



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Filogeografía y demografía histórica de Lutjanus
guttatus en el Pacífico Oriental Tropical, por medio de
la región control del ADN mitocondrial**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

CRISTÓBAL ALEJANDRO HERNÁNDEZ ÁLVAREZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. PÍNDARO DÍAZ JAIMES**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, MÉXICO, D.F.
OCTUBRE DE 2015**



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Hernández
Álvarez
Cristóbal Alejandro
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307099897

2. Datos del tutor

Dr.
Píndaro
Díaz
Jaimes

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Lev Orlando
Jardón
Barbolla

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Pablo
Hernández
Alcántara

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Patricia
Fuentes
Mata

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Enrique
Scheinvar
Gottdiener

7. Datos del trabajo escrito

Filogeografía y demografía histórica de Lutjanus guttatus en el Pacífico Oriental Tropical, por medio de la región control del ADN mitocondrial.
2015

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, por engendrarme y soltar esta pequeña plaga sobre la Tierra.

A mis abuelos y a mi hermana, que algunas veces también han sido como padres.

A mis amigos, que no mencionaré por no dejar fuera a ninguno, pero que han ayudado a definir mi vida en diferentes etapas.

A la pequeña Nymeria y a toda su familia, quienes desafortunadamente no podrán leer estas palabras.

A todos los miembros del Laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos.

A toda la gente mi país, quienes voluntaria o involuntariamente aportan recursos para la investigación científica. En espera de que mi formación académica, ayude a retribuir un poco de su esfuerzo y que algún día podamos salir todos adelante.

Me gustaría expresar mi agradecimiento a mi tutor el Dr. Píndaro Díaz Jaimes y al Dr. Manuel Uribe Alcocer, que me apoyaron para la realización de éste trabajo.

Agradezco a mis sinodales la M. en C. Patricia Fuentes, el Dr. Pablo Hernández, el Dr. Lev Jardón y el M. en C. Enrique Scheinvar, por sus aportaciones para dar forma y enriquecer la versión final de mi tesis.

Éste trabajo se logró gracias al programa de apoyo a proyectos de investigación e innovación tecnológica (PAPIIT), con financiamiento al proyecto *IN223206*.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Lista de localidades	24
Tabla 2. Reactivos utilizados para la reacción por PCR	27
Tabla 3. Condiciones de amplificación para la región control de <i>Lutjanus guttatus</i>	27
Tabla 4. Diversidad de la región control mitocondrial de <i>Lutjanus guttatus</i>	36
Tabla 5. Estimación de Φ_{ST} por pares localidades	40
Tabla 6. Estimación de Φ_{ST} por pares de provincias biogeográficas	41
Tabla 7. Estimación pareada de Φ_{ST} para las provincias biogeográficas y Sinaloa.	42
Tabla 8. AMOVA realizado bajo un criterio estrictamente biogeográfico	43
Tabla 9. AMOVA que divide a las poblaciones en Norte y Sur, a partir de la Brecha de Centroamérica	44
Tabla 10. Análisis espacial de varianza molecular (SAMOVA)	44
Tabla 11. Divergencia genética entre <i>Lutjanus guttatus</i> y otras especies emparentadas	47
Tabla 12. Parámetros relacionados con los modelos expansión	49
Tabla 13. Parámetros de demografía histórica bajo el modelo de expansión demográfica	50
Tabla 14. Parámetros de demografía histórica bajo el modelo de expansión espacial	51
Tabla 15. Estimación de índices de diversidad haplotípica (h) y nucleotídica (π) para varias especies de peces, por medio de diversos marcadores moleculares.	52
Tabla 16. Estudios sobre duración de la etapa larval y estructuración genética en varias de especies de lutjánidos y <i>Epinephelus labriformis</i> .	61

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Fotografía y diagrama con las características principales de <i>Lutjanus guttatus</i> .	8
Figura 2. Área de distribución de <i>Lutjanus guttatus</i> en el Pacífico Oriental Tropical.	9
Figura 3. Ciclo reproductivo de los pargos.	12
Figura 4. Temperatura superficial del agua y principales factores hidrológicos que influyen en el Pacífico Oriental Tropical	14
Figura 5. Provincias biogeográficas del Pacífico Oriental Tropical.	15
Figura 6. Ecorregiones marinas del Pacífico mexicano y parte de Centroamérica.	18
Figura 7. Producción pesquera de pargos y huachinangos en México.	22
Figura 8. Mapa de las localidades de colecta.	25
Figura 9. Diagrama de la región control mitocondrial y los fragmentos que se amplificaron con los diferentes oligonucleótidos	26
Figura 10. Número de haplotipos esperados por provincia biogeográfica, según el análisis de enrarecimiento, con un tamaño de muestra máximo de 32.	37
Figura 11. Red de haplotipos de <i>Lutjanus guttatus</i> .	38
Figura 12. Análisis filogenético de los haplotipos de <i>Lutjanus guttatus</i> .	39
Figura 13. Árbol UPGMA construido a partir las estimaciones pareadas de Φ_{ST} por provincias biogeográficas y Sinaloa.	42
Figura 14. Barreras detectadas en el Pacífico Oriental Tropical.	45
Figura 15. Relación entre la distancia geográfica en kilómetros y la distancia genética medida por medio del índice Φ_{ST} .	46
Figura 16. Distribución del número de diferencias pareadas (<i>mismatches</i>) en <i>Lutjanus guttatus</i>	48
Figura 17. Relación entre estructuración genética (F_{CT} o Φ_{CT}) y duración de la etapa larval	61

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. ANTECEDENTES.....	7
2.1 La familia Lutjanidae	7
2.2 Descripción taxonómica de la especie.....	8
2.3 Hábitat y área de distribución.....	9
2.4 Características biológicas.....	10
2.4.1 Alimentación y dinámica poblacional	10
2.4.2 Reproducción y desarrollo	10
2.5 Área de estudio: Pacífico Oriental Tropical	13
2.5.1 Oceanografía	13
2.5.2 Provincias biogeográficas.....	15
2.5.3 Ecorregiones marinas.....	17
2.5.4 Geología histórica y especiación	18
2.6 Estudios genéticos poblacionales en especies emparentadas.....	19
2.7 Pesquería	20
3. HIPÓTESIS	23
4. OBJETIVO GENERAL	23
4.1 Objetivos particulares.....	23
5. MÉTODOS	24
5.1 Muestreo.....	24
5.2 Obtención y procesamiento del material genético	25
5.3 Análisis de secuencias e índices de diversidad	28
5.4 Análisis de enrarecimiento	29
5.5 Análisis filogenético y red de haplotipos	29
5.6 Divergencia genética y estructura poblacional.....	30
5.7 Análisis de aislamiento por distancia.....	32
5.8 Cálculo de la tasa de sustitución.....	32
5.9 Demografía histórica.....	33
6. RESULTADOS.....	35

6.1 Diversidad genética.....	35
6.2 Análisis filogenético y red de haplotipos	38
6.3 Divergencia genética y estructura poblacional.....	40
6.4 Análisis de aislamiento por distancia.....	46
6.5 Tasa de sustitución.....	47
6.6 Demografía histórica.....	47
7. DISCUSIÓN	51
7.1 Diversidad genética.....	51
7.2 Filogeografía y estructura poblacional	53
7.3 Tasa de sustitución.....	63
7.4 Demografía histórica.....	64
8. CONCLUSIONES.....	67
Referencias	68

RESUMEN

El pargo lunarejo *Lutjanus guttatus*, es una especie demersal que se distribuye en el Pacífico Oriental Tropical (POT) desde el Golfo de California y la costa del Pacífico de Baja California, hasta Perú. El POT se divide en tres provincias biogeográficas: la de Cortés, la Mexicana y la Panámica, separadas por barreras que limitan la comunicación de las especies demersales. El análisis de la variación en secuencias de la región control del ADN mitocondrial, reveló altos niveles de diversidad genética globales ($h=0.998$; $\pi=0.018$). Sin embargo, la Provincia de Cortés mostró una diversidad haplotípica relativamente baja ($h=0.971$), que debe ser objeto de futuros estudios. Por medio de los índices de fijación Φ_{ST} , pruebas de AMOVA y el programa *Barrier 2.2*, se determinó la existencia de un leve grado de estructura genética entre las poblaciones de las provincias biogeográficas como consecuencia de barreras que limitan el flujo de individuos entre las provincias. No obstante es posible que las barreras sean atravesadas por la larva pelágica de la especie y mantengan ciertos niveles de conectividad genética. Por otro lado, los análisis de demografía histórica mostraron que hace cerca de 400 mil años, las poblaciones pasaron por expansiones demográficas y espaciales, asociadas a periodos interglaciares del Pleistoceno. Sin embargo, ciertas diferencias a nivel de flujo génico y tamaños poblacionales históricos durante las expansiones, varían dependiendo de la provincia biogeográfica. De éste modo, datos sobre diversidad, diferenciación genética y demografía histórica, permiten distinguir a las provincias biogeográficas del POT, como fuente de diferenciación genética en las poblaciones de *L. guttatus*, por lo que podrían ser consideradas como unidades separadas para la conservación y el manejo sustentable de la especie.

1. INTRODUCCIÓN

La filogeografía es el estudio de los procesos que rigen la distribución geográfica de los linajes genéticos en las poblaciones. Debido a que en ella convergen aspectos macro y microevolutivos, integra información de disciplinas variadas como la genética de poblaciones, la genética molecular, la demografía histórica, los análisis filogenéticos, la paleontología y la geología. Con éstas herramientas, busca interpretar la manera en la que los procesos históricos alteraron la demografía de las poblaciones y dejaron una huella evolutiva en la distribución geográfica de la variabilidad genética (Avice, 2000).

Algunas veces las poblaciones de las especies funcionan como entidades únicas en las que procesos como el apareamiento y el movimiento de individuos es uniforme a través de su espacio geográfico, cumpliendo una condición que recibe el nombre de panmixia. Sin embargo, las especies no siempre son genéticamente homogéneas, si no que se estructuran en grupos de individuos que presentan cierto grado de aislamiento respecto a otros grupos (Hamilton, 2009). Esto se debe a que a lo largo de la historia de las poblaciones, han surgido barreras temporales, conductuales o geográficas que separan a la población original y provocan que la variación genética quede distribuida de manera diferencial dentro y entre subpoblaciones de la misma especie, en un fenómeno conocido como estructura genética. Esta se origina cuando existe intercambio limitado de individuos reproductivos entre y dentro de los grupos de una población (Laikre, Palm, y Ryman, 2005).

Por ejemplo, en poblaciones grandes, la estructura genética es originada por la probabilidad de que dos individuos se reproduzcan más fácilmente con un organismo cercano que con uno lejano, lo que produce un efecto que se conoce como aislamiento por distancia (Hamilton, 2009). Una vez que las poblaciones han sido divididas en grupos, diferentes fuerzas evolutivas pueden actuar de manera diferencial en cada uno ellos, incrementando su diferenciación genética.

Los procesos evolutivos encargados de modular la variación genética en las poblaciones son mutación, recombinación, deriva génica, migración, endogamia y selección natural.

La mutación es el origen de toda la variabilidad genética de las poblaciones, generalmente se origina por errores en la replicación del ADN, o por factores exógenos como la radiación o factores químicos (Herráez, 2012) que alteran el material genético, y que pueden comprender a grandes regiones del genoma, o a un solo nucleótido, con la inserción o delección (indel) de un par de bases o cambios de una base por otra (transiciones y transversiones). La recombinación se produce cuando se intercambia material genético entre dos pares de cromosomas y tiene como consecuencia la combinación de las variantes genéticas producidas por la mutación. La deriva génica por su parte, es un proceso estocástico que modifica de manera aleatoria, las frecuencias alélicas de una generación a la siguiente. Esto es una consecuencia de la segregación de los gametos y está estrechamente relacionado con el tamaño de las poblaciones. Por tanto, el efecto de la deriva genética adquiere un mayor impacto si el tamaño de la población que contribuye a la generación siguiente disminuye. La migración es el desplazamiento de individuos de una población a otra, cuya consecuencia es el flujo génico que mantiene cierta uniformidad genética y conectividad entre éstas. Cuando el flujo genético se interrumpe o disminuye entre dos fracciones de una población, conforme pasa el tiempo las frecuencias alélicas y genotípicas se diferencian de las de la población original. De manera similar, la endogamia, que es el apareamiento entre individuos emparentados que se localizan en la misma zona, tiende a incrementar en poblaciones aisladas, provocando diferencias genotípicas entre ellas. La selección natural funciona como un mecanismo en el que algunos genotipos y fenotipos, exhiben distintos niveles de adecuación (medida como tasas de sobrevivencia y reproducción), lo que provoca que con el paso del tiempo, los genotipos favorecidos incrementen su frecuencia dentro de la población (Hamilton, 2009; Vázquez-Conde, 2013; Campbell y Reece, 2005). Si bien la selección tiene impacto solo en aquellos genes bajo su influencia, es la responsable de los procesos de divergencia entre poblaciones e incluso de la especiación adaptativa (Pincheira-Donoso, 2012). Así pues, la estructura genética, en la que las poblaciones se vuelven independientes, es a la larga responsable de la formación de nuevos linajes evolutivos, por lo que conocerla resulta de particular interés en los estudios filogeográficos. En la mayoría de los casos, las especies marianas presentan

grandes tamaños efectivos poblacionales y alta conectividad genética entre sus poblaciones, que tienen como consecuencia que la diferenciación genética entre ellas sea generalmente muy baja. No obstante, éstas ligeras diferencias no deben ser subestimadas, pues podrían estar correlacionadas con factores ambientales y traducirse en variación adaptativa distribuida entre las subpoblaciones (Connover et al., 2006; Hauser y Carvalho, 2008).

En este sentido, los marcadores moleculares permiten estimar la diversidad genética de los individuos en una población, al comparar los genotipos en un número determinado de *loci* (regiones delimitadas del genoma) (Avice, 2004). En la actualidad, los estudios de especies animales utilizan dos tipos de marcadores moleculares principales: los nucleares y los mitocondriales (Aguirre-Planter, 2007). Algunos de estos marcadores (tanto nucleares como mitocondriales) son selectivamente neutrales, es decir, que no están bajo los efectos de la selección natural, por lo que son útiles para estudiar los efectos evolutivos de la deriva génica, las mutaciones y el flujo génico al examinar la estructura genética y las relaciones reproductivas (Laikre et al., 2005). Los marcadores moleculares son útiles en los estudios filogeográficos, pues mantienen un registro de las mutaciones que han ocurrido y permiten elaborar filogenias de genes que se pueden relacionar con el área de distribución de la especie de estudio. De esta forma se cumple uno de los principales objetivos de la filogeografía: el estudio de los procesos que rigen la distribución geográfica de los linajes de genes (Avice, 2000).

El análisis de secuencias también permite hacer uso de un enfoque coalescente. Bajo esta aproximación, se asume que si en una población existen condiciones de neutralidad (es decir, que algunos haplotipos se fijan por medio de mutaciones y otros son eliminados por la deriva génica), todos los haplotipos de un gen coalescen (o descienden) a partir de un haplotipo ancestral. Al emplear éste tipo de enfoques se pueden establecer relaciones genealógicas, calcular los tiempos de coalescencia e inferir cambios demográficos pasados que han ocurrido en la historia de las poblaciones (Vázquez-Domínguez, 2007).

Al combinar estos enfoques de manera complementaria se introducen dimensiones históricas y geográficas que mejoran la comprensión de los procesos evolutivos en las poblaciones de las especies; en éste caso particular, sobre *Lutjanus guttatus*.

El pargo lunarejo o flamenco (*Lutjanus guttatus*) pertenece a la familia Lutjanidae, y a simple vista se caracteriza por su color rosado y por la presencia de una mancha de color negro debajo de la aleta dorsal. Se distribuye en el Pacífico Oriental Tropical, es demersal y presenta gran afinidad con los arrecifes coralinos y fondos arenosos.

Las poblaciones de *Lutjanus guttatus* al igual que las de muchas otras especies de peces óseos, son objetivo de la explotación pesquera. Ésta actividad, al igual que la acuicultura, es de gran importancia a nivel mundial, pues tan sólo en 2010 se produjeron 148 millones de toneladas de pescado, de las cuales 20 millones se emplearon con fines no alimenticios y los 128 millones restantes, proporcionaron el 16.6% de la proteína animal de consumo humano y dejaron ganancias de aproximadamente 217.5 mil millones de dólares. Sin embargo el 29.9% de las unidades en que se manejan las pesquerías (también conocidos como stocks), se encuentran sobreexplotadas (FAO, 2012).

La sobreexplotación pesquera ha tenido consecuencias negativas en diversas pesquerías, en las que se han reducido notablemente las capturas y puesto bajo amenaza a diferentes especies. En Canadá existen dos casos bien documentados al respecto: el primero corresponde al bacalao (*Gadus morhua*) de la Provincia de Terranova, donde las capturas registraron bajas significativas entre 1950 y 1990 (Rose, 2004); el segunda caso es el de la sardina (*Sardinops sagax*), especie que constituyó la mayor pesca en la Columbia Británica entre 1920 y 1940, pero que para el año 1947, era prácticamente inexistente en la zona (Hilbourn y Walters, 1992). Del mismo modo, la severa explotación experimentada por los meros (familia Epinephelidae), debido a fines comerciales y recreativos, ha provocado su disminución en el Caribe mexicano, Belice y las islas Bermudas (Chiappone, Sluka y Sealey,

2000), situación que ha llevado a considerar a las 37 especies de meros como amenazadas (Morris *et al.*, 2000). Un cuarto caso es el de la totoaba (*Totoaba macdonaldi*), especie endémica del Golfo de California que ha sido pescada con gran intensidad desde la primera mitad del siglo pasado, por lo que experimentó una disminución en las capturas de cerca del 88% entre 1942 y 1952, con fluctuaciones a lo largo del tiempo que hicieron necesario que el gobierno mexicano implementara estrategias para su conservación (Lercari y Chávez, 2007).

Por otro lado la pesca altamente selectiva (concentrada en la captura de peces de mayor tamaño), favorece a los individuos de desarrollo más lento y maduración temprana alterando características poblacionales tales como la proporción de sexos y la edad de primera madurez, mismas que son relevantes para la perpetuación de las poblaciones. Lo anterior puede alterar similarmente los patrones de diversidad genética de las poblaciones, aún en las especies de elevados tamaños censales (Kenchington, 2003). Estos cambios se traducen en diferencias heredables en la historia y características de vida de las especies o poblaciones implicadas.

Es aquí donde la genética de la conservación, campo interdisciplinario que relaciona la genética de poblaciones con la biología de la conservación para proponer medidas que permitan preservar la diversidad (Huettmann, 2015), puede desempeñar un papel fundamental. Principalmente porque los stocks en los que se administran las pesquerías sustentables (Hauser y Carvalho, 2008), pueden contener grupos o subpoblaciones con una historia evolutiva independiente que es posible distinguir con los estadísticos F (Hernández-Baños, *et al.*, 2007), en un contexto de estructuración genética. En éste sentido, resulta fundamental preservar el bagaje genético y considerar a cada grupo o subpoblación como unidades básicas de conservación (Hauser & Carvalho, 2008). Para este fin, es importante cuantificar la diversidad genética de cada una de éstas unidades, pues una caída en la misma podría ponerlas en riesgo, especialmente cuando son sometidas a presiones como la pesca excesiva. Por otro lado, una disminución en la diversidad genética podría afectar el tamaño

efectivo de la población (N_e), parámetro cuyos bajos niveles, implican una disminución en el número de individuos reproductivos. De éste modo, la información genética puede ser una herramienta útil en la implementación de medidas para la conservación que mantengan el potencial evolutivo de las especies marinas.

El presente trabajo busca aprovechar los puntos comunes entre la filogeografía y la genética de la conservación en el estudio de las poblaciones de *Lutjanus guttatus*.

2. ANTECEDENTES

2.1 La familia Lutjanidae

Los lutjánidos son una familia de peces demersales que habitan en mares tropicales, subtropicales o templados y que pueden vivir en aguas saladas o salobres. En cuanto a sus características físicas, resaltan su cuerpo ovalado y ligeramente comprimido, en cuyo extremo anterior se encuentra una cabeza grande, triangular y de forma aguzada (Fischer *et al.*, 1995), que termina en un hocico largo con una mandíbula fuerte y un par de caninos de consistencia robusta (Thompson, Findley y Kerstitch, 2000). El origen del grupo se remonta al período Cenozoico, con registros que datan del Oligoceno (King, 1930) y posiblemente del Eoceno (Brower y Braufort, 1923). En la actualidad la familia cuenta con 103 especies, nueve de las cuales se distribuyen en el Pacífico Oriental Tropical: *Hoplopagrus guntheri*, *Lutjanus jordani*, *Lutjanus argentiventris*, *Lutjanus aratus*, *Lutjanus colorado*, *Lutjanus inermis*, *Lutjanus viridis*, *Lutjanus novemfasciatus*, *Lutjanus peru* y *Lutjanus guttatus* (Fischer *et al.*, 1995).

2.2 Descripción taxonómica de la especie

Lutjanus guttatus (Steindachner, 1869), al que se conoce como pargo lunarejo o flamenco, se caracteriza por su cuerpo fusiforme y comprimido (SAGARPA, 2013) de coloración rosa o rosa amarillento y por la presencia de una mancha o lunar de color negro ubicado por debajo de la aleta dorsal. (Thompson, Findley y Kerstitch, 2000). Taxonómicamente hablando se distingue de otros géneros de la misma familia por tener dientes mandibulares más largos y por presentar un orificio nasal anterior no tubular. Los caracteres diagnóstico para diferenciarlo de otras especies del mismo género son: una serie de escamas oblicuas por encima de la línea lateral, aleta anal con 8 radios blandos y la placa de dientes vomerinos con forma de ancla (Figura 1).

