

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS



Evaluación genética y riesgo de endogamia
en una especie endémica críticamente
amenazada del Golfo de California: la vaquita
(*Phocoena sinus* Norris y McFarland, 1958)

Tesis

que para obtener el grado de Doctor en Oceanografía
Costera presenta:

Lorenzo | Rojas Bracho

Ensenada, Baja California. Mayo, 1998.

DEDICATORIA

A Anelio (El Pollo Aguayo) y Lloyd (Findley) pioneros en la formación de grupos de estudiantes en el área de mastozoología marina en México. Al "Doc Villa" (Dr. Bernardo Villa R.) pionero en el estudio de la vaquita en nuestro país.

A los mártires de Vizcaino 476, Ileana Pablo y Alonso, por haber aguantado la economía de guerra del posgrado.

AGRADECIMIENTOS

Tuve la fortuna de contar como director de tesis con Jorge de la Rosa, quien además siempre fue un buen amigo, respetuoso y solidario con todos los aspectos de este trabajo. Su conocimiento enciclopédico siempre me mantuvo animado, particularmente en cuestiones de vinos.

A los miembros de mi comité los Dres. Bob Brownell, Andy Dizon, Oliver Ryder y Greg O'correy-Crowe, por haber aceptado participar en el:

Bob mostró un interés especial por mi trabajo y siempre me apoyó con los recursos económicos necesarios. Gracias a esto pude pasar una memorable temporada en el SWFSC. Andy me invitó a trabajar en su laboratorio y siempre me contagio su optimismo y buen humor y se preocupó por el planteamiento de esta investigación. Dentro de las miles de cosas que le debo agradecer, siempre estará el que me haya presentado y puesto en contacto con Barb Taylor.

Oliver me mantuvo centrado en lo que era conveniente y con los pies en la tierra. Me otorgó apoyos económicos en el momento más crítico y se interesó rápidamente en el desarrollo de este trabajo.

Las pláticas con Greg en todo momento me dieron ánimos, sobre todo cuando parecía que no era secuenciable "la vaquita". Su solidaridad será siempre recordada.

Barb, me gustaría que hubiera una manera de agradecerte tu apoyo, paciencia e interés, no veo como expresarlo, trabajar contigo fue una experiencia extraordinaria.

Patty Rosel me recibió en su casa y en su laboratorio en New Hampshire y aprendí de ella lo que es el trabajo impecable de la genética del ADNmt.

Sean Costa y Cristi Lux me llevaron por el difícil camino del trabajo de laboratorio. Rick LeDuc siempre contestó cuanta duda tuve y me ayudó con las secuencias del Cyt *b* y en el diseño de los primeros cebadores.

Sergio Escorza fue uno de los mejores descubrimientos del labo. Es el mejor "house mate" que pude tener y hace la mejor cerveza del mundo. Además siempre estuvo al pie del cañón en el trabajo del laboratorio.

Sarah Mesnyk siempre tuvo los comentarios oportunos. Originalmente iba a traducir la tesis, finalmente reestructuró varias secciones y quedaron inigualables.

Omar Vidal y Lloyd Findley me enviaron las muestras de piel de la mayoría de los animales que se pudieron secuenciar. Cupul, Dn Peter y Guillermo Villareal también me consiguieron muestras.

En el último año Antonio Díaz de León me ha apoyado incondicionalmente para continuar con las investigaciones sobre vaquita. Un agradecimiento especial para él. También Pablo Arenas ha jugado un papel importante en este sentido y recientemente Oscar Ramírez. Meredith y Jose Luis me ayudaron cuando fue necesario trabajar en el laboratorio conjunto de las Facultades de Ciencias y Ciencias Marinas, UABC.

A mi amigo Eugenio, que siempre estuvo presente en los momentos más tortuosos del posgrado.

Este trabajo y su continuación, han contado en un momento u otro con apoyo de: CONABIO convenio num. FB155/BI22/94 y IUCN. Durante el posgrado se contó con beca del CONACyT.

A nadie le podré estar mas agradecido que a Ileana y mis mandriles Pablo y Alonso.

La vaquita, *Phocoena sinus*, es la única especie de cetáceo junto con el baiji, que ha sido clasificada como críticamente amenazada por la IUCN-World Conservation Union (IUCN), también el Gobierno de México la considera en peligro de extinción. Estas clasificaciones se deben a que el tamaño poblacional de esta especie es muy pequeño y a que sigue disminuyendo debido a actividades humanas. La vaquita sufre una alta mortalidad incidental al enmallarse en redes pesqueras. La estimación más reciente de su tamaño poblacional es de 224 individuos con una pérdida de 18% anual. Para caracterizar la composición genética de la vaquita, se secuenció una porción de la región control del ADN mitocondrial de 43 individuos colectados entre 1985 y 1993. Todos los individuos presentaron una secuencia idéntica. A pesar de que se ha reportado previamente una baja variabilidad genética para otras especies de cetáceos, esta ausencia absoluta de polimorfismo en la región más variable del ADN mitocondrial es única.

Al considerar lo anterior, se utilizó a esta especie como caso de estudio para evaluar el riesgo de depresión endogámica en una especie naturalmente rara. Primero, se modeló la dinámica de la deriva génica para el ADNmt para determinar si la vaquita ha sido una especie rara históricamente, y por lo tanto, si este proceso de la deriva ha moldeado la variabilidad observada actualmente. Se modelaron dos historias poblacionales posibles, que resultan en diferentes cantidades de variabilidad genética: 1) el escenario de la *fragmentación* y 2) el escenario del *fundador*. Se simularon ensayos con diferentes historias de vida para 10,000 años, seguidas por una contracción poblacional de 57 años. Los resultados mostraron que las poblaciones se fijaron en los primeros 10,000 años para un rango de abundancias posibles y para ambos escenarios.

La contracción poblacional reciente no mostró pérdida alguna de la diversidad de haplotipos para diferentes probabilidades de mutación y en ningún caso hubo fijación en los últimos 57 años. El modelo refuerza la hipótesis de que la vaquita es una especie naturalmente rara.

Se ha argumentado que la vaquita está condenada a la extinción por depresión endogámica y que por lo tanto cualquier esfuerzo para su conservación resulta fútil.

Por lo tanto, se investigó la hipótesis de la *sentencia*. Se combinaron datos de la historia de vida de la vaquita, de otros mamíferos marinos y de incrementos en mortalidad por endogamia, en zoológicos, para evaluar si una reducción en la tasa de crecimiento de esta marsopa es suficiente como para llevarla a la extinción. El modelo demográfico mostró que las tasas de crecimiento pueden ser positivas o negativas dependiendo de la edad en la primera reproducción, la razón de la mortalidad de juveniles a adultos y el taxón utilizado como modelo para los cambios en los parámetros demográficos. En ninguno de los ejercicios se condena a la vaquita a la extinción por depresión endogámica. Esto lleva a recomendar, que las acciones encaminadas para su conservación no deben ser rechazadas por razones genéticas.

A pesar del hecho de que la vaquita es reconocida internacional y nacionalmente como una especie críticamente amenazada, aún existen desacuerdos sobre los factores de riesgo más significativos para su sobrevivencia. Esta situación ha retrasado las medidas apropiadas para su conservación y se estima que la población sigue disminuyendo, lo que mantiene su estado de vulnerabilidad. Para facilitar la toma de decisiones, se revisaron las evidencias para cada uno de los principales factores de riesgo enmarca dentro de los resultados de los modelos anteriores. que podrían ser agentes causales de la reducción del tamaño poblacional. Estos son: (1) alteraciones del hábitat, (2) reducción del desempeño de funciones vitales por elevadas concentraciones de contaminantes, (3) mortalidad incidental en redes pesqueras. El análisis de estos factores se realizó, para evaluar la reducción de la eficacia biológica por reducida variabilidad genética y depresión endogámica.

Abstract

The vaquita, *Phocoena sinus*, is listed as one of two critically endangered cetacean species by the IUCN-World Conservation Union, and is also considered an endangered species in Mexico. These listings have resulted from small population size and rapid decline in abundance of this species due to human activities. Currently, the species abundance is estimated at 224 animals and the degree of non-natural mortality in 18% per annum. In order to characterize the genetic composition of the vaquita, the hypervariable region I of the control region of mitochondrial DNA was sequenced. No variability was found in 43 individuals collected between 1985 and 1993. While low genetic variability has been reported for cetacean species, this complete lack of polymorphism in the highly variable control region is unique.

Considering the above, vaquita was used as a case study to consider the risk posed to a naturally rare population by inbreeding depression. First the dynamics of genetic drift for mtDNA were modeled to determine if vaquita has been a historically rare species and therefore if this process of drift has molded the genetic composition currently seen.

We model two possible population histories that result in different amounts of genetic diversity: 1) a fragmentation model (never experienced a bottleneck), and 2) a founder model. Simulations for different historic abundances were run for 10,000 years followed by the recent 57 year decline. Results showed that fixation within the first 10,000 years was likely over a wide range of possible abundances and for both population histories. The recent decline resulted in virtually no loss of haplotypic diversity for plausible mutation rates and in no case did any simulation become fixed in the last 57 years. Further, the current lack of variability in mtDNA affirms the natural rarity of vaquita.

The question of whether vaquita are doomed because of inbreeding depression has been raised and therefore there has been discussions of whether any conservation efforts are futile. For that reason the "doom hypothesis" was investigated. Levels of increased mortality, due to inbreeding, observed in zoos were combined with data from vaquita and other marine mammals to see whether growth rate reduction for this porpoise is sufficient to doom the species. The demographic model showed that growth rates could remain positive or become negative depending on the age of first reproduction, the ratio of juvenile to adult survival rate and the taxa used as proxies for changes in demographic parameters. Neither modeling exercise affirmed that vaquita are doomed because of inbreeding depression which leads to the conclusion that conservation actions should not be delayed because of this risk factor.

Despite the vaquita (*Phocoena sinus*) being commonly cited as one of the most endangered marine mammals in the world, there is still disagreement over the most significant risk factors. This lack of agreement hinders management decisions needed to reduce the risk to the species. To expedite decision making we review evidence for each of the four major risk factors: reduction in population growth because of (1) habitat alteration from reduced flow of the Colorado River, (2) reduced fitness from high pollutant loads, (3) reduced fitness from inbreeding depression and loss of genetic variability, and (4) increased mortality as fisheries bycatch. It was concluded that the evidence is sufficient to make a formal risk assessment unnecessary, that short term management should not be hindered by the uncertainty in estimating the risk of these factors, and that primary conservation efforts should be directed towards immediate elimination of incidental fishery mortality.

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

Evaluación genética y riesgo de endogamia en una especie
endémica críticamente amenazada del Golfo de California:

la vaquita (*Phocoena sinus* Norris y McFarland, 1958)

TESIS PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN
OCEANOGRAFIA COSTERA

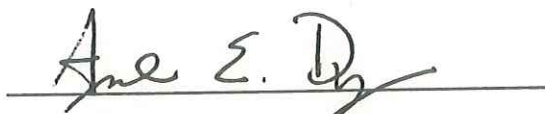
Aprobada por:



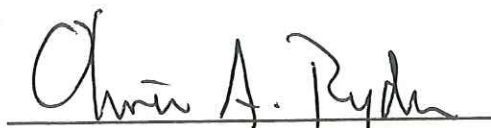
Dr. Jorge de la Rosa Velez
Director de Tesis



Dr. Robert L. Brownell Jr.
Sinodal



Dr. Andrew E. Dizon
Sinodal



Dr. Oliver A. Ryder
Sinodal



Dr. Gregory M. O'Corry-Crowe
Sinodal

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN, ANTECEDENTES, CONTROVERSIAS DE MANEJO Y OBJETIVOS	1
INTRODUCCIÓN.....	1
Sobre el status de la vaquita	1
ANTECEDENTES.....	2
Sobre el conocimiento de la vaquita	2
Morfología externa	3
Distribución	3
Abundancia.....	7
Aspectos biológicos	7
SOBRE LAS CONTROVERSIAS	8
HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	12
¿Es una especie históricamente rara?.....	12
¿Es la endogamia un factor de riesgo que condena a la vaquita a la extinción?.....	13
CAPÍTULO 1. VARIACIÓN EN EL ADN MITOCONDRIAL DE UNA ESPECIE CRÍTICAMENTE AMENAZADA: LA VAQUITA, <i>Phocoena sinus</i> (CETACEA: PHOCOENIDAE)	14
INTRODUCCIÓN.....	14
MATERIALES Y MÉTODOS	15
RESULTADOS	19
DISCUSIÓN.....	20
ASPECTOS GENÉTICOS: RAREZA Y ENDOGAMIA.....	28
CAPÍTULO 2. INTERPRETACION DE LA FALTA DE VARIABILIDAD EN EL ADN_{mt} O LA PARADOJA DE UNA ESPECIE RARA	31
INTRODUCCIÓN.....	31
MÉTODOS.....	34
RESULTADOS	36
DISCUSIÓN.....	45

CAPITULO 3. EXAMINANDO EL RIESGO POR ENDOGAMIA PARA UNA ESPECIE NATURALMENTE RARA.....	52
INTRODUCCIÓN.....	52
MÉTODOS.....	53
RESULTADOS.....	55
DISCUSIÓN.....	60
CAPÍTULO 4. IDENTIFICACION DE FACTORES DE RIESGO PARA LA VAQUITA	71
INTRODUCCIÓN.....	71
Alteraciones del hábitat	72
El Flujo del Río Colorado	72
Contaminación por pesticidas	76
Mortalidad incidental en redes.....	78
Depresión endogámica	80
CONCLUSIONES	84
Alteración del Hábitat.....	84
Contaminantes	84
Depresión Endogámica.....	85
Mortalidad Incidental en Pesquerías.....	86
Conclusión General.....	86
EPÍLOGO.....	91
RECOMENDACIONES.....	91
LOGROS.....	92
LITERATURA CITADA.....	93

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Fechas y localidades del muestreo de especímenes de vaquita.....	16
Tabla II. Secuencia de bases de una porción de la región control del ADNmt de la vaquita <i>Phocoena sinus</i>	20
Tabla III. Diversidad de nucleótidos en secuencias de ADNmt para diferentes especies de cetáceos.....	21
Tabla IV. Estado poblacional de cetáceos altamente amenazados de acuerdo a la IUCN.....	26
Tabla V. Diversidad media de haplotipos (h) y la frecuencia media del alelo más raro en 1940 y 1997 para diferentes tamaños efectivos de población y tasas de mutación.....	37
Tabla VI. Tasas de mortalidad media no ponderada en el primer año para animales en cautiverio.....	55
Tabla VII. Rango de porcentajes para tasas probables de sobrevivencia de adultos cuando $r > 0$ (i.e. efectos de la endogamia causan la extinción).....	64

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Morfología externa de la vaquita.....	4
Figura 2. 2a. Localización de registros no confirmados fuera del rango actual de distribución. 2b. Localización de grupos de vaquitas a partir de transectos lineales sistemáticos durante el crucero conjunto INP-NMFS 1997.....	6
Figura 3. Localización de las vaquitas recuperadas en redes pesqueras.....	17
Figura 4. Probabilidad de encontrar 40 haplotipos idénticos para diferentes tamaños efectivos de la población, cuando $r = 0.04$	38
Figura 5. Probabilidad media de 40 haplotipos idénticos para diferentes tasas de mutación cuando $r = 0.04$	39
Figura 6. Número medio de haplotipos y la frecuencia media del haplotipo más raro para diferentes valores de N_e cuando $r = 0.04$	40
Figura 7. Diversidad haplotípica media y pérdida de la diversidad de haplotipos para distintas probabilidades de mutación y para diferentes valores de N_e para $r = 0.04$	41
Figura 8. Probabilidad media de seleccionar 40 haplotipos idénticos para un número diferente de hembras fundadoras y diferentes capacidades de carga efectivas, así como para diferentes tasas de mutación.....	43, 44
Figura 9. Tasa de crecimiento si se asume una edad máxima constante y una razón constante de sobrevivencia de juvenil a adulto para diferentes incrementos en la mortalidad y para diferentes edades a la primera reproducción.....	56, 57, 58, 59
Figura 10. Tasa de crecimiento con AFR (5) y edad máxima (25) constantes para diferentes razones de sobrevivencia juvenil a adulto	61, 62, 63
Figura 11. Abundancia en el tiempo para distintas tasas de crecimiento.....	87, 88, 89

INTRODUCCIÓN, ANTECEDENTES, CONTROVERSIAS DE MANEJO Y OBJETIVOS

INTRODUCCIÓN

Sobre el *status* de la vaquita

La vaquita *Phocoena sinus* Norris y McFarland, 1958, con la posible excepción del baiji (*Lipotes vexillifer*), es el cetáceo en mayor peligro de extinción del mundo (Jefferson *et al.*, 1993). Está clasificada dentro las categorías más críticas de las especies amenazadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN- *World Conservation Union*), la Convención Internacional para el Tráfico de Especies en Peligro de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 1997) y la Norma Oficial Mexicana (DOF 16 de mayo 1994). En 1996 la IUCN consideró que la vaquita como especie *Criticamente Amenazada* puede extinguirse a menos que los esfuerzos de conservación se incrementen substancialmente. Para que los esfuerzos de conservación tengan éxito, es necesario ubicar aquellos eventos que puedan tener consecuencias en la sobrevivencia de la población. Así mismo se deben identificar los factores de riesgo y clasificarse de acuerdo a su importancia.

Phocoena sinus es la única especie de mamífero marino endémica en aguas mexicanas. Es también la marsopa más pequeña, rara y menos conocida. Su vulnerabilidad está determinada tanto por características naturales como por intervenciones directas o indirectas del hombre. Es una especie vulnerable porque es probable que sea naturalmente "rara" (de acuerdo con la definición de Burgman *et al.*, 1993; Cody, 1986). El tamaño de su población se encuentra en los cientos de individuos, su distribución probablemente sea muy limitada y toda la especie está incluida en una sola población. La vaquita también se encuentra amenazada por actividades humanas (Brownell, 1982). Estas actividades humanas son potencialmente factores de riesgo aditivo para las poblaciones pequeñas, (aumento de riesgo que resulta de algún impacto en una población natural, por ej. riesgo antropogénico) en particular cuando las poblaciones son reucidas drásticamente en tamaño (Burgman *et al.*, 1994; Meffe *et al.*, 1997)..

¿Es la población de vaquita naturalmente rara?. De ser así ¿que factores, naturales o de origen humano, reperesentan el mayor riesgo para la vaquita?. En el presente trabajo se busca contribuir a la respuesta de estas preguntas, investigando la estructura genética de *P.*

sinus. Esta información es posteriormente comparada con los factores de riesgo antropogénicos potenciales, para evaluar integralmente los factores de riesgo que afectan mayormente a la vaquita. Específicamente, en los capítulos subsecuentes de esta tesis se evalúa la variabilidad genética de la vaquita y se aplica una aproximación de modelaje para comprobar la historia y viabilidad genética de esta especie. En el siguiente capítulo (1) se explora la variabilidad genética de la vaquita. En el segundo se analiza si la vaquita ha sido una especie históricamente rara en términos de abundancia y rango de distribución. En el tercero se analiza el riesgo de endogamia y si la población de vaquita está condenada a la extinción. En el último capítulo (4) se comparan los resultados de los capítulos anteriores con una revisión del conocimiento actual (que no fue generado en esta tesis) de los riesgos potenciales para esta especie. En ésta última parte también se enlistan en orden de importancia los factores de riesgo y se hace una síntesis de los resultados de todo el trabajo (capítulos 1 – 4), y se hacen las recomendaciones para el manejo de *P. sinus*.

ANTECEDENTES

Sobre el conocimiento de la vaquita

La existencia de la vaquita fue desconocida para la comunidad científica hasta su descripción en 1958 (Norris y McFarland, 1958) y no fue sino hasta 1987 que se pudo conocer y describir su morfología externa plenamente (Brownell *et al.*, 1987). Ha sido hasta ésta década, casi 40 años después de su descripción que se han logrado avances muy importantes en aspectos básicos sobre su historia de vida (Hohn *et al.*, 1996; Perez-Cortés, 1996; Findley *et al.*, 1996) y tamaño poblacional (Barlow *et al.*, 1997) y distribución (Silber, 1990; Gerrodette *et al.*, 1995). Sin embargo, aún hay aspectos fundamentales de su biología, particularmente de su conducta poblacional, importantes para su manejo que aún son desconocidas. Una de las razones de ésta carencia de información es que la vaquita es una especie muy difícil de encontrar y de estudiar. Las características de su ambiente (aguas turbias), la fracción de tiempo que pasa en la superficie, su conducta evasiva y la manera errática de emerger hacen difícil cualquier estudio en su ambiente natural (Silber y Norris, 1991; Barlow *et al.*, 1993). En la siguiente sección se hace un breve resumen del estado actual del conocimiento de esta especie y, posteriormente, sobre los conflictos o controversias que se han dado y que tienen consecuencias para el manejo y conservación de la vaquita.

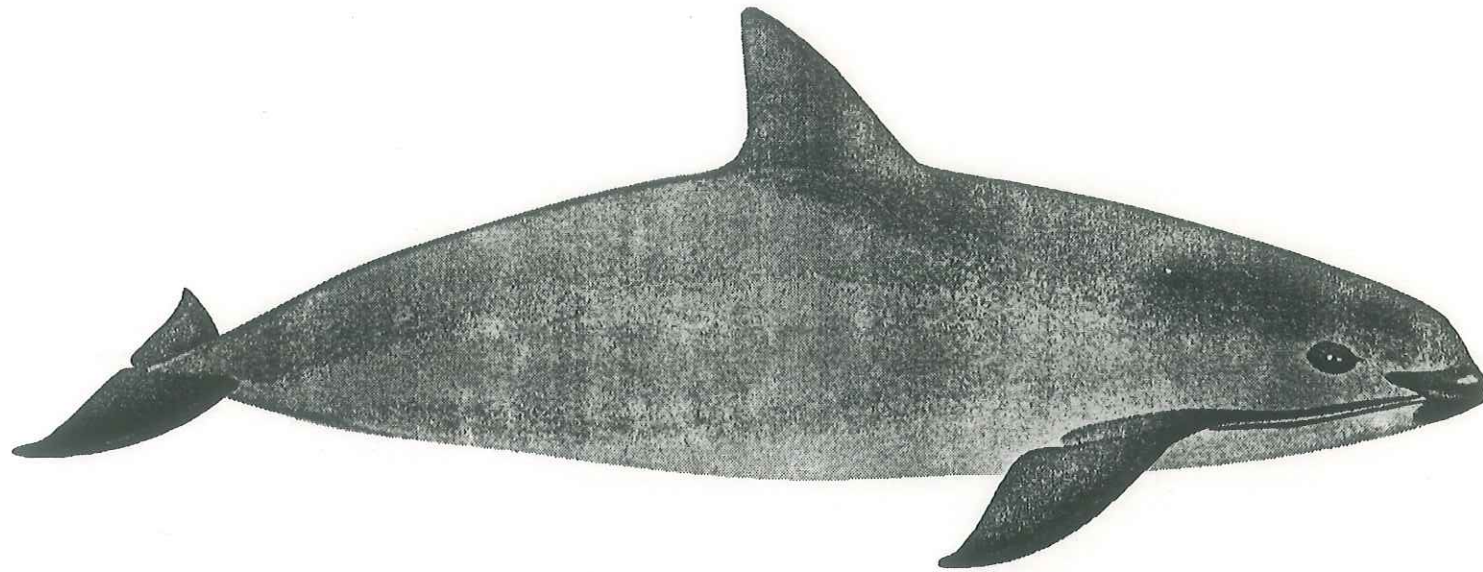
Morfología externa

Norris y McFarland (1958) no tuvieron la oportunidad de describir la morfología externa de esta marsopa. Fue necesario que pasaran casi tres décadas para que se pudiera describir su apariencia externa (Brownell *et al.*, 1987). La vaquita es probablemente el cetáceo más pequeño, las hembras alcanzan 140.6 cm y los machos 134.9 de largo. Físicamente es semejante a la marsopa común (*P. phocoena*), pero los apéndices de la vaquita son mayores. Las aletas pectorales son proporcionalmente más largas y cóncavas (margen anterior); la aleta dorsal es más alta, menos triangular con el margen anterior ligeramente convexo y más largo que el anterior. Este último es casi recto o ligeramente cóncavo. Esta marsopa es robusta y de perfil la cabeza aparenta un cono truncado, con la parte posterior del melón inclinándose hacia adentro, en dirección a las fosas nasales. La pendiente del extremo anterior del melón se inclina abruptamente hacia al extremo anterior del rostro. El patrón de pigmentación es gris oscuro dorsalmente, con campos laterales gris claro y blanco ventralmente. Las características más conspicuas son los parches negros alrededor de los ojos y los labios (Brownell *et al.*, 1987) (Fig. 1).

Distribución

La distribución de la vaquita es considerada por algunos autores como asunto no acabado, sujeto a discusión (Silber, 1990), mientras que otros consideran que no existen elementos para afirmar que su distribución esté restringida al Alto Golfo (Perez-Cortés, 1996), lo que podría indicar una población mucho mayor a la actual (Villa-Ramírez, 1976). Esta posibilidad se planteó por un par de reportes del siglo pasado. Primero, en 1874 Scammon (1874) mencionó haber visto marsopas tan al sur como Río Pinguito, Jalisco, México (20°30' N). Posteriormente, en 1899, Nelson (1899 en Norris y MacFarland, 1958) también reportó haber visto marsopas al rededor de las Islas Tres Marías y bahías, bocas de ríos y lagunas a lo largo del macizo continental, llegando a formar grupos de 10 a 40 individuos.

Ya en este siglo, Norris y McFarland (1958) y Norris y Prescott (1961) dieron a conocer avistamientos propios, así como de otros, al sur del Alto Golfo. En Bahía de Topolobampo (25°35' N; 109°04' W), Sinaloa; en San Carlos y Boco-chibampo, Son., y Bahía Concepción, B.C.S. Algunos de estos registros, Norris y sus coautores los consideraron dudosos. Villa-Ramírez (1976) igualmente reportó avistamientos de pescadores y de el mismo cerca de Bahía de Los Angeles y las islas de la cintura.



Phocoena sinus, vaquita

Figura 1. Morfología externa de la vaquita. Notar la aleta dorsal proporcionalmente grande y los parches negros alrededor de los ojos y la boca.

Sin embargo, como el mismo Norris y McFarland (1958) reconocieron, no existen evidencias históricas sólidas, que indiquen que esta marsopa haya estado presente a lo largo del litoral hasta las Islas Tres Marías y Bahía de Banderas. A pesar de ello, Norris si consideraba factible su presencia en aguas al sur del Alto Golfo (Norris y Prescott, 1961).

Brownell (1986) ha descartado todos los registros al sur por falta de descripciones detalladas, por información confusa o insostenible con el estado de conocimiento de la vaquita y otras marsopas, como por ejemplo tamaño de grupos, y por falta de evidencias físicas (animales varados, restos óseos o fotografías).

Vidal (1995) recorrió ambas costas del Golfo de California para obtener mayor información sobre la probable distribución de esta especie al sur del Alto Golfo. No registró ni avistamientos ni ninguna otra evidencia física que señale la presencia de vaquita en estas aguas. También entrevistó más de 30 pescadores, de los cuales sólo los del Alto Golfo estaban familiarizados con la vaquita. Silber (1990) únicamente encontró un pescador que dijo haber visto vaquitas varias veces cerca de la Isla San José (25°00' N; 110°40' W). Este autor también reportó un par de avistamientos, por un investigador experimentado en mamíferos marinos, cerca de Isla Cerralvo (24°10' N; 109°55' W). Aunque estos reportes no han sido confirmados, aún si fueran ciertos, podría tratarse de individuos errantes y no forzosamente de una extensión del rango de distribución de la vaquita (Fig. 2a).

Gerrodette y colaboradores (1995), basados en avistamientos de censos poblacionales sistemáticos, reportaron que la distribución de esta especie se encuentra concentrada en un área pequeña alrededor de las Rocas Consag (Fig. 2b). Recientemente, en el censo poblacional de 1997 que cubrió un área mucho mayor que la cubierta por Gerrodette *et al* (1995), inclusive una porción al sur del Alto Golfo, se confirmó lo reportado por estos autores (Rojas-Bracho y Jaramillo, 1997).

Brownell (1986) ha concluido que hasta donde las evidencias lo indican, todo parece apuntar a que el rango histórico y actual en la distribución de la vaquita esta limitado al Alto Golfo de California. Lo que convierte a la vaquita en el mamífero marino con la distribución más restringida.

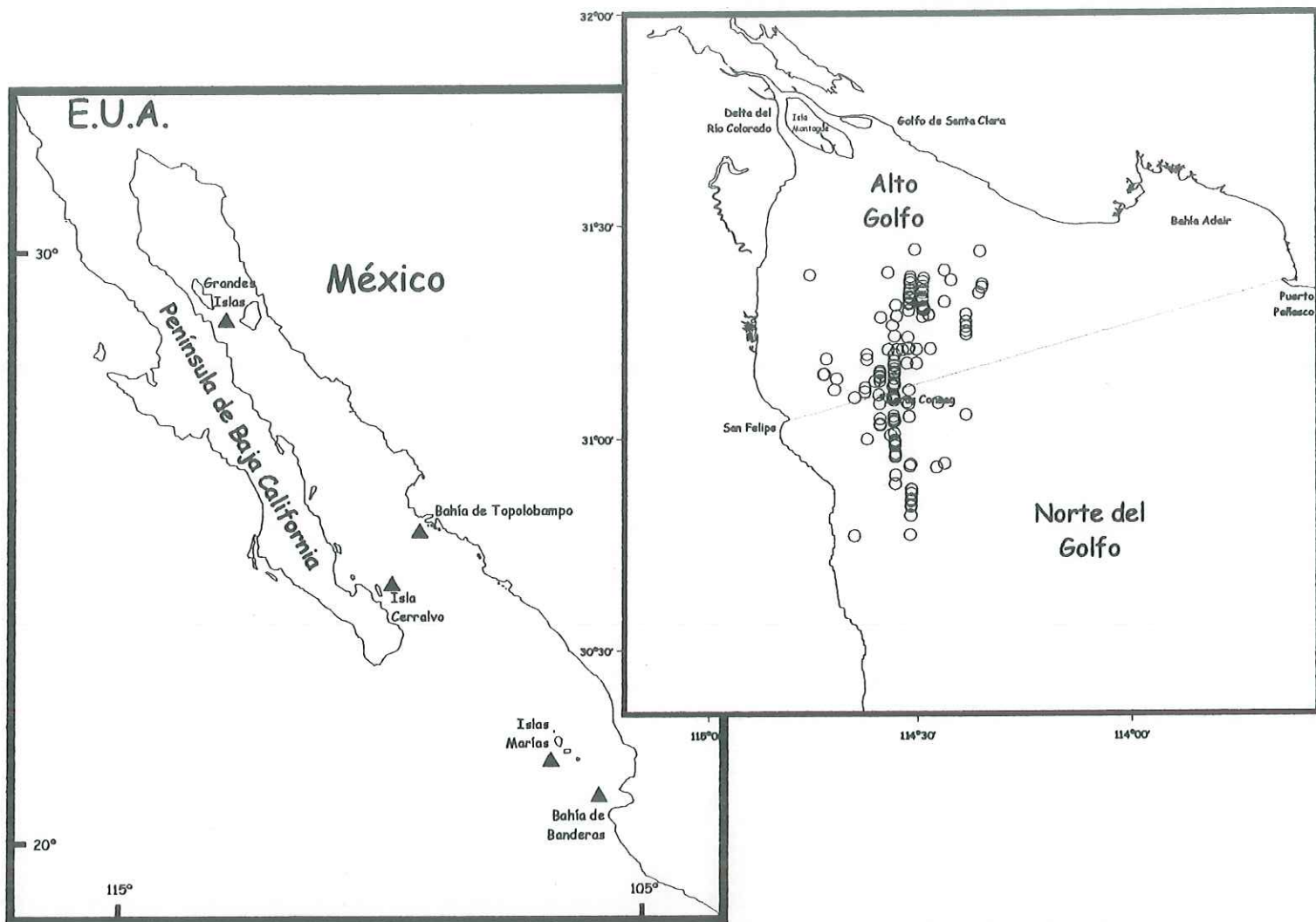


Figura 2. 2a. Localización de registros no confirmados fuera del rango actual de distribución. 2b. Localización de grupos de vaquitas a partir de transectos lineales sistemáticos durante el crucero conjunto INP-NMFS 1997.

Abundancia

Como ya se mencionó anteriormente, la vaquita es un animal extremadamente difícil de censar, debido a características de su hábitat (la turbidez del agua) y la fracción de tiempo que pasa en la superficie, la conducta esquiva y su forma azarosa de emerger (Silber y Norris, 1991; Barlow *et al.*, 1993). A pesar de estas dificultades, varios investigadores consideraban que se trataba de una población poco abundante. Su densidad se estimó en 7.8 y 1.8 individuos en 1000 km lineales (Silber, 1990; Silber y Norris, 1991; Barlow *et al.*, 1993). Estas estimaciones aunque diferentes, se consideran bajas si se comparan con las de la marsopa común en aguas de California central, EUA que es de 47 individuos por cada 1000km. La estimación más reciente es de 224 individuos (CV = 0.39), llevada a cabo por Barlow *et al.* (1997) en 1993. Actualmente se están analizando los datos del crucero conjunto entre México y EUA de 1997, durante el cual prácticamente se cubrieron todos los habitats potenciales, incluyendo las aguas del delta del Río Colorado (Jaramillo *et al.*, en preparación).

Aspectos biológicos

El único trabajo publicado hasta la fecha sobre historia de vida de la vaquita es el de Hohn *et al.* (1996). El aspecto probablemente más llamativo, es la ausencia de individuos entre los 3 y 6 años de edad, es decir, la distribución de edades es bimodal con 62% de los individuos entre lo 0 y 2 años y el 31% entre los 11 y 16 años de edad y unos cuantos ejemplares entre 7 y 10 años. El individuo más viejo fue una hembra de 21 años.

Todos los individuos menores de tres años fueron sexualmente inmaduros, mientras que todos aquellos mayores de seis fueron maduros. Los nacimientos se registraron entre finales de febrero y principios de abril. La muestra disponible para estos investigadores fue pequeña, pero todo parece indicar que la producción de crías es bianual.

Dos trabajos sobre la dieta de la vaquita fueron presentados recientemente (Pérez-Cortés, 1996; Findley *et al.*, 1994). En ambos se concluye, de acuerdo al número de presas registradas en los contenidos estomacales, que se trata de una especie no selectiva.

No se ha publicado un estudios patológicos de los especímenes recuperados hasta la fecha. Sin embargo, abnormalidades morfológicas en las vértebras, polidactilia y calcificación de los *corpora albicantia* han sido reportados (Ortega-Ortiz *et al.*, 1993; Torre-Cosío, 1995; Hohn *et al.*, 1996).

SOBRE LAS CONTROVERSIAS

A pesar de que la vaquita es reconocida a nivel internacional y nacional como una de las dos especies de cetáceos en mayor peligro de extinción, aún hay desacuerdos sobre el tamaño histórico de la población y su rango geográfico, así como entre los factores de riesgo más significativos para su sobrevivencia. Estos desacuerdos impiden y obstaculizan la toma de medidas de manejo y conservación necesarias para reducir los factores de riesgo.

La primera controversia, que se ha extendido hasta ahora, se refiere a cuáles eran, históricamente, el rango de distribución y la abundancia. Norris y McFarland (1958) señalaron en la descripción del ejemplar tipo de la vaquita, la posibilidad de que se tratara de una especie de distribución relictiva, en la parte alta del Golfo de California y que probablemente su rango de distribución se extendiera al sur por la costa del macizo continental (ver inciso 2.2 y capítulo 2). Sin embargo, Brownell (1986) y otros autores consideran que el rango total de la vaquita se ha limitado al Alto Golfo. En el mejor de los casos, algunos otros consideran que el rango de distribución aún falta por confirmarse (Silber, 1990).

