



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

Estructura genética y filogeografía del camarón café
Farfantepenaeus californiensis en el
Pacífico mexicano

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR(A) EN CIENCIAS

PRESENTA:

MARÍA DE LOURDES BARBOSA SALDAÑA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Píndaro Díaz Jaimes
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología

COMITÉ TUTOR: Dr. Ignacio Méndez Ramírez
Instituto de Investigaciones en Matemáticas y en Sistemas
Dr. Juan Servando Núñez Farfán
Instituto de Ecología

MÉXICO, D.F. FEBRERO 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



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

OFICIO FCIE/DEP/016/13

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 1 de octubre de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS del (la) alumno (a) BARBOSA SALDAÑA MARÍA DE LOURDES con número de cuenta 84086475 con la tesis titulada: "ESTRUCTURA GENÉTICA Y FILOGEOGRAFÍA DEL CAMARÓN CAFÉ *Farfantepenaeus californiensis* EN EL PACÍFICO MEXICANO", realizada bajo la dirección del (la) DR. PÍNDARO DÍAZ JAIMES:

Presidente:	DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
Vocal:	DR. MANUEL URIBE ALCOCER
Secretario:	DR. JUAN SERVANDO NÚÑEZ FARFÁN
Suplente:	DR. ADOLFO GRACIA GASCA
Suplente	DR. IGNACIO MÉNDEZ RAMÍREZ

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

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 15 de enero de 2013.

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca completa que me otorgó de 2006-2010 para llevar acabo mis estudios de doctorado.

AL Programa de apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIT) de la UNAM que financió los proyecto IN208408 y 221920 de los cuales se obtuvieron recursos para apoyar esta investigación.

A mi tutor principal el Dr. Píndaro Díaz Jaimes, por el apoyo incondicional que en todo momento me ha brindado, por su gran profesionalismo y dedicación y por la dirección tan acertada que realizó de esta investigación.

A los demás miembros de mi comité tutorial: Dr. Ignacio Méndez Ramírez y Dr. Juan Núñez Farfán, por su tiempo, por el acompañamiento de mi trabajo y por las valiosas aportaciones con las que contribuyeron para enriquecerlo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los demás miembros del Jurado Dr. Manuel Uribe Alcocer, excelente investigador y ser humano, en quien siempre he encontrado tanto apoyo académico como una mano amiga. Al Dr. Adolfo Gracia Gasca y al Dr. Daniel Piñero Dalmau, por sus invaluable aportaciones al manuscrito, por la entrega generosa de su tiempo y por su apoyo para poder concluir el doctorado.

Al Biol. Oswaldo Morales director del CRIP de Salina Cruz y al Dr. Juan Madrid del CRIP de Mazatlán por proporcionar los organismos para este estudio, así como a Rosendo Martínez, dibujante de la Facultad de Ciencias, UNAM, por el esquema del camarón.

A mis compañeros del Laboratorio de Genética del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por compartir de manera tan generosa sus conocimientos conmigo, pero sobre todo por la amistad que me brindaron haciendo más ligero en todo momento el trabajo en el laboratorio.

A todos mis amigos, con quienes he compartido momentos felices y una que otra lágrima, quienes me han brindando cariño y apoyo incondicional y han puesto su grano de arena para la mujer en la que me he ido transformando.

De manera especial a mi familia, que ha acompañado mis pasos, con cariño y respeto, de quienes he recibido el aliento para seguir siempre adelante.

A mi amadísimo Señor, quien en su infinita misericordia me ha permitido conocerle, aunque sea de una manera velada, y por cuyo amor sigue latiendo mi esperanza. Que su bendición me acompañe todos los días de mi vida.

A mis Padres

Luis y Raquel, testimonios de la lucha tenaz y la entrega generosa por alcanzar los sueños.

A mis Hermanos

Gaby, Beckos y Henry, guerreros ejemplares, que han hecho de la vida su campo de batalla, ondeando las banderas de la tenacidad, la integridad y la esperanza.

A mis Sobrinas

Pici, Linnetta y Jeaninna (y a los que vengan) regalos del cielo que han enriquecido nuestras vidas, que el Señor conserve su alma fuerte, su voluntad inquebrantable, y su espíritu libre.

Mi admirable familia, cómo podría
no amarlos con todo el corazón.

Al don del amor con el que el Señor ha bendecido mi vida.

Que el Dios del Amor los guarde, los bendiga y
los acompañe, por toda la eternidad.
Amén.

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	3
Introducción.....	5
Antecedentes.....	10
Biología de la especie.....	10
La pesquería de camarón en nuestro país.....	13
Estructura genética en camarones.....	14
Análisis morfológicos en la delimitación de poblaciones.....	20
Área de estudio.....	22
Objetivos.....	26
Materiales y métodos.....	27
Colecta de organismos.....	27
Extracción de DNA.....	29
Amplificación y secuenciación de un fragmento de mtDNA.....	29
Análisis de DNA mitocondrial.....	30
Amplificación de microsatélites.....	33
Separación de fragmentos en geles de acrilamida.....	35
Análisis de microsatélites.....	36
Obtención de datos morfométricos.....	37
Análisis morfométrico.....	39
Resultados.....	42
Variabilidad genética.....	42
Equilibrio de Hardy Weinberg.....	47
Estructura genética.....	48
Demografía histórica.....	54
Morfometría.....	55
Discusión.....	66
Variación genética intrapoblacional.....	66
Equilibrio de Hardy Weinberg.....	71

Variación interpoblacional y estructura genética.....	73
Demografía histórica de las poblaciones.....	78
Morfometría.....	81
Conclusiones.....	85
Literatura citada.....	87

RESUMEN

El nivel de diferenciación genética de las poblaciones del camarón café *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) del Pacífico mexicano se evaluó mediante el análisis de dos marcadores moleculares; un fragmento de la región control de DNA mitocondrial (mtDNA) y 2 microsatélites, así como el análisis de 18 caracteres morfométricos. Fueron analizados 7 sitios de muestreo ubicados a lo largo de la costa del Pacífico mexicano: Puerto Peñasco y Choyudo en Sonora, Puerto San Carlos en Baja California Sur, Mazatlán en Sinaloa, Lázaro Cárdenas en Michoacán, Salina Cruz en Oaxaca y Puerto Madero en Chiapas. Los análisis del mtDNA ($h=0.99 - 1$) y de los dos loci microsatelitales ($H=0.66-0.75$) mostraron la presencia de una alta variación, explicada por la alta tasa de mutación de la región control de mtDNA, el gran tamaño poblacional que presenta esta pesquería y el amplio rango de distribución que exhibe. Mediante el análisis jerárquico de la varianza molecular (AMOVA) se pudo evidenciar la presencia de estructura genética agrupando a las localidades en 3 zonas, la zona del Golfo de California, la zona central del Pacífico mexicano y la zona sur en el Golfo de Tehuantepec. Esta diferenciación fue consistente también con los valores del estadístico Φ_{ST} por pares de poblaciones, los cuales fueron significativos para Puerto Madero y Salina Cruz con respecto del resto de las localidades, pero no existiendo diferencias significativas entre éstas últimas. El ajuste al modelo de aislamiento por distancia, mostró una muy alta correlación entre las distancias geográficas y los valores de distancia genética estandarizados a partir del estadístico Φ_{ST} . Por su parte el número de migrantes entre pares de poblaciones mostró que el flujo neto de migrantes parece tener una dirección de sur a norte hasta la altura de Mazatlán, y en este punto se presenta un patrón invertido. Las marcadas diferencias estimadas entre los parámetros θ_0 y θ_1 de la expansión demográfica hacen suponer una expansión súbita ubicada entre hace 40,000 y 60, 000 años que debió de tener lugar en el Pleistoceno superior, periodo caracterizado por la presencia de múltiples glaciaciones que causaron, disminuciones poblacionales en muchas especies, ocasionando que muchos hábitats quedaran vacíos, permitiendo a especies con mayor tolerancia, como el camarón café, ocupar dichas áreas, lo cual propició a que posterior a dicha expansión demográfica tuviera lugar una expansión

espacial.

La estimación de la variación genética a partir de los microsatélites fue mucho menor ($H_e=0.62-0.80$), muy probablemente debido al número reducido de alelos que presentaron los 2 loci analizados. Algunas localidades no se encontraron en equilibrio de Hardy Weinberg debido a una deficiencia de heterocigotos, posiblemente debida al efecto Wahlund, o en su caso al reducido número de loci analizados y los escasos tamaños de muestra para algunas localidades, hacen que estas estimaciones sean tomadas con reserva. Lo mismo podemos decir de las estimaciones de estructura genética, las cuales no parecen ser significativas, aunque el flujo de migrantes parece seguir el mismo patrón antes descrito con las estimaciones del mtDNA.

Por su parte el análisis discriminante a partir de proporciones entre diferentes medidas morfológicas estandarizadas, permitió ver que las localidades se agruparon siguiendo un patrón geográfico clinal que estaría acorde al modelo de aislamiento por distancia estimado con el mtDNA. Tanto la evidencia molecular como la evidencia morfológica llevan a concluir que el camarón café del Pacífico mexicano presenta una estructura genética moderada, determinada en gran parte por el patrón de corrientes presente en esta zona, además de la influencia de la amplitud de la plataforma continental, y a la presencia de lagunas costeras así como a la biología de la especie.

ABSTRACT

The extent of genetic divergence of Brown shrimp *Farfantepenaeus californiensis*, populations from the Mexican Pacific was evaluated by using two molecular markers; a fragment of the mitochondrial DNA-control region (mtDNA-CR) and two microsatellite loci, and by the statistical analysis of 18 morphometric characters. Seven sample locations along the Mexican Pacific coast (Puerto Peñasco and Choyudo Sonora, Puerto San Carlos Baja California Sur, Mazatlán Sinaloa, Lázaro Cárdenas Michoacán, Salina Cruz Oaxaca and Puerto Madero Chiapas) were analyzed.

Levels of gene diversity were high for both mtDNA ($h = 0.99$) and microsatellite data ($H = 0.66-0.75$) in coincidence with the high population size due to its abundance and wide distribution as reflected in the catch reports. Three locations showed deviations from the Hardy-Weinberg equilibrium as result either of a heterozygote deficit due to the Wahlund effect or to the low sample size used for some locations. The hierarchical analysis of molecular variation (AMOVA) resulted in significant genetic differences among three groups of locations: the northern group including samples of the Gulf of California and surrounding waters, the Central Mexican Pacific group and a southern one for samples of the Gulf of Tehuantepec. This result is consistent with the pairwise sample Φ_{ST} estimates that showed significant values between either Puerto Madero Salina Cruz and the rest of the locations, with no observed differences between them. In contrast, no significant differences from AMOVA or pairwise samples F_{ST} estimates were observed for microsatellite data. The high correlation between the linearized genetic distance from the pairwise sample Φ_{ST} estimates and the geographical distance resulted in a significant adjustment to the isolation by distance model for mtDNA, showing high gene flow between the neighboring locations. Pairwise sample estimates for the number of migrants showed a trend for larger values from southern to northern locations as far as Mazatlan Sinaloa, followed by a smaller estimates towards the most northerly location. Historical demography parameters showed evidence of a population expansion occurred some 40,000-60,000 years in coincidence with Glacial –Interglacial episodes of the late Pleistocene. The large difference between the female population size before expansion ($\theta_0 = 0.07$) and after

expansion ($\theta_l = 99,999$), supports a rapid expansion of populations after reduction. The discriminant analysis for the 18 standardized morphometric characters was coincident with the differences reported for the mtDNA and with the clinal divergence observed according to the isolation by distance model. Together, molecular and morphological data, allow to conclude that the brown shrimp in the Mexican Pacific exhibit moderate levels of divergence that seems to be strongly influenced by the prevailing oceanographic circulation in the area and by the continental geomorphology characterized by the lack of estuarine habitats for some areas along the species' distributional range, as well to its limited dispersal capability.

INTRODUCCIÓN

Es frecuente que algunas especies presenten variaciones en cuanto a la composición genética de sus poblaciones, debido a la presencia de barreras que impiden o limitan el flujo génico entre éstas. Dichas barreras pueden ser físicas como la acción de las corrientes en un medio acuático, las variaciones de temperatura, o la presencia de accidentes topográficos entre otros; o bien biológicas como la capacidad para adaptarse a las diferentes condiciones del ambiente en el rango en el que se distribuyen y para dispersarse a lo largo de éste, o bien si existen diferencias en las épocas de maduración y desove entre las poblaciones de una especie, pueden constituir una barrera reproductiva, al igual que la ausencia de lagunas costeras que son utilizadas como áreas de crecimiento para varias especies, entre ellas el camarón, así como la disponibilidad de alimento. En especies cuyo rango de distribución es muy amplio inclusive la misma distancia puede ser un factor de aislamiento, especialmente en organismos que presentan poca movilidad (Slatkin, 1993). Todos estos factores pueden originar la presencia de estructura genética en las poblaciones, la cual consiste en la formación de unidades poblacionales genéticamente discretas, que en un momento dado pueden considerarse como “stocks” para fines de conservación de los recursos genéticos de las poblaciones.

Por otro lado, la estructura de una población es el resultado de la acción de los diferentes mecanismos evolutivos en la historia de su distribución. La filogeografía abarca el estudio de dichos procesos, ya que busca establecer patrones de distribución de linajes genéticos en espacio y tiempo (Avice, 2000), permitiendo que por medio de los procesos microevolutivos que tienen lugar dentro de las especies, se pueda hacer inferencia sobre las diferencias macroevolutivas que se observan en éstas. De esta manera es posible interpretar la historia evolutiva de la distribución actual de las poblaciones y cómo ésta ha sido influenciada por las diferentes fuerzas evolutivas en el tiempo, deduciendo los sitios de origen de las poblaciones y la dirección de su dispersión así como aspectos de la demografía histórica de las mismas, los cuales es posible relacionar con aspectos tanto geográficos como ecológicos, evidenciando así la estrecha relación que existe entre

demografía poblacional y la genealogía histórica de una población (Avise, 1994; Avise, 2000 y Avise et al., 1987).

En aquellas especies que son explotadas con fines económicos como es el caso de las pesquerías uno de los aspectos fundamentales para su manejo es identificar si existe estructura genética dentro de la misma, para caracterizar las unidades de pesca que componen el recurso, también conocidas como “stocks” (Begg et al., 1999).

Un stock es una entidad discreta ubicada en un mismo espacio y tiempo con parámetros biológicos únicos tales como tasa de crecimiento, distribución, mortalidad, fecundidad y diversidad genética, entre otros (Carvalho y Hauser, 1994). Todos estos factores conllevan a que cada stock responda de manera independiente a la explotación y por ello requieren un manejo también independiente (Allendorf *et al.*, 1987; Ferguson *et al.*, 1995).

La administración sustentable de una pesquería se alcanza cuando se obtiene un equilibrio entre las capturas y el reclutamiento (Allendorf et al., 1987; Wallace y Fletcher, 2001). Sin embargo lograr dicho equilibrio resulta difícil cuando no es considerado el número de unidades posibles de manejo que conforman el recurso y éstas mantienen diferencias en sus parámetros poblacionales. Lo anterior debido a que la pesca indistinta sin considerar la presencia de diferenciación intrapoblacional formada por grupos genéticamente discretos, puede reducir de manera drástica la variabilidad genética de aquellos grupos cuya variación genética sea mínima (Díaz-Jaimes, 1999) ya que aquellos grupos con una menor variación genética pudieran estar siendo sobreexplotados (Mustafa y Rahman, 1999). Dicho manejo incluso puede poner en riesgo de colapso a poblaciones que están genéticamente diferenciadas (Mustafa y Rahman, 1999; Ward, 2006).

La preservación de los recursos genéticos en poblaciones sujetas a explotación comercial es también una preocupación constante de la biología conservacionista (FAO, 1981). La capacidad de una especie para adaptarse a futuros cambios del ambiente depende en mucho del patrimonio genético de sus poblaciones (Mustafa y Rahman, 1999). Debido a que conocemos muy poco acerca del valor ecológico, económico o evolutivo de los genes de la población, la conservación de la diversidad genética no puede ser específica. Dado que

resulta difícil pronosticar cuales serán las condiciones del ambiente en el futuro, no podemos tener idea del valor adaptativo que tendrán los alelos que ahora están presentes en las poblaciones. De tal forma que la única opción para garantizar una adaptación adecuada, es conservar tanto como sea posible la variación genética existente (Ryman, 1991).

Para definir la estructura genética de las poblaciones y lograr su delimitación han sido implementadas variadas técnicas que retoman diversos aspectos tanto evolutivos como de la biología de las poblaciones (Kumpf et al., 1987; Cadrin y Friedland, 1999).

Dentro de éstas, los marcadores moleculares han sido empleados exitosamente para estimar niveles de diversidad genética y divergencia entre poblaciones de la misma especie dado que presentan una alta sensibilidad para detectar la variabilidad genética y los efectos de las diversas fuerzas evolutivas con que interactúa ésta, en especial con algunas regiones del genoma mitocondrial (Awise, 1994; Ferguson *et al.*, 1995).

Los análisis con DNA mitocondrial (mtDNA) abrieron hace algunas décadas toda una perspectiva a los estudios evolutivos de las poblaciones. Dado que los cambios evolutivos en mtDNA se aprecian muy rápidamente y no muestran recombinación heredable, proveen una fuente de haplotipos que pueden ser ordenados filogenéticamente dentro de una misma especie y que permiten reconocer la presencia de patrones filogeográficos de las especies (Awise, 1994).

La subdivisión poblacional se correlaciona con diferencias significativas en la filogenia de linajes genéticos del mtDNA a través del rango de distribución de una especie. Generalmente la presencia de haplotipos mitocondriales muy estrechamente relacionados en los grupos, refleja restricciones de flujo genético muy recientes, mientras que diferencias muy marcadas en éstos, indicaría una separación en la historia poblacional anterior (Awise, 1994).

Por otro lado, dado que el mtDNA es heredado por vía exclusivamente materna, el uso simultáneo de marcadores nucleares altamente variables, tales como los microsatélites aportan una información sumamente valiosa para este tipo de estudios, ya que pueden revelar la estructura de una población a una escala temporal reciente, además de poseer

otras características importantes como la neutralidad y codominancia, al igual que la posibilidad de trabajar a partir de material no idóneamente preservado (Ball *et al.*, 1998).

La variación genética se puede ver reflejada en la morfología y fisiología de los organismos, como un resultado de su historia de vida (Allendorf *et al.*, 1987), por lo que algunos autores han planteado la posibilidad de comparar la variación genética entre poblaciones con su variación morfológica. La expresión fenotípica de los caracteres, está en función tanto de las características del ambiente en el que un individuo se desarrolla, como de la información contenida en sus genes (Ferrito *et al.*, 2007; Konan *et al.*, 2010), por lo que, hacer la delimitación de las poblaciones utilizando este tipo de información, proporciona una visión integral, que abarca tanto el componente ambiental como el evolutivo de las especies. Por otra parte, la mayoría de los estudios de diferenciación de especies se ha basado en caracteres morfológicos, en vista de lo cual no deja de ser una alternativa que pueda explorarse, sobre todo si se considera que es una técnica accesible, eficiente y de muy bajo costo que ha mostrado ser de gran utilidad para la diferenciación de stocks (Avsar, 1994; Candrin y Friedland, 1999).

El camarón es uno de los recursos pesqueros más importantes en nuestro país, no sólo por el consumo nacional, ya que México se ubica dentro de los principales países exportadores de este producto, siendo Estados Unidos, Japón y España sus principales destinos (CONAPESCA, 2011).

Dada su alta cotización, el camarón ocupa el primer lugar por generación de divisas a nivel nacional, obteniéndose por pesca un promedio de 167, 015 toneladas anuales, lo que genera un capital aproximado de 6 744 millones de pesos (CONAPESCA, 2011).

Para fines de explotación, en el Pacífico mexicano se han delimitado áreas de pesca, con base principalmente en la geografía de la zona (SAGARPA, 2009), y considerando a la producción en conjunto de todas las especies que la constituyen. Sin embargo no ha sido corroborado si esta división en zonas tiene una base genética y/o morfológica que contribuya a la implementación de estrategias integrales para el manejo del recurso.

Por todo lo anterior es prioritario generar investigaciones que proporcionen una visión integral, en las que se retomen diferentes aspectos de la biología de las poblaciones de camarón que sirvan de base a la implementación de metodológicas de explotación que permitan realizar una correcta administración de este recurso.

ANTECEDENTES

Los camarones se incluyen en la familia Penaeidae la cual pertenece al orden de los decápodos dentro del Phylum Crustacea. Los miembros de esta familia conforman nueve géneros con alrededor de 37 especies, 14 de las cuales se consideran económicamente importantes. En nuestro país están representados con cinco especies en el Golfo de México (*Farfantepenaeus duorarum*, *F. aztecus*, *L. setiferus*), *F. brasiliensis* y *Sicyonia brevirostris* y cinco en el océano Pacífico (*F. californiensis*, *F. brevirostris*, *L. stylirostris*, *L. vannamei* y *L. occidentalis*) (Dore y Frimodt, 1987).

Biología de la especie

Los camarones presentan un cuerpo dividido en tres regiones: cefalotórax, abdomen y telson. En el cefalotórax se ubican la mayoría de sus órganos, así como los apéndices que tienen una función sensitiva (anténulas y antenas), alimenticia (mandíbulas, maxilas y maxilípedos), y una función natatoria (pereiópodos). El cefalotórax presenta diferentes procesos como espinas, suturas y surcos, cuya forma tamaño y distribución, son característicos para cada especie. En la región final del cefalotórax en la parte ventral, las hembras presentan el téllico, que es el sitio para la ovoposición.

En la región que corresponde al abdomen, se concentra la masa muscular; éste se encuentra dividido en seis segmentos, cinco de los cuales cuentan con un par de apéndices, llamados pleópodos y cuya función es natatoria. En los machos el primer par de pleópodos se encuentra modificado, dando lugar a la formación de un petásma, el cual sirve como órgano copulador.

La última región la constituye el telson, que presenta los urópodos que sirven también para la natación (Pérez-Farfante, 1988).

Dentro de su ciclo de vida presentan una fase larvaria oceánica que dura aproximadamente tres semanas, es en este período que tiene lugar la dispersión más significativa para estos organismos la cual se lleva a cabo por medio de las corrientes. Durante su fase larvaria los

camarones pasan por cinco fases del estadio nauplio, tres del estadio de protozoa y dos fases del estadio mysis, la mayoría de las especies cuando llegan a la fase de postlarvas ingresan a lagunas costeras o estuarios, sitios que son utilizados como áreas de crianza hasta el estado juvenil. Sin embargo se sabe que algunas especies no dependen de la presencia de estos sistemas para completar su desarrollo.

En los estadios juvenil y adulto los camarones constituyen una de las especies más representativas de la fauna bentónica, se ubican en profundidades menores a 50 metros, generalmente asociados a pastos marinos o fondos lodosos (Martínez, 1993).

Su rango omnívoro y su amplia capacidad de adaptación les han permitido ocupar una gran diversidad de ambientes, por lo que se consideran cosmopolitas (Dore y Frimodt, 1987).

El camarón café se distribuye desde Cabo Concepción, en Estados Unidos, toda la costa de Pacífico mexicano y América central, hasta el Perú e Islas Galápagos (Hendrickx, 1995a). Aunque su abundancia presenta marcadas variaciones, se captura en baja proporción en la Bahía Sebastián Vizcaíno, en el litoral oeste de la península de Baja California Sur. Comienza a ser abundante en Bahía Magdalena y el Golfo de California, principalmente en la parte central y norte, pero frente a las costas de Nayarit y Jalisco, Colima y Guerrero, su abundancia es baja y vuelve a ser abundante en la zona del Golfo de Tehuantepec (Fig. 1). En el estado adulto generalmente se localiza entre los 28 y 36 metros de profundidad, y se caracteriza por presentar la mayor actividad durante la noche (Aragón-Noriega *et al.*, 1996).

Esta especie se considera oceánica, pues no requiere ingresar muy adentro de los sistemas lagunar-estuarinos para completar su ciclo de vida, sin embargo se ha reportado su presencia en el interior de dichos sistemas en su fase de crecimiento (Pacheco-Trejo, 1998; Romero-Sedano *et al.*, 2004; Miguel-Gómez, 2007), lo que junto a la discontinuidad en su distribución, presumiblemente debida a la ausencia de sistemas estuarinos, hace suponer que guardan alguna relación con los mismos.

El camarón café presenta una muy alta variabilidad interanual de su periodo reproductivo, pero de manera general se pueden evidenciar dos patrones; uno en el que el desove se

efectúa durante todo el año, sobre todo en las regiones más tropicales, y otro con dos periodos masivos de reproducción. El primero de ellos de marzo a mayo, el cual se considera más intenso y el otro de octubre a noviembre (Leal-Gaxiola *et al.*, 2001).



Fig. 1. Distribución del camarón café *F. californiensis* y patrón de corrientes del Pacífico mexicano.

La talla de maduración promedio es de 106.79 mm para machos y 133.32 mm para hembras en la laguna de Agiabampo, Sonora-Sinaloa, (Romero-Sedano *et al.*, 2004;). Sin embargo, tanto la talla a la cual se alcanza la maduración en estos organismos como los periodos reproductivos, parecen estar asociados a la temperatura ya que a temperaturas más cálidas, los periodos son más continuos, y la talla de maduración disminuye (Leal-Gaxiola *et al.*, 2001; Aragón-Noriega y Alcántara-Razo, 2005).

La pesquería del camarón en nuestro país

Anualmente la pesquería del Pacífico produce un promedio de 139,131 toneladas al año, lo que equivale a una ganancia de 5,618 millones de pesos (Fig. 2). Esta pesquería sustenta aproximadamente el 84% de la producción total por pesca de camarón en nuestro país (CONAPESCA, 2011), y aunque dicha producción se encuentra conformada por cinco especies: *F. californiensis*, *L. stylirostris*, *L. vannamei*, *F. brevirostris* y *L. occidentalis* (Martínez, 1993), tan sólo entre el camarón café y el camarón azul aportan el 80% de la producción pesquera, con volúmenes muy similares entre ellos, mientras que el camarón blanco tan sólo aporta un 17%.

Tanto *L. stylirostris* como *L. vannamei* son especies que se cultivan, por lo que se cuenta con una aportación que puede llegar a ser hasta de 200% veces más por este rubro. Sin embargo para el caso del camarón café dadas las dificultades para su reproducción en cautiverio, sus exigencias de manejo, su mínima resistencia a las enfermedades, y su lento crecimiento en la etapa juvenil, no se ha tenido éxito en su cultivo, por lo que su aportación se ve restringida exclusivamente a la pesca (Martínez, 1993).

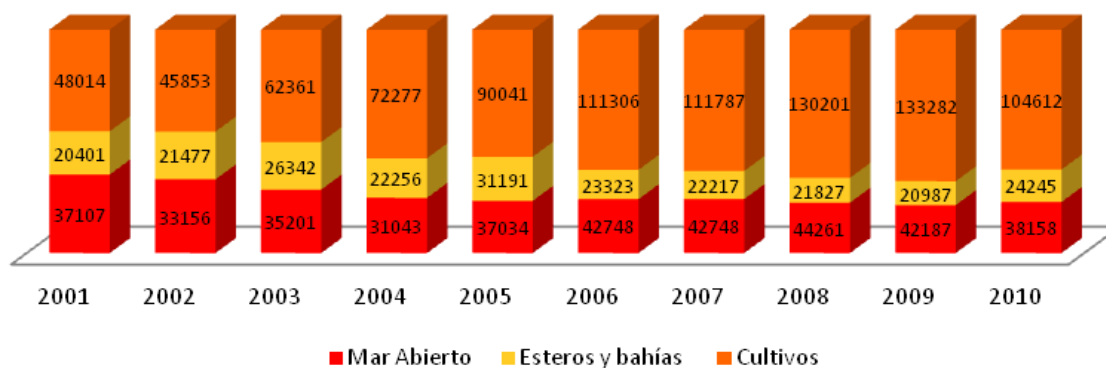


Fig. 2. Serie histórica de la producción de camarón en México 2001-2010. Peso vivo en toneladas

Para fines del monitoreo de las poblaciones, esta pesquería se ha dividido en zonas que a su vez se dividen en subzonas, las cuales son evaluadas por los diferentes centros regionales de investigación pesquera: zona 10 (alto golfo, costas de Baja California y Sonora); zona 50

(Bahía Magdalena y costa occidental de Baja California); zona 20 (Costa de Sonora); zonas 30, 40 y 60 (Costa de Sinaloa); zona 70 (Costas de Jalisco, Colima y Michoacán); zona 80 (costas de Guerrero y Oaxaca) y zona 90 (Golfo de Tehuantepec) (SAGARPA, 2009).

