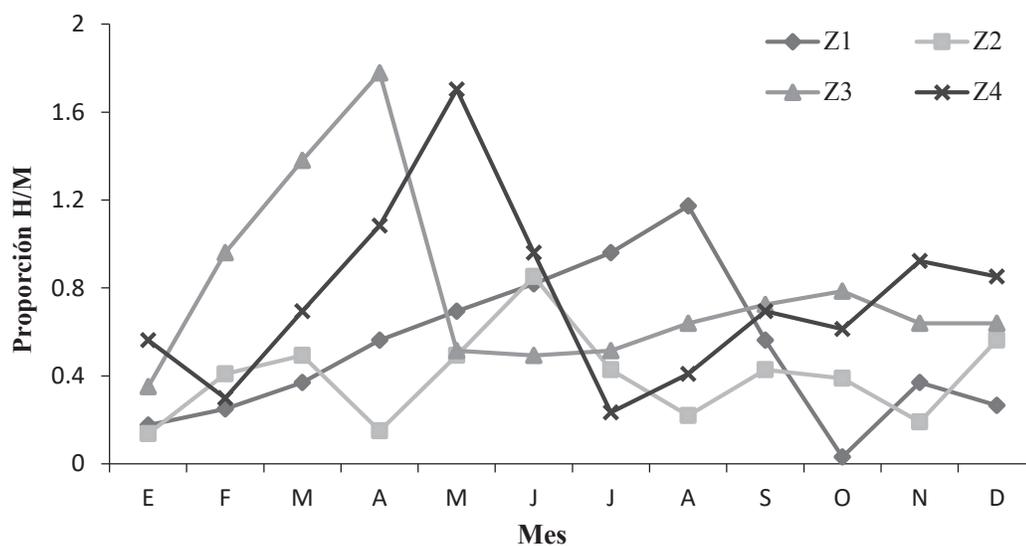


Figura 25. Proporción mensual de hembras/machos de *C. bellicosus* en cuatro zonas consideradas en el presente estudio.

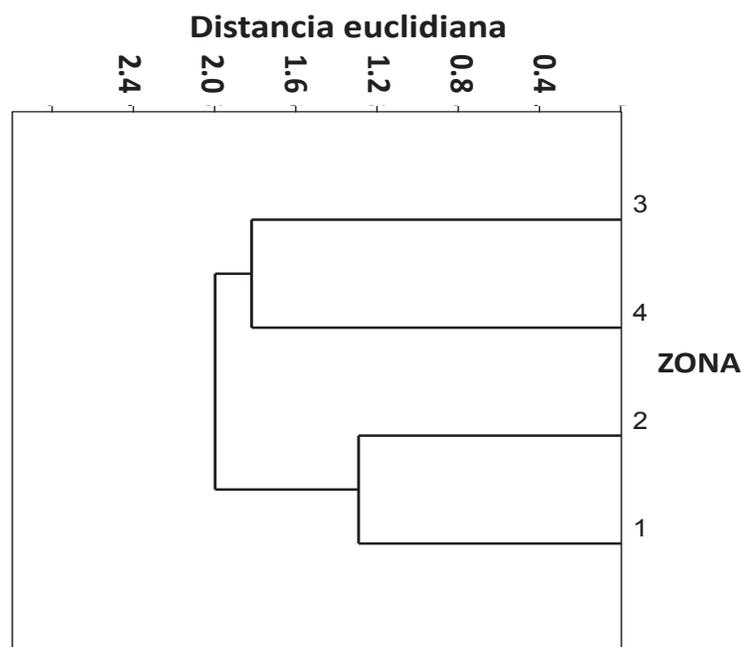


Figura 26. Agrupación de las zonas de estudio con base en la proporción sexual de *C. bellicosus* en el litoral de Sonora, México.

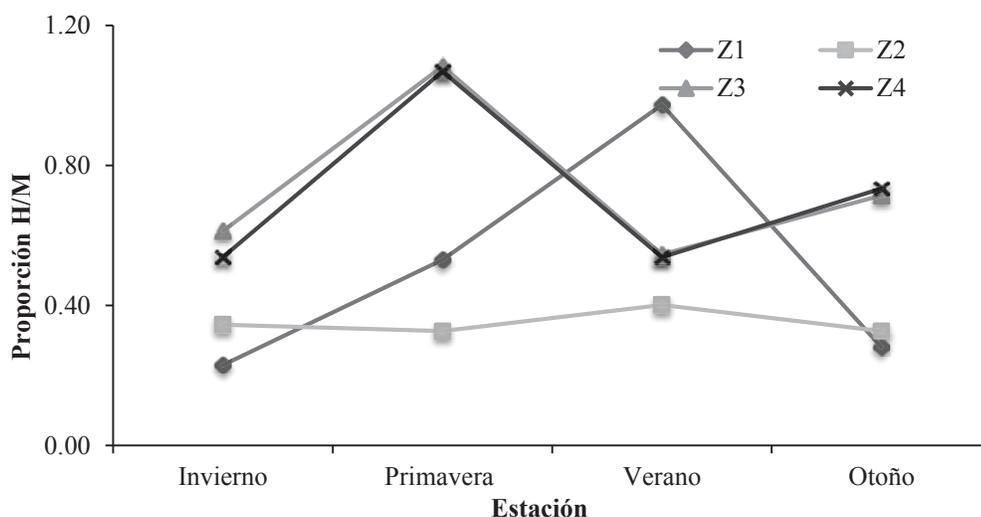


Figura 27. Variación estacional de la proporción hembras/machos de *C. bellicosus* en las cuatro zonas de estudio.

7.4.3 Talla de primera madurez sexual (L_{50})

La talla media de primera madurez (L_{50}) para sexos combinados disminuyó de sur a norte. El valor de L_{50} en la zona 5 fue de 117 mm AC (Fig. 28) con intervalo de confianza de 116.2–117.8 mm (Tabla XIV); para la zona 1 fue de 106.5 mm con intervalo de confianza de 105.6–107.2 mm. Las diferencias fueron significativas entre zonas para ambos sexos ($p < 0.001$, prueba de Kruskal- Wallis).

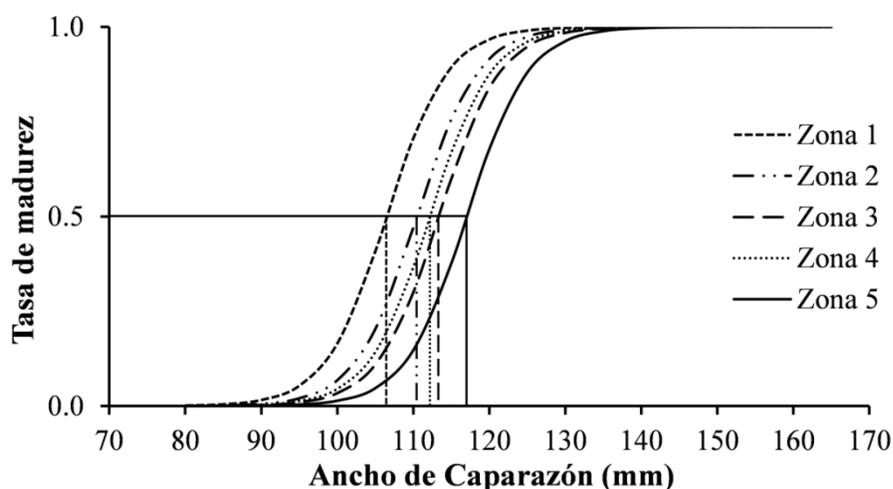


Figura 28. Curva de madurez sexual (L_{50}) de *C. bellicosus* para sexo combinado por zona de muestreo.

Tabla XIV. Talla de primera madurez sexual (L_{50} , mm AC) e intervalo de confianza obtenidos para jaiba café de cada zona.

Sexo	Zona	L_{50}	Límite inferior	Límite superior
Sexo combinado	1	106.5	105.6	107.2
	2	110.5	109.6	111.4
	3	113.4	112.6	114.2
	4	112.2	111.4	113.0
	5	117.0	116.2	117.8
Macho	1	119.2	118.6	119.8
	2	118.5	117.8	119.4
	3	120.3	119.6	121.2
	4	121.5	120.2	123.0
	5	120.1	119.6	120.8
Hembra	1	95.7	93.6	97.6
	2	103.7	102.2	105.0
	3	106.9	105.8	108.0
	4	105.6	104.4	106.8
	5	110.5	109.4	111.6

En el caso de los machos, la zona 4 presentó el valor más alto de L_{50} con 121.5 mm de AC (Fig. 29) con un intervalo de confianza de 120.2 a 123.0 mm (Fig. 30); el valor más bajo se presentó en la zona 2 con 118.5 mm e intervalo de confianza de 117.8 a 119.4. En el caso de hembras, en la zona 5 se presentó el valor más alto de L_{50} con 110.5 mm (Fig. 29) con intervalo de confianza de 109.4 a 111.6 mm (Fig. 30). El valor más bajo se presentó en la zona 1 con 95.7 mm (Fig. 29) e intervalo de confianza de 93.6-97.6. Las diferencias fueron significativamente diferentes entre las zonas para los machos ($p < 0.001$) y hembras ($p < 0.001$).

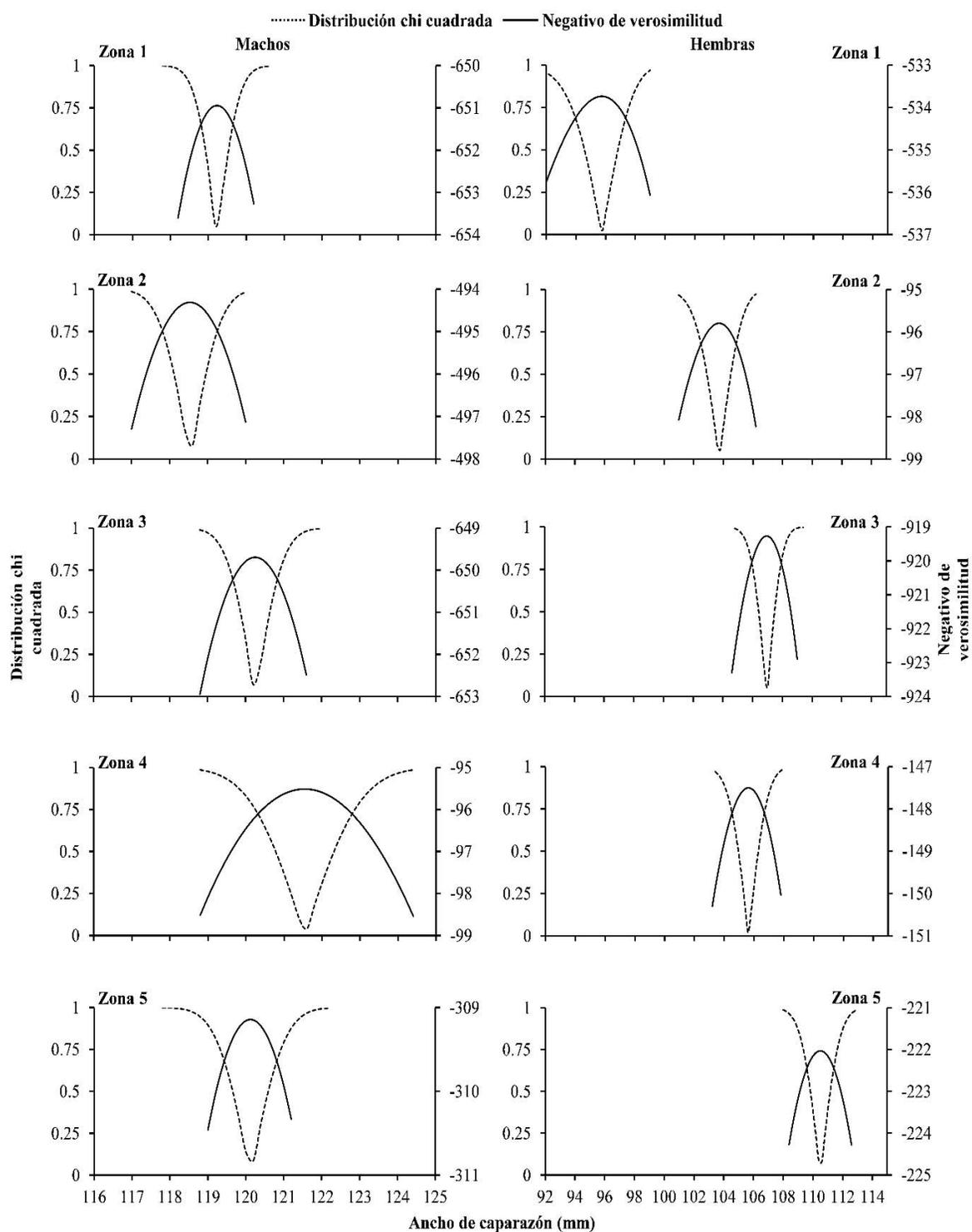


Figura 30. Perfiles de probabilidad de la talla de madurez sexual (ancho de caparazón) de machos y hembras. La línea continua representa la máxima verosimilitud y la línea discontinua la probabilidad Chi-cuadrada.

7.4.4 Fecundidad

Se estimó la fecundidad de hembras de jaiba café de cuatro zonas, de la zona más norteña (Zona 1, Puerto Peñasco) a la más sureña (Zona 4, Bahía Yavaros). El peso total de las hembras analizadas varió entre 100.5 g y 209.8 g (promedio = 158.2 g, CV = 23.4%); el AC varió de 97.9 mm a 123.6 mm (promedio = 113.4, CV = 8.3%); el peso de la masa ovígera varió de 16.4 g a 34.1 g (promedio = 25.3 g, CV = 20.4%). La fecundidad total (# de huevos por masa ovígera) de *C. bellicosus* varió de 1,769,195.56 hasta 3,739,254.44 (promedio = 2,730,217, CV = 22.2%); la fecundidad parcial (# de huevos por g de masa ovígera) varió de 100,422 a 117,130 (promedio = 107.721, CV = 5.1%) (Tabla XV).

Tabla XV. Datos biométricos y fecundidad de la jaiba café *C. bellicosus* en cuatro zonas a lo largo de la costa de Sonora.