Excepto por el registro adicional de Orr (1969) y la descripción del esqueleto de una marsopa "rara" hecha por Nobel y Fraser (1971) no hubo más reportes publicados (aunque se recuperaron otros esqueletos; ver Vidal, 1995) sobre esta especie en los años siguientes a la descripción del holotipo. Inclusive, durante la 28^{ava} Reunión de la Comisión Ballenera Internacional (IWC por sus siglas en inglés) en 1978, el subcomité de pequeños cetáceos llegó a considerar la posibilidad de que *P. sinus* fuera no sólo una especie escasa, sino también que pudiera estar extinta (ver Gaskin, 1982). Sin embargo, R. L. Brownell (com. pers. SWFSC 1997) descarta que este subcomité haya llegado a considerar alguna vez a la vaquita como probablemente extinta, en los términos descritos por Gaskin (1982).

A pesar de que México es miembro de la IWC desde su creación, no reconoce la competencia de ésta en asuntos relacionados con pequeños cetáceos. Por esta razón se negó a participar y discutir en el subcomité de pequeños cetáceos, aspectos sobre el manejo de esta especie. Sin embargo, era bien conocida la posición del Gobierno Mexicano, a través de la dependencia responsable del estudio y conservación de los mamíferos marinos (la desaparecida Secretaría de Pesca), en el sentido de que no había estimaciones confiables sobre el tamaño poblacional de la vaquita ni de su rango de distribución (uno de los puntos discutidos en este trabajo). Por lo que juzgaba que no existían elementos para considerar a

la vaquita como una especie amenazada o en peligro de extinción. Aunque esto era relativamente cierto, existían una serie de evidencias que indicaban que se trataba de una población pequeña (ver capítulo 3). En los círculos académicos sí se consideraba la posibilidad de que efectivamente se tratara de una especie rara (poco abundante). Por ejemplo, Villa-Ramírez (1978) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM), colocó a *P. sinus* en la lista de especies mexicanas de vertebrados silvestres raras o en peligro de extinción.

El mismo Subcomité de pequeños cetáceos de la IWC, así como otras agencias internacionales, expresaron su preocupación en cuanto a la conservación de especies de cetáceos fluviales y estuarinos, dentro de las que Gaskin (1982) incluyó a la vaquita. A pesar de que varias de estas especies han sobrevivido la muerte por mano del hombre, el peligro más serio enfrentado por algunos de estos cetáceos es la posible degradación del hábitat por modificaciones a los flujos de ríos que aportan nutrientes, así como la gran contaminación por pesticidas (Gaskin, 1982; Leatherwood, *et al.*, 1988).

La disminución del flujo del Río Colorado y la cercanía de áreas agrícolas al Alto Golfo, apoyaban estas preocupaciones. Brownell (1982), en el análisis sobre el estado de la vaquita del Comité Asesor de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) y de su Programa para el Medio Ambiente (PNUMA) sobre mamíferos marinos, enlistó las necesidades de investigación para esta especie. Las recomendaciones para factores de riesgos fueron: 1) evaluar los efectos de la desviación del Río Colorado para usos agrícolas (y domésticos), 2) la contaminación por pesticidas, 3) la captura incidental en redes pesqueras, que podría representar un impacto considerable en una población relativamente pequeña y 4) la posible perturbación del incremento de tráfico marino turístico (Brownell, 1982; *Report of the FAO Advisory Committee on Marine Resources Research. Mammals of the Sea*, 1982). Las primeras tres recomendaciones han sido las que mayor atención han mantenido, particularmente la primera y la tercera, que en el transcurso de los años han pasado a representar posiciones no solo antagónicas sino excluyentes.

Recientemente el órgano autoridad en materia de pesca en el país, consideró la falta de variabilidad genética y la endogamia como factores que condenan a la vaquita a la extinción y que por lo tanto cualquier esfuerzo por conservarla resultaría fútil (A. Robles, com. pers. Conservación Internacional, Cd. de México, abril de 1996; Alvarez-Murphy, com. pers., Fundación Mar de Cortés, La Paz, BCS, Mayo de 1996).

Efectivamente, se considera que una especie eventualmente puede llegar a extinguirse si hay una pérdida de la variabilidad genética, que es el sustrato o materia prima sobre la cual opera la selección natural (Fisher, 1930, Wright, 1948, Lewontin, 1978). Esta variabilidad es necesaria para que los organismos puedan adaptarse a cambios en su ambiente, por ejemplo, variaciones en la temperatura, escasez de alimento, epidemias, etc. (Lewontin, 1978). Se debe hacer mención que la genética de poblaciones nos enseña que aquellas poblaciones que han mantenido un tamaño pequeño durante varias generaciones y se encuentran cerradas y aisladas (por ej. sin inmigración), perderán la variabilidad genética. Esto puede llevar a la endogamia y a la larga a la pérdida del vigor en términos de crecimiento, sobrevivencia y fertilidad. Existen evidencias en poblaciones experimentales y en cautiverio, tanto con animales de laboratorio, domésticos como de zoológicos, que indican que la endogamia puede traer como resultado una reducción en la fecundidad y en la sobrevivencia de las crías endogámicas (Wright, 1977, Ralls y Ballou, 1983, Sausman, 1984, Templeton y Read, 1984, Bryant *et al.*, 1986, Ralls, Ballou y Templeton, 1988). Por lo tanto, en el presente trabajo se analiza la variabilidad genética y la endogamia como un factor de riesgo para *P. sinus*.

El Gobierno de México, actualmente, a través de la Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP), ha reconocido la vulnerabilidad de *P. sinus* y la considera dentro de la lista de Conservación y Recuperación de Especies Prioritarias (Programa de Conservación de Vida Silvestre y Diversificación Productiva en el Sector Rural 1996-2000, Dirección general de Vida Silvestre, Instituto Nacional de Ecología, 1997).

Con el planteamiento del Subcomité de Pequeños Cetáceos de la IWC en 1978 sobre la degradación del hábitat, y de Brownell (1982), sobre el probable efecto del desvío del flujo del Río Colorado, ésta posición tomó fuerza en diversos sectores, particularmente el oficial. Distintas dependencias gubernamentales han mantenido la posición de que la "ausencia" de un aporte de agua del Río Colorado, es la causa principal de la disminución y estado actual de la población de esta marsopa. En particular, el programa formalmente responsable del estudio y conservación de los mamíferos marinos, ha concluido que hay evidencias suficientes para no considerar a las actividades pesqueras un factor de riesgo para la sobrevivencia de la vaquita, y ha señalado que la degradación del hábitat por la falta de flujo es el principal factor de riesgo (Fleischer *et al.*, 1994; 1996).

Desde luego, la importancia de los ríos como transportadores de nutrientes y sedimentos y experiencias en ríos de otros países como el Nilo, donde el represamiento ha provocado la caída de varias pesquerías (Cupul-Magaña, 1994) justifican plenamente esta preocupación.

A pesar de las evidencias, se ha descalificado a la pesca como factor principal de riesgo en trabajos no formalmente publicados (Fleischer *et al.*, 1994; 1996). Sin embargo, en diversas publicaciones y foros se le considera un factor inmediato (Mitchell, 1975; Villa-Ramírez, 1976; Brownell, 1982, 1983; Vidal, 1995; D'Agrosa, 1995a y b).

Los primeros reportes sobre la mortalidad incidental de vaquita en redes pesqueras (totoaba) vinieron de Norris y Prescott (1961) y probablemente de J.E. Fitch (en Brownell, 1982). Además, el hecho de que es común entre casi todas las especies de marsopas (Familia Phocoenidae), incluyendo las marsopas más cercanas filogenéticamente a la vaquita (*Phocoena spinipinnis*, *Australophocaena dioptrica* y *Phocoena phocoena*) (Jefferson *et al.*, 1993), a enmallares en redes agalleras, validan esta preocupación.

El debate entre estas dos posiciones (mortalidad incidental vs ausencia de flujo) se ha extendido por décadas, y llegó a endurecer la postura de los responsables del manejo y protección de especies amenazadas, lo que impidió el acercamiento y análisis de ambas posiciones (sin embargo ver capítulo 4). En 1992 el Gobierno Federal creó un comité técnico (Comité de preservación de la totoaba y la vaquita de mar) para presentar recomendaciones para la protección de la vaquita. Aunque este comité tuvo logros importantes, por ejemplo, el de la creación de la Reserva de la Biósfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado (Romeu, 1996), los factores de riesgo siguieron manteniendo su controversia y posteriormente el comité dejó de funcionar por falta de recursos (Romeu, 1996).

La cercanía al Alto Golfo de áreas agrícolas altamente tecnificadas, donde es común el uso de agroquímicos, como el Imperial Valley, EUA y el Valle de Mexicali, México, representan un daño potencial al ecosistema de la vaquita. El efecto negativo de ciertos contaminantes, en la biología reproductiva de marsopas comunes, ha sido documentado para aguas europeas (Otterlind, 1976; Wolff, 1981). Lo que también justifica considerar este factor como de riesgo para la vaquita.

Los pasos iniciales que han sido dados para proteger a esta especie son, como ya se mencionó, la creación de la Reserva del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado (DOF, 10 de junio de 1993), del Comité Internacional para la Recuperación de la Vaquita

(CIRVA; Anon, 1996) y la prohibición del uso de cierta luz de malla en las actividades pesqueras, entre otras. Sin embargo, aún faltan acciones más decisivas y específicas para la conservación de la vaquita (ver Capítulo 4).

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Debido a lo mencionado anteriormente, se planteó el siguiente trabajo como una manera de aportar elementos para procurar esclarecer aquellos puntos que son motivo de preocupación y que aún están sujetos a discusión, con el fin de mejorar las estrategias para la conservación de esta marsopa: 4.1) ¿es la vaquita una especie históricamente rara?, es decir, una especie poco abundante y restringida en su distribución desde sus orígenes, o una especie previamente abundante y reducida "recientemente" en rango y abundancia; 4.2) ¿es una especie condenada a la extinción por endogamia o una especie que no está en riesgo por endogamia?

¿Es una especie históricamente rara?

En un principio, como ya se indicó, ciertas autoridades argumentaron que no había estimaciones sólidas como para asegurar que el tamaño poblacional era reducido o que estaba disminuyendo, ya que pocos avistamientos se habían logrado entre 1976 y 1991, utilizando diversas plataformas para censos (desde pangas hasta aviones). Lo anterior confirma que la vaquita es un animal difícil de censar; el tipo de censo y plataforma a utilizar era una cuestión no resuelta.

Entonces, al considerar las nuevas herramientas de la genética molecular, se pensó que la posibilidad de estimar la variabilidad genética podría ser un manera indirecta de argumentar a favor o en contra de un tamaño poblacional pequeño. Una baja variabilidad genética se puede asociar con una reducción del tamaño poblacional. Por lo tanto, se planteó con el siguiente fundamento, la primera hipótesis: 1a) Si se toma en consideración que la variabilidad en el ADNmt es altamente sensible a los cambios en el tamaño poblacional, entonces el efecto de un cuello de botella en esta molécula es pronunciado. Por lo tanto, si se detecta una baja variabilidad genética en la región más variable del ADNmt, esto puede ser indicativo que la vaquita ha pasado por una contracción poblacional (cuello de botella) o un efecto del fundador.

Posteriormente, se continuó con el planteamiento de las siguientes hipótesis: 1b) se ha discutido sobre si el tamaño poblacional y rango histórico de esta especie eran mayores a los observados en la actualidad (Norris y McFarland, 1958, Villa 1976; Brownell, 1986; Silber, 1990; Vidal, 1990). De acuerdo a la distribución y abundancia presente, se pueden manejar dos escenarios posibles:

i) el desarrollo de la actividad pesquera (embarcaciones con motor y redes de monofilamento) y la vulnerabilidad de esta especie a enmallarse en las artes de pesca (muerte incidental), son los factores que podrían haber impactado negativamente el tamaño poblacional (Norris y MacFarland, 1958; Villa, 1976). Esto es, una población drásticamente reducida en tamaño y rango.

ii) Otro escenario puede ser el siguiente: que desde su origen, a partir de la marsopa de Burmeister (*P. spinipinnis*) o de un ancestro común a ambas, que no forma manadas grandes, un pequeño grupo fundador quedó atrapado en el Alto Golfo de California dando origen a una población restringida en distribución y abundancia (Brownell, 1986). Se le puede considerar una especie adaptada a vivir en una población pequeña y un rango de distribución restringido. Es decir, una población que siempre ha sido rara. Entonces la variabilidad genética actual es el resultado de deriva génica en una población pequeña y aislada.

¿Es la endogamia un factor de riesgo que condena a la vaquita a la extinción?

Un tercer punto de conflicto, se refiere a si los esfuerzos por proteger a esta especie valen la pena, cuando la sobrevivencia de la vaquita esta siendo cuestionada debido a la endogamia. Por lo tanto, poder excluir las siguientes hipótesis es importante: los efectos de la endogamia no causarán la extinción o los efectos de la endogamia causarán la extinción.

CAPÍTULO 1
VARIACIÓN EN EL ADN MITOCONDRIAL DE UNA ESPECIE
CRÍTICAMENTE AMENAZADA: LA VAQUITA, *Phocoena sinus*
(CETACEA: PHOCOENIDAE)

INTRODUCCIÓN

Los pequeños cetáceos (delfines y marsopas) componen a la mayoría de los miembros del Orden Cetacea. Mientras que ha habido una amplia publicidad sobre cualquier aspecto relacionado entre las actividades humanas y las grandes ballenas, los efectos de varias de estas actividades sobre las especies de pequeños cetáceos es poco conocida, particularmente en el caso de las marsopas. Muchas de estas especies enfrentan serios riesgos a causa de caza directa incontrolada, capturas incidentales en operaciones pesqueras, pérdida y degradación de su hábitat.

Cuatro de las seis especies de la familia Phocoenidae son particularmente vulnerables a las actividades humanas por sus hábitos costeros. Como consecuencia, estas especies sufren de altos niveles de mortalidad, principalmente al enmallarse en redes pesqueras, en particular en las agalleras (Jefferson y Curry, 1994). Otras son explotadas directamente para consumo humano, para carnada en la pesca de otras especies, como tiburón, o son sacrificadas al destruir artes de pesca y peces enmallados, puesto que compiten por los mismos recursos de los pescadores (Perrin *et al.*, 1994). Finalmente las modificaciones y la degradación del hábitat por la construcción de desarrollos como presas, asentamientos humanos e industrias, han afectado a las especies fluviales, estuarinas y costeras (Gaskin, 1982).

La vaquita es uno de los cetáceos más raros y amenazados del mundo. Esta pequeña marsopa es endémica del Alto Golfo de California y tiene probablemente el rango de distribución más restringido de cualquier mamífero marino. La mayoría de los avistamientos confirmados de esta especie se han dado en el perímetro occidental del Alto Golfo de California, cerca de San Felipe, BC. Aunque también hay reportes hacia el Golfo de Santa Clara, Son. (Silber, 1990; Gerrodette *et al.*, 1995).

Aunado a su distribución restringida, la vaquita no es una especie abundante y probablemente nunca lo ha sido. Es una especie relativamente nueva para la comunidad científica, la cual no fue descrita sino hasta mediados de este siglo (Norris y McFarland,

1958). Las guías para la identificación de mamíferos marinos no incluían descripciones de su morfología externa ni fotografías, sino hasta recientemente, ya que fue hasta 1987 cuando se describió completamente (Brownell *et al.*, 1987), a pesar de que se sabía de la presencia de otras especies de cetáceos en estas aguas.

Las dificultades para observar esta especie no permitieron que se hicieran censos poblacionales sólidos hasta 1993, cuando se estimó el tamaño de la población de vaquita en 224 individuos (Barlow *et al.*, 1997). También se ha considerado que la población disminuye de manera dramática, casi 20% anualmente, por varios autores, que han relacionado esta pérdida de individuos con las actividades pesqueras (D'Agrosa, 1995; Barlow *et al.*, 1997).

En una acción importante el Gobierno de México decretó la Reserva de la Biósfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado (D.O.F. 1993) e inició la formación de un comité internacional para la recuperación de la vaquita (Anónimo, 1996). Sin embargo, aún hay desacuerdo en los principales factores de riesgo inmediatos para la vaquita.

En el presente estudio se da a conocer la primera información sobre la variabilidad genética de *P. sinus*, a través de la secuenciación de la porción más variable de la región hipervariable del ADNmt conocida como Región Control. Los resultados se analizan dentro del contexto de la variabilidad genética no sólo de otras marsopas, sino también de otras especies. Asimismo, se discuten las implicaciones de la baja variabilidad del ADNmt para la conservación de *P. sinus* y la utilidad de estas técnicas para asuntos relacionados con la conservación de las especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo se llevó a cabo bajo las mejores condiciones de asepsia para evitar la contaminación entre las muestras. A lo largo de todo el experimento siempre se utilizaron guantes esterilizados de latex, manteles de papel absorbente (*cheese paper*) y se limpiaron las mesas de trabajo al inicio y final de cada sesión con etanol al 75%. Además de cambiar de guantes en el tratamiento de cada muestra, se utilizaron utensilios previamente lavados con cloro y enjuagados con agua destilada (DD H2O). Para cada muestra de piel se utilizó una navaja nueva, la cual era desechada inmediatamente al finalizar cada sesión. Todas las puntas de pipetas se esterilizaron en autoclave. A lo largo del trabajo únicamente se utilizó agua ultrapura pasada por luz ultravioleta (UV zapped H2O).

Se obtuvieron muestras de piel de individuos muertos durante actividades pesqueras entre 1988 y 1993. La mayoría de los animales provinieron de la pesca ribereña del Golfo de Sta. Clara, Son., sin embargo, se contó con muestras de otras regiones que comprenden todo el rango de distribución de esta especie (Tabla I) (Fig. 3). Las muestras se preservaron en una solución de DMSO al 20% saturada con NaCl (Amos y Hoelzel, 1991) para evitar la degradación de los ácidos nucleicos. La piel se separó de la capa de grasa subcutánea con navajas y se trituroó en morteros previamente congelados a -20°C, acomodados en una cama de hielo en cubetas aislantes y a los que se les agregó N₂ líquido para facilitar la trituración.

Tabla I. Fechas y localidades del muestreo de especímenes de vaquita.

Número de campo	Fecha	Localidad
ITESM 850314-01-03	03/14/85	El Burro, Sonora
ITESM 850517-01-09	05/17/85	ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 850313-04-24	03/13/85	El Burro, Sonora
ITESM 850514-01-5	05/14/85	ca. Rocas Consag
ITESM 850514-02-6	05/14/85	ca. Rocas Consag
ITESM 910313-01	03/13/91	ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 900902	08/20/90	El Machorro, Sonora
ITESM 900421	04/12/90	El Burro, Sonora
ITESM 910421	04/21/91	El Burro, Sonora
ITESM 910312-2	03/12/91	El Burro, Sonora
ITESM 910226	02/26/91	ca. Isla Montague
ITESM 910411-01	04/11/91	El Burro, Sonora
ITESM 910519-01	05/19/91	El Burro, Sonora
ITESM 910409	04/09/91	El Quelele, Baja California
UABC 20	1991	El Golfo de Santa Clara
UABC 21	1991	El Golfo de Santa Clara
ITESM 920124	01/24/92	El Quelele, ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 930222	02/22/93	El Tornillal, Sonora
ITESM 930206	02/06/93	
ITESM 920120	01/20/92	El Quelele, ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 930403	04/03/93	"Canalón de la Baja", Baja California
ITESM 900227	02/20/90	El Burro, ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 900408	04/02/90	El Quelele, Baja California
ITESM 900408-02	04/02/90	El Quelele, Baja California
ITESM 900421	04/19/90	El Burro, ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 900519	05/19/90	El Golfo de Santa Clara
ITESM 910207	02/02/91	El Tornillal, ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 910304	03/04/91	El Golfo de Santa Clara
ITESM 910312-01	03/12/91	El Burro, ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 910222-01	02/22/91	El Burro, ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 910331	03/31/91	El Burro, ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 910407	04/07/91	El Burro, ca. El Golfo de Santa Clara
ITESM 910521	05/21/91	El Quelele, Baja California
ITESM 920124	01/24/92	El Quelele, Baja California
ITESM 930206-01	02/06/93	El Golfo de Santa Clara
ITESM 930331	03/31/93	El Quelele, Baja California
ITESM 930403	04/03/93	El Quelele, Baja California
ITESM 930416	04/16/93	El Quelele, Baja California
ITESM 930502	05/02/93	El Quelele, Baja California
ITESM 930518	05/18/93	El Golfo de Santa Clara
ITESM 930616	06/16/93	Rocas Consag
UABC 5-7792	07/1992	El Borrascoso, ca. El Golfo de Santa Clara
UABC 6-7693	06/1993	San Felipe, Baja California

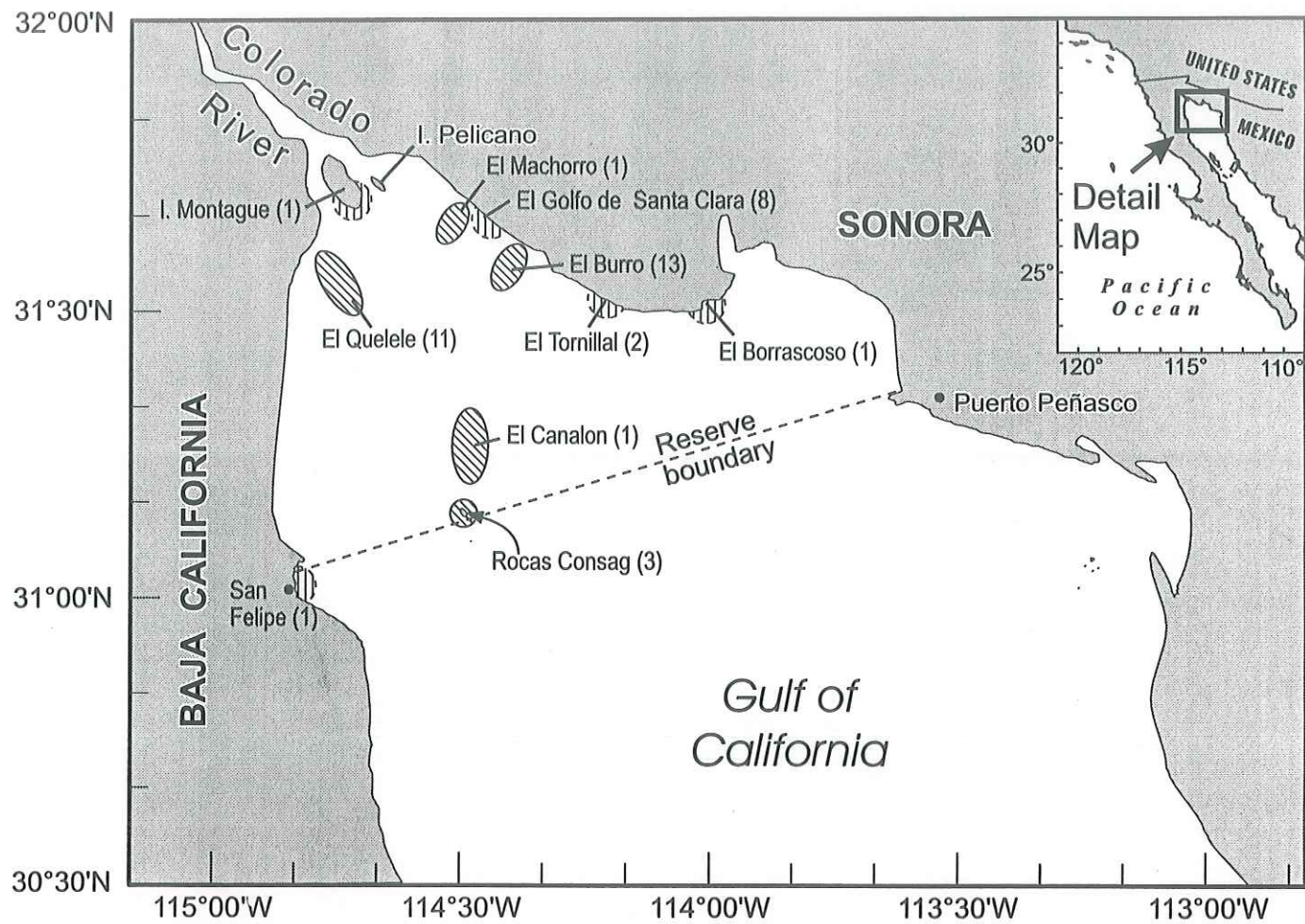


Figura 3. Localización de las vaquitas recuperadas en redes pesqueras. Muestras de piel de estos ejemplares fueron utilizadas para los análisis genéticos.

Las extracciones del ADN se hicieron por medio del método del fenol-cloroformo (Sambrooke *et al.*, 1989) o del cetil-trimetil-bromuro de amonio al 2 % (CTAB: CTAB al 2% p/v, 0.5 M NaCl, 20mM NaEDTA, 100mM Tris base, pH 8.5 - 9.0) a 55°C seguido por tres extracciones con cloroformo-alcohol isoamílico y precipitación con etanol (J. Smith com. pers. Rhodes University, Dept. Microbiol. Grahamstown, 6140 South Africa, Oct., 1994).

Para evaluar la calidad y cantidad del ADN extraído, fue resuspendido en TE, y sometido a electroforesis en un minigel de agarosa al 0.8 % , a 80 V y con 0.5 µg/ml de bromuro de etido como colorante. Como estándar de tamaño molecular se utilizaron 0.5 µl del fago lambda digerido con *Hind* III.

La reacción en cadena de la polimerasa (PCR: Saiki *et al.* 1985) fue utilizada para amplificar 400 pares de bases (pb) del extremo 5' de la región control hipervariable del ADNmt. Las amplificaciones de las primeras doce muestras se llevaron a cabo en cicladores térmicos Perkin Elmer 480, y posteriormente también se contó con el modelo 9600 (Perkin-Elmer NJ, USA). Cuando el modelo 480 fue utilizado, las condiciones para la PCR fueron: 35 ciclos a 94° C por 2:30 min., 48° C por 2 min. y 72° C por 3 min. Cuando se utilizó el modelo 9600, las condiciones fueron: precalentado a 90° C seguido por 35 ciclos a 94° C por 45 seg.; a 48° C por 1 min. y 72° C por 1:30 min. En ambos casos al final de los ciclos se llevó a cabo una extensión de 5 minutos a 72° C. La secuenciación cíclica se llevó a cabo de acuerdo a las instrucciones del fabricante (US Biochemicals, CA). Las amplificaciones se hicieron con los cebadores (primers) L15926 - H00034 y la secuenciación se hizo semianidada con L15926-H16498 (ver Rosel, 1992).

Los productos de la amplificación de la PCR inicialmente fueron purificados por medio de tubos Microcon 100 (Amicon Inc., Beverly, MA., USA) y los de la secuenciación cíclica se limpiaron con columnas Centri-sep de Sephadex (Princeton Separations, Inc. Adelphia, NJ., USA). Las secuenciaciones se hicieron en un secuenciador automático de ADN modelo 373A de *Applied Biosystems* (ABI, Foster City, CA, EUA).

El resto de las muestras se amplificaron utilizando cebadores diseñados específicamente para vaquita, con la siguientes secuencias:

1.) L15780 5'-AGTCTTTGTAGTATATAAAAATACTTTGG-3' y

2.) L15817 5'-GAAAAGGAGGACCTACACTCCTCCC-3'.

En el caso del primero se utilizó también el cebador H00034 5'-TACCAAATGTATGAAACCTCAG-3' y la amplificación se llevó a cabo a 94°C 1.5 min., seguido de 46°C 2 min., y 72°C 3 min. En este caso el tiempo de transición, entre la temperatura de renaturalización y la de extensión, se extendió a 1 min. Al final de los 35 ciclos la temperatura se mantuvo a 72°C durante 5 min.

Aquellas muestras que no mostraron bandas bien definidas e intensas en el minigel, fueron reamplificadas con los cebadores Thr3 y H00034 bajo las mismas condiciones, excepto la temperatura y tiempo de renaturalización que fueron a 53°C durante 0.5 min. Los productos de estas amplificaciones fueron limpiados por medio de columnas QIAquick (QIAGEN Inc. Chatsworth, CA., USA). La secuenciación cíclica se llevó a cabo de acuerdo a las recomendaciones del fabricante (ABI, Foster City, CA) y los productos fueron limpiados por precipitación con acetato de sodio y etanol. Para las secuenciaciones se utilizaron los cebadores L15780 y H16498 en un secuenciador ABI. Las secuencias se obtuvieron en ambas direcciones (cadenas L y H) y se alinearon a ojo utilizando el programa de ABI.

RESULTADOS

Se lograron secuenciar 400 pares de bases de la Región Control del ADNmt (Tabla II) Del primer conjunto de 11 muestras únicamente se lograron secuenciar 6 con los pares de cebadores Thr-D. El resto de las muestras presentaron una serie de bases ambiguas que impidieron su determinación. Estos cebadores fueron empleados exitosamente en experimentos de secuenciación manual de 10 muestras (ver Rosel, 1992). A pesar de ello, no produjeron secuencias aceptables con el protocolo automatizado que se utilizó en este trabajo. Sin embargo, con los nuevos cebadores Thr2 y Thr3 y las condiciones anteriormente descritas, se logró finalmente secuenciar las muestras restantes.

Se obtuvieron un total de 43 secuencias de igual número de individuos, lo que representa casi el 18% del tamaño poblacional de acuerdo con la estimación más reciente (Barlow *et al.*, 1997). La variabilidad genética encontrada fue igual a cero, es decir, todas las secuencias fueron idénticas entre sí.

Tabla II. Secuencia de bases de una porción de la región control del ADNmt de la vaquita *Phocoena sinus*.

10	20	30	40	50
ACCCCCACGA	GTTATGGGCC	CGGTGCGAGA	AGAGGGATCC	CTGCCAAGCG
60	70	80	90	100
GGTTGCTGGT	TTCACGCGGC	ATGGTGATTA	AGCTCGTGAT	CTAATGGAGC
110	120	130	140	150
GGCCATAGAA	TATAATGGAG	GTCAAACATC	AGTGGATACA	TAATATGTAA
160	170	180	190	200
GAGCATGCAA	ATTATGTACT	TTGTAAAATT	AATAAATTTT	AATACGGACT
210	220	230	240	250
TTAGCATAGG	CGTATGGAAA	ATAAATGAAT	GCACAATAAT	ACATAGCATG
260	270	280	290	300
TATATATATA	AATATTTATA	AGGAGAGACT	AAGACAGTAG	AATATGTGTA
310	320	330	340	350
AGTACATGGT	AGTTGCAGTA	GGATGTTTTT	AATACCTGATA	AGACACAGTA
360	370	380	390	400
CTGCCTTAAT	AACTATACAA	TAGGCTTTTT	TCAAGGAGTA	GGTTATGAAG

DISCUSIÓN

En un esfuerzo por caracterizar la variabilidad genética de la vaquita, se examinaron 400 pb de la Región Control del ADNmt. Esta sección del genoma mitocondrial es la más variable y ha sido utilizada con éxito en distintos estudios para estimar la variabilidad genética de especies raras o amenazadas (ver Avise y Hamrick, 1996).

En este estudio se encontró que la variabilidad genética en las 40 secuencias analizadas de la Región Control es igual a cero. Esta ausencia de variabilidad contrasta con la reportada para otras especies de cetáceos (Baker y Palumbi, 1996). Aun en aquellos casos en que el número de muestras fue pequeño, como sucedió con la marsopa de Dall, *Phocoenoides dalli*, y de Burmeister, *Phocoena spinipinnis*, se encontró que la variabilidad genética y el número de haplotipos es mayor para la misma porción del ADNmt (Tabla III).

Los resultados obtenidos son semejantes a los reportados por Rosel *et al* (1995a.) para la marsopa común *Phocoena phocoena* del Mar Negro. En este caso se obtuvieron las secuencias de nueve animales, de las cuales siete fueron compartidas por siete individuos (Tabla III). Las otras dos secuencias difirieron entre si, y con las restantes siete, en una sustitución. Esta población se encuentra aislada y no hay indicaciones de flujo genético con la gran población del Atlántico Nororiental, ni tampoco existen avistamientos confirmados de marsopas comunes en las costas occidental y oriental del Mediterráneo (Marchessaux,

1980). Del mismo modo, la vaquita se encuentra aislada en el Alto Golfo de California. No existen avistamientos confirmados de esta especie a lo largo de las costas occidental y oriental del Golfo (Brownell, 1986). El pariente más cercano de la vaquita, la marsopa de Burmesiter *P. spinipinnis*, habita más de 3000 millas al sur, en aguas de Perú, Chile, Argentina y Uruguay (Jefferson *et al.*, 1993). Probablemente todas las especies de focénidos divergieron filogenéticamente hace dos a tres millones de años y se pudieron haber aislado entre hace tres y un millón de años (Rosel *et al.*, 1995a).

Tabla III. Diversidad de nucleótidos en secuencias de ADNmt para diferentes especies de cetáceos.

Especie	N	Número de haplotipos	Diversidad de nucleótidos	Referencias
<i>Lissodelphis borealis</i>	63	46	0.021	A.Dizon com. pers.
<i>Phocoena phocoena</i> ¹	86	33	0.020	Rosel <i>et al.</i> 1995a
<i>Delphinus delphis</i>	14	13	0.018	Rosel <i>et al.</i> 1994
<i>Phocoenoides dalli</i>	7	6	0.014	Rosel <i>et al.</i> 1995b
<i>Delphinus capensis</i>	11	10	0.0120	Rosel <i>et al.</i> 1994
<i>Megaptera novaeangle</i>	90	37	0.0088	Baker <i>et al.</i> 1993
<i>Phocoena spinipinnis</i>	6	6	0.0037	Rosel <i>et al.</i> 1995b
<i>Phocoena phocoena</i> ²	9	3	0.0005	Rosel <i>et al.</i> 1995b
<i>Phocoena sinus</i>	43	1	0.00	Este trabajo

¹ Pacífico Noroeste; ² Mar Negro

La variación genética en las poblaciones está influenciada en parte por la historia biogeográfica de la especie, que a su vez afecta el tamaño efectivo de la población (N_e), es decir, el número de individuos que contribuyen al reservorio genético de la población y dejan descendencia en la siguiente generación. Por el otro, las poblaciones pequeñas están sujetas a la pérdida o fijación de alelos debida a las fuerzas del azar, es decir, la deriva génica (Wright 1931). El parámetro más difícil de evaluar es el N_e , que toma en cuenta la estructura

poblacional, variaciones en el tamaño poblacional, variaciones en el éxito reproductivo o número desigual de hembras y machos que dejan descendencia (Harris y Allendorff, 1989).

Como la vaquita es una especie recientemente caracterizada, apenas fue descrita a mediados de este siglo, y no fue sino hasta 1987 cuando se identificó plenamente la morfología externa, evaluar si esta especie siempre ha tenido un tamaño poblacional efectivo pequeño o si ha sufrido un cuello de botella, no es evidente por la falta de información. Sin embargo, el hecho de que se conocía desde hace tiempo la presencia de otros pequeños cetáceos en el Golfo de California y que no hay evidencias históricas que indiquen que la presencia de esta especie estuviera al sur del alto Golfo (Brownell, 1986), sugieren que la vaquita no ha sido una especie abundante en la historia reciente.