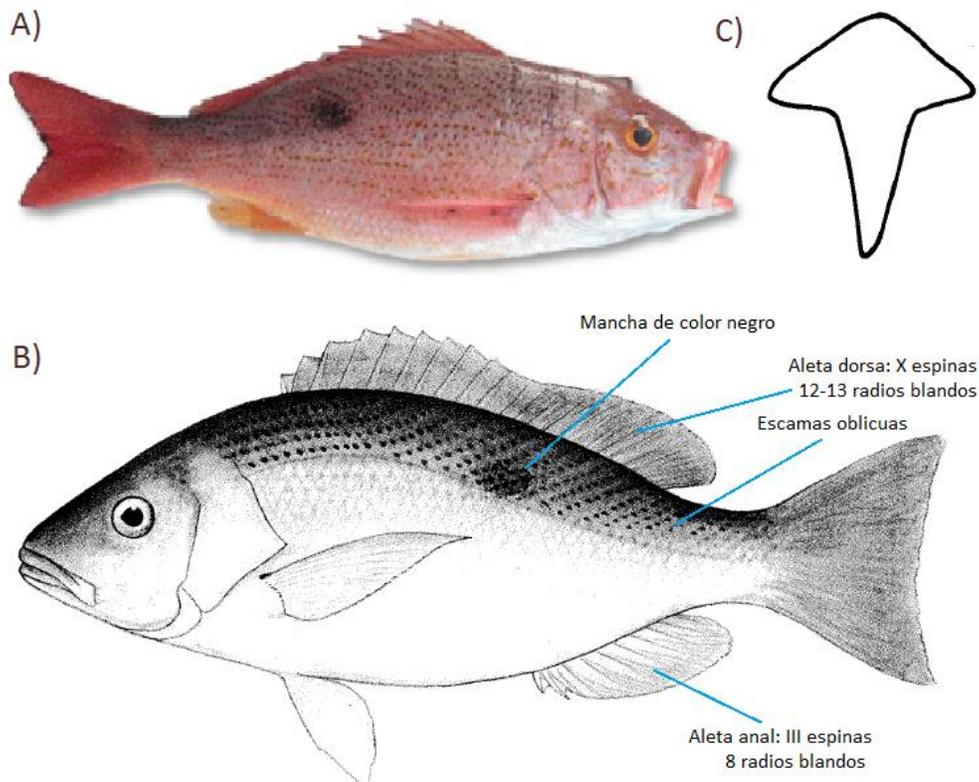


Figura 1. Características de *Lutjanus guttatus*. **A)** Fotografía. **B)** Diagrama resaltando sus características taxonómicas principales y **C)** Forma característica de la placa de dientes vomerinos (FAO, 1995).

2.3 Hábitat y área de distribución

Se trata de una especie demersal que habita en aguas tropicales y subtropicales, en un área de distribución que va desde la costa oeste de Baja California Sur y el Golfo de California en México, hasta Perú (Figura 2). A lo largo de ésta amplia área de distribución, se le encuentra asociada a arrecifes coralinos y fondos arenosos a profundidades de hasta 30 metros; sin embargo, es común encontrar ejemplares juveniles viviendo en estuarios y bocas de río (Fischer *et al.*, 1995; Allen, 1985; Thompson, Findley y Kerstitch, 2000).



Figura 2. Área de distribución de *Lutjanus guttatus* en el Pacífico Oriental Tropical.

El tipo de sustrato parece influir en la abundancia de la especie (Palacios y Zapata, 2014), pues se demostró que es más común encontrarla en arrecifes de comunidades coralinas masivas (MCC), compuestas por especies de antozoarios que alcanzan grandes tallas como: *Gardineroseris planulata*, *Porites lobata* y varias especies del género *Pavona*; que en comunidades coralinas ramificantes (BCC), compuestas por especies del género *Pocillopora*, lo que genera algunas discontinuidades o huecos a lo largo de su rango de distribución.

2.4 Características biológicas

2.4.1 Alimentación y dinámica poblacional

Generalmente se les encuentra solos o formando grupos pequeños, pero algunas veces, como la temporada reproductiva, pueden formar cardúmenes de gran tamaño (Fischer *et al.*, 1995). Son carnívoros oportunistas de hábitos crepusculares y nocturnos (SAGARPA, 20013) que se alimentan principalmente de peces y crustáceos, aunque también consumen moluscos y poliquetos en baja proporción. Una de sus estrategias ecológicas para evitar la competencia intraespecífica y optimizar los recursos alimenticios, es la utilización diferencial de sus presas dependiendo de la talla, en la que los juveniles se alimentan más de crustáceos que de peces y los adultos más de peces que de crustáceos (Herrera *et al.*, 2002).

El incremento de talla es isométrico, esto es, con crecimientos proporcionales de longitud, ancho y peso. Durante el primer año de vida el crecimiento muestra su mayor tasa y disminuye al alcanzar la madurez sexual, pues gran parte de la energía es destinada para la reproducción (Sarabia-Méndez *et al.*, 2010). La talla de reclutamiento es de 16 cm de longitud y la madurez sexual se alcanza cerca de los 30 cm (Cruz-Romero *et al.*, 1991; Rojas, 1997; Rojo *et al.*, 1999; Sarabia-Méndez *et al.*, 2010) que corresponde a una edad aproximada de 1.5 años. Han sido registradas algunas diferencias en la longitud promedio; mientras que para Michoacán se encuentra alrededor de los 32.42 cm y se considera que la longitud máxima para dicha zona ronda los 60 cm (Sarabia-Méndez *et al.*, 2010), en Jalisco fue reportado un ejemplar de 87.31 cm (Espino-Barr *et al.*, 2004). La longevidad promedio para Michoacán es de 13.5 años (Sarabia-Méndez *et al.*, 2010) y para Guatemala de 9.8 (Andrade, 2003).

2.4.2 Reproducción y desarrollo

Carecen de dimorfismo sexual, de modo que para distinguir entre hembras y machos es necesario examinar las gónadas (Rojas, 1997). En algunos casos como el del Golfo de California (González-Ochoa *et al.*, 2009) y Guerrero (Arellano-Martínez *et al.*, 2001) las proporciones entre ambos sexos no son significativamente diferentes a 1:1, mientras que

en otros son notables las variaciones en las que predominan los machos, como 1.3:1 en Costa Rica (Rojas, 1997) y 1.5: 1 en Colombia (Correa-Herrera y Jiménez-Segura, 2013). Éstas desviaciones son en gran parte estacionales y más que deberse a conductas sociales, podrían reflejar la búsqueda y disposición del alimento (Rojas, 1997).

El desarrollo de las gónadas es asincrónico, con individuos que se reproducen todo el año pero con dos picos reproductivos principales: el primero entre marzo-abril y el segundo durante agosto-noviembre (Arellano-Martínez *et al.*, 2001; Boza-Abarca *et al.*, 2008; Rojas, 1997). En Costa Rica se determinó que los desoves se relacionan con los cambios en la marea y las fases lunares: durante la luna nueva, las fluctuaciones en las mareas son débiles y el comportamiento reproductivo se prolonga. En el atardecer machos y hembras se mantienen cerca de la superficie, cuando anochece los machos siguen a las hembras y acercan su cabeza a la aleta anal de las mismas, de este modo, cuando las hembras liberan los huevos los machos incrementan la velocidad para fertilizarlos (Boza-Abarca *et al.*, 2008). Se ha sugerido que su estrategia reproductiva es de tipo “r”, pues presentan una alta fecundidad combinada con períodos reproductivos amplios en los que se producen huevos de diámetro pequeño (Grimes, 1987).

En algunas especies de peces, existen agregaciones de desove, es decir, concentraciones de grandes cantidades de peces en función de la reproducción. En el caso de los Lutjánidos, suelen localizarse en la plataforma continental, en áreas de relieve complejo que favorecen la dispersión de las larvas hacia aguas someras cercanas o lejanas (Claro y Lindeman, 2004). Considerando que los juveniles de *Lutjanus guttatus* viven en estuarios y bocas de río (Fischer *et al.*, 1995), es posible que dichos hábitats funcionen como áreas de crianza o refugio donde las larvas se asientan y completan su desarrollo hasta convertirse en adultos maduros (Figura 3).

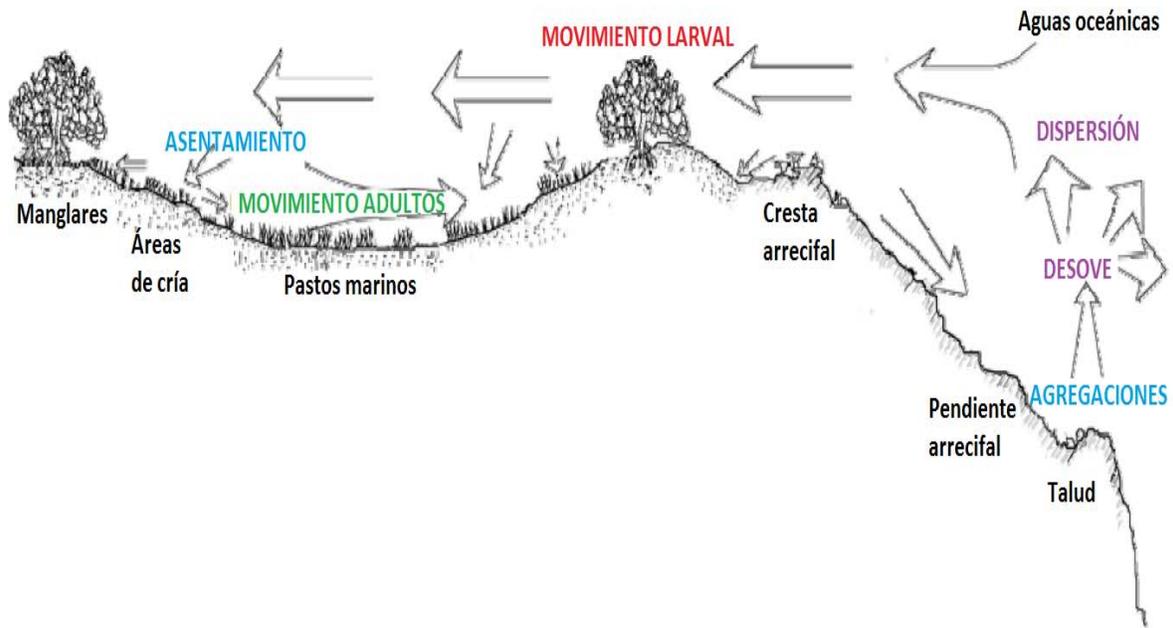


Figura 3. Ciclo reproductivo de los pargos. Los adultos se desplazan hacia el talud continental como agregaciones de desove. Las larvas se dispersan como parte del plancton hasta asentarse (Claro y Lindeman, 2004).

Más allá de los movimientos de grandes cantidades de individuos que se producen en las agregaciones de desove, que pueden ser considerados migratorios, en la mayoría de los casos, los pargos adultos son organismos de movilidad muy restringida, con gran afinidad por el sustrato y área de refugio, cuyos movimientos cotidianos están principalmente relacionados con la alimentación (Claro y Lindeman, 2004).

Por lo anterior, podemos considerar que la etapa de mayor capacidad dispersiva es la larvaria, cuya duración en *L. guttatus* es de aproximadamente 24 días, tiempo intermedio entre los 21.5 días de *Hoplopagrus guntheri* y los 37.9 días de *Lutjanus viridis*. Aunque se espera que exista cierta relación entre la capacidad de colonización de las especies y la duración de la etapa larval; la capacidad de *Lutjanus guttatus* para colonizar islas es un poco más limitada de lo que se esperaría (Zapata y Herrón, 2002). Si bien las distribuciones latitudinales de las especies marinas son moldeadas por gradientes de temperatura (Briggs, 1974), la capacidad de dispersión longitudinal de *Lutjanus guttatus* podría ser un indicador de la movilidad de la especie a través de las heterogeneidades en su área de distribución.

2.5 Área de estudio: Pacífico Oriental Tropical

2.5.1 Oceanografía

En términos oceanográficos, la circulación del Pacífico Oriental Tropical está delineada por los giros oceánicos subtropicales del norte y el sur del Pacífico, que contienen el límite oriental del sistema ecuatorial de corrientes del Pacífico y la alberca cálida del Pacífico Oriental (Fiedler y Talley, 2006).

Desde el norte y desde el sur emanan corrientes de agua fría. La Corriente de California se mueve hacia Baja California y el norte de México; mientras que la Corriente de Perú inicia su movimiento desde Perú hacia Ecuador (Fiedler y Talley, 2006). A los 120°O y ligeramente por debajo del Ecuador, surge la Lengua Fría Ecuatorial (Wyrtki, 1981), banda de agua relativamente fría originada por la Corriente de Perú y la surgencia ecuatorial. La lengua fría reduce su temperatura progresivamente hacia la parte este, es de salinidad moderada y varía abruptamente a causa del fenómeno de El Niño y de forma estacional (Wang y Enfield, 2006).

Próxima al suroeste de México y en Guatemala, se encuentra la piscina cálida del Pacífico Oriental, con temperaturas mayores a los 27.5°C (Fiedler y Talley, 2006), que resulta de cambios estacionales que tienen como consecuencia un aumento en el flujo neto de calor y una débil mezcla del viento. El interior de la piscina cálida del Pacífico Oriental alcanza temperaturas de hasta 30°C y forma una banda cálida (de aproximadamente 27°C) que se ubica cerca de los 7°N y marca un ecuador térmico. En la piscina cálida la salinidad es baja, y varía moderadamente a causa del fenómeno de El Niño y de manera estacional (Wang y Enfield, 2006).

Cerca de los 9°N y 89°O se encuentra el domo de Costa Rica, caracterizado por ser un centro de surgencias oceánicas que está asociado con la parte final del sistema de corrientes ecuatorial y con remolinos costeros (Willett *et al.*, 2006; Kessler, 2006), en el que las aguas de la termoclina (porción de la columna de agua en la que la temperatura disminuye al máximo conforme incrementa la profundidad) ascienden hacia la superficie del mar. Un fenómeno parecido tiene lugar en los golfos de Tehuantepec, Papagayo y Panamá, dónde aguas de surgencia y la termoclina se mezclan en la capa superficial por la acción de chorros de viento durante el invierno (Willett *et al.*, 2006). El ascenso de las aguas de la termoclina proporciona nutrientes que favorecen los florecimientos estacionales de fitoplancton que incrementan la cantidad de clorofila, con lo que se registran incrementos en la productividad primaria de dichas regiones. Las principales corrientes y temperatura superficial del agua se muestran a continuación (Figura 4).

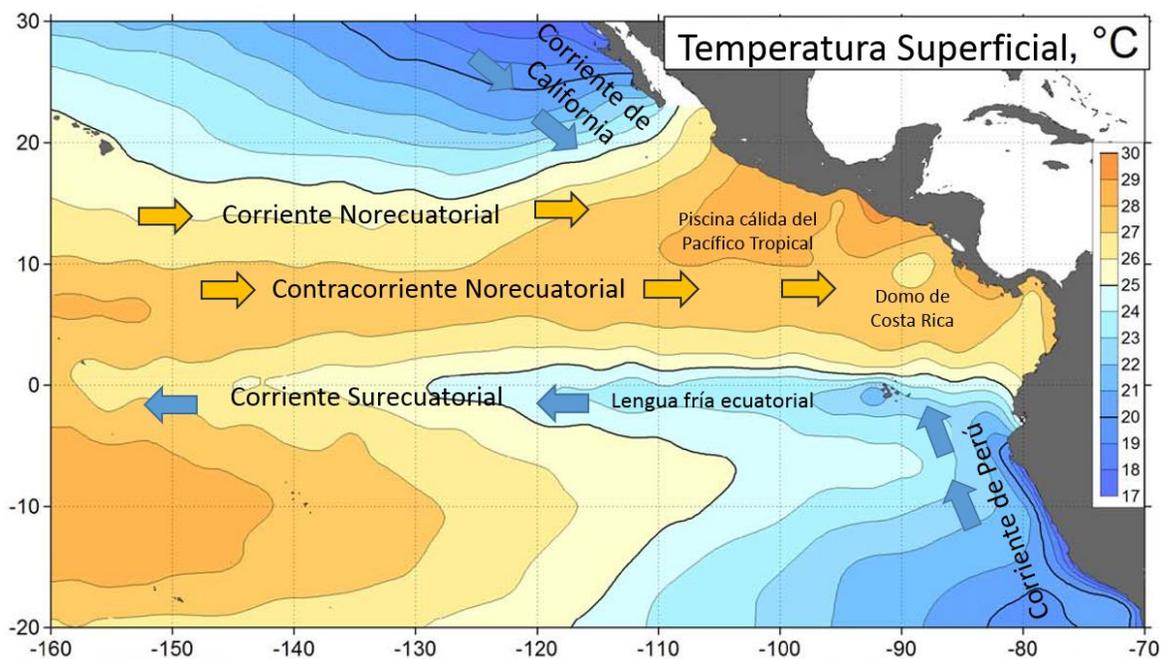


Figura 4. Temperatura superficial del agua y principales factores hidrológicos que influyen en el Pacífico Oriental Tropical. Basado en Fiedler y Talley, 2006.

2.5.2 Provincias biogeográficas

El Pacífico Oriental Tropical es una región biogeográfica delimitada por gradientes térmicos al norte y al sur, por una gran extensión de mar abierto al oeste y por tierra hacia el este (Hastings, 2000). La diversidad de la región se distingue por su elevado número de endemismos (72%) y por presentar 1222 especies de peces arrecifales y 58 especies de aguas someras que aún no han sido descritas (Zapata y Robertson, 2006). La distribución de las especies de peces de costas rocosas e invertebrados marinos ha permitido definir cuatro provincias biogeográficas: la Provincia de Cortés, la Provincia Mexicana, la Provincia Panámica y la Provincia de Galápagos (Figura 5). Las tres primeras se encuentran separadas por Brechas o espacios en los que las grandes extensiones de costas rocosas son interrumpidas por extensiones de arena que representan una barrera para la dispersión de peces demersales asociados a fondos duros. (Hastings, 2000).

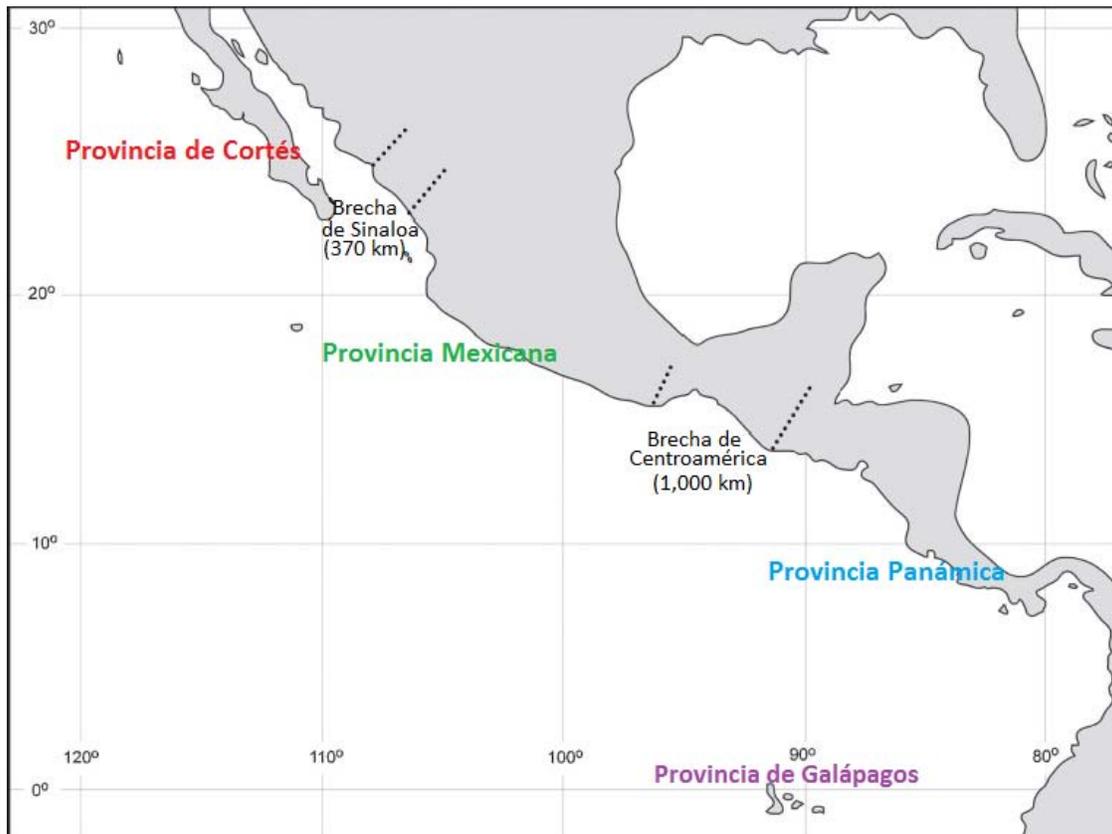


Figura 5. Provincias biogeográficas del Pacífico Oriental Tropical. Modificado de Craig *et al.*, 2006.

La provincia de Cortés comprende la costa oriental de la península de Baja California, el Golfo de California, Sonora y el norte de Sinaloa (Hastings, 2000). En la costa occidental de la península de Baja California, son comunes las rocas volcánicas y sedimentos asociados con diversa fauna demersal, también son frecuentes las depresiones, las barras arenosas y los levantamientos rocosos; la salinidad y la temperatura mantienen valores bajos. La región del Golfo de California se caracteriza por presentar una compleja topografía en el fondo marino, en la que se observan valles, cañones submarinos, ventilas hidrotermales y más de un centenar de islas y rocas de altamar; la productividad primaria de la región es alta y alcanza sus mayores valores entre la primavera y el invierno (González y Rosa, 1995). La gran diversidad de características batimétricas y topográficas del Golfo de California producen una gran variedad de hábitats para peces y otras formas de vida, lo cual tiene como resultado la presencia de peces con diferentes requerimientos y un endemismo del 17%, que se refiere a especies que únicamente son encontradas en éste golfo (Thompson, Findley y Kerstitch, 2000). Al norte se distingue de la provincia de California por las temperaturas del agua y al este se separa de la Provincia Mexicana mediante la Brecha de Sinaloa, que se extiende cerca de 370 km entre el sur de Topolobampo y Mazatlán (Hastings, 2000).

La Provincia Mexicana incluye las regiones costeras de México que van desde Mazatlán en Sinaloa, hasta el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca (Hastings, 2000). Tiene una plataforma continental angosta que mide cerca de 10 km en su parte más reducida y 15 km en su parte más ancha, pero que cae abruptamente a profundidades oceánicas que van de los 2.5 a los 3 km frente a las costas de Jalisco y parte de Michoacán. Su topografía se caracteriza por estar repleta de montes submarinos, volcanes, cañones y por contar con la trinchera mesoamericana, fosa que se sumerge a profundidades de hasta 5 km. Posee una zona de gran diversidad de estuarios, lagunas costeras, comunidades coralinas, manglares, costas rocosas y arenosas, provocando una enorme diversidad de especies de peces, sin embargo los niveles de endemismos no son muy elevados, pues son menores que los de las provincias de Cortés y Panámica (Wilkinson *et al.*, 2000). Entre las provincias Mexicana y Panámica

está la Brecha de Centroamérica que comprende desde el sur del Istmo de Tehuantepec hasta el Golfo de Fonseca y tiene una extensión de 1000 km de longitud (Hastings, 2000).

La provincia Panámica se extiende desde el Golfo de Fonseca en El Salvador hasta el Golfo de Guayaquil en Perú (Hastings, 2000). La parte de Centroamérica, cuenta con múltiples penínsulas, golfos y bahías; así como extensas zonas intermareales y lagunas. Con riscos costeros altamente desarrollados en Costa Rica y parcialmente desarrollados en El Salvador, Nicaragua y Panamá. En cuanto los factores bióticos, resaltan amplias zonas de manglar y de comunidades coralinas que abundan principalmente en Panamá y Costa Rica (Rodríguez y Windevoxhel, 1998). La provincia es altamente diversa y tiene niveles de endemismos equiparables a los observados en la provincia de Cortés. Aunque no se conoce con exactitud su límite inferior hacia el sur, se considera es cercano al norte de Perú, siendo restringido por gradientes térmicos bien pronunciados que separan a las dos regiones (Hastings, 2000).