Zona	Nº de muestra	Ancho de caparazón (mm)	Peso total (g)	Peso de la masa ovígera (g)	Nº Promedio de huevos (3 sub-muestras de 0.03 g)	Nº promedio de huevos × gramo de masa ovígera
1. Puerto Peñasco	1	97.9	122.0	22.5	2,517,500.00	111,888.89
	2	109.4	137.4	21.0	2,459,730.00	117,130.00
	3	111.5	160.0	23.0	3,730,466.67	113,044.44
2. Bahía de Kino	1	111.7	154.6	22.9	2,319,770.00	101,300.00
	2	114.3	150.0	23.1	2,271,243.33	98,322.22
	3	123.6	209.8	27.2	2,731,484.44	100,422.22
3. Las Guásimas	1	110.0	137.6	24.9	2,731,530.00	111,922.22
	2	122.5	200.1	34.1	3,739,254.44	109,655.56
	3	98.0	100.5	16.4	1,769,195.56	107,877.78
4. Bahía Yavaros	1	113.0	130.2	23.1	2,411,896.67	104,411.11
	2	121.0	174.0	24.5	2,514,788.89	102,644.44
	3	128.0	221.7	31.0	3,541,922.22	114,255.56

Las distribuciones de peso total, ancho de caparazón y peso de la masa ovígera de las hembras analizadas fueron Normales (test de Shapiro-Wilk, $p = 0.72$, $p = 0.46$ y $p = 0.40$, respectivamente). Las distribuciones de fecundidad relativa y fecundidad total fueron aparentemente bimodales, aunque no difirieron de distribuciones Normales (test Shapiro-Wilk, $p = 0.33$ y $p = 0.10$, respectivamente) (Fig. 31).

La fecundidad relativa, expresada como el número de huevos por gramo de masa ovígera, no mostró una correlación significativa con el peso corporal ($p = 0.55$), peso de la masa ovígera ($p = 0.64$) ni con el ancho del caparazón ($p = 0.47$) de las hembras (Fig. 32). En todos los casos los residuales de los modelos de regresión lineal fueron Normales (test Shapiro-Wilk, $\alpha = 0.05$).

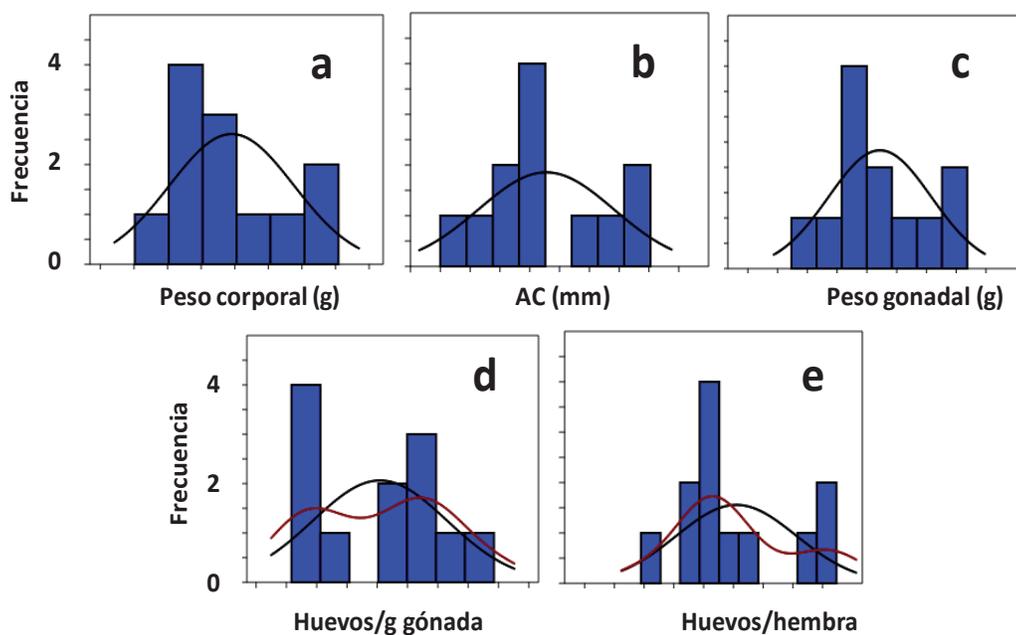


Figura 31. Distribuciones de frecuencias de las dimensiones de las hembras analizadas (a, b, c) y de la fecundidad (d, e) de las hembras de jaiba café (*C. bellicosus*) analizadas en el presente estudio. En todos los casos se aceptó la hipótesis de Normalidad (test Shapiro-Wilk).

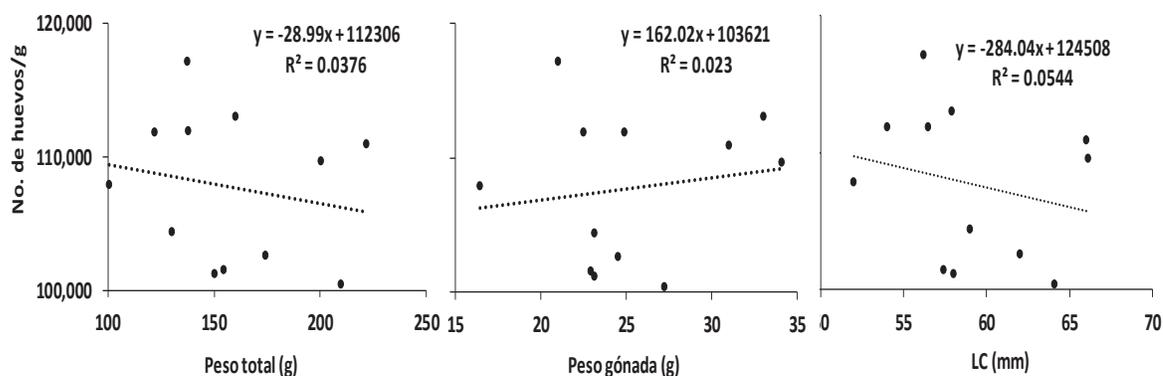


Figura 32. Relación entre la fecundidad relativa con el peso corporal, peso de la masa ovígera y ancho del caparazón de las hembras de *C. bellicosus* analizadas en el presente estudio.

La relación más significativa y con correlación más alta ($r^2 = 0.95$, $p \ll 0.0001$) se dio entre el número total de huevos y el peso de la masa ovígera; la segunda relación más significativa ($r^2 = 0.76$, $p = 0.0002$) fue entre el número de huevos por mm de ancho de caparazón y el peso de la masa ovígera (Fig. 33). En ambos casos los residuales de los modelos de regresión lineales fueron Normales (test Shapiro-Wilk, $\alpha = 0.05$).

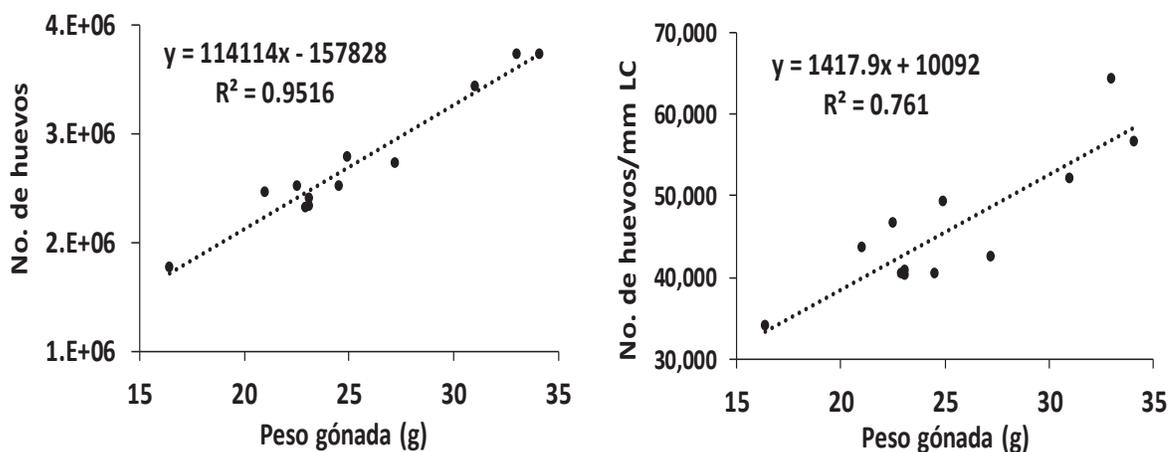


Figura 33. Relación entre el peso de la masa ovígera con el número total de huevos, y el peso de la masa ovígera con el número de huevos por mm de longitud de caparazón de hembras de *C. bellicosus* analizadas en el presente estudio.

Se analizó la posible relación de la fecundidad total, expresada como el número de huevos por hembra, con el peso total de las hembras. Entre nueve modelos disponibles en la plataforma de análisis PAST, el modelo de von Bertalanffy fue el de menor índice de Akaike, por lo que se consideró como modelo ganador ($r^2 = 0.4$, $p \ll 0.001$). De acuerdo con este modelo, la fecundidad total alcanza un máximo promedio de 3.6386 millones de huevos, correspondiente a hembras con peso total de > 230 g (Fig. 34).

El análisis de la fecundidad relativa agrupando los organismos por Zona indicó variabilidad marcada entre zonas (Fig. 35). Sobresale la baja fecundidad de las hembras de jaiba colectadas en la Zona 2 (Bahía de Kino) y la relativamente alta fecundidad de hembras de la Zona 1 (Puerto Peñasco).

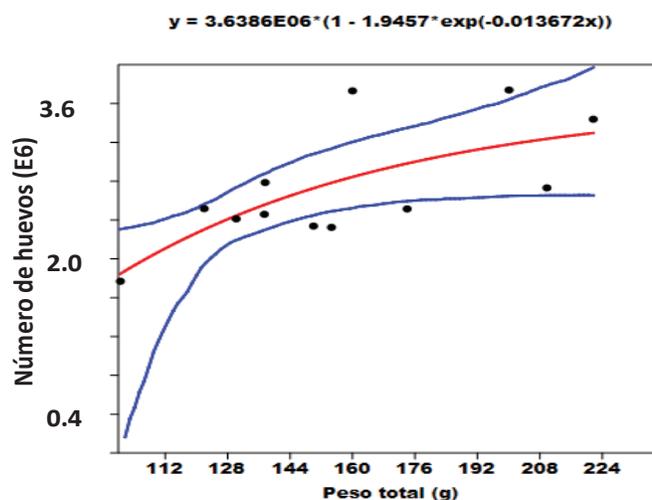


Figura 34. Relación entre el número total de huevos y el peso total de las hembras de *C. bellicosus* analizadas en el presente estudio.

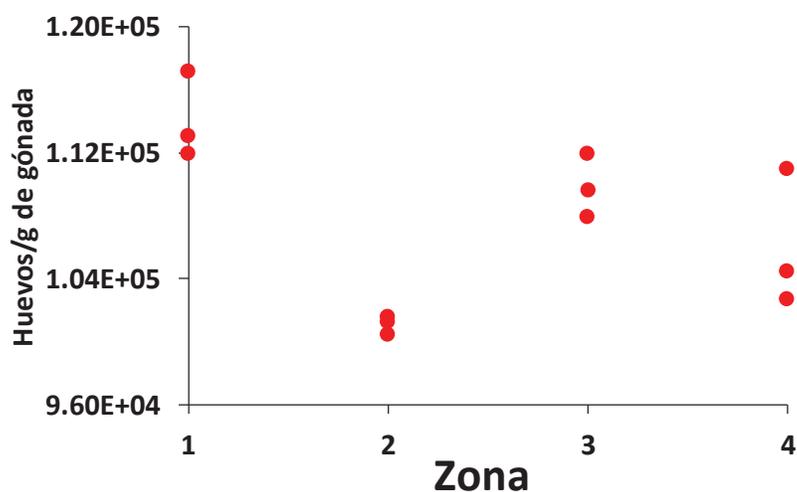


Figura 35. Variación geográfica de la fecundidad relativa de las hembras de *C. bellicosus* analizadas en el presente estudio. Zona 1 = Puerto Peñasco, Zona 2 = Bahía de Kino, Zona 3 = Bahía Las Guásimas, Zona 4 = Bahía Yavaros.

Un análisis de agrupamiento de la fecundidad relativa promedio por Zona utilizando la distancia euclidiana arrojó cuatro grupos, ordenados de norte a sur (Fig. 36). El grupo de jaibas de la Zona 1 tiene una mayor distancia entre el resto; la fecundidad de las jaibas de las Zonas 3 y 4 tienen una menor distancia entre sí.

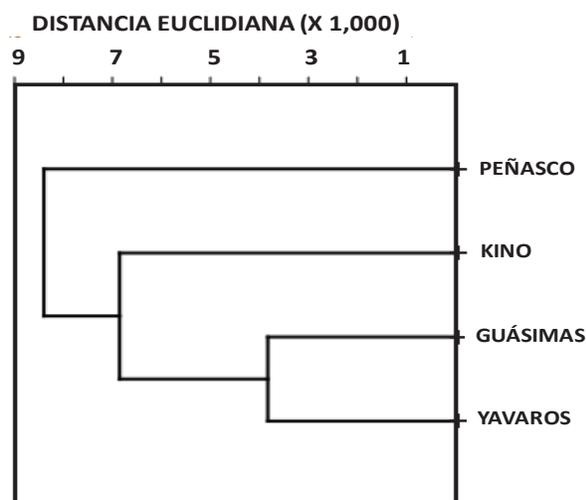


Figura 36. Análisis de clúster de la fecundidad relativa promedio por zona geográfica de las hembras de *C. bellicosus* analizadas en el presente estudio.

7.4.5 Parámetros poblacionales L_{∞} , k , M y Φ'

La talla máxima promedio es similar en todas las Zonas, excepto en la 4, que tiene también la menor tasa de crecimiento per cápita. Sin embargo, la eficiencia de generación de tamaño corporal de acuerdo con el índice de crecimiento (Φ') corresponde a la Zona 2 y el menor a la Zona 4; las jaibas de la Zona 3 mostraron un índice de crecimiento intermedio. Los índices muestran que en la Zona 4, las jaibas crecen en promedio 19.4 % menos por cada mm de longitud que las de la Zona 2; las jaibas de las Zonas 1 y 5 crecen poco menos de 7 % menos que las de la Zona 2. Por otro lado, la tasa de mortalidad natural es también mayor en la Zona 2 que en el resto de las Zonas analizadas (Tabla XVI).

Tabla XVI. Comparación de los valores obtenidos para los parámetros poblacionales de *C. bellicosus* en cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora. L_{∞} = longitud asintótica (mm AC), k = coeficiente de crecimiento (/año), M = mortalidad natural por el método de Pauly (1980), Φ' = índice de eficiencia de crecimiento, $\% \Phi'_{\text{máx}}$ = diferencia porcentual entre el índice Φ' mayor y el resto.

Parámetros	Zona 1	Zona 2	Zona 3	Zona 4	Zona 5
L_{∞}	140	141.6	139.4	132.3	139.7
k	1.3	1.5	1.2	1.1	1.3
Mortalidad Natural (M)	1.29	1.42	1.25	1.21	1.33
Φ'	4.406	4.478	4.368	4.285	4.404
$\% \Phi'_{\text{máx}}$	-7.202	0.000	-11.051	-19.371	-7.388

7.4.6 Patrón de reclutamiento

El patrón de reclutamiento muestra un ingreso continuo de jaibas juveniles a las 5 Zonas consideradas en el estudio. La mayor frecuencia ocurrió en los meses de abril y julio, en este caso para la Zona 5 ubicada al sur de Sonora; en la zona más al norte los picos de mayor intensidad ocurrieron en los meses de julio y octubre (Fig. 37), dos meses después a lo observado en la Zona del sur. En términos generales se puede identificar un patrón espacio-temporal de reclutamiento de sur a norte.