Una reducción significativa de la variabilidad genética requiere ya sea de una virtual extinción o de un tamaño poblacional que se haya mantenido muy bajo durante un tiempo prolongado (Amos, 1996). Estudios recientes con la anguila americana (Awise *et al.*, 1986), el mirlo de alas rojas (Ball, 1988) y el bagre (Awise, 1987) han revelado niveles muy bajos de variabilidad genética. Esto ha sido atribuido a valores de N_e muy bajos, aunque los tamaños poblacionales totales de estas especies se consideren abundantes. Ejemplos semejantes se dan con mamíferos marinos como la foca elefante (Hoelzel *et al.*, 1993), la ballena franca del norte (Schaeff *et al.*, 1993) y el delfín de Héctor (Taylor *et al.*, en preparación). Aún más, el N_e en el largo plazo es generalmente igual o menor al tamaño real de la población (N). Nunney (1991, 1993) indica que en términos generales, para la mayoría de las especies, N_e es de dos a tres veces menor el valor de N (el tamaño poblacional de los censos). Sin embargo, Frankham (1995), en un estudio sobre el tamaño efectivo de la población en 192 especies, señala que la razón de (N_e / N) es mucho menor a las reconocidas previamente (Nunney, 1993; Nunney y Campbell, 1993) y que la variable más importante para reducir esta razón son fluctuaciones en el tamaño poblacional.

Por lo tanto si las consideraciones anteriores se cumplen y la estimación del tamaño poblacional es cercano al actual (224 según Barlow *et al.*, 1997), entonces la vaquita debe tener un N_e muy bajo, entre 22 ($1/10N_e$) y 110 ($1/2N_e$) (Frankham, 1995). Probablemente éste haya sido el caso durante la mayor parte de su historia. Una consideración semejante se ha hecho para el chacal de Simien o lobo de Etiopía (*Canis simensis*), que probablemente sea el cánido en mayor peligro de extinción. No se encontró variabilidad genética en 394 pares de bases en ocho individuos (Gotteli *et al.*, 1994) y sólo se encontraron dos secuencias diferentes en muestras de museo de una población norteña ya extinta. Los autores sugieren

que un tamaño poblacional pequeño o en disminución, puede ser una característica de la evolución reciente de este lobo, debido a la pérdida de hábitats adecuados como resultado de cambios climáticos durante los eventos de la última glaciación y más recientemente debido a actividades humanas. Estos bajos niveles de variabilidad son consistentes con un tamaño efectivo de población en equilibrio de unos cientos de individuos (Gottelli *op. cit.*).

Del mismo modo, si la vaquita es una especie reciente (desde el Pleistoceno), su baja variabilidad genética puede deberse tanto a un evento de fundador como a un cuello de botella, resultado de los eventos del Pleistoceno. Desde su descripción, Norris y McFarland (1958) sugirieron que la vaquita era una población o especie relictiva de una especie ancestral que cruzó el Ecuador desde el Hemisferio sur, durante alguno de los muchos períodos de enfriamiento del Pleistoceno, y quedó atrapada en el Golfo de California a medida que las temperaturas se elevaron. Se cree que el Golfo ha funcionado como una trampa para especies templadas que mantienen poblaciones aisladas subtropicales en estas aguas (p. ej. *Sebastes* sp) (Norris y McFarland *op. cit.*; Escobar y Arenillas 1987). Este hecho se ve reforzado porque el pariente más cercano de esta especie, *P. spinipinnis*, se encuentra en aguas occidentales y orientales de Sudamérica (Norris y McFarland, *op. cit.*, Rosel *et al.*, 1995).

Dado este escenario biogeográfico probable, si el grupo de animales que se aisló y fundó esta nueva especie (factor aceptable, pues en general las marsopas de Burmeister, de la cual probablemente derivó la vaquita, generalmente no forman grupos de más seis individuos) era pequeño y persistió así durante varias generaciones, la pérdida de heterocigosis pudo haber sido significativa (Barton, 1984).

El efecto en la heterocigosis de un evento semejante depende del tamaño mínimo de la población y de la tasa de crecimiento de la misma. Si la duración del cuello de botella es relativamente corto y el crecimiento rápido, entonces la reducción de variabilidad es pequeña. Si en cambio la duración del cuello de botella es prolongado, la pérdida de heterocigosis es significativa (Nei, 1987; Barton y Charlesworth, 1984). Los efectos de cuello de botella en el ADNmt son muy extremos, por ser ésta una molécula muy sensible a los cambios en tamaño poblacional. Esto se debe a dos aspectos: por un lado el tamaño efectivo de las moléculas de ADNmt, que se pueden considerar como N_f , por el número efectivo de hembras, es más pequeño que el N_e por un factor de cuatro (Brown *et al.*, 1989; Moritz, 1994). Es decir, el número efectivo de genes en el ADNmt es un cuarto del nuclear, porque el primero es heredado uniparentalmente y se sabe que es homoplásmico (n y no

2n). Por lo tanto, el tiempo de fijación del haplotipo para el ADNmt es menor que para los genes nucleares y la pérdida de variabilidad para este genoma, durante los cuellos de botella, es más pronunciado (Harrison, 1989).

Este fenómeno en combinación con un cuello de botella vicariante del Pleistoceno, un tamaño efectivo poblacional pequeño de largo plazo o ambos, pueden explicar la falta de variabilidad en la Región Control del ADNmt de la vaquita. El hecho de que el lobo de Etiopía también sea considerado como una especie relictiva del Pleistoceno, parece apoyar esta alternativa. Asimismo, apoya también el hecho que del Pleistoceno al presente sea un tiempo suficiente para perder la mayor parte de la variabilidad genética del genoma mitocondrial de una especie. Además, si se considera lo sensible que es el N_e a las fluctuaciones del tamaño poblacional y la relación tan estrecha de este parámetro con la variabilidad genética (Wright, 1969), las posibles fluctuaciones del tamaño poblacional en la historia de la especie pueden resultar en una variabilidad genética abatida. Por otro lado, un efecto de fundador, seguido de una disminución drástica del tamaño poblacional (cuello de botella aunado a lo mencionado anteriormente), bien pueden explicar la variabilidad genética observada en *P. sinus*.

Esta falta de variabilidad genética, aunada a anomalías óseas y reproductivas, han provocado preocupación por la viabilidad de la población de vaquita y los esfuerzos para su protección (Robles, com. pers., 1996). Una falta de variabilidad en la región control del ADNmt no implica forzosamente una baja heterocigosis general en el genoma nuclear, a pesar de que en varias especies se ha reportado una coincidente relación en la baja variabilidad entre ambos genomas (Bonell y Selander, 1974; Hoelzel *et al.*, 1993; Gotielli *et al.*, 1994).

En general, la reducción de variabilidad genética en una especie poco abundante, siempre trae consigo implicaciones endogámicas y sus consecuencias negativas, incluyendo la pérdida de la eficacia biológica por la fijación de alelos deletéreos. Sin embargo, si una población siempre ha sido pequeña, existe la posibilidad de que las mutaciones recesivas letales hayan sido purgadas por selección natural, al momento de encontrarse en condición homocigota (Lande, 1988; Avise, 1994; Pope, 1996). Esto puede llevar a una baja en el lastre genético de las poblaciones (Charlesworth y Charlesworth, 1987) y a la oportunidad de que las especies se adapten a la baja variabilidad genética y a la endogamia. Por lo tanto, la vaquita no debe ser predestinada a la extinción por falta de polimorfismo en la región control del ADNmt.

Es decir, no podemos establecer una relación directa entre la variabilidad genética en esta molécula de ADN, la salud genética (ver Rosa-Velez y Rodriguez Romero, 1990) de la vaquita, una elevada endogamia y la depresión endogámica. Hay especies adaptadas a una baja variabilidad genética y endogamia, inclusive hay reportes de poblaciones heterocigotas que sufren un cuello de botella, pasan por un período de depresión endogámica y luego se adaptan a condiciones de endogamia (Pope, 1996). Es importante aclarar, por lo tanto, que el efecto de la reducción de la variación genética en el éxito adaptativo de las especies, depende de la historia genética de la especie en cuestión.

Se debe mencionar que existen una serie de ejemplos de especies que a pesar de haber sido reducidas a números mínimos y poseer una bajísima variabilidad genética (nuclear y mitocondrial) han logrado recuperar su tamaño poblacional. Particularmente notable es el caso del elefante marino (*Mirounga angustirostris*), que sufrió un cuello de botella extremo, por sobreexplotación en el siglo XIX, y logro mantener una tasa de crecimiento poblacional positiva a partir de menos de 30 a 100 individuos, para así recuperar su tamaño poblacional. Actualmente, la población de la foca elefante se estima en más 100,000 individuos y no se detectó polimorfismo de alozimas en 60 loci y en el ADN mitocondrial fue muy limitado, tres sitios polimórficos y dos haplotipos (Bonner y Selander, 1974; Hoelzel *et al.*, 1993).

Sin embargo, las consecuencias de la endogamia no deben pasarse por alto, particularmente si el agente causal de la disminución del tamaño poblacional continua actuando. No cabe duda de que existe una opinión generalizada en cuanto a que la variabilidad genética es fundamental para la sobrevivencia a largo plazo de las especies, por ejemplo, por su importancia en la adaptabilidad de las especies a los cambios ambientales. A corto plazo, sin embargo, los aspectos demográficos por tamaño poblacional pequeño (efecto Allee) como tasa de crecimiento, factores ambientales y conductuales, entre otros, pueden presentarse por sobre los genéticos (Lande 1987, Burgman, 1993). En el caso de la vaquita el aspecto demográfico que puede estar comandando, en el corto plazo, sus esperanzas evolutivas es la mortalidad incidental en redes de pesca ("La variabilidad genética no es importante si la especie se extingue": Lande, 1987). Es decir, la tasa a la que la vaquita puede desaparecer por mortalidad incidental de 20% anual, supera a la tasa debida a la acumulación y expresión de mutaciones deletéreas en una población.

Hohn *et al.* (1996) en su trabajo de historia de vida de la vaquita señalan que es capaz de presentar una tasa de crecimiento positiva. Por lo tanto, si se elimina la mortalidad incidental la población puede presentar un crecimiento. Aún más, si la vaquita recupera su

tamaño poblacional, la recuperación genética puede restablecerse por mutación. Esto mantendrá el potencial adaptativo de la vaquita.

Una de las ideas al plantearse este trabajo, fue el de aportar información genética que brindara evidencias cuantitativas respecto al estado poblacional de esta especie y a la discusión sobre las medidas necesarias para su protección y manejo. Sin embargo, la ausencia de variabilidad genética impide una aproximación directa a parámetros como el tamaño efectivo de la población. Esto aunado a la ausencia de información histórica de cualquier tipo y a los probables antecedentes biogeográficos, hace difícil inferir efectos como el de la endogamia, así como predicciones sobre los riesgos de sobrevivencia de esta especie (ver capítulos 2 y 3).

Estos resultados plantean un problema que se podrá seguir presentando con otras especies amenazadas. Cabe hacer notar que tres de las cuatro especies de cetáceos clasificadas como amenazadas por la IUCN, son pequeños cetáceos e incluyen, en general, problemas de aislamiento poblacional (Tabla IV).

Tabla IV. Estado poblacional de cetáceos altamente amenazados de acuerdo a la IUCN.

Especie	Abundancia	Año del censo	Referencia
<i>Lipotes vexillifer</i>	≤ 200	1993	Ellis <i>et al</i> en Reeves y Leatherwood, 1994
<i>Phocoena sinus</i>	224	1993	Barlow <i>et al</i> 1997
<i>Platanista minor</i>	500	1991	Reeves <i>et al</i> 1991
<i>Eubalaena glacialis</i>	295	1992	Knowlton y Kraus 1993

El *status* de la población del baiji es crítico, y la sobrevivencia de esta especie depende de captura y translocación de animales a reservas seminaturales (Reeves y Leatherwood, 1994). La población del platanista del Indo o bhulan se encuentra estructurada entre cuatro y seis subpoblaciones pequeñas (<150 individuos) en la parte media y baja del Río Indo en Paquistán, separadas por presas o embalses.

La ballena franca del Norte se encuentra en una situación crítica, la caza las llevó casi a la extinción y a pesar de estar completamente protegida aún no se ha podido recuperar. Las dos poblaciones del Atlántico están aisladas entre ellas y de las del Pacífico.

El ADNmt se considera como el primer marcador genético a seleccionar, en el estudio genético de especies amenazadas (ver Avise y Hamrick, 1996), por su sensibilidad a cambios de tamaño poblacional. Ha sido ampliamente utilizado para analizar la estructura poblacional de varias especies, aspecto central en el manejo y conservación de los recursos vivos. Es útil para resolver aspectos de migración, cuando las tasas de dispersión son diferentes para hembras y machos (Medrano, 1994; O'Correy-Crowe et al., 1997). Los resultados obtenidos con la vaquita, utilizando ADNmt, llevan a considerar que llevar a cabo estudios de especies con niveles de abundancia críticamente bajos, cuyas poblaciones no se han recuperado de una drástica reducción y se encuentran aisladas (por ejemplo ver Tabla III), pueden dar información sobre cuellos de botella debido a la sensibilidad de esta molécula a cambios drásticos del tamaño poblacional. Sin embargo, otra información que pueda aportar elementos para la conservación debe ser buscada en el ADN nuclear, como puede ser parentesco, identificación de individuos, etc. Sin embargo, en el caso específico de la vaquita estos estudios parecen imposibles.

ASPECTOS GENÉTICOS: RAREZA Y ENDOGAMIA

Esta sección comprende dos capítulos estrechamente relacionados. El eje que une a ambos es la variabilidad genética y la endogamia. En el primero (“Interpretación de la Falta de Variabilidad Genética en el ADNmt o la Paradoja de una Especie Rara”) se interpreta la ausencia de variabilidad en el ADNmt y se discute si esta ausencia es (1) un fenómeno reciente que pueda inhibir la recuperación o (2) si se trata de un fenómeno histórico durante el cual la selección pudo haber actuado en contra de alelos recesivos potencialmente deletéreos. Además, se discuten aspectos sobre la abundancia y distribución histórica de esta especie. En el segundo (“Examinando el Riesgo por Endogamia para una Especie Naturalmente Rara”) se analiza si la depresión endogámica pudiera ser un factor de riesgo, es decir, que causara efectos demográficos que contribuyeran a la extinción.

La importancia de la endogamia para la sobrevivencia de poblaciones pequeñas ha sido recientemente cuestionada (Holsinger y Vitt; 1977; Lande, 1988; Caughley, 1994; Caro y Laurenson, 1994). Sin embargo, no hay duda de que la endogamia puede tener efectos negativos al reducir el crecimiento poblacional a corto plazo (Lacy, 1997). Jiménez *et al.* (1994) liberaron poblaciones exógamas y endógamas de laboratorio de ratones (*P. leucopus noveboracensis*) en su ambiente natural. Encontraron que los individuos endógamos tuvieron tasas de sobrevivencia menores a las de los individuos exógamos. Similarmente, Keller *et al.* (1994) encontraron que los gorriones endógamos sufrieron mayor mortalidad que los no endógamos durante las severas condiciones de invierno. Ralls y Ballou (1983) mostraron que la mayoría de los ungulados y primates mantenidos en cautiverio, mostraban un incremento en la mortalidad juvenil cuando se presentaba la endogamia. A largo plazo la endogamia puede tener efectos negativos en la viabilidad de las poblaciones, debido a la pérdida de la variabilidad genética necesaria para adaptarse a los cambios de circunstancias que rodean a las especies, hecho reconocido desde hace tiempo (Lewontin, 1978; Amos y Hoelzel, 1992). Por lo tanto es importante que se evalúen los riesgos potenciales que podrían tener los factores genéticos en esta especie altamente amenazada.

En el capítulo anterior se reportó la ausencia de variabilidad en la porción más variable de la región hipervariable del ADNmt, en 43 individuos de vaquita, una especie cuyo tamaño poblacional se estima en menos de 300 individuos (Barlow *et al.*, 1997). Aunado a esto, estudios morfológicos han señalado una serie de deformidades en vértebras, polidactilia y la presencia de cuerpos calcificados en ovarios (Ortega-Ortíz *et al.*, 1993; Hohn *et al.*, 1996,

Torre, 1996), lo que ha llevado a algunos investigadores a considerarlos como consecuencia de una reducción drástica del tamaño poblacional y de endogamia de la vaquita (ver Romeu, 1996).

Esta consideración permite las siguientes opciones explicativas y predictivas: primero, si la vaquita ha mantenido históricamente una población pequeña, y por lo tanto la deriva génica ha moldeado la composición genética observada actualmente, segundo, si estos cambios morfológicos son indicativos de endogamia y depresión endogámica; tercero, si existe endogamia e implica esto la extinción, en otras palabras, ¿es la vaquita incapaz de mantener un crecimiento poblacional positivo (depresión endogámica) o le falta la variabilidad genética necesaria para adaptarse a cualquier cambio en el ambiente?, ¿está, por lo tanto, condenada a la extinción y los esfuerzos para conservarla son fútiles?. Las respuestas a estas preguntas conllevan el peso relativo que se le debe dar a los factores de riesgo y por lo tanto a las acciones encaminadas a conservar esta especie.

Para aproximarse a estos problemas, se consideran el conjunto de haplotipos encontrados para la marsopa del Pacífico, como el punto de partida para modelar si la variabilidad genética observada actualmente es producto de una contracción poblacional reciente o si es histórica. En el siguiente ejercicio se considera la tasa probable de endogamia y se utilizan niveles distintos de efectos de endogamia observados en especies en cautiverio, junto con un modelo de demografía para la vaquita, para estimar tasas de crecimiento poblacional, bajo diferentes condiciones. El objetivo es explorar si se puede excluir una de las dos hipótesis: 1) los efectos de la endogamia no causarán la extinción ó 2) la contraria: los efectos de la endogamia si causarán la extinción. Se utilizan los pocos datos que se tienen para *P. sinus* (análisis de 56 animales de Hohn *et al.*, 1996), junto con las tasas de sobrevivencia de otros mamíferos marinos y los efectos de la endogamia en la sobrevivencia de juveniles de especies en cautiverio (Ralls y Ballou, 1983), para explorar el rango de efectos posibles para la tasa de crecimiento poblacional incluyendo los efectos de endogamia.

Como ya se mencionó arriba, a pesar del debate existente sobre la importancia de la endogamia en la sobrevivencia o extinción de las poblaciones pequeñas, generalmente se reconoce que la endogamia puede reducir la tasa de crecimiento poblacional. Este decremento es provocado por la presencia y exposición de alelos deletéreos recesivos, al ser heredados alelos idénticos por descendencia (AID). A pesar de que alelos deletéreos o

letales son comunes en el genoma de la mayoría de los individuos, la probabilidad de heredar AID de ambos progenitores es muy rara en poblaciones grandes ($1/2N_e$).

Poblaciones cuyo tamaño ha sido históricamente pequeño, han tenido la oportunidad de purgarse de estos alelos o lastre genético (sin embargo ver siguiente subcapítulo), debido a que en estas poblaciones los individuos tienen una probabilidad mayor de heredar AID y estos individuos serían fuertemente seleccionados en contra o negativamente. El caso contrario sucedería en las poblaciones mayores, pues la probabilidad de heredar dos AID deletéreos es muy baja. Por lo tanto, una población que sufra una reducción drástica del tamaño poblacional o cuello de botella, tendrá más probabilidades de sufrir un incremento en la mortalidad debido a la endogamia, que una población que "naturalmente" ha sido pequeña. Aún poblaciones que han sufrido una reducción rápida, pueden tener suficiente tiempo para purgarse de alelos deletéreos, antes de extinguirse. Generalmente esta purga puede darse en el transcurso de algunas generaciones (Hartl, 1989).

CAPITULO 2

INTERPRETACION DE LA FALTA DE VARIABILIDAD EN EL ADN_{mt} O LA PARADOJA DE UNA ESPECIE RARA

INTRODUCCIÓN

Ya se ha mencionado que por endogamia se entiende la probabilidad de heredar alelos idénticos por descendencia. Sin embargo, como el ADN_{mt} se hereda matrilinealmente, los individuos tienen una sola copia, por lo que no es posible heredar un par de alelos deletéreos recesivos que reduzcan la eficacia biológica. Por lo tanto no puede darse la depresión endogámica en el genoma mitocondrial.

Sin embargo, es posible utilizar la variabilidad en el ADN_{mt} como una aproximación para conocer el nivel de endogamia, ya que en las poblaciones pequeñas se da la pérdida o fijación de genes al azar por deriva génica. Por otro lado y relacionado con lo anterior, la depresión endogámica puede ser causada por dos efectos diferentes: el aumento en frecuencia de alelos deletéreos y por la reducción de variación alélica en loci donde los heterocigotos son superiores. Ambos efectos son consecuencia de la deriva génica (Allendorf y Waples, 1996).

Las probabilidades de que una población sufra una depresión endogámica, dependen de la cantidad de tiempo que ha permanecido pequeña. Si la población ha permanecido pequeña exitosamente, durante largos períodos de tiempo, entonces la selección natural habrá purgado los alelos deletéreos de la población (Nei *et al.*, 1977; Lande, 1988; Charlesworth and Charlesworth, 1987). Al eliminarse la variación genética en una población aislada, la endogamia a largo plazo puede llevar a una situación en la cual la continuación de este fenómeno ya no tenga efecto en el número de homocigotos para alelos recesivos deletéreos (Lynch, 1996). La erradicación de este tipo de alelos por endogamia durante varias generaciones puede ser suficiente para eliminar la depresión endogámica subsecuente (Templeton, 1987).

Entonces para poder comprender la falta de variabilidad en el ADN_{mt} de la vaquita, en esta sección se evalúa si la falta de variabilidad en el genoma mitocondrial es el resultado de una disminución reciente del tamaño de la población o si la vaquita ha carecido de esta variabilidad por un período largo de tiempo.

Para evaluar si la ausencia de variación en este genoma puede ser explicada por deriva génica o por pérdida reciente a causa de una contracción en el tamaño poblacional, se modela la dinámica de este "gen" para dos escenarios diferentes de historia (dinámica) poblacional: El primero (escenario de la fragmentación) presupone que la población actual resultó de un evento que fragmentó la distribución actual a partir de una distribución mayor. Por lo tanto, la abundancia se mantuvo más o menos constante hasta los años cuarenta, cuando se inició la pesca con redes de monofilamento y motores fuera de borda (Flanagan y Hendrickson, 1985; Ruíz-Durá, 1985), lo que incrementó el esfuerzo pesquero. En este escenario de la fragmentación, se asume que el cuello de botella que sufrió la vaquita nunca alcanzó un tamaño poblacional menor a 100 individuos.

En el segundo escenario (el escenario del evento de fundador), supone que la población actual fue fundada por un pequeño número de individuos y fue incrementándose hasta una abundancia histórica en los años cuarenta. Al considerar este período, también se cubre el tiempo en el cual se construyeron las presas en el Río Colorado, y que ha sido mencionado por algunos como el agente causal en la reducción de la población de vaquita (ver capítulo 4).

Para esto se hacen varios supuestos en el modelo que podrían sesgar el resultado a un mayor nivel de diversidad de haplotipos. Es decir, supuestos que son optimistas en términos de la cantidad de diversidad genética que se espera fuera retenida (los escenarios más optimistas). Primero, se asume que tanto la fragmentación como el evento de fundador se dieron hace 10,000 años (el tiempo aproximado del último período frío llamado la "pequeña edad de hielo" (*little ice age*) (Pielou, 1991). Se toma en cuenta este tiempo por dos razones: si se considerara un período mayor, esto daría más tiempo a la deriva génica para actuar, con lo que se reduciría el número de haplotipos actuales. Por otro lado, Norris y McFarland (1958) han propuesto que la vaquita es una especie relictica de *P. spinipinnis* o de una forma ancestral de esta especie, que cruzó a latitudes tropicales durante uno de los períodos de enfriamiento durante el Pleistoceno. También se parte de que el ambiente permaneció lo suficientemente constante en el tiempo, como para que la abundancia se mantuviera relativamente constante. Por lo tanto, si los resultados indican que, por ejemplo, hay una probabilidad de 80% de fijación cuando el tamaño efectivo de la población (N_e) es 500, es probable que la probabilidad de fijación real sea aún mayor.

En resumen, la idea de este primer ejercicio es la de analizar si el estado actual de la variación genética de la vaquita es un fenómeno reciente o histórico, es decir, si se trata de

una población que naturalmente ha sido rara. También se debe considerar la variación genética actual a la luz de los escenarios de la fragmentación y del fundador.

El término raro es un concepto intuitivo utilizado frecuentemente en la conservación y manejo de vida silvestre. Puede ser descompuesto en tres componentes, que representan aspectos diferentes de la distribución y abundancia de una especie: (i) abundancia, (ii) rango y (iii) especificidad de hábitat. En el primer caso, raro se refiere a la densidad de individuos en un área local, y los términos raro (poco abundante) y común describen los extremos de densidad. En cuanto a rango, este se refiere a la distribución espacial de las especies, y los términos restringida (o local) y ampliamente distribuida, describen los extremos de distribución espacial. Especificidad se refiere al rango de hábitats de una especie y los términos generalista y especializada describen los extremos de especificidad de hábitat. La especificidad, es una medida del rango de condiciones ecológicas, bióticas y abióticas, bajo las cuales puede sobrevivir una especie (Burgman *et al.*, 1993).

El estado actual de la vaquita cumple con estos tres componentes. En el presente trabajo, en términos históricos, "raro" será considerado como se definió en el punto (i) abundancia. Sin embargo, una especie rara como la vaquita, difícilmente puede ser considerada en el extremo más extenso de rango (ii), es decir, ampliamente distribuida. La especificidad del hábitat (iii) actual parece muy definida.

Como se ha mencionado a lo largo de este trabajo, la vaquita es una especie relativamente recién descrita, de la que sólo hasta hace poco se conoció su morfología externa (Brownell *et al.*, 1987). Por lo tanto, la información que se tiene de ella sobre su abundancia y distribución en el pasado es absolutamente desconocida.

La distribución de la vaquita es considerada por algunos autores como asunto no acabado, sujeto a discusión (Silber, 1990), mientras que otros consideran que no existen elementos para afirmar que su distribución esté restringida al Alto Golfo (Perez-Cortés, 1996). Esta posición está basada en la información obtenida de algunas entrevistas y comunicaciones personales de colegas que han navegado el Golfo de California (Norris y McFarland, 1958; Norris y Prescott, 1962; Villa-Ramirez, 1976), así como de reportes del siglo pasado (Scammon, 1874; Nelson, 1899) que ubicaban la distribución de marsopas en las costas de Jalisco e inclusive hasta las Islas Mariás, lo que podría indicar una población mucho mayor a la actual (Norris y McFarland, 1958; Norris y Prescott, 1962; Villa-Ramirez, 1976). Aunque

no es posible delimitar la distribución más austral, apoyado en los resultados del ADNmt, es factible arrojar luz sobre la abundancia (poco o muy abundante) histórica de esta especie.

MÉTODOS

La dinámica de la herencia al azar del ADNmt fue simulada para los dos escenarios (fragmentación y fundador) o hipótesis utilizando un rango posible de abundancias históricas. El modelo da inicio asignando al azar un haplotipo a cada individuo, de acuerdo a una distribución de frecuencias de la marsopa común en aguas del Pacífico (datos de A. Dizon, SWFSC, La Jolla, CA, EUA). Esta distribución consiste de 57 haplotipos, dentro de los cuales algunos son comunes y la mayoría son raros. El modelo (denominado modelo de nacimiento y mortalidad) decide al azar si un individuo muere o se reproduce. El modelo es “denso-dependiente” con la tasa de mortalidad y nacimientos iguales en la abundancia histórica (también denominada capacidad de carga) y se les asigna 0.07 o probabilidad de ocurrencia de 7%, de modo que el tiempo generacional es de 10 años (un valor factible para la vaquita). Esta tasa se estimó calculando primero un tiempo generacional probable para vaquita (ver descripción del modelo demográfico cap.3) y posteriormente se buscó la tasa de nacimientos y mortalidad que diera ese tiempo generacional. Se permitió que la tasa de nacimientos sea denso dependiente, de modo que una tasa máxima dada es alcanzada a medida que la abundancia se aproxima a cero (ecuación 1).

$$b_N = b_{max} - (b_{max} - d) \frac{N_e}{K_e} \dots\dots\dots(1)$$

Donde b_N = la tasa de nacimiento para un tamaño efectivo de N (N_e), b_{max} = tasa máxima de nacimientos, d = tasa de mortalidad y K_e = abundancia efectiva en la capacidad de carga (o abundancia histórica). La tasa de crecimiento poblacional es $b - d$, así que una tasa de crecimiento de 1%/año (0.01) y una tasa de mortalidad constante 0.07, $b_{max} = 0.08$.

El tamaño efectivo de una población es el número de individuos teóricamente ideal que la componen y que producirían exactamente la misma cantidad de deriva génica que la población real. Una población ideal presenta otra serie de suposiciones restrictivas, entre las que se incluyen que todos los individuos tienen la misma probabilidad de dejar descendencia, que no hay fluctuaciones de la población en el tiempo y que hay una contribución igual de crías por parte de cada individuo. Ninguna población real cumple con

todas las restricciones, lo que da como resultado que el tamaño efectivo sea mucho menor que la abundancia real. Debido a que el ADNmt se hereda matrilinealmente, el tamaño efectivo puede considerarse crudamente como el número aproximado de hembras adultas o cerca de una tercera parte o menos de la abundancia total (Nunney 1991; 1993). La herencia del ADNmt como unidad no recombinante, significa que es factible considerarlo esencialmente como un solo alelo o gen altamente polimórfico. Se puede visualizar como la herencia materna del apellido. La fijación sería como si en una aldea pequeña, por razones al azar, todos terminarían con el mismo apellido "Díaz".

Como es de esperarse, no se cuenta con estimaciones de tasas de mutación para la vaquita. Por lo tanto, se examinaron un rango de probabilidades de mutación (m) a un nuevo haplotipo, para probar la sensibilidad de las conclusiones a éste parámetro: 0.0, 0.00001, 0.0001 y 0.001. Para cada nacimiento, si un número seleccionado al azar era $< m$, el neonato recibía un nuevo haplotipo. Es decir, las probabilidades de mutación son por nacimiento. Las tasas de mutación generalmente se expresan por gen por generación o en el caso del ADNmt por sitio por generación. En la marsopa común hay alrededor de 40 sitios variables, y para una población estable ($r = 0$) habrá un nacimiento/generación, de modo que la tasa de mutación 0.001 se traduciría en aproximadamente $0.001/40 = 0.000025$. Por lo tanto, la tasa de mutación más alta utilizada en este trabajo es 5000 veces mayor al valor reportado (5×10^{-9}) por Hoelzel *et al.* (1991) para el *D-loop* de los cetáceos.

Los tamaños efectivos de la población se consideraron entre los 500 y los 8000 individuos, este también es un intervalo extenso si se toma en cuenta que las abundancias totales (N) estarían entre los 1500 y 24000 individuos y cubre intervalos de abundancia que se pueden considerar como "raros" (esto además estaría de acuerdo con los datos de densidad para la marsopa común en aguas de California, EUA). También cubre un intervalo de comportamientos genéticos interesantes, por ejemplo, es el intervalo en el cual la probabilidad de que un haplotipo se fije cambie de casi cero a casi uno. Así que no es necesario examinar con tamaños poblacionales mayores o menores, pues no contribuirían más allá de lo que con estas abundancias se obtuvo.

En la primera fase de cada simulación se permitió que el proceso hereditario se llevara a cabo al azar durante 10,000 años. En la segunda, se permitió la caída de abundancia de la población en el período 1940 a 1997 (57 años), hasta alcanzar un tamaño efectivo de 100. Se calcularon el número de haplotipos y diversidad de haplotipos (ecuación 2) antes (1940) y después de la caída (1997).

$$h = 1 - \sum_{i=1}^w p_i^2 \dots\dots\dots (2)$$

donde h = diversidad de haplotipos, w = número de haplotipos, p_i = proporción del haplotipo i . Cuando sólo sobrevive un haplotipo $p = 1$ y $h = 0$. Se estimó el cambio de diversidad de haplotipos como la diversidad en 1940 menos la diversidad en 1997.

También se estimó la probabilidad de que se obtengan 40 haplotipos idénticos al azar, calculando la probabilidad binomial de sacar 40 individuos con el haplotipo más común. Para cada simulación (por ejemplo, el escenario de la fragmentación con $N_e = 500$) se corrieron 100 iteraciones o réplicas. Una réplica se refiere a una sola simulación para 10,000 años, más los 57 años del período de decaimiento. Para este escenario de la fragmentación, se asumió que la abundancia se mantuvo constante durante la primera fase (10,000 años), aunque debido a que las simulaciones son estocásticas, la abundancia fluctúa alrededor de K_e .

Para el escenario del fundador, se examinó un intervalo de número de fundadores entre 10 y 360 individuos, para números históricos efectivos de $K_e = 1000$ y $K_e = 2000$. Se dejó crecer poblaciones a partir del número inicial de fundadores hasta K_e . Las réplicas que se extinguieron fueron eliminadas, ya que se sabe que la vaquita aún no se ha extinguido. Puesto que la pérdida de haplotipos depende de la extensión de tiempo que una población se mantiene pequeña, también se examinaron tasas de crecimiento poblacional baja (1%/año) y alta (4%/año).

RESULTADOS

La probabilidad de observar 40 haplotipos idénticos, para el escenario de la fragmentación, cambió de casi 1 para $N_e = 500$ a casi 0 para $N_e = 8000$ (Fig.4). Debido a que la mayoría de las simulaciones resultaron en una probabilidad de 1 (fijada) ó de 0 (esto es, las distribuciones fueron fuertemente no-normales), se muestra no sólo la media sino también los percentiles (5, 50 y 95) de las distribuciones. Se debe notar, por ejemplo, que para $N_e = 500$ los percentiles 50 y 95 se presentaron con una probabilidad de 1. La mutación no afectó la probabilidad de fijación hasta que la probabilidad de ésta fue >0.0001 , la cual es muy poco probable para el ADNmt (Fig. 5). Se debe notar que los resultados para $m = 0$ (no se muestra para mayor claridad, porque no se distingue de las demás), $m = 0.00001$ y 0.0001

son prácticamente idénticos. El efecto de la mutación excede al de la deriva sólo cuando $m = 0.001$.

La diversidad de haplotipos se incrementa dramáticamente a lo largo de este rango (Fig. 6). Para aquellas poblaciones que no se fijaron para un haplotipo, se muestra la frecuencia media del haplotipo más raro (Fig. 6). Considérese de nuevo el ejemplo cuando $N_e = 500$. Para el ensayo de 100 iteraciones, 83 se fijaron y tuvieron un haplotipo, mientras que las 17 restantes tuvieron dos haplotipos. Ambos haplotipos fueron de frecuencia alta, como lo muestra la frecuencia media para el más raro de los dos, siendo casi de 0.21. Esto contrasta con el caso de $N_e = 4000$, en donde el haplotipo sólo se fijó en un ensayo y el número medio de haplotipos fue de 5. Aún con estos 5, el haplotipo más raro promedió una frecuencia de 0.05. La probabilidad de no escoger a un solo individuo con este haplotipo en una muestra de 100 (probablemente la N_e hipotética actual) es de 0.0067.

Para todas las abundancias históricas, la deriva fue lo suficientemente alta como para que los haplotipos raros se extinguieran rápidamente, aún cuando se dejó que actuara la mutación. Esto explica los resultados de que virtualmente no hubo pérdida de diversidad de haplotipos desde 1940 (Tabla V y Fig. 7).

Tabla V. Diversidad media de haplotipos (h) y la frecuencia media del alelo más raro en 1940 y 1997 para diferentes tamaños efectivos de población y tasas de mutación.