La delimitación de las áreas de pesca del camarón en el Pacífico mexicano se ha basado principalmente en la geografía de la zona (SAGARPA, 2009) y considerando a la producción en conjunto de todas las especies que la constituyen. Sin embargo debido a las características del camarón café del Pacífico mexicano tales como una dispersión muy limitada, segregación en las épocas de desove en diferentes zonas, y heterogeneidad de su abundancia a lo largo de todo su amplio rango de distribución, hace posible suponer que dicha especie presenta algún grado de estructura genética, la cual debe ser estimada y utilizada para la implementación de estrategias integrales en el manejo del recurso.

Estructura genética en camarones

La estructura genética poblacional en los camarones varía considerablemente de una especie a otra y puede estar afectada por diversos factores.

En el caso de las poblaciones de *F. aztecus*, *F. duorarum* y *L. setiferus* en el Golfo de México, los bajos niveles de diferenciación encontrados a partir de 24 sistemas aloenzimáticos (G_{ST} 0.022, 0.015 y 0.017, respectivamente) revelaron que cada una de estas especies está representada por un solo pool genético. El autor concluye que la homogeneidad resultado del flujo génico está dada, en este caso, por la capacidad de dispersión de los organismos y por las condiciones oceanográficas del Golfo, que le permiten constituirse como un sistema homogéneo con muy poca influencia del exterior (Lester, 1979).

Esto mismo fue confirmado por Ball y Chapman (2003), quienes estudiando 6 microsatélites en poblaciones de *L. setiferus* del Golfo de México y la costa Atlántica oeste de Estados Unidos, únicamente encontraron evidencia de estructura poblacional, cuando agruparon las localidades del Golfo de México y las compararon con las del Atlántico oeste ($F_{CT} = 0.001$; $p = 0.04$), encontrando que las poblaciones se encuentran conformadas por 2

clados. Dicho resultado al parecer corresponde a la presencia de una barrera biogeográfica entre estas dos zonas, cuyas poblaciones debieron haberse separado al menos en la última glaciación (500 000 años atrás), cuando el nivel del mar en el Atlántico norte debió de haber tenido cerca de 120 metros por debajo del presente nivel.

La presencia de estructura genética de las poblaciones de *L. stylirostris* del Golfo de California fue reportada por Maqueda (1990) al analizar 31 loci en aloenzimas ($F_{ST}=0.290$). Esta investigadora señala que el flujo génico entre el Alto Golfo y la parte centro y sur del golfo se ve restringido por la presencia de las islas Ángel de la Guardia y Tiburón. Además de que la parte norte del golfo es muy somera (200 m), mientras que la región central y sur poseen una serie de cuencas con profundidades hasta de 3700 m. Dadas las fluctuaciones oceanográficas y biológicas existentes en el Golfo, es posible que los organismos se hayan adaptado a las condiciones locales, superando los efectos homogeneizadores del flujo génico, dando como resultado la diferenciación genética entre las poblaciones.

Esto mismo fue corroborado más adelante a partir de un estudio realizado con RAPD's por Aubert y Lightner (2000), quienes reportaron un nivel significativo de diferenciación ($\Phi_{ST} = 0.147$) y mencionan que la estructura genética encontrada para *L. stylirostris* en Golfo de California puede estar influenciada por varios factores, algunos de los cuales están relacionados con los ciclos biológicos de la especie. Al parecer, la mayoría de las larvas producidas en las diferentes zonas de la costa este, son retenidas en los estuarios y lagunas costeras donde permanecen hasta la etapa de subadultos antes de ser reclutados en sus poblaciones de origen convirtiéndose en un factor que ha influido en la diferenciación de las poblaciones. Por otro lado, el Golfo de California presenta amplias fluctuaciones en la temperatura; la zona del alto Golfo exhibe una temperatura entre 2 y 5 °C por debajo de la parte central y baja del Golfo. Si las diferentes poblaciones de camarón han adaptado el inicio de su maduración gonadal a diferentes temperaturas, esta diferenciación podría preservar la estructura genética de las poblaciones. Aunque debido a que la selección actúa sólo en una parte de los genes, evidenciar la presencia de estructura genética a partir de marcadores neutrales, disminuye la probabilidad de detectarla.

Además, la presencia de barreras físicas como serían el complejo sistema de corrientes que caracterizan esta zona así como la zona de arrecifes, impiden la migración de adultos y juveniles entre Bahía Kino y Guaymas, lo que puede representar un factor que contribuye a la diferenciación genética entre las poblaciones de *L. stylirostris* del Golfo de California (Aubert y Lightner, 2000).

La estructura poblacional de *L. vannamei* ha sido identificada entre poblaciones de México y Panamá (Sinaloa, Guerrero, Guatemala y Panamá) a través del empleo de 5 microsatélites. Los valores se ubicaron en rangos desde $F_{ST} = 0.017$ entre Sinaloa y Guatemala, hasta $F_{ST} = 0.0625$ entre Sinaloa y Panamá. Lo cual sugiere que cada una de estas zonas puede constituir un stock independiente (Valles-Jiménez *et al.*, 2005).

De acuerdo a la acción conjunta de factores oceanográficos y biológicos que limitan el flujo génico en las poblaciones de *L. vannamei*, estos autores dividen el área de estudio en tres zonas bien diferenciadas. Una es la parte baja del Golfo de California, caracterizada por una plataforma amplia, con sedimentos aluviales depositados por afluencia de ríos, y con patrones de corrientes determinados por fuertes vientos. En invierno, estos fluyen con dirección noroeste a la costa, produciendo giros y afloramientos, mientras que en verano soplan con dirección sureste mostrando un patrón inverso en su dirección. La segunda zona estaría ubicada entre Cabo Corrientes y Salina Cruz, donde la plataforma continental varía mucho, pero en términos generales es más angosta (10 - 15 km), con presencia de algunos cuerpos lagunar-estuarinos y temperaturas cálidas (28 °C aproximadamente, a lo largo de todo el año), donde las aguas superficiales muestran leves movimientos. Por último la zona, de Salina Cruz a Panamá, con una amplia plataforma continental, donde sus aguas costeras son fuertemente influenciadas por los vientos en dirección perpendicular a la costa, provocando la salida de las corrientes que transportan las larvas e impidiendo la mezcla de las mismas. Los autores señalan que es posible que la diferenciación en las características reproductivas de cada zona esté correlacionada con las discrepancias en las temperaturas (Valles-Jiménez *et al.*, 2005).

El camarón café de Pacífico mexicano *F. californiensis* que comparte aproximadamente el mismo rango de distribución que *L. vannamei* parece seguir un patrón de diferenciación

genética muy similar. Un estudio realizado con 7 loci de isoenzimas polimórficas, mostró alta diferenciación genética entre las poblaciones de Sinaloa y Oaxaca, (significancia de la prueba de homogeneidad de frecuencias $p < 0.001$), así como entre las poblaciones de Oaxaca y Michoacán (significancia de la prueba de homogeneidad de frecuencias $p = 0.03$). Tal estructura puede ser explicada en función del patrón de corrientes presentes en esta zona del Pacífico. En cuyo caso la corriente de California representa un posible mecanismo de dispersión para la población de camarón de Sinaloa, la cual viaja en dirección sur hasta los 15°N en la primera mitad del año, que coincide con la principal época reproductiva del camarón en esta zona. En este punto se incorpora a la corriente Norecuatorial transportando las larvas en dirección noroeste. La población de Oaxaca tiene su pico reproductivo hacia los meses de agosto – octubre y la dispersión de sus larvas es mediada por los movimientos locales de las corrientes que podrían actuar como un mecanismo de retención de las mismas impidiendo el intercambio con las poblaciones de Sinaloa y Michoacán (Díaz-Jaimes *et al.*, 2006).

La diferenciación genética en 5 poblaciones de *L. schmitti* en Cuba ($I = 0.99, 0.98, 0.97$ y 0.93), mostró una fuerte correlación con las distancias geográficas cuando se realizaron las comparaciones entre pares de poblaciones. Lo cual indica que el aislamiento por distancia es el factor que juega un papel importante en la diferenciación genética de estas poblaciones (Espinosa *et al.*, 1989).

Un caso similar es reportado en el Golfo de Tailandia, donde al analizar la variación genética de *P. merguensis* se encontró que para el locus PvAmy (nDNA), en la localidad Trad (norte) el alelo más común era el 381, mientras que en la localidad Songkhla (sur), lo era el alelo 379, mostrando valores intermedios para ambos en la localidad Surat Thani (centro). Lo anterior hace suponer que la distancia es un factor que restringe el flujo genético entre la población Trad y el resto de las localidades analizadas. Por otro lado en el Golfo de Tailandia la época de lluvias en la zona norte y en la parte sur ocurren en tiempos diferentes (agosto- octubre en el norte y diciembre – febrero en el sur), por lo que los camarones han adaptado su periodo óptimo de maduración en función del tiempo, lo cual podría constituir un obstáculo para el flujo génico entre estas dos poblaciones. Aunado a

esto, durante el periodo del monzón una corriente actúa como barrera oceanográfica, separando las partes norte y sur del Golfo (Wanna *et al.*, 2004).

Una estructuración aún mayor de esta especie fue encontrada al comparar las poblaciones del Golfo de Tailandia con las del mar Andaman ($F_{ST} = 0.203$ $p < .001$). El origen de la divergencia entre estos dos clados probablemente pueda ser explicada por la diferenciación filogeográfica de *P. merguensis*, originada por una barrera geográfica que separa el océano Indico del océano Pacífico por el conglomerado del archipiélago de Islas de Lasa, Filipinas e Indonesia (Wanna *et al.*, 2004).

P. monodon es la especie en la cual se han realizado el mayor número de estudios sobre estructura poblacional, a partir del empleo de diferentes marcadores moleculares. Uno de los primeros reportes es el que realizan Benzie y algunos de sus colaboradores (1992) utilizando isoenzimas, para siete localidades de Australia. Estos autores únicamente detectaron estructura genética significativa cuando la localidad del Río Grey (zona oeste) era incluida en el análisis ($F_{ST} = 0.0311$), pero la estructura genética no fue significativa cuando únicamente se comparaban las localidades de la zona norte y este de Australia ($F_{ST} = 0.0047$). Al parecer el Golfo de José Bonaparte, constituye una barrera que impide el flujo génico entre la zona oeste y las demás localidades. Tal patrón también podría reflejar el efecto de la presencia de barreras biogeográficas históricas, que ocurrieron como el resultado de cambios en el nivel del mar. Entre 14 000 - 17 000 años atrás Australia y Nueva Guinea estaban unidas, desde Cape York a las islas Melville. Los patrones de divergencia genética de *P. monodon*, podrían sugerir la colonización desde la costa este, a la parte norte, la cual fue acompañada de una pérdida de alelos. La pérdida de variación genética aparece más marcada en la costa oeste. De ahí que la población del Río Grey refleje el establecimiento relativamente reciente de una población aislada (Benzie *et al.*, 1992).

Estos mismos investigadores realizaron un estudio posterior (Benzie *et al.*, 1993) empleando mtDNA a través de RFLP's, y encontraron que las frecuencias de los genotipos mitocondriales difieren significativamente entre la costa oeste y el resto de las localidades

($\chi^2 = 7.23$; $p < 0.05$, pero no entre las regiones del este ($\chi^2 = 1$; $p > 0.05$). Con lo cual, pudieron corroborar los resultados anteriores.

Por otra parte en un estudio realizado con microsatélites se muestra que la diferenciación genética de *P. monodon* entre la región oeste con las regiones norte y este de Australia, es altamente significativa ($F_{ST} = 0.0215 - F_{ST} = 0.0263$, $p < 0.01$). El bajo número de alelos presentes en la región oeste, hace suponer que se debe o a un cuello de botella, o al efecto de fundador como lo habían supuesto anteriormente Benzie y colaboradores (1992; 1993) (Brooker *et al.*, 2000).

La estructura poblacional presente en Indonesia también parece tener una explicación biogeográfica. La región oeste (Aceh), presenta una diversidad genética significativamente distinta comparada con las regiones este y sur de Indonesia: (Cilacap $F_{ST} = 0.037$; Madura $F_{ST} = 0.027$; Bali $F_{ST} = 0.026$; Tarakan $F_{ST} = 0.047$; Dompu $F_{ST} = 0.020$ y Sulsel $F_{ST} = 0.024$). Sin embargo, entre estas regiones la diferenciación genética no es significativa evidenciando la existencia de algún grado de flujo génico entre Aceh y el resto de las localidades. Al parecer esta población pudo haber sido aislada de las otras durante el Pleistoceno, cuando el nivel del mar era muy bajo. Este mismo patrón ha sido reportado en otras especies (Sugama *et al.*, 2002).

En las Islas Filipinas la estructura poblacional de *P. monodon* ha sido reportada mediante el empleo de microsatélites, donde la localidad de Negros Occidental-W, difiere significativamente respecto de otras tres regiones (Palawan $F_{ST} = 0.009$; Quezon; $F_{ST} = 0.012$ y Capiz $F_{ST} = 0.013$). El patrón de diferenciación entre estas cuatro regiones muestra una fuerte correlación con respecto a la preservación de los pastos, constituidos como zonas de alimentación y refugio para estos organismos, y con la actividad acuacultural presente en la zona. La población de *P. monodon* de Negros Occidental-W, mostró una marcada disminución en su diversidad genética, indicada por el bajo número de genotipos y alelos. Es muy posible que esa población esté siendo afectada por la pérdida de zonas de pastos que constituyen el hábitat de los camarones, además de la contaminación causada por las descargas provenientes de las granjas de cultivo de la región (Xu *et al.*, 2001).

La variación en el mtDNA de esta especie, ha sido contrastada entre Malasia, Australia y Fiji, a partir de enzimas de restricción. Los resultados han mostrado una significativa diferenciación genética entre la población de Fiji y las poblaciones de Malasia y Australia (% de divergencia = 1.7%), aunque entre estas últimas no existe diferenciación significativa. No obstante que ya se conocía la existencia de aislamiento entre el Indico y el Pacífico, con los hallazgos de esta investigación se puede concluir además que la región zoogeográfica del Pacífico Indo-pacífico oeste está dividida en tres regiones genéticamente distintas para *P. monodon*: Océano Indico, Pacífico- oeste y el archipiélago Melanesio (Bouchon *et al.*, 1994).

La diferenciación genética de las poblaciones de *P. monodon* entre el Golfo de Tailandia y el mar Andaman ha sido detectada a partir de diversos marcadores RAPD's (Tassanakajon *et al.*, 1998), mtDNA con RFLP's (Klinbunga *et al.*, 1999) y microsatélites (Supungul *et al.*, 2000). Los estudios coinciden en señalar que la diferenciación en estas zona es el resultado de un origen biogeográfico diferente para la costa oeste y la costa este de Tailandia.

Análisis morfológicos en la delimitación de poblaciones

La estimación de variación morfológica inicialmente fue empleada para describir el crecimiento de los organismos, relacionando de manera lineal la longitud y peso de los individuos. En función de dicha relación se estimaba el tipo de crecimiento presente en los especímenes de cada población, el cual podía ser alométrico o isométrico. Una vez determinado el tipo de crecimiento, se podían diferenciar las poblaciones, o bien los machos y las hembras dentro de una misma población. De esta manera Templeman (1935), encontró que en los stocks de la langosta americana *Homarus americanus* los machos que maduraban a tallas más pequeñas, desarrollaban tamaños de quelas más grandes. Sin embargo la discriminación entre stocks a partir de únicamente dos variables, no parecía ser una metodología muy confiable, por ello Teissier (1938), utilizó una dimensión multivariada de caracteres morfológicos para estudiar el dimorfismo sexual del cangrejo

Maja squinado. De hecho Teissier (1938), fue el primero en interpretar al primero de los componentes principales como un índice multivariado del tamaño, y el segundo componente principal como índice multivariado de la forma (Reyment, 1990).

El análisis con base en la variación de la morfometría de estructuras es una metodología que ha sido utilizada exitosamente para la identificación y discriminación de stocks en numerosas pesquerías (Avsar, 1994; Cadrin y Friedland, 1999). En casos específicos se ha demostrado que diferencias de forma entre distintos grupos de peces, revelan diferentes tasas de crecimiento así como tasas de mortalidad y reproducción, y por consiguiente, diferenciación de stocks (Swain y Foote, 1999; Cadrin, 2000). La variación morfológica entre grupos de diferentes zonas geográficas puede ser atribuida tanto a características genéticas, como a factores ambientales (Waldman *et al.*, 1988).

La mayoría de los estudios para la discriminación entre stocks a partir análisis morfométricos han sido realizados en diferentes tipos de organismos, y en el caso de crustáceos también se ha explorado con bastante éxito. Por ejemplo, la proporción del tamaño de las quelas ha sido utilizado para estudiar la variación geográfica en relación con la variación en talla y la madurez para algunos decápodos tales como el cangrejo curtidor (*Chionoecetes bairdi* y *C. opilio*; Somerton, 1981) y el cangrejo rey dorado (*Lithodes aequispina*; Somerton y Otto, 1986).

Por otro lado, se ha explorado la relación entre la variación morfológica y la variación genética en algunas poblaciones de camarones y se han encontrado exactamente los mismos patrones (Díaz *et al.*, 1995).

En estudios donde se han comparado estos dos tipos de información, se ha sugerido que los individuos que presentan mayor variación alélica exhiben más bajos niveles de fluctuación asimétrica y por tanto mayor variación morfológica que ejemplares homocigotos (Nonato de Lima *et al.*, 1995). Sin embargo, esta no es una relación directa dado que se desconocen cuáles genes están involucrados en cada una de las características morfológicas, por tal motivo dichos resultados únicamente nos permiten establecer una relación a nivel general.

ÁREA DE ESTUDIO

La zona del Pacífico centro-oriental, presenta una extensión de 1500 km², se localiza en la zona de conversión de la corriente de Costa Rica que tiene su origen en Sudamérica a la altura de Chile y se dirige hacia el norte, y la corriente de California que fluye paralela a la costa de California con dirección sur hasta encontrarse con la corriente Norecuatorial.

La zona de impacto de estas dos grandes corrientes genera un sistema de corrientes menores que varía en su posición de acuerdo a la época del año, por lo que su ubicación no es tan precisa (Hendrickx, 1995b).

De acuerdo a los patrones de corrientes que se presentan en el Pacífico mexicano, De la Lanza (2001) ha diferenciado 3 zonas: a) Golfo de California, b) Costa occidental de la península de Baja California y c) Pacífico mexicano.

a) Golfo de California. La corriente de California penetra en el Golfo de forma incipiente en diciembre y enero, mezclándose con la corriente del propio Golfo y sale con más fuerza hasta llegar al Golfo de Tehuantepec en marzo; en mayo se registra un flujo procedente del sur del Pacífico, que corresponde a la Corriente Costera de Costa Rica, la cual alcanza su máximo en julio, y desaparece en agosto. La sustituye la corriente Norecuatorial que penetra el Golfo de California de agosto a septiembre. En noviembre se intensifica la Corriente del Golfo que fluye hacia el Pacífico hasta diciembre. Este es un patrón general, sin embargo cada una de las regiones del Golfo presenta un patrón de corrientes particular. Por otro lado la región del Golfo también presenta un régimen climático oceanográfico subtropical con marcadas variaciones estacionales siendo estas más notorias en el alto Golfo (de la desembocadura del río Colorado hasta las islas Tiburón y Ángel de la Guarda) (14-30°C) al Golfo inferior (desde isla Tiburón hasta Cabo San Lucas y Cabo Corriente) (24-30°C) además de ser una zona con fuerte influencia de los vientos provenientes del noreste. Este fenómeno provoca las surgencias costeras, esto aunado a la influencia de la corriente de California, genera un incremento en la productividad primaria, haciéndose más evidente en la boca del Golfo (Bernal *et al.*, 2001). Estas variaciones tanto de temperatura y

productividad de las dos zonas del Golfo, puede constituirse como una barrera oceanográfica en ciertas épocas del año para las especies que habitan el Golfo.

b) Costa occidental de la Península de Baja California. Esta zona está influenciada básicamente por la corriente de California que en verano llega a los 30° - 25° N y alcanza su máximo desarrollo hasta los 20° - 15°N durante la primavera. Su intensificación o debilitamiento es resultado de la acción de los vientos.

c) Pacífico mexicano. Esta zona se ve afectada por diferentes corrientes. La corriente de California alcanza su máxima influencia hasta los 18° N (Guerrero) y 15° N (Chiapas) en enero – febrero y marzo – junio, respectivamente. La corriente Norecuatorial, formada por la corriente de California y la corriente de Costa Rica procedente de Panamá, que cambia su nombre a Corriente Mexicana y llega hasta el extremo de la península de Baja California (junio a diciembre). La Corriente de Costa Rica se retrae cuando la corriente de California es mayor, de marzo a junio. La convergencia de ambas corrientes genera la corriente Norecuatorial que desplaza aguas superficiales en dirección oeste a la altura del ecuador lo que a su vez genera un efecto de contracorriente, de aguas sub-superficiales oceánicas que se mueven en dirección contraria, hacia zonas continentales. A éstas se suma la corriente de Tehuantepec, que es generada básicamente por la acción del viento y por la Corriente de Costa Rica. Los nortes del Golfo de México pasan por el istmo, generando corrientes marinas que alcanzan hasta 100cm/s, creando a su vez surgencias y giros anticiclónicos y ciclónicos (Fig 1).

Este complejo patrón de corrientes nos hace suponer, que al menos se podrían propiciar 3 zonas genéticamente diferenciadas. De hecho Hastings (2000), menciona que en el Golfo de California las especies de peces de arrecifes así como muchas de invertebrados constituyen una provincia biogeográfica (Provincia de Cortés) diferente de la presente en el resto del Pacífico mexicano (Provincia mexicana).

La zona occidental del continente americano se caracteriza por la proliferación de numerosas zonas de surgencia o afloramientos, siendo las más importantes el frente de California (México) y el de Perú. Un fenómeno similar aunque en menor grado, tiene lugar

en el frente del Golfo de Tehuantepec. Las surgencias costeras que son fácilmente detectables en zonas tropicales-subtropicales, gracias a la notable diferencia de temperatura que se originan en la superficie, son fenómenos de suma importancia para las pesquerías, entre las cuales se encuentra la del camarón, ya que el aporte masivo de nutrientes pone en marcha cadenas productivas intensas que benefician el reclutamiento y crecimiento de especies comerciales (Hendrickx, 1995b). La presencia de estas dos zonas de surgencia localizadas en la parte norte y sur del Pacífico mexicano, podría ser otro factor para la diferenciación genética de las poblaciones debido a que promueven la aparición de poblaciones residentes que aprovechan las condiciones convirtiéndolas en zonas de desove o crianza para diversas especies.

De la misma forma, los estuarios y lagunas costeras que forman parte de la región del Pacífico – Centro Oriental son ecosistemas de gran importancia para muchas especies dependientes de la presencia de éstos los cuales son sistemas con ambientes subsidiados que además de protección se caracterizan por su alta productividad, por lo que son utilizados por muchas de estas especies como áreas de crianza (Yáñez-Arancibia, 1986).

Aunque estos ecosistemas se encuentran presentes a lo largo de toda la costa del Pacífico Mexicano, su distribución no es homogénea. En una compilación de estudios sobre la oceanografía de mares mexicanos se enlistan 85 sistemas lagunar-estuarinos, de los cuales en las costas de Michoacán y Jalisco únicamente se reportan seis y ninguno de ellos es importante (De la Lanza, 2001).

Los principales sistemas lagunares del Pacífico mexicano son los de Teacapan -Agua Brava y Marismas Nacionales, al sureste del Golfo de California y el de Laguna Superior – Laguna Inferior – Mar muerto cerca de Salina Cruz. (Hendrickx, 1995b).

Otro factor importante para caracterizar la región del Pacífico centro oriental y que está muy relacionado con la presencia de las lagunas costeras es la amplitud de la plataforma continental. La plataforma continental en las costas de Baja California, Sonora y Sinaloa presenta una amplitud promedio aproximada de 135 km, Sin embargo desde Puerto Vallarta hasta Guerrero, ésta disminuye de manera considerable con una amplitud promedio menor

a los 60 km, además esta es una zona de fondos rocosos, no propicia como hábitat para los camarones (De la Lanza, 1991). Esto conlleva a que especies como el camarón que no se ubican a grandes profundidades, disminuyan considerablemente su abundancia en esta zona repercutiendo en forma significativa en la pérdida de conectividad entre las poblaciones que muestran gran abundancia en zonas estuarinas.

OBJETIVOS GENERALES

- Estimar la diversidad genética de las poblaciones de camarón café *F. californiensis* en siete localidades del Pacífico mexicano y a partir de éstas derivar el tamaño efectivo de las poblaciones.
- Determinar la estructura genética, el grado de conectividad y la filogeografía del camarón café, *F. californiensis* en el Pacífico Mexicano, con el fin de evaluar si factores como su capacidad de dispersión limitada o la ausencia de hábitats apropiados a lo largo de su distribución en el Pacífico mexicano, han dado lugar a poblaciones genéticamente independientes factibles de considerarse como unidades de manejo para la administración de su pesquería y en consecuencia la conservación del recurso.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar la diversidad genética del camarón café; mediante secuencias de un fragmento de la región control del mtDNA y dos loci microsatelitales.
- Definir si las poblaciones del camarón café *F. californiensis* distribuidas en el Pacífico mexicano, muestran la presencia de estructura genética y si ésta se encuentra relacionada con la distancia de separación entre las localidades muestreadas.
- Analizar si las características físicas y geográficas del Pacífico mexicano, aunadas a las características de la biología del camarón café han dado lugar al establecimiento de un patrón filogeográfico en las poblaciones de *F. californiensis*.
- Estimar los parámetros de la demografía histórica de las poblaciones del camarón café *F. californiensis* en el Pacífico mexicano.
- Definir el grado de relación entre la variabilidad morfológica de las poblaciones de camarón café *F. californiensis* y la partición de la variabilidad genética.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de organismos

Se realizaron nueve colectas de camarón café *F. californiensis* en diferentes localidades a lo largo de las costas del Pacífico mexicano, la ubicación de dichas colectas fue planeada buscando que las principales zonas de operación de la flota camaronera determinadas por el Instituto Nacional de la Pesca estuvieran representadas. De esta forma, se realizaron 2 colectas en el Golfo de California, y una en las afueras de éste, una en la parte occidental de la península de California, una en la zona del Pacífico central y 4 en el Golfo de Tehuantepec con dos sitios de muestreo (Cuadro 1 y Fig 3).

Cuadro 1. Fecha y ubicación de las colectas de camarón café en el Pacífico mexicano

Localidad	Fecha de colecta	No. de Organismos
Lázaro Cárdenas, Mich. (LC)	Abril, 1997	41
Pto. Madero, Chis (PM)	Febrero, 2002	74
Salina Cruz, Oax. (SC)	Agosto, 2000	27
Puerto Peñasco, Son. (PP)	Septiembre, 2006	35
Choyudo, Son. (CH)	Septiembre, 2006	29
Salina Cruz, Oax. (SC)	Mayo15, 2007	32
Pto. Madero, Chis (PM)	Mayo 15, 2007	31
Pto. San Carlos, B.C. (PSC)	Octubre 3, 2007	64
Mazatlán, Sinaloa (MZ)	Abril 5, 2008	50

Las colectas de Salina Cruz 2000; 2007; Puerto Madero; 2002; 2007 y Mazatlán 2008, fueron obtenidas con el apoyo del Instituto Nacional de la Pesca (SAGARPA) durante las campañas de observación en las épocas de veda. Las muestras de Michoacán y Puerto San Carlos se adquirieron con los pescadores de pesca ribereña, y las muestras de Puerto Peñasco y Choyudo, sólo consistieron de tejido de los organismos y fueron conseguidas mediante el apoyo del CICIMAR de La Paz. (Cuadro1 y Fig 2). En cada muestreo fueron

seleccionados especímenes completos, sin ninguna preferencia de sexo, pero con una talla superior a 134.5 mm, para tener la seguridad de que estuvieran en la fase adulta (Romero-Sedano et al., 2004; Aragón-Noriega y Alcántara-Razo, 2005), y verificando la presencia de características diagnósticas de la especie para su identificación, tales como la carina gastro-frontal bien definida y la carina gastro-orbital con una longitud de al menos, 4 quintos de la distancia entre la espina hepática y el margen orbital (Pérez-Farfante, 1988).