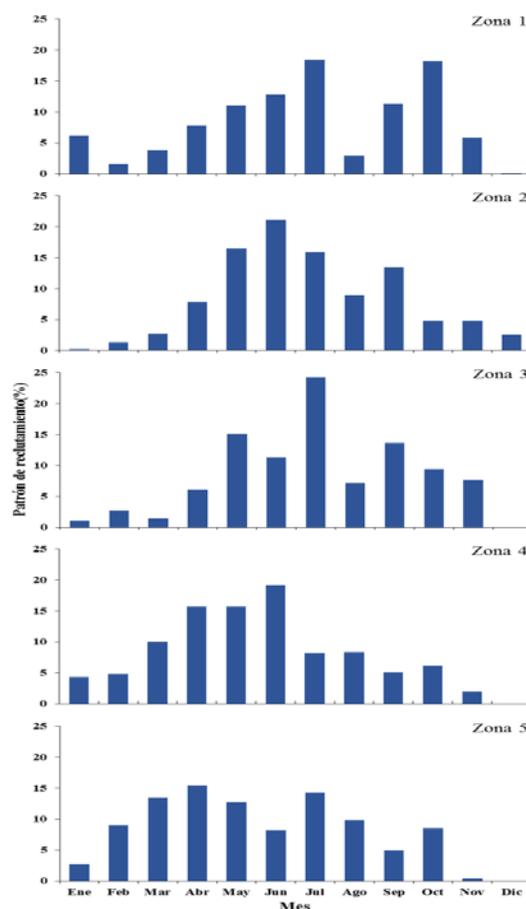


Figura 37. Patrón de reclutamiento de *C. bellicosus* para ambos sexos en cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora.

7.5 Modelos poblacionales

En la tabla XVII se muestran los valores de los parámetros obtenidos para cada uno de los modelos. Con el modelo de Martell y Froese (2012) se obtuvieron los valores de los

parámetros iniciales, los cuales oscilaron para la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) de 0.26 a 0.40, para la biomasa inicial (B_0) entre 1,044.71 y 11,126.3 toneladas y para la capacidad de carga (K) entre 1,250.0 y 21,898.0 t. En general, las poblaciones de Bahía Agiabampo seguida de Puerto Peñasco presentaron la mayor capacidad de carga con 21,898 y 15,548 t y la menor tasa intrínseca de crecimiento con 0.26/año y 0.34/año, respectivamente.

Al incluir los valores de los parámetros iniciales obtenidos de los modelos de Martell y Froese al modelo dinámico de Schaefer sin flujo (sin tasas de migración), observamos pequeña variación en los parámetros de B_0 y K , sin embargo, se observó mayor decremento en r , la cual varió de 0.21 (Bahía El Tóbari) a 36/año (Bahía Las Guásimas) (Tabla XVII).

Para el caso del modelo dinámico de Schaefer con flujo (con tasas de migración) los valores de los parámetros fueron aún más variables, siendo en este caso la población de Punta Chueca la que presentó la mayor capacidad de carga (K) con 16,361 toneladas seguida de Puerto Peñasco con 15,370 t. La tasa intrínseca de crecimiento varió entre 0.15 (El Sahuimaro) y 0.49/año (Puerto Peñasco). Para este análisis en particular, al incluir las tasas de migración observamos que la biomasa inicial (B_0) para las poblaciones de Bahía Las Guásimas, El Sahuimaro y Desemboque de Caborca fue mayor que la capacidad de carga (Tabla XVII).

Tabla XVII. Valores de los parámetros: tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), biomasa inicial (B_0) y capacidad de carga (K) obtenidos de los diferentes modelos utilizados.

Modelo	Parámetro	Puerto Peñasco	Desemboque de Caborca	Punta Chueca	El Sahuimaro	Bahía Las Guásimas	Bahía El Tóbari	Bahía Agiabampo
Martell y Froese	r	0.34	0.34	0.40	0.40	0.35	0.39	0.26
	B_0	10,447.1	1,044.71	11,126.3	1,112.63	3,200.0	2,714.0	11,038.9
	K	15,548.0	1,554.8	12,500.0	1,250.0	3,767.0	2,714.0	21,898.0
Schaefer sin flujo	r	0.27	0.34	0.29	0.30	0.36	0.21	0.26
	B_0	11,468.5	1,000.0	11,225.9	1,846.6	2,954.9	2,852.5	10,974.6
	K	15,717.1	1,200.0	12,980.5	1,877.9	3,511.8	2,864.0	21,898.0
Schaefer con flujo	r	0.49	0.44	0.34	0.15	0.44	0.18	0.17
	B_0	7,749.5	2,780.7	12,341.7	3,991.9	2,670.0	2,811.0	12,600.0
	K	15,369.8	1,527.0	16,361.0	3,471.8	2,720.0	2,655.0	12,651.0

Las diferencias en los valores de los modelos con y sin inmigración se manifestaron también en el rendimiento máximo sostenible de cada zona y el total de la metapoblación (Fig. 38).

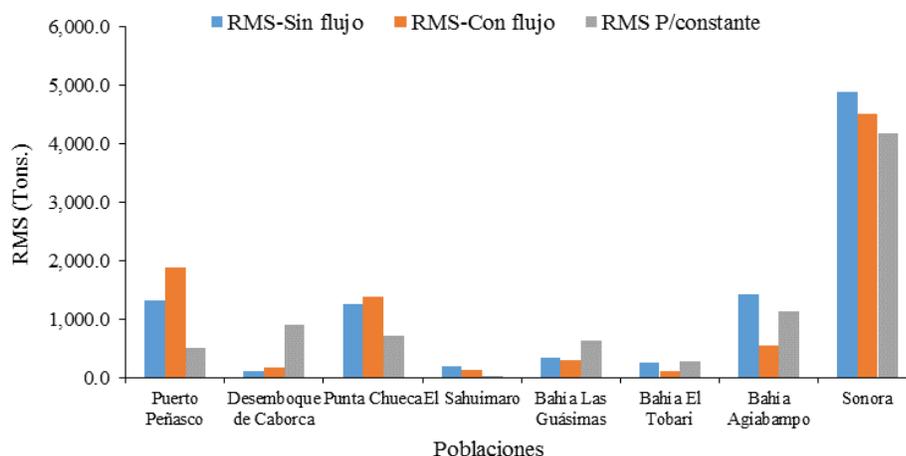


Figura 38. Rendimiento máximo sostenible (RMS) obtenido para cada una de las poblaciones y el litoral de Sonora en conjunto, utilizando el modelo dinámico de Schaefer sin flujo, con flujo y con el escenario de manejo suponiendo captura constante del 2015 al 2024.

7.6 Análisis de escenarios de manejo

El análisis de escenarios suponiendo captura constante simulada del 2015 al 2024, nos muestra recuperación para las poblaciones de Puerto Peñasco y Punta Chueca. El resto de las poblaciones se mantienen con biomasa estable, aunque esto no sucede para la población de Bahía Agiabampo que aún con pesca constante su biomasa va en declive (Fig. 39).

En la tabla XVIII se muestran los resultados suponiendo incremento anual del 30% en la captura con respecto al año anterior, para el período del 2015 al 2035. En los valores resaltados en color gris y rojo que se encuentran en la diagonal, se observa que, en la mayoría de las poblaciones a excepción de El Sahuimaro, la biomasa está por debajo del límite de referencia $K/2$ y que en el caso de la población de Puerto Peñasco al suponer este escenario no sólo se afecta ella misma sino también afecta a la población de Desemboque de Caborca y Bahía Las Guásimas.

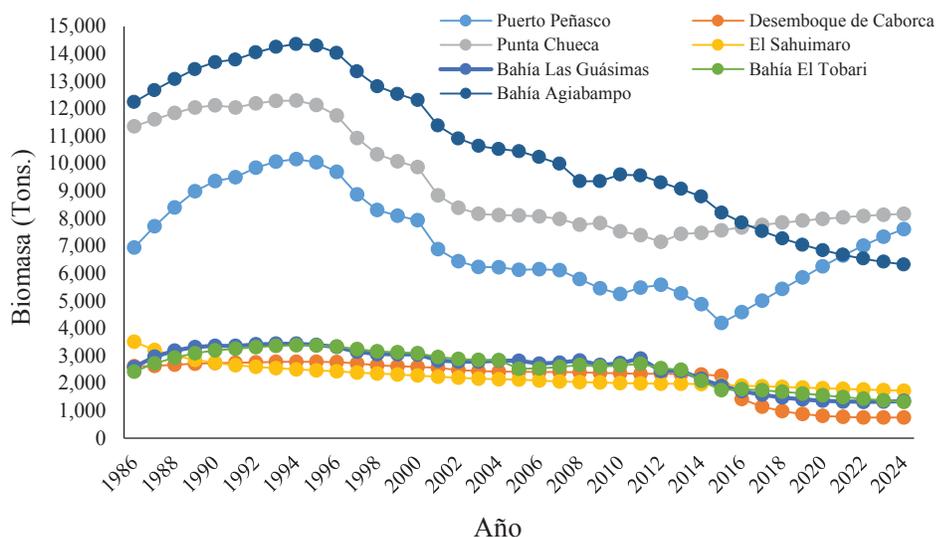


Figura 39. Escenario de manejo suponiendo captura constante representada por la captura por zona que genera $K/2$ en 2024.

Tabla XVIII. Escenario de manejo suponiendo incremento anual del 30% en la captura con respecto al año anterior, del 2024 al 2035, para una zona en particular y en el resto de las zonas la captura constante en el RMS.

Escenarios de manejo	Puerto Peñasco	D. de Caborca	Punta Chueca	El Sahuimaro	Bahía Las Guásimas	Bahía El Tóbari	Bahía Agiabampo
Puerto Peñasco	0.013	0.131	1.025	0.860	0.385	0.634	0.716
D. de Caborca	1.162	0.131	1.030	0.835	1.362	0.531	0.943
Punta Chueca	1.164	0.131	0.012	0.857	1.365	0.589	0.691
El Sahuimaro	1.164	1.475	1.034	0.819	1.363	0.770	0.944
Bahía Las Guaymas	1.165	1.446	0.999	0.867	0.074	0.770	0.938
Bahía El Tóbari	1.149	1.280	1.016	0.710	1.339	0.076	0.938
Bahía Agiabampo	1.157	1.397	1.026	0.795	1.359	0.101	0.016

Nota: Los valores enmarcados en gris representan el valor obtenido entre la misma población. Los valores enmarcados y con texto en negro indican que están por encima del límite de referencia $K/2$ y los enmarcados en texto rojo indican que están por debajo del límite de referencia $K/2$.

8. DISCUSIÓN

8.1 Análisis morfométricos

Para el análisis morfométrico de la jaiba café, *C. bellicosus* fue necesario cumplir primeramente las exigencias estadísticas, estas incluyen contar con el mismo número de muestras, por esa razón se agruparon los campos pesqueros. La agrupación de los campos pesqueros en cuatro zonas se realizó mediante un análisis de clúster restringido debido a que el no restringirlo no presentó un patrón claro en el agrupamiento de los campos, lo que pudo deberse a un insuficiente tamaño de muestra obtenido en cada campo pesquero. Debido a que este análisis exige el mismo número de muestra para cada grupo de datos, se seleccionaron aleatoriamente siete valores para cada campo. Al considerar esta limitante y tanto que el ANOVA anidado como el ANCOVA indicaron diferencias significativas, se decidió perder poder en el análisis y restringirlo.

Con base en lo obtenido en el ANOVA anidado y el ANCOVA, se infiere que hay diferencias entre las poblaciones de la misma especie *C. bellicosus* a lo largo de la costa de Sonora. Este resultado no debiera ser extraño, debido a que estudios descritos por Rodríguez-Félix *et al.* (2015, 2016) mostraron diferencias latitudinales en la tasa de crecimiento poblacional (r) y en la talla de 50% de reproducción (L_{50}) de la jaiba café a lo largo de la costa de Sonora. Hosseini *et al.* (2014) realizaron un estudio sobre la talla de primera madurez sexual, proporción de sexos y la variación morfométrica del cangrejo azul *Portunus segnis* durante un año a lo largo de las costas del Golfo Pérsico, Irán. Ellos, al igual que en el presente estudio, también encontraron variaciones marcadas al analizar las interrelaciones entre los diferentes caracteres morfométricos en diferentes sitios, y también dentro de varias regiones de la misma costa. Smith-Gill (1983) menciona que estas diferencias morfométricas pueden estar condicionadas por un proceso de plasticidad del desarrollo llamado modulación fenotípica. Este proceso consistente en variaciones no específicas del fenotipo producidas por influencias ambientales provocando la expresión gradual de un programa de desarrollo sin que sea alterado el programa genético del individuo. Es importante definir con precisión los factores que causan estas diferencias latitudinales en las relaciones morfométricas de *C. bellicosus*. Huang *et al.* (2011) reportan que el tipo de sedimento es el factor determinante en la distribución de las especies. Por otro lado, Haefner *et al.* (1964) concluyeron que la

salinidad no se relaciona con el porcentaje en que aumenta el tamaño de la última muda de *C. sapidus*.

En los trabajos de Rodríguez-Félix *et al.* (2015, 2016) se identificó a la temperatura y la disponibilidad de humedales costeros como fuentes de variabilidad de r y L_{50} . Aunque la jaiba café *C. bellicosus* presentó variación morfométrica, genéticamente es homogénea, lo que indica que no hay una estructura poblacional a lo largo de la costa de Sonora. Pfeiler *et al.* (2005) llevaron a cabo un estudio de la genética poblacional de *C. bellicosus* en el noroeste de México, cuyos resultados no indican que haya estructura poblacional geográfica a nivel genético dentro del Golfo de California. Sin embargo, según Coltman (2008), debemos esperar siempre algún tipo de respuesta evolutiva producida por los efectos selectivos y/o a través de los impactos sobre el tamaño efectivo y la estructura de la población. La captura selectiva puede afectar a la condición física de fenotipos específicos mediante la alteración de la mortalidad natural y la disminución de la longevidad. Si hay variación hereditaria del fenotipo, como es de esperar para los rasgos relacionados con el tamaño, por ejemplo, una respuesta evolutiva directa en tamaño es predecible e inevitable. Cualquier mortalidad impuesta a una población tiene el potencial de provocar una respuesta evolutiva (cambio genético) si la mortalidad es selectiva con respecto a un rasgo genético. Una amplia gama de rasgos puede estar sujeta a este tipo de selección, incluyendo el tamaño y la edad, el tiempo de migración y el comportamiento (Waples y Naish, 2009).