N_e	$m = 0.00001$				$m = 0.001$			
	(h) media 1940	(h) media 1997	alelo más raro 1940	alelo más raro 1997	(h) media 1940	(h) media 1997	alelo más raro 1940	alelo más raro 1997
500	0.059	0.041	0.211	0.256	0.373	0.223	0.0383	0.1113
1000	0.272	0.175	0.354	0.214	0.537	0.520	0.0268	0.0765
2000	0.472	0.441	0.125	0.146	0.684	0.681	0.0015	0.0313
4000	0.626	0.595	0.064	0.075	0.807	0.806	0.0006	0.0226
8000	0.757	0.739	0.019	0.043	0.867	0.866	0.0002	0.0161

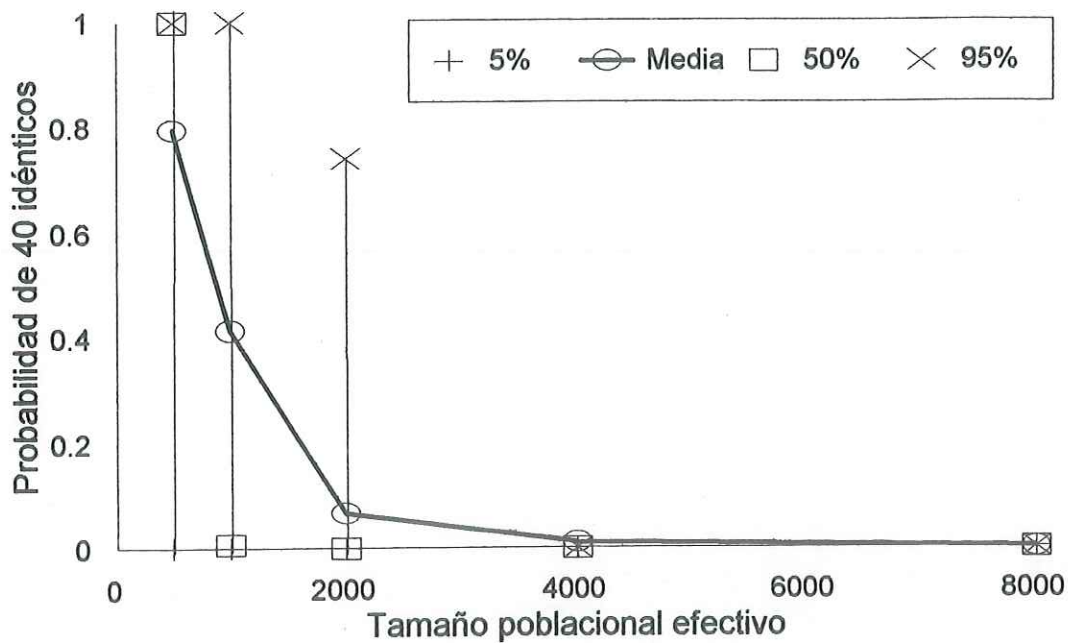


Figura 4. Probabilidad de encontrar 40 haplotipos idénticos para diferentes tamaños efectivos de la población, cuando $r = 0.04$. La media está unida por una línea para mayor claridad. Así mismo se muestran los percentiles 5 (+), 50 (□) y 95 (X) de las 100 réplicas. Se debe hacer notar que esta figura es muy parecida para la probabilidad de fijación ya que la probabilidad de seleccionar 40 haplotipos idénticos es casi cero cuando hay $m < s$ de un haplotipo, a menos que los otros haplotipos sean extremadamente raros.

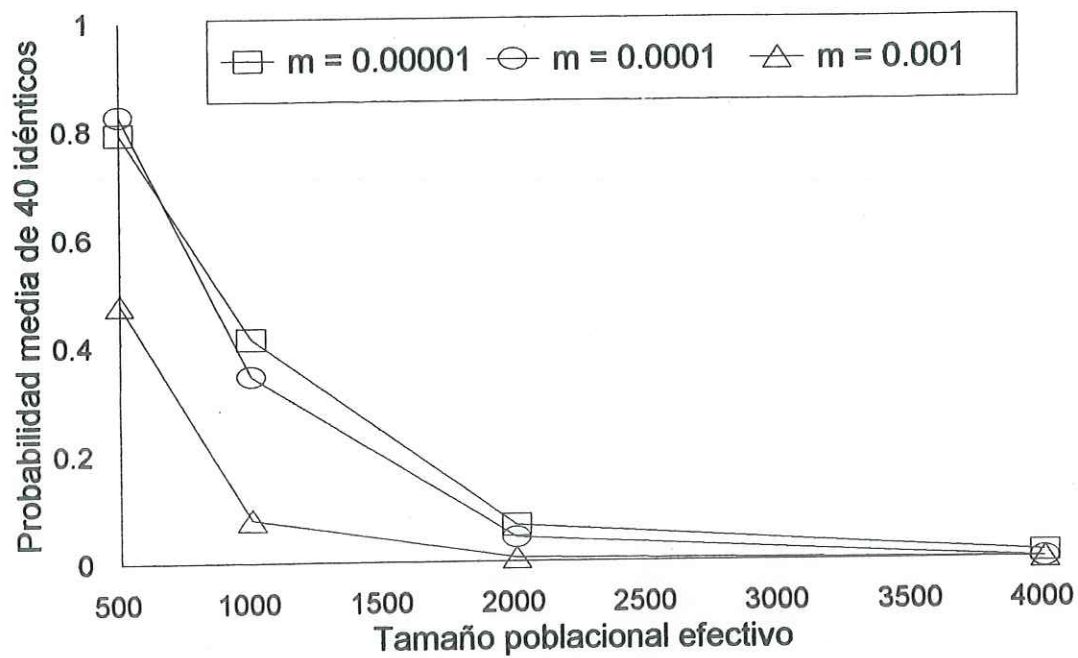


Figura 5. Probabilidad media de 40 haplotipos idénticos para diferentes tasas de mutación cuando $r = 0.04$. La línea para $m = 0$ no se muestra en la figura por ser casi igual a la de $m = 0.00001$ y 0.0001 .

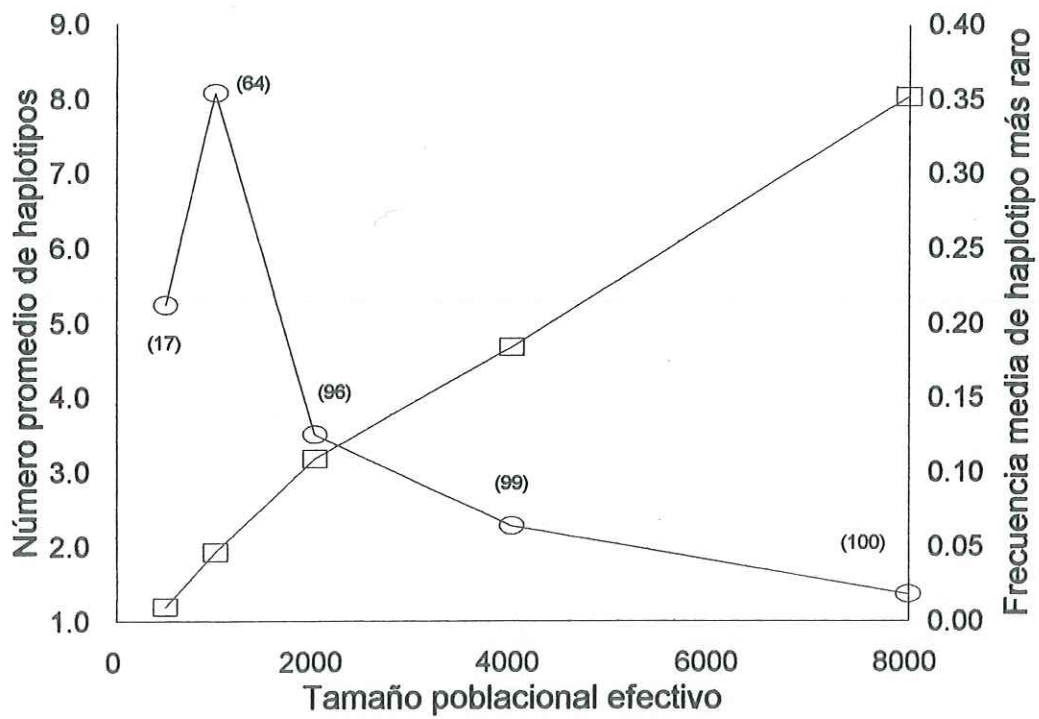


Figura 6. Número medio de haplotipos (cuadrados) y la frecuencia media del haplotipo más raro (círculos) para diferentes valores de N_e cuando $r = 0.04$. La estadística de haplotipos raros sólo se computa cuando la población no se fija, por lo que entre paréntesis se indica el número de muestra.

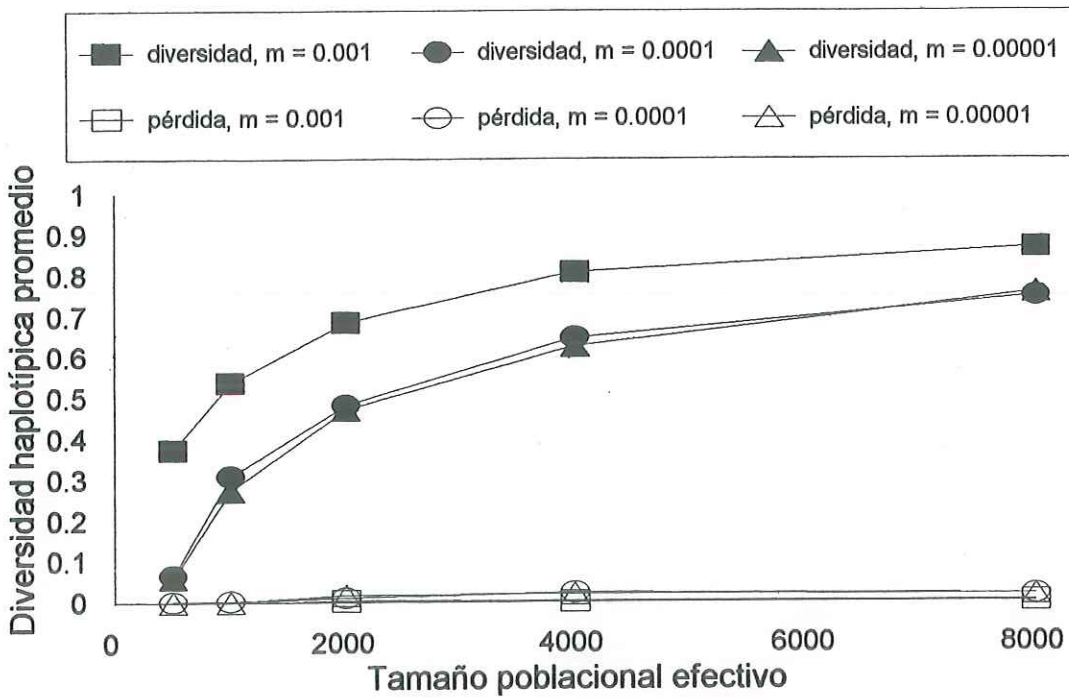


Figura 7. Diversidad haplotípica media (símbolos sólidos) y pérdida de la diversidad de haplotipos (diversidad en 1940 – diversidad en 1997; símbolos abiertos) para distintas probabilidades de mutación y para diferentes valores de N_e , para $r = 0.04$.

Esencialmente, debido a que la pérdida es tan rápida en tiempo evolutivo, los haplotipos restantes son casi “selecciones” al azar de la frecuencia de haplotipos en 1940. Es como si se seleccionaran 100 canicas de una urna que tuviera K_e .

En ninguna de las simulaciones la población se fijó durante su disminución. Hay que notar que aunque la diversidad de haplotipos se incrementó para la tasa de mutación alta ($m = .001$), de todos modos hubo poca pérdida durante la disminución poblacional. El porcentaje promedio del alelo más raro aumentó de 1940 a 1997 cuando $m = 0.001$, porque los alelos verdaderamente raros estuvieron presentes y desaparecieron durante la reducción de la población. Por lo tanto, la pérdida de estos haplotipos raros tuvo poco efecto en la diversidad haplotípica. Los haplotipos raros generalmente tienen un período de vida corto, aún cuando no haya reducción en el tamaño de la población, ya que son “creados” por la tasa extremadamente alta de mutación y más frecuentemente perdidos por deriva génica.

La probabilidad promedio de observar 40 haplotipos idénticos, bajo el escenario del fundador, para abundancias y tasas de crecimiento diferentes, se muestra en la Figura 8. En contraste con la hipótesis de la fragmentación (Fig. 4), esta probabilidad se mantiene relativamente elevada para las abundancias altas. Por ejemplo, bajo la hipótesis de la fragmentación una población con una capacidad de carga efectiva (K_e) de 1000 se esperaría que tuviera una probabilidad media de aproximadamente 40%, de observar 40 individuos idénticos. Si, en cambio, la población fuera fundada por 10 hembras, la tendría de 85% con una $r = 0.01$ (Fig. 8a) y de 60% con una $r = 0.04$ (Fig. 8b). Tanto el número de fundadores como la tasa de crecimiento poblacional tienen un profundo efecto en las probabilidades de que un haplotipo en la población se llegue a fijar. La tasa máxima de crecimiento poblacional, más baja, implica un período de tiempo más largo en el que la población permanece muy pequeña, lo que trae como resultado una pérdida mayor de diversidad haplotípica.

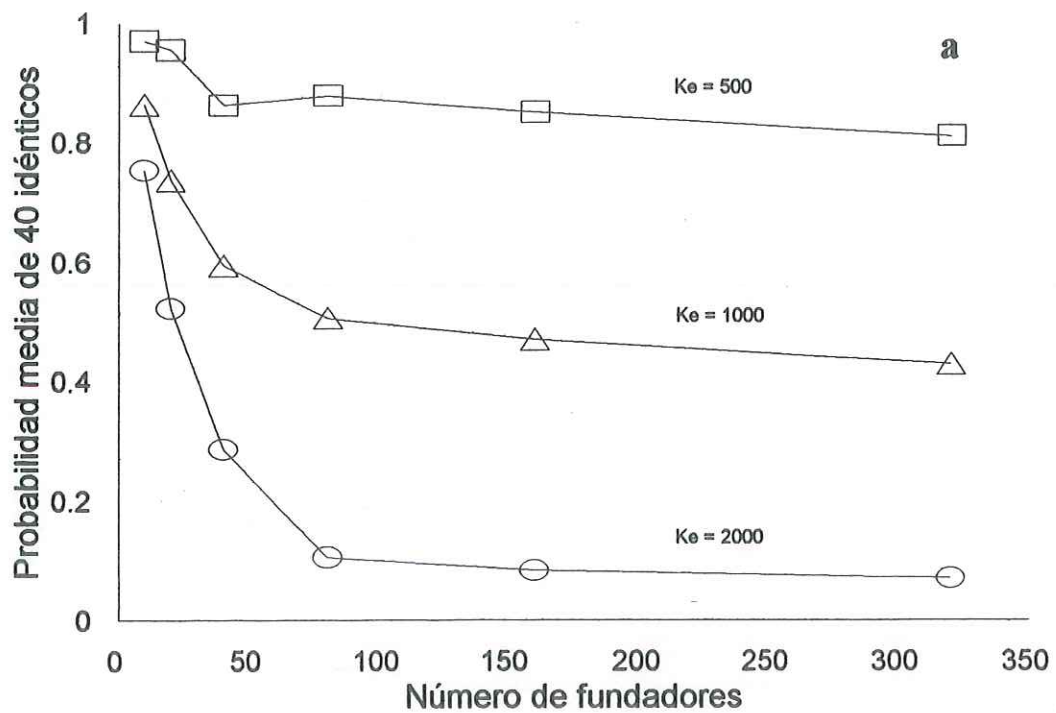


Figura 8. Probabilidad media de seleccionar 40 haplotipos idénticos para un número diferente de hembras fundadoras y diferentes capacidades de carga efectivas (identificadas por distintos símbolos), así como para diferentes tasas de mutación. (**8a** $r = 0.01$; **8b** $r = 0.04$).

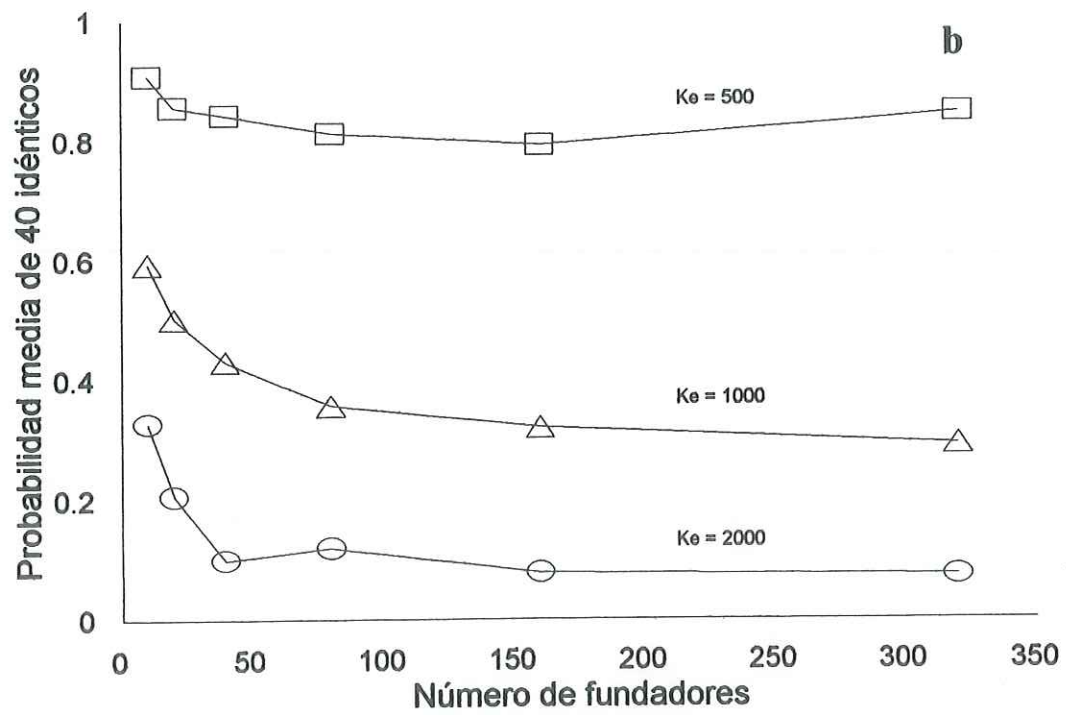


Figura 8. Continuación.

DISCUSIÓN

El resultado inesperado de que poblaciones de cualquier tamaño no hayan perdido variabilidad haplotípica, es importante para evaluar el riesgo que representan los problemas genéticos potenciales. Parece sorprendente que una contracción poblacional de 4000 a 100 individuos no conlleve una pérdida de cierta variabilidad genética. La clave para entender este resultado radica en lo siguiente: para poblaciones pequeñas con tasas de mutación factibles (<0.001) existe una de dos condiciones: (i) ya sea que la población se fije (como en el caso del ADNmt en vaquita) o (ii) cada haplotipo es relativamente frecuente y en una selección al azar de 100 individuos se esperaría que estuviesen representados. Considérese una población con 80% de haplotipos *A* y 20% de haplotipos *B*. Si se escogen 100 individuos de una población de 4000, seguramente cambiarían las frecuencias. Pero habría la misma probabilidad de que se incrementase la cantidad de haplotipos (tendiendo a una proporción 50:50, ver ec. 2) como de que se perdiese. Así que en promedio no se perderá diversidad. Desde luego la pérdida real de diversidad sería perder completamente *B* y hay una probabilidad prácticamente de 0 de que eso suceda.

Esto concuerda con lo propuesto por Nei *et al.* (1975), quienes indicaron que la disminución en heterocigosis debida a la reducción del tamaño poblacional, depende tanto de que tan severa haya sido la esta reducción, así como del tiempo que tarde en regenerarse, es decir, la duración del cuello de botella. Al inicio, la diversidad se ve afectada relativamente poco, mientras que el *número promedio de alelos por locus* se ve profundamente afectada (Kimura, 1995; Nei *et al.*, 1975). Las simulaciones en este trabajo, se iniciaron con bastantes haplotipos típicos de una población grande de marsopas comunes. Es importante subrayar que la mayor parte de la diversidad se perdió en los primeros 1000 años. Para las simulaciones con $N_e < 2,000$ esta diversidad se erosionó hasta que no quedó ningún haplotipo con baja frecuencia. Por lo tanto, la caída reciente del tamaño poblacional, no afectó ni la diversidad ni el número de alelos. Los haplotipos raros no se perdieron simplemente, porque ya no existían en el momento en que inició la disminucín reciente. Con poblaciones más abundantes, el equilibrio entre la deriva y la mutación permitió que permanecieran más haplotipos. Por lo tanto, aquellos haplotipos que se encontraron en frecuencias muy bajas se perdieron, pero su frecuencia era tan baja (<0.01) que que la diversidad no se vió prácticamente afectada. Es decir, para una población naturalmente pequeña, para la que la deriva génica es mucho mayor que el efecto contrario de la mutación, no hay haplotipos que perder. El resultado de esta simulación, en el que se espera que se pierda poca diversidad en una población que rápidamente ha disminuido a $N_e = 100$,

también es consistente con la frecuentemente citada regla 50/500, de que la amenaza inmediata de la depresión endogámica es poco probable que se presente con un tamaño efectivo de población >50 (Franklin, 1980). La lógica detrás de esta regla se basa en los resultados teóricos de que la deriva incrementa el coeficiente de endogamia por $1/2N_e$ por generación, así como en las observaciones empíricas de los reproductores animales que han determinado que un coeficiente de endogamia superior al 2% es insostenible. Por lo tanto, la vaquita aún no alcanza el nivel en el cual se esperaría que se pierda la diversidad genética; sin embargo, *P. sinus* puede llegar a alcanzar este nivel prontamente por lo que es valioso considerar cómo la depresión endogámica puede afectar el crecimiento poblacional.

También es importante considerar que la región hipervariable del ADNmt se considera neutral y por lo tanto no se ve afectada por las fuerzas de la selección. Las variantes alélicas con alto valor adaptativo presentes en la población, que si se pierden provocan una reducción de la capacidad adaptativa, es la parte que afecta la tasa de crecimiento poblacional y por lo tanto se encuentran bajo las fuerzas de la selección. Holsinger y Vitt (1997) notaron que la adaptación a cambios ambientales futuros es factible que involucre alelos que estén, ya sea, (1) actualmente presentes en altas frecuencias, (2) actualmente presentes en baja frecuencia, pero mantenidos por selección natural o (3) no presentes actualmente. Esto es, los únicos alelos probables de no ser importantes para adaptaciones futuras son los alelos raros que no son mantenidos por selección: precisamente los alelos más aptos para ser perdidos por deriva génica. Estos son, de hecho, el tipo de alelos perdidos en las simulaciones con elevada mutación (0.001). Este es también el tipo de variabilidad que ya ha sido perdida por una población naturalmente pequeña, como la vaquita, con las tasas de mutación factibles. Los genetistas de poblaciones han notado que las poblaciones lo suficientemente grandes como para ser autosostenibles ecológicamente, permanecen genéticamente viables indefinidamente con mayor probabilidad (Lande, 1988; Menges, 1991).

Las conclusiones de esta sección son robustas para varios supuestos que se hicieron, ya que faltan datos sobre la vaquita. Se mostró que los resultados fueron los mismos para intervalos grandes de tasas de mutación, con la única excepción de una tasa de mutación que no es factible para el ADNmt (recordar que es 5000 veces mayor que 5×10^{-9}). El supuesto de 10,000 años tampoco es importante para las conclusiones. Es decir, la mayor parte de los cambios de los 57 haplotipos iniciales, se dieron durante los primeros 1000 años. Haber prolongado la extensión de tiempo para las simulaciones desde luego incrementaría la probabilidad de fijación, pero no cambiaría el hecho básico de que las

poblaciones o se fijaron o tuvieron pocos haplotipos. Entonces, simulaciones más largas darían como resultado un intervalo más amplio de N_e para los cuales la fijación sería probable, pero no cambiaría la probabilidad de que hubo diversidad en 1940 que no se perdió en la reducción reciente. La elección del modelo entre las hipótesis de la fragmentación y del fundador tampoco modifican la conclusión. Así que esta conclusión puede ser general para poblaciones que son naturalmente raras y no depende del conocimiento de varios detalles acerca de poblaciones particulares que son difíciles o imposibles de obtener.

Una importante implicación de este modelo, es que la fijación (haplotipo) es compatible con la hipótesis, hasta antes de este trabajo no confirmada, de que la vaquita es una especie naturalmente rara. La conclusión de que la falta de diversidad de haplotipos en el ADNmt no indica una pérdida reciente de la variabilidad genética, sino más bien es fácilmente explicable ya sea porque (1) es una población que siempre ha sido pequeña o rara (con un tamaño efectivo $\leq 1,000$) o (2) por una población originada por un pequeño número de fundadores. Por lo tanto, la fijación genética observada actualmente, no es compatible con una población relativamente grande que perdió la diversidad en las últimas décadas. Esto es consistente con el planteamiento de Amos (1996), quien señaló que la pérdida de diversidad genética no es substancial si la población no ha sido mantenida en niveles muy bajos durante varias generaciones. Por lo tanto, es probable que la falta de variabilidad en el ADNmt sea función de la deriva dentro de una población naturalmente rara, más que una pérdida reciente de diversidad genética. Esto también disminuye la posibilidad de que la endogamia resulte en una depresión endogámica, ya que la población ha sobrevivido exitosamente los efectos de la deriva y los alelos deletéreos han sido seleccionados fuera de la población. Aunque se podría visualizar un poco más si la población de vaquita fue producto de la fragmentación o de un evento de fundador, examinando partes del genoma nuclear que aún sean polimórficas, es difícil que los resultados de ese análisis produjeran datos sobre la vulnerabilidad de la vaquita a la extinción debida a su constitución genética.

Como ya se mencionó, no sólo el modelo apoya la idea de que ésta ha sido una población históricamente rara, sino hay otras consideraciones que también así lo indican. Por un lado, los reportes de muchas especies de cetáceos han sido bien documentadas para el Golfo de California (Leatherwood *et al.*, 1988), que ha sido navegado por un número considerable de investigadores desde principios de este siglo (Alvarez-Borrego, com. pers., 1996). A pesar de ello no fue sino hasta 1958 cuando se describió esta especie (Norris y McFarland, 1958) y no fue sino hasta 27 años después que fue posible describir plenamente su morfología

externa. De haber sido una especie común (en contraposición a rara), difícilmente se hubiera dado esta situación.

Por otro lado, como ya lo señaló Brownell (1986), los reportes sobre esta especie al sur del Alto Golfo no han sido avalados por evidencias físicas (individuos varados, restos óseos o fotografías). Vidal (1995) recorrió ambas costas del Golfo de California para obtener mayor información sobre la probable distribución de esta especie al sur del Alto Golfo. A pesar de su enorme esfuerzo, no registró ni avistamientos ni ninguna otra evidencia física que señale la presencia de vaquita en estas aguas. También entrevistó más de 30 pescadores, de los cuales solo los del Alto Golfo estaban familiarizados con la vaquita. Silber (1990) sólo encontró un pescador que dijo haber visto vaquitas varias veces cerca de la Isla San José (25°00' N ; 110°40' W).

También se han descartado avistamientos al sur del Alto Golfo, debido a que las descripciones no corresponden al estado actual de conocimiento específico de la vaquita (por ejemplo, longitud total de los individuos), ni de otros representantes del género *Phocoena*, incluyendo a esta especie (por ejemplo tamaños usuales de grupos, Brownell, 1986). Si hubiera habido una migración entre el Alto Golfo y la costa de Jalisco, como pudieran sugerir alguno reportes no confirmados para estas aguas, y la vaquita hubiera sido una especie abundante, difícilmente hubiera pasado desapercibida (Norris y McFarland, 1958).

Dos reportes de avistamientos del género *Phocoena* llaman profundamente la atención: los del siglo pasado de Scammon (1874) y Nelson (1899 en Norris y McFarland, 1958), quienes mencionaron haber visto marsopas tan al sur como Río Pinguito, Jalisco, México (20°30' N) y alrededor de las Islas Marías, bahías, bocas de ríos, así como lagunas a lo largo del macizo continental, respectivamente (ver Figura 2). Estos reportes son un tanto vagos y no concuerdan con la distribución de este género, ni con el tamaño de grupos. Por ejemplo, Nelson reporta grupos formados hasta por 40 individuos, mientras que actualmente se sabe que los grupos de vaquita los conforman de 1 - 3 individuos (Brownell, 1986).

Los reportes de Scammon (1874) y Nelson (1899) sugirieron a algunos investigadores que la distribución de la vaquita se podría haber extendido tan al sur como las Islas Marías y la Bahía de Banderas, Jal.(ver Figura 2). Por lo tanto se trataba de una población mucho mayor, extendida desde el Alto Golfo hasta estas Islas. Seguidamente, el desarrollo de la pesca (capturas incidentales o algún agente externo) la fue empujando hacia al norte, hasta

acorrallarla en el Alto Golfo (Norris y MacFarland, 1958; Villa-Ramirez, 1976). Es decir, entre finales del siglo pasado y 1950 (año en que Norris descubrió los cráneos de vaquita) se tuvo que haber logrado arrinconar a la vaquita en el Alto Golfo por operaciones pesqueras. Una breve revisión de la historia de la pesca en el Golfo de California puede arrojar luz sobre esta propuesta, que aunque presenta un escenario razonable, parece improbable.

Primero, no parece haber evidencias de que históricamente la pesca moderna se desarrollara ordenadamente del sur hacia el norte del Golfo de California. La pesca del siglo pasado en esta zona y hasta antes de 1940 se llevó a cabo desde embarcaciones de vela y remo con anzuelos y arpones muy cerca de los puertos (Blanco-Orozco, 1996). El uso de redes agalleras de nylon y otros materiales a base de polímeros ha proliferado y sustituido recientemente a los métodos tradicionales de pesca. El problema de la captura incidental de marsopas en todo el mundo se dio o incrementó a partir del desarrollo de estas redes de fibras sintéticas (Goodson *et al.*, 1994; Jefferson y Curry, 1994; ver volumen especial 16, IWC, 1994), por ejemplo, el primero de estos materiales se industrializó en 1938 y entró en uso hacia los años cuarenta en el Golfo de California (Flanagan y Hendrickson, 1976; Ruiz-Durá, 1985). Por lo tanto, parece difícil que las actividades pesqueras entre finales del siglo pasado y los años cuarenta pudieran haber empujado a la vaquita al Alto Golfo, sin las innovaciones tecnológicas que favorecieron el desarrollo de la pesca intensiva.

En la década de los treinta y antes de la de los cincuenta, por la alta cotización del aceite del hígado de tiburón se desarrolló la pesca de estas especies. “Los barcos tiburoneros eran muchos, venían agentes del norte y del sur, en aviones, avionetas o botes a comprar el producto” (Jordán, 1995). Inclusive se abrieron en Guaymas, a fines de los treinta y principios de los cuarenta, empresas dedicadas al la venta de hígado en fresco, así como de aceite de hígado de tiburón (Doode-Matsumoto, 1996). La pesca se hacía principalmente con cimbra y red. En su descripción de los métodos para la pesca de escualos, Jordán (1996) menciona que en aquellos años caían en las redes, además de tiburones, tortugas y otros peces. No menciona ningún mamífero marino. Sin embargo, con la síntesis de proteínas a escala comercial, el precio del hígado cayó totalmente y la pesca de tiburón en los cincuenta era poco menos que incosteable (Jordán, 1995).

Poco antes de 1940 se pudo establecer la pesca de camarón orientada a la exportación (Pan American Fishing Co.), en Guaymas, después de varios intentos poco exitosos por parte de compañías norteamericanas en la década de los años veinte (Doode-Matsumoto, 1996). En los años de 1940 a 1950 se crearon más de diez empresas relacionadas con la pesca de este

crustáceo y Guaymas observó un acelerado crecimiento demográfico. En 1940 había 8,976 personas, para 1950 se registraron en el censo 18, 890 habitantes (Doode-Matsumoto, 1996). Para poder haber reducido en tamaño y distribución la población de vaquita, a las aguas del Alto Golfo en este período tan corto de tiempo, tendría que haberse dado una captura masiva de estos animales, a lo largo del Golfo, que hubiera sido notada y registrada.

En el caso particular de los tres puertos del Alto Golfo, Santa Clara, Son., Puerto Peñasco, Son. y San Felipe, BC, antes de la década de los años 20 a la de los 40 de este siglo, funcionaban como campos de pescadores estacionarios y la pesca se hacía también desde embarcaciones de vela y remo con arpón y anzuelo (también se llegó a usar dinamita). En los tres puertos casi al mismo tiempo que en Guaymas, en la década de los años cuarenta, se inició el uso de chinchorro para totoaba y camarón.

Villa-Ramirez (1976) reportó comentarios de gentes de mar que señalaban que en estos años con las redes de nylon, el motor fuera de borda y embarcaciones modernas de pesca pudo haber un aumento en el esfuerzo pesquero y así haber disminuido y restringido a la población de vaquita hasta llevarla a su estado actual. Esto implicaría que la reducción se hubiera dado en el período comprendido entre los años cuarenta y los cincuenta. Años en los que Norris y McFarland encontraron, describieron y pusieron atención en esta especie.

Como en las circunstancias anteriores, también se puede objetar este caso. Primero, ya se indicó que el modelo no apoya una reducción poblacional reciente (57 años) y mucho menos en una década. En segundo lugar, si esta captura y confinamiento se hubiera dado tan solo en el período comprendido entre 1940 y principios de la siguiente década (Norris encontró el cráneo en marzo de 1950), también hubiera sido documentada, pues habría implicado la captura de cientos de animales a lo largo del Golfo de California hasta las Islas Marías. Un período de tan pocos años para restringir a esta especie en números y distribución parece difícil que pasara desapercibido.

Para los años sesenta vino el estímulo a la pesca ribereña (Blanco-Orozco, 1996). En esta misma década se desarrolló la siguiente gran pesquería del Golfo de California con sede en Guaymas: la sardina (Doode-Matsumoto, 1996). Este desarrollo no coincide en el tiempo con la reducción hipotética de la vaquita, lo que tampoco podría explicar un arrinconamiento de esta especie al Alto Golfo. Del mismo modo, el represamiento del Río Colorado en los años cuarenta, y que ha sido sugerido como el factor que redujo el tamaño poblacional de la vaquita, tampoco coincide con lo demostrado por el modelo ya que se

trata de un evento reciente y no podría explicar la variabilidad genética observada actualmente.

Aunque algunos de los reportes no confirmados al sur del Golfo norte fueran correctos, podría tratarse de individuos errantes y no forzosamente de una extensión del rango de distribución de la vaquita. Por lo tanto, con base en los resultados de este modelo y lo anteriormente dicho, todo parece indicar que la vaquita siempre ha sido una especie rara en términos de abundancia y distribución. Lo que confirma lo planteado previamente por varios investigadores (Brownell, 1986; Barlow, 1986).

CAPITULO 3
EXAMINANDO EL RIESGO POR ENDOGAMIA PARA UNA ESPECIE
NATURALMENTE RARA

INTRODUCCIÓN

Aunque en general es poco lo que se sabe sobre la historia de vida de la vaquita, recientemente Hohn *et al.* (1996) han aportado datos interesantes. Todos los datos utilizados para este modelo, en relación a la historia de vida de la vaquita, son del trabajo de Hohn y colaboradores (*op. cit.*). En el capítulo 1 se reportó la nula variabilidad genética en la porción más variable de la Región Control del ADNmt, y se discutieron las dificultades para asociar estos resultados con efectos de depresión endogámica. En la sección anterior se concluyó que la falta de variabilidad en este genoma se puede explicar por deriva génica. Debido a que es probable que la población de vaquita continúe disminuyendo, por lo menos unos años más, se examinan las tasas posibles de crecimiento para lo que se consideraron los escenarios más pesimistas en relación a la depresión endogámica.