Entre todos los grupos de islas que aparecen en la región, el único que ha sido designado como una provincia, es el de Galápagos, que comprende a todas las islas de dicho archipiélago hasta cerca de 1000 km de la costa de Ecuador.

2.5.3 Ecorregiones marinas

El proyecto *Ecorregiones marinas de América del Norte* (Wilkinson *et al.* 2009), propone una clasificación alternativa, que si bien sólo incluye las aguas de Norteamérica y parte de Centroamérica, propone una visión complementaria. Esta regionalización pretende establecer diferencias en ecosistemas a una escala amplia que comprende grandes masas y corrientes de agua, mares encerrados y regiones con temperatura similar. De este modo, se busca que las variables oceanográficas y fisiográficas utilizadas en su definición, reflejen las condiciones que influyen en la distribución de las especies. Aunque ésta clasificación no considera los endemismos locales ni las Brechas de la clasificación anterior, están estrechamente ligadas. En éste caso, la Provincia de California se divide en Pacífico sudcaliforniano y en Golfo de California que en éste caso se extiende hasta Jalisco. El

Pacífico transicional mexicano coincide casi en su totalidad con la Provincia Mexicana, aunque su límite superior se encuentra ubicado en Jalisco en lugar de Sinaloa. Por último, el Pacífico Centroamericano, que no se caracteriza por completo, comienza a la altura de la Brecha de Centroamérica y guarda similitudes con la Provincia Panámica (Figura 6).

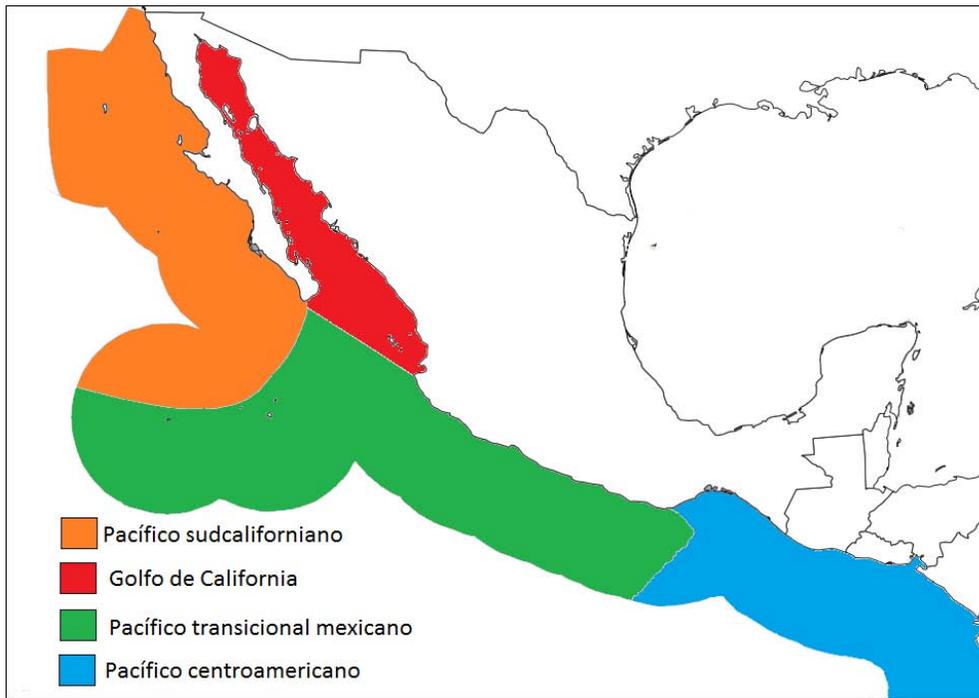


Figura 6. Ecorregiones marinas del Pacífico mexicano y parte de Centroamérica. Modificado de Wilkinson *et al.* 2009; Tovar-Hernández y Yáñez-Rivera 2012.

2.5.4 Geología histórica y especiación

Hasta antes del Plioceno, el Pacífico Oriental Tropical mantenía comunicación con el Mar Caribe, pero hace aproximadamente 3 millones de años concluyó el proceso geológico que culminaría en el surgimiento del Istmo de Centroamérica, que separó el Pacífico del Atlántico. Ésta separación interrumpió el flujo genético entre poblaciones previamente continuas y tuvo como consecuencia el surgimiento de especies estrechamente ligadas pero ubicadas en diferentes océanos (Miura, Frankel, y Torchin, 2011). Dicho proceso geológico está ligado con la especiación vicariante de varios grupos de equinodermos, crustáceos, moluscos y peces (Lessios, 2008). Tomando como referencia que sus características taxonómicas diagnósticas son prácticamente idénticas (Castro-Aguirre, *et al.*,

1999; Dickson y Moore, 1997) es posible que *Lutjanus guttatus* (del Pacífico) y *Lutjanus synagris* (del Atlántico), hayan formado parte de las especies que se separaron hace cerca de 3 millones de años.

2.6 Estudios genéticos poblacionales en especies emparentadas

Aunque no se cuenta con estudios sobre la genética poblacional de *Lutjanus guttatus*, se han realizado varios trabajos con especies emparentadas, que a pesar de pertenecer a otras regiones y provincias biogeográficas, nos proporcionan información acerca del grupo (Gaither *et al.*, 2009) (Garber, Tringali, y Stuck, 2004).

Lutjanus kasmira y *Lutjanus fulvus* son especies congénéricas que se distribuyen desde las Islas Marquesa en el Pacífico central, hasta la costa este de África, pasando por una barrera biogeográfica conocida como Barrera Indo-Pacífica, que separa al Océano Índico del Pacífico en dos diferentes provincias (Brigs, 1974), por medio de la Plataforma de la Sonda, localizada entre Asia y Australia (Barber *et al.*, 2006). En ambas especies, el estudio del gen que codifica para Citocromo b del ADN mitocondrial, mostró altos niveles de diversidad haplotípica. En *L. kasmira* (0.74), y en *L. fulvus* (0.69), junto a niveles de diversidad nucleotídica relativamente bajos (0.4% en *L. kasmira*, 0.6% en *L. fulvus*). En el caso de *L. kasmira*, sólo se detectó estructura genética entre poblaciones de extremos opuestos en los océanos Índico y Pacífico; mientras que en *L. fulvus*, la estructura genética fue detectada en todos los niveles. Lo que demuestra que la barrera biogeográfica de la región (Barrera Indo-Pacífica) no influye de la misma forma en la conectividad genética de las poblaciones en ambas especies, pues en *L. fulvus* parecen influir otros factores más locales o el aislamiento por distancia (Gaither *et al.*, 2010).

Otro trabajo se realizó con la región control del ADN mitocondrial de *Lutjanus campechanus*, especie que se distribuye en las aguas del Atlántico, con poblaciones en la costa este de Florida y el Golfo de México que fueron comparadas. Como resultado de los análisis se comprobó que las localidades muestreadas constituyen una sola población panmíctica, sin importar que la península de Florida se encuentre entre ambas zonas. Además, el valor de la diversidad haplotípica fue de 0.94 y el valor de la diversidad

nucleotídica de 2.1% (Garber, Tringali, y Stuck, 2004). En un estudio similar, (Gomes, Sampaio y Schneider, 2012) se realizó un análisis comparativo de la región control del ADN mitocondrial de *Lutjanus purpureus* y *Lutjanus campechanus*, en el que se sugiere la existencia de una sola especie de pargo rojo. A pesar de la distancia que separa a ambas especies, éstas presentan algún grado de flujo genético ya que no se encontraron indicios definitivos de estructura genética entre la población de las costas de Brasil, considerada *L. purpureus*, y las de *L. campechanus* del Golfo de México.

Otro trabajo que utiliza la región control fue efectuado con poblaciones de *Lutjanus erythropterus* del Pacífico Occidental. De acuerdo con la diferenciación genética observada, se puede dividir a las poblaciones en dos grupos principales: el Mar del Sur de China (que comprende a las poblaciones ubicadas entre el Norte de Malasia y la costa sur de China) y el Mar del Este de China (con localidades ubicadas en la costa este de China, al sur de Corea y al este de Taiwan). En este caso no existen barreras conspicuas, y se considera que los patrones históricos y las diferencias ambientales juegan un papel muy importante, pues se cree que las poblaciones del Mar del Sur se separaron durante el Pleistoceno; mientras que las poblaciones del Mar del Este se encuentran ligadas gracias a la Corriente Negra, que mantiene una temperatura cálida y homogénea para ambas regiones. La diversidad haplotípica tuvo un valor muy cercano a 1 (0.997) y la diversidad nucleotídica un valor equivalente al 3% (Zhang, Cai, y Huang, 2006).

2.7 Pesquería

En México se pescan 13 especies de pargo, 6 de ellas en el Golfo de México y 7 en el Pacífico. Su pesca es fundamentalmente artesanal en diversas regiones a lo largo de su área de distribución. En muchas de estas regiones la pesca artesanal está poco desarrollada, sin embargo, aunque las embarcaciones son pequeñas, desde una perspectiva global las capturas son significativas y sus especies objetivo son comúnmente encontradas en los mercados locales. Debido a que la carne de los pargos es muy apreciada, no sólo satisface a los mercados locales y nacionales, sino que también es enviada a Estados Unidos y

Sudamérica (Ponce-Palafox *et al.*, 2005). Se trata de una pesquería multiespecífica, que en el grupo de los huachinangos (con varias especies del género *Lutjanus*) genera ganancias multimillonarias, para ejemplificarlo basta con observar los ingresos obtenidos en 2002: \$6'132,000 en Colima; \$5'733,000 en Jalisco; \$13'005,000 en Michoacán; \$10'650,000.00 en Guerrero; y \$ 30'520,000.00 en Oaxaca (Arreguín *et al.*, 2006); sumando un total de \$66'040,000, cantidad nada despreciable que no considera a los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Nayarit ni Chiapas.

Lutjanus guttatus es importante para la pesca en México, dónde el producto se presenta entero fresco, eviscerado, enhielado o congelado; las tallas promedio de venta se encuentran entre los 400 y 600 g, con precios que van desde los \$50 hasta los \$90 (SAGARPA, 2013). Se le considera de primera clase y es muy apreciado en las costas de Jalisco, Colima, Michoacán y Guerrero, lugares en los que el único lutjánido con un valor comercial superior es *Lutjanus peru* (Sarabia-Méndez *et al.*, 2010). Fuera de México también es apreciado en otros países como Guatemala, en cuyas costas es explotado por la pesca artesanal y los barcos de arrastre camaroneros (Hernández, 2003). Se captura en El Salvador, dónde algunos autores lo consideran la especie con mayor importancia de la pesca artesanal (Rojas *et al.*, 2004), Costa Rica (Rojas *et al.*, 2009) y Colombia, lugar en el que el pargo lunarejo se encuentra entre las especies más capturadas (CCI, 2008).

Debido a la naturaleza artesanal de la pesquería de los pargos, no contamos con datos específicos acerca de las capturas de *Lutjanus guttatus*, sino con estadísticas generales para pargos y huachinangos (lutjánidos) pescados en México, que muestran que las toneladas de peso desembarcado se han incrementado de 408 en 1940 hasta 10,788 en 2012. A pesar de que el aumento en la producción pesquera no es uniforme sino con altibajos a lo largo del tiempo, la diferencia entre 1940 y 2012 es de 10,380 toneladas, lo que supone un incremento del 2,644 % en los 72 años transcurridos; y un aumento del 128% entre 2000 y 2002 (CONAPESCA, 1993-2013) (Figura 7).

Debido a que los pargos son extraídos con las mismas artes de pesca y presentan características biológicas y hábitos similares, el patrón de producción pesquera observado en el grupo de los pargos, probablemente sea muy similar al de *Lutjanus guttatus*, con una posible sobreexplotación. Si bien no se conoce con precisión el estado de las pesquerías de *Lutjanus guttatus*, algunos autores consideran que de seguir el ritmo actual de explotación, las poblaciones centroamericanas podrían disminuir a niveles críticos (Rojas *et al.*, 2004) como ha sucedido en bacalao, sardina, totoaba y varias especies de mero.

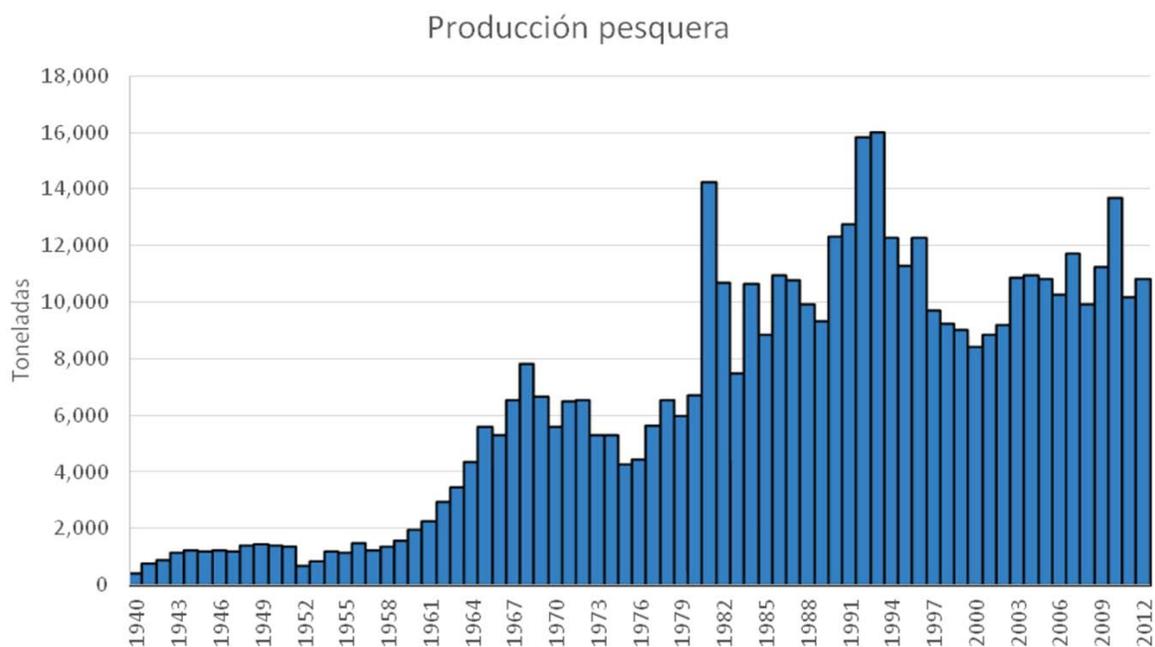


Figura 7. Producción pesquera de pargos y huachinagos en México. Toneladas de peso descargado de pargos y huachinagos en México, con base en los “Anuarios Estadísticos de Pesca”, CONAPESCA de 1993 y 2012.

3. HIPÓTESIS

Las tres principales provincias biogeográficas en el Pacífico Oriental Tropical están delimitadas por grandes extensiones de playas arenosas que causan discontinuidades a lo largo del ámbito de distribución de *L. guttatus* en el POT e impiden el flujo genético entre sus poblaciones. De esta forma, la mayor parte del flujo genético entre regiones lejanas se logra gracias al transporte pasivo de las larvas y por tanto la estructura genética se ajustará a un modelo de aislamiento por distancia relacionado con las provincias biogeográficas.

4. OBJETIVO GENERAL

Utilizar la región control del ADN mitocondrial para obtener estimaciones de diversidad y diferenciación genética, así como determinar la existencia de un patrón filogeográfico de *L. guttatus* en el POT.

4.1 Objetivos particulares

- Estimar la diversidad haplotípica (h) y nucleotídica (π) de la región control del ADN mitocondrial en las poblaciones de *L. guttatus* del POT.
- Determinar si existe diferenciación genética entre poblaciones de las distintas provincias biogeográficas del POT.
- Obtener estimaciones de los parámetros de demografía histórica en *L. guttatus*.
- Evaluar la presencia de un patrón filogeográfico relacionado con la distribución actual de los linajes de haplotipos mitocondriales.
- Proporcionar información que contribuya a la delimitación de stocks pesqueros que faciliten la implementación de medidas para la conservación de la especie.

5. MÉTODOS

5.1 Muestreo

Las muestras mexicanas corresponden a tejidos de aleta, que fueron colectados en los mercados locales o sitios de desembarque de los pescadores. Las muestras de Centroamérica y Sudamérica fueron proporcionadas por colaboradores de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Se trabajó con un total de 173 muestras, pertenecientes a las localidades de Todos Santos, Santa Rosalía, Loreto, La Paz, Sinaloa, Nayarit, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Guatemala, El Salvador, Costa Rica, Panamá y Ecuador (Tabla 1 y Figura 8). Antes de su procesamiento, las muestras se colocaron en tubos con buffer DMSO o etanol al 70%.

Tabla 1. Lista de localidades. Se muestran sus abreviaturas, número de muestras, fecha de colecta y coordenadas aproximadas.

Localidad	No. de muestras	Fecha de colecta	Coordenadas
Todos Santos (TS)	11	Octubre de 2013	23.45, -110.25
Santa Rosalía (SR)	11	Abril de 2013	27.48, -112.28
Loreto (Lor)	5	Abril de 2013	26.16, -111.16
La Paz (Paz)	6	Abril de 2013	24.26, -110.44
Sinaloa (Sin)	29	Septiembre de 2011	23.20, -106.55
Nayarit (Nay)	14	Marzo de 2014	20.72, -105.38
Colima (Col)	28	Septiembre de 2011	19.07, -104.33
Guerrero (Gro)	4	Agosto de 2012	17.90, -102.26
Michoacán (Mch)	3	Abril de 2010	17.57, -101.59
Oaxaca (Oax)	2	Septiembre de 2012	15.63, -96.21
Salvador (Sal)	29	Julio de 2013	13.73, -90.38
Guatemala (Gua)	3	Noviembre de 2013	13.32, -89.35
Costa Rica (CR)	2	Abril de 2013	9.65, -84.89
Panamá (Pan)	20	Junio de 2013	8.10, -82.23
Ecuador (Ecu)	6	Febrero de 2014	-2.02, -80.96



Figura 8. Mapa de las localidades de colecta. En rojo las localidades de la Provincia de Cortés, en verde las de la Provincia Mexicana (Sinaloa con un color más claro por su ubicación limítrofe) y en azul las de la Provincia Panámica.

5.2 Obtención y procesamiento del material genético

El ADN genómico se extrajo con el kit de purificación *Wizard* (*Promega, Cat. A1125*), con algunas modificaciones que se describen a continuación. El procedimiento requiere la trituración de aproximadamente 10mg de tejido al cual se le agregaron 400 μ L de solución EDTA 5mM y 600 μ L de solución de lisis nuclear, para luego adicionar 17.5 μ L de proteinasa K (*Sigma-Aldrich, Cat.39540-01-6*) e incubar durante toda la noche a 55°C. Después del tiempo de incubación, cuando el tejido se ha disuelto, se añaden 3 μ L de solución de RNasa por 30 minutos y se deja a temperatura ambiente durante cinco minutos. Se ponen 200 μ L de solución precipitadora de proteínas, se agita con vórtex durante 20 segundos y se centrifuga por 4 minutos a 12,500rpm. Ésta parte del procedimiento provoca la formación de una pastilla que contiene las proteínas y el sobrenadante con el ADN, que se transfiere

a un tubo con 600µL de isopropanol. La cuidadosa agitación del tubo permite la formación de una masa visible de ADN que se precipita en forma de una pastilla después de centrifugar durante 1 minuto a 12,500rpm. Se lava con una solución de etanol al 70% y se centrifuga como la vez anterior. Cuidadosamente se elimina el alcohol y se seca dejándolo en la centrífuga de vacío por algunos minutos. Finalmente se adicionan 100µL de solución rehidratante (Tris-HCl 5mM a pH 7.4 y EDTA 1mM a pH 8.0) y se almacena a 4°C. Durante los días subsiguientes a la extracción de ADN, es posible verificar la calidad del producto mediante un gel de electroforesis teñido con GelRed™ que se revela en un transiluminador de luz ultravioleta.

Inicialmente, la amplificación de la región control se llevó a cabo con los oligonucleótidos universales A: 5'-ATTCCA CCTCT AACTC CAAA GCTAG-3' y G: 5'-CGTCG GATCC CATCT TCAGT GTTAT GCTT-3' (Lee *et al.* 1995), con los que se obtuvieron fragmentos de aproximadamente 800 pares de bases (pb). Después de obtener y analizar algunas secuencias sintetizadas con el par de oligonucleótidos originales, se optó por concentrar el análisis en las regiones con mayor variabilidad, por lo que un tercer oligonucleótido, Hg: 5'GGGTTTTTCAGGATTGTTAGCGA3', específico de menor longitud para *Lutjanus guttatus* (Figura 9) fue diseñado en el Laboratorio de Genética del ICMYL y sintetizado en la Unidad de Síntesis del Instituto de Biotecnología de la UNAM.

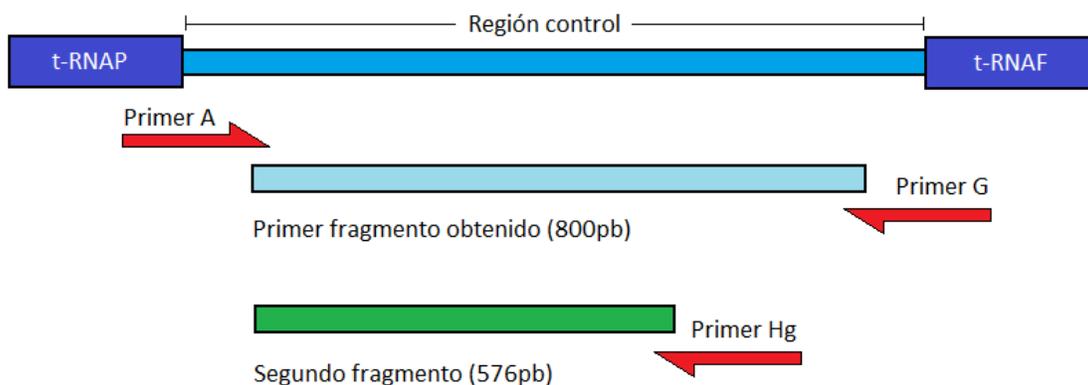


Figura 9. Diagrama de la región control mitocondrial y los fragmentos que se amplificaron con los diferentes oligonucleótidos, basado en Lee *et al.*, 1995.

Las reacciones de amplificación se llevaron a cabo en volúmenes de 50 o 15 μL , se preparó una mezcla con las siguientes características (Tabla 2) para cada μL de reacción.

Tabla 2. Reactivos utilizados para la amplificación por PCR.

Reactivo	Concentración
ADN	100 ng
Tris-HCl	20m M
KCl	50 mM
MgCl ₂	3 mM
dNTP*	0.2 pM
Oligonucleótidos*	1 pM
Taq polimerasa**	0.025 Unidades

* Por cada unidad utilizada. ** No. de catálogo 11615010.

El protocolo de amplificación por PCR se realizó en un termociclador (*Eppendorf*), con las siguientes condiciones (Tabla 3).