8.2 Análisis genético

A pesar de que los patrones de diversidad alélica no fueron significativos entre poblaciones, *C. bellicosus* mostró una tendencia significativa de la disminución de la diversidad alélica de sur a norte, a lo largo la costa de Sonora. Este resultado, rechaza la hipótesis de que la mayor diversidad según el período reproductivo (mayo-septiembre) se observaría en sitios corriente abajo de acuerdo a la dirección de la corriente. Por otro lado, la mayor diversidad observada en el sur, podría deberse al número de lagunas costeras localizadas desde la parte centro al sur de la costa de Sonora, las cuales brindan mayor disponibilidad de hábitat y alimento. Así

como también, podría deberse al tamaño poblacional en este caso particular para la población de la Bahía de Agiabampo.

En cuanto al número de alelos privados (alelos únicos de cada población), el mayor número se observó en la población del norte (Puerto Peñasco), y en menor proporción en las poblaciones del sur, incluso, la población de Bahía El Tóbari no presentó ningún alelo privado. El que esta población no haya presentado alelos privados, probablemente se deba a que podría estar actuando como una fuente de larvas hacia el resto de las poblaciones. Y que la población de Puerto Peñasco haya presentado un mayor número de alelos privados y la menor diversidad, probablemente esto se deba a que esta población no se esté viendo favorecida en gran medida por el flujo de genes proveniente del sur y, por otro lado, esté presentando retención local o esté actuando como una población cerrada, debido a que todo lo que se esté produciendo ahí se esté reteniendo. Se ha mencionado que los remolinos producidos en el norte del Golfo atrapan partículas por periodos de hasta dos meses y que con las mareas de hasta de nueve metros de amplitud (Sullivan y Bustamante, 1999; Marinone *et al.* 2011; Marinone, 2012) quedan desprotegidos kilómetros de zona costera con pozas o charcas donde probablemente se retiene gran parte de los huevecillos y/o larvas.

En general, la mayoría de las poblaciones mostraron equilibrio en la heterocigosidad observada y esperada, sin embargo, las poblaciones de Puerto Peñasco y Desemboque de Caborca presentaron mayor déficit de heterocigotos. Este déficit podría deberse a diversos factores, como la presencia de alelos nulos que llevan a la observación de un mayor número de homocigotos o por un efecto Wahlund (deficiencia de heterocigotos debido a una muestra que está integrada por organismos de diferentes poblaciones). No se puede descartar también el efecto de prácticas reproductivas endogámicas (causada por la reproducción entre organismo emparentados). Un último mecanismo que podría explicar el déficit de heterocigotos se basa en la sobreexplotación que directamente aumenta la deriva génica (Benzie y Williams, 1998), cabe señalar que los efectos de sobrepesca no solo afectan los sitios de pesca sobre los que inciden, sino que también podrían causar un efecto a largo plazo sobre los patrones de reclutamiento larvario en sitios de pesca lejanos. En el caso particular de la población de Desemboque de Caborca, el déficit de heterocigotos, se podría atribuir al

efecto Wahlund, ya que según el análisis de migrantes de primera generación detectados en GENECLAS2, señala a esta población como un sumidero, recibiendo migrantes de al menos cuatro poblaciones. En el caso de la población de Puerto Peñasco, se podría atribuir a la presencia de endogamia debido a que actúa como una población aislada del resto de las poblaciones o en su defecto podría estar sufriendo una sobreexplotación.

Por otro lado, la población que presentó mayor exceso de heterocigotos, fue la población de Punta Chueca. Tal exceso de heterocigotos podría deberse a la presencia de organismos resultantes del entrecruzamiento entre individuos de diferentes poblaciones después de ocurrir un efecto Wahlund, es decir, la cruce de individuos de subpoblaciones diferentes como consecuencia de la ruptura de una posible barrera oceanográfica. De haber ocurrido este fenómeno, el exceso de heterocigotos debiera ser consistente entre los diferentes marcadores evaluados para la misma población, pero al analizar la Tabla VII se observa que no hay un patrón claro en donde esta población presente exceso de heterocigotos en cada *loci*, sino que tal vez, las desviaciones se hayan presentado de manera azarosa.

El análisis de varianza molecular (AMOVA), explica que el principal componente de la diversidad genética de *C. bellicosus* de las poblaciones estudiadas corresponde a la varianza dentro de los individuos, seguido por la variación entre los individuos. La variación entre poblaciones no fue significativa, de tal manera que no hay diferencias en las frecuencias alélicas entre las poblaciones de jaiba café *C. bellicosus* a lo largo de la costa de Sonora. De manera congruente, el índice de diferenciación genética basado en *F_{st}*, mostró escaso o nulo nivel de diferenciación genética entre las poblaciones. La mayor diferenciación genética que se observó fue entre Bahía de Agiabampo vs. Desemboque de Caborca (0.010, $p < 0.05$). Este último resultado comprueba la hipótesis de que la mayor diferenciación genética se observará entre aquellos sitios que presentan mayor distancia oceanográfica de acuerdo a la dirección de la corriente. Este suceso probablemente se deba a que las larvas producidas en la población de Bahía Agiabampo ubicada al sur del litoral, se estén asentando mucho antes de llegar a la población de Desemboque de Caborca y, por ende, no estén compartiendo parte de sus alelos.

A pesar de que el índice de fijación de Wright (*F_{st}*) mostró diferenciación en dos de las poblaciones analizadas. En general, el análisis genético no mostró diferenciación genética a nivel especie entre las poblaciones analizadas de la jaiba café *C. bellicosus*. Ello indica que existe un alto nivel de flujo genético, tal vez a nivel de larvas, para mantener conectadas las poblaciones. Este resultado concuerda con lo obtenido por Pfeiler *et al.* (2005) utilizando secuencias de ADN mitocondrial (ADNmt) dentro del Golfo de California. Sin embargo, difieren de lo obtenido por Turk-Boyer, (2014) quien evidenció que existe estructura genética metapoblacional en la costa de Sonora. Otros estudios genéticos basados en aloenzimas en *C. sapidus* del Atlántico occidental y el Golfo de México también han encontrado tanto un alto nivel de flujo de genes (Cole y Morgan, 1978; McMillen-Jackson *et al.*, 1994) como la estructura de la población (Burton y Feldman, 1982; Kordos y Burton, 1993). Estos últimos documentan heterogeneidad espacial en las frecuencias de alelos para *C. sapidus* en Texas. Además, demuestran que las larvas y los adultos de la misma área difieren en la frecuencia de alelos. Estos niveles inesperados de diferenciación entre las poblaciones de crustáceos se han atribuido en algunos casos al papel activo de las respuestas de comportamiento de las larvas y de los adultos en su proceso de dispersión (Burton y Feldman, 1981; Burton, 1983, 1986) a un asentamiento larval rápido (Knowlton y Keller, 1986) y a barreras hidrográficas (Tracey *et al.*, 1975).

C. bellicosus es una especie meroplanctónica con distribución ontogenética diferencial: fase larval pelágica y fase bentónica en lagunas costeras y estuarios. En el litoral de Sonora, el periodo reproductivo abarca de marzo a septiembre con un pico máximo de desove de mayo a julio (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2003; Castro-Longoria *et al.*, 2002). Este periodo de desove, coincide con los vientos provenientes del sur (giros ciclónicos) los cuales provocan flujos costeros que transportan partículas (propágulos) cientos de kilómetros hacia el norte. Por otro lado, *C. bellicosus* puede llegar a desovar hasta septiembre y que antes de asentarse las larvas pueden permanecer en la columna de agua durante un periodo de 65 a 70 días (Fischer y Wolff, 2006), coincidiendo con el giro anticiclónico producido por los vientos del noroeste de octubre a abril, caracterizado por un flujo de agua superficial de salida a través de las grandes Islas (Lavin y Marinone, 2003; Marinone, 2003). Esto puede ser el mecanismo de

transporte de larvas de norte a sur, aunque, por otro lado, se ha mencionado que los remolinos producidos en el norte del Golfo atrapan partículas por periodos de hasta dos meses. La jaiba café *C. bellicosus* no solo presenta dispersión larvaria, si no se ha documentado que ha presentado migración en estadio adulto con un desplazamiento de hasta 75 km a lo largo de la costa (Cisneros-Mata *et al.*, 2014b).

Las tasas de migración pueden indicar que la migración de las larvas de jaiba café *C. bellicosus* es asimétrica con mayor proporción de sur a norte influenciada por la circulación ciclónica durante el verano (Marinone, 2012). Este período coincide con el desove a lo largo del litoral de Sonora (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2003; Castro-Longoria *et al.*, 2002) y en menor proporción de norte a sur con el giro anticiclónico producido por los vientos del noroeste de octubre a abril en el norte del Golfo de California.

Los migrantes de primera generación también fueron identificados moviéndose en ambas direcciones constituyendo dos poblaciones fuente (poblaciones que envían propágulos al resto de las poblaciones) y una población sumidero (poblaciones que reciben propágulos). En primera instancia a Bahía El Tóbari ubicada al sur y a El Sahuimaro ubicada en el centro-sur del litoral de Sonora, como las poblaciones fuente y Desemboque de Caborca como la población sumidero.

Debido a que la presencia o ausencia de estructura genética se refleja en el número de alelos que se intercambian entre las poblaciones, esta tiene importantes consecuencias en la composición genética de los individuos (Barton y Hewitt, 1985). Esta importancia se da por el flujo de genes que genera nuevo polimorfismo en la población y aumenta el tamaño efectivo poblacional, pero poblaciones aisladas y pequeñas están sujetas a la deriva genética y a la fijación de mutaciones deletéreas (Frankham y Ralls, 1998; Saccheri *et al.*, 1998). Por lo tanto, el conocer la estructura de las poblaciones, puede brindar instrucciones valiosas para las estrategias de conservación y manejo (Rossiter *et al.*, 2000).

En este caso, a pesar de que los resultados mostraron una población genéticamente homogénea, se debiera considerar como una metapoblación debido a la dinámica distinta que presenta cada población. Por lo tanto, el manejo para la población de jaiba café *C. bellicosus*

del litoral de Sonora, se debiera regionalizar de acuerdo a los resultados obtenidos en el presente estudio.

8.3 Dinámica poblacional

8.3.1 Estructura de tallas

La distribución de frecuencia de tallas ofrece información sobre la dinámica de la población en procesos como el crecimiento, el reclutamiento y la mortalidad, así como los movimientos migratorios potenciales de la población. Estos parámetros de la población, incluyendo la proporción de sexos y la talla de primera madurez sexual son importantes para diseñar las estrategias de manejo de recursos. En general, la estructura de tallas para los organismos muestreados durante el periodo 2012-2013 a lo largo de la costa de Sonora, varió en el caso de los machos de 73 a 173 mm AC y en hembras de 50 a 173 mm AC. Los machos maduros mostraron la mayor frecuencia en el intervalo de 140 a 150 mm AC en la zona 2 y una frecuencia menor a 120 mm AC en la zona 5. En el caso de hembras la máxima frecuencia no fue muy variable entre zonas y la moda fue de 120 mm AC. A pesar de que las tallas extremas de ambos sexos son muy similares, los machos presentaron tallas más grandes que las hembras (Fig. 19). Los machos fueron significativamente mayores que las hembras (t_1 060, $p < 0.005$). La mayor proporción de las capturas tanto para machos y hembras estuvieron por encima de los 115 mm de AC, talla de captura recomendada para *C. bellicosus* regulada por la NOM-039-PESC-2003 (DOF, 2006). Hernández y Arreola-Lizárraga (2007) reportaron diferencias de distribución de tallas en *C. arcuatus* y *C. bellicosus* obtenidas de muestreos realizados con redes de arrastre en una laguna costera (Las Guásimas, Sonora), así como en las analizadas por Molina-Ocampo (2001) y Nevárez -Martínez *et al.* (2003) de las capturas comerciales con trampas.

8.3.2 Proporción de sexos

Con base en datos de 1998-2002 y 2012 en 14 campos pesqueros divididos en cuatro zonas, los resultados indicaron que la proporción de sexo de jaiba café varía a lo largo de la costa de Sonora y que en el período reproductivo la proporción de hembras tiende a incrementarse

claramente en la parte central y aparentemente en el sur. Estudios anteriores reportaron segregación espacial por sexos (Ramach *et al.*, 2009). Pese a la escasez de datos, los resultados apuntan a conclusiones importantes sobre la biología y manejo pesquero de la jaiba café. La interpolación lineal y el uso de tendencias de valores contiguos pudieron alterar los valores reales de la proporción H/M. No obstante, en la zona 4 carente de datos de mayo a julio, la proporción H/M siguió la tendencia de la zona 3, para la cual hubo datos en el mismo período. Se ignoran las razones por las cuales se observó mayor proporción de machos en las cuatro zonas. No se puede descartar un efecto del arte de pesca (Magana *et al.*, 2012) y posiblemente la proporción varíe incluyendo organismos de profundidades fuera del alcance de la pesquería. Los resultados coinciden con otros estudios de la misma especie dentro del Golfo de California recolectados con el mismo tipo de arte. En la laguna costera de Santa María La Reforma (Sinaloa) se encontró 71 % de machos (Rodríguez-Domínguez *et al.*, 2012). En las bahías de Lobos y Las Guásimas (Sonora) la proporción de machos varió entre 55 y 57 % (Nevárez *et al.*, 2003; Reyes *et al.*, 2007); en el Canal de Infiernillo-Bahía de Kino (Sonora) la proporción de machos varió entre 64 y 85 % (Bourillón-Moreno, 2002; Torre *et al.*, 2004).

La proporción de sexos 1:1 aumenta la probabilidad de éxito reproductivo (Fisher, 1930) y en crustáceos la proporción teórica es 1:1 (Warner, 1977), aunque puede variar. Las causas de la segregación por sexos incluyen: preferencia y disponibilidad de alimento, reducción del riesgo de depredación intraespecífica y del costo energético por apareamiento fuera de la época reproductiva, búsqueda de mejor hábitat, o diferentes tasas de mortalidad y crecimiento (Cobb y Caddy, 1989; Cobb y Wang, 1985; Heupel *et al.*, 2007; Klimley, 1987; Sims *et al.*, 2001; Springer, 1967).

En *Callinectes*, la proporción de sexos varía temporalmente cuando las hembras ovígeras migran a la boca de las lagunas costeras para liberar los huevecillos, aunque después regresan al interior (Branco y Masunari, 2000; Baptista *et al.*, 2005). Por la muda terminal de las hembras de jaiba café (Rodríguez-Domínguez *et al.*, 2012), la proporción de hembras disminuiría con la talla. La pesca sesgada hacia un sexo o tamaño, también podría hacer variar la proporción de sexos, ya sea en la población o en alguna zona. Si la proporción

dominante de machos de jaiba café observada en Sonora es algo natural, entonces para la población es más importante asegurar el suministro de esperma que maximizar la producción de huevos, y la biomasa debiera mantenerse estable o estar creciendo. Si la proporción natural es 1:1 o dominan las hembras, entonces es más importante la producción de huevos que el suministro de esperma, y la proporción observada reflejaría alteración de hábitat o sobrepesca de hembras; en ambos casos se esperaría que la biomasa fuera disminuyendo, como fue reportado (Cisneros *et al.*, 2014b). Recientemente, Rodríguez-Félix *et al.* (2015) realizaron un estudio sobre la influencia de la proporción sexual y del ambiente en la tasa de crecimiento poblacional de *C. bellicosus*. Para ello, desarrollaron modelos indicativos incluyendo variables sencillas y compuestas sin incurrir en colinealidad al no repetir variables independientes en el mismo modelo. Con un análisis de sensibilidad usando los modelos de mejor ajuste, los análisis indicaron que los humedales son importantes para los stocks de jaiba porque la proporción H/M y la superficie de humedales se relacionan directamente con la tasa intrínseca de crecimiento (r).