Los efectos de la depresión endogámica en mamíferos en cautiverio han sido descritos primariamente como un decremento en la sobrevivencia de juveniles. Se puede cuestionar si la disminución en la sobrevivencia de juveniles tendría efecto en la tasa de crecimiento poblacional. Los mamíferos marinos son animales longevos con altas tasas de sobrevivencia de adultos. Por lo tanto, la tasa de crecimiento poblacional se ve fuertemente influenciada por la sobrevivencia de adultos: un cambio del 1% en la sobrevivencia de adultos resulta casi en un cambio del 1% en la tasa de crecimiento poblacional. En contraste con lo anterior, la tasa de crecimiento poblacional se ve débilmente influenciada por la sobrevivencia de juveniles. En este caso se requieren cambios muy grandes para detectar modificaciones en la tasa de crecimiento poblacional. Por lo tanto, pareció interesante considerar que dado lo poco que se sabe de la historia de vida de la vaquita, se pueden excluir hipótesis sencillas acerca de la depresión endogámica.

Con base en los resultados mencionados en los capítulos anteriores, aquí utilizamos modelos demográficos para explorar si, dado lo que se sabe hasta ahora de la vaquita, cualquiera de las dos hipótesis siguientes puede ser excluida: i) dado que se elimine la

mortalidad incidental de esta especie, los efectos de la endogamia no causarán la extinción, y dada la misma condición ii) los efectos de la endogamia sí causarán su extinción.

Para esto se utilizaron los pocos datos accesibles de la vaquita (Hohn *et al.*, 1996), junto con las tasas de sobrevivencia para otros mamíferos marinos (Brault y Caswell, 1989; Barlow y Boveng, 1991; Wells y Scott, en prensa) y los efectos de la endogamia en la sobrevivencia de juveniles de especies de mamíferos en cautiverio (Ralls y Ballou, 1983) para explorar los intervalos de los efectos posibles en el crecimiento de la población, cuando se incluye la endogamia. Se parte del hecho, desde luego, que dejan de actuar los agentes causales de la reducción poblacional de vaquita.

MÉTODOS

Para poder ver si la depresión endogámica representa un riesgo que amenace de extinción a la vaquita, se creó un modelo que explora los intervalos posibles para las tasas de nacimientos, de sobrevivencia, edad máxima, edad a la primera reproducción (AFR), intervalo entre nacimientos y reducción de la sobrevivencia en el primer año debido a la endogamia. Los parámetros demográficos se utilizaron en una matriz de Leslie (Caswell, 1989) para calcular la tasa de crecimiento poblacional (r). Si se asume un crecimiento exponencial (ecuación. 3), entonces una población declinará hasta la extinción si $r < 0$.

$$N_{t+1} = N_t e^{rt} \dots\dots\dots (3)$$

Donde N = abundancia, t = tiempo y r = tasa de crecimiento poblacional.

Sistemáticamente se examinaron todas las combinaciones de los parámetros demográficos. Si todas las combinaciones resultan en una $r < 0$, entonces la reducción en la tasa de sobrevivencia de juveniles ciertamente llevaría a la extinción. Si todas las combinaciones resultan en una $r > 0$ entonces la reducción no sería la causa de extinción. Este ejercicio también revelará qué parámetros tienen la mayor influencia en la tasa de crecimiento poblacional y por lo tanto cuáles son los más importantes a resolver.

Una muestra de 56 vaquitas reveló un intervalo entre nacimientos de dos años. No se encontraron animales entre las edades de tres y seis años, lo que complica la estimación de la edad a la primera reproducción. Ningún animal menor a tres años estaba maduro y todos aquellos mayores de seis si lo estaban. Por lo tanto, se examinó la AFR entre estas dos edades (3 y 6). El animal más viejo fue de 21 años. Pero debido a que la población de

vaquita ha estado sujeta a altas mortalidades por actividades pesqueras durante varias décadas, es difícil considerar que un individuo con estos años represente la edad más vieja. Se utilizaron edades de 20 a 30 años como las edades máximas.

Uno de los problemas más graves para modelar las poblaciones de cetáceos es que se desconoce la tasa de sobrevivencia. La vaquita no es la excepción. Estimaciones de esta tasa para juveniles y adultos, existen sólo para orcas (*Orcinus orca*), sobrevivencia adulto (sa) = 0.99; sobrevivencia en el primer año (spa) = 0.96, razón de sobrevivencia del primer año respecto a la del adulto (spa/sa) = 0.96, y tursiones (*Tursiops truncatus*), (sa) = 0.96; (spa) = 0.80, (spa/sa) = 0.83; Wells y Scott, (en prensa). Ambas especies son más longevas y tienen mayores intervalos entre nacimientos que la vaquita. Los pinnípedos tienen crías anualmente, lo que se correlaciona con una tasa de mortalidad relativamente alta. Por lo tanto, si se utiliza la estrategia de vida de los pinnípedos para la vaquita, representaría la opción más pesimista como patrón de vida para esta marsopa. Estas tasas son para el lobo fino (*Callorhinus ursinus*): (sa) = 0.90, (spa) = 0.67, (spa/sa) = 0.75 (Barlow y Boveng, 1991).

Dada la edad más avanzada y el intervalo entre nacimientos, la sobrevivencia de los adultos debe ser más semejante a la de los tursiones que a la de los lobos de piel fina, y la razón de sobrevivencia (spa/sa), debe ser intermedia entre estas dos. Por lo tanto, se examinan los siguientes intervalos: tasa de sobrevivencia de adultos 0.9 a 0.96 y la razón de la tasa de sobrevivencia del primer año a la edad adulta de 0.75 a 0.85.

También se estimó el tiempo generacional (Caswell, 1989), para la combinación de los parámetros demográficos mencionados arriba. Los valores medios fueron de alrededor de 10 años con una desviación estándar de casi un año. Se utilizó este valor promedio para calcular la tasa promedio de nacimientos y mortalidad utilizada en las simulaciones para investigar cambios en la variación del ADNmt.

Ralls y Ballou (1983) resumen los cambios de sobrevivencia para poblaciones de 16 especies de ungulados y 16 de primates en cautiverio. La mayoría de ellas presentan un fuerte incremento en la mortalidad, con la endogamia, aunque algunos (inclusive con una muestra grande, por ejemplo, de chimpancés) no muestran este aumento. Como endogamia, estos autores consideraron cualquier probabilidad de que los alelos pudieran ser idénticos por descendencia, de acuerdo a los pedigrees de cada especie. Los individuos fueron considerados como endogámicos o no endogámicos (no intentaron relacionar la mortalidad con ningún coeficiente de endogamia). La mayoría de las poblaciones son sumamente

pequeñas, de modo que los incrementos reportados deben ser considerados como casos extremos y pesimistas. Aunque la mayoría de las especies mostraron un incremento en la mortalidad con la endogamia, paradójicamente otras no tuvieron este incremento. A pesar de que se utilizó el incremento promedio en mortalidad (Tabla VI) en los análisis, los valores obtenidos representan el extremo más alto de los efectos esperados por depresión endogámica, ya que las poblaciones en cautiverio se encuentran en los niveles más bajos de abundancia.

Tabla VI. Tasas de mortalidad media no ponderada en el primer año para animales en cautiverio.

Grupo Taxonómico	Mortalidad Media sin Endogamia	Mortalidad Media con Endogamia	Porcentaje de Incremento
Primates	0.295	0.498	69
Ungulados	0.216	0.543	151
Agrupados	0.256	0.521	103

RESULTADOS

En las figuras 9a - 9d, se muestra la tasa de crecimiento poblacional con diferentes niveles de endogamia para razones constantes de sobrevivencia del primer año a adulto (0.80), una edad máxima constante (25 años) y diferentes valores de AFR. Únicamente se consideraron valores para escenarios biológicos plausibles. No se consideró biológicamente plausible que una especie tenga un crecimiento poblacional $<1\%/año$, en ausencia de efectos de la endogamia. Muchas de las combinaciones de baja sobrevivencia de los adultos (0.9), alta AFR (6) y baja spa/sa (0.75), produjeron tasas de crecimiento negativo y por lo tanto fueron consideradas biológicamente poco probables.

Indudablemente, algunos o todos los parámetros demográficos están correlacionados, como por ejemplo, tasas de sobrevivencia elevadas de adultos con bajas tasas de nacimientos. No se buscó asociar estas correlaciones, porque no se intentó estimar la probabilidad de varias

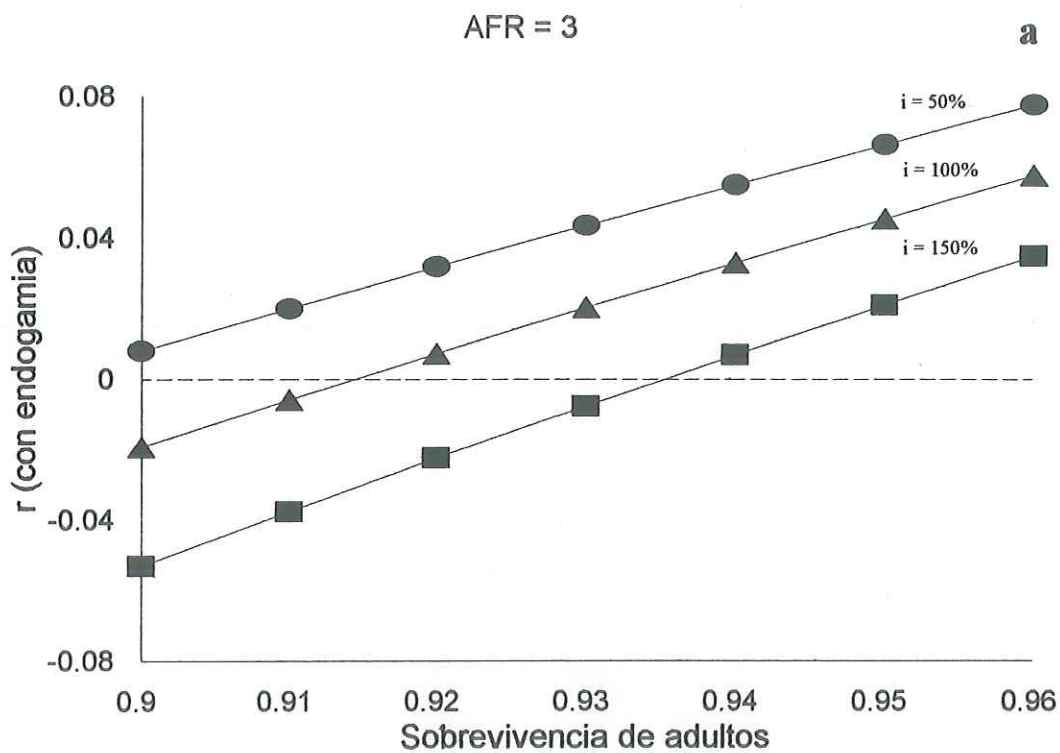


Figura 9. Tasa de crecimiento si se asume una edad máxima constante (25 años) y una razón constante de sobrevivencia de juvenil a adulto (0.80) para diferentes incrementos en la mortalidad ($i = 50\%$, 100% y 150%) y para diferentes edades a la primera reproducción (AFR): **9a** AFR = 3; **9b** AFR = 4; **9c** AFR = 5; **9d** AFR = 6.

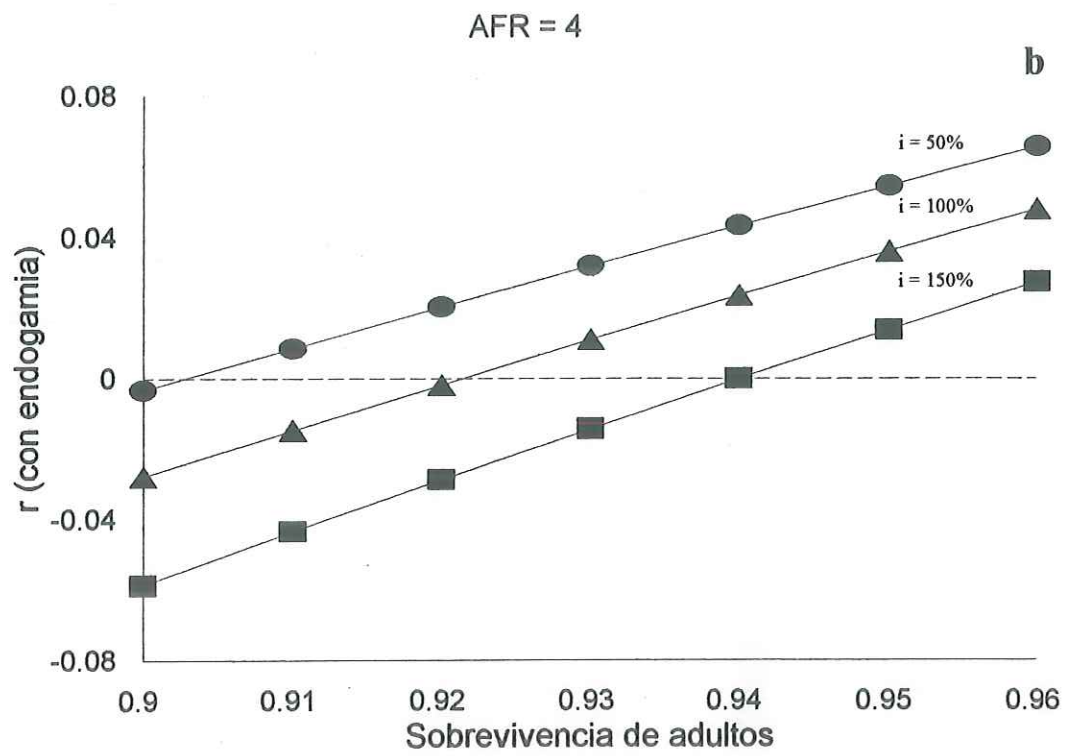


Figura 9. Continuación.

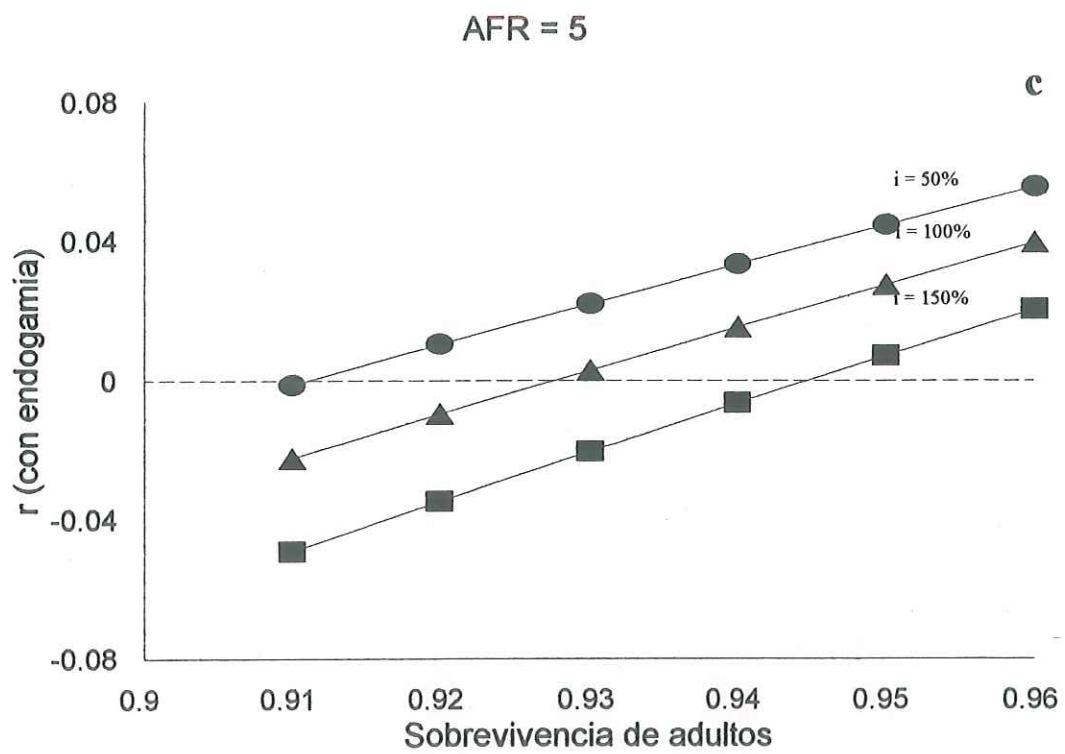


Figura 9. Continuación.

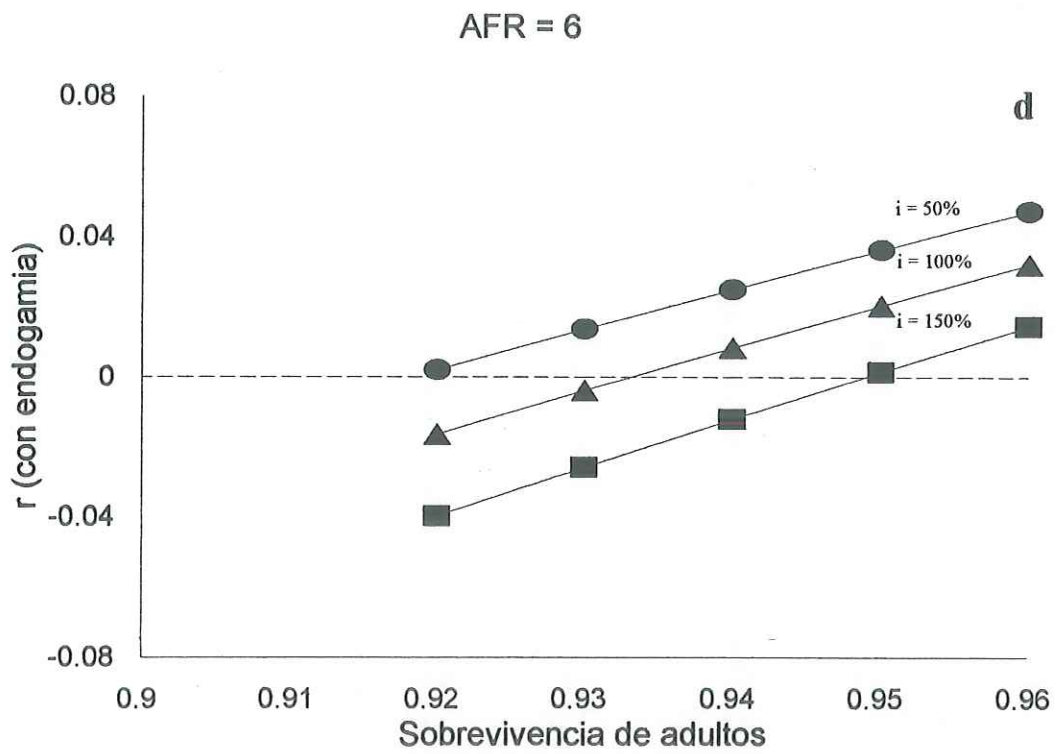


Figura 9. Continuación.

tasas de crecimiento, sino se buscó si las hipótesis sencillas (si la endogamia causa o no la extinción) podrían ser rechazadas.

Como es de esperarse, una baja AFR resulta en una tasa de crecimiento mayor que puede tolerar mejor una reducción en la sobrevivencia de primer año. La razón s_{pa}/s_a tiene un efecto mayor en la habilidad de la especie para tolerar la depresión endogámica. En las figuras 10a – 10c se muestra claramente este efecto para una AFR constante (5 años) y una edad máxima (25 años). Por ejemplo, para la tasa más alta del efecto de la endogamia (incremento de 150%), el porcentaje de tasa de sobrevivencia de adultos con $r > 0$ va de 50%, con una razón = 0.85, a 0% cuando la razón es de 0.75.

Esta información se resume en la Tabla VII (no se da información para las diferentes edades máximas, ya que este parámetro tuvo un efecto despreciable en los resultados). El porcentaje de tasas de crecimiento posibles > 0 puede ser visto en las figuras como la proporción de cada línea sólida por encima de la línea punteada que muestra a $r = 0$. Por ejemplo, la línea para un incremento de 50% en la Figura 9a esta completamente por arriba de la línea $r = 0$ y por lo tanto $100% > 0$ como se indica en la Tabla VI. Para un incremento de 150%, en contraste al caso anterior, la línea cruza $r = 0$ cuando la sobrevivencia de los adultos es de 0.935, lo que deja 43% de las tasas de crecimiento plausibles que resultan en $r > 0$, como se indica en la Tabla VII. Se debe notar que el por ciento $r > 0$ no decrece monótonicamente en la Tabla VII con un incremento de AFR, porque el rango de tasas de sobrevivencias plausibles (por ejemplo, aquellas que en ausencia de depresión endogámica resultan en tasas de crecimiento $> 1%$) es reducido (Fig. 9d). No se muestran explícitamente los resultados para las edades más viejas, ya que este parámetro tuvo un efecto despreciable en los resultados.

DISCUSIÓN

Una de las preocupaciones sobre la salud genética de la vaquita, entendida ésta como falta de variabilidad, ha surgido debido a estudios de material óseo que reveló que la mayoría de las vaquitas poseen un sexto dígito y malformaciones en las vértebras (Ortega-Ortíz *et al.*, 1993; Jorge-Torre, 1996). El hallazgo de depósitos mineralizados inusuales en los ovarios de algunas hembras, también han avivado esta preocupación (Hohn *et al.*, 1996). No se sabe si estas anomalías estaban presentes en la forma ancestral, o si son rasgos poco comunes que se han fijado por deriva. Hohn *et al.* (1996) no indican que los ovarios calcificados

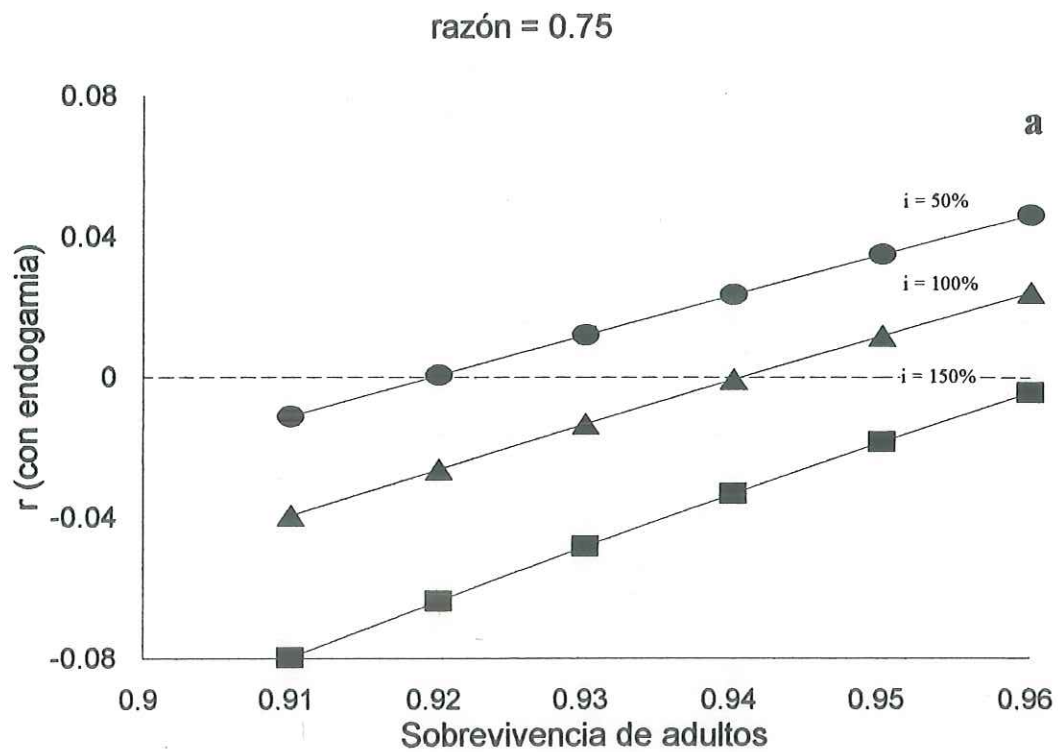


Figura 10. Tasa de crecimiento con AFR (5) y edad máxima (25) constantes para diferentes razones de sobrevivencia juvenil a adulto: **10a** razón = 0.75; **10b** razón = 0.80; **10c** razón = 0.85.

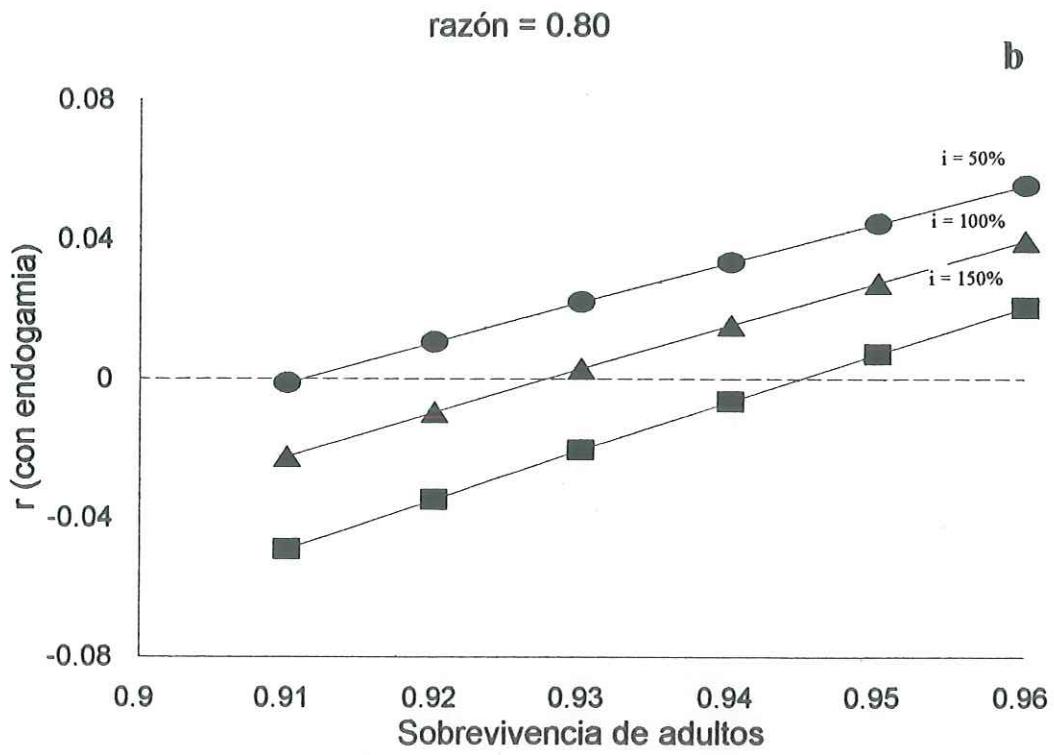


Figura 10. Continuación.

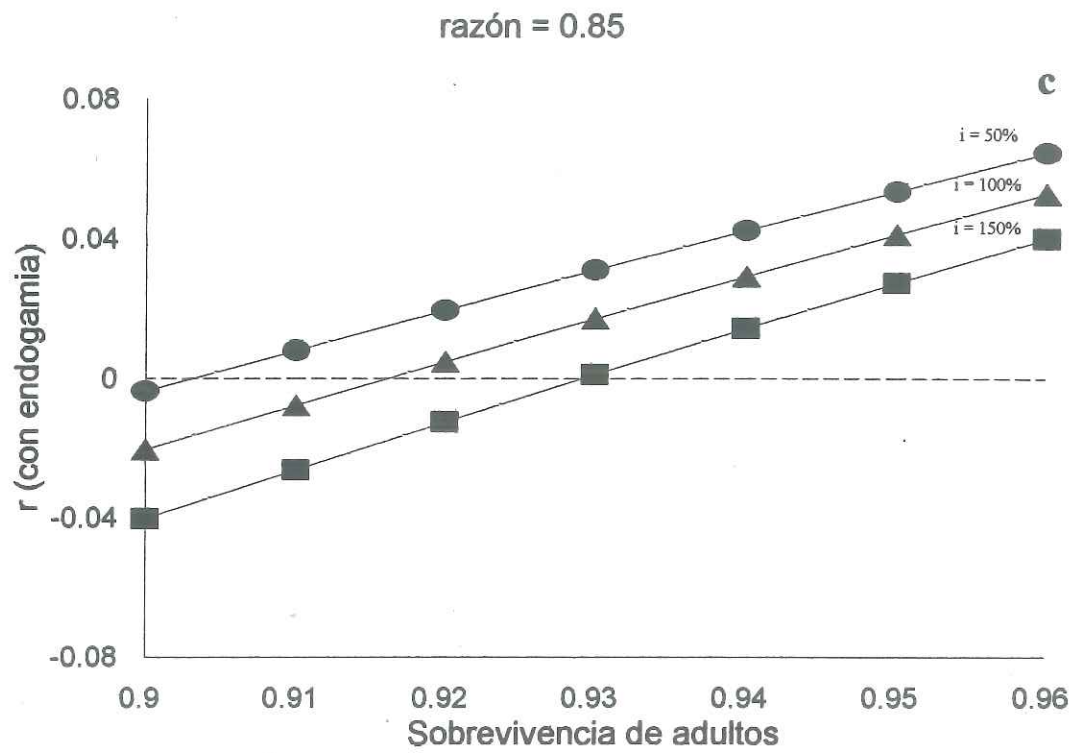


Figura 10. Continuación.

Tabla VII. Rango de porcentajes para tasas probables de sobrevivencia de adultos cuando $r > 0$ (i.e. efectos de la endogamia causan la extinción).

		PORCENTAJE DE INCREMENTO EN LA MORTALIDAD PRIMER AÑO								
		50 %			100 %			150 %		
RAZON		0.75	0.80	0.85	0.75	0.80	0.85	0.75	0.80	0.85
A F R	3	86	100	100	56	71	100	14	43	71
	4	71	86	100	43	57	86	14	29	57
	5	83	83	86	33	67	71	0	33	57
	6	80	100	83	40	60	67	0	40	50

afecten a todas las hembras, al contrario indican que la vaquita es capaz de tener un aumento poblacional positivo.

Tampoco las malformaciones óseas parecen tener efecto en el incremento de la población. La polidactilia se ha observado en varios linajes endogámicos con animales de laboratorio en cautiverio. Aunque está relacionada con esta condición, existen una serie de factores que influyen en ella como son las condiciones ambientales y de la edad de las madres, entre otras (Wright, 1978). Además se ha registrado que esta condición se puede fijar rápidamente en poblaciones en cautiverio, como las de felinos (Ryder, com. pers., CRES, San Diego, California, EUA, 1996). La malformación en vértebras es semejante a los casos anteriores. Si estas condiciones (malformaciones) no disminuyen el crecimiento poblacional, aunque puedan ser consecuencia de la endogamia, no constituyen una depresión endogámica.

Un ejemplo puede ilustrar el porqué de esta línea de argumentación: A finales del siglo pasado se importaron a Killarney, Irlanda dos hembras y un macho de venados sika (*Cervus japonicus*). Estos tres individuos fundaron una población de varios miles de individuos. Los machos de esta especie también presentan malformaciones: asimetría bilateral en el tamaño de las astas causada probablemente por endogamia (Hayden *et al.*, 1994). A primera vista esto podría hacer pensar que esta asimetría podría afectar el desempeño de los machos en la

conducta de apareamiento y por lo tanto en el aumento del tamaño de la población. Sin embargo, la población ha crecido rápidamente, y ahora es una de las especies de venado más abundantes en ese país. Por lo tanto, si la población ha sido capaz de mostrar una tasa alta de crecimiento, no muestra depresión endogámica.

Ciertamente, cualquier disminución actual en el tamaño poblacional de la vaquita difícilmente puede ser resultado de la depresión endogámica, porque la endogamia en este caso es el resultado de decenas de miles de años de aislamiento. Entonces, aunque la depresión endogámica pueda afectar la tasa de crecimiento de la vaquita en el futuro, actualmente no se encuentra condenada a la extinción debido a la falta de variabilidad genética. Es decir, la falta de variabilidad en el genoma mitocondrial por deriva génica y en una población naturalmente rara (y no una pérdida reciente), como lo indica el modelo, disminuye el riesgo de que la endogamia resulte en una depresión endogámica. Esto debido a que la población ha logrado sobrevivir exitosamente los efectos de la deriva, y se espera que los alelos deletéreos hayan sido seleccionados en contra (purga genética) y, por lo tanto, quedado fuera de la población (Charlesworth and Charlesworth, 1987; Hedrick y Miller, 1992; Pope, 1996). Ejemplos citados frecuentemente para estos casos son: la gacela de Specke (*Gazella spekei*), el topo desnudo (*Heterocephalus glaber*) y el bisón europeo (*Bison bonasus*) entre otros (Templeton y Read, 1983; 1984; Simberloff, 1988; Reeve *et al.*, 1990). Inclusive se sabe de poblaciones que han pasado por un cuello de botella, endogamia, una depresión endogámica y finalmente han sobrevivido al adaptarse a vivir en poblaciones pequeñas (Pope, 1996).

Se debe mencionar que las investigaciones sobre la depresión endogámica y la eficacia biológica se han extendido por varias décadas (Wright, 1987; Thornhill, 1993). Algunos consideran que la purga genética es un efecto potencialmente positivo de la endogamia ancestral. Mientras que el trabajo de otros sugiere que es prácticamente imposible poder eliminar las mutaciones dañinas con pequeños efectos individuales deletéreos. Por lo tanto, no se debe pasar por alto la existencia de lo que han pasado a ser dos hipótesis contendientes. La eficiencia de la selección para reducir la depresión endogámica, es decir, la purga genética, depende de manera crítica de la naturaleza de los genes responsables de esta depresión. Por ejemplo, en los casos discutidos en el párrafo anterior, se postula que la depresión endogámica es causada por la presencia de alelos deletéreos recesivos (hipótesis de la dominancia). La hipótesis alternativa plantea que la depresión se presenta por la reducción en la heterocigosis en aquellos loci que poseen con una ventaja del heterocigoto

(hipótesis de la sobredominancia; ver Crow y Kimura, 1970; Charlesworth and Charlesworth, 1987).

Se debe hacer notar la diferencia entre estos dos escenarios, que resultan en predicciones diferente acerca de la tolerancia a la endogamia (Avisé y Hedrick, 1996; Meffe y Carroll, 1997). En el primer caso, la selección es capaz de remover los alelos recesivos con efecto en la eficacia biológica, lo que explica la purga genética. Con lo que la endogamia ulterior no debe tener efectos mayores en la eficacia biológica. En el segundo caso, la selección no puede prevenir directamente la disminución en esta eficacia (adaptabilidad) a medida que los loci heterocigotos se vuelven homocigotos. Es decir, bajo el punto de vista de la hipótesis de la sobredominancia la endogamia ulterior traerá como consecuencia una pérdida continua de la eficacia biológica, por la pérdida de heterocigotos.

El debate sobre estos dos puntos de vista sigue vigente. Sin embargo, el grueso de las evidencias parecen ser más compatibles con la hipótesis de la dominancia (Charlesworth and Charlesworth, 1987; Mitton, 1993; Waller, 1993).