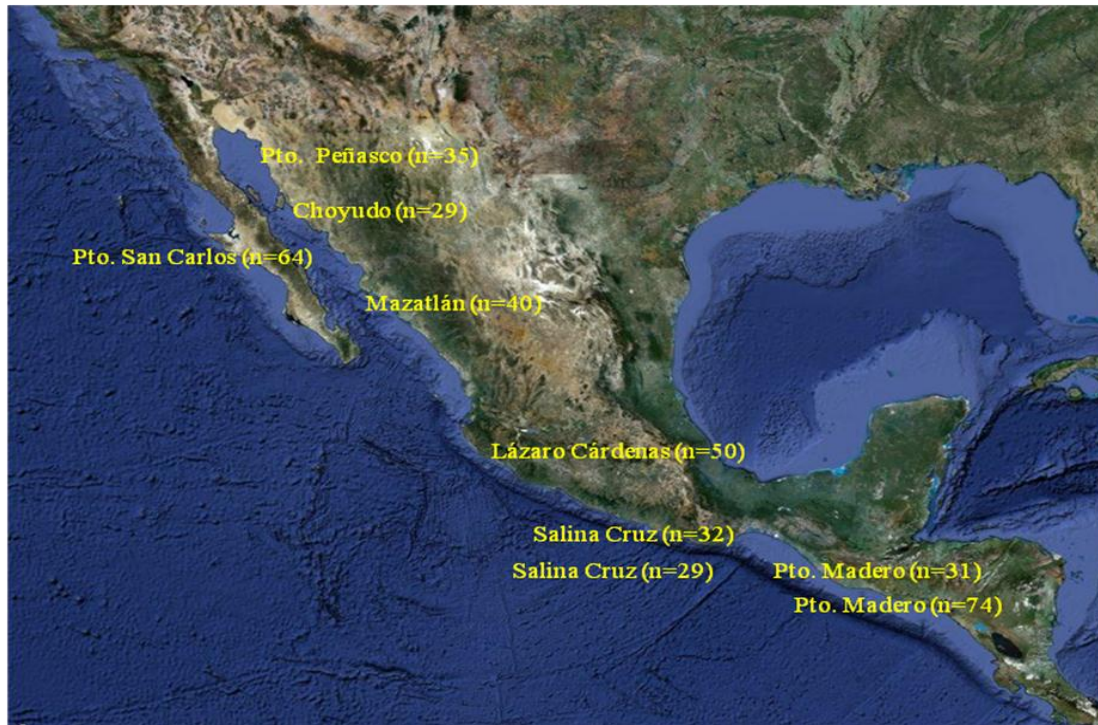


Fig. 3. Ubicación de las localidades colectadas para el camarón café del Pacífico

Los individuos seleccionados fueron colocados individualmente en bolsas de plástico para proteger en la medida de lo posible las estructuras, congelados y transportados al Laboratorio de Genética en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM. Para el caso de las muestras de Puerto Peñasco y Choyudo una vez que fue verificada la especie y la talla del individuo, fue extraída una porción del músculo abdominal la cual fue colocada en tubos de plástico conteniendo buffer DMSO (0.25M de EDTA pH 8.0; 20% DMSO, saturar con NaCl) como conservador.

Extracción de DNA

La extracción de DNA genómico se realizó mediante el protocolo de Chrys-Lysis y Proteinasa K, el cual consistió en disolver un fragmento de tejido muscular de la región abdominal del camarón de aproximadamente 20 mg, en 0.5 ml de buffer (Tris-HCl pH 8.5, 5 mM EDTA, 0.2% SDS y 200 mM NaCl) y 15 µl de proteinasa K (20 mg/ml). La muestra así preparada fue colocada en un baño de agitación a una temperatura de 56°C por un periodo aproximado de 4 horas. Posteriormente el DNA de la muestra fue precipitado con isopropanol, lavado con etanol, y resuspendido en una solución TE (buffer 10mM Tris HCL, 0.1mM EDTA pH 7.5) para rehidratar el DNA.

La calidad del DNA extraído fue corroborada por electrofluorescencia, para lo cual se realizó una electroforesis con alícuotas de 5 µl de cada muestra en un gel de agarosa al 1% en buffer TBE (Tris-Base 45mM, Ácido Bórico 45mM, EDTA 1.0 mM; pH 8.0); teñido con bromuro de etidio y visualizado mediante un transiluminador de luz ultravioleta. Finalmente, las extracciones fueron almacenadas a una temperatura de -4°C hasta su utilización.

Amplificación y secuenciación de un fragmento de la región control de mtDNA

Se realizó la amplificación por medio de la reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) de prácticamente toda la región control (1100 bp) de mtDNA utilizando los oligonucleótidos: 12S [5`-AAGCCAGCTGGATAAACTTT] y Ile3 [5`GCTTACATGTTCTACCCTATC] (McMillen- Jackson y Bert, 2003 y Valles- Jiménez *et al.*, 2006). Para la reacción de PCR se preparó una mezcla que consistió de una alícuota de 10 a 100 ng del DNA previamente extraído, 10 mM de Tris-HCl (pH 8.4), 50 mM de KCl, 1.5mM de MgCl₂, 0.2 mM de cada dNTP, 0.1 mM de ambos oligonucleótidos y 2.5 U de polimerasa de DNA. El programa de amplificación consistió en un paso inicial a 95°C durante 3 minutos seguido de 35 ciclos que consistieron de una temperatura de desnaturalización de 95°C durante 30 segundos, seguido de una temperatura de 49°C para el alineamiento durante 1 minuto y una

temperatura de extensión de 72°C, adicionando 4 minutos a una temperatura de 72°C para extensión final.

Una vez comprobada la amplificación mediante electrofluorescencia. Los productos de PCR fueron purificados utilizando columnas de purificación de membrana sílica Quiagen (No. Cat. 28183) o bien, mediante perlas magnéticas Invitrogen (No. Cat. CS12000), en ambos casos se siguió el protocolo sugerido por el proveedor.

Una vez que las muestras fueron purificadas, se procedió a obtener sus secuencias, las cuales se realizaron mediante un secuenciador automático en el Instituto de Biología de la UNAM, utilizando el oligonucleótido Ile3.

A partir de estas secuencias se rediseñaron oligonucleótidos internos utilizando el programa Primer 3. Los oligonucleótidos que resultaron fueron los siguientes:

CRFcali-F [5'-GCACTAAATTGTGATTTGGTTCA] y CRFcali-R [5'-CCTCTTTTTAGACCAGCCAAG]. Con los nuevos oligonucleótidos el fragmento rediseñado fue más pequeño (650 pb), pero se logró obtener una mejor eficiencia en la secuenciación por lo que se optó por realizar la amplificación con los oligonucleótidos rediseñados y la secuenciación con el oligonucleótido CRFcali-R.

Análisis de mtDNA

Todas las secuencias fueron revisadas junto con sus electroferogramas utilizando el programa Bio-Edit Sequence Alignment Editor (Hall, 1999). En este mismo programa se realizó el alineamiento de todas las secuencias, obteniendo un fragmento de 365 pb, el cual fue alineado con la secuencia de la región D-Loop de mtDNA de *F. californiensis* obtenida en Genbank (EU497054.1).

Los índices de diversidad genética (haplotípica (h), nucleotídica (π); Nei, 1978, número de haplotipos, sitios polimórficos) fueron estimados utilizando los programas Arlequin 3.1 (Schneider *et al.*, 2002) y DNAsp 4.0 (Rozas *et al.*, 2003).

Se realizó un dendrograma con los haplotipos utilizando el método de Neighbor joinig (Swofford y Olsen, 1990) en el software MEGA 5 (Tamura *et al.*, 2007; Apéndice). Sin

embargo, dado el alto número de estos no fue posible identificar ningún patrón por lo que se efectuó el mismo análisis utilizando únicamente los haplotipos que presentaron una frecuencia absoluta mayor de 1.

La elección del modelo adecuado de sustitución de nucleótidos en la evolución molecular del segmento se realizó por medio del programa Modeltest, (Posada y Crandall, 1998), el cual compara la razón de verosimilitud entre diferentes modelos de sustitución de nucleótidos. El modelo de mayor verosimilitud es aceptado como el mejor cuando dicha proporción de verosimilitud es suficientemente amplia como para considerar que la diferencia no se produjo por efecto del azar. El empleo del modelo de sustitución que se ajuste mejor a los datos obtenidos nos permite obtener una aproximación filogenética más confiable.

Con la finalidad de establecer el grado de estructura genética en las poblaciones se realizaron Análisis de Variación Molecular AMOVA (Excoffier *et al.*, 1992), probando diferentes agrupaciones entre las localidades estudiadas considerando su cercanía espacial, así como la delimitación esperada en función de la dinámica presente en la zona de estudio, en cada análisis se realizó la estimación de la variación genética explicada entre las diferentes regiones, entre localidades dentro de dichas regiones y dentro de las localidades, obteniéndose los mejores resultados en el agrupamiento de las localidades en 3 regiones. En la región del Golfo de Tehuantepec estuvieron comprendidas las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero; en la región central las localidades de Puerto San Carlos, Lázaro Cárdenas y Mazatlán y por último la región del Golfo de California, donde se agruparon las localidades de Puerto Peñasco y Choyudo. Se calcularon, en el programa Arlequín 3.1, los índices de fijación entre regiones mediante el estimador Φ_{ST} análogo al F_{ST} (Weir y Cockerham, 1984). Dado que únicamente se cuenta con un segmento del mtDNA equivalente a un solo locus, no es posible estimar la heterocigosis, por lo que el estadístico Φ_{ST} se estima a partir de la diversidad nucleotídica de los haplotipos. La significancia de los estimadores fue calculada mediante 10,000 permutaciones bajo el modelo seleccionado por el programa Modeltest, además de considerar la corrección de Bonferroni (Rice, 1989)

para comparaciones múltiples que consiste en dividir el valor de significancia deseado entre el número de comparaciones realizadas.

Con el programa MIGRATE fueron calculados el número de migrantes entre pares de localidades. Este programa realiza dichas estimaciones con base en máxima verosimilitud y mediante un método de Monte Carlo basado en cadenas de Markov (Beerli, 2008). La estrategia empleada consistió en la aplicación de 10 cadenas cortas con 1000 genealogías muestreadas cada 20 árboles y 4 cadenas largas con 5000 genealogías muestreadas con 20 árboles. Los primeros 1000 árboles en cada cadena fueron desechados durante el proceso de calentamiento.

Utilizando los valores de Φ_{ST} estandarizados y las distancias geográficas se realizó la prueba de Mantel con la finalidad de ajustar el modelo de aislamiento por distancia, el cual predice la diferenciación entre dos poblaciones en función de la distancia que les separan (Smouse *et al.*, 1986; Slatkin, 1993). Para ello se empleó el programa TFPGA (Miller, 1998).

Los parámetros de la demografía histórica bajo el modelo de expansión súbita (τ , θ_0 y θ_i) fueron estimados utilizando el programa Arlequín 3.1, mediante la distribución de frecuencias del número de diferencias entre pares de secuencias (mismatches) (Slatkin y Hudson, 1991; Rogers y Harpending, 1992). El modelo supone que una población estacional en equilibrio pasó por τ generaciones de un tamaño efectivo poblacional N_0 a un tamaño N_1 . La ecuación para obtener los valores de los parámetros de expansión demográfica es $\tau=2\mu T$, donde μ es la tasa de sustitución del fragmento de mtDNA en cuestión, por lo que se utilizó el valor de 19% por millón de años para la región control de mtDNA de *F. aztecus* (McMillen-Jackson y Bert, 2003) y T es el tiempo en años desde la última expansión. Los valores para N_0 y N_1 son calculados a partir de la fórmula $\theta = 2\mu N$. Donde N es el tamaño efectivo poblacional de hembras para una población inicial N_0 que crece hasta un valor de N_1 bajo el modelo de Rogers y Harpending (1992), en el caso del camarón el tiempo generacional que se consideró fue de 1 año (McMillen-Jackson y Bert 2003 y 2004)

Las pruebas de F_s (Fu, 1997) y D de Tajima (Tajima, 1989) para definir desviaciones a la neutralidad debidas a recientes expansiones poblacionales de las localidades, fueron estimadas utilizando 10, 000 simulaciones en el programa Arlequín 3.1 (Excoffier *et al.*, 2005).

En este mismo programa fueron calculados los parámetro de expansión espacial (τ y θ_0) bajo el modelo de continente de islas, el cual supone una población dividida en un número infinito de subpoblaciones, cada una con un tamaño de N individuos, y que intercambia una fracción m de migrantes por generación con el resto de las subpoblaciones. Este modelo asume que $N = N_f$ y que $M = 2Nm$, donde T es el tiempo en años en que todas las subpoblaciones estaban reducidas a una sola población de tamaño N_0 (Rogers y Harpending, 1992).

Amplificación de microsatélites

Dado que no existen microsatélites específicos para *F. californiensis* se decidió realizar ensayos con microsatélites reportados en especies filogenéticamente relacionadas e incluso con una distribución geográfica similar a la del camarón café. Para la amplificación de cada uno de los microsatélites seleccionados se utilizaron aproximadamente 40 organismos de cuando menos 2 localidades. Se empleó la fórmula para la reacción de PCR reportada en las citas originales, además de ensayar diversas concentraciones de MgCl de 1.5, 2.0, 2.5 y 3.0 mM; y de oligonucleótidos de 0.1 y 0.07 mM. Asimismo se utilizaron diferentes temperaturas mediante un gradiente de $\pm 10^\circ \text{C}$, todas éstas en torno a la temperatura de alineamiento señalada en la publicación original. En total se probaron 22 pares de oligonucleótidos, únicamente en 5 de ellos se logró la amplificación del microsatélite, pero 3 de éstos no presentaron variación (Cuadro 2).

Con los microsatélites en los que se logró la amplificación y que presentaron variación se procedió a procesar el resto de las muestras. Las reacciones de PCR se prepararon en volúmenes de 10 μl conteniendo una alícuota de 10 a 50 ng del DNA previamente extraído, 10 mM de Tris-HCl (pH 8.4), 50 mM de KCl, 2.0 mM de MgCl₂, 0.2 mM de cada dNTP, 0.1 mM de ambos oligonucleótidos y 1 U de polimerasa de DNA.

Cuadro 2. Primers ensayados para la amplificación de microsatélites en el camarón café.

Referencia	Especie	Locus	Resultado
Robainas, A. et al. (2002)	<i>F. notialis</i>	PnSO1-F PnSO1-R	Amplificación sin variación
Robainas, A. et al. (2002)	<i>F. notialis</i>	PnSO3-F PnSO3-R	Sin amplificación
Meadows, J. R. S et al. (2003)	<i>P. esculentus</i>	CSGESO47-F CSGESO47-R	Sin amplificación
Cruz, P. et al. (2002)	<i>L. vannamei</i>	Pvan0040-F Pvan0040-R	Sin amplificación
Ball, A. O. et al. (1998)	<i>L. setiferus</i>	Pse002-F Pse002-R	Sin amplificación
Maggioni, R & A. D. Rogers (2002).	<i>F. paulensis</i>	Fpa046-F Fpa046-R	Sin amplificación
Maggioni, R & A. D. Rogers (2002).	<i>F. subtilis</i>	Fsu121-F Fsu121-R	Sin amplificación
Maggioni, R & A. D. Rogers (2002).	<i>F. paulensis</i>	Fpa421-F Fpa421-R	Sin amplificación
Maggioni, R & A. D. Rogers (2002).	<i>F. subtilis</i>	Fsu141-F Fsu141-R	Sin amplificación
Maggioni, R & A. D. Rogers (2002).	<i>F. paulensis</i>	Fpa413-F Fpa413-R	Amplificación sin variación
Maggioni, R & A. D. Rogers (2002).	<i>F. paulensis</i>	Fpa104-F Fpa104-R	Amplificación con variación
Maggioni, R & A. D. Rogers (2002).	<i>Farfantepenaeus spp.</i>	Fsp120-F Fsp120-R	Amplificación Con variación
Maggioni, R & A. D. Rogers (2002).	<i>F. paulensis</i>	Fpa304 F Fpa304 R	Sin amplificación
Maggioni, R & A. D. Rogers (2002).	<i>F. paulensis</i>	Fpa307 F Fpa307 R	Sin amplificación
Maggioni, R & A. D. Rogers (2002).	<i>F. subtilis</i>	Fsu141-F Fsu141-R	Sin amplificación
Robainas, A. et al. (2002)	<i>F. notialis</i>	PnS02-F PnS02-R	Sin amplificación
Robainas, A. et al. (2002)	<i>F. notialis</i>	PnS08-F PnS08-R	Sin amplificación
Robainas, A. et al. (2002)	<i>F. notialis</i>	PnS09-F PnS09-R	Sin amplificación
Robainas, A. et al. (2002)	<i>F. notialis</i>	PnS013-F PnS013-R	Amplificación sin variación
Robainas, A. et al. (2002)	<i>F. notialis</i>	PSO19 –F PSO19-R	Sin amplificación
Robainas, A. et al. (2002)	<i>F. notialis</i>	PSO18 –F PSO180-R	Sin amplificación
Robainas, A. et al. (2002)	<i>F. notialis</i>	PSO20 –F PSO20-R	Sin amplificación

El programa de amplificación consistió en un paso inicial a 95°C durante 2 minutos seguido de 5 ciclos que consistieron en una temperatura de desnaturalización de 95°C por 30 segundos; 1 minuto con la temperatura de alineamiento y 45 segundos a una temperatura de extensión de 72°C; seguidos de 25 ciclos de 30 segundos con una temperatura de 94°C; 1 minuto con la temperatura de alineamiento y 45 segundos a una temperatura de 72°C; para finalizar con una temperatura de extensión de 72°C durante 30 minutos (Cuadro 3).

Cuadro 3. Microsatélites amplificados para *F. californiensis* del Pacífico mexicano

Locus	Oligonucleótido (5'-3')	Repetición	T (°C) alineamiento
Fpa104-F Fpa104-R	ACGTGCATGAGTATGTGTA GAATATTATCGCTGTACCAA	(CA) ₃₆ CG(CA) ₇	55
Fsp120-F Fsp120-R	GATCAGTGACACAAGTCTATG ATGCGTATGTAGTCATAAGG	(GT) ₂₀ ATTT(GT) ₁₈ ATTT(GT) ₁₃	40

Separación de fragmentos en geles de poliacrilamida

A los productos de amplificación se les agregó 4µl de una solución de Formamida (Formamida 84.2%, EDTA 5 mM, Azul de Bromofenol 0.5 % y NaOH 0.275M) y se desnaturalizaron durante 5 minutos a una temperatura de 95°C, seguido de ello se colocaron en hielo, mientras alícuotas de 3µl eran colocadas en pozos de un gel de acrilamida al 6% (Acrilamida-Bisacrilamida 19:1 al 40%, 4.5ml; Urea 8.4M buffer TBE 10mM, 25.5 ml; 700 ml de APS al 10% y 50 µl de TEMED). Entre las muestra fueron colocados 2 marcadores moleculares; uno de 10pb (Invitrogen No. Cat. 10821-015) y otro de 25 pb (Invitrogen No. Cat. 10597-011). El gel conteniendo las muestras se colocó en una cámara de secuenciación vertical (SequiGen GT BioraRad) por espacio de 1.25 h a 1000 volts. Al termino de la electroforesis los geles fueron teñidos con Nitrato de Plata siguiendo el protocolo de Creste *et al.* (2001) y fotografiados con una cámara digital (Canon PowerShot A470).

Análisis de microsatélite

La diversidad genética de las poblaciones de camarón café fue estimada a partir de los estadísticos correspondientes que consistieron del número promedio de alelos por locus, número efectivo de alelos, riqueza alélica, heterocigosis observada y esperada, media por loci y la total, a través de los programas GENEPOP 3.1 (Raymon y Rousset, 1995) y Arlequin (Schneider *et al.*, 2002).

La heterocigosis observada fue contrastada con la esperada para verificar que los loci en las poblaciones se encontraran en equilibrio de Hardy Weinberg utilizando el programa FSTAT 2.3.9. (Goudet, 2002). De la misma forma, el desequilibrio de ligamiento de los loci se evaluó mediante la prueba exacta de Raymond y Rousset (1995), con el programa GENEPOP 3.1.

Dado que las poblaciones difirieron en número se realizó un análisis de rarefacción, en el programa RAREFAC, para estimar el número de alelos esperado (N) cuando n genes son muestreados de una población (Petit *et al.*, 1998; Mousadik y Petit, 1996). El número de alelos esperado bajo análisis de rarefacción fue contrastado con el observado mediante una prueba de t pareada (Freund y Simon, 1992), tomando los loci cada uno por separado y en conjunto.

Se estimó la probabilidad de la presencia de alelos nulos ya sea por errores en la amplificación de alelos grandes o por errores de la polimerasa al momento de la amplificación, que ocasiona la presencia de bandas de menor o mayor tamaño a los alelos presentes (stuttering), utilizando el programa Micro-Checker (Van Oosterhout *et al.*, 2004).

La divergencia genética entre las poblaciones se estimó a partir del estadístico F_{ST} (Weir y Cockerham, 1984) por pares de poblaciones, así como el estadístico R_{ST} , aplicando la corrección de Bonferroni (Rice, 1989) a los valores de significancia de las pruebas.

Para estimar el nivel de estructura genética presente en las poblaciones se realizó un análisis de varianza molecular (Excoffier *et al.*, 1992), agrupando a las localidades en las 3

zonas empleadas para las secuencias del mtDNA, con el fin de tener un patrón de comparación.

Como otra alternativa para evidenciar la estructura genética presente en las poblaciones se utilizó el programa BAPS 3.2 este programa hace una inferencia bayesiana de la estructura genética en una población a partir de una optimización estocástica y se ha sido recomendado cuando el número de loci analizados es reducido (Corander y Marttinen, 2006). Se corrieron los datos suponiendo la presencia desde $K=2$ hasta $K=35$ grupos y posteriormente se compararon los valores de $\log_{10}L$ obtenidos, así como los valores de probabilidad para cada agrupación.

Además de realizar un análisis de componentes principales en el programa PCA versión 1.2.1. Mediante este análisis es posible ver qué localidades son más similares y cuáles difieren más entre ellas a partir de las frecuencias alélicas de todos los locus.

Por último, al igual que en el mtDNA en los microsatélites se estimó el número de migrantes entre pares de poblaciones a través del programa MIGRATE (Beerli, 2008).

Obtención de datos morfométricos

Para la parte de datos morfométricos únicamente fueron tomadas en cuenta 4 localidades: la localidad de Mazatlán la localidad de Puerto San Carlos, la localidad de Salina Cruz (2007) y la localidad de Puerto Madero (2007), ya que para las localidades de Puerto Peñasco y Choyudo únicamente se contó con muestras de tejido abdominal para los análisis moleculares. En el caso de las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero debido a que los dos muestreos fueron diferentes, únicamente se consideró el muestreo más reciente que es más cercano a los muestreos de las localidades con las de Puerto San Carlos y Mazatlán con las que se le puede comparar más directamente.

En cada organismo se registraron las medidas morfométricas empleadas en otros estudios de camarones peneidos (Díaz *et al.*, 1995). Se incluyeron otras medidas que se consideraron similares a las registradas por dichos autores, éstas fueron: longitud del rostro (LR);

longitud del cefalotórax (LC); longitud entre el diente epigástrico y el primer diente rostral (LD); longitud de pedipalpos (LP); ancho del cefalotórax (AnC); longitud del primer segmento abdominal (LS1); altura del tercer segmento abdominal (AIS3); ancho del tercer segmento abdominal (AnS3); longitud del quinto segmento abdominal (flexionado) (LS5); altura del sexto segmento abdominal (AIS6); longitud del sexto segmento abdominal (LS6); ancho del sexto segmento abdominal (AnS6); ancho entre el quinto y el sexto segmento abdominal (AnS5S6); longitud del rostro al telson (L); longitud verdadera, de la espina antenal, al último segmento abdominal (LV); dientes dorsales (DD) y dientes ventrales (DV) (Fig. 4). Todas las mediciones fueron realizadas por una sola persona y siguiendo siempre el mismo criterio para lo cual se utilizó un vernier (± 0.005 cm) y el peso de los organismos se registró mediante una balanza digital Sartorius (± 0.05 g).

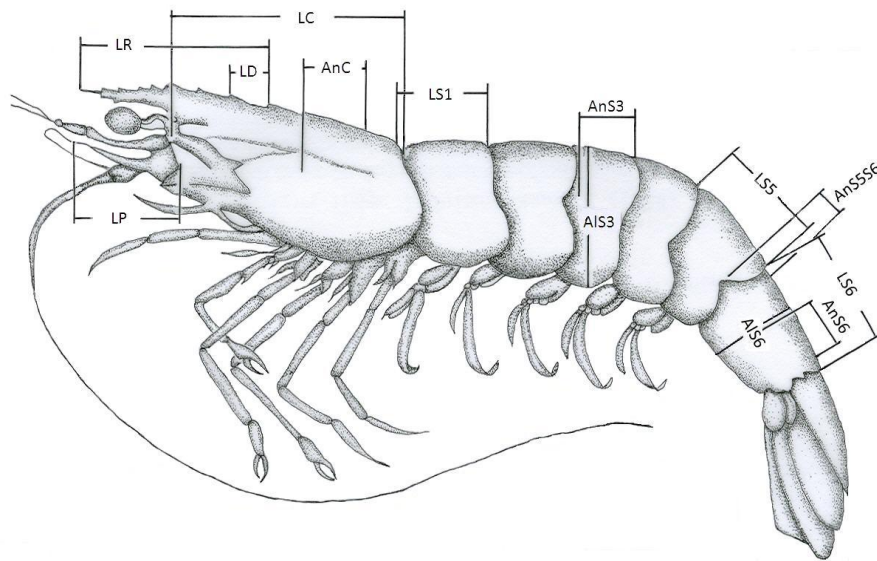


Fig. 4. Medidas morfométricas registradas para el camarón café del Pacífico mexicano.

En determinados casos debido al traslado, algunos organismos presentaron ruptura del rostro, telson o pedipalpos, por lo que no fueron considerados para la discriminación entre poblaciones, aunque para la estimación de la variación morfológica si fueron incluidos todos los organismos recolectados. Del mismo modo, para la muestra de Puerto San Carlos

no fue posible registrar las medidas de peso y peso del abdomen, por ello estas medidas sólo se consideraron para estimar la variación morfológica de cada localidad.

Análisis morfométrico

Se estimaron la media, la desviación estándar y el coeficiente de variación para cada medición de las muestras respectivas y la estimación de la variación morfológica se realizó a partir del coeficiente de variación promedio (CV%) de todas las medidas por localidad, y la confiabilidad de las estimaciones fue verificada mediante la desviación estándar y la precisión, definida como la diferencia entre el valor estimado y el valor del parámetro $|\hat{\theta} - \theta|$.

A pesar de que únicamente se consideraron organismos adultos, se realizaron análisis de ANOVA utilizando la longitud del cefalotórax (LC) y la longitud total (L) como variables de respuesta, para comparar las tallas de los organismos en las diferentes muestras. Debido a que las tallas difirieron de manera significativa ($p < 0.05$), se emplearon proporciones de las distintas medidas corporales: LC/AnC; L/LC; LR/LC; LC/LP; LR/LD; LR/LP; AIS3/AnS3; AIS3/LS1; LS5/ AnS5S6; LS6/AnS5S6, LS6/AIS6 y L/LV. Estas proporciones fueron estandarizadas restando a cada valor la media de todos los datos y dividiéndolos entre la desviación estándar (Freund y Walpole, 1990).