8.3.3 Talla de primera madurez sexual

El conocimiento de la talla en la madurez es importante, no sólo para la ordenación pesquera, principalmente para establecer una talla mínima legal, sino para sus implicaciones ecológicas. La talla en la madurez es importante para probar hipótesis con respecto a los efectos ambientales en la reproducción. Varios estudios abordan los gradientes latitudinales en los patrones reproductivos y de reclutamiento (Aragón Noriega, 2007; Bauer, 1992; Bauer y Lin, 1994; Sastry, 1983).

El manejo de las pesquerías exige el conocimiento de varios aspectos de la biología poblacional, incluyendo las características reproductivas. La información sobre la ecología reproductiva de las jaibas comerciales en esta región está prácticamente ausente. Para mejorar el manejo de la pesquería y plantear estrategias robustas para el aprovechamiento y la conservación es importante conocer la talla de primera madurez: la determinación imprecisa puede provocar una sobreexplotación de poblaciones debido a su relación con procesos biológicos clave. El desove es el mecanismo básico de renovación de un recurso pesquero y

su protección constituye la base para la conservación del stock. Los estudios sobre la reproducción de poblaciones de cangrejos explotados son fundamentales para el desarrollo de estrategias de manejo. La sobrepesca de reclutamiento se producirá cuando las capturas comerciales eliminen en exceso individuos de tallas más pequeños que la talla de primera madurez, lo que reducirá la recuperación de la población. En este estudio se estimó la talla de primera madurez (L_{50}) para cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora durante el periodo 2013-2013. En un trabajo previo de la talla de primera madurez de *C. bellicosus* realizado en diferentes sitios de una laguna costera de Sinaloa (Rodríguez-Domínguez *et al.*, 2012), la L_{50} de los machos fue estimada en 107.2 mm AC (IC 95% = 105.88-108.51 mm), es decir 14.3 mm menor que en el presente estudio. En el caso de las hembras, el valor fue 0.6 mm menor. También se encontraron diferencias entre sitios; en la parte interior de la laguna se estimaron 114 mm, mientras que, en la boca, 103.7 mm AC. Otros trabajos (Ayala-Cota y Espinoza-Cruz, 2001; Ramírez-Félix *et al.* 2003) reportaron un valor promedio de 115 mm AC para la misma especie en bahía Santa María La Reforma, Sinaloa. Ese valor es similar al encontrado en los machos en el presente trabajo (115.84 mm AC, IC 95% = 114.6–117 mm), aunque mayor que en las hembras (101.55 mm AC, IC 95% = 100.6–102.6 mm).

En el caso de los estudios realizados en la costa de Sonora, los resultados difieren notablemente. Nevárez-Martínez *et al.* (2003) reportaron un valor de 80 mm AC para sexos combinados, en tanto que Hernández-Moreno y Arreola-Lizárraga (2007) encontraron un valor de 75 mm AC para hembras. Esta discrepancia se explica por la diferencia en las fuentes de datos. Hernández-Moreno y Arreola-Lizárraga (2007) utilizaron una red de arrastre en zonas de muestreo, mientras que en este estudio y en Nevárez- Martínez *et al.* (2003) se utilizaron datos de la flota comercial. La diferencia pudo ser producto de sesgo metodológico, aunque otros factores, como la temperatura, influyen en la talla de primera madurez de las jaibas, principalmente en los ambientes costeros. El factor que actúa sobre la biología reproductiva y el crecimiento es el suministro de alimentos (Rodríguez-Félix *et al.*, 2015). Es difícil suponer que *Callinectes* no sigue el paradigma descrito por Kinne (1970) en el sentido de que los organismos se adaptan a la variabilidad de temperatura. Conforme este paradigma, se esperaría que los organismos maduren a mayor talla en sitios donde la

temperatura promedio anual es menor y a menores tallas en las regiones tropicales. Una posible explicación al resultado encontrado en este estudio es lo reportado por Rodríguez-Domínguez *et al.* (2012) quienes encontraron las hembras más grandes dentro de las lagunas y más pequeñas en la región litoral. En el presente estudio se encontraron las hembras más pequeñas en la región norte, porque la pesca se realiza en la zona litoral y en la zona sur se realiza dentro de las lagunas costeras. Pudiera esto deberse también a que las jaibas de la zona de estudio más norteña están cerca del límite septentrional de distribución y presentan un crecimiento más lento en comparación con el resto (Kinne, 1970, Rodríguez-Félix *et al.*, 2015). Los resultados de este estudio son importantes para el manejo de pesquerías y para avanzar en el conocimiento de la biología general de las especies de *Callinectes* y tienen el potencial de mejorar el manejo de pesquerías en otras regiones.

8.3.4 Parámetros poblacionales L_{∞} , k , M y Φ'

La estimación y el análisis de características tales como el tamaño poblacional, proporción de sexos, estructura de edades, tasas de crecimiento, natalidad y mortalidad, entre otros y su relación con el ambiente, son aspectos básicos para conservar, aprovechar o controlar una población. En este sentido, se discuten los resultados obtenidos de los parámetros mencionados en la tabla XVI. La talla máxima promedio fue similar en todas las Zonas, excepto en la 4, que tiene también la menor tasa de crecimiento per cápita. Sin embargo, la eficiencia de generación de tamaño corporal de acuerdo con el índice de crecimiento (Φ') corresponde a la Zona 2 y el menor a la Zona 4; las jaibas de la Zona 3 mostraron un índice de crecimiento intermedio. Estas diferencias en el crecimiento se pueden relacionar con las características ambientales de cada sitio, ya que estas condiciones impuestas por la variabilidad del medio modifican la respuesta fisiológica individual que se manifiesta en las tasas de crecimiento y madurez (Arciniega-Flores y Mariscal-Romero, 2013). Así mismos, se podría relacionar con la disponibilidad de hábitat o variaciones en la disponibilidad de alimento (Pauly y Gaschutz en Pineda, 1992). En base a lo anterior, Rodríguez-Félix *et al.*, 2015 observaron una correlación positiva de la talla de primera madurez (L_{50}) con la temperatura del hábitat, aumentando de norte a sur. Una población cuyos individuos

comienzan a reproducirse a una edad temprana tiene una tasa intrínseca de crecimiento mayor que otra cuyos individuos comienzan a reproducirse más tarde (Valencia y Campos, 1996). Esto podría explicar la relación inversa observada entre la talla de primera madurez y la tasa de crecimiento per cápita entre Zonas. En otro estudio, Rodríguez-Félix *et al.* (2016) analizaron la influencia de la proporción sexual y del ambiente en la tasa de crecimiento poblacional de *C. bellicosus*. Los resultados indicaron que los humedales son importantes para los stocks de jaiba porque la proporción H/M y la superficie de humedales se relacionan directamente con la tasa intrínseca de crecimiento. Esto puede indicar que la producción de huevos aumenta con la abundancia de hembras (Lasker, 1985) y la disponibilidad de humedales favorece el reclutamiento de organismos para su alimentación y crianza (Carmona-Suárez, 2009; De Lestang *et al.*, 2010; Fischer y Wolff, 2006). Por otro lado, la migración es otro de los factores de gran importancia a tomar en cuenta, ya que el crecimiento o decremento de una población no solo depende de la natalidad o mortalidad que se genera en cada una de las poblaciones, si no de los que llegan de otras poblaciones (inmigración), y los que emigran hacia otras poblaciones. Por lo tanto, la diferencia entre esto se reflejará en la tasa de crecimiento y en el número de individuos (biomasa) presente en una población determinada.

8.3.5 Patrón de reclutamiento

Con los datos mensuales de ancho de caparazón para ambos sexos obtenidos de la captura comercial durante el periodo 2012-2014 en cinco zonas a lo largo de la costa de Sonora (Fig. 14), se estimó el patrón de reclutamiento. Esta estimación sugiere que individuos de *C. bellicosus* se reclutan casi todo el año, con excepción de la Zona 2 (Canal del Infiernillo) que es todo el año. Se pudieron identificar pulsos de mayor reclutamiento anual, mismos que siguieron un patrón espacio-temporal de sur a norte a lo largo del litoral Sonorense. En la Zona 5 ubicada al sur, la mayor frecuencia ocurrió en el mes de abril seguido por el mes de julio, y en la zona 1 ubicada al norte del litoral los pulsos de mayor intensidad ocurrieron en el mes de julio seguido por el mes de octubre, dos meses después a los pulsos observado en la zona ubicada al sur. Este comportamiento de reclutamiento continuo con pulsos de mayor

frecuencia, ya ha sido registrado para especies del género *Callinectes* (Alcaraz, 1980; Estrada-Valencia, 1999; Paul y Browsers, 1982; Valencia y Campos, 1996).

Valencia y Campos (1996) mencionan que el reclutamiento y el desove se relacionan, ya que el ingreso de nuevos individuos a una población explotable se manifiesta a través del reclutamiento. En el caso de Bahía de Matanchén, Nayarit y en Cuyutlán, Colima, la presencia de hembras ovígeras y tallas pequeñas abarcan casi todo el año en pequeñas proporciones, con picos de febrero a abril y de noviembre a enero en ambas localidades (Chávez-Dagostino, 1998; Estrada-Valencia, 1999). Esto difiere de lo observado en Sonora, donde se determinó que el periodo reproductivo abarca de marzo a septiembre (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2003; Castro-Longoria *et al.*, 2002; Hernández-Moreno, 2000), mientras que, en Baja California Sur, el periodo es de noviembre a diciembre, en Sinaloa de febrero a agosto y en Oaxaca de abril a julio (Ramírez-Félix *et al.*, 2003). Para las lagunas del Golfo de California se ha planteado un modelo conceptual del comportamiento reproductivo de *C. arcuatus* y *C. bellicosus*. La presencia de jóvenes y adultos indica que en primavera-verano es temporada reproductiva, mientras que en otoño se presentan las abundancias más bajas y en invierno el mayor reclutamiento de juveniles (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2003). Este modelo conceptual propuesto por Arreola-Lizárraga *et al.* (2003) para el Golfo de California difiere de lo observado en *C. bellicosus*, al menos para los años de muestreo del presente trabajo a lo largo de la costa de Sonora. Pudiésemos concluir que no se pueden hacer generalizaciones acerca del comportamiento reproductivo de las jaibas, ya que las diferencias en cada sitio obedecen a condiciones locales de las lagunas a lo largo de un gradiente latitudinal. Estas condiciones impuestas por la variabilidad del medio modifican la respuesta fisiológica individual que se manifiesta en las tasas de crecimiento y madurez; mientras que la condición ambiental, la estabilidad o la fluctuación de los estuarios dependerá del grado de comunicación temporal o permanente entre las lagunas con el océano adyacente. Esta última condición puede impedir que las hembras salgan a desovar de las lagunas a las bahías o viceversa (Arciniega-Flores y Mariscal-Romero, 2013).

8.4 Modelos poblacionales

La incorporación y manejo de modelos matemáticos para describir y pronosticar las respuestas de las poblaciones sometidas a explotación ha tomado cada día mayor importancia, a medida que se cuenta con técnicas más precisas y rápidas para llevar a términos los cálculos y poner en práctica los recursos naturales (De la Cruz, 1980). Prácticamente en el ámbito de las pesquerías, el desarrollo de este tipo de modelos se ha convertido en la herramienta más útil en cuanto a manejo y evaluación (Hilborn y Walters, 1992). Varias clases de modelos se utilizan para la evaluación pesquera, entre ellos se encuentran los denominados modelos estructurados, que consideran la estructura de edades o tallas del stock, y los denominados modelos de producción. Ambos proponen estudiar la evolución de la biomasa total del stock. Varios modelos han incorporado algún factor ambiental como variable independiente, además del esfuerzo de pesca. Pero a la fecha, no se conocen estudios que hayan incorporado tasas de migración (emigración e inmigración) como parámetros del modelo para evaluar el stock de la población.

Los resultados aquí expuestos mediante el modelo dinámico de Schaefer (1954) con y sin flujo (tasas de migración) para cada una de las poblaciones analizadas, mostraron mayor variabilidad en los valores de los parámetros considerando flujo con respecto a los valores iniciales obtenidos del modelo de Martell y Froese, así como a los obtenidos con el modelo de Schaefer sin considerar flujo. Estas diferencias en los valores de los modelos con y sin flujo se manifestaron también en el rendimiento máximo sostenible de cada población y el total de la metapoblación. Por ejemplo, podemos resaltar que, al no considerar flujo, el rendimiento máximo sostenible es mayor sobre todo en las poblaciones de la parte centro-sur (El Sahuimaro-Bahía Agiabampo) del litoral. Esto probablemente se debe al número de lagunas costeras distribuidas en esta región, las cuales proveen mayor disponibilidad de hábitat, refugio y alimentación para los individuos que se están produciendo ahí, afectando positivamente el crecimiento de la población como es el caso para la población de Bahía Agiabampo quien es la que presenta el mayor tamaño poblacional. Por otro lado, se podría inferir que la pesca aún no está rebasando los límites de referencia de $K/2$, lo que indicaría que *C. bellicosus* hasta el momento no está siendo sobreexplotada. Mientras tanto, al

considerar flujo, el rendimiento máximo sostenible se redujo para estas mismas poblaciones, viéndose favorecidas en el rendimiento máximo sostenible las poblaciones del norte (Punta Chueca-Puerto Peñasco). Lo anterior indica que hay una importante migración de sur a norte, lo que hace que disminuya el tamaño poblacional para las poblaciones del sur. Esto se vio reflejado en el análisis genético. Ambos métodos detectaron migración asimétrica, pero con mayor proporción de sur a norte influenciada por la circulación ciclónica durante el verano. Asimismo, se identificaron dos poblaciones fuente (poblaciones que envían propágulos al resto de las poblaciones) y una población resumidero (poblaciones que reciben propágulos). En primera instancia la Bahía El Tóbari ubicada al sur y El Sahuimaro ubicada en el centro-sur del litoral de Sonora actúan como las poblaciones fuente, y El Desemboque de Caborca como la población resumidero. En este sentido, considerar el flujo (tasas de migración) es de suma importancia, ya que el crecimiento o decremento de una población no sólo depende de la natalidad o mortalidad que se genera en cada una de las poblaciones que conforman la metapoblación, sino de los que llegan de otras poblaciones (inmigración), y los que emigran hacia otras poblaciones. Por lo tanto, la diferencia entre esto se reflejará en la tasa de crecimiento y en el número de individuos (o la biomasa) presente en una población determinada. Tomar en cuenta esto último, podría ser la base para el diseño de estrategias de manejo de cualquier recurso, por lo que resulta necesario considerar estudios de este tipo, que hasta el momento es el primero en realizarse para la especie *C. bellicosus* en el Golfo de California, señalando la importancia de la metapoblación.