A pesar de ello, no debe escapar a la atención los trabajos realizados recientemente (Ballou, 1997; Lacey y Ballou, sometido) para evaluar si hay un efecto de la selección para reducir el lastre genético, y por lo tanto una adaptación del genoma a la endogamia, o si la sobredominancia juega el papel predominante y no hay, por lo tanto, purga genética. Estos trabajos han arrojado resultados muy variados. Ballou (1997) aunque no encontró purga genética en pedigris de 25 poblaciones de mamíferos en cautiverio, no lo pudo enmarcar únicamente en terminos de la sobredominancia. Por ejemplo, otras hipótesis para explicar la falta de purga fueron: que la depresión endogámica fuera el producto de alelos moderadamente deletéreos (mildly) y no letales; que una historia previa de endogamia haya reducido la carga genética antes de que se establecieran las poblaciones en los zoológicos; que la oportunidad para la selección haya sido debil ya que los niveles de endogamia no fueron lo suficientemente elevados. También consideró dentro de sus explicaciones la duración de la selección y la tasa a la que se va acumulando la endogamia, así como que el tamaño de muestra fuera pequeño

Lacey y Ballou (sometido) realizaron cruza endogámicas con poblaciones de tres subespecies de ratones *Peromyscus polionotus* en el laboratorio, durante 10 generaciones. Estos autores monitorearon el éxito de los apareamientos, tamaño de las camadas, viabilidad y crecimiento en cada generación. Encontraron que la respuesta a la selección fue diferente

para cada una de las subespecies. Por ejemplo, para *P.p. subgriseus* no hubo una reducción en ninguno de los componentes de la eficacia biológica mencionados anteriormente. En *P.p. rhoadsi* si hubo reducción del lastre genético con la endogamia. Mientras que para *P.p. leucocephalus* la endogamia exacerbó la carga genética.

Las causas fundamentales de la depresión endogámica probablemente nunca puedan ser atribuidas exclusivamente ni a la hipótesis de la dominancia ni de la sobredominancia. Hasta donde las evidencias lo indican, la respuesta a estos fenómenos depende en gran medida no sólo de la especie o subespecie, sino también de la población y de la naturaleza de los genes en cuestión. Aparentemente, también son importante las diferentes historias endogámicas y de selección. Lacey y Ballou (sometido) mencionan que la depresión endogámica puede ser causada por una combinación de alelos recesivos altamente deletéreos, que causen una depresión transitoria; de alelos deletéreos débiles que se pueden fijar por deriva más que ser removidos por la selección; sobredominancia o sobredominancia asociativa e interacciones epistáticas.

Se deben considerar dos aspectos en estos trabajos con animales en cautiverio. Primero, que son poblaciones transportadas a condiciones muy diferentes a las de su ambiente natural. Se puede dar el caso de que haya alelos que son dañinos en un ambiente pero no en otro o que las consecuencias de la depresión endogámica se expresen diferente en un ambiente que en otro. Finalmente, las condiciones de laboratorio implican períodos de tiempo muy cortos. Es decir, la efectividad con la que la selección pueda purgar el lastre genético puede ser dependiente de la tasa de endogamia. Por ejemplo, en el caso de este modelo con vaquita se consideran 10,000 años. Probablemente una endogamia muy lenta, permitirá una mayor eficiencia de la selección contra los alelos deletéreos (Ehiobu, 1989).

A pesar de los resultados obtenidos con este modelo, que indican como poco probable que la población remanente de vaquita este sufriendo desadaptación por endogamia, si la los factores de riesgo siguen actuando y la población continua decreciendo, podrá alcanzar números críticamente bajos en unos cuantos años. A partir de este ejercicio sobre endogamia, se puede ver que dado el conocimiento que se tiene en este momento de la vaquita (variabilidad genética, historia de vida y tamaño poblacional), de la historia de vida de otros mamíferos marinos y efectos de la endogamia en la sobrevivencia del primer año de vida para mamíferos longevos, se muestra qué parámetros tienen la mayor influencia en la tasa de crecimiento poblacional y por lo tanto cuáles son los más importantes a resolver. Es importante destacar que el modelo demográfico demostró que las tasas de crecimiento

pueden ser positivas o negativas dependiendo de la edad en la primera reproducción, la razón de la mortalidad de juveniles a adultos y el taxón utilizado como modelo para los cambios en los parámetros demográficos.

Dado lo anterior, es posible analizar qué efecto de la endogamia es más probable, es decir, cuál es el escenario más viable. Primero, es muy poco factible que esta especie tenga una historia de vida semejante a los lobos de piel fina, en los cuales la $s_{pa}/s_a = 0.75$ y la sobrevivencia de los adultos = 0.90. Para los cetáceos, es más factible que la razón de sobrevivencia de juveniles a adultos sea igual o mayor de 0.8. En segundo lugar, es difícil pensar que los efectos de la endogamia sean tan severos como para el taxón exógamo (*outbred*) de los ungulados, que sufrió un incremento de 150% en la mortalidad durante el primer año. Es decir, la magnitud de la depresión endogámica es más probable que se encuentre en el extremo inferior de las magnitudes mostradas por los mamíferos en cautiverio. Esta especulación, se basa en las observaciones de que la magnitud de la depresión endogámica es más factible que se correlacione positivamente con la abundancia. La endogamia que resulta de una deriva génica lenta, es más probable que permita el suficiente tiempo para que la selección natural purgue buena parte de la carga genética (Nei *et al.*, 1977; Lande, 1988; Ehiobu, 1988).

La correlación entre abundancia y la magnitud de la depresión endogámica se ajusta a los datos de los mamíferos en cautiverio. Las poblaciones de primates son generalmente más pequeñas que las de ungulados y pueden, por lo tanto, experimentar una pequeña cantidad natural de endogamia, lo que es consistente con el menor incremento en porcentaje de mortalidad en el primer año. Esto también parece ser más consistente con la vaquita, como especie históricamente rara. En el ejercicio anterior ya se indicó que la falta de variabilidad en el genoma mitocondrial por deriva génica y en una población naturalmente rara (y no una pérdida reciente) como lo indica el modelo, disminuye el riesgo de que la endogamia resulte en una depresión endogámica, ya que la población ha logrado sobrevivir exitosamente los efectos de la deriva y se espera, bajo la hipótesis de la dominancia, que los alelos deletéreos hayan sido seleccionados en contra.

Un examen de la Tabla VII, puede sugerir que la endogamia no lleve a la vaquita a la extinción, aún en el caso de que estas tasas elevadas sean reales. Lo más probable es, entonces, que *P. sinus* se encuentre en el rango más bajo para la magnitud de depresión endogámica y en el intervalo intermedio a alto para la razón de sobrevivencia entre juveniles y adultos, con un AFR desconocido. En la Tabla VII esto corresponde a las dos columnas a

la derecha, debajo de la categoría de incremento de 50%, con intervalos de sobrevivencia de 81 a 100%. Es decir, las probabilidades para las tasas posibles de sobrevivencia de adultos y de que el crecimiento poblacional se mantendrá positivo son bastante altas. Ciertamente, se puede concluir que es imposible proyectar que la vaquita se extinguiría por endogamia, si dejan de operar los factores causales, es decir, aún si se evitara la mortalidad en redes agalleras y de arrastre.

Aún para especies que son naturalmente abundantes y ampliamente distribuidas, la reducción en la variabilidad genética no es un buen indicador para predecir la viabilidad de la especie. Un ejemplo notable, como ya se mencionó en el capítulo anterior, es el del elefante marino, *Mirounga angustirostris*, (a pesar de que su spa/sa sea más parecida a la del lobo de piel fina del norte) cuya población a finales del siglo pasado disminuida entre 20 y 100 individuos y actualmente supera los 70,000 individuos. Esto indica que poblaciones que han sido llevadas casi a la extinción pueden recuperarse, a pesar de no haber presentado variabilidad genética en isoenzimas (Bonell y Selander, 1974), una variación limitada en el genoma mitocondrial (tres sitios polimórficos y dos haplotipos; Hoelzel *et al.*, 1993) y nuclear (Lehman *et al.*, 1993). Otros ejemplos, pueden ser el de la ballena gris, la ballena cabeza de arco, la ballena franca del sur y la nutria marina (IWC/48/0S/IUCN).

La sensibilidad de las tasas de crecimiento poblacional a los diferentes parámetros demográficos son una herramienta fundamental para los encargados del manejo de este recurso. Ya se discutió como estos factores se pueden ver influenciados dramáticamente por la endogamia. Por ejemplo, la sobrevivencia de juveniles repercutirá en la tasa de crecimiento poblacional. Además, otro punto muy importante de este ejercicio demográfico, es que muestra como afecta el cambiar la tasa de sobrevivencia de adultos. Por ejemplo, en la Figura 9a, si se cambia la tasa de sobrevivencia de los adultos en 6%, el resultado es un cambio del 8.8% en la tasa de crecimiento poblacional, para la depresión endogámica de 150%. Hohn *et al.* (1996) reportaron que el 31% de las vaquitas en la captura incidental en redes pesqueras eran adultos, con el resto de las capturas < 3 años. Este resultado demográfico, con el modelo aquí presentado, enfatiza la importancia central de este incremento en la mortalidad de adultos: la mortalidad incidental de los adultos en la pesca, tendrá un efecto mucho mayor en la tasa de crecimiento de la población, que la mortalidad de juveniles causada por la depresión endogámica.

Estos resultados están de acuerdo con que la primera prioridad para los responsables del manejo de especies amenazadas, debe ser intentar revertir las amenazas determinísticas a la

permanencia o sobrevivencia, así como incrementar el tamaño de las poblaciones amenazadas tan rápido como sea posible (Caughley, 1994; Schemske *et al.*, 1994, Holsinger, 1995, Holsinger y Vitt, 1997). No existen razones fundamentadas para creer que la sobrevivencia de la vaquita se encuentra actualmente comprometida, como lo demuestran los dos ejercicios anteriores. Independientemente de la abundancia previa o de si la población se originó por evento de fundación o por fragmentación, no se espera que haya una pérdida de la diversidad de haplotipos.

Si se deja que la población de vaquita siga disminuyendo, la endogamia puede acelerar su desaparición, pero se mantiene la posibilidad (hipótesis de la dominancia) de que debido a que es una población naturalmente rara sean mas resistentes a la depresión endogámica que poblaciones que son naturalmente abundantes. Una población como está ultima, sufrirá más fácilmente de endogamia y su depresión si es contraída en número violentamente, que una población naturalmente rara, aunque existen opiniones contrarias a esto (Ballou, 1997; Lacey y Ballou, sometido). Hasta donde las evidencias lo indican y donde el estado más reciente del conocimiento científico lo permite, bajo ninguna de las dos hipótesis (sobredominancia vs dominancia) se puede condenar a la vaquita a la extinción por causas genéticas, y mucho menos utilizar este argumento como justificación para no llevar a cabo un plan de recuperación. Esta conclusión debe ser general para la mayoría de las poblaciones naturalmente pequeñas que han experimentado recientemente una contracción poblacional.

CAPÍTULO 4

IDENTIFICACION DE FACTORES DE RIESGO PARA LA VAQUITA

INTRODUCCIÓN

En el capítulo anterior se utilizaron modelos para demostrar que la vaquita ha sido históricamente una especie rara. También se concluyó que la endogamia no parece ser un factor de riesgo para la sobrevivencia de esta especie. Ahora bien, ¿como se enmarcan estas conclusiones frente a los otros factores de riesgo potenciales?. Es decir, ¿como se relacionan las conclusiones del capítulo 3 con respecto a otros factores de riesgo?. En términos temporales, ¿coincide lo concluido con estos otros factores?; ¿si la endogamia no condena a la vaquita a la extinción, algún otro factor o factores si?. El objetivo de este capítulo es analizar los resultados sobre la endogamia en vaquita y su tamaño poblacional histórico, con respecto a los otros factores de riesgo. Como factores de riesgo se consideraron aquellos parámetros ambientales o actividades pesqueras factibles de afectar la especie y las fuentes de información han sido los diversos documentos publicados sobre estos aspectos en el Alto Golfo. Al mismo tiempo se pretende, con la información disponible, analizar qué factor o factores de riesgo es o son los más importantes que afectan la sobrevivencia de esta especie.

Como ya se mencionó anteriormente, la existencia de la vaquita está particularmente amenazada porque es una especie naturalmente rara, con una distribución restringida, formada por una sola población y en la cual el o los agentes causales de esta amenaza aún siguen actuando. A pesar de que es reconocida internacional y nacionalmente como una especie críticamente amenazada, aún existen desacuerdos sobre los factores de riesgo más significativos para su sobrevivencia. Esta situación ha retrasado las medidas apropiadas para su conservación y se estima que la población sigue disminuyendo, lo que mantiene su estado de vulnerabilidad.

Para facilitar la toma de decisiones, se revisan las evidencias para cada uno de los principales factores de riesgo que podrían ser agentes causales de la reducción del tamaño poblacional. Estos son: (1) alteraciones del hábitat, (2) reducción del desempeño de funciones vitales por elevadas concentraciones de contaminantes, (3) mortalidad incidental en redes pesqueras y

(4) reducción de la eficacia biológica por reducida variabilidad genética y depresión endogámica.

ALTERACIONES DEL HÁBITAT

El Flujo del Río Colorado

El aporte de agua dulce al Alto Golfo de California ha sido severamente reducido debido al desvío del flujo del Río Colorado para usos agrícolas y consumo humano desde principios de los años cuarenta (Brownell, 1982).

Fleischer *et al* (no publicado, 1994) y Fleischer (en National Progress Reports-Mexico, IWC, 1996) han señalado que estos cambios drásticos en el ambiente del Alto Golfo, debidos a la ausencia de flujo del Río Colorado, son la causa principal por la cual ha disminuido la población de la vaquita, en contraposición a la captura incidental en actividades pesqueras. La lógica detrás de este argumento es que el Río Colorado fue la fuente principal de nutrientes para el Golfo Norte. Por lo tanto la desviación del flujo para usos agrícolas y domésticos, cortó el aporte de nutrientes a esta región. Sin este aporte disminuyó drásticamente la productividad y se redujo la concentración de alimentos, el potencial reproductivo y la capacidad de carga (capacidad histórica) de este ecosistema. En casos severos esto puede aumentar la susceptibilidad a enfermedades y la mortalidad, lo que desde luego reduce el número de vaquitas que pueden ser sostenidas por el ecosistema en equilibrio (Barlow, 1992). Sin embargo, Fleischer (*op. cit.*) no ha mostrado evidencias que apoyen estos hechos y por ende no demuestra la merma en el tamaño poblacional de *P. sinus* a causa de las alteraciones del medio.

La cuestión principal es si la productividad en la región norteña del Golfo se ha visto afectada por la severa reducción del flujo de este río. Desafortunadamente, no existen datos que reporten la productividad previa al represamiento del Colorado. Por lo tanto, para discutir esta cuestión se consideran los reportes publicados y no publicados hasta la fecha, que aporten evidencias sobre el estado del hábitat de la vaquita, basados principalmente en los trabajos de Alvarez-Borrego (1983, 1992) y Alvarez-Borrego y Lara-Lara (1991).

Santamaría-del-Angel *et al.* (1994) caracterizaron el Alto Golfo como una región de intensa mezcla de mareas y aguas muy turbias, con una elevada concentración de nutrientes. Esto concuerda con los trabajos de Hernández-Ayon *et al.* (1993) y Cupul-Magaña (1994), quienes

reportaron elevadas concentraciones de nutrientes (nitritos, nitratos, fosfatos y silicatos) para la zona del delta durante todo el año. Las concentraciones fueron mayores que las reportadas en la literatura para estuarios y antiestuarios.

Consecuente con las elevadas concentraciones de nutrientes de estas aguas, se han reportado valores muy altos de concentraciones de clorofila *a* ($>5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ y en ocasiones hasta de $20 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), que se pueden considerar típicos de aguas muy ricas, así como de biomasa de fitoplancton con valores $>150 \text{ mg m}^{-2}$ de clorofila *a* integrada. (Santamaría-delAngel y Alvarez-Borrego en Alvarez-Borrego, 1992; Millán-Nuñez, 1992). Concentraciones elevadas de fitoplancton han sido reportadas para áreas de surgencia en el Golfo (como las del la región noreste), donde las tasa de productividad primaria es de dos a tres veces mayores que en el Pacífico o Atlántico a latitudes similares (Zeitzschel, 1969).

Del mismo modo, en relación al zooplancton, la situación es acorde a un sistema fértil. En su estudio sobre fluctuaciones espaciales y temporales de la biomasa de zooplancton (peso orgánico seco por metro cúbico), Farfán y Alvarez-Borrego (1992), reportaron que sus valores más altos, hasta de 154 mg m^{-3} , se encontraron en la zona adyacente a la Isla Montague. Los valores de biomasa se incrementaron hacia el norte y hacia el oeste. Sin considerar los valores anteriores, los valores mínimos fueron de $1-4 \text{ mg m}^{-3}$ en el otoño y los máximos $25-150 \text{ mg m}^{-3}$ en el verano. Este intervalo de valores queda entre los reportados para aguas oceánicas y estuarinas. Tanto en términos numéricos como de biomasa, los copépodos calanoides fueron los más abundantes. Lo mismo reportó Cummings (1977) para el otoño, invierno y primavera en el Alto Golfo. Este autor indicó que los valores de desplazamiento variaron del mismo orden de magnitud hasta dos veces más los registrados para aguas costeras templadas, pero fueron de 3.5 hasta 7 veces más altos que los reportados para regiones tropicales y subtropicales. Los volúmenes de zooplancton observados por Cummings (1977), excedieron los valores reportados por Cushing (1969 en Cummings *op. cit.*) para regiones reconocidas por sus surgencias, por un factor de dos, como Costa Rica y Perú.

¿De dónde vienen estos nutrientes en ausencia del flujo regular del Río Colorado?. Se debe recordar que desde hace tiempo la enorme productividad del Alto Golfo se ha explicado por medio de procesos oceanográficos como el afloramiento de nutrientes a la superficie por medio de una fuerte mezcla de mareas, a través de procesos de convección debidos al enfriamiento en los meses de invierno, y a surgencias continuas a lo largo del año (Svedrup, 1941 in Roden, 1964; Cummings, 1977; Alvarez-Borrego, 1983). De acuerdo con Alvarez-

Borrego (1983) todos estos procesos interactúan para hacer del Alto Golfo un sistema oceánico costero sumamente fértil.

Sin embargo, recientemente se han planteado otras hipótesis, que conllevan diferentes consecuencias para decisiones de manejo, para explicar la fertilidad de estas aguas. Por un lado, Hernández-Ayón *et al.* (1992) propusieron que el aporte de nutrientes proviene de flujos subterráneos no identificados. Por el otro, Cupul-Magaña (1994) propone que el sistema del delta del Río Colorado es el principal exportador de nutrientes al Alto Golfo. En este caso, durante la formación de las planicies deltáicas cuando el río aún estaba activo, una gran cantidad de nutrientes pudo haber quedado atrapada como agua intersticial. Con la reducción del flujo vino también una reducción en el aporte de sedimentos (*silt*), lo que implica que los sedimentos del delta se encuentran bajo un continuo proceso de erosión (Glenn *et al.*, 1996). Esta erosión de la estructura del delta, por las corrientes de marea, es el mecanismo principal mediante el cual los nutrientes pueden ser liberados a la columna de agua (Cupul-Magaña, 1994).

Aunque los distintos mecanismos mencionados, como fuentes de nutrientes, podrían implicar distintas medidas de manejo para la salud del Alto Golfo a largo plazo, todos estos mecanismos intentan explicar la elevada productividad en ausencia del flujo del Río Colorado. Las investigaciones hasta ahora indican que la concentración de nutrientes están por encima de las concentraciones consideradas limitantes y no solo eso, sino que también el Alto Golfo puede ser considerado un exportador neto de nutrientes a las regiones sureñas del Golfo de California (Nieto, 1997). Por lo tanto, asignarle a la reducción del flujo del Río Colorado la disminución drástica de la población de vaquita, como tradicionalmente se ha argumentado (Fleischer *et al.*, no publicado, 1994; Fleischer en National Progress Reports-Mexico, IWC, 1996; Pérez-Cortés, 1996) parece poco sustentable.

Otras evidencias apoyan esta última idea. Es sabido que los depredadores no selectivos, es decir, los que son capaces de utilizar o vivir de una amplia variedad de dietas (eurífagos) pueden adaptarse a cambios en la abundancia de presas al poder explotar una mayor variedad de éstas. En estudios recientes sobre contenidos estomacales en un total de 34 vaquitas, se reportaron al menos 21 especies de presas diferentes. Es decir, la vaquita es un depredador oportunista o no selectivo (Pérez-Cortés, 1996; Findley *et al.*, 1995). Esto concuerda con lo que se sabe sobre las dietas de las marsopas. Por ejemplo, la de Burmeister (la más próxima filogenéticamente a la vaquita) se alimenta de 21 especies diferentes (Goodall *et al.*, 1995) lo mismo que la común (Gaskin, 1982). Por lo tanto, la

vaquita como depredador oportunista o eurífago no se vería tan afectado con cambios de abundancia de especies presas como lo sería un animal muy selectivo o no oportunista. Por otro lado, las especies reportadas dentro de los contenidos estomacales de vaquita (Pérez-Cortés, 1996, Findley *et al.*, 1995) incluyen géneros y familias que han sido reportadas para la marsopa de Burmeister y la común, es decir, la ventana de presas que explota la vaquita no se ha movido hacia presas no esperadas que pudieran indicar que esta siendo forzada a explotar recursos emergentes (Gaskin, 1982; Goodall *et al.*, 1995).

Hasta ahora los únicos reportes patológicos sobre la condición de la vaquita han sido de ectoparásitos, polidactilia, mineralización en gónadas y malformación en vértebras (Ortega-Ortiz *et al.*, 1993; Vidal, 1995; Hohn *et al.*, 1996; Torre 1996). Ninguna de las vaquitas recuperadas en redes agalleras o varadas, incluyendo adultos, juveniles y madres con cría, han sido reportadas o mostrado signos de desnutrición. Estos últimos (madres, crías y juveniles) serían los más vulnerables en caso de escasez de alimentos. Los estudios de Hohn *et al.* (1996) sobre crecimiento, la relación longitud, peso y circunferencia (*grith*), no arrojaron ninguna anomalía en relación a la condición de las vaquitas, que pudiera hacer sospechar sobre efectos por carencia de alimento, como por ejemplo demacración.

Finalmente se debe hacer una consideración dentro del marco de los modelos genéticos del capítulo 2. Este modelo señala que la falta de variabilidad genética en el ADNmt de la vaquita no sugieren una pérdida reciente de esta variabilidad, sino más bien que se trata de una población que siempre ha sido pequeña o rara, probablemente desde sus orígenes. Por lo tanto, no parece un argumento sólido asignarle a la reducción del flujo del Río Colorado, que fue un evento reciente por el represamiento en los años cuarenta de este siglo, la contracción de la población de vaquita.

En resumen, si se considera todo lo anterior: (i) elevada concentración de nutrientes; (ii) altas tasas de productividad primaria (iii) alta biomasa de zooplancton; (iv) depredación no selectiva; (v) ninguna evidencia de desnutrición o consumo de presas no comunes y (vi) los resultados de los modelos genéticos, no hay manera de asignar el declive de vaquita a la reducción de flujo de este río.

En vista de que no existen evidencias de que la productividad este reducida o que haya alteraciones en este sentido, se concluye que la alteración del hábitat, resultado de la disminución del flujo del Río Colorado, en términos de la fertilidad de las aguas del Alto

Golfo, es a corto plazo un factor de bajo riesgo, que no amenaza la inmediata sobrevivencia de esta especie.

Sin embargo, se deben llevar a cabo investigaciones que determinen el origen de los nutrientes, si son fuentes finitas y los efectos potenciales a largo plazo de esta situación.

CONTAMINACIÓN POR PESTICIDAS

La degradación del medio por contaminación de pesticidas ha preocupado a varias instituciones internacionales, particularmente en relación con los pequeños cetáceos de hábitos costeros, estuarinos y fluviales (Gaskin, 1983). Esto debido a que ciertos contaminantes pueden alterar las funciones reproductivas y las tasas de sobrevivencia en los mamíferos marinos. El riesgo potencial es que estos mismos contaminantes pudieran tener un efecto adverso para la vaquita, ya que el Río Colorado corre por áreas agrícolas altamente tecnificadas como el Imperial Valley en EUA y el Valle de Mexicali, Mex., que están próximos al Alto Golfo de California (Brownell, 1982).

Estudios de la década de los setenta, parecieron apoyar esta preocupación. A continuación se mencionan algunos de los resultados de estos trabajos. Sin embargo, actualmente varias investigaciones han aliviado esta preocupación. En ambos valles se han reportado niveles de concentración de DDT y otros pesticidas organoclorados que exceden el criterio de alta concentración ($5\mu\text{g/g}$ peso húmedo de tejido) para peces (Gutierrez-Galindo *et al.*, 1988b) y almejas (Guardado-Puentes, 1976). Como consecuencia de esto, Guardado-Puentes a mediados de los setenta (Guardado-Puentes, 1976) sugirió que el Valle de Mexicali podría ser una fuente importante de contaminación de organoclorados para el Golfo Norte.

Debido a que los mamíferos marinos son organismos longevos y ocupan niveles altos en la cadena trófica, frecuentemente presentan altas concentraciones de contaminantes orgánicos (Colburn y Smolen, 1996). En la marsopa común se han encontrado altas concentraciones de estos contaminantes. Otterlind (1976) y Wolf (1981) atribuyeron a las altas concentraciones de PCB's los desordenes reproductivos y la disminución de la población de la marsopa europea. En la marsopa de Dall (*P. dalli*), la disminución de los niveles normales de la hormona testosterona se han adjudicado a las altas concentraciones de PCB's y DDE en sus tejidos (Morris *et al.*, 1989). Los hidrocarburos clorados (DDT, el grupo Enedrin-dieldrin y PCB) se han relacionado con la reducción en la capacidad reproductiva, la sobrevivencia de juveniles y como agente cancerígeno (Gaskin, 1982).

Guardado-Puentes *et al.* (1976) reportaron concentraciones medias de metabolitos de DDT en moluscos bivalvos residentes en los canales de irrigación del Valle de Mexicali. Estos variaron de 0.64 ppm a 14.08 ppm, con un incremento hacia la Boca del Río Colorado. Sin embargo, en un estudio posterior y más amplio, Gutierrez-Galindo *et al.*, (1988a) reportaron valores de uno a seis ordenes de magnitud más bajos que las concentraciones reportadas por Guardado-Puentes (1976) para el Valle de Mexicali utilizando la misma especie de almeja (*Corbicula fluminea*) como bioindicador. En el Golfo de Santa Clara, donde se han registrado vaquitas, los residuos de pp`DDE fueron de 5.15 a 11.46 ng-g peso seco. Esto es, de 6 a 13 veces más bajos que los reportados para DDT total cerca de Sta. Clara (Isla Montague) por Guardado-Puentes (1976). Posteriormente, Gutierrez-Galindo *et al.* (1992) señalaron que los valores de concentración de estos pesticidas en todas las regiones en estudio en el Golfo Norte están al menos un orden de magnitud por debajo de los límites tolerados para consumo humano aceptados por agencias como la USFDA (*United States Food and Drug Administration*) de los EUA. Aún más, no excedieron los niveles de acción para el cloradano propuestos por la NAS (*National Academy of Science*) que constituyen un peligro para el ambiente. Acorde con esto, Mora y Anderson (1991) también reportaron niveles muy bajos de residuos de organoclorados en aves del Golfo Norte.

En estudios recientes también se han reportado niveles bajos de contaminantes en tejidos de vaquitas. Calambokidis (1988) reportó valores máximos de DDT total de 9.1 ppm y de .02 ppm para PCB's (que solo se encontró en un individuo). Arcega-Cabrera (1996) únicamente encontró DDE con una concentración de 1 ppm. Estos valores contrastan con lo reportado por Otterlind (1976) para la marsopa común de 560 ppm (DDT) y 260 ppm (PCB's). Otterlind (1976) atribuyó a este hecho la disminución de la población de marsopas en aguas de Suecia. Calambokidis (1988) concluyó que la proporción de DDE a DDT total, en tejidos de vaquita, indica que la fuente de DDT no proviene de aplicaciones recientes de este pesticida, lo que concuerda con la conclusión de Gutierrez-Galindo *et al.* (1988a; 1988 b) para *Chione californiensis* y *Modiolus capax* en el Alto Golfo.

Por lo tanto, los datos hasta ahora no indican que los PCB's o los pesticidas organoclorados, que son considerados como agentes que llegan a comprometer la reproducción y mortalidad de mamíferos marinos, sean una amenaza para la población de vaquita.

MORTALIDAD INCIDENTAL EN REDES

Aparentemente *P. sinus* es susceptible a enmallarse en redes agalleras durante las actividades pesqueras. Este fenómeno no es exclusivo de la vaquita, sino que es común entre varias especies de mamíferos marinos, en particular de otras especies de marsopas (Perrin *et al.*, 1994; Jefferson y Curry, 1994). Las capturas incidentales más grandes es probable que se hayan dado en redes de luz de malla grande (15-30.5 cm). Este tipo de redes se han utilizado para la captura de *Totoaba macdonaldi* (Villa-Ramírez, 1976; Brownell, 1983, Vidal, 1995). Sin embargo, no hay datos suficientes para estimar los niveles de mortalidad histórica durante las operaciones pesqueras (Barlow, 1986). Brownell (1982) menciona la captura de 10 vaquitas en un día, a principios de los años setenta y sugirió que la mortalidad incidental anual podría variar entre decenas y centenas de animales.

Vidal (1995) ha registrado la muerte incidental de 110 vaquitas en redes agalleras desde el principio de los años setenta. Esta cantidad se debe considerar mínima, pues no todas las vaquitas enmalladas son registradas y el esfuerzo de monitoreo no ha sido continuo. De estas 110 vaquitas, 102 fueron muertas en redes agalleras, de las cuales 72 cayeron en redes para totoaba.

Si la mortalidad incidental ha sido así en el pasado, solo se puede dar una idea probable del efecto de esta pesquería y no una estimación en la población de vaquita. La explotación de la totoaba se inició a principio de los años veinte con arpón, línea y anzuelos y posteriormente con redes agalleras e, inclusive, explosivos. A principio de los años cuarenta se inició el uso de redes modernas de nylon de monofilamento (Flanagan and Hendrickson, 1976; Barlow, 1986; Ruiz-Dura, 1985; Pedrín, com. pers. 1997). Las capturas más grandes de totoaba se dieron antes de 1956, con un pico en 1942 (2'261 toneladas métricas). San Felipe, B.C. fue el puerto más importante para la pesca de totoaba, con el 40 - 50 % de la producción. Le siguieron en importancia Santa Clara y Puerto Peñasco en el Estado de Sonora, que no presentan actualmente la misma densidad de vaquitas que el primero. Después de 1967 la pesquería decayó drásticamente y para 1975 el Gobierno de México la declaró en veda (Ramírez, 1967 en Avalos de Haro and Mathews, 1973; Flanagan y Hendrickson, Magatan *et al.*, 1984; Ruiz-Durá, 1985).

Actualmente, la totoaba sigue siendo pescada ilegalmente, lo que no sólo representa un peligro para la vaquita, sino para la misma totoaba. Aunque para esta especie la disminución en el flujo del Río Colorado, probablemente sí represente un problema (ver Cisneros-Mata

et al., 1996). Las vaquitas también tienden a enmallarse en otras redes agalleras, como las tiburoneras (Brownell, 1982; Robles *et al.*, 1987; Vidal 1995, Barlow, 1986, D'Agrosa, 1995).

Aunque no existen estimaciones de mortalidad en redes de arrastre (Norris and Prescott, 1961; Brownell, 1982; Robles *et al.*, 1987; Vidal, 1990), esta mortalidad puede ser importante, especialmente para las crías. Todas las vaquitas recuperadas de redes de arrastre, entre 1985 y 1990, probablemente fueron crías o juveniles (Vidal, 1995).

Datos indirectos no publicados, sobre la mortalidad de vaquita en redes agalleras, están disponibles a partir de una pesquería experimental de totoaba. De 1983 a 1993 se hicieron 682 lances, en los cuales se registraron cuatro vaquitas muertas, lo que dio una estimación de mortalidad de 0.0058 vaquitas/lance. Sin embargo, en este reporte Fleischer (no publicado, 1994) no consideró el esfuerzo pesquero sino únicamente los lances. En vista de los anterior, e integrando el esfuerzo pesquero, Gerrodette (com. pers.) utilizó los mismos datos de Fleischer (*op.cit.*) para calcular que esta tasa por lance representa 58 vaquitas muertas /año si se asume: 1) una captura promedio de 910,000 kg. de totoaba por año entre 1935 y 1965, de acuerdo a las capturas históricas reportadas por el mismo Fleischer; 2) aunque poco probable, la captura se mantuvo constante, por ejemplo, el número de lances/año = $910,000 \text{ kg} / 89.54 \text{ kg/lance} \approx 10,000$ lances/año, suposición que concuerda con la estimación del esfuerzo pesquero de D'Agrosa (1995). Entonces, a pesar de que capturar vaquitas es un evento raro, la mortalidad se vuelve significativa (58 vaquitas/año) y cae dentro del intervalo de mortalidad incidental estimado por D'Agrosa (1995) para esta especie.

En el reporte sobre avances en la investigación de cetáceos de México (IWC, 1996), Fleischer hace referencia a un segundo estudio, aunque como en el caso anterior sin especificar el diseño del muestreo, en el cual se examinaron 632 lances en 1993 y no cayeron vaquitas. Hay que hacer notar que en el estudio de 10 años sólo reportó cuatro vaquitas capturadas, sin ninguna estimación de precisión. Dado que la mortalidad de vaquitas es un evento muy raro, todas las mortalidades deben ser detalladas y acompañadas de estimaciones de precisión, de preferencia límites de confianza. La probabilidad de no observar mortalidades para los 632 lances utilizando la mortalidad de 0.0058 (Fleischer no publicado, 1994) es de 0.025. No está claro porque estos números son contradictorios entre ambos trabajos, pero podría deberse a lo impreciso en la estimación de la tasa de mortalidad para los dos conjuntos de datos, ya que solo se observó un número pequeño de lances y la mortalidad es un evento raro.

Una mayor cantidad de esfuerzo fue observada en un estudio específicamente diseñado para estimar la mortalidad de *P. sinus* (D'Agarosa, 1995). Ella monitoreó el esfuerzo pesquero y la mortalidad de vaquita de enero de 1993 a abril de 1994 en el Golfo de Santa Clara, Son.. Como medida del esfuerzo pesquero utilizó el número de viajes de pesca por día. Los datos fueron analizados dentro del marco de los modelos lineales generalizados. Once vaquitas murieron en 1,113 viajes pesqueros. Las vaquitas se enmallaron en redes agalleras con una luz de malla que varió de 7 a 15 cm. Los datos se separaron en dos categorías: (1) aquellos obtenidos únicamente por observadores a bordo de las pangas y (2) los combinados de entrevistas y de observadores. La estimación de mortalidad para la primera categoría fue de 84 vaquitas por año (95% CI: 14, 155). Para la segunda fue de 39 (95% CI: 14, 93). Una tasa de mortalidad incidental del 17%/año resulta si se utiliza la estimación del tamaño poblacional de 224 y el mínimo de la estimación de mortalidad (39). Sin embargo, aquí se presenta un problema: parece difícil conciliar esta mortalidad con la estimación de abundancia, pues de ser ambas correctas la vaquita ya se hubiera extinguido.