Para descartar que la diferenciación de las muestras se viera influenciada por las diferencias entre los sexos y/o tamaño de los organismos, únicamente se consideraron aquellas proporciones para las cuales no existieron diferencias significativas entre sexos; para ello se realizó una prueba de “t” para cada una de las proporciones (Freund y Simon, 1992), además de sólo considerar aquellas proporciones que no presentaran una correlación (r), relevante con la longitud total (L) (Turan *et al.*, 2006). Las variables de DD y DV se incluyeron al análisis sólo estandarizadas.

Sólo se consideró relevante la correlación con la talla cuando el coeficiente de correlación mostró un valor mayor a 0.33, esto debido a que Pearson (1897) y Kronmal (1993) han

puesto énfasis en que 2 variables que son independientes entre sí, pueden presentar un valor de correlación alto porque cada una de ellas presenta una relación significativa con una tercera variable. Lo cual al parecer, pudo presentarse en nuestro caso pues tanto la talla, como el valor de la proporción tienen relación con la variable que es utilizada como el denominador de la proporción. Por otro lado, las correlaciones espurias también se pueden presentar cuando 2 o más grupos de observaciones que relacionan 2 variables independientes, se analizan simultáneamente. En el análisis que aquí se presenta, el coeficiente de correlación fue estimado tomando en cuenta las 4 localidades, las cuales mostraron tamaños significativamente diferentes.

Se realizó un Análisis Discriminante para evaluar el grado de diferenciación entre las distintas localidades empleando las proporciones previamente seleccionadas. A partir de este análisis también se determinaron las variables que tuvieron mayor contribución en la separación de los sitios geográficos. Las diferencias estadísticas fueron revisadas mediante un MANOVA (Hair *et al.*, 1989). Cada organismo fue asignado a un grupo determinado cuyo centroide se encontrara a una menor distancia. Los porcentajes correctos de clasificación fueron calculados para evaluar la eficiencia del análisis discriminante.

Para verificar que utilizando las proporciones seleccionadas en el análisis discriminante no se presentase algún problema de correlación con las diferencias de talla entre las localidades, se realizó un análisis de componentes principales utilizando las 16 variables originales y con dichas componentes, que tienen la ventaja de ser ortogonales, se realizó otro análisis discriminante. Tanto el análisis de las proporciones, descrito inicialmente, como el de los componentes principales exhibieron los mismos resultados, sin embargo dado que al utilizar las proporciones, la interpretación de las variables que más contribuyen a la diferenciación entre localidades, es más directa, se optó por presentar los resultados del análisis empleando las proporciones.

Dado que las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero presentaron tamaños de muestra menores, para descartar que ello pudiera influir en el incremento de los errores en la reclasificación, se realizó el mismo análisis, primeramente sustrayendo la localidad de Salina Cruz y posteriormente un tercer análisis, excluyendo la localidad de Puerto Madero.

Las componentes canónicas producidas por el análisis discriminante (Hair et al., 1989) fueron utilizadas para identificar las variables con mayor contribución a la diferenciación entre las cuatro localidades. Se calcularon las distancias de Manhattan entre los centroides de las muestras utilizando los valores de éstas componentes canónicas. A partir de las distancias de Manhattan entre pares de poblaciones se construyó un dendrograma utilizando el método de agrupamiento UPGMA (Tzeng *et al.*, 2001). Todos los análisis fueron realizados con el software JMP versión 7.0.

RESULTADOS

Variabilidad genética

Se analizaron 233 secuencias de un fragmento de 365 pb de la región D-Loop del mtDNA del camarón café de 7 localidades del Pacífico mexicano. El fragmento analizado comprendió del sitio 419 al 783 de la secuencia de la región control del mtDNA de *F. californiensis* obtenida en Genbank (EU497054.1)

Dado que no existieron diferencias significativas en todos los análisis realizados entre dos muestreos correspondientes a Salina Cruz, éstos se agruparon en una localidad, al igual que dos colectas correspondientes a Puerto Madero, que se consideraron como una sola localidad.

Este segmento mostró una muy alta variación con un total de 88 sitios polimórficos, dando lugar a 216 haplotipos diferentes; la diversidad haplotípica registró un valor de 0.999, mientras que la nucleotídica 0.02, siendo mucho mayor el número de transiciones (40) que el número de transversiones (5) (Cuadro 4).

A pesar de haberse registrado 216 haplotipos, únicamente se presentaron 88 sitios polimórficos. Y el valor para los “indels” en todas las localidades fue cero.

Cuadro 4. Estadísticos de diversidad para un fragmento de la región control mtDNA del camarón café *F. californiensis* del Pacífico mexicano. Tamaño de muestra (n), número de haplotipos (*Nh*), sitios polimórficos (*S*), número de transiciones (*Ts*), número de transversiones (*Tv*), diversidad haplotípica (*H*), diversidad nucleotídica (π), número promedio de diferencias (*K*), * significancia < 0.1.

Localidad	n	<i>Nh</i>	<i>S</i>	<i>Ts</i>	<i>Tv</i>	<i>H</i>	<i>K</i>	π	Tajima	Fu
PSC	37	36	45	42	8	0.999	6.17	0.017	-1.531*	-25.240
PP	28	27	45	42	4	0.997	7.03	0.019	-1.472*	-23.272
CH	20	20	35	31	5	1	7.5	0.021	-0.949	-15.073
MZ	13	13	34	33	2	1	8.28	0.023	-1.077	-6.606
LC	34	33	44	42	5	0.998	7.02	0.019	-1.260	-25.081
SC	50	49	49	45	8	0.999	6.84	0.019	-1.292*	-25.089
PM	51	48	51	48	5	0.997	6.39	0.018	-1.504*	-25.183
Total	233	216	88	40.4	5.3	0.999	7.22	0.02	-1.298*	

Las localidades con mayor variabilidad nucleotídica (π) fueron Choyudo y Mazatlán con valores de 0.021 y 0.023 respectivamente, mientras que la localidad de Puerto San Carlos fue la que registró el valor más bajo (0.017). En el resto de las localidades los valores fueron muy parecidos oscilando entre 0.018 y 0.019. (Cuadro 4).

El modelo evolutivo más adecuado para todo el conjunto de secuencias proporcionado por el programa Modeltest fue el de Jukes y Cantor (1969), el cual es considerado el más sencillo ya que supone una única tasa de sustitución para los cuatro nucleótidos.

Los loci de microsatélites amplificados correspondieron al locus Fpa104 ((CA)₃₆ CG(CA)₇) con un intervalo de tamaño entre 99 y 128 pb, y el locus Fsp120 ((GT)₂₀ATTT(GT)₁₈ATTT(GT)₁₃), con un intervalo de tamaño entre 121 y 286 pb diseñados ambos para *F. paulensis*, y con amplificación exitosa en *F. subtilis* y *F. brasiliensis*. El locus Fsp120 presentó nueve alelos, mientras que en el locus Fpa104 únicamente se encontraron cuatro. En la mayoría de las localidades se presentaron todos los alelos de ambos loci, a excepción de las ubicadas en el Golfo de California; para Puerto Peñasco sólo se registraron tres alelos del locus Fpa104 y ocho para el locus Fsp120, mientras que para Choyudo se registraron ocho alelos para el locus Fsp120. La mayor riqueza alélica se registró en la localidad de Lázaro Cárdenas, con un valor de 0.86 y la menor en la localidad de Puerto San Carlos (0.57), para el resto de las localidades los valores para este índice fueron muy similares, oscilando entre 0.62 y 0.78 (Cuadro 5).

Para el locus Fpa104 los alelos con una movilidad de 110 pb y 114, fueron los que presentaron la mayor frecuencia aunque con marcadas variaciones, mientras que el alelo 114 fue más frecuente que el 110 en las localidades de Choyudo y Lázaro Cárdenas, en las localidades de Puerto San Carlos, Mazatlán y Puerto Peñasco se invierte su frecuencia, y en las localidades de Puerto Madero y Salina Cruz se presentan casi en la misma proporción. El alelo cuya movilidad fue de 120 pb se caracterizó por presentar frecuencias muy bajas, (Fig. 5). Por su parte para el locus Fsp120 el alelo más común fue el 130, y presentó una frecuencia homogénea para todas las localidades, contrastando con el resto de los alelos, que presentaron frecuencias muy diferentes en cada localidad (Fig. 6).

Cuadro. 5. Estadísticos de diversidad genética para 7 poblaciones de camarón café del Pacífico mexicano estimados a partir de dos loci de microsatélites. (N) número de individuos, (N_A) número de alelos, (R) riqueza alélica (H_o) heterocigosis observada, (H_s) heterocigosis esperada.

Localidad	Fpa104	Fsp120	Prueba de HW
PSC	N 56	N 52	H_o 0.68887 H_s 0.67348 χ^2 9.0521 p 0.0598
	N_A 4	N_A 9	
	R 0.573	R 0.774	
	H_o 0.58929	H_o 0.78846	
	H_s 0.57288	H_s 0.77409	
	Exceso Het. 0.5624	Exceso Het. 0.8598	
	Déficit Het. 0.4435	Déficit Het. 0.1402	
	H.W. 0.6136	H.W. 8.4398	
	P 0.7358	P 0.0147	
PP	N 24	N 22	H_o 0.62500 H_s 0.64637 χ^2 7.7746 p 0.1002
	N_A 3	N_A 8	
	R 0.624	R 0.670	
	H_o 0.75000	H_o 0.50000	
	H_s 0.62677	H_s 0.66596	
	Exceso Het. 0.1853	Exceso Het. 0.9989	
	Déficit Het. 0.8261	Déficit Het. 0.0011	
	H.W. 2.7733	H.W. 5.0021	
	P 0.2499	P 0.0820	
CH	N 20	N 24	H_o 0.80417 H_s 0.73652 χ^2 12.2975 p 0.0153
	N_A 4	N_A 8	
	R 0.683	R 0.786	
	H_o 0.90000	H_o 0.70833	
	H_s 0.68846	H_s 0.78457	
	Exceso Het. 0.0146	Exceso Het. 0.8225	
	Déficit Het. 0.9971	Déficit Het. 0.2203	
	H.W. 10.2320	H.W. 2.0820	
	P 0.0060	P 0.3531	
MZ	N 46	N 39	H_o 0.59810 H_s 0.68267 χ^2 23.16663 p 0.0001
	N_A 4	N_A 9	
	R 0.681	R 0.686	
	H_o 0.47826	H_o 0.59810	
	H_s 0.67869	H_s 0.68267	
	Exceso Het. 0.9868	Exceso Het. 0.9854	
	Déficit Het. 0.0132	Déficit Het. 0.0146	
	H.W. 10.6783	H.W. 12.5318	
	p 0.0048	p 0.0019	

LC	<i>N</i>	19	<i>N</i>	25	<i>H_o</i>	0.70211						
	<i>N_A</i>	4	<i>N_A</i>	9								
	<i>R</i>	0.687	<i>R</i>	0.862			<i>H_s</i>	0.76924				
	<i>H_o</i>	0.68421	<i>H_o</i>	0.76000								
	<i>H_s</i>	0.68706	<i>H_s</i>	0.85959					χ^2	5.1539		
	Exceso Het.	0.4548	Exceso Het.	0.9648								
	Déficit Het.	0.5902	Déficit Het.	0.0361							<i>p</i>	0.2719
	H.W	1.1897	H.W	3.4263								
	<i>p</i>	0.5516	<i>p</i>	0.1803								
SC	<i>N</i>	44	<i>N</i>	39	<i>H_o</i>	0.72807						
	<i>N_A</i>	4	<i>N_A</i>	9								
	<i>R</i>	0.690	<i>R</i>	0.785			<i>H_s</i>	0.74033				
	<i>H_o</i>	0.70833	<i>H_o</i>	0.78947								
	<i>H_s</i>	0.64628	<i>H_s</i>	0.75676					χ^2	5.7064		
	Exceso Het.	0.6417	Exceso Het.	0.8096								
	Déficit Het.	0.3622	Déficit Het.	0.1928							<i>p</i>	0.2222
	H.W	4.4661	H.W	0.6055								
	<i>p</i>	0.1072	<i>p</i>	0.7388								
PM	<i>N</i>	67	<i>N</i>	50	<i>H_o</i>	0.70090						
	<i>N_A</i>	4	<i>N_A</i>	9								
	<i>R</i>	0.695	<i>R</i>	0.736			<i>H_s</i>	0.71539				
	<i>H_o</i>	0.62500	<i>H_o</i>	0.77419								
	<i>H_s</i>	0.63513	<i>H_s</i>	0.71814					χ^2	11.6522		
	Exceso Het.	0.8018	Exceso Het.	0.8829								
	Déficit Het.	0.2001	Déficit Het.	0.1171							P	0.0201
	H.W	9.7857	H.W	1.9283								
	P	0.0075	P	0.3813								
Total	<i>N</i>	281	<i>N</i>	251	$\chi^2=74.8029$	<i>p</i> =0.0000						
	<i>N_A</i>	4	<i>N_A</i>	9								
	<i>H_o</i>	0.671	<i>H_o</i>	0.731								
	<i>H_s</i>	0.655	<i>H_s</i>	0.747								
	H.W.	39.7078	H.W.	33.9820								
	p	0.0003	p	0.0021								

Ninguna población presentó un número de alelos significativamente mayor al esperado para la prueba de Chackraborty (Chackraborty *et al.*, 1988), lo cual sugiere que no existe mezcla entre las poblaciones.

Por otra parte el análisis de rarefacción tanto para los loci por separado, como tomándolos en conjunto, mostró que el número de alelos esperado cuando se muestrean *n* genes de cada población es significativamente mayor al número de alelos que fueron encontrados ($p < 0.05$) (Cuadro 6).

Cuadro 6. Número de alelos por loci y número de alelos totales observados y estandarizados utilizando el análisis de rarefacción (Nr)

Localidad	Fpa104	Fpa104 Nr = 19	Fsp120	Fsp120 Nr = 22	Total	Total Nr = 44
PSC	4	4	9	11	13	16
PP	3	4	8	9	11	15
CH	4	4	8	13	12	19
MZ	4	6	9	8	13	15
LC	4	5	9	15	13	22
SC	4	6	9	13	13	19
PM	4	6	9	10	13	16

La variabilidad genética para estos loci fue muy similar en todas las localidades. La localidad de Puerto Peñasco fue la que registró la heterocigosis más baja con un valor de 0.62, seguida de la localidad de Puerto San Carlos ($H_o = 0.69$), mientras que la localidad con la mayor heterocigosis fue Choyudo ($H_o = 0.80$).

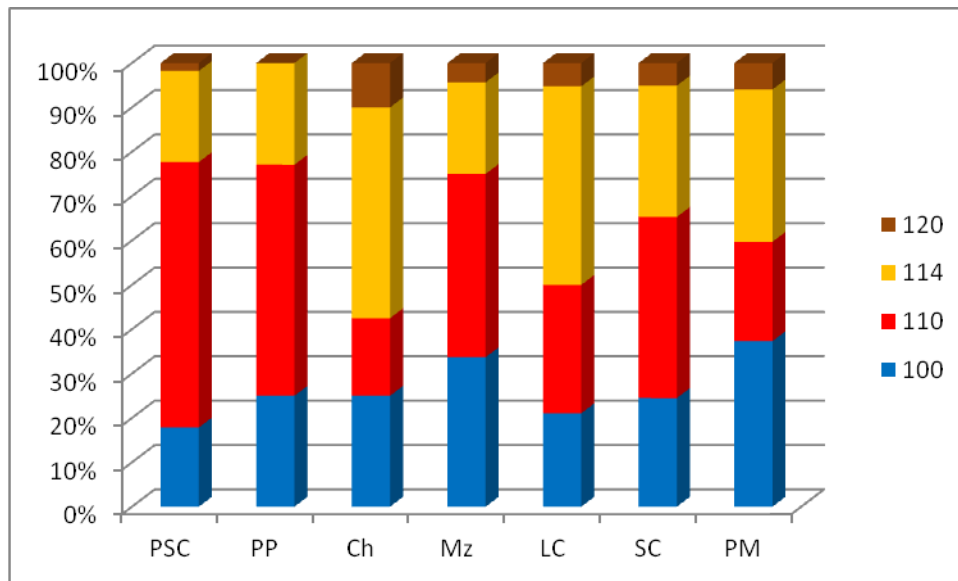


Fig. 5. Frecuencias alélicas en el locus Fpa104 para el camarón café en diferentes localidades del Pacífico mexicano

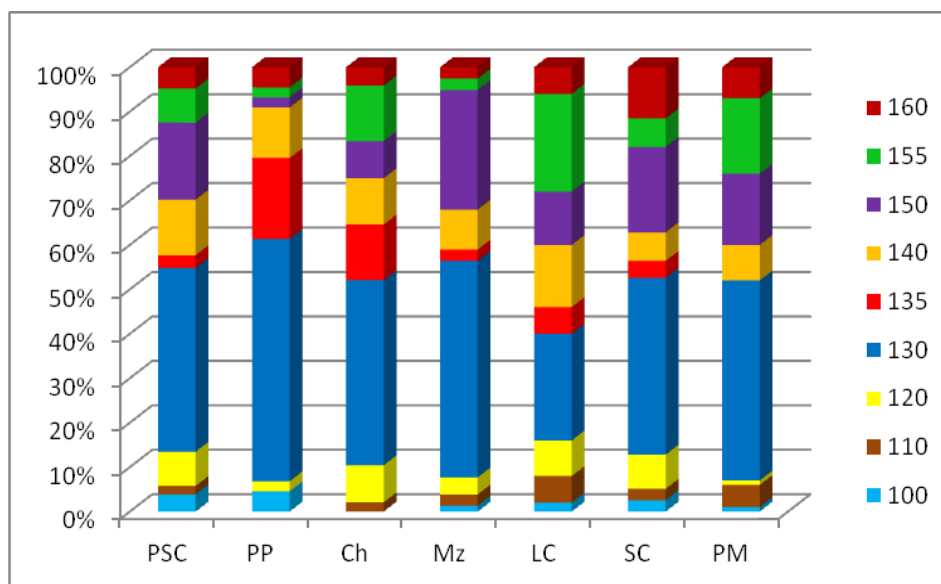


Fig. 6. Frecuencias alélicas en el locus Fsp120 para el camarón café en diferentes localidades del Pacífico.

Equilibrio de Hardy Weinberg

Únicamente el locus Fpa104 en la localidad de Choyudo mostró un exceso de heterocigotos ($H_o = 0.9$; $p = 0.0146$). Sin embargo, las pruebas para el déficit de heterocigotos resultaron significativas en la localidad de Mazatlán para ambos loci ($H_o = 0.48$; $p = 0.0132$ y $H_o = 0.60$; $p = 0.0146$), así como en el locus Fsp120, para la localidad de Puerto Peñasco ($H_o = 0.50$; $p = 0.0011$). Las localidades de Choyudo, Mazatlán y Puerto Madero, se encontraron fuera del equilibrio de Hardy Weinberg (Cuadro 5).

Por otra parte, solamente en el caso del locus Fpa104 en la población de Mazatlán la prueba con el programa Micro-Checker (Van Oosterhout *et al.*, 2004) reveló la posible presencia de alelos nulos ($p < 0.05$). Y en el caso de desequilibrio de ligamiento, en ninguna localidad la prueba resultó significativa ($p < 0.05$).

Estructura genética

Los valores de Φ_{ST} por pares de poblaciones, y considerando la corrección por Bonferroni (Rice, 1989) mostraron que la localidad de Puerto Madero, difirió de manera significativa en términos de su diversidad genética del resto de las localidades ($p < 0.0031$) a excepción de la localidad de Salina Cruz, la cual presentó prácticamente el mismo patrón, misma que se diferenció genéticamente de todas las localidades a excepción de Mazatlán. Por su parte, la localidad de Puerto San Carlos únicamente se diferenció genéticamente de Puerto Peñasco ($p < 0.0031$), mientras que los valores de este estadístico entre las demás localidades no fueron estadísticamente significativos ($p > 0.05$) (Cuadro 7).

El análisis de varianza molecular (AMOVA) para analizar la varianza de la diversidad genética dentro y entre diferentes niveles jerárquicos, mostró que la mayor diferenciación ocurre cuando las muestras se agrupan en tres zonas: La región del Golfo de California, la región central y la región del Golfo de Tehuantepec. Lo anterior, no obstante de presentar un valor bajo para la variación entre estas tres zonas (8.87%), ésta alcanzó a ser significativa ($p = 0.00978$), lo cual revela indicios de la presencia de estructura genética del camarón café en el Pacífico. Por otro lado como consecuencia de la gran diversidad de haplotipos encontrados en todas las localidades la variación al interior de las poblaciones abarcó la mayor parte de la variación (91.37% $p < 0.0001$) (Cuadro 8).

Cuadro 7. Valores de Φ_{ST} por pares de poblaciones. En negritas diferencias significativas $\alpha = 0.05$ y * diferencias significativas al 95%, con corrección de Bonferroni $0.05/16 = 0.0031$.

	PSC	PP	CH	MZ	LC	SC
PSC						
PP	0.03594*					
CH	0.03001	-0.00652				
MZ	-0.00684	-0.00532	-0.01869			
LC	0.00378	0.02061	0.01285	-0.01181		
SC	0.11183*	0.09861*	0.10912*	0.05403	0.08227*	
PM	0.14063*	0.11690*	0.12738*	0.07557*	0.10081*	-0.00232

Cuadro 8. Análisis de la variación entre tres zonas del Pacífico mexicano del camarón café.
 Zona 1: Salina Cruz y Puerto Madero; zona 2: Puerto San Carlos, Lázaro Cárdenas y Mazatlán y zona:
 Puerto Peñasco y Choyudo.

Fuente de Variación	Índice de fijación	Porcentaje de variación	Estadístico F	Significancia p
Entre grupos	Φ_{CT}	8.87	0.08871	0.00978
Entre poblaciones dentro de los grupo	Φ_{SC}	-0.25	-0.00269	0.00000
Dentro de las poblaciones	Φ_{ST}	91.37	0.08626	0.00000

De los 216 haplotipos únicamente 13 mostraron una frecuencia absoluta mayor a uno. Los diferentes individuos que compartieron un mismo haplotipo se ubicaron generalmente, en la misma localidad, o bien en localidades geográficamente muy cercanas, tal es el caso del haplotipo 70 quien registró la mayor frecuencia (4) y se ubicó en las localidades del sureste del Pacífico; Salina Cruz y Puerto Madero. (Fig 7).

La prueba de Mantel para la correlación entre las distancias geográficas de las poblaciones y la distancia genética obtenida a partir de los valores estandarizados de Φ_{ST} ($\Phi_{ST}/1- \Phi_{ST}$) mostró una correlación de $r=0.7601$, la cual fue significativa ($p = 0.9980$) (Fig. 8).

Con respecto a los microsatelites los valores para la diferenciación genética entre pares de localidades se presentan en el Cuadro 9. Ninguno de los resultados fue significativo para el estadístico F_{ST} al igual que para el estadístico R_{ST} ($p>0.05$). No obstante se observaron algunos valores significativos de la prueba exacta de homogeneidad de frecuencias (G). Aunque es muy difícil establecer un patrón, la prueba reveló después de aplicar la corrección de Bonferroni, que las localidades de los extremos, Puerto Madero y Puerto Peñasco, se diferenciaron genéticamente así como Puerto San Carlos difirió de la localidad de Puerto Madero, lo cual coincide con lo encontrado para el mtDNA. Mientras que Choyudo difirió genéticamente con todas las localidades del norte; Puerto San Carlos,

Puerto Peñasco y Mazatlán, pero no con las del centro y sur, y Lázaro Cárdenas se diferenció de, Puerto Peñasco, (Cuadro 10.).

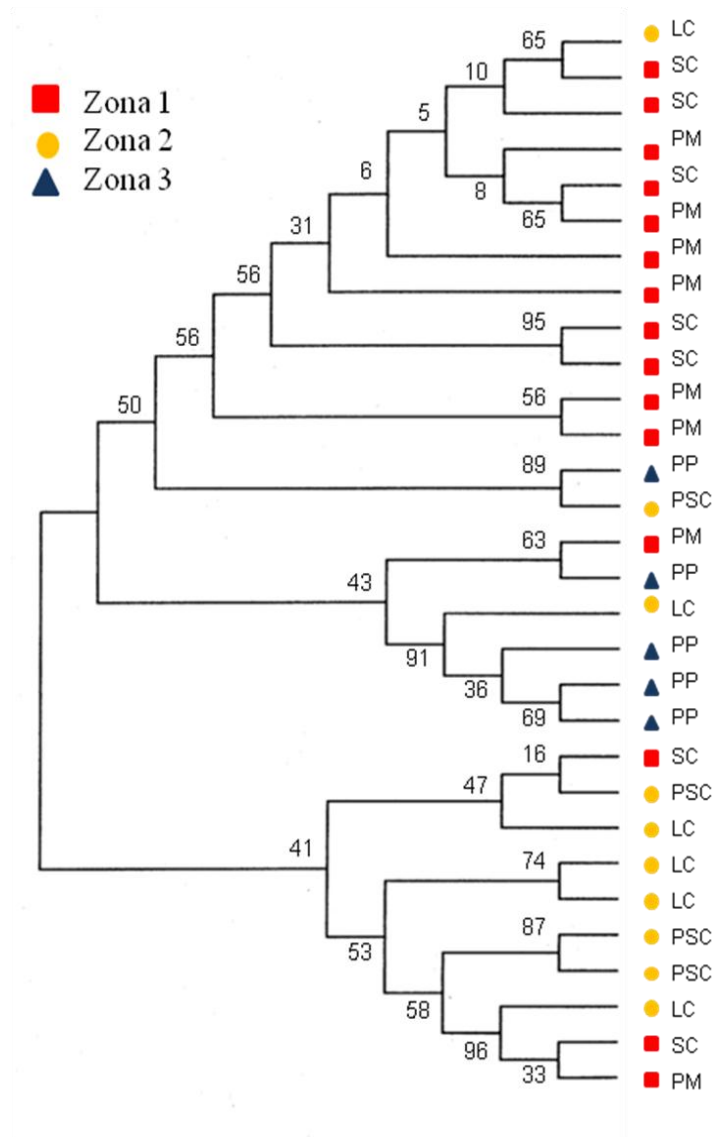


Fig. 7. Agrupamiento con el método Neighbor joinig entre haplotipos con frecuencias mayores a uno. En el Golfo de Tehuantepec (zona 1) están comprendidas las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero; en la zona centro (zona 2) las localidades de Puerto San Carlos, Lázaro Cárdenas y Mazatlán y en el Golfo de California (zona 3) las localidades de Puerto Peñasco y Choyudo. Los números en las ramas representan los valores de remuestreo (bootstrap) inferido con 1000 réplicas.

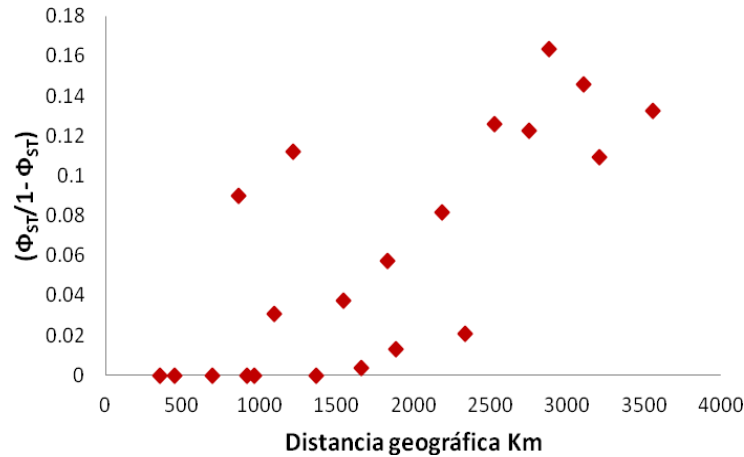


Fig. 8. Correlación entre las distancias geográficas y los valores de Φ_{ST} estandarizados

Cuadro 9. Valores para la diferenciación genética entre pares de poblaciones. Arriba de la diagonal los valores de F_{ST} , debajo de la diagonal valores R_{ST} .