8.5 Análisis de escenarios de manejo

Con el modelo ajustado incluyendo flujo (tasas de migración), se analizaron dos escenarios de manejo pesquero. El escenario suponiendo captura constante del 2015 al 2024, nos muestra recuperación para las poblaciones de Puerto Peñasco y Punta Chueca. El resto de las poblaciones se mantienen con biomasa estable, aunque esto no sucede para la población de Bahía Agiabampo, que aún con pesca constante su biomasa va en declive. El escenario suponiendo incremento anual del 30% en la captura con respecto al año anterior y el resto de las poblaciones con pesca constante, indicó que la población de Puerto Peñasco no sólo se

afecta ella misma sino también afecta a la población de El Desemboque de Caborca y Bahía Las Guásimas. Por lo tanto, este escenario nos estaría indicando que la población que requiere un mayor cuidado es Puerto Peñasco, a pesar de que se considera una población aislada del resto de las poblaciones de acuerdo a los análisis genéticos. Sin embargo, las poblaciones que no deberíamos dejar de lado en cuestión de manejo, serían las poblaciones de Bahía El Tóbari y El Sahuimaro por ser probablemente las principales fuentes de larvas hacia el resto de las poblaciones. A pesar de haber mencionado qué poblaciones requieren un mayor cuidado, es importante mencionar que los ejercicios aquí expuestos no se realizaron con el fin de tomar decisiones de manejo sino para identificar elementos que deben ser considerados en estrategias que tomen en cuenta que la pesquería de jaiba café del litoral de Sonora no se puede manejar como una sola población. Es importante resaltar que, si continúa el manejo considerándola como una población única, se podría arribar a conclusiones equivocadas, afectando al recurso jaiba y sus usuarios.

9. CONCLUSIONES

Aunque la jaiba café *C. bellicosus* presentó variación morfométrica, genéticamente es homogénea, lo que indica que existe un alto nivel de flujo genético, tal vez a nivel de larvas, para mantener conectadas las poblaciones a lo largo de la costa de Sonora. Por lo que las variaciones morfométricas podrían ser consideradas como variantes fenotípicas entre las poblaciones de la misma especie asociadas a efectos ambientales.

Se observó mayor diversidad alélica en las poblaciones del centro-sur del litoral de Sonora. Esta mayor diversidad podría deberse a un mayor tamaño efectivo asociado al número de lagunas costeras localizadas desde la parte centro al sur de la costa de Sonora, las cuales brindan mayor disponibilidad de hábitat.

La población de Puerto Peñasco presentó el mayor número de alelos privados y la menor diversidad. Esto probablemente se debe a que esta población no se está viendo favorecida en gran medida por el flujo de genes proveniente del sur y, por otro lado, esté presentando

retención local o esté actuando como una población cerrada, debido a que todo lo que se esté produciendo ahí se esté reteniendo.

La migración de las larvas de jaiba café *C. bellicosus* es asimétrica con mayor proporción de sur a norte influenciada por la circulación ciclónica durante el verano, período que coincide con el desove a lo largo de litoral de Sonora y en menor proporción de norte a sur probablemente con el giro anticiclónico producido por los vientos del noroeste de octubre a abril en el norte del Golfo de California.

Las poblaciones de Bahía El Tóbari ubicada al sur y El Sahuimaro ubicada en el centro-sur del litoral de Sonora, pueden considerarse fuente de larvas hacia el resto de las poblaciones, y El Desemboque de Caborca como la población resumidero, ya que recibe más organismos de otras poblaciones de los que exporta.

Se identificó a la temperatura y la disponibilidad de humedales costeros como fuentes de variabilidad en los parámetros de dinámica poblacional analizados a lo largo de la costa de Sonora.

C. bellicosus, a pesar de estar constituida como una población única, genéticamente homogénea, se debe considerar como una metapoblación debido a las diferencias que presentan sus poblaciones a lo largo de la costa de Sonora. Por lo tanto, es de suma importancia contemplar modelos dinámicos poblacionales que incluyan variables ambientales y flujo genético.

Este es el primer estudio para jaiba café en incorporar flujo (tasas de migración) a un modelo dinámico. Sin embargo, es importante mencionar que los ejercicios aquí expuestos no se realizaron con el fin de tomar decisiones de manejo sino para apoyar en el diseño de estrategias que tomen en cuenta que la pesquería de jaiba café del litoral de Sonora no se puede manejar como una sola población. El considerarla como población homogénea podría generar conclusiones equivocadas, afectando al recurso jaiba y a sus usuarios, los pescadores artesanales de Sonora.

10. LITERATURA CITADA

- Alcaraz, T.J.N. 1980. Contribución al conocimiento de la biología y algunos aspectos pesqueros de dos especies de jaibas *Callinectes arcuatus* Ordway y *Callinectes toxotes* Ordway, de la laguna de El Caimanero, Sinaloa. México. Tesis Profesional. CICIMAR/IPN. La Paz, B.C.S. 107 p.
- Álvarez-Borrogo, S., J.R. Lara-Lara, 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. En: Dauphin J.P., B. Simoneit (eds) The Gulf and Peninsular Province of the California. American Association of Petroleum Geologists. Tulsa: 47:555-567.
- Amos, W., J.I. Hoffman, A. Frodsham, L. Zhang, S. Best, A.V.S. Hill. 2007. Automated binning of microsatellite alleles: problems and solutions. Mol. Ecol. Not. 7:10-14.
- Aragón-Noriega, E.A. 2007. Coupling the reproductive period of blue shrimp *Litopenaeus stylirostris* Stimpson, 1874 (Decapoda: Penaeidae) and sea surface temperature in the Gulf of California. Rev. Biol. Mar y Ocean, 42(29):167-175.
- Arciniega-Flores, J., J. Mariscal-Romero. 2013. Estructura poblacional y crecimiento individual de *Callinectes arcuatus* en la Laguna Barra de Navidad, Jalisco. Cien. Pesq. 21(1):15-26.
- Arimoro, F.O., B.O. Idoro. 2007. Ecological studies and biology of *Callinectes amnicola* (Family: Portunidae) in the lower reaches of Warri River, Delta State, Nigeria. World J. of Zool. 2(2):57-66.
- Arreola-Lizárraga, J.A. 1995. Diagnósis Ecológica de Bahía de Lobos, Sonora, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN. La Paz, B.C.S. México.
- Arreola-Lizárraga, J.A., L.G. Hernández-Moreno, S. Hernández-Vázquez, F. Flores-Verdugo, C. Lechuga-Devezé, A. Ortega-Rubio. 2003. Ecology of *Callinectes arcuatus* and *C. bellicosus* (Decapoda, Portunidae) in a coastal lagoon of northwest México. Crustaceana 76(6):651-664.
- Arshad, A., M.S. Kamarudin, R. Saad. 2006. Study on fecundity, embryology and larval development of blue swimming crab *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758) under laboratory conditions. Res. J. of Fish. and Hydrobiol. 1(1):35-44.
- Avice, J.C. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, M.A.
- Ayala, A., M. Gutiérrez, V.M. Malpica. 1990. Morfosedimentología de la laguna Agiabampo, Sonora-Sinaloa, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 17:257-270.

Ayala, A., V.M. Malpica, M. Gutiérrez. 1980. Geología Marina de la Región de Yavaros, Sonora, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 7:275-289.

Ayala-Cota, F.J., L.J. Espinoza-Cruz. 2001. Parámetros poblacionales de la jaiba café *Callinectes bellicosus* (Stimpson, 1859) en la Bahía Santa María de la Reforma: Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán, México. 35 p.

Baptista, C., M.A. Pinheiro, A. Blankensteyn, C.A. Borzone. 2005. Biología poblacional y reproductiva de *Callinectes danae* Smith, 1869 (Crustacea, Portunidae), no Belneário Shangri-lá, Pontal de Paraná, Paraná, Brasil. Rev. Bras. de Zool. 22:446-453.

Barnes, W.J.P. 1975. Leg coordination during walking in the crab, *Uca pugnax*. J. of Comp. Physiology. 96:237-256.

Bauer, R.T. 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment patterns with sicyoniid and caridean shrimp species. Invert. Reprod. and Devel. 22:193-202.

Bauer, R.T., J. LIN. 1994. Temporal patterns of reproduction and recruitment in populations of the penaeid shrimps *Trachypenaeus similis* (Smith) and *T. constrictus* (Stimpson) (Crustacea: Decapoda) from the north central Gulf of Mexico. Journal of Exper. Mar Biol. and Ecol. 182:205-222.

Beman, J.M., A. Christopher. 2006. Diversity of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in the sediments of a hypernutrified subtropical estuary: Bahía El Tóbari, México. Applied and Environ. Microb. 72:7767-7777.

Benzie, J.A.H., S.T. Williams. 1998. Phylogenetic relationships among giant clam species (Mollusca: Tridacnidae) determined by protein electrophoresis. Mar. Biol. 132:123-133.

Borton, N.H., G.M. Hewitt. 1985. Analysis of hybrid zones. Annual Review of Ecology and Systematics. 16:113-148.

Botsford, L.W., C.L. Moloney, A. Hastings, J.L. Largier, T.M. Powell, K. Higgins, J.F. Quinn. 1994. The influence of spatially and temporally oceanographic conditions on meroplanktonic metapopulations. Deep Sea Research. 41:107-145.

Botsford, L.W., C.L. Moloney, J.L. Largier, A. Hastings. 1998. Metapopulation dynamics of meroplanktonic invertebrates: the Dungeness crab (*Cancer magister*) as an example. North Pacific Symposium on invertebrate stock assessment and management. Edited by G.S. Jamieson and A. Campbell. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 125:295-306.

Bourillón-Moreno, L. 2002. Exclusive Fishing Zone as a Strategy for Managing Fishery Resources by the Seri Indians. Gulf of California, Mexico. Ph.D. Dissertation. School of Renewable Natural Resources. University of Arizona. Tucson, Arizona.

- Branco, J. O., S.Masunari. 2000. Reproductive ecology of the blue crab, *Callinectes danae* Smith, 1869 in the Conceição lagoon system, Santa Catarina Isle, Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 60:17-27.
- Bray, N.A., J.M. Robles. 1991. Physical Oceanography of the Gulf of California. In the Gulf and Peninsular Province to the California. J.P. Dauphin and B.R.T. Simoneit (eds.) American Association of Petroleum Geologist, Tulsa, Oklahoma. 834 p.
- Brouwer, S.L., M.H. Griffiths. 2005. Reproductive biology of carpenter seabream (*Argyrozona argyrozona*) (Pisces: Sparidae) in a marine protected area. *Fish. Bull.* 103:258-269.
- Buchanan, B.A., A.W. Stoner. 1988. Distributional patterns of blue crabs (*Callinectes* spp.) in a tropical estuarine lagoon. *Estuaries.* 11(4):231-239.
- Burgman, M.A., S. Ferson, H.R. Akcakaya. 1993. Risk assessment in conservation biology. Chapman and Hall. 314 pp.
- Burton, R.S. 1983. Protein polymorphisms and genetic differentiation of marine invertebrate populations. *Mar. Biol. Lett.* 4:193-206.
- Burton, R.S. 1986. Evolutionary consequences of restricted gene flow in the intertidal copepod *Tigriopus ealifornicus*. *Bull. mar. Sci.* 39:526-535.
- Burton, R.S., M.W. Feldman, 1982. Population genetics of coastal and estuarine invertebrates: does larval behavior influence population structure? In: Kennedy, V.S. (ed.) *Estuarine comparisons*. Academic Press, New York, NY. 537-551pp.
- Burton, R.S., M.W. Feldman. 1981. Population genetics of *Tigriopus californicus*: II. Differentiation among neighboring populations. *Evolution.* 35:1192-1205.
- Canchola, A.C. 2009. Construcción de un canal navegable en el estero La Pinta Puerto Peñasco Sonora, México (Tesis Profesional). Instituto Politécnico Nacional, México, D.F.
- Carmona-Suárez, C.A. 2009. Swimming crab community ecology in an estuarine complex in western Venezuela (Decapoda, Portunidae). *Nauplius* 17(1): 19-27.
- Castro, K.M., J.T. DeAlteris. 1988. Development of a swimming crab fishery in Ecuador. International Center for Marine Resource Development. The University of Rhode Island. November 1988. FDSS [Fishery Development Support Service, USAID] Working Paper 23, 1-23.
- Castro-Longoria, R., J. Ramos-Paredes, G. Montemayor-López, J. Jiménez-Rodríguez. 2002. Resultados preliminares del análisis de la reproducción de la jaiba *Callinectes bellicosus*. Mem. I Foro Científico de Pesca Ribereña. 17-18 de octubre de 2002. INP. CRIP Guaymas, Son.