Tabla 3. Condiciones de amplificación para la región control de *Lutjanus guttatus*.

Fase	Temperatura	Duración
Desnaturalización inicial	94°C	5 minutos
Desnaturalización	95°C	1 minuto
Alineación	56°C	90 segundos
Extensión	72°C	1 minuto
Extensión final	72°C	10 minutos

} 35 ciclos

De la misma forma en que se verificó la calidad del ADN extraído, se realizaron electroforesis en geles de agarosa al 1% para verificar las amplificaciones exitosas, visualizadas como bandas de aproximadamente 600pb. Las muestras con bandas de mayor intensidad fueron secuenciadas por las empresas *High-Throughput Genomics Center* (15 μL) y *Macrogen* (50 μL).

5.3 Análisis de secuencias e índices de diversidad

Con el programa *Bio-Edit Sequence Alignment Editor 7.2.5* (Hall, 1999), se revisó la calidad de las secuencias. Se recortaron los extremos de las secuencias en los que la calidad de la lectura era menor, de modo que las secuencias tuvieron un largo final de 576 pb. Las primeras observaciones permitieron seleccionar las lecturas de mayor calidad para tomar secuencias de referencia que sirvieran como base para comparar con el resto, posteriormente se verificó que todos los nucleótidos observados en las secuencias correspondieran con los electroforegramas. La herramienta *Clustal W* (Thompson *et al.*, 1994) permitió la alineación de todas las secuencias.

Una vez alineadas las secuencias, se seleccionó el modelo de sustitución nucleotídica más adecuado mediante el programa *JModelTest2* (Darriba *et al.* 2012), que utiliza estimaciones de máxima verosimilitud y un criterio Akaike, que estima la calidad de cada modelo en relación con los otros y elige el modelo más simple que mejor se ajusta. Con ello se determinó que el modelo de Tamura-Nei (TrN+I+G) (Tamura y Nei, 1993) es el más apropiado. Éste modelo asume que las transversiones ocurren a una tasa constante, mientras que son variables la tasa de transición y las frecuencias de las bases.

Se utilizaron los programas *Arlequin 3.0* (Excoffier *et al.*, al 2005) y *DnaSP 5* (Rozas *et al.* 2010) para determinar los índices de diversidad haplotípica (h) y nucleotídica (π) (Nei, 1987). La diversidad haplotípica, que es la probabilidad de que dos haplotipos tomados al azar sean diferentes, se calcula con la fórmula: $h = n / (n - 1) (1 - \sum x_i^2)$; donde n es el tamaño de la muestra y x_i la frecuencia del haplotipo.

La diversidad nucleotídica se estima mediante $\pi = (\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^i x_i x_j d_{ij}) / L$ fórmula que calcula la proporción de diferencias por sitio comparando cada par de secuencias; donde x_i y x_j son las frecuencias de las secuencias i y j , mientras que d_{ij} se refiere las diferencias a nivel de nucleótidos entre ambas, siendo L es la longitud de las mismas.

Además, se obtuvieron otros estimadores de diversidad genética como el número de sitios polimórficos, y la proporción de transiciones y transversiones.

5.4 Análisis de enrarecimiento

Para comparar los niveles de diversidad observados según el tamaño de muestra, se realizó un análisis de enrarecimiento con el programa *ADZE 1.0* (Szpiech *et al.*, 2008). Con éste análisis se calculan los niveles de diversidad de cada grupo de muestras, como si tuvieran un tamaño igual al del grupo con el valor más bajo. Esto permitió hacer un estimado del número de haplotipos que se esperaría (*H_r*) si las localidades tuvieran un tamaño de 2 (como sucede en Oaxaca y Costa Rica) y las provincias tuvieran un tamaño de 33 (como es el caso de la Provincia de Cortés).

5.5 Análisis filogenético y red de haplotipos

Por medio de *MEGA 6.06* se creó una filogenia basada en el algoritmo Neighbor-Joining (Saitou y Nei, 1987), que emplea medidas de distancia para asignar valores a sus ramas y que al sumarse permiten elegir al árbol con la topología más adecuada. Se empleó el método de reemuestreo por *bootstrap* con 10,000 réplicas. *Lutjanus synagris* y *Lutjanus peru* se utilizaron como grupos externos; la primera especie por considerarla el grupo hermano de *L. guttatus* y compartir un 95% de similitud a nivel de la región control mitocondrial, la segunda por ser una especie emparentada de hábitos y área de distribución similares que ha sido secuenciada exitosamente en el laboratorio.

Con el programa *Network 4.6.1.3* (Polzin y Daneshman, 2015) se creó una red de haplotipos por medio del algoritmo *Median-Joining* (M-J) que utiliza datos multiestado (como la variación entre nucleótidos: C, T, G o A), para inferir redes de nodos formadas por secuencias con mutaciones específicas que se conectan entre sí.

5.6 Divergencia genética y estructura poblacional

Antes de evaluar la existencia de estructura genética, fue necesario clasificar los grupos de secuencias de acuerdo a su localidad por medio del programa *DnaSP 5.10* y crear una matriz de distancias genéticas de acuerdo con el modelo de sustitución. Para la matriz se utilizó el programa *MEGA 6.06* (Tamura *et al.*, 2013), que toma en cuenta el modelo de sustitución previamente calculado (TrN+I+G), con una corrección de $\gamma=0.451$; una vez obtenida la matriz, es necesario completarla con datos acerca de la localidad a la que pertenece cada haplotipo.

Con el programa *Arlequin 3.5* se calculó el grado de divergencia entre localidades por medio del índice de fijación Φ_{ST} (Excoffier *et al.* 1992), un análogo de F_{ST} , que a diferencia de éste, no emplea la heterocigosis esperada, si no el número de diferencias entre secuencias, en relación con un valor de distancia de acuerdo a los parámetros del modelo de sustitución, que permite estimar el grado de diferenciación entre pares de localidades.

Con la finalidad de aumentar los tamaños de las muestras y lograr un mayor poder estadístico, se calcularon los valores de Φ_{ST} de acuerdo a su provincia biogeográfica y ubicación geográfica, verificando previamente la ausencia de diferencias entre localidades de la misma provincia: Provincia de Cortés (Todos Santos, Loreto, Santa Rosalía y la Paz); Localidad Limítrofe (Sinaloa); Provincia Mexicana (Nayarit, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca); y Provincia Panámica (Guatemala, El Salvador, Costa Rica, Panamá y Ecuador). A la localidad limítrofe se le consideró de manera separada, pues si bien pertenece a la Provincia Mexicana, podría ser una localidad importante de intercambio genético con la Provincia de Cortés. Con ésta clasificación, que reúne tamaños de muestra más grandes, se utilizó *MEGA 6.06* para crear un árbol por el método de UPGMA (Nei y Kumar, 2000), que construyó un dendograma con base en la matriz de distancias Φ_{ST} previamente calculadas.

De igual forma, se calculó Φ_{ST} con un criterio estrictamente biogeográfico: Provincia de Cortés (Todos Santos, Loreto, Santa Rosalía y la Paz); Provincia Mexicana (Sinaloa, Nayarit, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca); Provincia Panámica (Guatemala, El Salvador, Costa

Rica y Panamá). Cabe mencionar que las muestras de Oaxaca se clasifican dentro de la Provincia Mexicana pues fueron colectadas en Puerto Ángel, localidad que se encuentra en los límites inferiores de la Provincia Mexicana.

En segundo lugar y utilizando el mismo programa, se realizó la prueba de *AMOVA* (Análisis de Varianza Molecular) (Excoffier *et al.* 1992), que emplea una matriz de cuadrados de distancias genéticas para calcular componentes de varianza asociados a estructura genética en tres niveles: entre los individuos dentro de la población (Φ_{ST}), entre las poblaciones de los grupos (Φ_{SC}) y entre los grupos (Φ_{CT}).

El *AMOVA* se realizó de acuerdo con dos criterios diferentes. El primero de ellos fue estrictamente biogeográfico, dividiendo las localidades en Provincia de Cortés, Mexicana y Panámica (como se describió anteriormente). El segundo criterio consistió en separar las muestras en Norte (Todos Santos, Santa Rosalía, Loreto, La Paz, Sinaloa, Nayarit, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca) y Sur (Guatemala, El Salvador, Costa Rica, Panamá y Ecuador), debido a que la mayor longitud de la Brecha de Centroamérica, podría volverla la barrera más importante de la región, capaz de separar a las poblaciones en dos grandes grupos. En cada estimación se hicieron 20,000 permutaciones para calcular los respectivos valores de significancia estadística ($P < 0.05$).

Adicionalmente, se recurrió al programa *SAMOVA 1.0* (Dupanloup *et al.*, 2002) para efectuar un análisis espacial de varianza molecular (*SAMOVA*), que utiliza la información geográfica de las localidades para definir grupos geográficamente homogéneos en un *AMOVA* que maximiza la varianza entre cada uno de ellos. De este modo, utiliza la ubicación geográfica como criterio *a priori* para estudiar la distribución de la variación genética.

Con el objetivo de evaluar la presencia de barreras limitantes del flujo genético, se utilizó el programa *Barrier 2.2* (Manni *et al.*, 2004), que toma las coordenadas geográficas de las localidades y las conecta triangulando por medio del método de Delaunay (Brassel y Reif,

1979). Posteriormente, se utilizaron los valores de entre pares de localidades como una matriz de distancias genéticas, así como el algoritmo de máximas diferencias de Monmonier (Monmonier, 1973), para separar las zonas dónde las diferencias entre pares de localidades son mayores. Al ejecutar el programa, se obtiene como resultado una imagen que contiene la triangulación de los puntos de cada localidad y las principales barreras detectadas de acuerdo con la matriz de distancias; finalmente, la imagen obtenida se sobrepone al mapa del área de estudio para observar las barreras.

5.7 Análisis de aislamiento por distancia

Se utilizó *Arlequin 3.5* para realizar una prueba de Mantel (Mantel, 1967), que evalúa la correlación entre la distancia geográfica y la distancia genética. Para las distancias geográficas, se usaron los valores de Φ_{ST} previamente calculados; las distancias geográficas fueron obtenidas con *Google Earth*. Debido a que la matriz de distancias genéticas presenta valores que no son estadísticamente significativos, se hizo una prueba de Mantel extra tomando en cuenta las localidades con al menos una diferencia significativa, es decir: El Salvador, Todos Santos, Santa Rosalía, Nayarit y Colima. Se utilizaron 10,000 permutaciones para la prueba.

5.8 Cálculo de la tasa de sustitución

Con la finalidad obtener estimaciones más acertadas sobre la demografía histórica de *Lutjanus guttatus*, se utilizó el programa *BEAST 1.7* (Drummond *et al.*, 2012) para obtener una tasa de sustitución de la especie. Éste programa realiza análisis Bayesianos basados en re-muestreos por Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) y emplea secuencias de especies emparentadas e información geológica *a priori* acerca de su divergencia, suponiendo que se ajustan al modelo de reloj molecular. Este último considera que las mutaciones se acumulan de manera uniforme a través del tiempo, de modo que la divergencia entre dos especies incrementa de manera proporcional a su tiempo de separación puesto que comparten un ancestro común (Hamilton, 2009). Con base en la información geológica inicial, se simulan valores de manera sucesiva (que dependen

únicamente del valor anterior) hasta llegar a un valor final, es decir una estimación *a posteriori*, sobre el tiempo de divergencia y el promedio de la tasa de sustitución.

Debido a su gran parecido a nivel de características taxonómicas diagnósticas con *L. guttatus* (Castro-Aguirre, *et al.*, 1999; Dickson y Moore, 1997), se utilizó a *Lutjanus synagris* para calibrar el reloj molecular, con un tiempo estimado de divergencia de 3 millones de años que hace referencia a la separación de los océanos Pacífico y Atlántico como evento vicariante (Miura, Frankel, y Torchin, 2011). Además, se utilizó un modelo de Tamura-Nei (previamente definido con *JModelTest2* para las 175 secuencias de ambas especies), un modelo de especiación (Yule: Yule, 1925; Gernhard, 2008) para ambos grupos de secuencias, un modelo de reloj molecular relajado y un largo de cadena de 100 millones de pasos. La herramienta *Tracer* (Rambaut *et al.*, 2014) fue utilizada para corroborar la convergencia de los parámetros asociados a la calibración del reloj molecular.

Para validar la utilización de *L. synagris* como especie hermana de *L. guttatus*, se calcularon los valores de divergencia (diferencias a nivel de nucleótidos: Nei, 1987) entre *L. guttatus* y especies emparentadas del Pacífico (*L. peru*) y del Atlántico (*L. purpureus*, *Ocyurus chrysurus* y *L. campechanus*). Para ello se utilizó una secuencia de la región control mitocondrial de cada una de las especies.

5.9 Demografía histórica

Con base en la teoría de coalescencia, se pueden crear histogramas en los que se muestra la distribución del número de diferencias nucleotídicas entre pares de haplotipos (Stalkin y Hudson, 1991), que permiten calcular los parámetros de demografía histórica: τ , θ_0 y θ_1 .

Los valores de los parámetros de expansión demográfica se calcularon con *Arlequin 3.5*, bajo el modelo de expansión demográfica (Rogers y Harpending, 1992) que asume una población estacionaria y en equilibrio que pasa de un tamaño efectivo poblacional N_0 a un tamaño N_1 en t generaciones. El parámetro τ , es un estimador de tiempo mutacional desde que ocurrió la expansión, que se puede utilizar para calcular el tiempo en años desde la expansión y se representa con la ecuación: $\tau=2\mu T$, en la que T es el tiempo desde la

expansión demográfica y μ la tasa de mutación de la región control mitocondrial de *Lutjanus guttatus*. En genomas haploides, θ_0 y θ_1 permiten calcular los tamaños efectivos poblacionales de las hembras antes ($\theta_0=2\mu N_0$) y después ($\theta_1=2\mu N_1$) de la expansión, donde N_0 es el tamaño efectivo poblacional inicial de las hembras y N_1 es el tamaño después del incremento.

La distribución de diferencias pareadas también permite calcular parámetros de expansión espacial (τ , θ y M) (Ray, Currat, y Excoffier, 2003), por medio de un modelo equivalente a continente-isla (Excoffier, 2004), donde se asume que los haplotipos muestreados pertenecen a una población subdividida en un número infinito de subpoblaciones, cada una con un tamaño N_f , que intercambia una fracción m de migrantes por generación. Además considera que hace un tiempo T , el sistema continente-islas estuvo reducido a una sola población de tamaño N_0 . El valor de M , permite calcular la fracción m de migrantes por medio de la expresión: $M=2N_fm$; y el valor de θ el tamaño efectivo N_f de las subpoblaciones con la fórmula: $\theta=2\mu N_f$. Las estimaciones de estos valores, se hicieron para los mismos grupos de muestras definidos en el análisis anterior.

Siguiendo el criterio de ubicación biogeográfica, se calcularon los parámetros de expansión demográfica y espacial para: Provincia de Cortés (Todos Santos, Loreto, Santa Rosalía y la Paz); Localidad Limítrofe (Sinaloa); Provincia Mexicana (Nayarit, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca); y Provincia Panámica (Guatemala, El Salvador, Costa Rica, Panamá y Ecuador). Una vez más, Sinaloa es considerada de manera separada por su ubicación al límite superior de la Provincia Panámica y posible importancia en la comunicación con la Provincia de Cortés.

Estos cálculos requieren conocer el tiempo generacional de la especie, que según un estudio (Sarabia-Méndez *et al.*, 2010) es aproximadamente de 1.5 años, edad a la que *Lutjanus guttatus* alcanza la madurez sexual.

Para validar el ajuste de la distribución de diferencias pareadas al modelo de expansión ya sea demográfica o poblacional, se emplearon las desviaciones en la suma de cuadrados (SSD) entre los valores observados en la distribución *mismatch* y lo esperado bajo un modelo de expansión súbita. Otra manera de probar el ajuste del modelo, es por medio del índice de *Raggedness* de Harpending, que con base en la frecuencia de los haplotipos que difieren y el máximo número de diferencias que presentan, calcula un valor de ser alto y estadísticamente significativo muestra estabilidad dentro de la población (Harpending, 1994).

Con la misma finalidad, se utilizaron las pruebas de neutralidad de *Fu* (Fu y Li, 1993) y *D* de Tajima (Tajima, 1989) que funcionan bajo el modelo de sitios en infinitos. Para calcular *D*, se hace una comparación entre los índices π y Θ , que presentan valores muy similares siempre y cuando la población no haya sufrido cambios, pero en caso de una expansión Θ es mayor que π , por lo que *D* adquiere valores menores que cero. *Fu* evalúa la probabilidad de observar una muestra neutral al azar, con un número de alelos similar o menor que el del valor observado según el número de diferencias pareadas. Si ha habido expansiones, *Fu* adquiere valores negativos.

6. RESULTADOS

6.1 Diversidad genética

Se analizaron 173 secuencias de un fragmento de 576 pb de la porción más variable de la región control del ADN mitocondrial de *Lutjanus guttatus*. Las secuencias conforman un total de 161 haplotipos, en los que se observan 100 sitios polimórficos, 91 transiciones y 25 transversiones. Los valores generales de las diversidades haplotípica y nucleotídica, fueron 0.998 (± 0.001) y 0.018 (± 0.0004) respectivamente. A continuación se muestra la diversidad observada para cada grupo de secuencias (Tabla 4).

Tabla 4. Diversidad de la región control mitocondrial de *Lutjanus guttatus*. Total de individuos muestreados (n), número de haplotipos (H), haplotipos esperados según el análisis de enrarecimiento (H_r), diversidad haplotípica (h), nucleotídica (π), desviación estándar (sd), número de sitios polimórficos (S), número de transiciones (s) y número de transversiones (v); de acuerdo a la ubicación geográfica. También se incluyen las provincias biogeográficas.

UBICACIÓN	n	H	H_r	h (sd)	π (sd)	S	s	v
TODOS SANTOS	11	9	1.945	0.945 (± 0.066)	0.017 (± 0.002)	32	29	3
SANTA ROSALÍA	11	9	1.945	0.945 (± 0.066)	0.015 (± 0.002)	31	29	3
LORETO	5	5	2	1 (± 0.126)	0.018 (± 0.003)	23	21	4
LA PAZ	6	6	2	1 (± 0.096)	0.021 (± 0.003)	30	27	5
PROVINCIA DE CORTÉS	33	28	28	0.976(± 0.025)	0.017(± 0.009)	52	48	8
SINALOA	29	28	1.997	0.997 (± 0.01)	0.019 (± 0.001)	59	54	10
NAYARIT	14	14	2	1 (± 0.027)	0.019 (± 0.001)	43	37	10
COLIMA	28	27	2	0.998 (± 0.01)	0.018 (± 0.001)	62	56	14
MICHOACÁN	3	3	2	1 (± 0.177)	0.017 (± 0.003)	19	18	1
GUERRERO	4	4	2	1 (± 0.272)	0.017 (± 0.005)	15	15	0
OAXACA	2	2	2	1 (± 0.5)	0.015 (± 0.007)	9	7	2
PROVINCIA MEXICANA	80	77	32	0.998 (± 0.024)	0.019 (± 0.009)	88	78	23
EL SALVADOR	29	28	1.997	0.998 (± 0.01)	0.016 (± 0.001)	49	45	6
GUATEMALA	3	3	2	1 (± 0.272)	0.016 (± 0.005)	14	12	2
COSTA RICA	2	2	2	1 (± 0.5)	0.017 (± 0.008)	10	9	1
PANAMÁ	20	20	2	1 (± 0.016)	0.02 (± 0.001)	49	43	8
ECUADOR	6	6	2	1 (± 0.096)	0.015 (± 0.002)	23	19	6
PROVINCIA PANÁMICA	60	58	32	0.998 (± 0.003)	0.017 (± 0.009)	65	58	14
TOTAL	173	161		0.998 (± 0.001)	0.018 (± 0.0004)	100	91	25

Como se puede ver (Tabla 4 y Figura 10), el valor más alto de la diversidad haplotípica fue 1, observado en Loreto, La Paz, Nayarit, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Guatemala, Costa Rica, Panamá y Ecuador; mientras que el valor más bajo fue 0.945 en Todos Santos y Santa Rosalía, con 0.976 para la Provincia de Cortés. Estos resultados coinciden con los obtenidos en el análisis de enrarecimiento de muestra, que señala que las provincias Mexicana y Panámica presentan un mayor número de haplotipos (32 para un tamaño de muestra de 33) que la Provincia de Cortés (dónde se esperan 28 haplotipos para el mismo tamaño de muestra). A nivel de diversidad nucleotídica, el nivel más alto fue encontrado en La Paz con un valor de 0.021; y el valor más bajo en Santa Rosalía, Oaxaca y Ecuador, con 0.015.

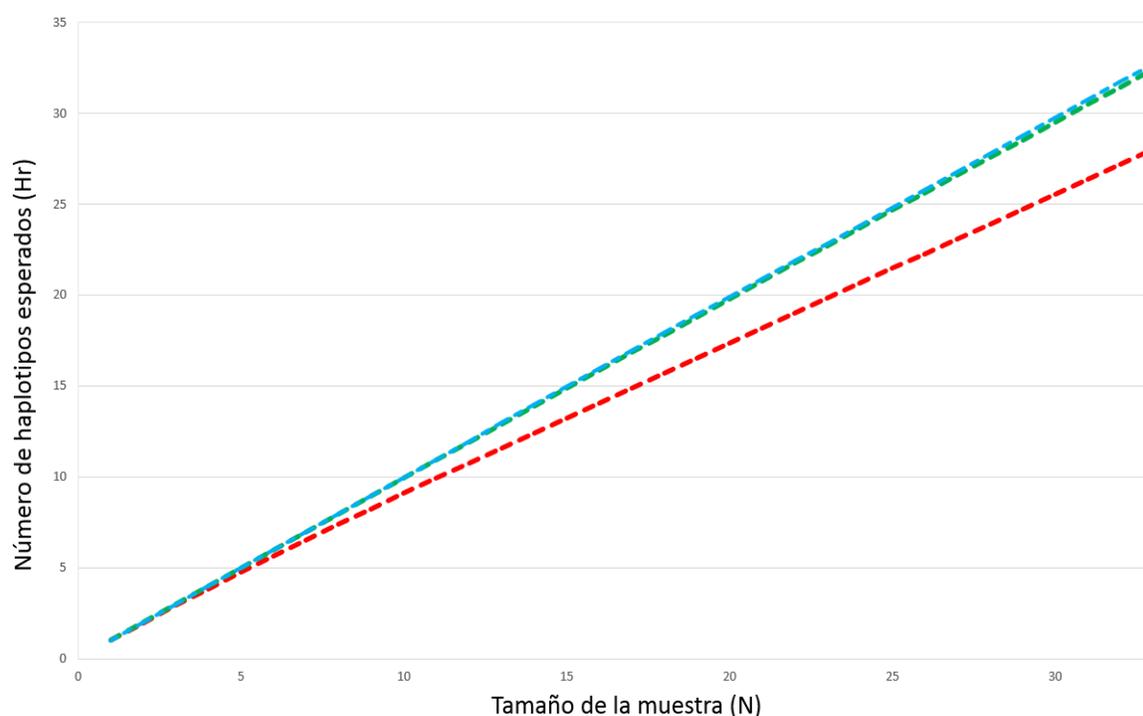


Figura 10. Número de haplotipos esperados por provincia biogeográfica, según el análisis de enrarecimiento, con un tamaño de muestra máximo de 33. En rojo, Provincia de Cortés; verde, Provincia Mexicana; azul Provincia Panámica.