	PSC	PP	CH	Mz	LC	SC	PM
PSC		0.0143	0.0764	0.0196	0.0502	0.0120	0.0704
PP	-0.00388		0.0568	0.0218	0.0630	0.0173	0.0567
CH	0.00567	0.00725		0.0496	-0.0021	0.0221	0.0079
Mz	-0.01021	0.00066	0.02403		0.0506	0.0023	0.0230
LC	0.06533	0.13838	0.05946	0.07749		0.0134	0.0154
SC	0.01027	0.04644	0.01501	0.01238	-0.00413		0.0167
PM	0.00632	0.03520	0.00620	0.01110	0.00078	-0.01270	

Por su parte el AMOVA no reveló diferenciación genética entre las tres zonas definidas ($p = 0.52884$), muy probablemente como resultado de la amplia variación que se encontró entre las localidades ($p > 0.00001$) (Cuadro 11).

Los valores para el índice de fijación F_{IS} se presentan en el Cuadro 12, como se puede ver, los valores totales para ambos loci no resultaron significativos ($p > 0.05$).

La prueba para la asignación del número óptimo de poblaciones ejecutada en el programa BAPS también reveló que no se tenían indicios de diferenciación de las poblaciones, obteniéndose el menor valor del $\log(ml) = -881.6$ ($p=0.9702$) con una K igual a 23 grupos sin ninguna relación entre los grupos formados y las localidades analizadas (Fig. 9).

Cuadro 10. Valores para la diferenciación genética entre pares de poblaciones. Valores para la prueba exacta de G por arriba de la diagonal, valores de significancia por debajo de la diagonal, en negritas se marcan los valores significativos con corrección de Bonferroni $0.05/16 = 0.0031$).

	PSC	PP	CH	Mz	LC	SC	PM
PSC		9.30680	25.16964	7.31774	12.55846	6.36569	Inf
PP	0.05387		18.39889	11.54843	15.92926	11.78010	Inf
CH	0.00005	0.001031		15.44520	1.80285	8.51068	11.35931
Mz	0.12002	0.02105	0.00386		13.14094	3.12016	13.73440
LC	0.01365	0.00312	0.77196	0.01061		4.068901	7.21253
SC	(0.17345	0.01906	0.07456	0.53792	0.39676		12.58275
PM	< 0.0000	< 0.0000	0.02281	0.00819	0.12507	0.01351	

Cuadro 11. AMOVA para la diferenciación genética del camarón café entre diferentes localidades agrupadas en 3 zonas geográficas. Zona 1: Salina Cruz y Puerto Madero; zona 2: Puerto San Carlos, Lázaro Cárdenas y Mazatlán y zona: Puerto Peñasco y Choyudo.

Fuente de Variación	Índice de fijación	Porcentaje de variación	Estadístico F	Significancia p
Entre grupos	FCT	-0.11366	-0.00114	0.50831
Entre poblaciones dentro de los grupo	FSC	3.14457	0.03141	0.00000
Dentro de las poblaciones	FST	96.96909	0.03031	0.00000

La prueba de Mantel para la correlación entre las distancias geográficas y el número de migrantes entre pares de poblaciones presentó un valor muy bajo ($r = 0.0145$), de la misma

forma que la correlación de las distancias geográficas con los valores estandarizados de F_{ST} ($r = -0.0179$) no alcanzando a ser significativos para ninguno de los dos casos ($p < 0.05$).

Cuadro 12. Índice de fijación F_{IS} del camarón café por loci para 7 las localidades del Pacífico.

	PSC	PP	CH	MZ	LC	SC	PM	Total (p)
Fpa104	0.03228	-0.20174	-0.31792	0.29762	0.00426	0.03682	0.07632	0.03228 (0.23851)
Fsp120	0.03003	0.25363	0.09908	-0.04621	0.15707	-0.00090	-0.03244	0.03003 (0.19746)

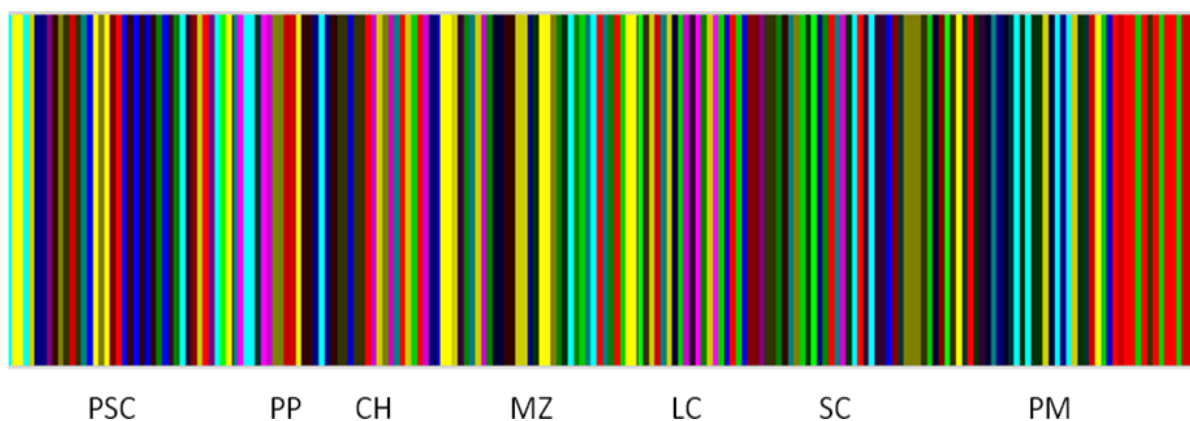


Fig 9. Modelo de agrupación a partir de 2 loci micrasatelitales para *F. californiensis* con el menor valor de $\log(ml)$, $K = 23$ en el programa BAPS. Cada color representa un grupo diferente.

En la agrupación que realizó el análisis de componentes principales, el primer y segundo componente principal explicaron el 60.43% y el 20.92% de la variación estimada a partir de los microsatélites, respectivamente. La primera agrupación que realizó este análisis, entre las localidades de Puerto Peñasco y Puerto San Carlos es acorde con lo que se esperaría, por que son localidades que se ubican muy cercanas y con características ambientales muy similares, sin embargo resultaría más lógica la agrupación si Mazatlán se ubicara como más

similar a éstas y Salina Cruz la que fuera diferente de todo el grupo. En los otros dos cuadrantes la agrupación parece tener más lógica, donde se agrupan a dos localidades geográficamente cercanas, Lázaro Cárdenas y Choyudo y se contrastan con Puerto Madero que se ubica en la parte sur más extrema (Fig. 10).

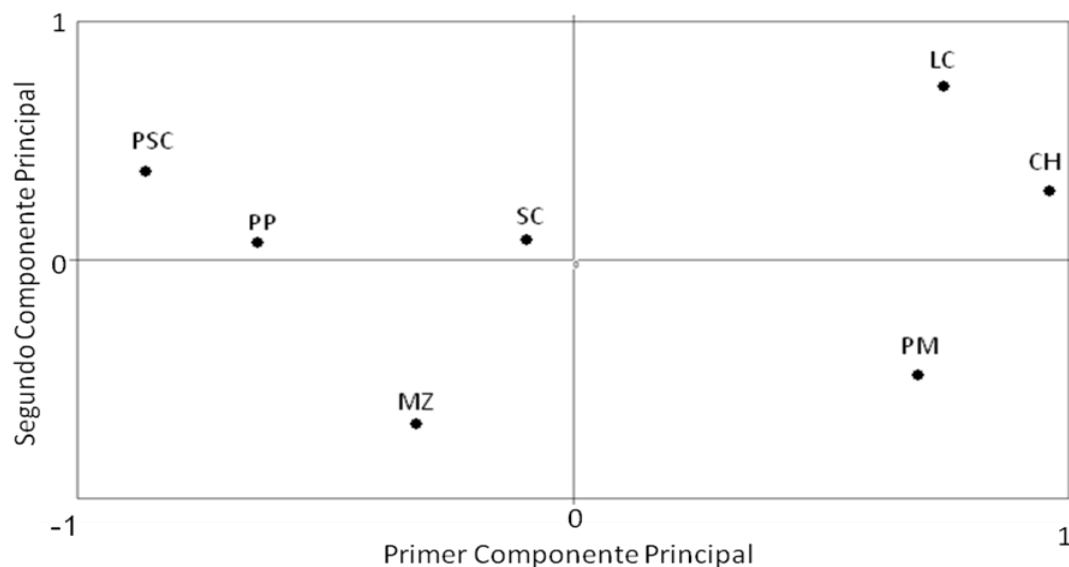


Fig. 10. Componentes principales a partir de 2 marcadores microsatelitales del camarón café de siete localidades del Pacífico.

Demografía histórica

Los valores para el número de migrantes entre pares de poblaciones presentaron amplias fluctuaciones y con valores claramente asimétricos, tal es el caso de las localidades del sureste del Pacífico, Salina Cruz y Puerto Madero, mismas que fueron las localidades de mayor número de migrantes hacia las demás localidades (322-511), a la vez que fueron las que menos migrantes recibieron (82- 153), evidenciándose una clara tendencia de la dirección del flujo génico de sur a norte. Sin embargo esta dirección parece haberse invertido en la parte norte, pues a partir de la localidad de Mazatlán las localidades ubicadas al norte (Mazatlán, Choyudo y Puerto Peñasco) debieron enviar un mayor número de migrantes de los que recibieron (Cuadro 13; Fig. 11 b). Por otra parte entre algunas localidades se presentaron migraciones simétricas, destacan Salina Cruz y Puerto Madero

con un intercambiado de migrantes considerables (293 y 322), algo que se esperaría dado que geográficamente son localidades muy cercanas. Este mismo caso se presenta entre las localidades de Mazatlán y Choyudo; Puerto San Carlos y Lázaro Cárdenas y Lázaro Cárdenas con Puerto Peñasco. (Cuadro 13; Fig. 11 a)). La localidad que se estimó con el mayor número de migrantes recibidos fue Mazatlán (283-570), mientras que esta localidad fue la que registró el menor número de migrantes a otras localidades (55-288). La localidad de Puerto San Carlos registró valores altos de migración para las localidades ubicadas en la parte norte (317-445), registrando valores bajos de inmigrantes de estas mismas localidades (169-185) (Cuadro 13).

Cuadro 13. Número de migrantes del camarón café entre pares de localidades. El sentido de la migración es de las localidades de las filas a las localidades de las columnas, la estimación por intervalo 95% confianza se da entre paréntesis. Los flujos simétricos están señalados con el mismo color, mientras que los asimétricos en azul y rojo

	PSC	PP	CH	MZ	LC	SC	PM
PSC		317.1 (187.68-446.52)	445.44 (282.36-608.52)	354.01 (123.6-566.42)	369.91 (178.50-561.32)	126.29 (62.30-190.28)	153.53 (95.96-211.10)
PP	183.27 (97.76-268.78)		231.16 (121.20-341.12)	570.06 (372.22-767.90)	201.88 (100.30-303.46)	103.14 (65.45-143.83)	82.57 (51.70-113.44)
CH	168.84 (57.28-280.4)	180.11 (94.78-265.44)		283.82 (107.18-460.46)	166.75 (92.71-240.79)	142.26 (35.49-249.03)	95.59 (45.75-145.43)
MZ	184.55 (21.28-347.82)	237.46 (92.79-382.13)	288.79 (101.65-475.93)		137.81 (73.05-202.57)	114.33 (43.66-185.00)	54.85 (35.78-73.92)
LC	387.43 (232.91-541.95)	201.44 (109.83-293.05)	290.02 (131.68-448.36)	442.69 (258.28-627.10)		114.68 (68.52-160.84)	96.15 (69.40-122.90)
SC	385.62 (273.99-497.25)	376.2 (218.88-533.52)	428.42 (279.77-577.07)	511.12 (357.83-664.41)	386.47 (208.60-564.34)		293.36 (188.74-397.98)
PM	359.04 (238.71-479.37)	374.08 (238.15-510.01)	417.61 (241.26-593.96)	441.53 (282.73-600.33)	418.21 (246.36-590.06)	322.34 (190.12-454.59)	

La localidad de Lázaro Cárdenas también registró migraciones asimétricas, recibiendo un mayor número de migrantes con las localidades del sur, Salina Cruz y Puerto Madero, y enviando un mayor número de migrantes a las localidades de Mazatlán y Choyudo, pero con las localidades de Puerto San Carlos y Puerto Peñasco la migración se presentó

simétrica. La mezcla entre flujos de migración simétricos y asimétricos indica que cada una de las localidades presentó procesos de colonización muy distintos.

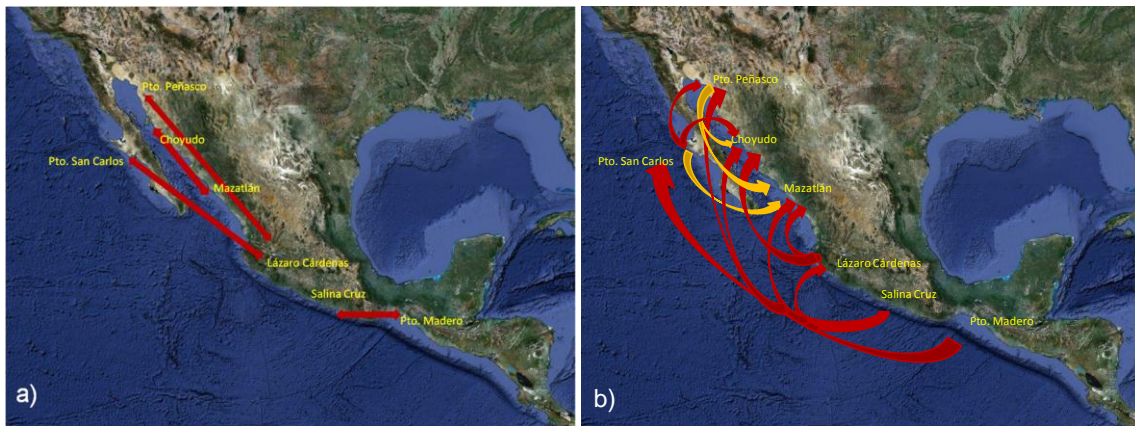


Fig. 11. Sentido de la migración en el camarón café estimada a partir del mtDNA. a) Flujos simétricos de migrantes, b) flujos de migrantes asimétricos.

Con el fin de evaluar la existencia de algún evento de expansión de las poblaciones, fue examinada la distribución de frecuencias del número de diferencias entre pares de haplotipos (mismatches), de ésta se observó que dicha distribución fue del tipo unimodal para todas las localidades analizadas en consistencia con el modelo de expansión demográfica propuesto por Rogers y Harpending (1992) (Fig. 12a). Del mismo modo ocurrió con el modelo de expansión espacial (Excoffier, 2004) (Fig. 12b), lo cual fue confirmado por el ajuste a dichos modelos debido a la ausencia de diferencias significativas en la estimación de la desviación de la distribución del número de diferencias observadas y esperadas ($SSD = 0.0074$; $p = 0.3291$).

Los valores obtenidos de la prueba de neutralidad mediante el estadístico F_s en todas las localidades presentaron un valor negativo y altamente significativo ($p < 0.002$), en coincidencia con una expansión poblacional. Por su parte, los valores para la prueba de Tajima resultaron negativos y significativos con una confianza del 90%, exceptuando las localidades de Choyudo y Mazatlán, donde la significancia para el estadístico de prueba fue mayor a 0.1 (Cuadro 4).

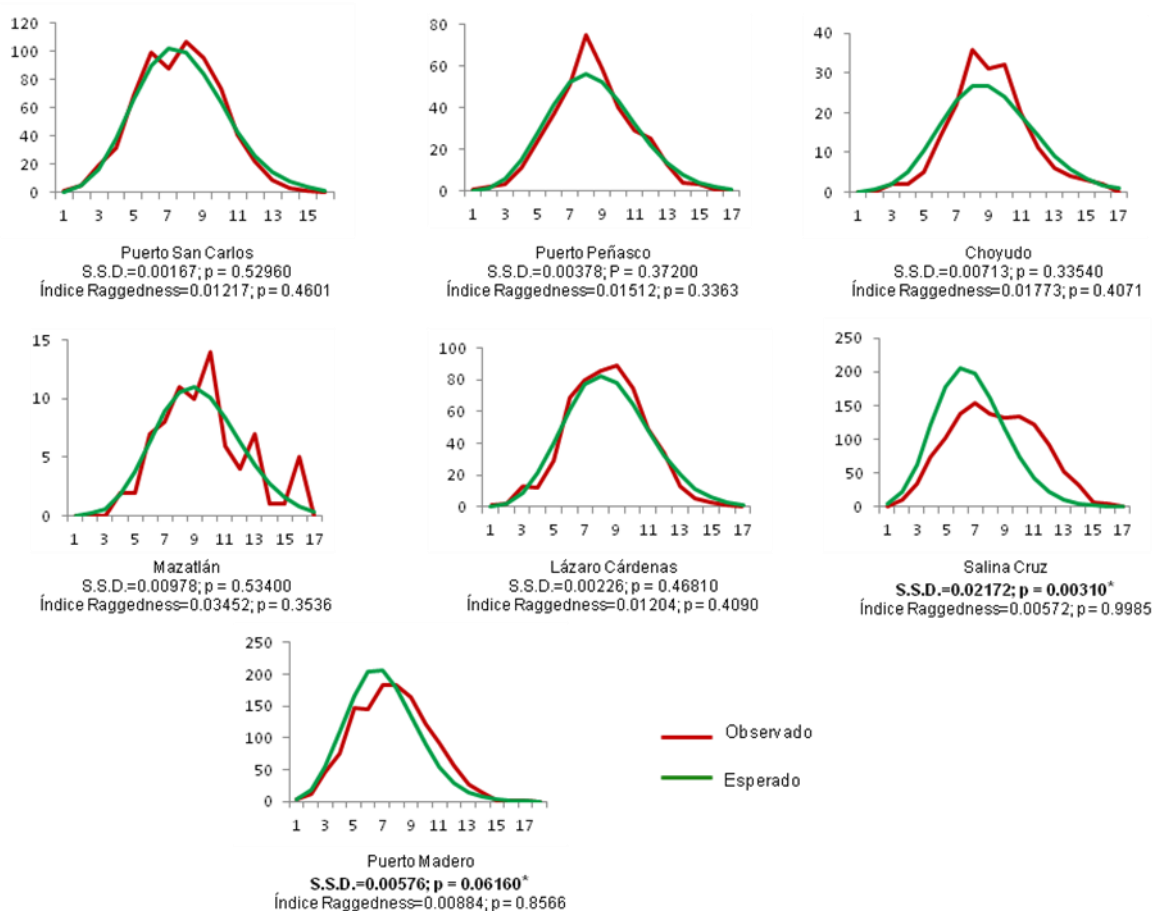


Fig. 12a Distribución de mismatches observada y esperada, según el modelo de expansión demográfica poblacional de Rogers y Harpending (1992) en las diferentes localidades de camarón café del Pacífico estudiadas. SSD = suma de las desviaciones al cuadrado entre las diferencias observados y esperadas, p = valor de significancia de la prueba SSD.

Los estadísticos de expansión demográfica, muestran que la expansión más reciente se presentó en Salina Cruz con un valor estimado de 41,650 años, seguida de la localidad de Puerto Madero con 43, 835 años, mientras que la localidad de Mazatlán presentó el valor más antiguo para el inicio de la expansión poblacional (60,310 años).

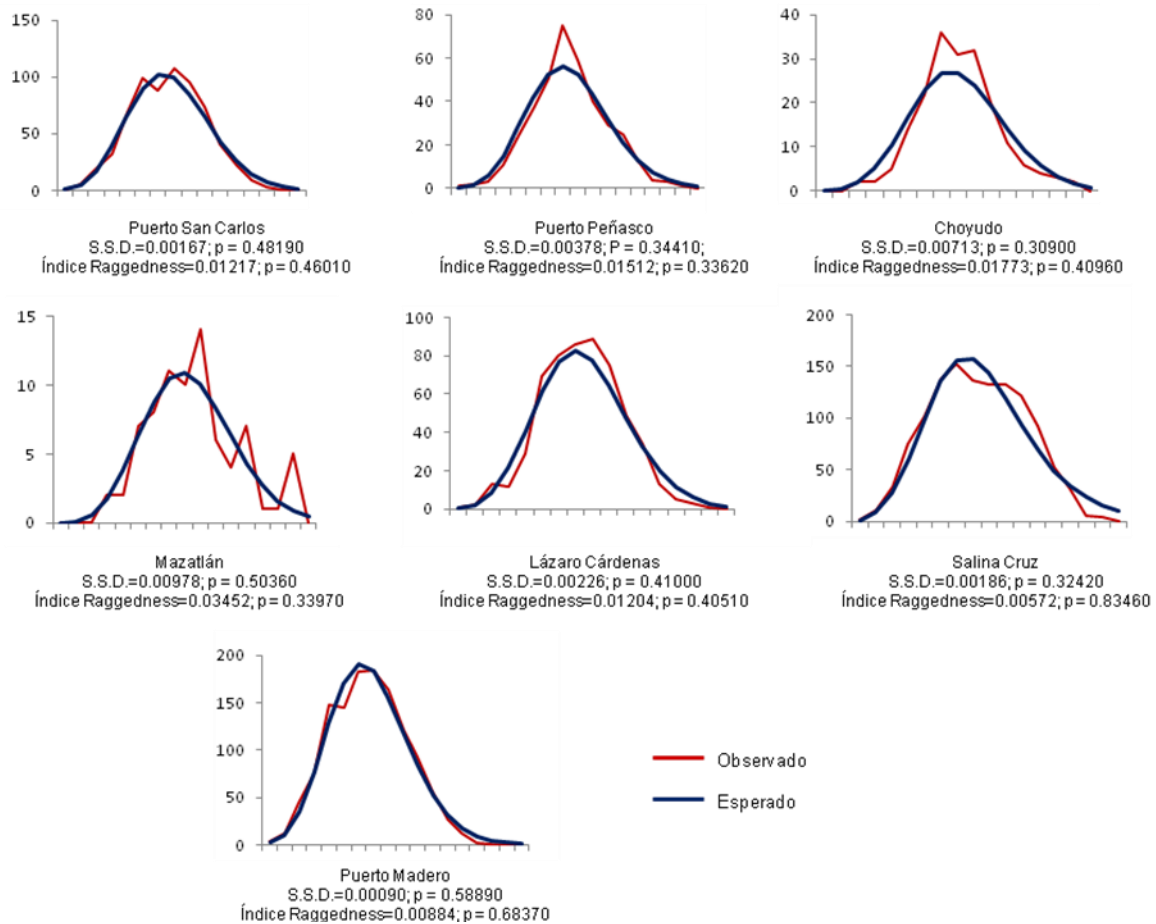


Fig. 12b Distribuciones de mismatches para el camarón café del Pacífico mexicano y la distribución esperada según el modelo de expansión espacial (Excoffier, 2004). SSD = suma de las desviaciones al cuadrado entre las diferencias observados y esperadas, p = valor de significancia de la prueba SSD.

En todas las localidades se observan grandes diferencias entre los valores de θ_0 y θ_1 , lo cual es indicativo de una expansión súbita. Por otro lado, las estimaciones de θ_0 para todas las poblaciones, sugieren que el número efectivo inicial de hembras con capacidad reproductiva fue pequeño, el mayor valor se presentó para la localidad de Mazatlán ($N_0 = 165$), seguida de la localidad de Puerto San Carlos ($N_0 = 68$), y las localidades de Puerto Peñasco y Lázaro Cárdenas ($N_0 = 39$). Estos valores en presencia de una expansión rápida podrían considerarse como indicios de la ocurrencia de reducciones drásticas en el tamaño de las poblaciones probablemente debido a un cuello de botella o efecto fundador. Mientras

que en las localidades de Choyudo, Salina Cruz y Puerto Madero se registraron los valores más bajos ($N_0 = 0$), lo cual apunta hacia a una expansión poblacional rápida, posterior a un efecto fundador, esto se ve reafirmado por el gran contraste entre el tamaño efectivo antes de la expansión (N_0) y el tamaño efectivo posterior a ésta (N_1) (Cuadro 14).

Cuadro 14. Parámetros de expansión demográfica para el camarón café en 7 localidades del Pacífico mexicano

	τ	T	θ_0	N_0	θ_1	NI
PSC	6.836	49,286	0.007	68	99,999	7.2×10^8
PP	7.525	54,253	0.004	39	99,999	7.2×10^8
CH	8.121	58,550	0.0	0	99,999	7.2×10^8
Mzt	8.365	60,310	0.017	165	99,999	7.2×10^8
LC	7.555	54,470	0.004	39	99,999	7.2×10^8
SC	5.777	41,651	0.0	0	99,999	7.2×10^8
PM	6.080	43,835	0.0	0	99,999	7.2×10^8

En relación a los parámetros de expansión espacial, existieron marcadas diferencias para los valores de la estimación del número efectivo de hembras reproductivas (N_f), destacando las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero que presentaron los valores más grandes (19, 600 y 8000, respectivamente), mientras que las localidades del Golfo de California y Mazatlán presentaron en general los valores más pequeños (Puerto Peñasco $N_f = 0$ y Choyudo $N_f = 9.8$; Mazatlán $N_f = 9.8$) (Cuadro 15).

Estos valores se correlacionan con la proporción de migrantes que las localidades necesitaron intercambiar durante la expansión (m), ya que cuando menos fundadores se presentan es necesario intercambiar un mayor número de migrantes, para alcanzar los tamaños poblacionales estimados. Así las localidades de Choyudo, Lázaro Cárdenas y Puerto San Carlos, presentaron los valores más grandes para el estimador m (5101, 5101 y 1724, respectivamente), mientras que para las localidades de Puerto Madero y Salina Cruz estos valores fueron mínimos (0.0432 y 0.392) (Cuadro 15).

Cuadro 15. Parámetros de expansión espacial estimados para un fragmento de la región control de mtDNA del camarón café del Pacífico.

	t	T	Θ_N	Nf	M	m
PSC	6.841	49,322	0.003	29	99,999	1724
PP	7.530	54,289	0.000	0	99,999	0.0
CH	8.120	58,543	0.001	9.8	99,999	5101
Mzt	8.339	60,122	0.045	437	99,999	114.4
LC	7.558	54,491	0.001	9.8	99,999	5101
SC	5.776	41,643	2.017	19,600	99,999	0.392
PM	6.066	43,734	0.825	8,000	690.75	0.0432

La estimación de número de migrantes entre pares de poblaciones estimado a partir de los microsatelites se reporta en el Cuadro 16, en el cual se observa que la localidad que registró el menor número de migrantes recibidos fue la de Puerto San Carlos con un promedio de 74, seguida de las 2 localidades del sureste, Puerto Madero y Salina Cruz. Las localidades que más migrantes recibidos son Lázaro Cárdenas, Puerto Peñasco y Choyudo.

Cuadro 16. Número de migrantes entre pares de localidades del camarón café del Pacífico.

	PSC	PP	CH	MZ	LC	SC	PM
PSC		327.34 (133.04-521.64)	191.58 (125.29-257.87)	115.15 (36.94-193.36)	213.74 (135.08-292.40)	136.45 (14.19-258.71)	59.245 (33.79-84.70)
PP	62.813 (29.65- 95.97)		221.73 (141.07-302.40)	182.16 (60.77-303.56)	228.34 (104.84-351.84)	134.36 (76.76-191.96)	92.76 (17.61-167.92)
CH	45.87 (25.29-66.46)	271.82 (153.62-390.03)		116.33 (25.07-207.59)	226.50 (80.90-372.09)	82.17 (30.53-133.80)	84.46 (17.84-151.08)
MZ	94.04 (60.36-127.73)	319.86 (261.36-378.36)	309.09 (185.88-432.30)		307.94 (179.03-436.86)	183.69 (73.05-294.34)	152.48 (-17.60-322.56)
LC	74.76 (-13.41-162.93)	281.73 (103.47-459.99)	286.64 (147.72-425.57)	79.15 (37.62-120.68)		90.72 (29.46-151.98)	81.07 (24.91-137.23)
SC	78.96 (10.15-147.77)	340.97 (214.54-467.40)	201.63 (114.84-288.43)	182.34 (-7.30-371.97)	254.46 (141.87-367.05)		145.72 (69.33-222.11)
PM	87.63 (54.70-120.56)	236.59 (68.16-405.01)	258.09 (120.63-395.54)	173.91 (32.57-315.24)	252.02 (159.84-344.19)	231.26 (115.93-346.59)	

Por otro lado las localidades que tuvieron un mayor número de migrantes son Salina Cruz y Puerto Madero, mientras que Lázaro Cárdenas es la localidad que envió un menor número de migrantes al resto de las localidades. La localidad de Mazatlán se presenta como la localidad de más intercambio, ya que recibió un número moderado de migrantes y a su vez tuvo un número considerable de emigrantes al resto de las localidades (Cuadro 16; Fig. 13 a) y 13 b)). A diferencia de lo revelado por el mtDNA, los flujos simétricos para los microsátélites entre localidades predominaron a los flujos asimétricos, siguiendo presentándose flujos simétricos entre localidades cercanas, como fue el caso de Puerto Peñasco son Choyudo y Puerto Madero con Salina Cruz. Para ambos análisis Puerto Madero fue la localidad que mayor número de migrantes envía al resto de las localidades.