DEPRESIÓN ENDOGÁMICA

Evidencias recientes sobre la nula variabilidad genética en la región hipervariable de la región control del ADNmt de 43 vaquitas, junto con reportes sobre anomalías morfológicas han levantado dudas sobre la viabilidad genética de la vaquita (Ortega-Ortiz *et al*, 1993; Hohn *et al*, 1996; Romeu, 1996). En este inciso se hace una revisión de los argumentos acerca de la importancia de la depresión endogámica y la pérdida de la variabilidad genética como un riesgo que enfrentan las poblaciones pequeñas, y se hace un resumen sobre los resultados de los modelos de los capítulos anteriores, enfocados a la genética de la vaquita. Los primeros esfuerzos para estimar el mínimo tamaño poblacional, se basaron en la variabilidad genética de la población. Franklin (1980) desarrolló la regla 50-500. Esta regla fue desarrollada a partir del resultado teórico de que la deriva génica incrementa el coeficiente de endogamia por $1/2N_e$ por generación, y las observaciones empíricas de los criadores de ganado, que encontraron que un coeficiente del 2% o mayor es insostenible, para concluir que un tamaño efectivo de población de 50 individuos es necesario para impedir la pérdida inmediata de la variabilidad. La regla de 500 se utiliza o aplica para la viabilidad genética a largo plazo. A pesar de que esta regla ha caído en desuso, enfatiza que hay dos preguntas genéticas: 1) ¿la depresión endogámica lleva a la extinción? y 2) ¿la pérdida de variabilidad genética reduce las probabilidades de sobrevivencia a largo plazo?

La endogamia es la herencia de alelos que son idénticos por descendencia. La noción más común de endogamia es el de apareamiento entre familiares, como la herencia del alelo de un padre a su hijo e hija, quienes a su vez tienen descendencia y le heredan ese alelo. Este mismo proceso se repite en las poblaciones pequeñas, aunque no necesariamente por herencia directa, sino por vías más sinuosas a través del pedigrí de una población. En otras palabras, una población pequeña tiene un reservorio genético limitado, por lo tanto es más probable que un individuo herede dos alelos idénticos por descendencia. Este efecto se ve amplificado a medida que este reservorio genético se hace cada vez más pequeño al irse extinguiendo alelos al azar: un efecto llamado deriva génica.

La depresión endogámica es una reducción en la tasa de crecimiento poblacional causada por la expresión de alelos deletéreos. Se debe hacer énfasis en que la depresión endogámica no es necesariamente el resultado obligado de la endogamia, aunque desde luego son eventos que pueden estar relacionados. La mayoría de los individuos en poblaciones grandes exógamas, son heterocigotos para uno o unos cuantos alelos recesivos letales (Simmons and Crow, 1977). La mayoría de estos alelos serían alelos recesivos raros, que no serían seleccionados en contra en una población grande porque la probabilidad de que un individuo tuviera alelos raros recesivos en doble dotación, es muy baja. Considérese el ejemplo en el cual un locus tiene 99% de alelos A no deletéreos y 1% de alelos a deletéreos. Una población en equilibrio Hardy-Weinberg tendría 98% de individuos AA , 1.98% de Aa y 0.01% de aa . Podría haber aún menos individuos homocigotos recesivos, dependiendo de la selección en contra del alelo a . En una población grande estas frecuencias se mantendrían casi constantes a lo largo del tiempo. Las poblaciones pequeñas, en cambio, están sujetas a efectos más drásticos de la deriva génica y pueden aumentar las frecuencias de los alelos deletéreos aleatoriamente (principalmente a través de los heterocigotos que no expresan la característica deletérea).

Sin embargo, recientemente se ha cuestionado la importancia de la depresión endogámica en la sobrevivencia de las poblaciones naturalmente pequeñas (Caughley, 1994; Lande, 1988; Caro y Laurenson, 1994). No se puede asumir que la depresión endogámica sea proporcional al coeficiente promedio de endogamia, porque la selección natural puede operar durante procesos lentos de endogamia del tipo que experimentan las poblaciones de naturaleza pequeñas. Las poblaciones naturalmente raras pueden persistir a pesar de la endogamia, porque es probable que los alelos recesivos que causen una reducción seria de la eficacia biológica sean seleccionados fuera de la población.

Sin embargo, aún si los alelos deletéreos recesivos persisten en la vaquita, en el capítulo anterior se mostró que la depresión endogámica no necesariamente causa una reducción suficiente en la tasa de crecimiento como para evitar el crecimiento positivo de la población. Con la utilización de un intervalo de parámetros demográficos posibles para la vaquita, junto con los niveles de endogamia encontrados en grupos de mamíferos en cautiverio (Ralls y Ballou, 1991), se logró rechazar ambas hipótesis, es decir, la que propone que la depresión endogámica ciertamente causará la extinción y la que plantea que la depresión endogámica no causará la extinción. Aún un incremento de 150% en la mortalidad de juveniles, es insuficiente para garantizar que no se de un incremento positivo de la población. Esto se debe en gran medida a que la tasa de crecimiento de las poblaciones de mamíferos longevos, se ve más afectada por la tasa de sobrevivencia de los adultos. Por otro lado, la depresión endogámica afecta principalmente la sobrevivencia de los primeros años de juveniles, la cual no tiene un efecto tan grande en la tasa de crecimiento poblacional. La magnitud del decremento en el crecimiento poblacional se vio fuertemente afectada, de manera positiva, por el incremento en la edad de la primera reproducción (AFR) y de la razón entre las tasas de sobrevivencia de juveniles a adultos. Ambos factores, incrementan la sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional respecto a la tasa de sobrevivencia de juveniles.

La relevancia de la pérdida de la variabilidad genética ha sido cuestionada primero por Lande (1988) y más recientemente por Caro y Laughson. (199?), Caughley (1994) y Holsinger y Vitt (1997). Lande (1988) ha argumentado que las poblaciones lo suficientemente grandes como para ser ecológicamente autosustentables, son mas probablemente capaces de mantenerse genéticamente viables indefinidamente. Holsinger y Vitt (1997) argumentan que la mayoría de la varianza genética que puede responder a la selección natural es de alelos que están presentes en frecuencias relativamente altas, presentes en frecuencia baja pero mantenidos por selección natural o que en un momento dado ni siquiera estén presentes. Así, los alelos raros que son los más probables de ser perdidos por deriva génica resultan ser los menos importantes para la adaptación, debido a su muy posible desaparición . Tanto Holsinger y Vitt (1997) como Holsinger y Gottlieb (1991) argumentan que la existencia continua de poblaciones raras demuestra su habilidad para enfrentarse con las consecuencias demográficas y genéticas de la rareza. De hecho, estos autores consideran que las especies que fueron abundantes y estuvieron ampliamente distribuidas, pero que ahora se encuentran en peligro de extinción, es más probable que requieran del manejo genético que aquellas que siempre han sido raras. Sin embargo, aún las poblaciones que llegaron a ser muy abundantes se pueden recuperar de reducciones

drásticas del tamaño poblacional sin ningún efecto aparente en la tasa de crecimiento, a pesar de una pérdida significativa de la variabilidad genética. Uno de los ejemplos más ilustrativos en este sentido es el de la foca elefante (*Mirounga angustirostris*), que su población se recuperó en número de menos de 100 animales a más de 70,000 (Barlow *et al.*, 1993) a pesar de no haber mostrado variabilidad genética en isoenzimas (Bonnel y Selander, 1974) y muy baja variabilidad tanto en ADNmt (Hoelzel *et al.*, 1993) como nuclear (Lehman *et al.*, 1993). Por lo tanto, está lejos de ser cierto que una población rara, naturalmente más resistente, llegue a estar comprometida por la depresión endogámica.

De los modelos sobre la dinámica de la deriva génica del ADNmt en vaquita, presentados en el capítulo anterior, se desprende que la fijación es un resultado ya sea de 1) la deriva génica para tamaños efectivos de población <1000 ó 2) de la fundación de una especie por unos cuantos individuos. Las poblaciones pequeñas ya sea que se fijaran para un haplotipo o tuviesen unos cuantos haplotipos comunes. La ausencia virtual de haplotipos raros, debida al efecto fuerte de la deriva génica, significa que en ningún caso sobre un rango de abundancias históricas potenciales para la vaquita, se ha perdido diversidad alguna de haplotipos (variabilidad genética). Por lo tanto, parece muy probable que la población de vaquita ya estuviera fijada para la región hipervariable del ADNmt en 1940 y cualquier variabilidad que tuvieron entonces aún está presente. Este resultado concuerda con la regla de 50 de Franklin (1980), en el sentido de que la vaquita no ha perdido actualmente variabilidad genética crítica para su sobrevivencia.

El término crítico debe ser subrayado. Estudios sobre materiales óseos han revelado que la mayoría de las vaquitas poseen un sexto dígito en las aletas pectorales, así como deformaciones en los cuerpos vertebrales. No se sabe si estas condiciones anormales estaban presentes en las formas ancestrales o si es una característica poco común que se ha fijado por deriva génica. Sin embargo, si esta condición no disminuye el crecimiento poblacional, aunque sea causada por endogamia, no constituye una depresión endogámica. Por ejemplo, dos hembras y un macho de venados sika (*Cervus nippon*) fundaron una población que actualmente está estimada en varios miles de individuos en Killarney, Irlanda. Los machos presentan asimetría bilateral en el tamaño de las astas y por lo tanto, muestran una característica no común debida a la endogamia (Hayden *et al.*, 1994). La población, sin embargo, ha mostrado una tasa de crecimiento rápida y por lo tanto no muestra signos de depresión endogámica. Ciertamente cualquier caída en el tamaño poblacional de la vaquita es muy difícil que pueda ser resultado de la depresión endogámica, ya que la endogamia en esta especie es el resultado del aislamiento de probablemente decenas de miles de años. Así,

aunque la depresión endogámica puede afectar a la vaquita en el futuro, de seguir disminuyendo su tamaño de población, en el presente *P. sinus* no está condenada a la extinción debido a la falta de variabilidad genética.

A pesar de esto, la única evidencia sobre mortalidad de vaquitas esta dada por las operaciones pesqueras y no por la disminución drástica del Río Colorado, ni la contaminación, ni la endogamia.

CONCLUSIONES

Alteración del Hábitat

La alteración del hábitat debe ser descontada como un factor de riesgo inmediato para la sobrevivencia de la vaquita. La información disponible hasta ahora indica que la productividad en el ecosistema del Alto Golfo es alta. Puede ser descrito como un área de altas concentración de nutrientes, altas tasas de productividad primaria y tanto con valores de biomasa como de volúmenes de zooplancton elevados. Por lo tanto, parece seguro concluir que la disminución del flujo del Río Colorado no parece probable que haya reducido la capacidad de carga del Alto Golfo de California para la vaquita. Las vaquitas también son depredadores no selectivos, y hasta la fecha ningunos de los ejemplares recuperados ha mostrado señas de inanición. Sin embargo, es de fundamental importancia señalar, que el único riesgo potencial a largo plazo probablemente sea este. El riesgo de que la o las fuentes de nutrientes sean finitas deben ser motivo de preocupación y de ser investigadas inmediatamente.

Contaminantes

Se concluye actualmente que los contaminantes no son un factor de riesgo para la vaquita. Los niveles de hidrocarburos clorados medidos en el Alto Golfo están muy por debajo de los límites tolerados para el consumo humano, aceptados por la USFDA así como los del clordano propuestos por la NAS. Aún más, los datos sobre concentración de contaminantes en tejidos de vaquita, indican que los pesticidas organoclorados o los PCB's no son una amenaza para la sobrevivencia de la población remanente de vaquita. Pérez-Cortés (1996) reportó una situación semejante con los metales pesados.

Depresión Endogámica

Reportes recientes de anormalidades morfológicas y de falta de variabilidad genética en el ADNmt, han levantado especulaciones sobre la viabilidad genética de la vaquita. Si la vaquita esta condenada genéticamente por una depresión endogámica, entonces los esfuerzos para su conservación son fútiles. La hipótesis de que la vaquita se extinguirá por depresión endogámica, fue rechazada al utilizar un modelo que incluye aspectos demográficos y mortalidad de juveniles debido a depresión endogámica. El mismo ejercicio también rechazó la hipótesis que la vaquita ciertamente no se extinguirá, porque la depresión no detiene el crecimiento poblacional. El modelo mostró que adicionalmente a la magnitud en la reducción en la sobrevivencia de juveniles, la edad a la primera reproducción y la razón en la tasa de sobrevivencia de juveniles a adultos, también tienen un impacto mayor en cuanto a que si la vaquita podría sobrevivir una depresión endogámica. Es particularmente interesante la recuperación de varias especies que genéticamente están erosionadas, como la foca elefante que se recupero de 20 ó 100 individuos hasta más de 70,000.

La falta de variabilidad genética en la porción más variable de la región control hipervariable del ADNmt fue analizada por medio de un modelo de la deriva génica de esta molécula heredada matrilinealmente. Se encontró que la fijación puede venir de deriva de $N_e = <1000$ o por una población fundada por unos cuantos individuos. Sobre el rango de abundancias históricas examinadas, dos resultados genéticos predominaron: 1) la población se fijó o 2) unos cuantos haplotipos permanecieron. Ya que no permanecieron haplotipos raros, la reducción reciente en abundancia resultó en cero pérdida de variabilidad de haplotipos. En otras palabras, si la vaquita no tiene variabilidad actualmente, tampoco la tuvo en 1940. Estos resultados también indican que la vaquita no ha alcanzado el tamaño poblacional, en el cual la variabilidad genética restante se esperaría se perdiera. Esto concuerda con la regla de que la depresión endogámica es de preocupación inmediata cuando el tamaño efectivo es menor de 50, un estado que probablemente aún no alcanza la vaquita.

El modelo también indica que la vaquita ha sido históricamente una especie rara. Otras evidencias (indirectas) apoyan este resultado, lo que parece confirmar que la vaquita nunca ha sido una especie común en términos de abundancia y distribución. Entonces si la vaquita es una especie que naturalmente ha sido rara, esto reduciría la posibilidad de depresión

endogámica, ya que ha habido el suficiente tiempo para que los alelos recesivos deletéreos hayan sido purgados o seleccionados fuera de la población.

Por lo tanto no existen razones para pensar que la sobrevivencia de la vaquita se encuentra comprometida genéticamente.

Mortalidad Incidental en Pesquerías

El mayor riesgo para la vaquita es la mortalidad continua debida a capturas incidentales en redes agalleras. *P. sinus* es susceptible de enmallarse en redes de diferentes luz de malla utilizadas para la pesca de varias especies: tiburón, 15 cm; chano, 10 - 11 cm; chinchorro de línea para camarón, 7 cm.; y redes para macarela y sierra, así como probablemente las usadas para arrastre. El único estudio específico sobre mortalidad de esta especie, registró la muerte incidental de 11 individuos en 1,113 viajes pesqueros. La mortalidad estimada para este trabajo fue entre 39 y 84 vaquitas al año. Con el propósito de entender los rangos de tiempos probables para tomar acciones enfocadas a la conservación, se presentan varias posibilidades de abundancia en años futuros. Las figuras 11a - 11c muestran la abundancia de la vaquita a lo largo del tiempo, para un rango potencial de tasas de crecimiento poblacional, utilizando los intervalos de confianza superior e inferior y la media de la estimación de abundancia de 1993 (Barlow *et al*, 1997). Una línea horizontal representa la abundancia crítica de 50 individuos, se muestra porque una vez que una población alcanza este número son más susceptibles a muchos más factores de riesgo, incluyendo estocasticidad demográfica (Lande, 1988), lo que hace a la población más vulnerable a la extinción. Aunque la elección de este número es arbitraria, al menos da una idea del tiempo disponible para llevar a cabo acciones concretas para la conservación de la vaquita.

Conclusión General

En esta revisión, se aclara que la mortalidad incidental en operaciones pesqueras es el mayor riesgo inmediato para la sobrevivencia de la vaquita. La contaminación parece no representar ningún riesgo bajo las condiciones actuales. La modificación del medio ambiente, por falta de aporte de la única fuente de agua dulce, no parece haber degradado lo suficiente la calidad actual del hábitat de la vaquita para ser un riesgo inmediato para esta especie. Aunque a corto plazo se considere un factor de bajo riesgo, a largo plazo es una obligación evaluarlo. La endogamia puede ser un factor inherente a la biología de la vaquita, pero no existen evidencias sólidas de que la depresión endogámica (que causa una reducción

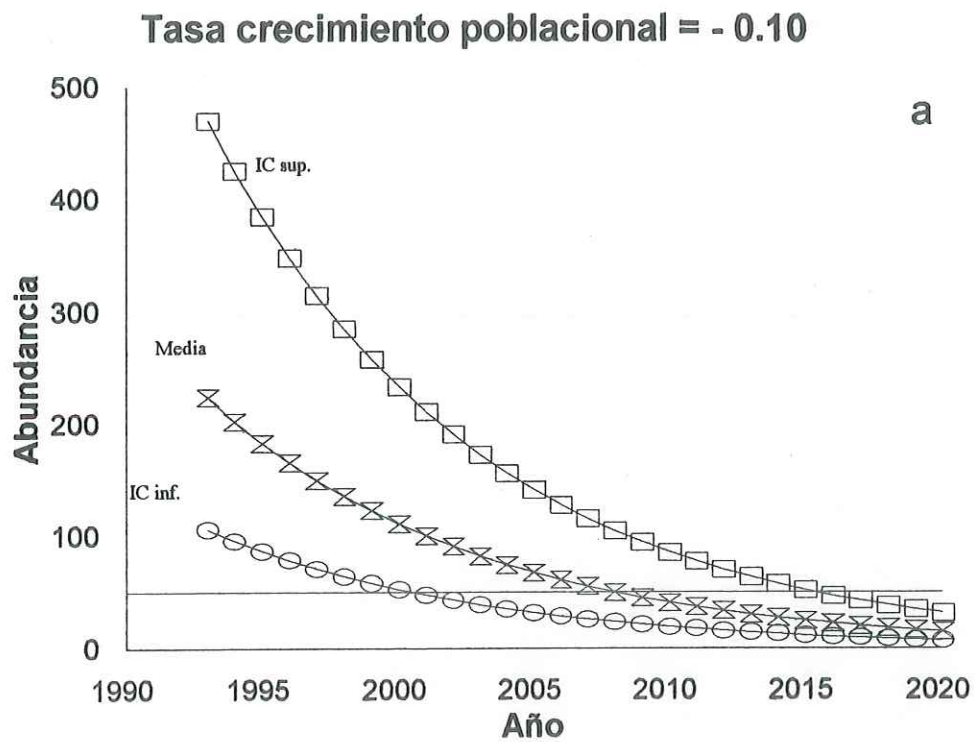


Figura 11. Abundancia en el tiempo para distintas tasas de crecimiento: -0.10 (a), -0.015 (b) y -0.20 (c). Las trayectorias se muestran para los límites de confianza superior e inferior (señalados como sup. e inf.), así como para la media de la estimación de abundancia de 1993. La línea horizontal representa abundancia de 50 individuos.

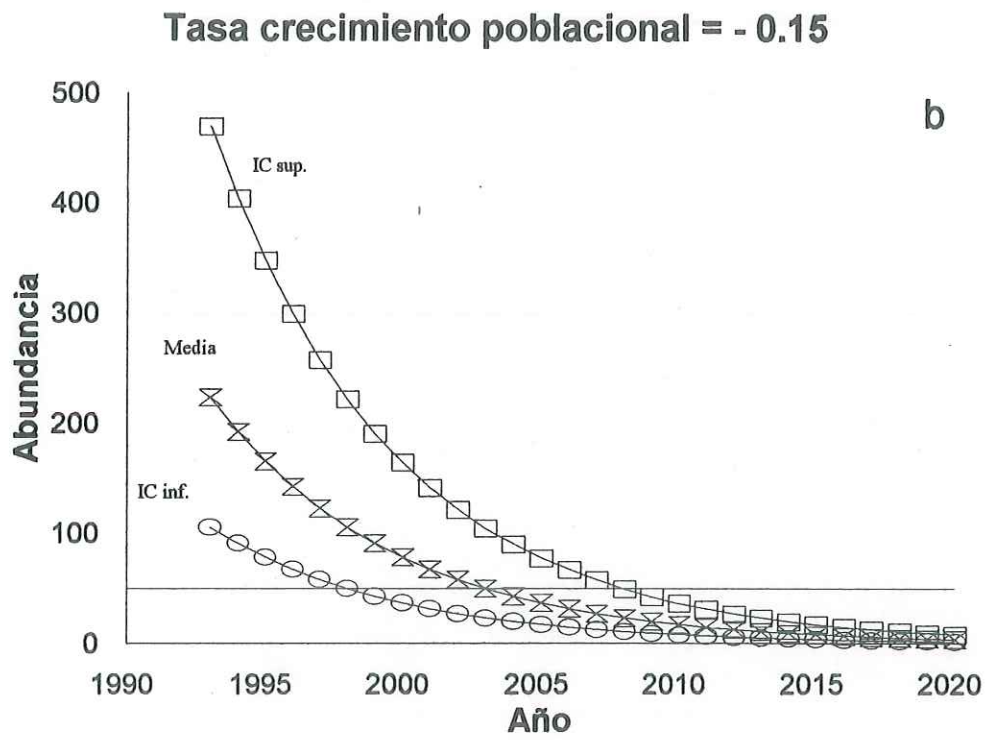


Figura 11. Continuación.

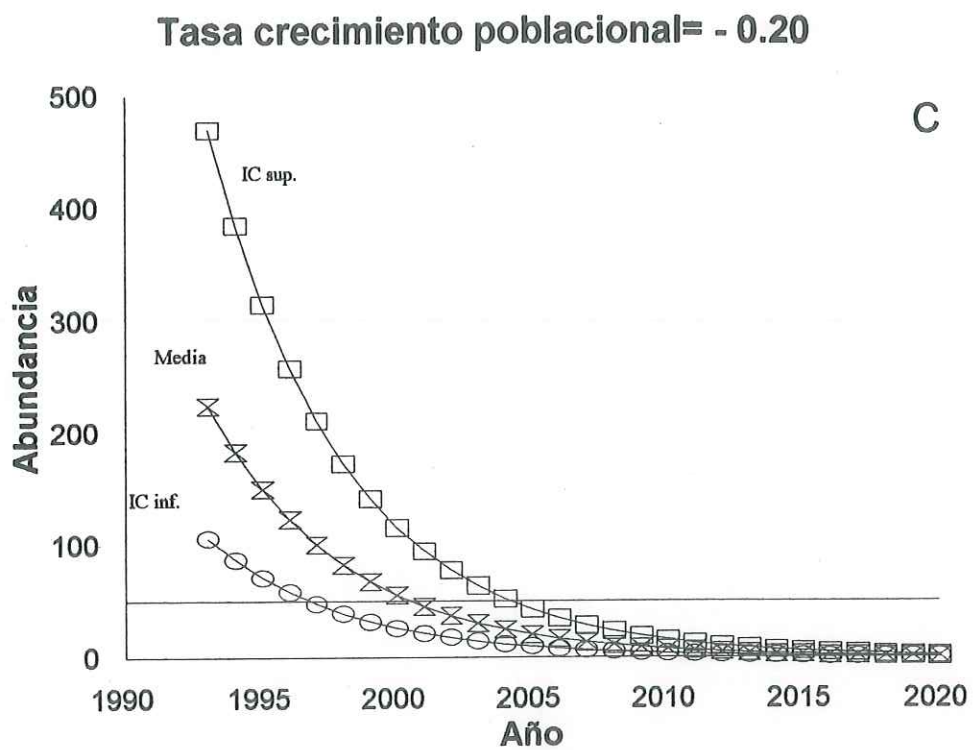


Figura 11. Continuación.

en la tasa de crecimiento poblacional) debe ser considerada como un factor de riesgo que impida el éxito de acciones para la conservación de esta marsopa. Es decir, no existen bases para condenar a esta especie por la carencia de variabilidad genética en el ADNmt. La mortalidad de un solo individuo recuperado hasta la fecha, no puede ser asignado a ninguno de los factores de riesgo anteriores, que no sea la pesca. Es probable que la mortalidad de la vaquita en uno solo de los puertos pesqueros (como reportó D'Agrosa para Santa Clara) sea suficiente para causar una tasa rápida de reducción de la población.

¿Que acciones de manejo pueden reducir el riesgo que enfrenta la vaquita?. En los próximos cinco años, es poco factible que cualquier modificación al hábitat pueda ser invertida. Tampoco está claro qué acciones, si es que las hay, podrían cambiar el futuro de los nutrientes en esta región. Aunque la reducción de nutrientes y la inanición de las vaquitas por falta de alimento (por modificaciones al ambiente o sobrepesca) son preocupaciones válidas, deben ser consideradas para investigaciones futuras, pero no son la amenaza inmediata más importante. No hay una sola acción que pueda modificar la genética de la vaquita y de todas maneras es poco probable que sea un factor de riesgo importante. Esta claro, hasta donde las evidencias lo indican, que la única acción que se puede llevar a cabo es reducir o cortar la mortalidad incidental debido a las operaciones pesqueras.

RECOMENDACIONES

Como se ha mencionado a lo largo de este trabajo, al no haber acuerdo en la identificación de los factores de riesgo, en el tamaño poblacional y los antecedentes históricos de la vaquita, se han retrasado las medidas apropiadas para evitar la extinción de esta especie.

La formación de "Equipos de Recuperación" para determinadas especies ha sido puesto en práctica en otros países. Estos equipos se encuentran formados por investigadores internacionalmente reconocidos en áreas necesarias para atacar problemas de extinción (por ejemplo, dinámica de poblaciones, genética, ecología, etc) y con conocimiento de la especie en cuestión y/o de su habitat.

Un conjunto de investigadores con estas características se debe formar para analizar este problema y recomendar las medidas necesarias para la protección de la vaquita. El equipo no debe incluir únicamente investigadores en el área de las ciencias naturales, sino también en asuntos socioeconómicos. Cualquier plan para recuperar a esta especie debe comprender de manera integral los aspectos biológicos y socioeconómicos. Del mismo modo, es fundamental que en las reuniones de este equipo participen los usuarios de los recursos naturales de la región, en particular los pescadores.

Si este sector es el más afectado, programas para compensar económicamente a los pescadores deben ser forzosamente llevados a cabo. No es posible conservar a una especie y llevar a la extinción a este grupo social y su familias. Es obligatorio que el plan mantenga e inclusive supere las condiciones de vida actuales de los pescadores. No es posible ni justo hacer un plan que casue la pérdida del poder de adquisición de este sector.

Ideas que deben ser consideradas y discutidas para ver su factibilidad pueden ser: planes de jubilación a pescadores de edad avanzada, que dependen de la pesca para su subsistencia, ya sea practicada por ellos mismos o por sus hijos; sistema de becas para que los hijos puedan llevar a cabo estudios de bachillerato e universitarios si así lo desean, opciones para aquellos que así lo deseen de otorgarles vivienda y empleo (incluida la pesca) en áreas fuera del Alto Golfo. Alternativas pesqueras, es decir, practicas no extensivas de pesca sino mas selectivas.

Concesiones sobre ciertos recursos para los pobladores de la zona. Mejores condiciones de vida y su participación en los programas de recuperación de la vaquita.

LOGROS

Por último, se debe señalar que las nuevas autoridades de SEMARNAP y en particular el INP, han atacado frontalmente el problema de la vaquita, a diferencia de las autoridades anteriores. Recientemente se formó el Comité Internacional para la Recuperación de la Vaquita (CIRVA). Este compuesto por investigadores reconocidos de Canada, Europa, Estados Unidos y México. El Comité llevó a cabo su primera reunión en Ensenada a finales de enero de 1997. Se debe señalar que los capítulos 2-4 de esta tesis fueron presentados en dicha reunión como documentos de trabajo. Estos fueron la base para determinar y clasificar los factores de riesgo, así como de descartar aquellos que no representan una amenaza inmediata a la sobrevivencia de la vaquita.

El CIRVA también analizó el estado actual del conocimiento de esta especie, historia de vida, distribución, abundancia y genética. También se revisaron las medidas existentes hasta ahora que pueden ser utilizadas como apoyo para un plan de recuperación (ver Rojas-Bracho *et al*, 1998).

Una segunda reunión está contemplada para octubre de 1988. En esta se espera contar con la participación de científicos sociales y habitantes de la región del Alto Golfo.

Esta estrategia para la recuperación de la vaquita ha sido bien recibida internacionalmente, y le ha valido al Gobierno de México felicitaciones de la IWC (Reports of the 48 and 49 of the IWC, 1996 y 1997).

LITERATURA CITADA

- Allendorf, F.W., and R.F. Leary. 1986. Heterozygosity and Fitness in Natural Populations of Animals. In: Soulé, M.E. (ed). Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. USA. pp 57-76.
- Allendorf, F.W. and R.S. Waples. 1996. in: Avise, J.C. and J.L. Hamrick (eds.) Conservation Genetics: Case Histories from Nature. Chapman and Hall., N.Y.
- Allendorf, F. W., F. B. Christiansen, T. Dobson, W. F. Eanes and O.Frydenberg. 1979. Electrophoretic variation in large mammals. I. The polar bear *Thalarctos maritimus*. Hereditas 91:19-22.
- Alvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. In: B.H. Ketchum (ed). Estuaries and Enclosed Seas. Elsevier Scientific Publ. Co. Amsterdam: 427-449.
- Alvarez-Borrego, S. 1992. Upper Gulf of California, the small habitat of the vaquita (*Phocoena sinus*). Current Crisis in Marine Mammals Management: U.S. and Mexican Perspectives. Sixth Conference in the UC MEXUS Series, Critical Issues in U.S.-México Relations. 19 pp
- Alvarez-Borrego, S. and J.R. Lara-Lara. 1991. The Physical Environment and Primary Productivity of the Gulf of California. In: Simoneit, B.R.T and Dauphin, J.P. (eds). The Gulf and Peninsular Province of the Californias. Am. Assoc. Petr. Geol. Memoir 47: 555-567
- Amos, B. 1996. Levels of genetic variability in cetacean populations have probably changed little as a result of human activities. Rep. Intl. Whal. Commn. 46:657-658
- Amos, B. and A.R. Hoelzel. 1991. Long term preservation of whale skin for DNA analysis. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 13):99-104
- Amos, B. and A.R. Hoelzel. 1992. Applications of molecular genetic techniques to the conservation of small populations. Biol. Cons. 61:133-144.
- Amos, B., C. Schlötterer and D. Tautz. 1993. Social structure of pilot whales revealed by analytical DNA profiling. Science 260:670-672.

Anónimo. 1996. Opening Statement by México. IWC/48/OS México. 48th Annual Meeting of the International Whaling Commission. Aberdeen, Scotland, May/June 1996.

Árnason, Ú., A. Gullberg and B. Widegren. 1991. The complete nucleotide sequence of the mitochondrial DNA of the fin whale, *Balaenoptera physalus*. *Journal of Molecular Evolution* 33:556-568.

Avalos de Haro and Mathews. 1973. Pesquerías. In: Estudio químico sobre la contaminación por insecticidas en la desembocadura del Río Colorado. Tomo II. Reporte Final a la Dirección de Acuicultura de la Secretaría de Recursos Hidráulicos. UABC, Ensenada, BC. México:365-394.

Avise, J.C. 1989. A role of molecular genetics in the recognition and conservation of endangered species. *TREE*. 4:279-281.

Avise, J.C. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, N.Y., USA. 1994. 511 pp.

Avise, J.C. and J.L. Hamrick (eds.) *Conservation Genetics: Case Histories from Nature*. Chapman and Hall., N.Y., 1996. 512pp.

Avise, J. C., R. M. Ball and J. Arnold. 1988. Current versus historical population sizes in vertebrate species with high gene flow: A comparison based on mitochondrial DNA lineages and inbreeding theory for neutral mutations. *Molecular Biology and Evolution* 5:331-334.

Avise, J.H., G.S. Helfman, N.C. Saunders, and L.S. Hales. 1986. Mitochondrial DNA differentiation in North Atlantic eels: population genetics consequences of an unusual life history pattern. *Proc. Nat'l. Acad. Sci. USA* 83:4350-4354.

Avise, J.H., C.A. Reeb, and N.C. Saunders. 1987. Geographic population structure and species differences in mitochondrial DNA of mouthbrooding catfishes (Ariidae) and demersal spawning toadfishes (Batrachodidae). *Evolution* 41:991-1002

Avise, J. C., N. C. Saunders and L. S. Hales. 1986. Mitochondrial DNA differentiation in North Atlantic eels: population genetic consequences of an unusual life history pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 83:4350-4354.

- Baker, C.S. and S.R. Palumbi. 1996. in: Avise, J.C. and J.L. Hamrick (eds.) Conservation Genetics: Case Histories from Nature. Chapman and Hall, N.Y., 1996. pp10-49.
- Baker, C.S., A. Perry, J.L. Bannister, .M.T. Weinrich, R.B. Abernethy, J. Calambokidis, J. Lien, R.H. Lambersten, J. Urbán-Ramírez, O. Vasquez, J.P. Clapham, A. Alling, S.J. O'Brien, and S.R. Palumbi. 1993. Abundant mitochondrial DNA variation and world-wide population structure in humpback whales. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 90:8239-8243
- Ball, R.M., S. Freeman, F.C. James, E. Bermingham and J.C. Avise. 1988. Phylogeographic population structure of red-winged blackbirds assessed by mitochondrial DNA. Proc. Nat'l. Acad. Sci. USA 85:1558-1562.
- Ballou, J.D. 1997. Ancestral inbreeding only minimally affects inbreeding depression in mammalian populations. Jor. Hered., 88:169-178.
- Barlow, J. 1986. Factors affecting the recovery of *Phocoena sinus* the vaquita or Gulf of California harbor porpoise. US NMFS SWFC Adm. Rep. No LJ-86-37 19 pp.
- Barlow, J. and P. Boveng. 1991. Modeling age specific mortality for marine mammal populations. Mar. Mamm. Sci.7(1):50-65.
- Barlow, J., L. Fleischer, K. A. Forney, O. Maravilla-Chavez. 1993. An Experimental Aerial Survey for Vaquita (*Phocoena sinus*) in the Northern Gulf of California, México. Mar. Mamm. Sci. 2 (1):89-94
- Barlow, J., T. Gerrordette and G. Silber. 1997. First Estimates of Vaquita *Phocoena sinus* in the Gulf of California, Mex. Mar. Mamm. Sci. 13(1):44-58
- Barnes, L.G. 1985. Evolution, taxonomy and antitropical distributions of the porpoises (Phocoenidae, Mammalia). Mar. Mamm. Sci. 1:149-165.
- Bartholomew, G. A. and C. L. Hubbs. 1960. Population growth and seasonal movements of the northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. Mammalia 24:313-324.
- Barton, N.H. 1984. Genetic revolutions, founder effects, and speciation. Ann. Rev. Ecol. and Syst. 15:113-164

- Barton, N.H. and B. Charlesworth. 1984. Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:133-164
- Blanco-Orozco, M.L. 1996. Pobreza y explotación de recursos pesqueros en el Alto Golfo de California. Tesis de Maestría. Colegio de la Frontera Norte, COLEF, Tijuana, BC, Mexico, 100p.
- Bonell, M.L. and R.K. Selander. 1974. Elephant Seals: genetic variation and near extinction. *Science* 184:908-909.
- Bowen, B. W., A. B. Meylan, J. P. Ross, C. J. Limpus, G. H. Balazs and J. C. Avise. 1992. Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal phylogeny. *Evolution* 46:865-881.
- Brault, S. and H. Caswell. 1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology* 74(5):1444-1454.
- Bravington, M.V. and K.D. Bisack. 1996. Estimates of harbour porpoise bycatch in the Gulf of Maine sink gillnet fishery, 1990-1993. *Rep. Int'l. Whal. Commn.* 46:567-574
- Brody, P.F. 1995. The Bay of Fundy/Gulf of Maine harbour porpoise, *Phocoena phocoena*. Some considerations on species interactions, energetics, density dependence, and bycatch. In (ed) Bjorge, A. and G. Donovan. Special Issue 16. *Int'l. Whal. Comm. (IWC)* Cambridge, UK.: 181-188
- Brown, W.M. *et al.* 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 76:1967-1971
- Brownell, R.L., Jr. 1982. Status of the Cochito, *Phocoena sinus*, in the Gulf of California. *FAO Advisory Committee on Marine Resources Research. Mammals of the Seas: Small Cetaceans, Seals, Sirenians, and Otters.* *FAO Fish. Serv.* 5 (4): 85-90
- Brownell, R.L., Jr. 1983. *Phocoena sinus* Mammalian Species 1-3;
- Brownell, R.L., Jr. 1986. Distribution of the vaquita, *Phocoena sinus*, in Mexican waters. *Marine Mammal Science.* 2(4):299-305.