6.2 Análisis filogenético y red de haplotipos

El análisis de los 161 haplotipos permitió elaborar una red (Figura 11) y una filogenia (Figura 12), que en ningún caso reveló una correlación entre haplotipo y ubicación geográfica.

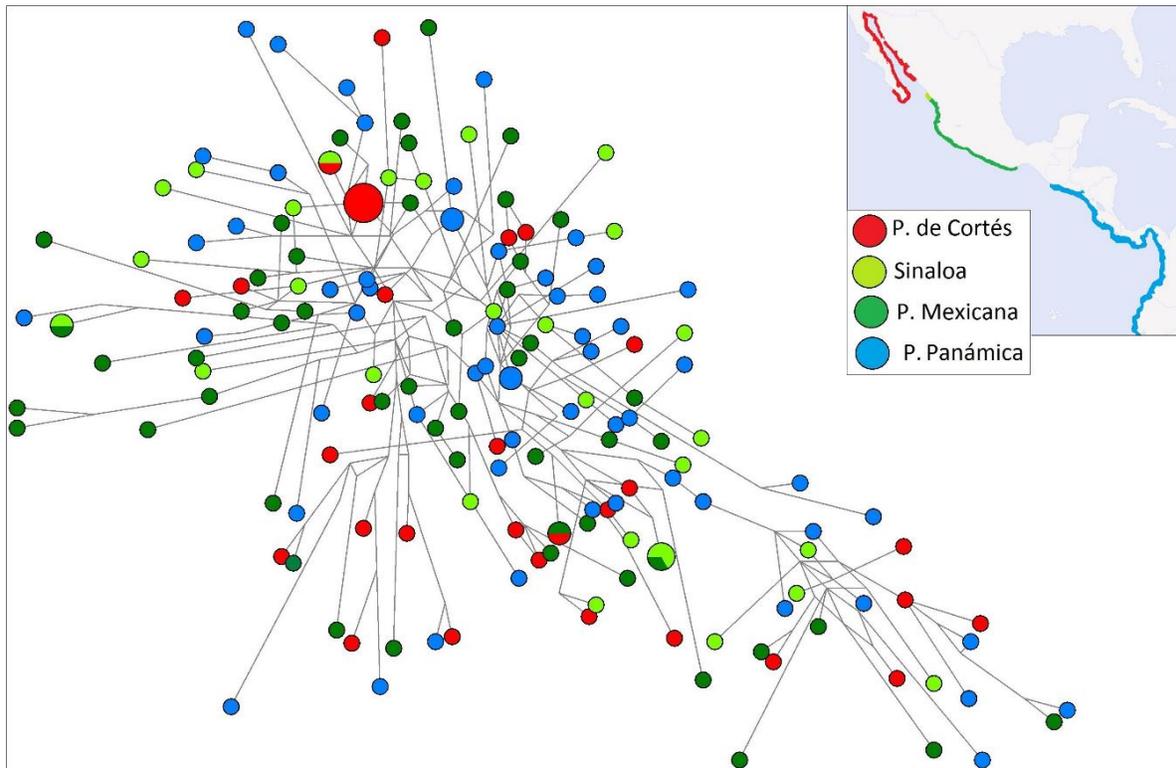


Figura 11. Red de haplotipos de *Lutjanus guttatus*. La distancia entre cada haplotipo depende del número de mutaciones entre los haplotipos conectados; mientras que el tamaño del círculo está determinado por su frecuencia absoluta. El color de cada haplotipo depende de su ubicación geográfica.

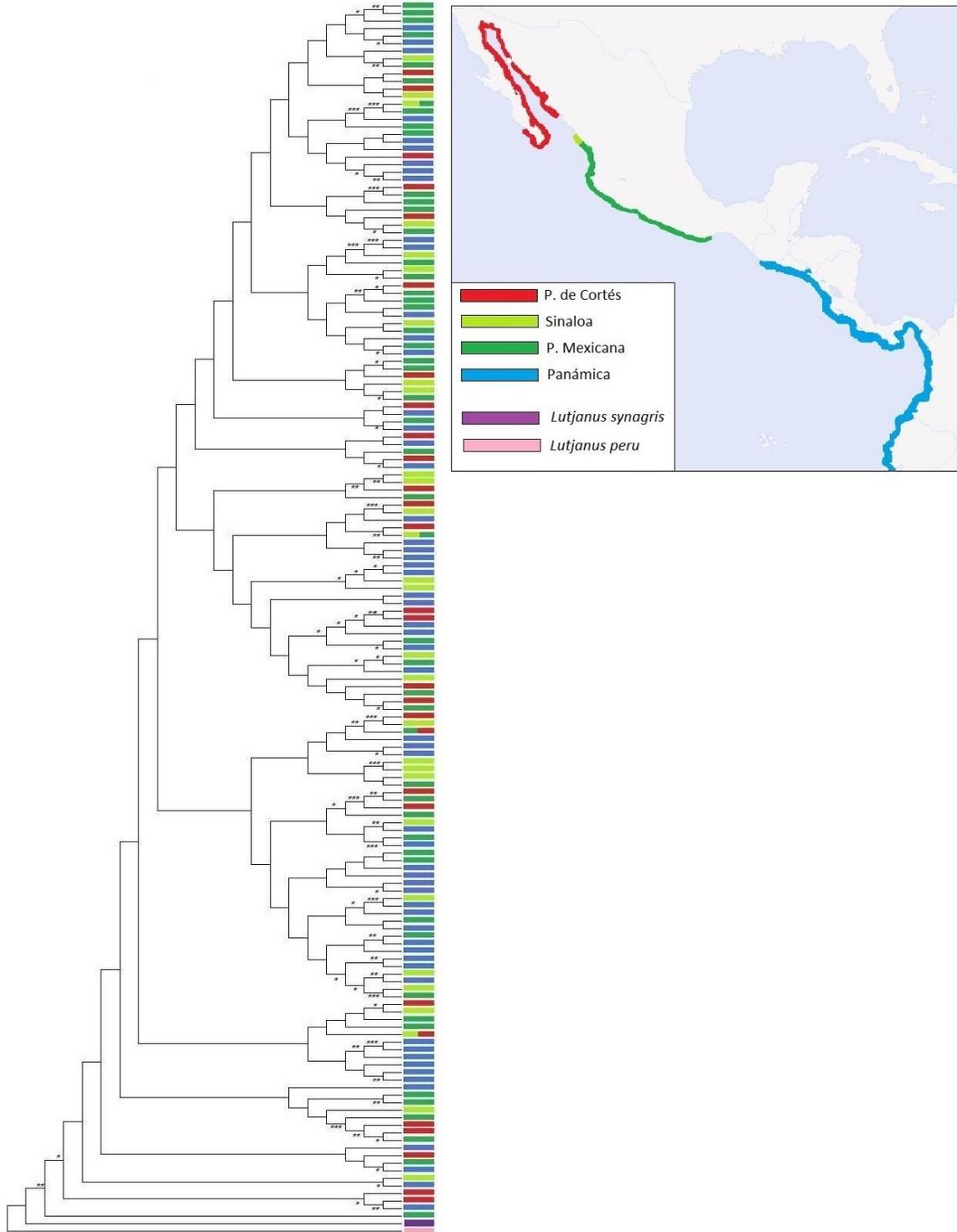


Figura 12. Análisis filogenético de los haplotipos de *Lutjanus guttatus*. Los valores de *bootstrap* de las ramas se indican como: * (>25), ** (>50), *** (>75). Como grupos externos se utilizaron a *L. synagris* (morado) y *L. peru* (rosa).

6.3 Divergencia genética y estructura poblacional

La comparación del estadístico Φ_{ST} entre pares de localidades, permitió reconocer diferencias estadísticamente significativas de El Salvador con respecto a Todos Santos (0.055, P=0.013), Santa Rosalía (0.039, P=0.039), Nayarit (0.023, P=0.019) y Colima (0.036, P=0.028). Dichas comparaciones se muestran a continuación (Tabla 5). De esta forma y debido a que no se registraron diferencias entre localidades pertenecientes a una misma provincia biogeográfica, se hizo una comparación agrupando a las localidades en sus respectivas provincias biogeográficas.

Tabla 5. Estimación de Φ_{ST} por pares de localidades, en la parte inferior izquierda. Los valores de P se muestran en la parte superior derecha. Se resaltan en negritas los valores significativos (P<0.05).

	TS	SR	Lor	Paz	Sin	Nay	Col	Gro	Mch	Oax	Sal	Gua	CR	Pan	Ecu
TS	-	0.71	0.354	0.294	0.11	0.229	0.421	0.806	0.719	0.273	0.013	0.229	0.645	0.261	0.183
SR	-0.021	-	0.586	0.588	0.317	0.579	0.405	0.627	0.859	0.626	0.039	0.286	0.715	0.572	0.647
Lor	0.011	-0.019	-	0.722	0.465	0.976	0.991	0.857	0.732	0.624	0.143	0.464	0.954	0.795	0.669
Paz	0.014	-0.011	-0.047	-	0.654	0.918	0.817	0.598	0.583	1.	0.187	0.516	1	0.553	0.894
Sin	0.086	0.024	-0.002	-0.023	-	0.751	0.657	0.597	0.194	0.807	0.373	0.402	1	0.381	0.453
Nay	0.010	-0.005	-0.049	-0.032	-0.034	-	0.443	0.638	0.591	0.91	0.019	0.152	0.913	0.513	0.981
Col	0.001	0.003	-0.071	-0.028	-0.024	0.001	-	0.858	0.596	0.701	0.028	0.871	0.971	0.333	0.415
Gro	-0.016	-0.008	-0.033	-0.011	-0.019	-0.004	-0.014	-	0.904	0.815	0.151	0.673	0.948	0.454	0.746
Mch	-0.042	-0.070	-0.039	-0.022	0.089	-0.011	-0.013	-0.051	-	0.467	0.493	0.458	0.733	0.847	0.864
Oax	0.060	-0.045	-0.012	-0.134	-0.130	-0.087	-0.042	-0.075	0.023	-	0.711	0.404	1	0.828	1
Sal	0.055	0.039	0.039	0.025	0.009	0.023	0.036	0.010	-0.007	-0.071	-	0.236	0.781	0.091	0.689
Gua	0.055	0.028	-0.021	0.000	0.074	0.045	-0.059	-0.031	-0.004	0.095	0.039	-	0.701	0.383	0.119
CR	-0.042	-0.081	-0.111	-0.184	-0.154	-0.094	-0.126	-0.111	-0.093	-0.188	-0.091	-0.066	-	0.816	0.857
Pan	0.011	-0.006	-0.029	-0.008	0.011	-0.002	0.005	0.000	-0.041	-0.081	0.017	0.008	-0.072	-	0.781
Ecu	0.028	-0.022	-0.016	-0.042	0.009	-0.043	0.004	-0.021	-0.065	-0.156	-0.018	0.101	-0.102	-0.025	-

Las comparaciones Φ_{ST} de acuerdo a una clasificación bioegeográfica, sólo mostraron diferencias estadísticamente significativas entre la Provincia de Cortés y la Provincia Panámica (Φ_{ST} =0.019, P=0.014), con diferencias bajas y no significativas entre la Provincia Mexicana y Panámica (Φ_{ST} =0.005, P=0.088) (Tabla 6).

Tabla 6. Estimación de Φ_{ST} por pares de provincias biogeográficas, en la parte inferior izquierda. Los valores de P se muestran en la parte superior derecha. Se resaltan en negritas los valores significativos ($P < 0.05$).

	P. de Cortés	P. Mexicana	P. Panámica
P. de Cortés: Todos Santos, Santa Rosalía, Loreto, y La Paz.	-	0.692	0.015
P. Mexicana: Sinaloa, Nayarit, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca.	-0.003	-	0.088
P. Panámica: El Salvador, Guatemala, Costa Rica, Panamá y Ecuador.	0.019	0.005	-

Por su parte, las comparaciones entre pares de regiones, divididas por su ubicación biogeográfica y considerando a Sinaloa como una localidad limítrofe que permite el flujo de migrantes entre la Provincia de Cortés y la Mexicana; mostraron resultados similares, pero con una disminución en el grado de divergencia entre las provincias Panámica y Mexicana, así como en su nivel de significancia estadística ($\Phi_{ST} = 0.005$, $P = 0.112$) (Tabla 7). Al construir un árbol UPGMA con la tabla anterior, se obtiene a la Provincia Panámica como la más alejada, mientras que Sinaloa y la Provincia Panámica forman parte del mismo grupo, cercano a la Provincia de Cortés (Figura 13).

Tabla 7 Estimación pareada de Φ_{ST} para las provincias biogeográficas y Sinaloa, en la parte inferior izquierda. Los valores de P se muestran en la parte superior derecha. Se resaltan en negritas los valores significativos ($P < 0.05$).

	P. de Cortés	Sinaloa	P. Mexicana	P. Panámica
P. de Cortés: Todos Santos, Santa Rosalía, Loreto, y La Paz.	-	0.723	0.722	0.015
Sinaloa	-0.063	-	0.935	0.39
P. Mexicana: Nayarit, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca.	-0.004	-0.009	-	0.112
P. Panámica: El Salvador, Guatemala, Costa Rica, Panamá y Ecuador.	0.019	0.0006	0.005	-

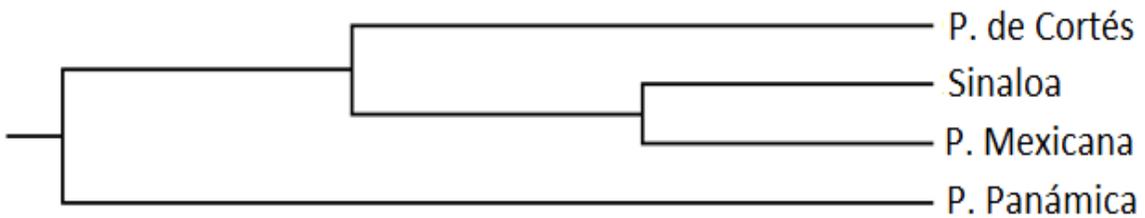


Figura 13. Árbol UPGMA construido a partir de las estimaciones pareadas de Φ_{ST} por provincias biogeográficas y Sinaloa.

Tabla 8. AMOVA realizado bajo un criterio estrictamente biogeográfico.

Fuente de variación	% de variación	Valor de Φ	P
Entre grupos: 1) P. de Cortés: SR, TS, Lor, Paz. 2) P. Mexicana: Sin, Nay, Col, Gro, Mch, Oax. 3) P. Panámica: Sal, Gua, CR, Pan, Ecu.	0.86	$\Phi_{CT} = 0.009$	0.12
Entre localidades dentro de los grupos	-0.92	$\Phi_{SC} = -0.0006$	0.84
Dentro de las localidades	100	$\Phi_{ST} = -0.008$	0.65

En el AMOVA basado en las provincias biogeográficas, se encontró que el 100% de la variabilidad genética se encuentra entre los individuos de las poblaciones y no mostró diferencias significativas entre los grupos ($\Phi_{CT}=0.009$; $P=0.15$) que apoyen ésta regionalización (Tabla 8).

No obstante y siguiendo el criterio de incrementar el poder estadístico del AMOVA, se decidió conformar un grupo Norte con las localidades de México (Provincias Mexicana y Cortés) y otro Sur con las localidades de la provincia Panámica (El Salvador, Guatemala, Panamá, Costa Rica y Ecuador) considerando también que la de Centroamérica es la Brecha con mayor longitud de costas arenosas que separa a ambas provincias. De esta forma el AMOVA que dividió a las poblaciones en Norte y Sur, mostró que existen diferencias entre los grupos ($\Phi_{CT}=0.013$), que se sostienen estadísticamente ($P=0.004$) (Tabla 9), resultado que concuerda con las escasas diferencias encontradas entre las Provincias Mexicana y Panámica por medio de los estadísticos Φ_{ST} .

Tabla 9. AMOVA que divide a las poblaciones en Norte y Sur, a partir de la Brecha de Centroamérica. Con un asterisco se marcan los valores estadísticamente significativos.

Fuente de variación	% de variación	Valor de Φ	P
Entre grupos: 1) Norte: SR, Lor, Paz, Sin, Nay, Col, Gro, Mch, Oax. 2) Sur: Sal, Gua, CR, Pan, Ecu.	2.32	$\Phi_{CT} = 0.023^*$	0.012*
Entre localidades dentro de los grupos	-1.14	$\Phi_{SC} = -0.011$	0.932
Dentro de las localidades	98.82	$\Phi_{ST} = 0.011$	0.652

Al utilizar SAMOVA en un intento de definir los grupos bajo un criterio meramente espacial (distancia de separación de las muestras), el único agrupamiento que resultó significativo consistió de dos grupos: 1) Todos Santos, Santa Rosalía, Loreto, La Paz, Sinaloa, Nayarit, Colima, Michoacán, Guerrero, Costa Rica, Panamá, Ecuador; 2) Oaxaca y El Salvador. El porcentaje de variación entre los grupos (2.66%), el valor del estadístico Φ_{CT} (0.026), y la significancia estadística tuvieron un ligero incremento (Tabla 10).

Tabla 10. Análisis espacial de varianza molecular (SAMOVA), con un asterisco se marcan los valores estadísticamente significativos.

Fuente de variación	% de variación	Valor de Φ	P
Entre grupos: 1) TS, SR, Lor, Paz, Sin, Nay, Col, Mch, Gro, CR, Pan, Ecu. 2) Oax, Sal.	2.66	$\Phi_{CT} = 0.026^*$	*0.011
Entre localidades dentro de los grupos	-1.19	$\Phi_{SC} = -0.012$	0.589
Dentro de las localidades	98.52	$\Phi_{ST} = 0.014$	0.664

Con el programa *Barrier 2.2*, que emplea el algoritmo de máximas diferencias de Monmonier y la matriz de distancias entre pares de poblaciones (Φ_{ST}) se detectó que la principal barrera de la región se encuentra entre Guatemala y Oaxaca (barrera *a*). La segunda barrera de mayor importancia (barrera *b*), separa a Todos Santos del Golfo de California, al mismo tiempo que separa a las localidades de la Provincia de Cortés de las localidades de las otras provincias (Figura 14). Estas barreras concuerdan con la división del Pacífico Oriental Tropical en tres provincias biogeográficas delimitadas por Brechas, donde la principal barrera coincide con la Brecha de Centroamérica y la segunda refleja la presencia de la Brecha de Sinaloa. Este patrón se relaciona con los resultados obtenidos mediante las pruebas de AMOVA que dividen el POT en Norte-Sur, debido a la Brecha de Centroamérica (o barrera *a*); y los estadísticos Φ_{ST} , que indican que el mayor grado de diferenciación genética se encuentra entre las Provincias de Cortés y Panámica. Al mismo tiempo, parte de la segunda barrera (barrera *b*), señala diferencias entre las costas este y oeste de Baja California Sur.

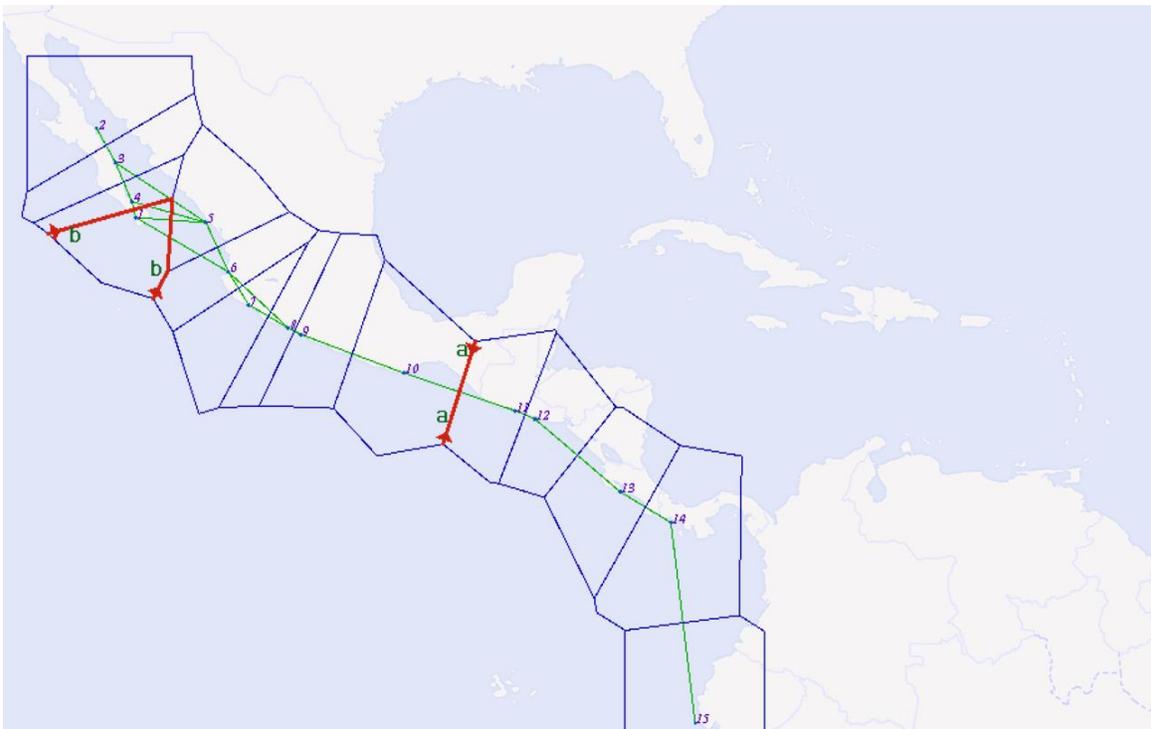


Figura 14. Barreras detectadas en el Pacífico Oriental Tropical. Los puntos azules indican la ubicación de las localidades utilizadas. Las flechas rojas indican las barreras, el orden alfabético se refiere a la relevancia de la barrera.

6.4 Análisis de aislamiento por distancia

Al emplear la matriz de distancias originales con todos los valores de ϕ_{ST} , no se encontró correlación entre la distancia geográfica y la genética ($R = -0.02$, $P = 0.515$). Sin embargo al considerar únicamente a las localidades que mostraron diferencias estadísticamente significativas en al menos una comparación, la correlación encontrada fue bastante alta ($R = 0.91$, $P = 0.008$) (Figura 15).