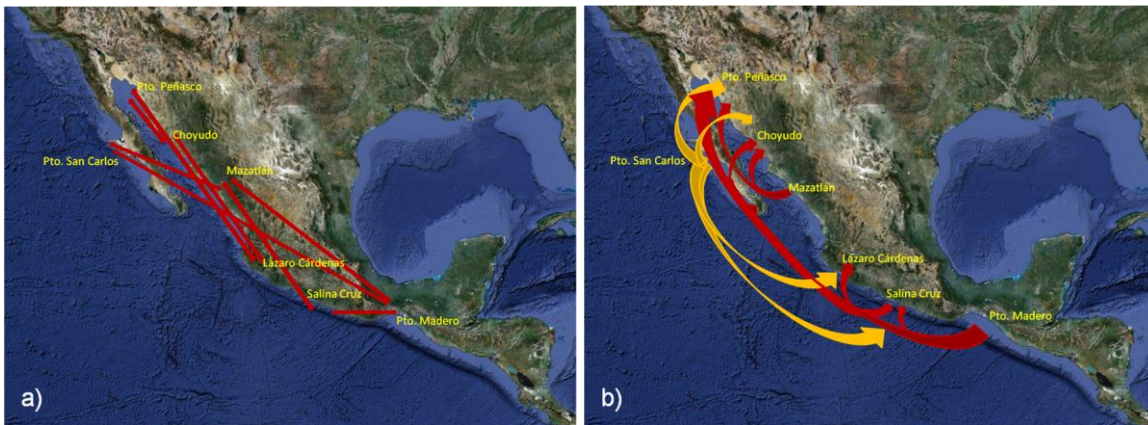


Fig. 13. Sentido de la migración en el camarón café estimada a partir de dos loci microsateelitales. a) Flujos simétricos de migrantes, b) flujos de migrantes asimétricos.

Morfometria

La talla promedio de los organismos difirió de manera significativa ($p < 0.05$) entre localidades. Los organismos con la menor longitud correspondieron a la localidad de Salina Cruz ($L = 14.78 \text{ cm} \pm 0.53 \text{ cm}$; $LC = 3.78 \text{ cm} \pm 0.12 \text{ cm}$), seguidos de los de Puerto Madero ($L = 15.05 \text{ cm} \pm 0.60 \text{ cm}$; $LC = 3.86 \text{ cm} \pm 0.15 \text{ cm}$) y Mazatlán ($L = 16.05 \text{ cm} \pm 2.5 \text{ cm}$; $LC = 4.03 \text{ cm} \pm 0.42 \text{ cm}$), y los de mayor talla se encontraron en Puerto San Carlos ($L = 16.10 \text{ cm} \pm 1.42 \text{ cm}$; $LC = 4.04 \text{ cm} \pm 0.49 \text{ cm}$).

La localidad de Mazatlán mostró la mayor variación morfológica, con un coeficiente de variación promedio de 12.18% (Desviación estándar (S) = 5.79; precisión (δ) =1.60) seguida de la localidad de Puerto San Carlos con un coeficientes de variación promedio de 10.31% (S= 2.13; δ =0.52). Las localidades del sureste, Salina Cruz y Puerto Madero, fueron las muestras más homogéneas, presentando los más bajos valores en sus coeficientes de variación promedio (promedio= 5.43%; S= 2.86; δ = 0.99 y promedio 5.19%; S= 2.61; δ = 0.92, respectivamente).

Únicamente siete de las proporciones ensayadas cumplieron con las condiciones de no presentar diferencias significativas entre los sexos y no presentar una alta correlación con la talla de los organismos: LC/AnC (p = 0.1630, r = 0.32); LR/LD (p = 0.1836, r = 0.03); LR/LP (p = 0.2898, r = 0.19); AIS3/AnS3 (p = 0.8558, r = 0.18); AIS3/LS1 (p = 0.9484, r = 0.02); LS6/AnS5S6 (p = 0.1008, r = 0.07); y L/LV (p = 0.108, r = 0.04), además del DD (p = 0.1008, r = 0.11) y DV (p = 0.7118, r = 0.06).

Las proporciones AIS3/LS1, AIS3/AnS3, LR/LD y LC/AnC fueron las variables que más contribuyeron a la discriminación entre las 4 localidades, mostrando en las funciones discriminantes los coeficientes con mayores valores (Cuadro 17). Las 2 primeras corresponden a características de la forma del abdomen, dado que consideran la longitud, el ancho y el largo de los segmentos abdominales tercero y primero, mientras que las segundas, corresponden a la forma del cefalotórax, dado que consideran la longitud con respecto al ancho del cefalotórax y la longitud total del rostro con respecto a la distancia entre los últimos 2 dientes.

Las diferencias estadísticas entre los grupos fueron soportadas por un MANOVA (p<0.0001).

La matriz de clasificación correcta, en el análisis de las 4 localidades mostró un porcentaje correcto de clasificación global superior al 70%. Las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero presentaron los menores valores (58 y 68% respectivamente). Mazatlán mostró un valor moderado de (70%); mientras que Puerto San Carlos presentó el más alto porcentaje (83%) (Cuadro 18).

Cuadro 17. Coeficientes de las funciones discriminantes para las proporciones de medidas morfométricas de 4 colectas del camarón café del Pacífico mexicano

Variable	Puerto San Carlos	Mazatlán	Salina Cruz	Puerto Madero
Constante	5.3114	2.3097	1.4101	2.6659
DD	0.9642	0.3231	-1.2819	-1.3689
DV	0.1708	-0.3621	0.6795	0.2961
LC/AnC	-1.9863	2.0831	0.0901	0.3086
LR/LD	0.3838	1.2818	2.6139	4.1237
LR/LP	-0.1283	-0.8206	-0.8974	-2.0266
ALS3/AnS3	4.6950	-0.5070	2.5868	2.6306
ALS3/LS1	11.6096	2.0066	2.9605	5.9832
LS6/AnS5S6	0.1695	2.5173	0.0407	-0.1351
L/LV	-0.2511	0.2579	-0.3799	-0.7362

Cuando la muestra de Salina Cruz fue sustraída del análisis, de los 25 organismos de Puerto Madero dos fueron clasificados erróneamente en Puerto San Carlos y 2 en Mazatlán. Puerto Madero tuvo un porcentaje correcto de reclasificación de 84%, Puerto San Carlos 82.7% y Mazatlán 75%. Mientras que cuando Puerto Madero fue excluido del análisis, de los 26 organismos de Salina Cruz, 2 fueron clasificados incorrectamente en Puerto San Carlos, y uno en Mazatlán. Salina Cruz tuvo un porcentaje correcto de reclasificación de 88.5 %, Puerto San Carlos 86.5% y Mazatlán de 77.5%.

La primera componente canónica para el análisis discriminante con las 4 localidades contabilizó el 52% de la variación total de los datos y permitió diferenciar a las localidades de Puerto San Carlos y Mazatlán, mientras que las localidades ubicadas en el Golfo de Tehuantepec, Salina Cruz y Puerto Madero no se diferenciaron. La segunda componente canónica contabilizó el 34% de la variación total de los datos y únicamente hizo la

diferenciación de las localidades en dos grupos uno formado por Puerto San Carlos y Mazatlán y otro formado Salina Cruz y Puerto Madero (Figura 14).

Cuadro 18. Clasificación de los individuos en cada localidad a partir del análisis discriminante. Individuos correctamente clasificados en la diagonal

	PSC	MZ	SC	PM	Total clasificados	Clasificados correctamente
PSC	43 (89.6%)	2 (4.2%)	2 (4.2%)	1 (2.1%)	48	43 (89.6%)
MZ	1 (3.2%)	28 (90.3%)	1 (3.2%)	1 (3.2%)	31	28 (90.3%)
SC	5 (15.6%)	6 (18.8%)	15 (46.9%)	6 (18.8%)	32	15 (46.9%)
PM	3 (9.4%)	4 (12.5%)	8 (25%)	17 (53.1%)	32	17 (53.1)
Total					143	103 (72.03%)

La localidad de Puerto San Carlos se caracterizó por presentar altos valores para la proporción LC/AnC y bajos valores para las proporciones AI3/AnS3 y AIS3/LS1. Mientras que la localidad de Mazatlán se caracterizó por presentar el patrón inverso, bajos valores para la proporción LC/AnC y altos valores para las proporciones AIS3/AnS3 y AIS3/LS1. Las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero no se pudieron diferenciar, ambas presentan altos valores para las proporciones LR/LP, L/LV y LS6/AnS5S6 y bajos valores para la proporción LR/LD (Fig. 14).

El dendrograma mostró que las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero forman un grupo morfológico más similar con respecto a los otros sitios. La localidad de Mazatlán que se agrupa en seguida sería la más cercana a este grupo y la localidad de Puerto San Carlos sería una localidad más distinta (Figura 15).

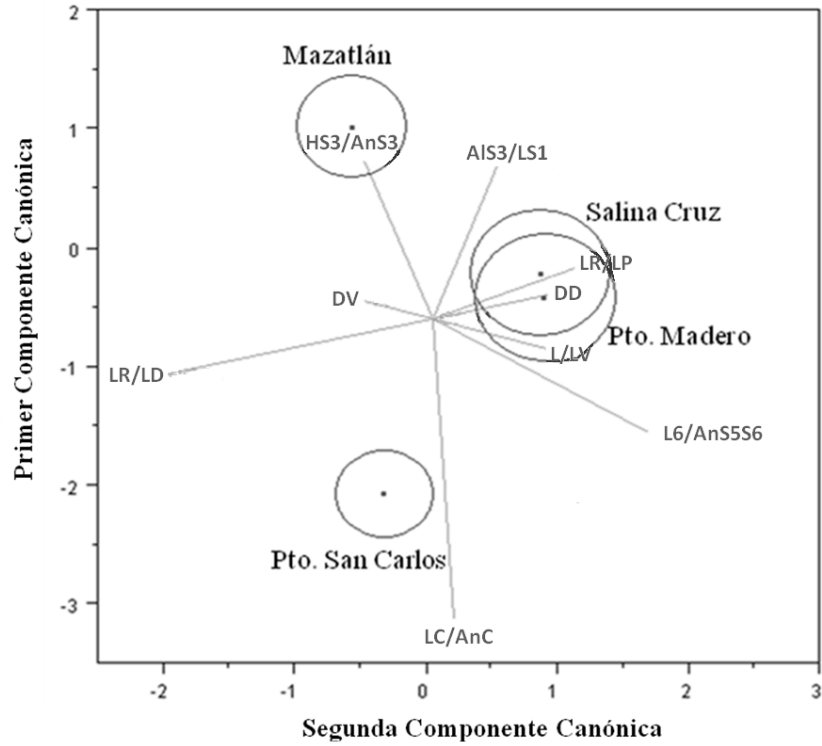


Fig. 14. Primera y segunda componentes canónicas del análisis discriminante de la morfometría del camarón café de 4 localidades en el Pacífico mexicano

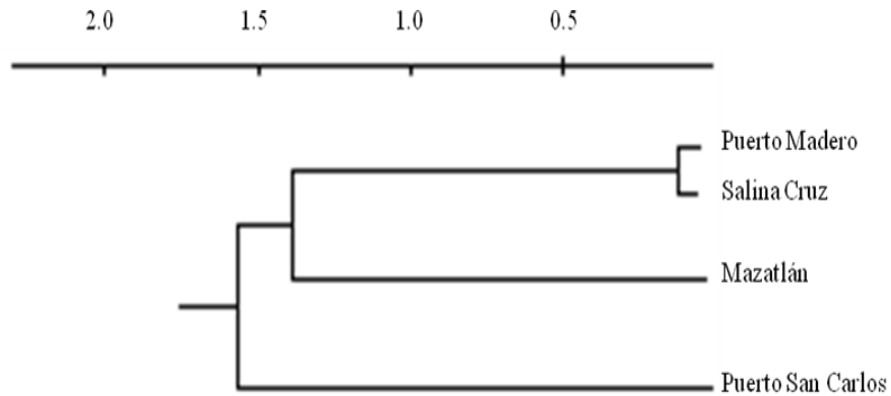


Fig. 15. Dendrograma que ilustra los patrones de similitud morfométrica entre camarones de 4 localidades del océano Pacífico (Distancia de Manhattan, Método UPGMA)

DISCUSIÓN

Variación genética intrapoblacional

Los dos marcadores empleados en este estudio se caracterizan por presentar una muy alta variabilidad. La región control del mtDNA, se destaca por presentar una elevada tasa de mutación, dado que es una región no codificante y por tanto no está sujeta a ningún tipo de selección (Harrison, 1989; Castro *et al.*, 1998). Por su parte los microsátélites al igual que el mtDNA no tienen expresión, por lo que la probabilidad de aumento o disminución de una repetición es muy alta, especialmente en los dinucleótidos (Brooker *et al.*, 2000; Chakraborty *et al.*, 1997; Schlöterer, 2000; Wuthisuthimethavee *et al.*, 2003), por lo que ambos han sido empleados con mucho éxito para evidenciar estructura genética en organismos acuáticos (McConnell *et al.*, 1995; Bentzen *et al.*, 1996; O'Reilly *et al.*, 1996; Morales-Villegas, 2009; Bayona-Vásquez, 2011). Por lo general, en los estudios de genética de poblaciones en los que se requiere estimar la variación a nivel intra específico resulta conveniente utilizar marcadores que tengan una elevada tasa de mutación que permitan detectar el mayor número de variabilidad genética para así detectar diferencias entre poblaciones.

Para el caso del mtDNA la diversidad haplotípica estimada en el camarón café del Pacífico mexicano ($h = 0.999$) presentó valores que sobrepasan las estimaciones de diversidad genética que han sido reportadas para los Peneidos en la mayoría de los estudios publicados. Con el empleo de isoenzimas, se han reportado valores que van desde una $H = 0.017$ (Sunden y Davis, 1991) a $H=0.105$ (De la Rosa-Vélez *et al.*, 1999) en *L. vannamei*. Por su parte, en *P. monodon* se reporta una variación de $h = 0.823$ con RAPD's (Klinbunga *et al.*, 2001) y $H = 0.885$ en esta misma especie, pero empleando como marcador el mtDNA con la técnica de RFLP's (Klinbunga, *et al.*, 2001). A pesar de tratarse del mismo género existen marcadas discrepancias y esto es debido a que dichas estimaciones proceden de diferentes marcadores moleculares, así como de distintas técnicas de análisis, que hacen que los resultados no puedan ser directamente comparables.

Aunque las isoenzimas abrieron la puerta para el estudio de la variabilidad genética de muchos organismos, la variación que es posible estimar mediante el empleo de esta técnica es muy baja. Aubert y Lightner (2000) realizaron un estudio de estructura poblacional en *L. stylirostris* del Golfo de California utilizando electroforesis de isoenzimas y la técnica de RFLP's y encontraron que la diversidad genética estimada en el caso los RFLP's es seis veces mayor a la detectada con isoenzimas, ya que éstas sólo detectan la presencia de alelos en función de sus tamaños, pero la mayoría de las sustituciones a nivel de secuencias en el DNA no manifiestan ningún cambio en la estructura de las proteínas, por lo que este tipo de mutaciones no se perciben en una electroforesis. Aún tratándose de DNA, hay técnicas que utilizan todo el material nuclear de los individuos, como es el caso de los RAPD's, y otras que trabajan con regiones específicas tanto de DNA nuclear como de mtDNA, lo cual implica otra fuente de variación, porque las zonas del DNA presentan tasas de mutación muy diferentes.

Valles-Jiménez *et al.* (2006) utilizando la región control del mtDNA con la técnica de RFLP's reportaron un valor de diversidad genética para *L. vannamei*, ligeramente menor ($H = 0.823$) a los reportados en esta investigación. Mientras que McMillen-Jackson y Bert (2003 y 2004) estimaron la estructura genética de las poblaciones de tres especies de camarones peneidos *F. aztecus* (n=77), *L. setiferus* (n=90), y *F. duorarum* (n=73) a partir del análisis de secuencias de un fragmento de la región control de mtDNA y encontraron valores de diversidad haplotípica de $H = 1$, $H = 0.96$ y $H = 1$, respectivamente. Estos valores son muy similares a los que se reportan en el presente estudio en el cual se analizaron 233 organismos y se obtuvieron 216 haplotipos, dando lugar a una diversidad haplotípica de 0.99. Dado que se trata de organismos filogenéticamente muy cercanos y de la misma región de DNA, además de utilizar la misma técnica, estas estimaciones son directamente comparables.

La alta tasa de mutación que presenta el mtDNA ha sido sugerida para explicar la alta diversidad genética en varias especies de peneidos (Palumbi y Benzie, 1991; Baldwin *et al.*, 1998; Gusmao *et al.*, 2000). De hecho en general los crustáceos decápodos han sido

reportados con valores altos de diversidad genética (Ovenden *et al.*, 1992; Silberman *et al.*, 1994; Lavery *et al.*, 1996),

Con respecto a los microsatélites la heterocigosis estimada para el camarón café del Pacífico ($H= 0.671- 0.731$) registró valores muy similares a los reportados para peneidos en otros estudios donde se ha empleado este mismo tipo de marcador molecular (*L. setiferus* $H=0.69$ (Ball y Chapman, 2003); *L. vannamei* $H= 0.385-0.857$ (Valles-Jiménez, 2005); *P. merguensis* $H= 0.49-0.66$ (Wanna *et al.*, 2004) aunque otros estudios han reportado valores de heterocigosis mayores, entre $H= 0.90-0.99$ (Brooker *et al.*, 2000) y $H= 1.0$ (Xu *et al.*, 2001), sin embargo, dicha estimación también puede estar influenciada por el número de alelos reportados para el microsatélite, pues mientras que el mayor número de alelos para el camarón café fue de 9, obtenidos con el microsatélite Fsp120 en dichas investigaciones trabajan con microsatélites que llegan a presentar entre 30 y 80 alelos por locus (Brooker *et al.*, 2000; Xu *et al.*, 2001), lo cual no siempre es una ventaja, ya que en microsatélites con un mayor número de alelos, los tamaños de muestra para captar toda la variabilidad presente en una población deberán de ser también mayores (Valles-Jiménez *et al.*, 2005).

La elevada variación genética encontrada en el camarón café es debida por un lado a que los camarones son organismos con tasas de fecundidad de gran magnitud, una hembra puede expulsar entre 500, 000 a 1, 000, 000 huevecillos por desove (Dall *et al.*, 1990; Martínez, 1993) y a pesar de que en esta fase se presenta la más alta mortalidad, el número de individuos que sobreviven es suficiente para mantener los elevados tamaños poblacionales de esa pesquería. Aunado a este hecho, los camarones son organismos que exhiben una tasa de crecimiento muy elevada, dando como consecuencia que alcancen el estado de madurez en un periodo de entre 8 y 12 meses, lo cual es relativamente muy rápido y por ello, el tiempo generacional sea muy corto (Dall *et al.*, 1990; Martínez, 1993), el cual se estima de un año para estos organismos (McMillen-Jackson y Bert 2003 y 2004). Todo ello les confiere un gran potencial reproductivo que les permite alcanzar tamaños efectivos considerables, ideales para conservar una variabilidad genética muy elevada (Kimura y Crow, 1964). Esto mismo se ve reflejado en el tamaño de sus poblaciones, ya que el camarón del Pacífico constituye una de las pesquerías que soporta uno de los

mayores niveles de explotación a nivel comercial, alcanzando un volumen promedio de producción de 62 404 tn/año, tan sólo por debajo del atún y la sardina (CONAPESCA, 2011).

Aunado a lo anterior, los resultados de la demografía histórica indican que el camarón café se ajustó al modelo de expansión demográfica propuesto por Rogers y Harpending (1992), y aunque esto se discute más adelante, cabe mencionar que dicha expansión corresponde a periodos de un rápido crecimiento poblacional en los cuales la tasa de pérdida estocástica de haplotipos se hace más lenta, lo que lleva a que en la población se retenga un mayor número de haplotipos de los que pueden ser perdidos por deriva génica (Avice *et al.*, 1984).

Por otro lado, en el caso específico del camarón café, éste presenta un muy amplio rango de distribución geográfica que abarca desde Cabo Concepción, en Estados Unidos, hasta las costas de Perú (Dore y Frimodt, 1987; Hendrickx, 1995a), esto podría suponer que el camarón café tiene una adaptabilidad amplia a diversas condiciones ambientales, la cual está relacionada con un amplio acervo genético.

A pesar de encontrar una gran diversidad de haplotipos, los valores estimados para la diversidad nucleotídica de *F. californiensis* en todas las localidades fueron pequeños, y dado que en ninguna localidad se presentaron “indels”, esto sugiere que los diversos haplotipos se ven diferenciados por cambios mínimos en las secuencias de los nucleótidos, es decir que las mutaciones no se presentan de manera aleatorias en todo el segmento, los sitios polimórficos han presentado a lo largo del tiempo varios cambios, mientras que hay segmentos que se mantienen sin ninguna variación. Este tipo de homoplasia ha sido reportada también en otros organismos, como es el caso de la sierra *Scomberomorus sierra* (Domínguez-López *et al.*, 2010). Si además consideramos que las mutaciones del tipo de transición fueron 7.6 veces más frecuentes que las de tipo transversión, tendríamos dos evidencias para suponer que las poblaciones del camarón café del Pacífico han presentado un crecimiento poblacional en el transcurso del tiempo a lo largo del cual han acumulado un considerable número de mutaciones (Gran y Bowen, 1998).

La localidad de Mazatlán registró el mayor valor de diversidad nucleotídica, a pesar de ser la localidad donde se obtuvo el menor número de individuos. El litoral de Sinaloa, donde se ubica la localidad de Mazatlán, se caracteriza por la presencia de zonas importantes de afloramiento. Lo anterior debido a que la termoclina se ubica a muy baja profundidad, permitiendo que los nutrientes provenientes de la descomposición de materia orgánica suban a la superficie, y al ser utilizados por el fitoplancton, éste incrementa su presencia de manera considerable (Alfaro y Lizano, 2001). Aunado a esto, en esa zona la descarga de ríos aporta una considerable cantidad de materia orgánica, sobre todo en época de lluvias, la cual se correlaciona con un incremento en la producción de camarón (Gracia, 1989). El fitoplancton constituye el primer eslabón en las cadenas alimenticias de los ecosistemas acuáticos, y su incremento repercute directamente en los siguientes niveles tróficos. Esta es la razón de que muchas pesquerías, incluyendo la del camarón, alcancen los mayores valores de producción en dicha área (CONAPESCA, 2011). Lo anterior muy probablemente está directamente relacionado con la mayor diversidad. Por otro lado, frente a las costas de Mazatlán se da la convergencia de corrientes marinas, provenientes tanto del Golfo de California como de la parte sur del Pacífico (Hendrickx, 1995b), de hecho junto con Choyudo fueron las localidades que recibieron más migrantes que los que emigraron al resto de las localidades, lo que hace que funcione como un banco donde se acumula la diversidad, esto mismo ha sido reportado para algunas especies de peces como el dorado (Sánchez-Izquierdo, 2009).

La localidad de Choyudo registró la mayor variabilidad para microsatélites estimada a partir de la heterocigosis, a pesar de que algunos alelos no están presentes, pero contrariamente a lo mostrado por el mtDNA, la localidad de Mazatlán registró el valor más bajo. Y aunque los valores de heterocigosis fueron muy homogéneos para todas las localidades, en Puerto Peñasco y Choyudo no estuvieron presentes algunos alelos, lo cual podría ser un indicio de que se trata de poblaciones con menor variabilidad. Es verdad que el tamaño de muestra para ambas localidades no fue muy grande, sin embargo, para la localidad de Lázaro Cárdenas se analizó un número menor de individuos y se encontraron todos los alelos de los dos loci.

Las estimaciones de variación genética a partir de los dos microsatélites analizados, a pesar de guardar similitud a los valores reportados para otras especies de camarón (Ball y Chapman, 2003; Valles-Jiménez, 2005; Wanna *et al.*, 2004), resultaron ser menores a las estimadas a partir del mtDNA. Sin embargo el reducido número de loci con los que se trabajó no permite hacer una evaluación concluyente. Y en buena parte esto fue debido a que a pesar de haber realizado múltiples ensayos para la amplificación de diferentes microsatélites los resultados no fueron productivos, aun probando con oligonucleótidos que han sido utilizados en especies de camarón muy cercanas filogenéticamente y provenientes de regiones geográficas similares. Sin embargo, dada la reducida longitud y degenerada naturaleza de las regiones que los flanquean, en camarones ha sido difícil aislar un número considerable de ellos (Tassanakajon *et al.*, 1998; Brooker *et al.*, 2000). Por otro lado, dada la alta variación que registra el DNA de los peneidos, lo más recomendable es aislar microsatélites específicos.

Equilibrio de Hardy Weinberg

Tres localidades se encontraron fuera del equilibrio de H-W. En el caso de la localidad de Mazatlán esta situación se debió a un déficit de heterocigotos como lo indicó la prueba de χ^2 . El que en una población se presenten menos heterocigotos que los esperados, suele relacionarse a la presencia de endogamia dentro de la población. Es frecuente que las poblaciones naturales se desvíen de la condición ideal de apareamiento aleatorio que supone el equilibrio HW, en aquellas especies cuyos rangos de distribución sobrepasan la distancia que un individuo puede recorrer durante su periodo de vida. Sin embargo para el caso del camarón esta explicación no es factible, ya que como se mencionó anteriormente, los tamaños efectivos poblacionales de esta pesquería son considerables, especialmente en esta zona, por lo que la probabilidad de que dos organismos emparentados genéticamente se entrecrucen es muy baja, además de que los valores para es estadístico F_{IS} , que estima la presencia de endogamia en las poblaciones, no fueron significativos para ninguno de los loci y en ningún caso se presentó desequilibrio de ligamiento (Valles-Jiménez *et al.*, 2005).

Otra explicación está relacionada con la presencia de alelos nulos, dicho problema se pueden presentar por deficiencias en la amplificación, lo cual puede ocurrir más bien en loci que presentan tamaños grandes con un alto número de alelos (Pemberton *et al.*, 1995), o bien por la presencia de las repeticiones de las bandas (stuter) (O'Reilly *et al.*, 1998). Cuando se trabaja con dinucleótidos es común confundir una banda de repetición con un alelo verdadero. La definición de los alelos presentes en cada individuo se realizó con sumo cuidado, siguiendo el criterio de considerar el alelo como la banda de mayor intensidad (Valles-Jimenez, 2005; Xu *et al.*, 2001), y aunque no se puede descartar que esta sea la causa del déficit de heterocigotos registrado, la prueba de presencia de alelos nulos no fue significativa para ninguna de las poblaciones.

Es posible que el exceso de homocigotos en las poblaciones sea debido a un muestreo no aleatorio, por el hecho de dar preferencia a seleccionar organismos de un rango de talla restringido dentro de una población, o bien al efecto de la selección natural, lo que implicaría que los homocigotos son favorecidos para permanecer en la población y dejar descendencia.

Como se había mencionado anteriormente la región de Sinaloa se caracteriza por ser una zona de convergencia de corrientes, que traen consigo un gran número de migrantes de otras regiones, lo cual puede dar lugar a que se presente la mezcla de poblaciones con algún grado de diferenciación, fenómeno conocido como efecto Wahlund (Hart y Clark, 1989) y que consiste en que el valor estimado de heterocigosis disminuye cuando la estimación de ésta se realiza a partir de organismos de poblaciones con frecuencias alélicas diferentes, o bien cuando para dicha estimación, existe una desproporción entre las cohortes que componen la población. Sin embargo la prueba de Chakraborty registró que en ninguna población se presentó un número de alelos significativamente mayor al esperado.