- Castro-Longoria, R., J. Ramos-Paredes, G. Montemayor-López, J. Jiménez-Rodríguez. 2003. Estudio de la biología reproductiva del recurso jaiba, *Callinectes bellicosus*, de la costa del Estado de Sonora. Inf. Téc. UniSon-INP. 48 pp.
- Chávez-Dagostino, R.M. 1998. Contribución al estudio biológico de la jaiba *Callinectes arcuatus* Ordway, en el sur de Nayarit y norte de Jalisco, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ingeniería Pesquera, Universidad Autónoma de Nayarit, México. 80 p.
- Cisneros-Mata, M.Á., A.A. Apolinar-Romo, C.P. López-Ruíz, D. Rodríguez-Félix, A.G. Paredes-Acuña, F.I. Gastélum-Mendoza. 2014a. Primera estimación de abundancia de jaiba café (*Callinectes bellicosus*) por marcado-recaptura en el Canal del Infiernillo, Sonora, México. Mem. VII Foro Científico de Pesca Ribereña. Mazatlán, Sinaloa, México. Agosto 26-28.
- Cisneros-Mata, M.Á., E. Ramírez-Félix, J. García-Borbón, V. Castañeda-Fernández de Lara, A. Labastida-Che, C. Gómez-Rojo, J. Madrid-Vera. 2014b. Pesca de jaiba en el litoral del Pacífico mexicano. Instituto Nacional de Pesca. pp 86.
- Cobb, J.S., D. Wang. 1985. Fisheries biology of lobsters and crayfishes. In D.E. Bliss, (Ed.), The Biology of Crustacea. Orlando, Florida: Academic Press. pp 167-247.
- Cobb, J.S., J.F. Caddy. 1989. The population biology of decapods. In J.F. Caddy (Ed.), Marine Invertebrate Fisheries: Their Assessment and Management. New York: John Wiley and Sons. pp 327-374.
- Cole, M.A., R.P. Morgan. 1978. Genetic variation in two populations of blue crab, *Callinectes sapidus*. Estuaries 1:202-205.
- Coltman, D.W. 2008. Molecular ecological approaches to studying the evolutionary impact of selective harvesting in wildlife. Mol. Ecol. 17:221-235.
- CONAPESCA [Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca]. 2014. Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2013. SAGARPA. Mazatlán, Sin. pp 295.
- Cruz, V.A., P. Ortega. 1991. Modificación de la línea de costa como consecuencia del transporte litoral en el estero Tastiota, Sonora, México. Resúmenes del I Congreso Latinoamericano en Administración de la Zona Costera. México: Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, B.C.
- Cudney-Bueno, R., M.F. Lavin, S.G. Marinone, P.T. Raimondi, W.W. Shaw. 2009. Rapid effects of marine reserves via larval dispersal. PloS One 4:e4140.
- Darnell, M.Z., K.M. Darnell, R.E. McDowell, D. Rittschof. 2010. Postcapture survival and future reproductive potential of ovigerous blue crabs *Callinectes sapidus* caught in the central North Carolina pot fishery. Trans. of the Amer. Fish. Soc. 139:1677-1687.
- De Lestang, S., L.M. Bellchambers, N. Caputi, A.W. Thomson, M.B. Pember, D. J. Johnston, D.C. Harris. 2010. Stock-recruitment-environment relationship in a *Portunus pelagicus*

fishery in Western Australia. In G.H. Kruse, G.L. Eckert, R.J. Foy, R.N. Lipcius, B. Sainte-Marie, D.L. Stram, D. Woodby (Eds.), *Biology and Management of Exploited Crab Populations under Climate Change*. Alaska Sea Grant: University of Alaska, Fairbanks. pp 317-334.

DOF [Diario Oficial de la Federación]. 2006. NORMA Oficial Mexicana NOM-039-PESC-2003, Pesca responsable de jaiba en aguas de jurisdicción federal del litoral del Océano

DOF [Diario Oficial de la Federación]. 2012. Acuerdo por el que se modifica el Aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos, publicado el 16 de marzo de 1994 para establecer los periodos de veda de pulpo en el Sistema Arrecifal Veracruzano, jaiba en Sonora y Sinaloa, tiburones y rayas en el Océano Pacífico y tiburones en el Golfo de México. *Diario Oficial de la Federación*. México. 11 de junio de 2012.

Ellegren, H. 2004. Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nat. Rev. Genet.* 5:435-445.

Elmore, K., M.B. Richman. 2001. Euclidian distance as a similarity metric for principal component analysis. *Mon. Weat. Rev.* 129:540-549.

Estrada-Valencia, A. 1999. Aspectos poblacionales de la jaiba *Callinectes arcuatus* Ordway 1863, en la Laguna de Cuyutlán, Colima, México. Tesis de Maestría. Universidad de Colima, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Posgrado Interinstitucional en Ciencias Pecuarias. Colima, Colima, México. *Evol. Ecol. Res.* 5:273-286.

Fernández, M., O. Iribarne, D. Armstrong. 1993. Habitat selection by young of the year Dungeness crab *Cancer magister* and predation risk in intertidal habitats. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 92:171-177.

Fisher, R. 1930. *The genetic theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.

Fischer, S. y M. Wolff. 2006. Fisheries assessment of *Callinectes arcuatus* (Brachyura, Portunidae) in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Fish. Res.* 77:301-311.

Fox, C.W., C.M. Rauter. 2003. Bet-hedging and the evolution of multiple mating. *Evol. Ecol. Res.* 5:273-286.

Frankham R., K. Ralls. 1998. Conservation biology: Inbreeding leads to extinction. *Nature.* 392:441-442.

Frankham, R., J.D. Ballou, D.A. Briscoe. 2004. *Introduction to Conservation Genetics*, Fourth Edition ed. New York, NY: Cambridge University Press. pp 617.

Gaines, S.D., K.D. Lafferty. 1995. Modeling the dynamics of marine species: the importance of incorporating larval dispersal. En *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. L. McEdward (Ed.). Boca Raton, CRC Press. pp 464.

- Galarza, J., J. Carreras-Carbonell, E. Macpherson, M. Pascual, S. Roques, G. Turner, R. Ciro. 2009. The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits on connectivity among littoral fish species. *Proc. of the Nat. Acad. Sci. USA.* 106:1473-1478.
- Galindo, H.M., D.B. Olson, S.R. Palumbi. 2006. Seascape genetics: A coupled oceanographic genetic model predicts population structure of Caribbean corals. *Curr. Biol.* 16:1622-1626.
- Gilg, M.R., T.J. Hilbish. 2003. The geography of marine larval dispersal: coupling genetics with fine-scale physical oceanography. *Ecology.* 84:2989-2998.
- Gilpin, M., J.M. Diamond. 1976. Calculations of immigration and extinction curves from the species-area-distance relation. *Proc. of the Nat. Acad. of Sci., USA.* 73:4130-4134.
- Goldstein, D.B., C. Schlötterer. 1999. *Microsatellites: Evolution and Applications.* Oxford University Press, Oxford.
- Gutiérrez, O.Q., S.G. Marinone, A. Pares-Sierra, 2004. Lagrangian surface circulation in the Gulf of California from a 3D numerical model. *Deep-Sea Res. II.* 51:659-672.
- Guzmán, M.C. 1993. Zonificación por medio de unidades ambientales de área contigua al estero del Soldado, Guaymas, Sonora, México (Tesis de maestría). Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey Campus Guaymas, Guaymas, Sonora, México.
- Haddon, M. 2001. *Modelling and Quantitative Methods in Fisheries.* Chapman and Hall/crc, Boca Raton, fl. Estados Unidos. pp 406.
- Hammer, P., D.A.T. Harper, P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Pal. Elec.* 4:1-9.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biol. J. of the Linn. Soc.* 42:17-38.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature.* 396:41-49.
- Hanski, I., D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In I. A. Hanski., M.E. Gilpin (Eds.), *Metapopulation Biology.* Academic Press, San Diego, California. pp 5-26.
- Hartl, D.L., A.G. Clark. 1997. *Principles of Population Genetics,* Sinauer Associates, Sunderland, M.A. pp 542.
- Havens, K.J., J.R. McConaugha. 1990. Molting in the mature female blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun. *Bull. of Mar. Sci.* 46(1):37-47.
- Hendrickx, M.E. 1984. Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, Mexico. II. The decapod crustaceans of estero El Verde. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología.* Universidad Nacional Autónoma, México. 11(1):23-48.

Hendrickx, M.E. 1995. Cangrejos. En: W. Fisher, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. H. Niem (Eds.). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vol. I Plantas e Invertebrados. FAO, Roma, Italy. pp 565-636.

Hernández-Moreno, L., J.A. Arreola-Lizárraga. 2007. Estructura de tallas y crecimiento de los cangrejos *Callinectes arcuatus* and *C. bellicosus* (Decapoda: Portunidae) en la laguna costera Las Guásimas, México. Rev. Biol. Trop. 55(1):225-233.

Heupel, M.R., J.K. Carlson, C.A. Simpfendorfer. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. Mar. Ecol. Progr. Ser. 337:287-297.

Hilborn, R., C.J. Walters. 1992. Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty. Chapman and Hall. pp 570.

Hilborn, R., M. Mangel. 1997. The ecological detective. Confronting models with data. Monographs in Population Biology. Princeton Academic Press. Princeton, N.J.

Hosseini M, J. Pazooki, M. Safaei. 2014. Size at Maturity, Sex Ratio and Variant Morphometrics of Blue Swimming Crab *Portunus segnis* (Forsk., 1775) from Boushehr Coast (Persian Gulf). J. Mar. Sci. Res. Dev. 4:149. doi:10.4172/2155-9910.1000149.

Huang, J.G, Y. Bergeron, L.H. Zhai, B. Denneler. 2011 Variation in intra-annual radial growth (xylem formation) of *Picea mariana* (Pinaceae) along a latitudinal gradient in western Quebec, Canada. Amer. J. Botany. 98:792-800.

Huato-Soberanis, L., M.J. Haro-Garay, E. Ramírez-Félix, L.C. López-González. 2006. Informe final. Estudio socio-económico de la pesquería de jaiba en Sinaloa y Sonora. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Centro de Estudios para el Desarrollo Rural Sustentable y la Soberanía Alimentaria. La Paz, BCS. 10 de marzo de 2006. pp 30.

Izar, J.M. 1998. Métodos numéricos para ingeniería. San Luis Potosí, México: Editorial Universitaria Potosina.

Jackson, A.M., A. Munguía-Vega, R. Beldade, B.E. Erisman, G. Bernardi. 2015. Incorporating historical and ecological genetic data for leopard grouper (*Mycteroperca rosácea*) into marine reserve design in the Gulf of California. Conservation Genetics.

Kenchington, E.L., G.C. Harding, M.W. Jones, P.A. Prodöhl. 2009. Pleistocene glaciation events shape genetic structure across the range of the American lobster, *Homarus americanus*. Mol. Ecol. 18:1654-1667.

Key, M.M., J.E. Winston, J.W. Volpe, W.B. Jeffries, H.K. Voris. 1999. Bryozoan fouling of the blue crab *Callinectes sapidus* at Beaufort, North Carolina. Bull. of Mar. Sci. 64(3):513-533.

Kilada, R., B. Sainte-Marie, R. Rochette, N. Davis, C. Vanier, S. Campana. 2012. Direct determination of age in shrimps, crabs, and lobsters. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 69:1728-1733.

- Kinne, O. 1970. Marine Ecology. A comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters. Vol. 1. Environmental factors. John Wiley and Sons, New York. NY.
- Kitching, R. 1971. A simple simulation model of dispersal of animals among units of discrete habitat. *Oecol.* 7:95-116.
- Klimley, A.P. 1987. The Determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Envir. Biol. of Fish.* 18:27-40.
- Knowlton, N., B.D. Keller. 1986. Larvae which fall far short of their potential: highly localized recruitment in an alpheid shrimp with extended larval development. *Bull. of Mar. Sci.* 39:213-223.
- Kordos, L.M, R.S. Burton. 1993. Genetic differentiation of Texas Gulf coast populations of the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Mar. Biol.* 117:227-233.
- Laevastu, T. 1980. Manual de métodos de biología pesquera. Editorial Acribia. Zaragoza, España. pp 243.
- Lasker, R. 1985. An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the Northern anchovy, *Engraulis mordax*. USA: Department of Commerce National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report. Nat. Mar. Fish. Ser. 36: 39.
- Levins, R. 1970. Extinction. En Gesternhaber, M. (Ed.). Some Mathematical Problems in Biology. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island. pp 77-107.
- Lavin, M.F., S.G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics.* pp 173-204.
- Liggins, L., E.A. Treml, C. Riginos. 2013. Taking the plunge: an introduction to undertaking seascape genetic studies and using biophysical models. *Geogr Comp.* 7:173-196.
- Magana, A.M., M. Dobson, J.M. Mathooko. 2012. Modifying Surber sampling technique increases capture of freshwater crabs in African upland streams. *Inland Waters.* 2:11-15.
- Marinone, S.G. 2003. A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *Journal of Geophys. Resear.* pp 108.
- Marinone, S.G. 2012. Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 100:133-141.
- Marinone, S.G., M.F. Lavín, A. Parés-Sierra. 2011. A quantitative characterization of the seasonal lagrangian circulation of the Gulf of California from a three-dimensional numerical model. *Cont. Shelf. Res.* 31:1420-1426.

- Marinone, S.G., M.J. Ulloa, A. Pares-Sierra, M.F. Lavin, R. Cudney-Bueno. 2008. Connectivity in the northern Gulf of California from particle tracking in a three-dimensional numerical model. *J. of Mar. Syst.* 71:149-158.
- Márquez-Frías, J.F., G. Montemayor-López. 2001. Reporte científico para la apertura de temporada de pesca de jaiba en Sonora. CRIP-Guaymas. 2001-2002. INP-CRIP-SAGARPA pp 25.
- Martell, S., R. Froese. 2012. A simple method for estimating MSY from catch and resilience. *Fish and Fish.* 14(4):504-514.
- McMiller-Jackson, A.L., T.M. Bert, P. Steele. 1994. Population genetic of the blue crab *Callinectes sapidus*: modest population structuring in a back-ground of high gene flow. *Mar. Biol.* 118:53-65.
- Molina-Ocampo, R.E. 2001. Jaiba del Estado de Sonora *Callinectes bellicosus*, In Sustentabilidad y Pesca Responsable en México. Evaluación y Manejo. INP/SEMARNAP, Sonora, México. pp 329-348.
- Molina-Ocampo, R.E., J.F. Márquez-Farías, E. Ramírez-Félix. 2006. Jaiba del Golfo de California En: F. Arreguín-Sánchez, L. Beléndez-Moreno, I. Méndez-Gómez-Humarán, R. Solana-Sansores, C. Rangel-Dávalos (eds.). Sustentabilidad y Pesca Responsable en México. Evaluación y Manejo. INAPESCA, SAGARPA. pp 135-154.
- Munguía-Vega, A., A. Jackson, S.G. Marinone, B. Erisman, M. Moreno-Baez, A. Giron-Nava, T. Pfister, O. Aburto-Oropeza, J. Torre. 2014. Asymmetric connectivity of spawning aggregations of a commercially important marine fish using a multidisciplinary approach. *Peerj* 2:e511.
- Munguía-Vega, A., I. Leyva-Valencia, D.B. Lluch-Cota, P. Cruz-Hernandez. 2015a. Genetic Structure of the Cortes Geoduck *Panopea globosa* Dall, 1989, from the Mexican Northwest. *J. of Shell. Res.* 34:153-161.
- Munguía-Vega, A., J. Torre, A. Castillo-Lopez, T. Pfister, R. CudneyBueno, 2010b. Microsatellite loci for the blue swimming crab (*Callinectes bellicosus*) (Crustacea: Portunidae) from the Gulf of California, Mexico. *Cons. Gen. Res.* 2:135-137.
- Munguía-Vega, A., M. Culver, F.J. García de Leon, R. Rodríguez-Estrella, T. Pfister. 2010. Next generation Microsatellite discovery by shtgun genomic pyrosequencing. PANGAS. Reporte Interno, Tucson, AZ.
- Munro, J. L., D. Pauly. 1983. A simple method for comparing the growth of fish and invertebrates. *Fishbyte.* 1(1):5-6.
- Nevárez-Martínez, M.O., J. López-Martínez, C. Cervantes-Valle, E. Miranda-Mier, R. Morales-Azpeitia, M.L. Anguiano-Carrasco. 2003. Evaluación biológica y pesquera de las jaibas *Callinectes bellicosus* y *Callinectes arcuatus* (Brachyura: Decapoda: Portunidae) en las bahías de Guásimas y Lobos, Sonora, México. In M.E. Hendrickx (Ed.). Contributions to

the study of East Pacific Crustaceans 2. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México. pp 125-138.