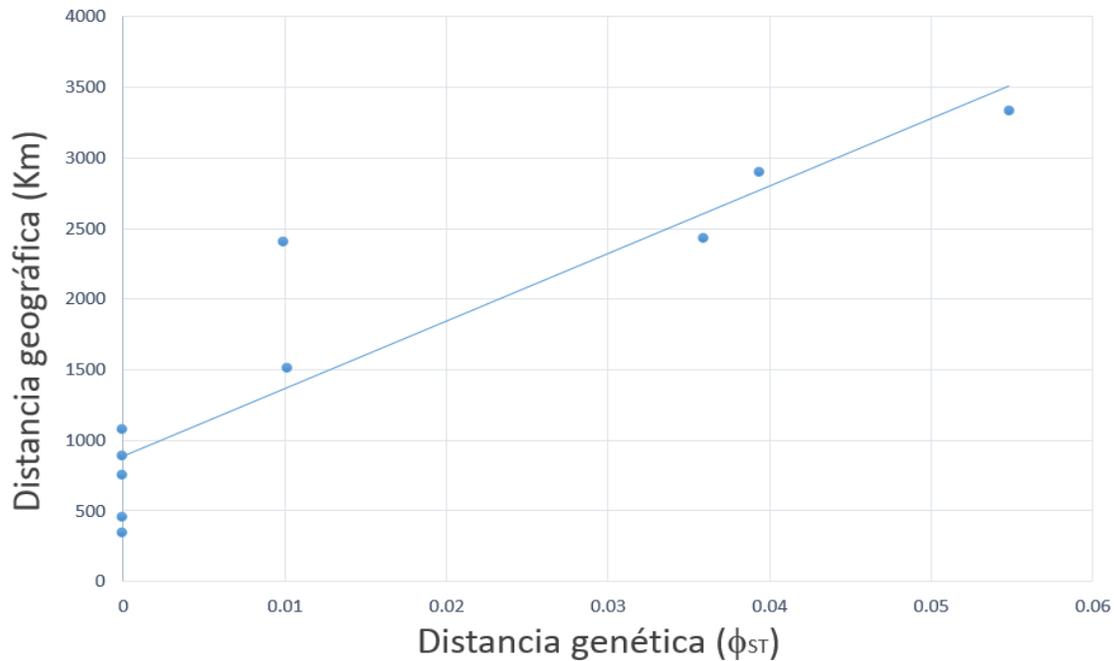


Figura 15. Relación entre la distancia geográfica en kilómetros y la distancia genética medida por medio del índice ϕ_{ST} . Sólo se consideran las localidades en las que se encontró al menos una diferencia significativa.

6.5 Tasa de sustitución

El análisis Bayesiano por medio de Cadenas Markov de Montecarlo, permitió obtener un tiempo de divergencia promedio de 2.7 millones de años entre *Lutjanus synagris* y *Lutjanus guttatus*, con una tasa sustitución promedio de 1.2% por millón de años y un intervalo de confianza del 95% que va de 0.07% a 1.8%. Además, la utilización de *L. synagris* para la calibración del reloj molecular, fue constatada por el nivel de divergencia genética estimado entre ambas especies (0.048) en relación a las estimaciones de otras especies (Tabla 11).

Tabla 11. Divergencia genética entre *Lutjanus guttatus* y otras especies emparentadas.

Especie	Divergencia respecto a <i>L. guttatus</i>
<i>Lutjanus synagris</i>	0.048
<i>Lutjanus peru</i>	0.101
<i>Lutjanus purpureus</i>	0.123
<i>Lutjanus campechanus</i>	0.11
<i>Ocyurus chrysurus</i>	0.092

6.6 Demografía histórica

La distribución del número de diferencias nucleotídicas pareadas (*mismatches*), generó histogramas unimodales para cada región y para el conjunto de ellas (Figura 16). La forma unimodal de los histogramas apoya el modelo de expansión (demográfica o espacial), que queda demostrado con los bajos valores de las desviaciones en la suma de cuadrados (*SSD*). De manera complementaria, el índice de *Raggedness* de Harpending, muestra valores bajos y sin significancia estadística, resultado que indica que las poblaciones han experimentado procesos de expansión a lo largo del tiempo. Por su parte, la prueba neutralidad de Fu F_s , generó valores de negativos y estadísticamente significativos para todas las regiones; el valor general fue de -24.19, que es congruente con la expansión poblacional. No obstante, la *D* de Tajima cuyos valores también fueron negativos y parecen apoyar el modelo de expansión, no fue estadísticamente significativa en ningún caso (Tabla 12).

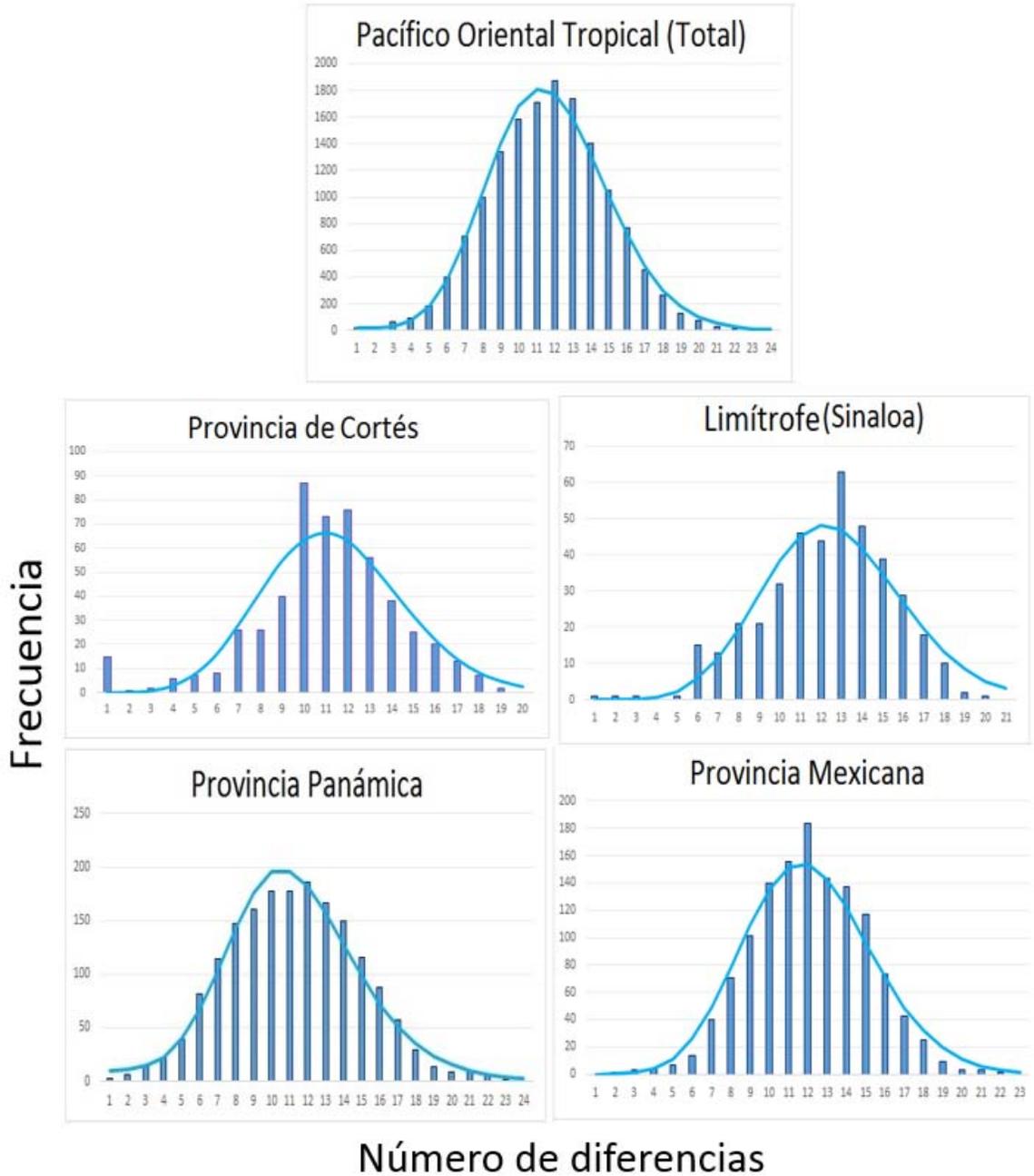


Figura 16. Distribución del número de diferencias pareadas (*mismatches*) en *Lutjanus guttatus*. Se muestran las comparaciones para todas las muestras, Provincia Cortés, Sinaloa, Provincia Mexicana y Provincia Panámica. Muestra los valores observados (barras azules) y los valores esperados bajo el modelo de expansión (línea azul).

Tabla 12. Parámetros relacionados con los modelos expansión. Desviación en la suma de cuadrados (*SSD*); índice de *Raggedness* de Harpending; *F_s* de Fu; *D* de Tajima. A la derecha su respectiva significancia estadística.

	<i>SSD</i>	<i>P</i>	<i>Raggedness</i>	<i>P</i>	<i>F_s</i>	<i>P</i>	<i>D</i>	<i>P</i>
P. de Cortés	0.006	0.105	0.015	0.103	-14.263	0	-0.808	0.211
Sinaloa	0.003	0.324	0.009	0.368	-18.011	0	-0.94	0.185
P. Mexicana	0.001	0.366	0.006	0.342	-24.519	0	-1.235	0.082
P. Panámica	0.0007	0.725	0.003	0.923	-24.578	0	-0.933	0.165
Total	0.0003	0.621	0.004	0.621	-24.19	0	-1.23	0.093

Con base en los parámetros del modelo de expansión demográfica, la tasa de sustitución de 1.2% por millón de años en la región control del ADN mitocondrial de *Lutjanus guttatus* y un tiempo generacional de 1.5 años, se determinó que hace aproximadamente 390 mil años, las poblaciones de *Lutjanus guttatus* pasaron por una expansión poblacional que las llevó de un tamaño efectivo de hembras reproductivas (N_0) de 506 a un tamaño efectivo (N_1) mucho mayor de aproximadamente 24 millones de hembras. El análisis de las provincias biogeográficas y Sinaloa, parece indicar que la Provincia Panámica sufrió una expansión menos drástica que el resto de las provincias, (N_0) de cerca de 41 mil a un tamaño efectivo de (N_1) 4.1 millones; que contrasta con el tamaño efectivo (N_0) de 0 que incrementa a un tamaño efectivo (N_1) 240 millones observado en las en las provincias de Cortés, la Mexicana y Sinaloa.

Por otro lado, los tiempos de expansión demográfica indican que el cuello de botella en la Provincia Panámica no sólo fue el menos severo, sino que además ocurrió en un tiempo más reciente, hace aproximadamente 325 mil años, que difiere claramente de los cerca de 400 mil años (Tabla 13).

Tabla 13. Parámetros de demografía histórica bajo el modelo de expansión demográfica. Tiempo en miles de años (T) desde que la población pasó de un tamaño efectivo (N_0), a un tamaño efectivo (N_1). Los intervalos se obtienen con la tasa de mutación estimada de 1.2% por millón de años para *Lutjanus guttatus*.

	τ	T	θ_0	N_0	θ_1	N_1
P. de Cortés	10.5	380	0	0	99,999	2.4×10^8
Sinaloa	11.8	427	0	0	99,999	2.4×10^8
P. Mexicana	11.3	408	0	0	99,999	2.4×10^8
P. Panámica	9	325	1.708	41,184	172	4.1×10^6
Total	10.8	390	0.021	506	1,012	2.4×10^7

Los resultados obtenidos bajo expansión espacial, indican la porción de migrantes (m) compartidos con otros demes al momento de la expansión, parámetro que varía dependiendo de la región geográfica. La mayor tasa de migrantes se registró en la localidad Limítrofe (Sinaloa) con 2,073; seguido por 1,382 en la Provincia Mexicana. La Provincia Panámica presenta la menor tasa en el flujo genético de migrantes (0.024), seguido de la Provincia de Cortés (0.58), lo cual muestra cierto grado de aislamiento en ambas provincias al momento de la expansión. Además, la región Panámica también corresponde a la subpoblación con el tamaño efectivo (N_f) mayor (Tabla 14).

Tabla 14. Parámetros de demografía histórica bajo el modelo de expansión espacial. Tiempo en miles de años (T) desde la expansión espacial. Tamaño efectivo de las subpoblaciones (N_f) que intercambian una fracción de migrantes (m). Los intervalos se obtienen con la tasa de mutación de 1.2% por millón de años estimada para *Lutjanus guttatus*.

	τ	T	θ	N_f	M	m
P. de Cortés	10.5	379	0.006	145	42	0.58
Sinaloa	11.8	427	0.004	96	99,999	2,073
P. Mexicana	11.2	405	0.006	145	99,999	1,382
P. Panámica	8.6	311	3.106	74,893	890	0.024
Total	10.8	390	0.021	506	1,012	2.4×10^7

7. DISCUSIÓN

7.1 Diversidad genética

La variabilidad genética encontrada en las 173 secuencias analizadas fue alta, pues se observaron en promedio 100 sitios polimórficos, lo que corresponde al 17.36% del fragmento analizado. Esta cifra resulta consistente si consideramos que la región control del ADNmt es altamente variable y no codificante. Pues a diferencia de los marcadores que codifican para proteínas, no está limitado por la funcionalidad de las mismas y las presiones de selección son menores (Arif & Khan, 2009). En estos sitios polimórficos las transiciones (91) son más comunes que las transversiones (25), lo que equivale a 3.6:1, valor que supera la proporción teórica de 2:1, y muestra un mayor sesgo hacia las transiciones (Wakeley, 1996), que se relaciona con el menor número de cambios químicos que requiere una transición.

Por su parte, los índices de diversidad haplotípica y nucleotídica mostraron valores altos ($h=0.998$; $\pi=0.018$). Lo anterior debido al gran número de haplotipos; pues de un total de 173 secuencias, se observaron 161 haplotipos, es decir que el 93% de las secuencias corresponde a haplotipos únicos. Por otro lado, la diversidad nucleotídica indica que las diferencias que separan a éste alto número de haplotipos, representan aproximadamente

1.8% del total del fragmento analizado, lo que corresponde a cerca de 10 nucleótidos. Éste patrón de alta diversidad genética observado en *Lutjanus guttatus* es común a varias especies de lutjánidos como, *L. campechanus*, *L. erythropterus* y *L. purpureus* (Tabla 13).

Otros estudios han arrojado resultados similares al emplear otro tipo de técnicas, como el análisis de la totalidad del ADN mitocondrial por medio de enzimas de restricción en diversas especies de peces como el marlín azul (*Makaira nigricans*), el gobi punta dorada (*Gnatholepis thompsoni*), el blenio de labios rojos (*Ophioblennius atlanticus*), el carajuelo mariano (*Neoniphon marianus*), el sábalo atlántico (*Brevoortia tyrannus*), entre otras, que algunas veces presentan diversidades nucleotídicas marcadamente menores. Por otro lado, trabajos con otras especies de pargo (*L. fulvus* y *L. kasmira*) en las que se ha empleado el Citocromo b como marcador molecular, presentan valores menores de diversidad haplotípica y nucleotídica (Tabla 15):

Tabla 15. Estimación de índices de diversidad haplotípica (h) y nucleotídica (π) para varias especies de peces, por medio de diversos marcadores moleculares.

Especie	Estudio	Marcador molecular	h	π
<i>Lutjanus guttatus</i>	Presente	Región control	0.998	0.018
<i>Lutjanus campechanus</i>	Garber <i>et al.</i> , 2004	Región control	0.946	0.021
<i>Lutjanus purpureus</i>	Gomes <i>et al.</i> , 2012	Región control	0.985	0.028
<i>Lutjanus erythropterus</i>	Zhang <i>et al.</i> , 2006	Región control	0.997	0.03
<i>Lutjanus fulvus</i>	Gaither, <i>et al.</i> 2010	Citocromo B	0.69	0.006
<i>Lutjanus kasmira</i>	Gaither, <i>et al.</i> 2010	Citocromo B	0.74	0.004
<i>Makaira nigricans</i>	Graves y McDowell, 1995	ADNmt total, enzimas de restricción	0.93	0.007
<i>Gnatholepis thompsoni</i>	Birmingham, 1995	ADNmt total, enzimas de restricción	0.98	0.006
<i>Ophioblennius atlanticus</i>	Birmingham, 1995	ADNmt total, enzimas de restricción	1	0.01
<i>Neoniphon marianus</i>	Birmingham, 1995	ADNmt total, enzimas de restricción	0.94	0.006
<i>Brevoortia tyrannus</i>	Bowen y Avise, 1990	ADNmt total, enzimas de restricción	1	0.03

Aunque los datos anteriores se relacionan con el hecho de que diferentes especies de peces presentan distintos niveles de diversidad, también muestran que un marcador molecular no codificante como la región control, tiende a presentar mayor variación que marcadores codificantes como el Citocromo b o el genoma mitocondrial, que incluye a varios genes.

Al considerar los resultados a nivel de provincia biogeográfica, las diversidad haplotípicas son mayores en las provincias Mexicana ($h=0.998$) y Panámica ($h=0.998$) que en la Provincia de Cortés ($h=0.976$), dónde incluso se encuentran las localidades con menor diversidad: Todos Santos ($h=0.945$) y Santa Rosalía ($h=0.945$). Al hacer las correcciones por tamaño de muestra con el análisis de enrarecimiento, se obtiene el mismo patrón, con lo que se confirman los resultados sobre número de haplotipos y diversidad haplotípica.

De manera global, la diversidad genética de *Lutjanus guttatus* es elevada y se considera que los altos niveles de diversidad proporcionan a las poblaciones una mayor capacidad de respuesta a los cambios físicos o bióticos de su entorno (Rocha y Gasca, 2007). La información obtenida por medio de éste estudio, parece indicar que la pesca de pargo lunarejo por medio de las técnicas artesanales con las que ha sido capturado tradicionalmente, siguen siendo viables. Sin embargo, es importante tomar estos datos con cautela, pues se requieren estudios con otros marcadores moleculares como los nucleares, para así completar el panorama y saber si es necesario implementar medidas para la conservación de la especie. Por otro lado, la diversidad observada podría estar relacionada con un alto flujo genético a lo largo de su área de distribución, y con las estrategias reproductivas de la especie, que involucran una gran fecundidad y períodos reproductivos amplios (Grimes, 1987; Rojas, 2001).

7.2 Filogeografía y estructura poblacional

Ni la red de haplotipos ni el árbol filogenético mostraron patrones filogeográficos. La falta de correspondencia entre la filogenia y la ubicación geográfica se relaciona con altos niveles de flujo genético a lo largo del POT, como consecuencia de corrientes marinas que actúan dispersando a las larvas pelágicas. En relación al transporte mediado por corrientes, es

importante destacar que la mayor actividad de la corriente de Perú (responsable de transportar a las larvas desde la Provincia Panámica hacia el norte), tiene su período de mayor intensidad en los meses de abril a septiembre (Guillen, 1983), intervalo que coincide parcialmente con los dos picos reproductivos del pargo lunarejo, que ocurren entre marzo-abril y agosto-noviembre (Arellano-Martínez *et al.*, 2001; Boza-Abarca *et al.*, 2008; Rojas, 1997), de modo que el transporte larval de sur a norte podría ser favorecido durante abril, agosto y septiembre. De manera similar, la corriente de California ejerce su influencia hacia el sur, en aguas de la Provincia Mexicana principalmente entre febrero y abril, por lo que el efecto de la corriente como fuerza de dispersión también sería potenciado durante el primer pico reproductivo. Sin embargo, como veremos más adelante, el estadístico Φ_{ST} , las pruebas de AMOVA y los análisis efectuados por medio de *Barrier 2.2*, demuestran que los elevados niveles de flujo no han sido suficientes para homogenizar por completo las diferencias genéticas a lo largo del área de distribución, debidas principalmente a factores como las barreras provocadas por las Brechas de Centroamérica y Sinaloa, así como otros factores relacionados con las condiciones oceanográficas y fisiográficas del POT. Sin embargo, no se puede descartar por completo la existencia de polimorfismos ancestrales compartidos, es decir, mutaciones ancestrales que hayan estado presentes en la especie aún antes de su divergencia y que en la actualidad se observan en sus poblaciones.

Al calcular el índice Φ_{ST} por pares de localidades, se encontraron diferencias sutiles pero estadísticamente válidas entre el Salvador y otras cuatro localidades: Todos Santos, Santa Rosalía, Nayarit y Colima. Las localidades con la mayor divergencia se encuentran en la Provincia de Cortés: Todos Santos ($\Phi_{ST} = 0.055$; $P = 0.013$) y Santa Rosalía ($\Phi_{ST} = 0.039$; $P = 0.039$). Respecto a la provincia Mexicana, los valores fueron menores pero significativos en Nayarit ($\Phi_{ST} = 0.023$; $P = 0.019$) y Colima ($\Phi_{ST} = 0.036$; $P = 0.029$). Cabe mencionar que el tamaño de muestra pequeño de la mayoría de las localidades podría ser responsable de que no se detecten diferencias en localidades ubicadas en Centro y Sudamérica como Guatemala, Costa Rica y Ecuador, cuyo tamaño de muestra no rebasa los diez individuos, y

dada la enorme diversidad genética observada en cada una de ellas, sería necesario contar con un mayor número de muestras para encontrar señales de divergencia.

No obstante, las diferencias encontradas entre El Salvador (Provincia Panámica) y Todos Santos, Santa Rosalía (Provincia de Cortés), Nayarit y Colima (Provincia Mexicana), parecen estar relacionados con la hipótesis de diferenciación genética determinada por las Brechas o discontinuidades del POT (Craig *et al.* 2006). En dicha hipótesis, debido a las características oceanográficas, las Brechas que dividen al POT en tres provincias biogeográficas y la movilidad restringida de los pargos adultos (Claro y Lindeman, 2004), la comunicación estaría limitada a la dispersión de la larva pelágica a través de las corrientes marinas, que pese a mantener niveles elevados, no es suficiente para producir una sola población panmíctica, sino que la variabilidad genética se distribuye de manera diferencial y se produce un efecto de estructuración genética.

Bajo la hipótesis anterior, se esperaría que las localidades de cada grupo de muestras, se agruparan según su provincia:

- Provincia de Cortés: Todos Santos, Santa Rosalía, Loreto y la Paz. Caracterizada por su elevada productividad primaria, con complejas características topográficas y ambientales que permiten la existencia de una gran cantidad de endemismos (González y Rosa, 1995).
- Provincia Mexicana: Sinaloa, Nayarit, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca. Tiene una menor productividad primaria, plataforma continental angosta, gran cantidad de estuarios, manglares y menor número de endemismos (Wilkinson *et al.*, 2000)
- Provincia Panámica: Guatemala, El Salvador, Costa Rica, Panamá y Ecuador. De abundantes penínsulas, golfos, bahías y riscos costeros, que junto con su elevada productividad primaria la convierten en una zona de gran diversidad taxonómica (Rodríguez y Windevoxhel, 1998; Hastings, 2000).