Este mismo fenómeno puede estarse presentando en la localidad de Puerto Madero, donde de antemano sabemos que fueron agrupadas dos colectas, y aunque para el resto de los análisis los resultados no mostraron evidencia de que estas muestras fueran

estadísticamente diferentes, no se puede descartar que efectivamente se tenga la mezcla de dos poblaciones.

Por último se tiene a la localidad de Choyudo donde el locus Fpa104 presentó exceso de heterocigotos, pero el alelo Fsp120 no mostró congruencia con este resultado, lo cual es posible que se deba más a un problema de muestreo, ya que en esta población el tamaño de muestra analizado fue reducido. De hecho esto pudo ser confirmado a través del análisis de rarefacción, el cual reveló un número mayor de alelos esperado que el que se encontró para cada uno de los loci, ya que el número efectivo de alelos que se estima para una población depende directamente del tamaño de la muestra (Mousadik y Petit, 1996).

Variación y estructura genética

Los valores significativos de Φ_{ST} empleando el mtDNA entre pares de poblaciones en el camarón café del Pacífico mexicano evidenciaron la presencia de estructura genética y permitieron identificar tres regiones principales: 1) la zona del Golfo de Tehuantepec, donde se incluyen las localidades de Puerto Madero y Salina Cruz; 2) la zona septentrional con las localidades de Lázaro Cárdenas, Mazatlán y Puerto San Carlos, y 3) la zona del Golfo de California con las localidades de Choyudo y Puerto Peñasco. Sin embargo la estructura que el camarón café presenta en el Pacífico mexicano debe considerarse moderada, debido al flujo genético que se muestra entre las regiones que se ubican geográficamente más cercanas, como se evidenció en el caso de Mazatlán con Choyudo hacia la parte norte y con Salina Cruz hacia la parte sur, con las cuales los valores de Φ_{ST} no fueron significativos.

De las diferentes agrupaciones exploradas del análisis jerarquizado de la distribución de la variación entre regiones (AMOVA) estimada a partir de los datos del mtDNA, en la que se encontró una mayor señal de diferenciación fue precisamente la que consideró las tres zonas descritas arriba y aunque la mayor parte de la variación se encontró dentro de las

localidades, como era de esperarse dados los altos niveles de variación estimados, la diferenciación entre las regiones también alcanzó a ser significativa.

Contrario a lo que mostró el análisis de mtDNA los dos loci de microsatélites analizados no mostraron diferenciación genética ni con el estadístico F_{ST} , ni en la prueba de AMOVA. Aunque con el estadístico G , si se logró evidenciar diferenciación entre las localidades de los extremos, Puerto Madero con Puerto San Carlos y Puerto Peñasco y de esta última con Salina Cruz. Lo cual concuerda con los resultados mostrados por el mtDNA.

No es poco común que dos marcadores moleculares revelen diferencias en cuanto a la estructura poblacional que presenta este tipo de organismos (Klinbunga *et al.*, 2001; Wanna *et al.*, 2004). Como se había mencionado anteriormente, esto es debido a que dichos marcadores presentan tasas de mutación distintas. Para evidenciar estructuración genética en una población se requiere contar con marcadores altamente variables, y aunque los microsatélites cuentan con esta característica, el número de loci tan reducido con el que se contó para este estudio no permite concluir de manera contundente con respecto a la diferenciación de las poblaciones. Balloux y Lugon-Moulin (2002), han reportado al utilizar microsatélites como marcadores, la existencia de una correlación positiva entre el número de loci empleados y la probabilidad de detectar estructura genética en las poblaciones de especies marinas.

Sin embargo ambos marcadores muestran resultados muy similares, y aunque con el estadístico F_{ST} en los microsatélites no se hayan encontrado diferencias significativas, éstas si fueron evidenciadas con el estadístico G entre las poblaciones más alejadas. De hecho existe mucha mayor evidencia oceanográfica, biológica, morfológica, como se discutirá más adelante, e incluso genética (Díaz-Jaimes *et al.*, 2006), para suponer que las poblaciones de camarón café a lo largo del Pacífico se encuentran diferenciadas.

La biología del camarón café del Pacífico mexicano puede estar influyendo en buena medida en la estructura genética evidenciada en sus poblaciones. Los camarones son organismos que presentan dispersión intermedia, pues aunque presenta una etapa larvaria oceánica, de alrededor de 3 semanas (Martínez, 1993), ésta no llega a ser lo suficientemente

pronunciada para homogenizar a las poblaciones en todo su rango de distribución, que además es muy amplio (Dore y Frimodt, 1987; Hendrickx, 1995a), y es el resultado de la expansión de las poblaciones a través de muchos años. En un estudio realizado por Riginos y Victor (2001) encontraron que los peces que presentan etapas larvarias meroplantónicas por periodos mayores a 50 días no presentan estructura genética en contraste con peces con estancias meroplantónicas menores a los 18 días. Por otra parte, aunque los camarones presentan una migración ontogenética hacia mayor profundidad en su etapa adulta, las migraciones laterales tienen un rango restringido, presentando una tendencia a permanecer dentro de los giros en los patrones de circulación, como una estrategia reproductiva, ya que ellos les permite canalizar menor energía para su desplazamiento y una mayor parte de ésta hacia reproducción. De hecho, los camarones son organismos bentónicos, lo que promueve algún grado de sedentarismo en los adultos y por tanto especialización de su hábitat. La tendencia a ingresar a los estuarios y lagunas costeras para completar su ciclo de vida puede ser otro factor, ya que aunque si bien es cierto que esa especie puede prescindir de estos sitios para completar ciclo de vida, se ha reportado la presencia de camarón café en los sistemas lagunares de Oaxaca y Sinaloa (Pacheco-Trejo, 1998; Romero-Sedano *et al.*, 2004; Miguel-Gómez, 2007), lo cual lleva a pensar que al igual que otras especies *F. californiensis* también ocupa estos espacios como áreas de crianza, y la escasez de estos sistemas en las costas de Jalisco y Michoacán, además de la disminución de la plataforma continental para estos organismos de hábitos bentónicos que no llegan a habitar grandes profundidades, podría constituir una barrera para el flujo genético entre sus poblaciones.

El patrón de corrientes en el Pacífico está en gran medida determinado en la zona norte por la Corriente de California que viene de las costas de Estados Unidos y continúa por toda la Península de California, internándose en el Pacífico a la altura de Cabo Corriente. Mientras que en la parte sur se tiene el efecto de la corriente de Costa Rica que se origina en el domo de Costa Rica y corre paralela a la costa de México en dirección sur a norte, internándose a la altura de las costa de Guerrero y Michoacán (Hendrickx, 1995b). Por su parte el Golfo de California posee un patrón de corrientes muy particular el cual se puede considerar independiente del resto del Pacífico. La corriente de California representa un posible

mecanismo dispersor para las poblaciones ubicadas en las costas de Sinaloa, de los 30° N a los 15° N durante la primera mitad del año, coincidiendo con el principal pico reproductivo en esta área. Por su parte en las poblaciones del Golfo de Tehuantepec el principal pico de maduración se ubica a finales del verano entre los meses de agosto a octubre (Rodríguez de la Cruz y Chávez, 1996) y la dispersión de las larvas está dirigida por giros anticiclónicos originados en esta zona y que podrían actuar como un mecanismo de retención de las larvas, limitando su dispersión hacia las zonas ubicadas al norte (Fig 1).

Por otra parte en el Pacífico mexicano también existe toda una regionalización fisiográfica, ya que en la costa continental de la región del bajo Golfo de California se caracteriza por presentar una plataforma continental amplia (85 km), con depósitos de sedimentos aluviales por la descarga de los ríos y con un patrón de corrientes determinado por los vientos, con dirección noroeste, paralelos a la costa durante la época de invierno, produciendo giros y afloramientos que empujan las aguas hacia el océano, mientras que en el verano la corriente del sureste empuja las aguas del océano hacia la costa (De la Lanza, 1991). La zona septentrional por su parte, se caracteriza por presentar una plataforma menor (10-15 km) con menor número de sistemas estuarinos y con aguas más cálidas, con temperaturas de alrededor de 28° C a lo largo de todo el año, donde las aguas superficiales presentan muy poco movimiento. Mientras que la región del Golfo de Tehuantepec, nuevamente la plataforma continental es amplia y las aguas de la costa son principalmente afectadas por el viento; durante la época de invierno los vientos corren en dirección perpendicular a la costa, produciendo remolinos de agua cálida y corrientes de agua con dirección al océano (Trasviña *et al.*, 1999).

La acción de estas corrientes aunada a la fisiografía presentes en esta zona podrían suponer una diferenciación de la región del Pacífico mexicano que se correlaciona con estructura genética evidenciada en esa investigación, considerando una zona al sur donde estarían ubicadas las localidades del istmo de Tehuantepec, una zona intermedia de convergencia, en la cual se ubican las localidades ubicadas en las costas de Michoacán y Sinaloa, que puede tener cierta influencia al sur de la Península de California, y las localidades del Golfo de California. Dicho patrón de diferenciación en esta misma región ha sido reportado para

otras especies tal es el caso del molusco *Pinctada mazatlanica* (Arnaud *et al.*, 2000), el camarón blanco *L. vannamei* (Valles-Jiménez *et al.*, 2005), o incluso en esta misma especie (Díaz-Jaimes *et al.*, 2006).

Los valores de flujo genético estimados a partir del mtDNA entre pares de poblaciones (Fig 11) también reflejaron mucha concordancia con los patrones de circulación de las corrientes. Las localidades de Puerto Madero y Salina Cruz envían un mayor número de migrantes que el que reciben de todas las poblaciones, este flujo está dirigido principalmente por la corriente de Costa Rica. Por su parte las localidades del norte están dirigidos por las corrientes del Golfo de California donde la localidad de Puerto Peñasco el flujo neto de migrantes que envía a las localidades de Choyudo y Mazatlán es positivo, mientras que éstas con el resto de las localidades presentan flujos netos negativos, es decir que reciben un mayor número de migrantes de los emigrantes, constituyéndose en una zona donde confluyen un mayor número de organismos provenientes tanto de la zona norte como de la zona sur. Los resultados que presentaron los microsátélites son un tanto similares a los del mtDNA. Las localidades que envían un mayor número de migrantes que el que reciben del resto de las localidades son; en la parte sur Puerto Madero y Salina Cruz, y en la parte norte Puerto San Carlos. Lo cual es un argumento más para proponer que el flujo de los migrantes está dirigido principalmente por el patrón de circulación de corrientes que presenta el Pacífico.

El patrón de estructura genética mostrado por el camarón café del Pacífico se puede clasificar como moderado, ya que las poblaciones no se mostraron completamente diferenciadas. Para que la deriva génica puede fijar alelos en poblaciones y con ello éstas queden diferenciadas, se requiere que el tamaño efectivo de las poblaciones sea reducido (Nei, 1978), lo cual no es el caso de las poblaciones de camarón café del Pacífico, como se discutirá más adelante. Por otro lado el número de migrantes estimados por pares de poblaciones para mtDNA muestra que, aunque limitado, existió flujo génico entre éstas y esto se vuelve a ver reflejado en la misma estimación realizada a partir de microsátélites, el cual nos da una idea del flujo de migrantes en una escala más actual. El flujo genético tiende a homogenizar la variación genética entre las poblaciones, no permitiendo que éstas

se estructuren en patrones de diferenciación relacionados con la separación espacial de las localidades (Slatkin, 1993).

En este sentido la prueba de Mantel con base en los datos del mtDNA, mostró que la estructura genética de *F. californiensis* se ajusta al modelo de aislamiento por distancia propuesto por Slatkin (1993). En poblaciones que presentan una distribución continua, es común que el intercambio genético se presente entre las localidades que geográficamente se encuentran más cercanas, y éste disminuye de manera gradual conforme la distancia se incrementa, de tal forma que las localidades de los extremos, deberían de ser las más diferenciadas. Que es precisamente lo que se encontró con el camarón café, pues los mayores valores de Φ_{ST} por pares de poblaciones se presentaron entre las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero con las localidades de la zona norte del Pacífico. Este modelo de diferenciación también ha sido ajustado a *P. merguensis* en Tailandia (Wanna *et al.*, 2004) y a *P. monodon* en la región de Australia (Brooker *et al.*, 2000). Por otra parte Benzie y sus colaboradores (1993) señalan que aunque la distancia geográfica es un factor importante para la estructura genética de *P. monodon*, no es el único factor que la determina, sino que actúa de manera conjunta con las características oceanográficas de la región y con las de la biología de la especie, tal como fue para el camarón café quien además de ajustarse al modelo de aislamiento por distancia presenta un flujo genético influenciado por el patrón de corrientes presentes en la zona, como ya se ha discutido anteriormente.

Demografía histórica de las poblaciones

La distribución de “mismatches” para las localidades analizadas mostró un patrón unimodal acorde con el modelo de expansión demográfica propuesto por Rogers y Harpending (1992). Sin embargo, Aris-Brosou y Excoffier (1996) señalan que una distribución unimodal en la distribución de frecuencias entre pares de secuencias también se presenta cuando existen diferencias en la tasa de mutación de las diferentes localidades, o bien cuando existe un proceso de selección que provoca que un haplotipo con alguna ventaja

pueda presentar una frecuencia muy alta para cierta población (Di Rienzo y Wilson, 1991; Marjoram y Donnelly, 1994). No obstante, cuando se presentan las tasas de mutación heterogéneas la D de Tajima presenta valores positivos, mientras que en un proceso de expansión la D de Tajima presenta valores negativos (Aris-Brosou y Excoffier, 1996), tal como fueron observados en este estudio. Por otra parte los valores obtenidos con la prueba de Fu reafirman que el camarón café experimentó un periodo de expansión demográfica, el cual según las estimaciones para la última expansión poblacional ($T = 41,000 - 60,000$) debió haberse presentado durante el Pleistoceno superior que abarca de los 11 000 -180 000 años (Chappell, 2002). Dicho periodo se caracterizó por la presencia de frecuentes ciclos glaciales, que provocaron la disminución de la temperatura superficial del mar, unidos a la disminución de los niveles de productividad primaria, lo que debió haber ocasionado disminuciones drásticas en las poblaciones. Durante estos ciclo glaciares se intercalaron periodos interglaciares en los que el aumento de la temperatura propició el incremento de las tasas de producción primaria y con ello el aumento de las poblaciones (Domínguez *et al.*, 2010), ello llevó a que se produjeran cambios en el rango de distribución geográfica de muchas especies, al mismo tiempo que se presentaban marcadas fluctuaciones en sus tamaños poblacionales, por lo que lo más probable es que el camarón café haya sufrido un historial de procesos de expansión-contracción, al igual que ocurrió para diferentes especies (Hewitt, 1996; Lavery *et al.*, 1996; Chappell, 2002). Los múltiples eventos glaciares –interglaciares que tuvieron lugar durante el Pleistoceno, muy probablemente ocasionaron un número similar de ciclos de expansión disminución en las poblaciones, tanto demográficos como espaciales, sin embargo los resultados de la distribución mismatches permiten recobrar únicamente el evento más reciente.

Las diferencias entre los valores estimados del tamaño efectivo de hembras antes ($\theta_0 \approx 0$) y después de la expansión ($\theta_1 = 100,000$), fueron notables para todas las localidades lo cual indica que la expansión se originó a partir de una reducción drástica o cuello de botella, como resultado de la disminución en la temperatura superficial del agua en el océano del Pacífico Oriental, debido a la presencia del periodo glacial antes mencionado. Por otra parte el que la población haya alcanzado tamaños tan grandes, indica que la expansión fue muy

rápida en respuesta a la recuperación de las condiciones de temperatura del océano una vez iniciado el periodo interglaciar. Estudios basados en la paleoceanografía han documentado una tendencia al incremento de la temperatura superficial del mar, y la creación de zonas de afloramiento en algunas zonas del Pacífico Oriental, lo cual muy probablemente haya propiciado la existencia de condiciones favorables para la expansión del camarón café. Por otro lado el camarón es una especie oportunista (poblaciones cuyo crecimiento responde en forma rápida a cambios favorables del entorno) (Gracia, 2001), un incremento de temperatura en su medio le permite expandir su distribución espacial con una repercusión correspondiente en la abundancia total.

La distribución unimodal en la distribución de “mismatches”, puede resultar de una expansión espacial y dado que no es posible diferenciar a ésta de una expansión demográfica, se debe considerar dicho modelo como causa probable del patrón de variabilidad genética observado. Como ya se mencionó, durante los periodos de glaciación muchas poblaciones experimentaron disminuciones drásticas en sus poblaciones, dejando sus áreas de distribución libres. El crecimiento acelerado de las especies más tolerantes se vio precipitado por la disponibilidad de hábitats (Lavery *et al.*, 1996; Thomas *et al.*, 2001), dando lugar a la expansión de sus poblaciones, el cual puede ser el caso del camarón café que presenta una distribución geográfica muy amplia (Dore y Fridodt, 1987; Hendrickx, 1995a). La expansión de rango ocurre como resultado de procesos de colonización de nuevas áreas, la colonización se produce a partir de unos cuantos organismos de una sección de la población dentro del ámbito de distribución original es decir con una N_f pequeña, y siendo muy similar a un efecto fundador, este pequeño grupo de individuos mantiene el intercambio de genes con la población de origen durante el proceso adaptativo que conlleva la colonización de nuevas áreas, por tanto la magnitud de este intercambio es significativo. Una vez que este grupo de individuos alcanza un pico adaptativo, crece en tamaño al igual que lo hace una población después de una reducción y se expande en respuesta a un cambio climático, dando como resultado una expansión demográfica, es por esto que ambos procesos dejan una señal similar. Esto se ve evidenciado en el número de migrantes intercambiados durante la expansión que registró valores muy altos para más de

la mitad de las localidades. Mientras que en la región del Golfo de Tehuantepec y la localidad de Puerto Peñasco, los valores son muy pequeños. Es posible que por las condiciones oceanográficas presentes en el Golfo de California y el Golfo de Tehuantepec, además de la alta productividad que estas dos regiones presentan, hayan sido sitios a partir de los cuales se dio la expansión, ya que fueron los sitios donde θ_0 mostró valores de cero que se relacionan con la presencia de un efecto fundador, seguido de una rápida expansión.

Morfometría

En estudios previos se ha sugerido que los bajos valores de variación morfológica intrapoblacional son indicadores de grupos fenotípicamente homogéneos (Ferrito *et al.*, 2007; Konan *et al.*, 2010). Esto coincide con los resultados del presente estudio, donde los coeficientes de variación promedio para todos los grupos registraron valores menores de 13% y el análisis discriminante apoyó que los organismos que integran una muestra corresponden a un grupo morfológicamente homogéneo. Dichos grupos podrían estar asociados a distintos stocks. Aunque las localidades de Puerto Madero y Salina Cruz, considerando su similitud morfológica, podrían albergar individuos provenientes de una misma unidad.

Las funciones canónicas del análisis discriminante mostraron que la localidad de Mazatlán se caracterizó por presentar altos valores para las proporciones AIS3/AnS3 y AIS3/LS1, sugiriendo que los camarones en esta área presentan una mayor masa muscular. El litoral de Sinaloa, donde se ubica la localidad de Mazatlán, se caracteriza por la presencia de zonas importantes de afloramiento. En las costas de Pacífico mexicano se presenta este fenómeno en dos regiones, una es precisamente la costa frente a Mazatlán, y con menor intensidad se presenta en el Golfo de Tehuantepec (Alfaro y Lizano, 2001). Probablemente los camarones en las costas de Mazatlán exhiben mayor masa muscular debido a que habitan una región altamente productiva.

La localidad de Puerto San Carlos se caracterizó por presentar los valores más altos para la proporción LC/AnC, la cual está relacionada con la forma del cefalotórax. En contraste, la localidad de Mazatlán mostró los valores más bajos para la proporción LC/AnC. Se sabe que la forma del cefalotórax representa un fuerte componente filogenético, con valores constantes para cada especie (Pérez-Farfante, 1988) por ello se puede suponer que esta característica se encuentre ligada a la expresión de características genéticas en los camarones. De manera similar las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero que fueron caracterizadas por presentar bajos valores para la proporción LR/LD relacionada a la longitud del rostro, podrían estarse diferenciando de las otras localidades por un componente genético, dado que la longitud del rostro es también una característica diagnóstica utilizada para la diferenciación entre especies de camarones (Pérez-Farfante, 1988).

Estos resultados aportan evidencia en el sentido de que la variación morfológica en los camarones podrían presentar un componente tanto ambiental como genético, lo cual ha sido evidenciado también en otros estudios basados en la variación morfológica de *Aphanius fasciatus* (Ferritro *et al.*, 2007) y *Macrobrachium vollenhovenii* (Konan *et al.*, 2010).

La diferenciación entre las localidades fue corroborada por los altos valores de correcta reclasificación obtenidos por el análisis discriminante para las localidades de Puerto San Carlos y Mazatlán, no siendo así para las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero, las cuales mostraron porcentajes de reclasificación correcta bajos.

Los errores de clasificación en el análisis discriminante pueden ser atribuidos a tres causas: 1) la exclusión de variables explicativas para la discriminación de los grupos; 2) la alta variación de los grupos y 3) la cercanía entre los centroides de grupos diferentes (Hair *et al.*, 1989). En este estudio para la discriminación de todas las localidades fueron empleadas las mismas proporciones, si se hubiese excluido información importante para esta diferenciación se esperaría que todas ellas presentaran porcentajes de error de clasificación similares (Rawlings, 1988) y solamente Salina Cruz y Puerto Madero mostraron altos porcentajes de error en la clasificación. Por otro lado, la variación promedio de los puntos

con respecto al centroide fue muy similar para todas las localidades, incluso Salina Cruz y Puerto Madero a pesar de tener los tamaños de muestra más pequeños, presentaron la menor variación morfológica, de hecho en los análisis realizados donde se excluyeron estas localidades, se pudo corroborar que con estos mismos tamaños de muestra las funciones discriminantes presentaban una eficiencia en la reclasificación mayor que Puerto San Carlos y Mazatlán que contaron con tamaños de muestra mayores, por lo cual, se pudo inferir que ni el tamaño de muestra, ni la variación pueden ser la causa de la presencia de los errores de reclasificación.

El punto más importante a considerar para este análisis es la distancia entre los centroides de los grupos. Si los centroides de dos grupos son muy cercanos uno del otro, los datos pueden confundirse sobre a cual grupo pertenecen realmente, en tal caso los errores de reclasificación se incrementan (Reyment *et al.*, 1984; Hair *et al.*, 1989). Es posible incluso, que no se trate de grupos diferentes, sino de un único grupo con un centroide intermedio. Por esta razón en los análisis en los que se excluyen los datos de Salina Cruz y Puerto Madero las funciones discriminantes realizan la discriminación de las poblaciones de una manera muy eficaz, no sucediendo así cuando las cuatro localidades aparecen juntas. En el caso de Salina Cruz los porcentajes correctos de reclasificación desciende de 88.5 % a 58%; y en el caso de Puerto Madero de 84.0% a 68%. Lo que hace que se incrementen los errores de reclasificación para la muestra de Salina Cruz es la presencia de la muestra de Puerto Madero, y lo mismo sucede con esta última, lo que hace que sus errores de reclasificación se incrementen es la presencia de la muestra de Salina Cruz, y esto se debe a que son muestras morfológicamente muy parecidas. Puerto San Carlos y Mazatlán presentaron baja dispersión y sus centroides se localizaron alejados por ello los valores correctos de reclasificación fueron altos (Reyment *et al.*, 1984).

En especies con limitada capacidad de dispersión y rangos amplios de distribución, como el camarón café (Martínez, 1993), la distancia puede constituir una barrera para el flujo genético entre las poblaciones (Slatkin, 1993). Así el agrupamiento por el método UPGMA agrupó a las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero con una distancia mínima entre la distancia de sus centroides evaluados a partir de las variables canónicas, existiendo también

una distancia geográfica mínima entre ellas. En seguida fue agrupada la localidad de Mazatlán como la localidad morfológicamente más similar a las anteriores y finalmente la localidad de Puerto San Carlos, que resultó la localidad que más diferencias morfológicas mostró respecto del resto, y es además, la más distante geográficamente. Esto nos aporta evidencia de la presencia de una variación morfológica correlacionada con la distancia geográfica (Turan *et al.*, 2006; Konan *et al.*, 2010).

La similitud morfológica entre las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero está relacionada con su proximidad geográfica, de ahí que se sugiera que ambas localidades podrían pertenecer a un mismo stock, mientras que Puerto San Carlos y Mazatlán, al exhibir altos porcentajes correctos de reclasificación de sus individuos, podrían constituir unidades de pesca independientes.

La subdivisión morfológica de las localidades del camarón café, concuerdan en gran medida, con la diferenciación genética obtenida con los análisis de mtDNA de este estudio, así como con la ya reportada anteriormente utilizando como marcador a las isoenzimas encontrada por Díaz-Jaimes y sus colaboradores (2006) quienes diferenciaron a la población de la costa de Oaxaca con la de la costa de Sinaloa, atribuyendo al patrón de corrientes y a la existencia de lagunas costeras, como las principales causas de dicha diferenciación.

CONCLUSIONES

El camarón café del Pacífico mexicano presentó una muy alta diversidad genética estimada a partir de los dos marcadores moleculares empleados, como resultado de la alta tasa de mutación de los mismos, los grandes tamaños de las poblaciones del camarón y el amplio rango de distribución que éste exhibe.

Las poblaciones de camarón café del Pacífico mexicano presentan una estructura genética moderada, pudiéndose diferenciar al menos tres poblaciones discretas: Una en el Golfo de Tehuantepec, otra en la zona septentrional ubicada entre las costas de Michoacán y Guerrero y una tercera en el Golfo de California. La cual puede estar en gran parte determinada por las características biológicas de la especie, el patrón de circulación de las corrientes y las características fisiográficas de esta región, pero contrarrestada por la presencia de flujo genético entre las diferentes localidades.

El modelo que mejor se ajusta a la diferenciación genética en *F. californiensis* fue el de aislamiento por distancia siendo las localidades ubicadas en los extremos las más diferentes genéticamente, y entre las cuales se da el menor intercambio de migrantes.

Las altas diferencias estimadas entre los parámetros θ_0 y θ_1 de demografía histórica, demuestran que el camarón café del Pacífico Mexicano ha presentado una expansión demográfica, lo cual puede ser debido a su alta tasa de fecundidad, y con un ciclo de vida corto, además de presentarse una expansión espacial lo cual se puede ver reflejado en el amplio rango de distribución que dicha especie abarca.

El ajuste al modelo de aislamiento por distancia, que implica la existencia de flujo genético entre las poblaciones cercanas del camarón café del Pacífico mexicano muestra que no existen barreras físicas definitivas para las poblaciones de este organismo, por lo que no es posible revelar las relaciones existentes entre los diferentes haplotipos encontrados, así como la presencia de haplotipos ancestrales, por lo cual no se tiene evidencia para conocer la filogeografía de esta especie.

El análisis morfológico de las localidades de camarón café del Pacífico mexicano permitió diferenciar tres poblaciones morfológicamente diferentes: El Golfo de Tehuantepec, la zona norte, representada por la costa de Sinaloa y la costa este de la península de baja California, la cual se relaciona con la diferenciación encontrada a partir de los dos marcadores moleculares empleados en este estudio.

LITERATURA CITADA

- Alfaro, E. J. y O. G. Lizano. 2001. Algunas relaciones entre las zonas de surgencia del Pacífico Centroamericano y los Océanos Pacífico y Atlántico Tropical. *Revista de Biología Tropical*. 49 Supl 2: 185-193.
- Allendorf, F. W., N. Ryman y F. M. Utter, 1987. Genetics and fishery management: past, present and future. *In* Population genetics and fishery management. (Eds.). Ryman, N. y F Utter. University of Washington Press, Seattle, Wash. Pp 1-19.
- Aragón-Noriega, E. A., C. Cervantes-Valle, A. R. García-Juárez y L. E. Calderón Aguilera. 1996. Distribución y abundancia de la población desovante de camarones del norte del Golfo de California durante el verano de 1996. *Ciencia y Mar*: 3 (9)
- Aragón-Noriega, E. A. y E. Alcántara-Razo, 2005. Influence of sea surface temperature on reproductive period and size at maturity of brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) in the Gulf of California. *Marine Biology*. 146: 373-379.
- Aris-Brosou, S. y L. Excoffier. 1996. The impact of population expansion and mutation rate heterogeneity on DNA sequence polymorphism. *Molecular Biology and Evolution*. 13: 494-504.
- Arnaud, S., M. Monteforte, N. Galtier, F. Bonhomme, F. y F. Blanc. 2000. Population structure and genetic variability of pearl oyster *Pinctada mazatlanica* along Pacific coast from Mexico to Panama. *Conservatio Genetics* 1: 299-307.
- Aubert, H. y D. V. Lightner. 2000. Identification of genetic populations of the Pacific blue shrimp *Penaeus stylirostris* of the Gulf of California, Mexico. *Mar. Biol.* 137: 875-885.
- Avise, J. C., J. E. Neigel y J. Arnold. 1984. Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations. *Journal molecular Evolution*. 20:99-105.
- Avise, J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Niegel, C. A. Reeb y N. C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematic. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522.
- Avise, J. C. 1994. *Molecular Markers. Natural History and Evolution*. Chapman and Hall. New York. 511 pp.