- Brownell, R.L., Jr., L.T. Findley, O. Vidal, A. Robles, and S. Manzanilla. 1987. External Morphology and Pigmentation of the Vaquita, *Phocoena sinus* (Cetacea: Mammalia). Mar. Mamm. Sci. 3(1):22-30
- Bruford, M.W. and R.K. Wayne. 1993. Microsatellite and their applications to populatins genetic studies. Current Opinions in Genetics and Development 3:1-5.
- Burgman. M.A., S. Ferson and H.R. Akcakaya. 1993). Risk Assesement in Conservation Biology. Chapman and Hall. Cambridge, Great Britain. 314 pp.
- Caro, T. M. y M.K. Laurenson. 1994. Ecological and Genetic Factors in Conservation: A Cautionary Tale. Science 263:485-486
- Caswell,H. 1989. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, MA. USA.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservtion biology. Journal of Animal Ecology 63:215-244.
- Cisneros-Mata, M.A., G. Montemayor-López, M.J. Román-Rodríguez. 1995. Life history and conservation of *Totoaba macdonaldi*. Cons. Biol.9(4):806-814
- Cody, L.M. Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean regions. in: Soulé,M.E. (ed). Conservation Biology:The Science of Scarcity and Diversity, Sinauer, Sunderland, Mass. pp. 122-52
- Colburn, T., and M.J. Smolen. 1996. Epidemiological analysis of persistent organochlorine contaminants in cetaceans. Rev. Environ. Contam. Toxicol. 146:91-172
- Cummings, J.A. 1977. Seasonal and aerial variation of zooplankton standing stocks in the Northern Gulf of California. M.Sc. Thesis., Univ. Arizona, Tucson, Arizona. 61pp.
- Cupul-Magaña, L.A. 1994. Flujos de sedimentos en suspensión y de nutrientes en la cuenca estuarina del Rio Colorado. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California. Facultad de Ciencias Marinas, Ensenada, Baja California, México. 117pp.
- Charlesworth D., and B. Charlesworth. 1987 Inbreeding depression and its evolutionary consequences. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18:237-268.

- D'Agrosa, C.E. 1995. Mortalidad incidental de la vaquita (*Phocoena sinus*) en actividades pesqueras del alto Golfo de California, México, 1993-94. Tesis de Maestría en Ciencias, Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey, Guaymas, Sonora, México. 112 pp.
- D'Agrosa, C.E., O. Vidal y C.W. Graham. 1995. Mortality of the vaquita *Phocoena sinus* in gillnet fisheries during 1993-94. In: Bjorge, A. and G. Donovan. Special Issue 16. Int'l. Whal. Comm. (IWC) Cambridge, UK.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 1993. Tomo CDLXXVII No.8. Jueves 10 de junio de 1993: 25-28
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 1994. 16 de mayo, 1994
- Donovan, G.P. and A. Bjorge. 1995. Harbour porpoises in the North Atlantic. In (ed) Bjorge, A. and G. Donovan. Special Issue 16. Int'l. Whal. Comm. (IWC) Cambridge, UK.: 3-25
- Doode-Matsumoto, O.C. 1996. Los clarosucros de la pesca de la sardina en Sonora, Mex.: Contradicciones y alternativas para un desarrollo equilibrado. Tesis de Doctorado. El Colegio de Michoacán.
- Ellis, S., S. Leatherwood, M. Bruford, K. Zhou and U. Seal. 1993. Baiji (*Lipotes vexillifer*) population and habitat viability assessment- preliminary report. Species 20:25-29.
- Ehiobu, N.G., M.E. Goddard, J.F. Taylor. 1989. Effects of rate of inbreeding on inbreeding depression in *Drosophila melanogaster*. Theoretical and Applied genetics, 77:123-127.
- Escobar-Fernández, R. y J.I. Arenillas-Cuetara. 1987. Aspectos Zoogeográficos de la ictiofauna en los Mares Adyacentes a la Península de Baja California, Mex. Tesis Profesional, Fac. Ciencias Marinas, UABC. 217pp.
- Farfán, C. y Alvarez-Borrego, S. 1992. Zooplankton Biomass of the Northernmost Gulf of California. Ciencias Marinas 18 (3):17-36.
- Ferris, S.D. y W.J. Berg. 1988. The utility of mitochondrial DNA in fish genetics and fishery management. in: N. Ryman and F. Utter (ed.): Population Genetics and Fishery Management. University of Washington Press., Seattle, WA. USA.

- Findley, L.T., J.M. Nava y J. Torre. 1995. Food habits of *Phocoena sinus* (Cetacea: Phocoenidae). Abstracts Eleventh Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, 14-18 diciembre, Orlando, Florida, EUA.
- Fisher, R.A. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press. Oxford, UK. 1930.
- Flanagan, C.A. and J.R. Hendrickson. 1976. Observation on the commercial fishery and reproductive biology of the totoaba *Cynoscion macdonaldi* in the northern Gulf of California, Mexico. Fish. Bull., U.S. 74:531-544
- Fleischer, L.A., Moncada, R., Pérez-Cortés, H., y A. Polanco. 1994. Análisis de la mortalidad incidental de la vaquita, *Phocoena sinus*, historia y actualidad. Informe Técnico para la preservación de la vaquita y la totoaba (CTPVT). no publicado.
- Fleischer, L.A. 1996. Mexico. Progress report on cetacean research, April 1994 to March 1995. Forty-Sixth Report of the International Whaling Commission. pp 262-264.
- Frankel, O.H. y M.E. Soulé. Conservation and Evolution. Cambridge University Press, NY, USA. 1981.
- Frankham, R. 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. Gen. Res. 66:95-107
- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. in: Soulé, M.E. and B.A. Wilcox (eds). Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. USA. pp 135-149
- Gaskin, D.E. 1982. The Ecology of Whales and Dolphins. Heinemann Educational Books, London. 480 pp
- Gerrodette, T., L.A. Fleischer, H. Pérez-Cortés, y B. Villa-Ramírez. 1995. Distribution of the vaquita *Phocoena sinus*, based on sightings from systematic surveys, in: (ed) Bjorge, A. and G. Donovan. Special Issue 16. Int'l. Whal. Comm. (IWC) Cambridge, UK.
- Gilbert, D. A., C. Packer, A. E. Pussey, J. C. Stephens and S. J. O'Brien. 1991. Analytical DNA fingerprinting in lions: parentage, genetic diversity, and kinship. Journal of Heredity 82:378-386.

- Gilbert, D. G. 1994. SeqPup, a biological sequence editor and analysis program for multiple computer systems. Version 0.5. Published electronically on the Internet at <ftp://iubio.bio.indiana.edu/molbio/seqpup/>.
- Glenn, P.E., C. Lee, R. Felger, and S. Zengel. 1996. Effects of the water management on the Wetlands of the Colorado River Delta, Mexico. *Conservation Biology*. 10(4):1175-1186.
- Goodall, R.N.P., B. Wursig, M.W. Wursig, G. Harris, and K.S. Norris. 1995. Sightings of Burmeister's porpoise, *Phocoena spinipinnis*, off Southern South America. in: (ed) Bjorge, A. and G. Donovan. Special Issue 16. Int'l. Whal. Comm. (IWC) Cambridge, UK.
- Gotteli, D., C. Sillero-Zubiri, G.D. Appelbaum, M.S. Roy, D.J. Girman, J. Garcia-Moreno, E.A. Ostrander, and R.K. Wayne. 1994. Molecular Genetics of the most endangered canid: the Ethiopian wolf, *Canis simensis*. *Molec. Ecol.* 3:301-312.
- Guardado-Puentes, J. 1976. Concentraciones de DDT y sus metabolitos en el Valle de Mexicali y Alto Golfo de California. *CalCOFI Rep.* XVIII:73-80.
- Guevara-Escamilla, S., M.A. Huerta-Díaz, E. Félix-Pico, C. Farfán, and C. Mathews.. 1973. *Biología*. En: Estudio Químico sobre la Contaminación por Insecticidas en la Desembocadura del Río Colorado. Tomo II, Reporte Final a la Dirección de Acuicultura de la Secretaría de Recursos Hidráulicos. UABC., Ensenada, BC., Mex.: 235-264.
- Gutierrez-Galindo, E.A., G. Flores-Muñoz, and J. Villaescusa-Celaya. 1988a. Chlorinated Hydrocarbons in Molluscs of the Mexicali Valley and the Upper Gulf of California. *Ciencias Marinas* 14(3):91-113
- Gutierrez-Galindo, E.A., G. Flores-Muñoz, M.F. Villa-Andrade and J. Villaescusa-Celaya, J.A. 1988b. Organochlorine Insecticides in Fishes from the Mexicali Valley, Baja California, Mexico. *Ciencias Marinas* 14(4):1-22.
- Harris, B.R., and F.W. Allendorf. 1989. Genetically effective population sizes of large mammals: an assessment of estimators. *Cons. Biol.* 3(2):181-191

- Harrison, R.G. 1989. Animal mitochondrial DNA as a genetic marker in population and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolutionary Biology*. TREE 4:6-11.
- Hartl, D.L. y A.G. Clark. Principles of Population Genetics. Sinauer Associates Inc. Publ. 2nd. ed. Sunderland, Mass., 1989. 682pp.
- Hayden, T.J., J.M. Lynch, and B. O'Corry-Crowe. 1994. Antler growth and morphology in a feal sika deer (*Cervus nippon*) population in Killarney, Ireland. *J. Zool., Lond.* 232:21-35.
- Hedrick, P.W. and P.S. Miller. 1992. Conservation genetics: techniques and fundamentals: Ecological Applications, 2:30-46.
- Hernández-Ayón, J.M., M.S. Galindo-Bect, B.P. Flores-Báez, and S. Alvarez-Borrego. 1993. Nutrient concentrations are high in the turbid waters of the Colorado River Delta. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences*. 37, 593-602.
- Hillis, D.M y C. Moritz (ed). 1990. Molecular Systematics. Simauer Associates, Inc. Pub. Sunderland, Mass., USA 588 pp
- Hoelzel, A.R.(ed). 1991. Genetic Ecology of Whales and Dolphins. Rep. Int'l. Whal. Comm. Special Issue 13.
- Hoelzel, A.R. 1993. Conservation genetics of whales and dolphins. *Mol. Ecol.* 1 (2):119-126
- Hoelzel, A.R., J.M., and G.A. Dover. 1991. Evolution of cetacean mitochondrial D-Loop Region. *Mol. Biol. Evol.* 8(3):475-493.
- Hoelzel, A.R., J. Halley, S.J. O'Brien, C. Campagna, T. Ambom, B.LeBoeuf, K. Ralls and G.A. Dover.1993. Elephant Seal Genetic Variation and the Use of Simulation Mdels to Investigate Historical Population Bottlenecks. *J. Heredity*.84:443-9.
- Hohn, A.A., A.J. Read, S. Fernandez, O. Vidal and L.T. Findley. 1996. Life history of the vaquita, *Phocoena sinus* (Cetacea: Phocoenidae)*J. Zool., Lond.* 239:235-251.
- Holsinger, K. E. and P. Vitt. 1997. The future of conservation biology: what's a geneticist to do? in: Pickett S.T.A, R.S. Ostfeld, M. Shachak, G.E. Likens (eds.) *The Ecological Basis of Conservaton*, Chapman and Hall.

- Holsinger, K.E., and L.D. Gottlieb. 1991. Conservation of rare and endangered plants: principles and prospects. Pages 195-208 in D.A. Falk and K.E. Holsinger, (eds). Genetics and conservation of rare plants. Oxford University Press, New York.
- Hultman, T.S. *et al.* 1989. Direct solid phase sequencing of genomic and plasmid DNA using magnetic beads as solid support. Nucl. Acids Res. 17:4937-4946
- Hutchinson, C.A. *et al.*, 1974. Maternal inheritance of mammalian mitochondrial DNA. Nature 251:536-8
- IUCN 1996. 1996 IUCN Red List of Threatened Animals. IUCN, Gland, Switzerland
- IUCN 1996. Opening Statement to the 48th Meeting of the International Whaling Commission. IWC/48/OS/IUCN
- Janczewski, D.N. *et al.* 1992. Molecular phylogenetic inference from saber-tooth cat fossils of Rancho La Brea. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 89:9769-9773.
- Jefferson, T.A. y Curry, B. 1994. A global review of porpoise (Cetacea:Phocoenidae) mortality in gillnets. Biological Conservation 67:67-183
- Jefferson, T.A., Leatherwood, S., y M.C. Webber. FAO species identification guide. Marine mammals of the world. Rome, FAO. 1993. 587 pp.
- Jiménez, J.A., K.A. Hughes, G. Alaks, L. Graham, and R.C. Lacey. 1994. An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat. Science 266:271-273.
- Jordán, F. Mar Roxo de Cortés. Biografía de un golfo. SEP/Univ. Autón. de Baja California. 1995. 272pp
- Keller, L.F., P. Arcese, J.N.M. Smith, W.M. Hochachka, and S.C. Stearns. 1994. Selection against inbred song sparrows during a natural population bottleneck. Nature 372:356-357.
- Kimura, M. and T. Ohta. 1971. Theoretical aspects of population genetics. Princeton Univ. Press. Princeton, NJ. USA.
- Knowlton, A.R. and S.D. Kraus. 1994. Reproduction in North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*). Can. Jor. Zool. 72:1297-1305

- Kocher, T.D. 1985b. Individual-specific "fingerprints" of human DNA. *Nature* 316:76-79.
- Kocher, T.D. *et al.* 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 86:6196-6200.
- Lacey, R.C. 1993. Impacts of inbreeding in natural and captive populations of vertebrates: implications for conservation. *Perspectives in Biol. and Med.* 36:480-496.
- Lacey, R.C. 1997. The importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Jor. Mammal.* 78:320-335
- Lacey, R.C. and J.D. Ballou. Submitted to *Evolution*. Effectiveness of selection in reducing the genetic load in populations of *Peromyscus polionotus* during generations of inbreeding.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-1460.
- Lande, R. 1991. Genetics and Conservation of Whales. Reports of the Int'l. Whal. Comm. Special Issue 13.
- Lande, R. 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology* 9:782-791.
- Lande, R. and G.F. Barrowclough. 1990. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. IN: Soulé, M.E. (ed). *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press. Cambridge, GB; 87-123
- Larsen, T. D., H. Tegelstrom, R. Kumar Juneja and M. K. Taylor. 1983. Low protein variation and genetic similarity between populations of the polar bear (*Ursus maritimus*). *Polar Research* 1:97-105.
- Leatherwood, S., R.R. Reeves, W.P. Perrin, and W.E. Evans. 1988. Ballenas, Delfines y Marsopas del Pacífico Nororiental y Aguas Articas Adyacentes. Una Guía para su Identificación. Com. Interam. Atun. Trop. (CIAT). 217 pp.

- Lehman, N., R.K. Wayne and B.S. Stewart. 1993. Comparative levels of genetic variability between harbor seals and northern elephant seals using genetic fingerprinting. Pages 49-60 in: I.L. Boyd, (eds.) *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Biology*. Symposia of the Zoological Society of London no.66. Oxford University Press, London.
- Lewontin, R.C. 1978. Adaptation. *Scient. Am.* 239:156-169
- Lewontin, R.C. 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Columbia University Press, New York.
- Lynch, M. 1996. A quantitative -genetic perspective on conservation issues. in: Avise, J.C. and J.L. Hamrick (eds.) *Conservation Genetics: Case Histories from Nature*. Chapman and Hall, N.Y., 1996. 512pp.
- Magatan, M.D., E.H. Boyer, and B. Villa-Ramirez. 1984. Revisión del estado que guarda *Phocoena sinus* Norris and MacFarland y descripción de tres nuevos ejemplares. *An. Inst. Biol. UNAM.* 55(1):271-294.
- Maniatis, T.E. *et al.* 1982. *Molecular Cloning (A Laboratory Manual)*. Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring, New York. USA
- Marchessaux, D. 1980. A review of the current knowledge of the cetaceans in the eastern Mediterranean Sea. *Vie Marine* 2:59-64.
- Marx, W. 1992. Hope for the Most Endangered Cetacean. *California Coast and Ocean*. Fall:6-7.
- Mayr, E. *Populations, Species and Evolution*. Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass., 1977. USA. 453pp.
- Medrano Gonzalez, L. 1993. *Estudio Genético del Rorcual Jorobado en el Pacífico Mexicano*. Tesis de Doctorado. Fac. de Ciencias, UNAM.
- Meffe, G. K., and C.R. Carroll. *Principles of Conservatin Biology*. Sinauer Associates, INC. Publishers. Sunderland, Mass., 2nd ed. 1997. 729pp.

- Menges, E. S. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* 4:52-62.
- Millán-Núñez, E. 1992. Spatial distribution of the phytoplankton in the Northern Gulf of California. *Ciencias Marinas* 18(2):101-117.
- Mitchell, E. 1975. Report of the meeting on smaller cetaceans. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32(7):889-983
- Mitton, J.B. 1983. Theory and data pertinent to the relationship between heterozygosity and fitness. in Thornhill, N.W. (ed.) *The natural history of inbreeding and outbreeding. Theoretical and empirical perspectives.* The University of Chicago Press, Chicago, USA. 575 pp.
- Mora, M.A. and D.W. Anderson. 1991. Seasonal and geographical variation of organochlorine residues in birds from Northwest México. *Arch. Environ. Toxicol.* 21:541-548
- Morin, P. A. and D. S. Woodruff. 1992. Paternity exclusion using multiple hypervariable microsatellite loci amplified from nuclear DNA of hair cells. Pages 63-81 in R. D. Martin, A. F. Dixson and E. J. Wickings, editors. *Paternity in primates: Genetic tests and theories.* Karger, Basel.
- Moritz, C. 1994. Applications of mtDNA analysis in conservation: a critical review. *Mol. Ecol.* 3:401-11.
- Morrison, J.I., S.L. Postel, and P.H. Gleick. 1996. The sustainable use of water in the lower Colorado River basin. Joint report of the Pacific Institute and Global Water Policy Project. Prepared with support of the UNEP and the Turner Foundation. 74pp.
- Mullis, K.B., and F.A. Faloon. 1987. Specific synthesis of DNA in vitro via polymerase-catalyzed chain reaction. *Methods in Enzymology* 155:335-350.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from small number of individuals. *Genetics* 89:583-590.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics.* Columbia University Press. New York, USA.

- Nei, M. and D. Graur. 1984. Extent of protein polymorphism and the neutral mutation theory. *Evolutionary Biology* 17:73-118.
- Nei, M., T. Maruyama, and R. Chakraborty. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29:1-10.
- Noble, B.A., y F.C. Fraser, 1971. Description of a skeleton and supplementary notes on the skull of a rare porpoise *Phocoena sinus* Norris and McFarland, 1958. *J. Nat. Hist.*, 5:447-464.
- Norris, K.S. y W.N. McFarland. 1958. A new harbor porpoise of the Genus *Phocoena* from the Gulf of California and Mexican Waters. Univ. California Press, Publ. Zool. 63 (4):291-40.
- Norris, K.S. and J.H. Prescott. 1961. Observations on Pacific Cetaceans of California and Mexican Waters. Univ. California Press, Publ. Zool. 63 (4):291-402.
- Nunney, L. 1991. The influence of age structure and fecundity on effective population size. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci.* 246:71-6.
- Nunney, L. 1993. The influence of mating system and overlapping generations on effective population size. *Evolution* 47:1329-41.
- O'Brien, S. J., J. S. Martenson, M. A. Eichelberger, T. Thome and F. Wright. 1989. Genetic variation and molecular systematics of the black-footed ferret. Pages 21-33 in U. S. Seal, T. Thome, M. A. Bogan and S. H. Anderson, editors. *Conservation Biology and the Black-Footed Ferret*. Yale University Press, New Haven, CT.
- O'Correy-Crowe, G.M., R.S. Suydam, A. Rosenberg, K.J. Frost, and A.E. Dizon. 1997. Phylogeography, population structure and dispersal patterns of the beluga whale *Delphinapterus leucas* in the western Neartic revealed by mitochondrial DNA. *Mol. Ecol.* 6(10):955-970
- Orr, R.T., 1969. An additional record of *Phocoena sinus*. *J. of Mamm.*, 50(2):382.
- Ortega-Ortiz, J.G., Villa-Ramirez, B, Gersenowies, J.R. 1993 Abstracts tenth Biennial Conference of the Biology of Marine Mammals.

- Otterlind, G. 1976. The harbour porpoise *Phocoena phocoena* endangered in Swedish waters. ICES C M N:16
- Pääbo, S. 1991. Amplifying DNA from Archeological Remains: A Meeting Report. PCR Methods and Applications 1:107-110.
- Palka, D. 1995. Abundance estimate of the harbour porpoise in the Gulf of Maine. in: (ed) Bjorge, A. and G. Donovan. Special Issue 16. Int. Whal. Commn. (IWC) Cambridge, UK. 27-50
- Palka, D., A.J. Read, A.J. Westgate and D.W. Johnston. 1996. Summary of current knowledge of harbour porpoises in US and Canadian Atlantic waters. Rep. Int. Whal. Commn. 46. 559-565
- Paetkau, D. and C. Strobeck. 1994. Microsatellite analysis of genetic variation in black bear populations. Molecular Ecology 3:489-495.
- Pérez-Cortés Moreno, H. 1996. Contribución al conocimiento de la biología de la vaquita, *Phocoena sinus*. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM., México. 68pp.
- Perrin, W.F., G.P. Donovan, y J.Barlow. 1994. Gillnets and cetaceans. The International Whaling Commission, Special Issue 15 629pp.
- Pielou, E.C. 1991. After the Ice Age: the return of life to glaciated North America. Chicago University Press. Chicago and London. 366pp.
- Pope, T.R. 1996. Socioecology, population fragmentatin, and genetic loss in endangered primates. in: Avise, J.C. and J.L. Hamrick (Eds.) Conservation Genetics: Case Histories from Nature. Chapman and Hall., N.Y., 1996. 512pp.
- Quattro, J.M. y R.C. Vrijenhoek. 1989 Fitness differences among remnant populations of the endangered Sonoran topminnow. Science 245:976-978.
- Queller, D. C., J. E. Strassmann and C. R. Hughes. 1993. Microsatellites and kinship. Trends in Ecology and Evolution 8:285-288.

- Ralls, K. and J. Ballou. 1983. Extinctions: Lessons from Zoos. In: Schonewald-Cox, C.M. *et al* (ed) Genetics and Conservation. A Reference for Managing Wild Animal and Plant Populations. The Benjamin/Cummings Publishing Co. Menlo Park, CA., USA. pp xvii-xx. pp 164-183.
- Ralls, K., J. Ballou, and A. Templeton. 1988. Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals. In: D. Ehrenfeld (ed): Readings from Conservation Biology: Genes, population and species. Blackwell Science Inc. Oxford, UK 1995.
- Reeve, H.K., D.F. Westneat, W.A. Noon, P.W. Sherman, and C.F. Aquadro. 1990. DNA fingerprinting reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87:2796-2500.
- Reeves, R.R., A.D. Chaudry and U. Khalid. 1991. Competing for water in the Indus plain: Is there a future for Pakistan's River dolphins?. *Environmental Conservation* 18:2496-2500.
- Reeves, R.R., and S. Leatherwood. 1994. Dolphins, Porpoise and Whales: Action Plan for the Conservation of Cetaceans. IUCN, Gland, Switzerland.
- Roden, G.I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. *Marine Geology of the Gulf of California: A Symposium. Mem. Am. Pet. Geol.* 3:30-58.
- Rave, E. H., R. C. Fleischer, F. Duvall and J. M. Black. 1994. Genetic analyses through DNA fingerprinting of captive populations of Hawaiian geese. *Conservation Biology* 8:744-751.
- Rohlf, F.J. 1990. NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System (version 1.6) Computer program distributed by Exeter Software, Setauket, NY. USA.
- Rojas-Bracho, L. y J. Urbán-Ramírez. 1993. Vaquita: Its Environment, Biology and Problematic. In: Ferman, J.L; L. Gómez-Morín and D.W. Fisher (eds). *Coastal Management in Mexico: The Baja California Experience*. ASCE, NY. USA pp 48-72.
- Romeu, E. 1996. La Vaquita. *Biodiversitas*. 2(8):1-7.

- Rosa-Vélez, J. de la, and Rodriguez-Romero, 1989. Enfoque genético para el análisis de poblaciones de recursos pesqueros; el caso de la población ostrícola de la Laguna de Términos, Camp. in: Rosa-Vélez, J y F. Gonzalez-Farías (eds). Temas de oceanografía biológica en México. Univ. Autón. de Baja California. pp255-284.
- Rosel, P.E. 1992. Genetic Population Structure and Systematic Relationships of Some Small Cetaceans Inferred from Mitochondrial DNA Sequence Variation. Ph.D. Dissertation. Univ. Cal. San Diego. 191pp.
- Rosel, P.E. and B.A. Block. 1996. Mitochondrial control region variability and global population structure in the swordfish, *Xipbias gladius*. Marine Biology 125:11-22
- Rosel, P.E., A.E. Dizon and J.E. Heyning. 1994. Genetic analysis of sympatric populations of common dolphins (genus: *Delphinus*). Marine Biology 119:159-167.
- Rosel, P.E., A.E. Dizon and M.G. Haygood. 1995a. Variability of the mitochondrial control region in the population of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* on interoceanic and regional scales. Can. J. of Fish. and Aquatic Sciences 52:1210-1219.
- Rosel, P.E., M.G. Haygood, and W.F. Perrin. 1995b. Phylogenetic Relationship among the True Porpoises (Cetacea:Phocoenidae). Mol. Phyl. Evol. 4:463-474.
- Roy, M. S., E. Geffen, D. Smith, E. A. Ostrander and R. K. Wayne. 1994. Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci. Molecular Biology and Evolution 11:553-570.
- Ruiz-Durá, M.F. 1985. Recursos Pesqueros de las Costas de México. Ed, Limusa, México. 131 pp.
- Saiki, R.K., S. Scharf, F. Faloona, K.B. Mullis, G.T. Horn, A. Erlich and N. Arnheim. 1988. Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. Science 239:487-491.
- Sambrook, J., E.F. Fritsch and T. Maniatis. 1989. Molecular Cloning: A Laboratory Manual., 2nd. Ed. 3 vols. Cold Spring Harbour, NY. USA.

- Santamaria-del-Angel, E., S. Alvarez-Borrego and F.E. Muller-Krager. 1994. Gulf of California Biogeographic Regions based on Coastal Zone Color Scanner Imagery. *J. Geophys. Res.* 99(C13):7411-7421
- Sausman, K.A. 1984. Survival of captive-born *Ovis canadensis* in North American Zoos. *Zoo Biol.* 3:111-121.
- Scammon, C.M. 1874. *The Marine Mammals of Northwestern Coast of North America.* J.H. Carmany and Co., San Francisco, 319 pp. [Dover ed. 1968].
- Schaeff, C.M., S.D. Kraus, M.W. Brown, and B.N. White. 1993. Assessment of the population structure of the Western North Atlantic humpback whales (*E. glacialis*) based on sightings and mtDNA data. *Can. J. Zool.* 71:339-45
- Schemske, D. W., B.C. Husband, M.H. Ruckleshaus, C. Goodwillie, I.M. Parker, and J.G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75:584-606.
- Schloterer, C. and D. Tautz. 1993. Slippage Synthesis of Microsatellites. *Nucl. Ac. Res.* 20:211-1115.
- Schloterer, C., W. Amos, D. Tautz. 1991. Conservation of polymorphic simple sequence loci in cetacean species. *Nature.* 354:63-65
- Schonewald-Cox, C.M. 1983. Preface. In: Schonewald-Cox, C.M. *et al* (ed) *Genetics and Conservation. A Reference for Managing Wild Animal and Plant Populations.* The Benjamin/Cummings Publishing Co. Menlo Park, CA., USA. pp xvii-xx.
- Sherwin, W.B. and N.D. Murray. 1990. Population and Conservation Genetics of Marsupials. *Aust. J. Zool.*, 37:161-80.
- Shriver, M.D., L. Jin., R. Chakraborty and Boerwinkle. 1993. VNTR allele frequencies distributions under the stepwise mutation model. *Genetics* 134:983-993.
- Silber, G.K. 1990. Occurrence and distribution of the vaquita *Phocoena sinus* in the northern Gulf of California. *Fish. Bull.* 88(2):339-346.

- Silber, G.K. and K.S. Norris. 1991. Geographical and seasonal distribution of the vaquita, *Phocoena sinus*. *Anales. Inst. Biol. UNAM, Ser. Zool.* 62(2):263-268.
- Simberloff, D.S. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19:473-511.
- Simmons, M.J. and J.F. Crow. 1977. Mutations affecting fitness in *Drosophila* populations. *Annu. Rev. Genet.* 11:49.
- Slatkin, M. 1995. A Measure of Population Subdivision Based on Microsatellite Allele Frequencies. *Genetics* 139:457-462
- Soulé, M.E. 1983. What Do We Really Know About Extinction?. In: Schonewald-Cox, M.C. *et al.* (eds). *Genetics and Conservation. A reference for managing wild animal and plant populations.* The Benjamin/Cummings Publ. Co. Inc., California, USA. pp 111-124.
- Soulé, M.E. Ed., *Conservation Biology, The Science of Scarcity and Diversity.* Sinauer, Sunderland, MA, USA. 1986.
- Soulé, M.E. y B.A. Wilcox. Eds., *Conservation Biology, an Evolutionary-Ecological Perspective.* Sinauer, Sunderland, MA, USA. 1980.
- Southern, S.O. *et al.* 1988. Molecular characterization of a cloned dolphin mitochondrial genome. *J. Mol. Evol.* 28:32-42.
- Stewart, B. S., P. K. Yochem, H. Huber, R., R. L. DeLong, R. J. Jameson, W. J. Sydeman, S. G. Allen and B. J. Le Boeuf. 1994. History and present status of the Northern Elephant Seal population. Pages 29-48 in B. Le Boeuf, J. and R. M. Laws, editors. *Elephant Seals: Population Ecology, Behaviour, and Physiology.* University of California Press, Berkeley.
- Swofford, D.L. 1989. PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.0s. Champaign, Illinois, Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey.
- Tautz, D. 1989. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nuc. Acids Res.* 17: 6463-6471.

- Tautz, D. and M. Renz. 1984. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes. *Nuc. Acids. Res.* 12: 4127-4139
- Templeton, A. R. 1987. Inferences on natural population structure from genetic studies on captive mammalian populations. Pages 257-272 in B. D. Chepko-Sade and Z. T. Halpin, editors. *Mammalian Dispersal Patterns: The Effects of Social Structure on Population Genetics*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Templeton, A.R., and B. Read. 1983. The elimination of inbreeding depression in a captive herd of Speke's gazelle. In: Schonewald-Cox, C.M. *et al* (ed) *Genetics and Conservation. A Reference for Managing Wild Animal and Plant Populations*. The Benjamin/Cummings Publishing Co. Menlo Park, CA., USA. pp 241-261.
- Templeton, A.R., and B. Read. 1984. Factors eliminating inbreeding depression in a captive bred of Speke's gazelle. *Zoo Biol.* 3:177-199.
- Thomas, K.W. *et al.* 1990. Spatial and Temporal Continuity of Kangaroo Rat Population Shown by Sequencing Mitochondrial DNA from Museum Specimens. *J. Mol. Evol.* 31:101-112
- Thornhill, N.W. 1993. (ed.) *The natural history of inbreeding and outbreeding. Theoretical and empirical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 575 pp.
- Torre Cosio, J. 1995. Descripción del esqueleto, dimorfismo sexual y crecimiento alométrico en el cráneo de la vaquita, *Phocoena sinus* (Cetacea: Phocoenidae). Tesis de maestría no publicada. ITESM, Campus Guaymas. 183 p
- Valdes, A.M., M. Slatkin, N.B. Freimer. 1993. Alleles Frequencies at Microstellites Loci: The Stepwise Model Revised. *Genetics.* 133:737-749.
- Valsecchi, E. and W. Amos. 1996. Microsatellite markers for the study of cetaceans populations. *Mol. Ecol.* 5:151-156.
- Vidal, O. 1991. Catalog of osteological collections of aquatic mammals from México. NOAA Tech. Rep. USNMFS 97. 366pp.

- Vidal, O. 1995 Population Biology and exploitation of the vaquita *Phocoena sinus*. in: (ed) Borge, A. and G. Donovan. Special Issue 16. Int'l. Whal. Comm. (IWC) Cambridge, UK.
- Villa-Ramirez, B. 1976. Report on the status of *Phocoena sinus*, Norris and McFarland, 1958, in the Gulf of California. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool. 47:203-208.
- Villa-Ramirez, B. 1978. Especies mexicanas de vertebrados silvestres, raras o en peligro de extinción. Anales Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. Méx., Ser. Zool.(1):303-320
- Villa-Ramirez, B. 1993. Recovery Plan for the Vaquita, *Phocoena sinus*. No publicado, 36pp.
- Vrijenhoek, R.C. 1989. Population Genetics and Conservation. In: Western, D. and M.C. Pearl (eds.): Conservation for the 21st. Century. Oxford Press., NY. pp 89-98.
- Wang, J. Y. 1993. Mitochondrial DNA analysis of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena* (L.). Master of Science. University of Guelph.
- Waller, D.M. 1993. The statics and dynamics of mating systems evolution. in Thornhill, N.W. (ed.) The natural history of inbreeding and outbreeding. Theoretical and empirical perspectives. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 575 pp.
- Wayne, R. K., S. B. George, D. Gilbert, P. W. Collins, S. D. Kovach, D. Girman and N. Lehman. 1991. A morphological and genetic study of the island fox, *Urocyon littoralis*. Evolution 45:1849-1868.
- Weber, J.L., and P.E. May. 1989. Abundant class of human DNA polymorphism which can be typed using the polymerase chain reaction. Am. J. Hum. Genet. 44:388-396.
- Weber, J. L. and C. Wong. 1993. Mutation of human short tandem repeats. Human Molecular Genetics 2:1123-1128.
- Wells, R. S. and M. D. Scott. In press. Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. in S. H. Ridgway and R. J. Harrison, editors. Handbook of Marine Mammals, Vol. 5.

- Wolff, W.J. 1982. The status of marine mammals in the Wadden Sea area. Pages 7-14 in P.J.H. Reijnders and W.J. Wolff. eds. Marine Mammals of the Wadden Sea. AA Balkema, RotteRdam. 64 pp
- Wright,S. 1931. Evolution of Mendelian populations. *Genetics* 16:97-159
- Wright,S. Evolution and the genetics of populations. Vol. 2, The theory of gene frequencies. Chicago University Press. 1969.
- Wright,S. Evolution and the genetics of populations. Vol. 3, Experimental results and evolutionary deductions. Chicago University Press. 1977.
- Wright, S. Evolution and the genetics of populations. Vol.4, Variability within and among natural populations. Chicago University Press. 1978
- Zeichel, B. 1969. Primary productivity in the Gulf of California. *Mar. Biol.* 3 (3):201-207.