A pesar de lo anterior, no se detectó divergencia genética entre las localidades de las provincias Mexicana y de Cortés, como si se tratará de una sola subpoblación. Esto podría estar relacionado con la menor distancia geográfica que las separa, con lo que el intercambio de individuos por medio de la dispersión larval podría ocurrir con mayor facilidad. Por otro lado, hay que considerar que entre El Salvador y la Provincia Mexicana, existe una sola barrera biogeográfica: la Brecha de Centroamérica, que abarca cerca de 1,000 km en los que desaparecen las costas rocosas (Craig *et al.*, 2006). En cambio, al hacer la comparación con la Provincia de California, se debe considerar la mayor distancia geográfica entre ambas provincias, que en conjunto con la Brecha de Sinaloa, podría acentuar las diferencias genéticas. Por ello, es perfectamente entendible que la divergencia genética sea más conspicua respecto a Todos Santos y Santa Rosalía.

Otro factor a considerar es que no se detectó estructuración genética entre Salvador y Panamá o entre cualquiera de las localidades por debajo de la Brecha de Centroamérica, evidencia a favor de la Provincia Panámica como subpoblación homogénea pero ligeramente diferenciada del resto. No obstante a pesar la uniformidad genética, Panamá, que es la segunda localidad por su tamaño de muestra ($n=20$), no presentó diferenciación genética respecto a las localidades de las provincias de Cortés y Mexicana: Todos Santos ($\Phi_{ST}=0.011$; $P=0.261$), Santa Rosalía ($\Phi_{ST}=0.006$; $P=0.572$), Nayarit ($\Phi_{ST}=-0.002$; $P=0.513$) o Colima ($\Phi_{ST}=0.005$; $P=0.333$). Al igual que sucede con Panamá, las otras localidades de la provincia Panámica, tienen tamaños de muestra por debajo de 30, que de incrementar podrían mostrar signos de divergencia respecto a las otras provincias. Sin embargo, no es posible descartar que las diferencias en El Salvador, se deban a otros factores como su cercanía con el domo de Costa Rica, que crean diferencias ecológicas (Fiedler y Talley, 2006) y físicas en la zona (Willett *et al.*, 2006; Kessler, 2006). De cualquier modo, esto no invalida la hipótesis de aislamiento por distancia debido a la dispersión limitada, pues las mayores diferencias detectadas se encuentran en las localidades más alejadas, como demostró el análisis de aislamiento por distancia en el que al comparar El Salvador con otras cuatro localidades, se encontró una fuerte correlación entre la distancia y el grado de diferenciación genética (Φ_{ST}) ($R=0.91$, $P=0.008$).

Siguiendo la misma hipótesis, se utilizó un criterio estrictamente biogeográfico para agrupar a las localidades. Bajo este criterio, sólo se encontraron diferencias entre la Provincia Panámica y la Provincia de Cortés ($\Phi_{ST} = 0.019$; $P = 0.015$), con valores bajos para la diferenciación entre las provincias Panámica y Mexicana que se acercan a la significancia estadística ($\Phi_{ST} = 0.005$, $P = 0.088$).

Bajo una clasificación similar, en la que se separa a Sinaloa de la Provincia Mexicana por su extrema cercanía con la Provincia de Cortés y su importancia como puente para la conectividad genética. Se obtuvieron resultados similares para la divergencia entre la Provincia de Cortés y la Provincia Panámica ($\Phi_{ST} = 0.019$; $P = 0.015$), sin embargo la significancia estadística al comparar las provincias Mexicana y Panámica disminuyó ($\Phi_{ST} = 0.005$, $P = 0.112$).

Los resultados en las pruebas de AMOVA son congruentes con las observaciones anteriores. Bajo un criterio estrictamente biogeográfico no se encontraron valores estadísticamente significativos ($\Phi_{CT} = 0.009$; $P = 0.12$), pues como revelaron los estadísticos Φ_{ST} , no hay diferencias claras que apoyen la existencia de divergencia genética entre la Provincia de Cortés y la Provincia Mexicana. Por su parte, la agrupación en Norte (desde Todos Santos hasta Guerrero) y Sur (de Guatemala a Ecuador), revela estructuración genética a nivel de grupo ($\Phi_{CT} = 0.023$; $P = 0.012$). Con esta información, se puede plantear que la Brecha de Centroamérica es una barrera más importante para el flujo de migrantes que la Brecha de Sinaloa, debido a los 1,000 km de longitud del primero, ante los 370 km del segundo. El aislamiento producido por la Brecha de Centroamérica actuaría en conjunto con otros factores ambientales que crean diferencias a través de las provincias, como la mayor influencia de la corriente fría de Perú, variables que también son consideradas al establecer la ecorregión del Pacífico centroamericano (Wilkinson *et al.* 2009). Por otro lado, es posible que las diferencias encontradas entre el norte y el sur estén también relacionadas con la distancia geográfica que los separa, por lo que sería interesante estudiar localidades en Chiapas, estado que al encontrarse en una área intermedia entre ambas provincias, podría

ser un punto clave para el intercambio de migrantes entre ellas, que atenué sus niveles de divergencia genética.

Con el análisis espacial de varianza molecular (SAMOVA), se obtuvieron dos grupos: 1) Oaxaca y El Salvador, 2) ($\Phi_{CT}=0.023$; $P=0.012$), por lo que esta última agrupación podría ser más recomendable dado que mantiene juntas a las localidades de la Provincia Panámica, que como se demostró con los estadísticos Φ_{ST} no son diferentes entre sí. Un factor común en ambas agrupaciones es la manera en la que se distribuye la variación, pues la mayor parte de ella se encuentra dentro de las localidades (Norte-Sur: 98.82%; SAMOVA: 98.52%) y sólo una porción menor puede ser encontrada dentro de los grupos (Norte-Sur: 2.32%; SAMOVA: 2.66%); lo que quiere decir que a pesar de que muestran estructura, no son tan contrastantes si se les compara.

El programa *Barrier 2.2* permitió distinguir dos barreras principales de manera jerárquica. La barrera de mayor importancia (barrera a) coincide con los 1,000 km de la Brecha de Centroamérica (Craig *et al.*, 2006) y con la agrupación Norte-Sur identificada por medio de AMOVA. Además se puede relacionar con los cambios oceanográficos y fisiográficos que definen la ecorregión del Pacífico centroamericano a partir del golfo de Tehuantepec.

La segunda barrera (barrera b) separa a las provincias de Cortés y Mexicana, al mismo tiempo que aísla a Todos Santos de las localidades del Golfo de California (Santa Rosalía, Loreto y La Paz). En el caso de la bahía de Todos Santos, las diferencias térmicas que existen en la costa occidental de Baja California Sur podrían ser determinantes en la divergencia observada, que estaría relacionada con factores adaptativos en la zona. Las diferencias en la temperatura al parecer están relacionadas con la influencia de las aguas frías de la corriente de California (Fiedler & Talley, 2006), que provocan que la temperatura de la costa Pacífico de Baja California Sur (16-54°C) sea menor que en el Golfo de California (21-27°C) (Nix, 2010), dónde la influencia de la corriente Norecuatorial cálida es mayor (Lanza-Espino, 2001). Estas diferencias serían las responsables de la barrera que separa a Todos Santos del resto de la península y coinciden con la clasificación de ecorregiones marinas en las que se

separa a la península de Baja California en Pacífico sudcaliforniano y Golfo de California (Wilkinson *et al.* 2009).

La importancia de las barreras de acuerdo con su longitud, se puede entender si consideramos que los pargos son especies fuertemente asociadas a su sustrato, cuyos movimientos “migratorios” ocurren de manera longitudinal con la finalidad de reproducirse mediante agregaciones de desove o con propósitos alimenticios (Claro y Lindeman, 2004). De tal forma que la larva pelágica, sería su principal alternativa para mantener el flujo génico, mismo que se dificulta más en una barrera de 1,000 km que en una de 370 km. En relación con lo anterior, es importante señalar que pese a que no se cuantificó directamente la relación entre la importancia de la barrera y la longitud de la misma, el análisis de aislamiento por distancia (considerando las localidades con al menos una diferencia significativa), señala una correlación muy fuerte entre la distancia geográfica y la distancia genética, de modo que resulta bastante probable que las barreras de mayor extensión sean las más efectivas.

En este sentido, la duración de la etapa larval se considera (junto con otros factores relacionados con la historia de vida y la conducta de la larva) uno de los principales factores relacionados con su capacidad dispersiva y diferenciación genética, tal como lo muestra un estudio (Riginios y Victor, 2011) dónde se observa nula estructuración genética en la especie cuya larva dura 50 días, mayor grado de estructuración en la especie de 18 días e intermedia en la especie de 24 días, que coincide con el tiempo estimado para *Lutjanus guttatus* (Zapata y Herrón, 2002). De este modo la estructura incipiente a través de las provincias del POT, se origina debido a que la duración de la larva pelágica no resulta lo suficientemente larga, como para contrarrestar los efectos de las barreras y mantener una población panmíctica.

Una posible causa de la baja estructura genética encontrada, es el exceso en la variabilidad de la región control mitocondrial, que podría provocar la aparición de homoplasias; mutaciones en los mismos nucleótidos que no fueron heredadas por un ancestro común, si

no que ocurrieron de manera paralela (Vázquez-Domínguez, 2007) y que podrían ser parcialmente responsables de la ausencia del patrón filogeográfico.

El presente trabajo apoya la hipótesis de estructuración genética incipiente en especies demersales y de escasa movilidad como consecuencia de las barreras del POT. No obstante, un trabajo realizado con la cabrilla pedrera (*Epinephelus labriformis*) no detectó divergencia en ninguna de las tres provincias (Craig *et al.* 2006). *E. labriformis* es una especie de pez óseo emparentada con *L. guttatus*, pues ambas son perciformes del suborden Percoidei (ITIS, 2015). Además de su parentesco filogenético, comparten varias características como alimentarse de invertebrados y peces pequeños, utilizar los arrecifes coralinos a manera de refugio, (Fischer *et al.*, 1995; Allen, 1985) y presentar tallas relativamente bajas: un promedio de 32.4 cm en *L. guttatus* y una longitud estándar de 10 a 32 cm para *E. labriformis* (Fischer *et al.*, 1995). A diferencia del pargo lunarejo que además de los sustratos rocosos, puede vivir en fondos blandos, la cabrilla pedrera se encuentra únicamente asociada a los arrecifes de coral (Fischer *et al.*, 1995). De acuerdo con ésta última característica, podríamos esperar que las barreras para el asentamiento larval tuvieran una mayor influencia en *E. labriformis*, de modo que presentara un patrón similar al de *L. guttatus*. Sin embargo, esto no sucede porque la diferenciación genética de las especies demersales con larvas pelágicas, también depende de otros factores tales como complejas interacciones entre los organismos, aspectos históricos (Craig *et al.* 2006), estrategias en la historia de vida, conducta y duración de la etapa larval (Riginios y Victor, 2011). De este modo, aunque no conocemos muchas de las particularidades referentes a la conducta larval de ambas especies, se ha sugerido que la duración de la etapa larval de *E. labriformis* es de aproximadamente 50 días (Victor, B. en Craig *et al.* 2006), poco más del doble de los 24 días de *L. guttatus* (Zapata y Herrón, 2002) (Tabla 16), por lo que su estado pelágico podría permanecer más tiempo siendo arrastrado por las corrientes marinas, lo que se traduciría en un mayor transporte a través de las barreras de la Brecha de Centroamérica y Sinaloa a una tasa lo suficientemente grande como para mantener una sola población panmíctica.

Tabla 16. Estudios sobre duración de la etapa larval y estructuración genética en varias de especies de lutjánidos y *Epinephelus labriformis*.

Especie	Duración de la etapa larval	Estructura genética
<i>Lutjanus erythropterus</i>	21 días (Oshima, 1987)	Presente, entre poblaciones del Mar del Este de China y Mar del Sur de China: $\Phi_{CT}=0.08$ (Zhang <i>et al.</i> , 2006).
<i>Lutjanus guttatus</i>	24 días (Zapata y Herrón, 2002)	Presente, determinada por barreras para el asentamiento larvario: $\Phi_{CT}=0.023$
<i>Lutjanus kasmira</i>	31 días (Pothin, 2005)	Presente, aislamiento por distancia entre localidades en extremos opuestos, $F_{CT}=0.004$ Índico y Pacífico (Gaither <i>et al.</i> , 2010).
<i>Lutjanus campechanus</i>	34 días (Drass <i>et al.</i> , 2000)	Ausente (Garber <i>et al.</i> , 2004)
<i>Epinephelus labriformis</i>	50 días (Victor, B.*)	Ausente (Craig <i>et al.</i> 2006)

*Datos no publicados, obtenidos en conjunto con *Ocean Science Foundation* y *MTC*. Citados por Craig *et al.*, 2006.

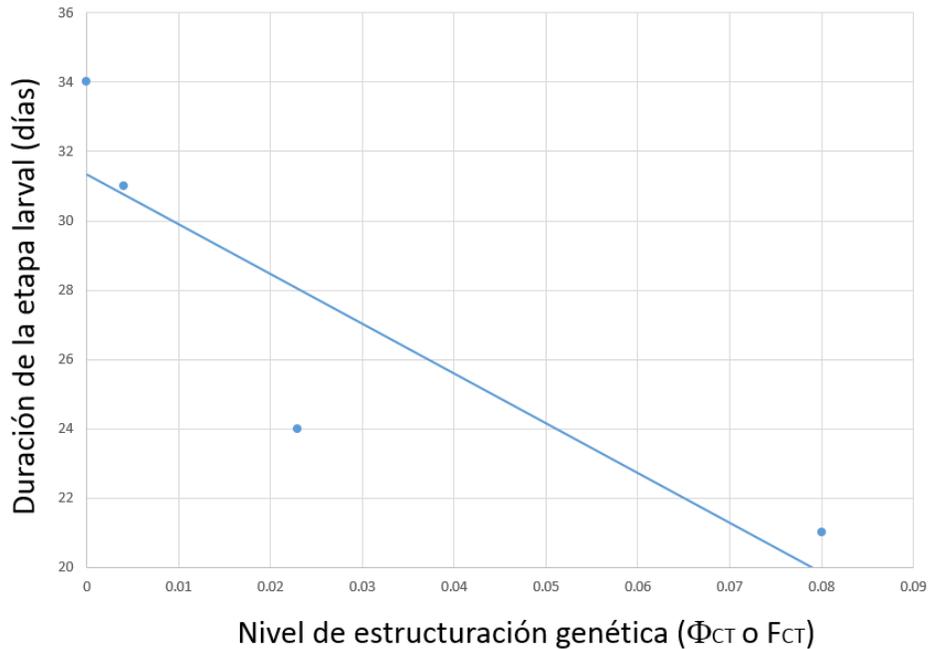


Figura 17. Relación entre estructuración genética (F_{CT} o Φ_{CT}) y duración de la etapa larval. Se consideraron 4 especies de pargos: *L. erythropterus*, *L. guttatus*, *L. kasmira* y *L. campechanus*.

Continuando con el razonamiento de que la comunicación genética en especies demersales es favorecida por larvas de larga duración, se hizo una comparación entre la duración de la etapa larval de varias especies del género *Lutjanus* y sus respectivas señales de estructuración genética (Tabla 16 y Figura 17). *L. erythropterus* y *L. guttatus* presentan las larvas de menor duración (con 21 y 24 días respectivamente) y estructura genética relacionada con factores ambientales y aislamiento por distancia (Zhang *et al.*, 2006). En el caso de *L. kasmira* cuya duración de la etapa pelágica puede considerarse intermedia, se presentó un caso de aislamiento por distancia entre el Océano Pacífico y el Índico, aunque hay que resaltar que éste patrón no ocurrió en localidades vecinas de ambos océanos, sino únicamente en las de extremos opuestos. *L. campechanus* es la especie que se mantiene más tiempo en forma de larva y fue la única sin estructura genética (Garber, Tringali, y Stuck, 2004), sin embargo, hay que resaltar que su larva sólo dura tres días más que la de *L. kasmira* por lo que cabría preguntarse si se habría encontrado diferenciación genética en un zona más amplia, pues el estudio sólo cubrió localidades en México y Estados Unidos. De cualquier forma, al incluir a *E. labriformis*, el esquema parece más claro y resalta la relación entre estructura genética y duración de la etapa larval. Esto se debe a que las especies estudiadas son demersales y se mantienen en su sustrato; además, en la mayoría de los pargos el movimiento no es migratorio, si no para alimentarse y reproducirse (Claro y Lindeman, 2004). No obstante hay que resaltar que éste patrón de estructuración genética no necesariamente se ajusta a todas las especies, pues además de las particularidades biológicas que las distinguen, se desarrollan en lugares distintos en los que las barreras biogeográficas y la circulación oceánica son diferentes.

Retomando el trabajo con *L. erythropterus*, que analizó el Pacífico en aguas adyacentes a China y encontró diferencias entre el Mar del Sur y el Mar del Este, cabe destacar que las diferencias (además del aislamiento) se consideraron relacionadas con la Corriente Negra, que mantiene condiciones homogéneas en el Mar del Este (Zhang *et al.*, 2006). Esta relación entre la influencia de las corrientes marinas en la distribución de la variación genética, es similar a los resultados de *L. guttatus* en Todos Santos, donde las aguas frías de la corriente

de California podrían estar relacionadas con divergencia adaptativa. Ambos resultados son relevantes por ser ejemplos de otros factores que podrían estar relacionados en la divergencia en especies marinas pelágicas, además del aislamiento por distancia y las barreras geográficas.

En conclusión, el POT es una región biogeográfica en la que las corrientes marinas (como la de California y Perú) permiten el flujo de larvas, cuya duración de 24 días facilita su transporte, pero resulta insuficiente para mantener por completo la uniformidad genética a lo largo de toda la región, pues las Brechas de Sinaloa y Centroamérica podrían estar implicadas en el ligero grado de estructuración genética observado en las poblaciones de *Lutjanus guttatus*. Por otro lado, el patrón de diferenciación genética encontrado es común a otras especies marinas, en las que se considera que debido a la conectividad entre poblaciones por deriva larvaria, el grado de diferenciación tiende a ser menor que el de las especies de aguas costeras (Avice, 2000). Sin embargo, hay otros factores que son determinantes en el nivel de estructura genética que exhiben las especies marinas, como son grandes tamaños efectivos poblacionales, favorecidos en éste caso por tratarse de una especie con estrategias reproductoras tipo “r”, que produce un gran número de huevos y se reproduce constantemente.

7.3 Tasa de sustitución

Bajo el supuesto de que las poblaciones de *Lutjanus guttatus* se separaron de *Lutjanus synagris* como consecuencia de un evento vicariante que tuvo lugar hace cerca de 3 millones de años con el levantamiento del istmo de Panamá, se obtuvo una tasa de sustitución promedio de 1.2% por millón de años, con un intervalo de confianza de 95% para valores entre 0.07 y 1.8%. Dicha tasa es notablemente baja en comparación a la tasa de mutación de 10-13% calculada para el esturión blanco (Brown *et al.*, 1993), y utilizada en otros estudios con lutjánidos (Zhang *et al.*, 2006 y Gomes *et al.* 2011). Sin embargo, debido a que el surgimiento del istmo de Panamá fue un proceso lento en el que se desconoce el momento que comenzó el evento de especiación, y puesto que existen especies de distribuciones muy amplias que pueden mantener la conectividad genética

recorriendo grandes distancias, se considera que las estimaciones de la tasa de sustitución calibradas con este criterio, sólo representan aproximaciones (Lessios, 2008). Sin embargo, el pargo lunarejo es una especie demersal confinada a la parte tropical del Pacífico Oriental (Thompson, Findley y Kerstitch, 2000), por lo que es poco probable que en los últimos 3 millones de años haya mantenido comunicación con el océano Atlántico. Por lo tanto, aunque la tasa de sustitución aproximada de 1.2% parece ser conservadora, es más adecuada que tasas más generales calculadas para especies poco relacionadas.

7.4 Demografía histórica

La distribución de las diferencias nucleotídicas entre pares de haplotipos (*mismatches*), generó histogramas unimodales para las muestras agrupadas en regiones biogeográficas, lo que resulta consistente con los modelos de expansión demográfica y espacial. Lo anterior también fue apoyado por la ausencia de desviaciones estadísticamente significativas de la estimación respecto de los parámetros asociados a dicho modelo. De manera similar, las pruebas de neutralidad F_S de F_u y D de Tajima, mostraron valores negativos que indican desviaciones de la neutralidad debidas a la expansión demográfica, no obstante sólo los valores de F_S fueron estadísticamente significativos, pues se considera que la prueba de F_u tiene mayor sensibilidad para detectar expansión poblacional que la prueba de Tajima (Holsinger, 2010), pues esta última pierde poder al tratar con tamaños de muestra pequeños (Ramírez-Soriano, et. al, 2008).

Bajo el modelo de expansión previamente validado y utilizando la tasa mutacional estimada, se encontró que hace cerca de 390 mil años ($\tau=10.8$), las poblaciones de *Lutjanus guttatus* pasaron por una expansión demográfica que las llevó de un tamaño efectivo inicial (N_0) de tan solo 506 hembras a un tamaño efectivo (N_1) de cerca de 24 millones posterior a la expansión. Este notable cambio demográfico tiene lugar durante el Pleistoceno, una Época que comenzó hace 2.59 millones de años y finalizó hace 10 mil, caracterizada por ciclos de glaciaciones (Gunz, Mindel, Riss y Würm) (Imbrie y Palmer, 1979), que ocasionaron cambios en los niveles del mar, en los que el intercambio entre las masas de agua y las capas de hielo, definieron a los períodos glaciares como tiempos de bajas mareas y a los

interglaciares como temporadas de aguas más altas (Lambeck y Chappell, 2001). Estos ciclos glaciares fueron seguidos de periodos interglaciares durante los cuales las condiciones de temperatura superficial del agua fueron estables y propicios para la mayoría de las especies tropicales (Hewitt, 1996).

Al final de la etapa glaciaria conocida como Mindel, que terminó hace cerca de 450 mil años (Imbrie y Palmer, 1979), hubo un período interglaciario conocido como Mindel-Riss, en el que un incremento en los niveles del agua, favoreció a las poblaciones del pargo lunarejo permitiéndoles un rápido crecimiento demográfico y espacial, que quedó plasmado en sus patrones de diversidad. En éste punto, es importante señalar que el interglaciario Mindel-Riss fue seguido de otros periodos glaciares conocidos como Riss y Würm, que también pudieron haber generado condiciones adversas para las poblaciones de la especie, pero que posiblemente no son detectados porque el Mindel-Riss fue uno de los períodos de mayor estabilidad en su historia reciente, con una duración aproximada de 240,000 años (Imbrie y Palmer, 1979). Aparentemente, esta época de gran estabilidad fue común a todas las regiones, con tiempos que van desde los 380 mil años en la Provincia de California, hasta los cerca de 427 mil años en Sinaloa.