-
-
- Avise, J. C. 2000. Phylogeography, the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge. EU.
- Avsar, D. 1994. A stock differentiation study of the sprat (*Sprattus sprattus phalericus* Risso) off the southern coast of the black sea. Fish. Res. 19: 363-378.
- Baldwin, J. D., A. L. Bass, B. W. Bowen y W. H. Clark. 1998. Molecular phylogeny and biogeography of the marine shrimp *Penaeus*. Molecular Phylogenetic Evolution. 10: 399-407.
- Ball A. O., S. Leonard y R. W. Chapman. 1998. Characterization of (GT)_n microsatellites from native white shrimp (*Penaeus setiferus*). Molecular Ecology, 7, 1251-1253.
- Ball, A. O. y R. W. Chapman. 2003. Population genetic analysis of white shrimp, *Litopenaeus setiferus*, using microsatellite genetic markers. Molecular Ecology. 12: 2319-2330.
- Balloux, F. y N. Lugon-Moulin. 2002. Population structure and microsatellites. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. Molecular Ecology. 11:155-165.
- Bayona-Vázquez, N. J. 2011. Caracterización genética del pez dorado *Coryphaena hippurus* en el océano Pacífico mediante marcadores microsatelitales. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 84 pp.
- Beerli p. 2008. Migrate 3.0 – A maximum likelihood and Bayesian estimator of gene flow using the coalescent .En [http:// popgen.scs.edu/migrate.html](http://popgen.scs.edu/migrate.html).
- Begg, G. A. K. D. Friedland y J. B. Pearce. 1999. Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: an overview. Fisheries Research. 43: 1-8.
- Bentzen, P. C- T. Taggart, D. E. Ruzzante, D. Cook. 1996. Microsatellite polymorphism and the population structure of Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the northwest Atlantic. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 53. 2706-2721.
- Benzie, J. A. H., S. Frusher y E. Ballment. 1992. Geographical variation in allozyme frequencies of populations of *Penaeus monodon* (Crustacea: Decapoda) in Australia. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 43: 715-725.
- Benzie, J. A. H., E. Ballment y S. Frusher. 1993. Genetic structure of *Penaeus monodon* in Australia: concordant results from mtDNA and allozymes. Aquaculture. 11: 89-93.
-
-

-
-
- Bernal, G., P. Ripa y J. C. Herguera. 2001. Variabilidad oceanográfica y climática en el Bajo Golfo de California, México. *Ciencias Marinas* 27(4):595-617.
- Bouchon, D., C. Souty-Grosset y R. Raimond. 1994. Mitochondrial DNA variation and markers of species identity in two penaeid shrimp species: *Penaeus monodon* Fabricius and *P. japonicus* Bate. *Aquaculture*. 127: 131-144.
- Brooker, A. L., J. A. H. Benzie, D. Blair y J. J. Versini. 2000. Population structure of the giant tiger prawn *Penaeus monodon* in Australian waters, determined using microsatellite markers. *Mar. Biol.* 136: 149-157.
- Cadrin, S. X. y K. D. Friedland, 1999. The utility of image processing technique for morphometric analysis and stock identification. *Fisheries Research* 43: 129-139.
- Cadrin, S. X. 2000. Advances in morphometric analysis of fish stock structure. *Rev. Fish Biol. Fish.* 10: 91-112.
- Carvalho, G. R. y L. Hauser. 1994. Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Reviews of Fish Biology and Fisheries* 4: 326-350.
- Castro, J. A., A. Picornell y M. Ramon. 1998. Mitochondrial DNA: a tool for populational genetics studies. *Int. Microbiol.* 1: 327-332.
- Chakraborty, R., P. E. Smouse y J. V. Neel. 1988. Population amalgamation and genetic variation: observations on artificially agglomerated tribal populations of Central and South America. *Am. J. Hum. Genet.* 43:709-725,
- Chappell, J. 2002. Sea level changes forced ice breakouts in the last glacial cycle: new results from coral terraces. *Quaternary Science Reviews*. 21: 1229-1240.
- Corander, J. y P. Marttinen. 2006. Bayesian identification of admixture events using multilocus molecular markers. *Molecular Ecology*. 15: 2833–2843
- CONAPESCA, 2011. Anuario estadístico de pesca. México
- Creste, S. A., N. Tulman, y A Figueira. 2001. Silver stain detection of SSRs in denaturing polyacrilamide gels. Detection of single sequence repeat polymorphisms in denaturing polyacrylamide sequencing gels by silver staining. *Plant Molecular Biology Report*. 19: 299-306.
-
-

-
-
- Cruz, P., H. Mejia-Ruiz, R. Pérez-Enriquez y A. M. Ibarra. 2002. Isolation and characterization of microsatellites in Pacific white shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. *Molecular Ecology Notes*. 2: 239-341.
- Dall, W., B. J. Hill, P. C. Rothlisberg y D. J. Staples. 1990. The biology of Penaeidae. *Advances in Marine Biology*. 27: 1-484.
- De la Lanza E. G. (Ed.) 1991. *Oceanografía de mares mexicanos*. AGT Editor. México. 556 pp.
- De la Lanza, E. G. 2001. *Características físico-químicas de los mares de México*. Plaza y Valdés Editores. México. 149 pp.
- De la Rosa-Vélez, J., R. Escobar, F. Correa y E. Félix. 1999. High allozyme variation and genetic similarity of two populations of commercial penaeids, *Penaeus brevivirostris* (Kingsley) and *P. vannamei* (Boone), from the Gulf of California. *Aquaculture Research*. 30: 459-463.
- Díaz, R., M. E. Márquez, G. Espinosa y V. Berovides. 1995. Estudio morfométrico y electroforético de 3 especies de camarones penaeidos comerciales en cultivo. *Revista de Investigaciones Marinas* 16(1): 83-88.
- Díaz-Jaimes P. 1999. *Variación aloenzimática y de RAPD's en el atún aleta amarilla (Thunnus albacares), del Pacífico nororiental*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México 111 pp.
- Díaz-Jaimes, P., M de L. Barbosa-Saldaña y M. Uribe-Alcocer. 2006. Allozyme variation in eastern Pacific brow shrimp *Farfantepenaeus californiensis* populations. *Fisheries Science* (72) 696-698.
- Di Rienzo, A. y A. C. Wilson. 1991. Branching pattern in the evolutionary tree for human mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 88: 1597-1601.
- Domínguez-López, M., M. Uribe-Alcocer y P. Díaz-Jaimes. 2010. Phylogeography and historical demography of the Pacific Sierra mackerel (*Scomberomorus sierra*) in the Eastern Pacific. *BMC Genetics*. 11(34): 1-12
- Dore, I y C. Frimodt. 1987. *An illustrated guide to shrimp of the world*. Van Nostrand Reinhold. New York. 229 p.
-
-

-
-
- Espinosa, G., V. Berovides y R. Díaz. 1989. Genética bioquímica y morfometría del camarón blanco *Penaeus schmitti* de cuba, resultados preliminares. Res. Invest. Mar. 10(2): 157-162.
- Excoffier, L., P. E. Smouse y J. M. Quatro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. Genetics. 131: 479-491.
- Excoffier, L. 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model. Molecular Ecology. 13: 853-864.
- Excoffier, L., G. Laval, S. Schneider. 2005. Arlequin 3. An integrated software package for population genetics data analysis. Release 3.0. University of Bern, Bern, Switzerland.
- FAO 1981. Conservación de los recursos genéticos de los peces. Problemas y recomendaciones. Informe de la consulta a expertos sobre recursos genéticos de los peces. Roma. Italia, 8 a 13 de junio de 1980. FAO Fish. Tech. 217 pp.
- Ferguson, A. J. B. Taggart, P. A. Prodohl, O. McMell, C. Thompson, C. Stone, P. McGinnity y R. A. Hynes. 1995. The application of molecular markers to the study and conservation of fish populations, with special reference to *Salmo*. Journal of Fish Biology. 47(Supplement A):103-126.
- Ferrito, V, M. C. Mannino, A. M. Pappalardo y C. Tigano 2007. Morphological variation among populations of *Aphanius fasciatus* Nardo, 1827 (Teleostei, Cyprinodontidae) from the Mediterranean. Journal of Fish Biology 70:1-20.
- Freund, J. E. y G.A Simon. 1992. Estadística elemental. Prentice Hall. 566 pp.
- Freund, J.E. y R.E. Walpole. 1990. Estadística matemática con aplicaciones. Prentice Hall. México. 622 p.
- Fu, Y. X. 1997. Statistical test of Neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. Genetics. 147: 915-925.
- Gracia, A. 1989. Relationship between environmental factors and White shrimp abundance in the southwestern Gulf of México. Anales del Instituto de ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional autónoma de México. 16:171-182.
-
-

-
-
- Gracia, A. 2001. Efecto de el Niño en la producción de camarón. In: Escobar-Briones, E. Bonilla, M., Badán, A., Caballero y A. Winckell (Eds). Los efectos el fenómeno del Niño en México. S.E.P. CONACYT 112-119.
- Grant, W. S. y B. W. Bowen. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *The American Genetic Association* 89:415-426.
- Goudet, J. 2002. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices, version 2.9.3. En (<http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.html>).
- Gusmao, J., C. Lazoski y A. M. Solé-Cava. 2000. A new species of *Penaeus* (Crustacea:Penaeidae) revealed by allozyme and cytochrome oxidase I analyses. *Marine Biology*. 137: 435-446.
- Hair, J. E., R. E. Anderson, R. L. Tatham y W. C. Black. 1989. *Multivariate data analysis*. Prentice Hall. U.S.A. 730 p.
- Hall, T. A. 1999. Bio Edit: A user friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl Acids Symp Ser* 41: 95-98.
- Harrison R. G. 1989. Animal mitochondrial DNA as a genetic marker in population and evolutionary biology. *Tree* 1: 6-11.
- Hartl. D. L. y A. G. Clark. 1989. *Principles of population genetics*. Sinauer Associates, Ins. Pbl. U.S.A. 682 pp.
- Hasting, P. A. 2000. Biogeography of the tropical eastern pacific distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 128:319-335.
- Hendrickx, M. E. 1995a. Pacífico centro-oriental Vol I Camarones Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca.
- Hendrickx, M. E. 1995b. Pacífico Centro oriental Vol II. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca.
- Hewitt G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn Soc* 58: 247-276.
-
-

-
-
- Jukes, T. H. y C. R. Cantor. 1969. Evolution of protein molecules. In: H. N. Hunro, Ed. Mammalian protein metabolism. Academic Press, New York.
- Kimura M. y J. F. Crow. 1964. The measurement of effective population number. *Evolution*. 17: 279-288.
- Klinbunga, S., D. J. Penman, B. J. McAndrew y A. Tassanakajon. 1999. Mitochondrial DNA diversity in three populations of the giant tiger shrimp *Penaeus monodon*. *Mar. Biotechnol.* 1: 113–121.
- Klinbunga, S., D. Siludjai, W. Wudthijinda, A. Tassanakajon, P. Jarayabhand y P. Menasveta. 2001. Genetic heterogeneity of the giant tiger shrimp (*Penaeus monodon*) in Thailand Revealed by RAPD and mitochondrial DNA RFLP analyses. *Marine Biotechnology*. 3: 428-438.
- Konan, K. M., A. B. Adépo-Gourène, A. Ouattara, W. D. Nyiny y G. Gourène. 2010. Morphometric variation among male populations of freshwater shrimp *Macrobrachium vollehovenii* Herklots, 1851 from Côte d'Ivoire Rivers. *Fisheries Research* 103:1-8.
- Kronmal, R. 1993. Spurious Correlation and the Fallacy of the Standard Ratio Revisited. *Journal of the Royal Statistical Society*. 156 (3): 379-392.
- Kumpf, H. E., R. N. Vaught, C. B. Grimes, A. G. Johnston y E. L. Nakamura. 1987. Proceedings of the stock identification workshop NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFC-199.
- Lavery, S., C. Moritz y D. R. Fielder. 1996. Indo-Pacific population structure and evolutionary history of the coconut crab *Birgus latro*. *Molecular Ecology*. 5: 557-570.
- Leal-Gaxiola, A., J. López-Martínez, E. A. Chávez, S. Hernández-Vázquez, y F. Méndez-Tenorio. 2001. Interannual variability of the reproductive period of the Brown shrimp, *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) (Decapoda, Natantia) Crustaceana. 74(9):839-851.
- Lester, L. J. 1979. Population genetics of penaeid shrimp from the Gulf of Mexico. *J. Heredity*. 70: 175-180.
- Maggioni, R y Rogers A. 2002. Microsatellite primers for three western Atlantic *Farfantepenaeus* prawn species. *Molecular Ecology Notes* 2(1).
- Marjoram, P. y P. Donnelly. 1994. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in subdivided populations and implications for early human evolution. *Genetics*. 136: 673-683
-
-

-
-
- Martínez, C. L. R. 1993. Camaronicultura. AGT Editor, México. 233 pp.
- Maqueda, C. M. M. 1990. Variación genética intrapoblacional y grado de diferenciación interpoblacional del camarón azul *Penaeus stylirostris* del Golfo de California. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Baja California. Facultad de Ciencias Marinas. 71 pp.
- McConnell, S. K., P. T. O'Reilly, L. Hamilton, J. M. Wright, P. Bentzen. 1995. Polymorphic microsatellite loci from Atlantic salmon (*Salmo salar*): genetic differentiation of North American and European population. Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences. 52: 1862-1873.
- McMillen-Jackson, A. L., y T. M. Bert. 2003. Disparate patterns of population genetic structure and population history in two sympatric penaeid shrimp species (*Farfantepenaeus aztecus* and *Litopenaeus setiferus*) in the eastern United States. Molecular Ecology. 12: 2895-2905.
- McMillen- Jackson, A. L. y T. M. Bert. 2004. Genetic diversity in the mtDNA control region and population structure in the pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum*. Journal of Crustacean Biology. 24(1):101-109.
- Miguel-Gómez. F. R. 2007. Comparación del metabolismo respiratorio de juveniles de tres especies de penaeidos. Análisis de crecimiento, sobrevivencia y requerimientos de energía de *Penaeus vannamei* (Boone, 1931) bajo condiciones de laboratorio. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. UNAM. 60 pp.
- Miller, M. P. 1998. Tools for population genetic analyses (TFPGA): A windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Version 1.3. Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona, USA.
- Morales- Villegas, H. E. 2009. Estructura genética del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares* en el océano Pacífico oriental, obtenida mediante microsatélites. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 94 pp.
- Mousadik A. E. y R. J. Petit. 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. Theor Appl Genet (1996) 92:832-839
- Mustafa, S. y R. A. Rahman. 1999. Marine Genetic Resources and Sustainable Fisheries Management. In Genetics in Sustainable Fisheries Management. Fishing news Books, S. Mustafa, (ed.). Oxford. U.S.A. p 75-98.
-
-

-
-
- Nei, M: 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. 89:583-590.
- Nonato de Lima, C. R., G. Espinoza-López, E. Díaz-Iglesias, M. Báez-Hidalgo y R. Díaz-Fernández. 1995. Genética bioquímica de los estadios de postlarvas y juveniles de *Panulirus argus* (Latreille). I Heterocigosidad relacionada con la actividad metabólica, variación morfológica y factores ambientales. *Arq. Cien. Mar. Fortaleza*. 29(1-2): 48-53.
- O'Reilly P. T., L. C. Hamilton, S. K. McConnell, J. M. Wright. 1996. Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites. *Canadian Journal of Fisheries aquatic sciences*. 53: 2292-2298.
- O'Reilly P. T., Herbinger, C., Wright, J. M., 1998. Analysis of parentage determination in Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellites. *Anim. Genet*. 29, 363-370.
- Ovenden, J. R., D. J. Brasher y R. W. G. White. 1992. Mitochondrial DNA analyses of the rock lobster *Jasus edwardsii* supports an apparent absence of population subdivision throughout Australia. *Marine Biology*. 112: 319-326.
- Pacheco-Trejo, J. 1998. Efecto del estrés de salinidad en los requerimientos de energía de tres especies de camarones penaeidos en el estadio juvenil de los sistemas lagunares Corralero-Alotengo y Chacahua-Pastoría, Oaxaca: Diferencias estacionales. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 35 pp.
- Palumbi, S. R. y J. Benzie. 1991. Large mitochondrial DNA differences between morphologically similar Penaeid shrimp. *Molecular Marine Biology Biotechnology*. 1(1): 27-34.
- Pearson, K. 1897. Mathematical contributions to the theory of evolution – on the form of spurious correlation which may arise when indices are used in the measurements of organs. *Proceedings of the Royal Society of London*. 60: 268-286. 1897.
- Pemberton, J. M., J. Slate, D. R. Bancroft y J. A. Barrett. 1995. Nonamplifying alleles at microsatellite loci: a caution for parentage and population studies. *Mol. Ecol*. 4, 249-252.
- Pérez-Farfante, I. 1988. Illustrated key to penaeid shrimps of commerce in the Americas. NOAA technical report NMFS 64.
-
-

-
-
- Petit, R. J., A. E. Mousadik y O. Pons. 1998. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology*. 12(4): 844-855.
- Posada D. y K. A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14(9):817-818.
- Rawlings, J. O. 1988. *Applied regression analysis: A Research Tool*. The wadsworth y brooks/cole Cole Advanced Books y Software. U. S. A.
- Raymond M. y F. Rousset. 1995. GENEPOP version 3.1 population genetics software for exact test and ecumenism. *Journal of heredity*. 86: 248-249.
- Reyment, R. A., R. E. Blackith y N. A. Campbell. 1984. *Multivariate morphometrics*. Academic Press. 233 p.
- Reyment, R. 1990. Reification of classical multivariate analyses in morphometry. In: Rohlf, F. J., F. L. Bookstein (Eds.) *Proceedings of Michigan Morphometrics Workshop, Vol 2*. Univ. Michigan Mus. Zool. Spec. Pub., 123-144.
- Riginos, C. y B. C. Victor. 2001 Larval spatial distributions and early life-history characteristics predict genetic differentiation in eastern Pacific blennioid fishes. *Proc. R. Soc. Lond B* 268: 1931-1936.
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical test. *Evolution* 41: 223-235.
- Robainas, A., M. Monnerot, M. Solignac, N. Dennebouy, G. Espinosa y E. García-Machado. 2002. Microsatellite loci from the pink shrimp *Farfantepenaeus notialis* (Crustacea, Decapoda). *Molecular Ecology Notes*. 2: 344-345.
- Rodríguez de la Cruz, M. C. y E. A. Chávez. 1996 La pesquería de camarón en altamar Pacífico mexicano. *Ciencia pesquera*. 1(2): 1-9.
- Rogers, A. R. y Harpending, H. 1992. Population growth makes waves in distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology Evolution*. 9: 552-569.
- Romero-Sedano, J. C. E. A. Aragón-Noriega, M. M. Manzano-Sarabia, C. A. Salinas-Zavala y A. R. García-Juárez. 2004. Periodo reproductivo del camarón café *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) en la laguna costera de Agiabampo, Sonora/Sinaloa, México. *Ciencias Marinas*. 30(3): 465-475.
-
-

-
-
- Rozas, J., J. C. Sánchez-Delbarrio, X. Messeguer y R. Rozas. 2003. DNAsp: DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*. 19(18):2496-2497.
- Ryman N. 1991. Conservation genetics considerations in fishery management. *Journal of fish Biology*. 39 (Supplement A): 211 -224.
- SAGARPA. 2009. Resultados del análisis de las poblaciones de camarón del litoral del Pacífico para implementar la veda durante el 2009. Informe de investigación. Dirección general de investigación pesquera en el Pacífico norte. 46 p.
- Sánchez-Izquierdo, E. 2009. Filogeografía del pez dorado (*Coryphaena hippurus*) en el Pacífico oriental por medio de secuencias del citocromo B del DNA mitocondrial. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 67 pp.
- Schlöterer, C. 2000. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma*. 109: 365-371.
- Schneider, S., J. M. Kueffer, D. Roessli y L. Excoffier. 2002. Arlequin ver 3.1: a software for population genetic data analysis. Genetics and Biometry Laboratory. University of Geneva, Switzerland.
- Silberman, J. D., S. K. Sarver y P. J. Walsh. 1994. Mitochondrial DNA variation and population structure in the spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Biology*. 120: 601-608.
- Slatkin, M. y R. R. Hudson. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129(2):555-562.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*. 47(1): 264-279.
- Smouse, P. E., J. C. Long y R. R. Sokal. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology*. 35(4):627-632.
- Somerton, D. A. 1981. Regional variation in the size of maturity of two species of tanner crab (*Chionoecetes bairdi* and *C. opilio*) in the eastern Bering Sea, and its use in defining management subareas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 38: 163-174.
- Somerton, D. A. y R. S. Otto. 1986. Distribution and reproductive biology of the golden king crab, *Lithodes aequispina* in the eastern Bering Sea. *Fishery Bulletin* 84(3): 571-584.
-
-

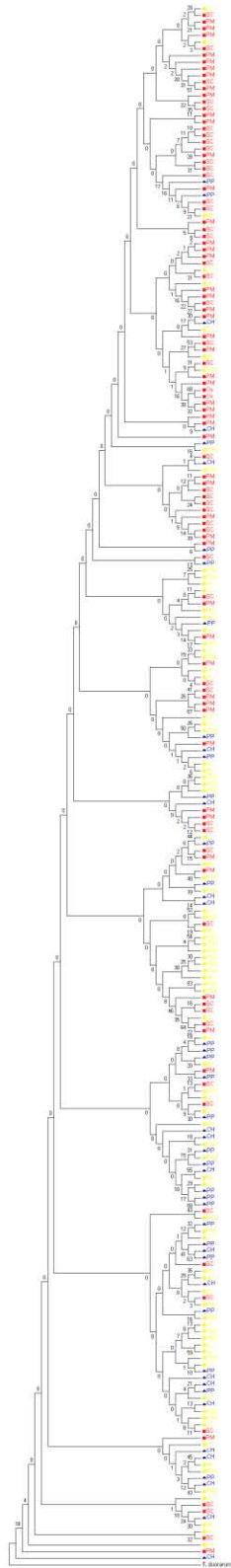
-
-
- Sugama, K., Haryanti, J. A. H. Benzie y E. Ballment. 2002. Genetic variation and population structure of the giant tiger prawn, *Penaeus monodon*, in Indonesia. *Aquaculture*. 205: 37-48.
- Sunden, L. F. y K. Davis. 1991. Evaluation of genetic variation in domestic population of *Penaeus vannamei* (Boone): a comparison with three natural populations. *Aquaculture*. 97:131-142.
- Supungul, P., P. Sootanan, S. Klinbunga, W. Kamonrat, P. Jarayabhand y A. Tassanakajon. 2000. Microsatellite polymorphism and the population structure of the black tiger shrimp (*Penaeus monodon*) in Thailand. *Mar. Biotechnol.* 2: 339-347.
- Swain, D. P., C. J. Foote. 1999. Stocks and chameleons: the use of phenotypic variation in stock identification. *Fish Res.* 43: 1123-1128.
- Swfford, D. L. y G. J. Olsen. 1990. Phylogeny reconstruction En: Hillis, D. M. and C. Moritz (Eds). *Molecular Systematics*. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. 123: 585-595.
- Tamura, K., J. Dudley, M. M. Nei & S. Kumar 2007. MEGA 4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology Evolution*. 24: 1596-1599.
- Tassanakajon, A., S. Pongsomboon, P. Jarayabhand, S. Klinbunga y V. Boonsaeng. 1998. Genetic structure in wild populations of black tiger shrimp (*Penaeus monodon*) using randomly amplified polymorphic DNA analysis. *J. Mar. Biotechnol.* 6: 249-254.
- Teissier, G. 1938. Un essai d'analyse factorielle, les variants sexuels de *Maia squinaday*. *Biotypologie*. 7: 73-96.
- Templeman, W. 1935. Local differences in the body proportions of the lobster, *Homarus americanus*. *J. Biol. Bd. Can.* 1(3): 213-226.
- Thomas C. D., E. J. Bodsworth, R. J. Wilson, et al. 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*. 411: 577-581.
- Trasviña, A., D. Lluch-Cota, A. E. Filonov, y A. Gallegos. 1999. Oceanografía y El Niño. In: Magaña Ed. México.UNAM. pp 69-101.
-
-

-
-
- Turan, C., M. Oral, B. Öztürk y E. Düzgünes. 2006. Morphometric and meristic variation between stocks of Bluefish (*Pomatomus saltatrix*) in the Black, Marmara, Aegean and northeastern Mediterranean Seas. *Fisheries Research* 79:139-147.
- Tzeng-D, D., C. S. Chiu y S.Y. Yeh. 2001. Morphometric variation in red-spot prawn (*Metapenaeopsis barbata*) in different geographic waters off Taiwan. *Fisheries Research* 53: 211-217.
- Valles-Jiménez, R., P. Cruz y R. Pérez-Enríquez. 2005. Population genetic structure of Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) from Mexico to Panama: Microsatellite DNA variation. *Mar. Biotechnol.* 6: 475-484.
- Valles-Jimenez, R., P. M. Gaffney y R. Pérez-Enríquez. 2006. RFLP analysis of the mtDNA control region in white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) populations from the eastern Pacific. *Marine Biology*. 148: 867-873.
- Van-Oosterhout, C., W. F. Hutchison, P. M. D. Willy y P. Shipley. 2004. MICROCHECKER. Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology. Notes.* 4: 535-538.
- Wanna, W. J. L. Rolland, F. Bonhomme y A. Phongdara. 2004. Population genetic structure of *Penaeus merguensis* in Thailand base on nuclear DNA variation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 311: 63-78.
- Waldman, J. R., J. Grossfield, I. Wrigin. 1988. Review of stock discrimination techniques for striped bass. *N. Am. J. Fish. Mgmt.* 8: 410-425.
- Wallace R. K. y K. M. Fletcher. 2001. Understanding fisheries management. Mississippi-Alabama Sea Grant Consortium. U.S.A. 62 p.
- Ward R. D. 2006. The importance of identifying spatial population structure in restocking and stock enhancement programmes. *Fisheries Research* 80: 9-18
- Weir, B. S. y C. C. Cockerham. 1984. Estimating F- statistics for the analysis of population structure. *Evolution.* 38:1358-1370.
- Wuthisuthimethavee, S., P. Lumubol, A. Vanavichit, S. Tragoonrung. 2003. Development of microsatellite markers in black tiger shrimp (*Penaeus monodon* Fabricius). *Aquaculture.* 224: 39-50.
-
-

Xu, Z., J. H. Primavera, L. D. De la pena, P. Pettit, J. Belak y A. Alcivar-Warren. 2001. Genetic diversity of wild and cultura black tiger shrimp (*Penaesus monodon*) in the Philippines using microsatellites. *Aquaculture*. 199: 13-40.

Yáñez-Arancibia, A. 1986. *Ecología de la zona costera*. AGT Editor. México. 189 pp.

APÉNDICE



Agrupamiento con el método Neighbor joinig para todos los haplotipos. En el Golfo de Tehuantepec (zona 1) están comprendidas las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero; en la zona centro (zona 2) las localidades de Puerto San Carlos, Lázaro Cárdenas y Mazatlán y en el Golfo de California (zona 3) las localidades de Puerto Peñasco y Choyudo. Los números en las ramas representan los valores de remuestreo (bootstrap) inferido con 1000 réplicas.