Ortega, P., D.A. Vázquez. 1989. Geoquímica de metales pesados y grado de piritización en tres lagunas costeras del Golfo de California, México. Resúmenes del III Congreso Venezolano sobre Ciencias del Mar. Cumaná, Venezuela: Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente.

Ortiz-León, H.J., A.J. Navarrete, E. Sosa-Cordero. 2007. Distribución espacial y temporal del cangrejo *Callinectes sapidus* (Decapoda: Portunidae) en la Bahía de Chetumal, Quintana Roo, México. Rev. Biol. Trop. 55(1):235-245.

Paetkau, D., R. Slade, M. Burden, A. Estoup. 2004. Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power. Mol Ecol. 13:55-65.

Palma, A.T., R.S. Steneck, C.J. Wilson. 1999. Settlement driven, multiscale demographic patterns of large benthic decapods in the Gulf of Maine. Journal of Exper. Mar. Biol. and Ecol. 241:107-136.

Palumbi, S.R., M.L. Pinsky. 2013. Marine dispersal, ecology and conservation. In: Bertness M.D, Bruno J.F., Silliman B., Stachowicz J.J. eds. Marine Community Ecology, 2nd edn. Sunderland: Sinauer. 57-83.

Pardieck, R.A., R.J. Orth, R.J. Diaz, R.N. Lipcius. 1999. Ontogenetic changes in habitat use by postlarvae and young juveniles of the blue crab. Mar. Ecol. Progr. Ser. 186:227-238.

Pascual, M.S., E.A. Zampatti, O.O. Iribarne. 2001. Population structure and demography of the puelche oyster (*Ostrea puelchana*, d'Orbigny, 1841) grounds in northern Patagonia, Argentina. J. of Shell. Res. 20(3):1003-1010.

Paul, R.K.G., A.B. Bowers. 1982. The ecology and *Penaeus* fishery of a coastal lagoon system in West México. Oceanol. Acta. Proceedings Symposium on coastal lagoon, SCOR/ABO/UNESCO, Bordeaux, France, September, 1981. 8(14):383-388.

Pauly, D. 1980. Fish population dynamics in tropical waters: a manual for use with programmable calculators. International Center for Living Aquatic Marine Resources Management. Manila, Filipinas. ICLARM Studies and Reviews. pp 8:325.

Peakall, R., P. Smouse. 2012. GenAIEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research an update. Bioinformatics.

Pfeiler, E., L.A. Hurtado, L.L. Knowles, J. Torre-Cosío, L. Bourillón-Moreno, J.F. Márquez-Farías, G. Montemayor-López. 2005. Population genetics of the swimming crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura: Portunidae) from the eastern Pacific Ocean. Mar. Biol. 146(3):559-569.

- Piry, S., A. Alapetite, J.M. Cornuet, D. Paetkau, L. Baudouin, A. Estoup. 2004. GENECLASS2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *J. Hered.* 95:536-539.
- Place, A.R., X. Feng, C.R. Steven, M. Fourcade, J.L. Boore. 2005. Genetic markers in blue crabs (*Callinectes sapidus*) II: complete mitochondrial genome sequence and characterization of genetic variation. *Journal of Exper. Mar. Biol. and Ecol.* 319:15-27.
- Punt, A.E., R. Hilborn. 2001. BAYESSA: Bayesian stock assessment methods in fisheries. User's manual. FAO Computerized Information Series (Fisheries). No.12. Rome.
- Queller, D.C., K.F. Goodnight. 1989. Estimating Relatedness Using Genetic Markers. *Evol.* 43:258-275.
- Ramach, S., M.Z. Darnell, N. Avissar, D. Rittschof. 2009. Habitat use and population dynamics of blue crabs, *Callinectes sapidus*, in a high-salinity embayment. *J. of Shell. Res.* 28:635-640.
- Ramírez-Félix, E., J. Singh-Cabanillas, H.A. Gil-López, S. Sarmiento-Náfate, I. Salazar-Navarro, G. Montemayor-López, J.A. García-Borbón, G. Rodríguez-Domínguez, N. Castañeda-Lomas. 2003. La Pesquería de Jaiba (*Callinectes* spp.) en el Pacífico Mexicano: Diagnóstico y Propuesta de Regulación. SAGARPA, INP. Mazatlán, Sinaloa, septiembre de 2003. pp 54.
- Ramos-Cruz, S. 2008. Estructura y parámetros poblacionales de *Callinectes arcuatus* (Ordway, 1863) (Decapoda: Portunidae), en el sistema lagunar La Joya- Buenavista, Chiapas, México. Julio a diciembre de 2001. *Pan-Amer. J. Aqua. Sci.* 3(3):259-268.
- Rannala, B., J.L. Mountain. 1997. Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proc. of the Nat. Acad. of Sci., USA.* 94:9197-9201.
- Ratkowsky, D.A. 1989. Handbook of nonlinear regression models. Marcel Dekker, Inc. New York.
- Reece, J.S., B.W. Bowen, K. Joshi, V. Goz, A. Larson. 2010. Phylogeography of Two Moray Eels Indicates High Dispersal Throughout the Indo-Pacific. *J. Hered.* 101:391-402.
- Reyes, E., J. López, M.O. Nevárez, R. Morales. 2007. Dinámica poblacional de *Callinectes bellicosus* (Stimpson, 1859) y *Callinectes arcuatus* (Ordway, 1863) en Las Guásimas, Sonora, México, durante el periodo 2002 a 2004. In M.E. Hendrickx (Ed.) Contribuciones al Estudio de los Crustáceos del Pacífico Este. México: Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. pp 17-30.
- Robainas Barcia, A. 2004. Genética poblacional del camarón rosado *Farfantepenaeus notialis* (Decápoda: Penaeidae): variación espacio temporal de la diversidad y la estructura genética. Tesis (Doctorado en ciencias biológicas). Universidad de La Habana. La Habana, Cuba. 143 p.

- Rodríguez-Domínguez, G., S.G. Castillo-Vargasmachuca, R. Pérez-González, E.A. Aragón-Noriega. 2012. Estimation of the individual growth parameters of the brown crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura, Portunidae) using a multi-model approach. *Crustaceana*. 85(1):55-69.
- Rodríguez-Félix, D., M.A. Cisneros-Mata, E.A. Aragón-Noriega, J.A. Arreola-Lizárraga. 2016. Influencia de la proporción sexual y del ambiente en la tasa de crecimiento poblacional de *Callinectes bellicosus* (Decapoda: Portunidae) del Golfo de California. *Rev Biol Trop*. 64 (3):1259-1271.
- Rodríguez-Félix, D., M.A. Cisneros-Mata, E.A. Aragón-Noriega. 2015. Variability of size at maturity of the warrior swimming crab, *Callinectes bellicosus* (Stimpson, 1859) (Brachyura, Portunidae), along a latitudinal gradient in The Gulf of California. *Crustaceana*. 88(9):979-989.
- Rosas-Correa, C.O., A.J. Navarrete. 2008. Parámetros poblacionales de la jaiba azul *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) en la bahía de Chetumal, Quintana Roo, México. *Rev. de Biol. Mar. y Ocean*. 43(2):247-253.
- Rossiter, S.J., G. Jones, R.D. Ransome, E.M. Barratt. 2000. Genetic variation and population structure in the endangered greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum*. *Mol Ecol*, 9:1131-1135.
- Ruiz-Camacho, M., J.C. Ruiz-Camacho, J.A. Simental-Prado, A. López, J.A. Castro-Ayon. 1985. Contribución al conocimiento biológico pesquero de *Callinectes arcuatus* (Ordway, 1863) Estero el Sábalo, Mazatlán, Sin, México. 1983-1984. Memoria de servicio social Universitario. Escuela Ciencias del Mar, UAS. pp 72.
- Saccheri, I., M. Kuussaari, M. Kankare, P. Vikman, W. Fortelius, I. Hanski. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*. 392:491-494.
- Salazar-Navarro, I., V. Macías-Sánchez, Á. Ramos-González, L. Rivera-Rivera, J.A. Virgen-Ávila, V. Hernández-Covarrubias, D. Puga-López. 2008. La pesquería de jaiba, *Callinectes bellicosus* (Stimpson, 1859), *C. arcuatus* (Ordway, 1863), y *C. toxotes* (Ordway, 1863) en las bahías Ceuta, Santa María-La Reforma y Navachiste, en las costas de Sinaloa, México. P. 101-102 en: Espino-Barr, E., M.Á. Carrasco-Águila, P. Fuentes-Mata, E.G. Cabral-Solís, M. Puente-Gómez y A. García-Boa (eds.). Memorias del IV Foro Científico de Pesca Ribereña. 9 al 11 de septiembre de 2008. Acapulco, Guerrero. Instituto Nacional de Pesca, SAGARPA. pp 223.
- Sánchez-Ortiz, C.A., J. Gómez-Gutiérrez. 1992. Distribución y abundancia de los estadios planctónicos de la jaiba (Decapoda: Portunidae) en el complejo lagunar Bahía Magdalena, B.C.S., México. *Rev Investig. Cient. Univ. Autón. Baja Calif. Sur. Ser Cienc. Mar*. 3:47-60.
- Sastry, A.N. 1983. Ecological aspect of reproduction. In: F.J. Vernberg, W.B. Vernberg (eds.). *The biology of Crustacea: environment adaptations*: Academic Press, New York, NY. 179-270.

- Schaefer, M. 1954. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Bull. of the InterAmer. Trop. Tun. Comm.* 1:27-56.
- Schuelke, M. 2000. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nat Biotech.* 18:233-234.
- Selkoe, K.A, R.J. Toonen. 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecol. Lett.* 9:615-629.
- Sims, D.W., J.P. Nash, D. Marritt. 2001. Movements and activity of male and female dogfish in a tidal sea lough: alternative behavioural strategies and apparent sexual segregation. *Mar. Biol.* 139:1165-1175.
- Smedbol, R.K., A. McPherson, M. M. Hansen y E. Kenchington. 2002. Myths and moderation in marine 'metapopulations'. *Fish and Fish.* 3:20-35.
- Smith-Gill, S.J. 1983. Developmental plasticity: Developmental conversion versus phenotypic modulation. *Amer. Zool.* 23:47-55.
- Soria, G., A. Munguía-Vega, S.G. Marinone, M. Moreno-Baez. I. Martínez-Tavar, R. Cudney-Bueno. 2012. Linking bio-oceanography and population Genetics to assess larval connectivity. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 463:159-175.
- Soria, G., J. Torre-Cosio, A. Munguía-Vega, S.G. Marinone, M.F. Lavín, A. Cinti y M. Moreno-Báez. 2014. Dynamic connectivity patterns from an insular marine protected area in the Gulf of California. *J. of Mar. Syst.* 129:248-258.
- Soto-Mardones, S., S.G. Marinone, A. Pares-Sierra, 1999. Variabilidad espacio temporal de la temperatura superficial del Mar en el Golfo de California. *Cienc. Mar.* 25:1-30.
- Springer, S. 1967. Social organization of shark populations. In P.W. Gilbert, R.F. Metheson, D.P. Rall (Eds.). *Sharks, Skates and Rays*. Baltimore: Johns Hopkins Press. pp 149-174.
- Sullivan, S.K., G. Bustamante, 1999. Setting geographic priorities for marine conservation in Latin America and the Caribbean. Virginia (Estados Unidos): The Nature Conservancy. pp 125.
- Torre, J., L. Bourillón, A.H. Weaver. 2004. La Pesquería de la jaiba verde (*Callinectes bellicosus*) en la región de Bahía de Kino y Canal de Infiernillo entre 1998 y 2002. Informe Interno. *Comunidad y Biodiversidad, A.C. (COBI)*. Guaymas, Sonora, México (http://www.cobi.org.mx/publicaciones/cobi_rep_jaiba_040920.pdf).
- Tracey, M.L., K. Nelson, D. Hedgecock, R.A. Schleser, M.L. Pressick. 1975. Biochemical genetics of lobsters: genetic variation and the structure of American lobster (*Homarus americanus*) populations. *J. Fish Res. Bd Can.* 32:20912101.
- Tresierra, A., Z. Culquichicón. 1993. Biología pesquera. CONCYTEC. Trujillo, Perú. 432 p.

- Tresierra, A., Z. Culquichicón. 1995. Manual de biología pesquera. CONCYTEC. Trujillo, Perú. 227 p
- Turk-Boyer, P., H. Morzaria-Luna, I. Martínez-Tovar, C. Downton-Hoffmann, A. Munguía-Vega. 2014. Ecosystem based fisheries management of a biological corridor along the Northern Sonora coastline (NE Gulf of California). In F. Amezcua and B. Bellgraph (eds.), Fisheries Management of Mexican and Central American Estuaries. Springer, Dordrecht. 125-154 pp.
- Ulibarría-Valenzuela, J.J. 2003. Aplicación de un modelo predictivo a la pesquería de la jaiba café *Callinectes bellicosus* en la bahía Santa María de la Reforma. Tesis de Licenciatura, FACIMAR. UAS. 42 p.
- Valencia, M.J., N.H. Campos. 1996. Aspectos de la dinámica poblacional de jaibas *callinectes sapidus* y *C. bocourti* de la ciénaga grande de santa marta, caribe colombiano (crustacea: decapoda: portunidae).
- Velázquez-de la Cruz, G., J.A. Ramírez-de León. 2011. Aprovechamiento de la jaiba azul (*Callinectes sapidus*) en la Laguna Madre de Tamaulipas. Plaza y Valdez (Eds.). 98 pp. http://cspjaibatam.com/datos/jaiba_azul.pdf.
- Venzon, D.J., S.H. Moolgavkar. 1988. A method for computing profile-likelihood-based confidence intervals. Appl. Statis. 37:87-94.
- Waples, R.S. 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. J. Hered. 89:438-450.
- Waples, R.S., K.A. Naish. 2009. Genetic and evolutionary considerations in fish management: Research needs for the future. In: The future of fisheries science in North America. R.J. Beamish and B.J. Rothschild, editors. Springer, Dordrecht. 427-451pp.
- Warner, G. F. (1977). The biology of crabs. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Weersing, K., R.J. Toonen. 2009. Population genetics, larval dispersal, and connectivity in marine systems. Mar. Ecol. Progr. Ser. 393:1-12.
- Wilcox, W.M. 2007. Blue Crab (*Callinectes sapidus*) Ecology: Review and Discussion Regarding Tisbury Great Pond. Martha's Vineyard Commission Report. Martha's Vineyard, Mass. 67 pp.
- Wilson, G.A., B. Rannala. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. Genetics 163:1177-1191.
- Zar, J.H. 1999. Bioestatistical Analysis. New Jersey: Prentice Hall.