No obstante, el tiempo de expansión demográfica más reciente ocurrió en la Provincia Panámica (325 mil años), en la que también se observa una expansión menos drástica, lo cual podría estar relacionado con su ubicación más ecuatorial donde seguramente los efectos de las glaciaciones fueron menores. Por su parte, en las regiones de la Provincia Mexicana y de Cortés, los tamaños efectivos antes de la expansión (N_0) fueron de 0; en la Panámica fueron de aproximadamente 42 mil hembras y se registra el menor tamaño efectivo después de la expansión (N_1) (4.1 millones, ante los 240 millones de las regiones de las provincias ubicadas al norte. Estos resultados, indican que aunque todas las regiones registran expansiones poblacionales, en la Provincia Panámica ha existido una mayor estabilidad demográfica a lo largo del tiempo, que posiblemente se relaciona con que los altos niveles de productividad en los golfos de Tehuantepec, Papagayo y Panamá (Pennington *et al.*, 2006), así como con las peculiaridades producidas por la influencia del

domo de Centroamérica (Shillinger *et al.*, 2008, 2012; Fiedler & Talley, 2006); que harían de sus áreas circundantes regiones favorables para el desarrollo de la vida, no sólo en el presente sino también en pasados no muy remotos, como los períodos glaciares en los que la distribución de las especies fue restringida y las condiciones se volvieron desfavorables.

Bajo el modelo de expansión espacial, los tiempos de expansión fueron congruentes con los estimados según expansión demográfica. La fracción de migrantes (m) al momento de la expansión varió de acuerdo con la ubicación geográfica de las localidades y alcanzó su mayor valor en Sinaloa ($m=2,073$), la cual se ubica en una zona límite entre las provincias de Cortés y Mexicana. Llama la atención que la provincia de Cortés tuvo el segundo valor más bajo ($m=0.58$), lo cual indica que al momento de la expansión estuvo parcialmente aislada. Esto resultó congruente con las barreras detectadas mediante *Barrier 2.2* donde se muestra que la Provincia de Cortés podría estar ligeramente aislada de la Mexicana, lo que implicaría un aislamiento relacionado con el gap de Sinaloa, aunque con algún grado de flujo genético. Cabe destacar que la provincia de Cortés se caracteriza por una gran cantidad de especies endémicas (17%) (Thompson, Findley y Kerstitch, 2000), por lo que aislamiento parcial resulta probable.

En la Provincia Panámica la fracción de migrantes al momento de la expansión espacial es muy bajo (0.023) y también se relaciona con la divergencia mostrada por los estadísticos Φ_{ST} y el AMOVA Norte-Sur. Estos datos podrían indicar que la Provincia Panámica es relevante en términos históricos y evolutivos; y cuya diversidad genética debe ser monitoreada constantemente para asegurar la salud de su población.

Con base en los resultados obtenidos al calcular los índices Φ_{ST} , en las pruebas de AMOVA y las diferencias claras que señalan los modelos de expansión demográfica y espacial, tiene sentido hablar de provincias geográficas como fuente de diferenciación genética en las poblaciones de *Lutjanus guttatus*, si bien hay que resaltar que las diferencias en la Provincia

Paná mica son las mayores, mientras que las provincias Mexicana y de Cortés son más similares entre sí.

8. CONCLUSIONES

- El análisis de la región control del ADN mitocondrial, señala valores de diversidad haplotípica y nucleotídica notablemente elevados, equiparables con los de otras especies emparentadas como *L. erythropterus*, *L. campechanus*, *L. purpureus*, *L. kasmira* y *L. fulvus*. Sin embargo, la Provincia de Cortés muestra los valores más bajos de todos, que aunque siguen siendo elevados, tienen una gran relevancia, pues podrían ser el resultado de procesos evolutivos particulares que deben ser mayormente estudiados.
- A pesar de que la larva pelágica (como consecuencia de su duración), tiene grandes posibilidades de dispersión para mantener el flujo genético entre las regiones, los valores de Φ_{ST} permitieron detectar algún grado de divergencia genética de la región Panámica respecto a las provincias Mexicana y de Cortés; lo cual es corroborado mediante el análisis de varianza molecular. Estos resultados apoyan la subdivisión del Pacífico Oriental Tropical en las tres provincias biogeográficas previamente mencionadas, pero resaltando la mayor importancia de la Brecha de Centroamérica como barrera al flujo genético.
- Como sucede en otras especies marinas, los patrones de diversidad genética de *Lutjanus guttatus*, fueron afectados por los períodos glaciares del Pleistoceno, que resultaron en severos cuellos de botella seguidos de expansiones demográficas y espaciales. La última de éstas expansiones, coincide con el período Mindel-Riss, período prolongado de estabilidad, en el que las aguas más elevadas, habrían permitido el crecimiento poblacional.

- Las diferencias genéticas encontradas en las provincias biogeográficas (principalmente respecto a la Provincia Panámica), detectadas por medio de los estadísticos Φ_{ST} , las pruebas de AMOVA y las diferencias en la demografía histórica, sugieren la existencia tres stocks pesqueros en las poblaciones de pargo lunarejo que deben ser administrados por separado. Por otro lado, aunque los datos mitocondriales de la región control, muestran altos niveles de diversidad genética que podrían indicar que la especie puede continuar siendo capturada por métodos artesanales, es necesario hacer otros estudios genéticos con marcadores moleculares nucleares para complementar la información y tomar decisiones adecuadas para la conservación.

Referencias

- Aguirre-Planter, E. (2007). Flujo génico: métodos para estimarlo y marcadores moleculares. En Eguiarte, E., Souza, V. y Aguirre, X., *Ecología Molecular*. México, D.F.: SEMARNAT.
- Allen, R. (1985). Snappers of the world. An annotated and illustrated catalogue of lutjanid species known to date. FAO Fish. Synopsis, 208 pp.
- Andrade, H. 2003. Age determination in the snapper *Lutjanus guttatus* (Pisces, Lutjanidae) and investigation of fishery management strategies in the Pacific Coast of Guatemala. Master Science thesis, Norwegian College of Fisheries Science, University of Tromsø, Tromsø, Noruega.
- Arellano-Martínez, M., Rojas-Herrera, A., García-Domínguez, F., Bertha, P., & Villalejo-fuerte, C. M. (2001). Ciclo reproductivo del pargo lunarejo *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) en las costas de Guerrero, México, *Revista de biología marina y oceanografía*, 36(1), 1–8.
- Arif, I. A., & Khan, H. A. (2009). Molecular markers for biodiversity analysis of wildlife animals : a brief review *Animal biodiversity and conservation*, 1, 9–17.
- Arreguín S., Beléndez M., Méndez G-H; Solana S. y Rangel D. (2006). *Sustentabilidad y Pesca Responsable en México, Evaluación y Manejo*. México, D.F.: INAPESCA.
- Avise, C. (2000). *Phylogeography: The history and formation of species*. Londres: Harvard University Press.
- Avise J. C. (2004). *Molecular markers, natural history and evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos.

- Barber, P.H., Erdmann, M.V. & Palumbi, S.R. (2006) Comparative phylogeography of three codistributed stomatopods: origins and timing of regional lineage diversification in the Coral Triangle. *Evolution*, 60, 1825–1839.
- Bowen, B., Avise J. (1990). Genetic structure of Atlantic and Gulf of Mexico populations of sea bass, menhaden, and sturgeon: influence of zoogeographic factors and life-history patterns. *Mar Biol*, 107: 371-381.
- Boza-Abarca, J., Calvo-Vargas, E., Solís-Ortiz, N., Komen, J. (2008). Desove inducido y crecimiento larval del pargo manchado , *Lutjanus guttatus* , en la Estación de Biología Marina, *Ciencias marinas*, 34, 239–252.
- Briggs J.C. (1974) Marine zoogeography. McGraw-Hill, Nueva York, Estados Unidos.
- Briggs, J.C. (1999) Extinction and replacement in the Indo- West Pacific Ocean. *Journal of Biogeography*, 26, 777–783.
- Brower, H. y Braufort, L. (1923). On tertiary Marine Deposits with fossil fishes from South Celebes. *Proceedings of the section of sciences*, XXVI, 159-166.
- Brown, W.M., George, M. y Wilson, A.C. (1979). Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA, 76, 1967-1971.
- Campbell, N., Reece, J. (2005). Biología. Madrid España. Editorial Médica.
- Castro-Aguirre, J.L., Espinosa-Pérez, H., Schmitter-Soto, J.J. (1999). *Ictiofauna estuarino-lugunar y vicaria de México*. México: Limusa.
- CCI. 2008. Pesca y acuicultura, informe técnico regional litoral Caribe y Pacífico. Corporación Colombiana Internacional. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Bogotá, Cundinamarca, Colombia.
- Chiappone, M., Sluka, R., & Sealey, K. S. (2000). Groupers (Pisces : Serranidae) in fished and protected areas of the Florida Keys , Bahamas and northern Caribbean, 198, 261–272.
- Claro, R. y Lindeman, K. (2004). Biología y manejo de los pargos (Lutjanidae) en el Atlántico occidental. Instituto de Oceanología, CITMA, La Habana, Cuba.
- CONABIO. Promedio mensual de clorofila a marzo de 2013. Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/layouts/MAR_2013_CHLO
- CONAPESCA. Anuarios estadísticos de acuicultura y pesca (1993-2013). Disponible en: http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca
- Conover, D.O. y Munch, S.B. (2002) Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science*, 297, 94–96.

- Correa-Herrera, T., & Jiménez-Segura, L. F. (2013). Biología reproductiva de *Lutjanus guttatus* (Perciformes : Lutjanidae) en el Parque Nacional Natural Utría, Pacífico colombiano, *Revista de Biología Tropical*, 61(53), 829–840.
- Craig, M.T., Pondella, J., Lea, R. (2006). New records of the flag cabrilla, *Epinephelus labriformis* (Serranidae: Epinephelinae), from the Pacific coast of Baja California, Mexico, and San Diego, California, USA, with notes on the distribution of other groupers in California. *California Fish and Game*, 92(2):91-97.
- Craig, M. T., Hastings, P. a., Pondella, D. J., Ross Robertson, D., & Rosales-Casian, J. a. (2006). Phylogeography of the flag cabrilla *Epinephelus labriformis* (Serranidae): implications for the biogeography of the Tropical Eastern Pacific and the early stages of speciation in a marine shore fish. *Journal of Biogeography*, 33(6), 969–979.
- Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D. 2012. JModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8), 772.
- Delgado, F. (2007). *Cambio climático: glaciaciones y calentamiento global*. Bogotá: Fundación de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.
- Dickson, H., Moore, H. (1997). *Fishes of the Gulf of Mexico: Texas, Louisiana, and Adjacent Waters*. Estados Unidos: Texas A y M University Press.
- Drass, M., Bootes, L., Lyczkowski, J., Comyns, B., Holt, G., Riley, C., Phelps, P. (2000). Larval development of red snapper, *Lutjanus campechanus*, and comparisons with cooccurring snapper species. *Fishery Bulletin*, 98(3): 507-527.
- Eguiarte, E., Souza, V. y Aguirre, X. (2007). *Ecología molecular*. México, D.F.: SEMARNAT.
- Espino-Barr, E., Cruz-Romero, M., y García-Boa, A. (1994). Métodos comparativos para determinar edad y crecimiento de pargos de la familia Lutjanidae. *Memorias de resúmenes del IV Congreso Nacional de Ictiología*, Morelia, Michoacán.
- Excoffier, L. (2004). Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion : lessons from the infinite-island model, 853–864.
- Excoffier, L., Laval S., y Schneider, S. (2005). Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 47-50.
- FAO. (2012). The state of world fisheries and aquaculture. Roma: FAO.
- Fiedler, P. C., & Talley, L. D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 143–180.
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. y Niem, V. (1995). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental* (Vol. III). Italia: FAO. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.

- Fu, X.Y. y W.H. Li. (1993). Statistical tests of neutrality mutations. *Genetics*, 133, 693-709.
- Gaither, M. R., Toonen, R. J., Robertson, D. R., Planes, S., & Bowen, B. W. (2009). Genetic evaluation of marine biogeographical barriers: perspectives from two widespread Indo-Pacific snappers (Lutjanus kasmira and Lutjanus fulvus). *Journal of Biogeography*, 37(1), 133–147.
- Garber, A. F., Tringali, M. D., & Stuck, K. C. (2004). Population structure and variation in red snapper (Lutjanus campechanus) from the Gulf of Mexico and Atlantic coast of Florida as determined from mitochondrial DNA control region sequence. *Marine Biotechnology*.
- Gernhard, T. (2008). The conditioned reconstructed process. *Journal of Theoretical Biology*, 253: 769-778.
- Gomes, G., Sampaio, I., & Schneider, H. (2012). Population Structure of Lutjanus purpureus (Lutjanidae - Perciformes) on the Brazilian coast: further existence evidence of a single species of red snapper in the western Atlantic. *Biological Sciences*, 84, 979–999.
- González-Ochoa, O. A., López-Martínez, J., & Hernández-saavedra, N. Y. (2009). Population Characteristics of Spotted Rose Snapper Lutjanus guttatus Caught as Shrimp Bycatch in the Gulf of California. *Interciencia*, 34, 808–813.
- Graves, J., McDowell R. (1995). Inter-ocean genetic divergence of istiophorid billfishes. *Marine Biology*, 122: 193-203.
- Grimes, C.B. 1987. Reproductive biology of the Lutjanidae. En Polovina, J.J. y Ralston, S. *Tropical snapper and grouper: Biology and fisheries management*. Boulder, Colorado, Estados Unidos.
- Guillen, O. 1983. Condiciones oceanográficas y sus fluctuaciones en el Pacífico Sur Oriental. Instituto del Mar del Perú. Callao, Perú.
- Guindon S., y Gascuel O. (2003). A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood". *Systematic Biology*, 52, 696-704.
- Gutiérrez, Z., Cabrera, M. (2012). *La Pesca Ribereña de Guerrero*. México, D.F.: INAPESCA.
- Hamilton, M. (2009). *Population Genetics*. Hong Kong: Wiley-Blackwell.
- Hastings, P. a. (2000). Biogeography of the Tropical Eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128(3), 319–335.
- Hauser, L., & Carvalho, G. R. (2008). Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts. *Fish and fisheries*, 333–362.
- Hedrick P. W. 2000. Genetics of populations. Jones and Bartlett Pub, *Massachusetts, Estados Unidos*.

- Hernández-Baños, B., Honey-Escandón M., Cortés-Rodríguez M. y García-Deras G. (2007). Filogeografía de aves mexicanas. En Eguiarte, E., Souza, V., Aguirre, X., *Ecología molecular*. México, D.F.: SEMARNAT.
- Herráez, A. (2012). *Biología molecular e ingeniería genética*. España: Elsevier.
- Herrera, A. A. R., Carrara, X. C., Lutjanidae, P., & Guerrero, D. (2002). Hábitos alimenticios del flamenco *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en la costa de Guerrero, México, *Interciencia* 28, 133–147.
- Hewitt, G. M. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role, in divergence and speciation, *Biological Sciences*, 247–276.
- Hilbourn, R. and Walters, C.J. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Holsinger, K. E. (2010). Tajima's D , Fu's F_S , Fay and Wu's H , and Zeng *et al.*'s E Introduction Fay and Wu's H .
Disponible en: <http://darwin.eeb.uconn.edu/eeb348/lecturenotes/molevol-tajima.pdf>
- Imbrie, J., Palmer, K. (1979). *Ice Ages: Solving the Mystery*. Harvard University Press. Cambridge Massachusetts y Londres Inglaterra.
- Integrated Taxonomic Information System (ITIS). Disponible en: <http://www.itis.gov/>
- Kenchington, E., Heino, M., Nielsen, E. (2003). Managing marine genetic diversity: time for action?. *ICES, Journal of Marine Science*, 60: 1172-1176.
- Kessler, W.S. (2006). The circulation of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, 69 (2–4), 181–217.
- King, W. (1930). A fossil teleost fish of the napper family (Lutjanidae) from the lower Oligocene of Florida. *Florida State Geological Survey*(5), 7-9.
- Laikre, L., Palm, S., & Ryman, N. (2005). Genetic Population Structure of Fishes: Implications for Coastal Zone Management, *AMBIO*, 34(2), 111–119.
- Lande, R., (1988). Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241: 1455–1460.
- Lambeck, K., & Chappell, J. (2001). Sea Level Change Through the Last Glacial Cycle, *Science*, 292, 679–687.
- Lanza-Espino, G. (2001). *Características Físico-Químicas de los Mares de México*. Ciudad de México: Plaza y Valdés.
- Lee, W. J., Conroy, J., Howell, W. H., y Kocher, T. D. (1995). Structure and evolution of teleost mitochondrial control regions. *Journal of Molecular Evolution*, 41, 58-66.

- Lercari, D., Chávez, E. a. (2007). Possible causes related to historic stock depletion of the totoaba, *Totoaba macdonaldi* (Perciformes: Sciaenidae), endemic to the Gulf of California. *Fisheries Research*, 86(2-3), 136–142.
- Lessios, H. (2008). The Great American Schism: Divergence of Marine Organisms After the Rise of the Central American Isthmus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 63–91.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27:209-220.
- MapMaker Interactive. NationalGeographic. Herramienta para la elaboración de mapas. Disponible en: <http://mapmaker.education.nationalgeographic.com/>
- Manni F., Guérard E., y Heyer E. (2004). Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by “Monmonier’s algorithm”. *Human Biology*, 76(2), 173-190.
- Miura, O., Frankel, V., & Torchin, M. E. (2011). Different developmental strategies in geminate mud snails, *Cerithideopsis californica* and *C. pliculosa*, across the Isthmus of Panama, *Journal of Molluscan Studies*, 77 (3), 255-258.
- Morris, A.V., Roberts, C.M., y Hawkins, J.P. 2000. The threatened status of groupers (Epinephelinae). *Biodiversity and Conservation*, 9, 919-942.
- Nei, M. (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Nei, M., Kumar, S. (2000). *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, Nueva York.
- Nei T. y Daneshman S. (2015). *NETWORK 4.6.1.3*. Fluxus Technologu Ltd. Disponible en: <http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm>
- Neall, V. E., & Trewick, S. a. (2008). The age and origin of the Pacific islands: a geological overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 363(1508), 3293–308.
- Oshima, K. (1987). Family Lutjanidae. En Okiyama, M. *An Atlas of the Early Stage Fishes in Japan*. East Sea University Press, Tokyo.
- Pacheco, S.P. (1991) *Pacífico tropical mexicano, Cabo Corrientes a la frontera con Guatemala. Oceanografía física.*, México, D.F.:Lanza.
- Palacios, M., & Zapata, F. A. (2014). Fish community structure on coral habitats with contrasting architecture in the Tropical Eastern Pacific. *Interciencia*, 62(1), 343–357.

- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., & Chavez, F. P. (2006). Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 285–317.
- Pincheira-Donoso, D. (2012). Selección y evolución adaptativa: fundamentos teóricos y empíricos desde la perspectiva de los lagartos. Santiago de Chile: Ediciones UC.
- Ponce-Palafox, J.T., Pérez-González, R y Melo-García , M. (2005). *Programa maestro para el comité estatal del sistema-producto huachinango*. Acapulco, Guerrero: UAM-UAG.
- Pothin, K. (2005). Analyse de la dispersion larvaire des poissons récifaux à La Réunion à travers l'étude de leurs otolithes. Tesis de doctorado, Université de La Réunion, Saint-Denis.
- Powles, H., Bradford, M.J., Bradford, R.G., Doubleday, W.G., Innes, S., y Levings, C.D. (2000). Assessing and protecting endangered marine species. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 669-676.
- Radovich, J. (1982). Collapse of the California sardie Fishery. *CalCOFI Rep.*, Vol. XXIII, 1982.
- Rambaut A, Suchard MA, Xie D & Drummond AJ (2014) *Tracer v1.6*.
- Ramírez-Soriano, A., Ramos-Onsis, E., Rozas, J., Calafell, F., Navarro A. (2008). Statistical power analysis of neutrality tests under demographic expansion, contractions and bottlenecks with recombination. *Genetics Society of America*, 179: 555-567.
- Ray, N., Currat, M., & Excoffier, L. (2003). Intra-Deme Molecular Diversity in Spatially Expanding Populations. *Molecular Biology and Evolution*, 20(1), 76–86.
- Riginios, C., Victor, C. (2001). Larval spatial distributions and other early life-history characteristics predict genetic differentiation in eastern Pacific blennioid fishes. *Proc Biol Sci*, 268 (1479): 1931-1936.
- Rocha, M. y Gasca J. (2007). Ecología molecular de la conservación. En Eguiarte, E., Souza, V., Aguirre, X., *Ecología Molecular*. México, D.F.: SEMARNAT.
- Rodríguez, J., Windevoxhel, N. (1998). Análisis regional de la situación de la Zona marina costera centroamericana. Washington, D.C., Estados Unidos: ENV.
- Rogers A. R. y Harpending H. (1992). Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*, 9, 552-569.
- Rojas, J. (1997). Fecundidad y épocas de reproducción del “pargo mancha” (Pisces: Lutjanidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44(3).
- Rojas, J., Maravilla, E., Chicas, F. (2004). Hábitos alimentarios del pargo mancha *Lutjanus guttatus* (Pisces : Lutjanidae) en Los Cóbanos y Puerto La Libertad , El Salvador, *Revista de Biología Tropical*, 52(1), 163–170.

- Rojas, R., Mejía-arana, F., Palacios, J. A., Hiramatsu, K., Marina, E. D. B., Biológicas, E. D. C., Rica, C. (2009). Reproducción y crecimiento del pargo mancha *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica, *Revista de Biología Tropical*, 57(1), 125–131.
- Rose, G. (2004). Reconciling overfishing and climate change with stock dynamics of Atlantic cod (*Gadus morhua*) over 500 years. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(9), 1553–1557.
- SAGARPA. (2013). Acuerdo mediante el cual se aprueba la actualización de la Carta Nacional Acuicola. Diario oficial de la Federación de México. Consultado el 8 de octubre de 2014.
- Saitou, N. y Nei, M. (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4:406-425.
- Sarabia-Méndez, M., Gallardo-Cabello, M., Espino-Barr, E., & Anislado-Tolentino, V. (2010). Characteristics of population dynamics of *Lutjanus guttatus* (Pisces : Lutjanidae) in Bufadero Bay, Michoacán, Mexico, *Interciencias*, 20(2), 147–157.
- Shillinger, G. L., Palacios, D. M., Bailey, H., Bograd, S. J., Swithenbank, A. M., Gaspar, P., ... Block, B. a. (2008). Persistent leatherback turtle migrations present opportunities for conservation. *PLoS Biology*, 6(7), 1408-1416.
- Shillinger, G. L., Di Lorenzo, E., Luo, H., Bograd, S. J., Hazen, E. L., Bailey, H., & Spotila, J. R. (2012). On the dispersal of leatherback turtle hatchlings from Mesoamerican nesting beaches. *ProceedingsThe Royal Society. Biological Sciences*, 279, 2391-2395.
- Shulman, M., Bermingham, E. (1995). Early life histories, ocean currents, and population genetics of Caribbean reef fishes. *Evolution*, 49: 897-910.
- Sinclair, M. y Valdimarsson G. (2003). Responsible Fisheries and in the Marine Ecosystem. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, CABI. Roma, Italia.
- Szpiech ZA, Jakobson NA, Rosenberg NA. (2008). ADZE: a rarefaction approach for counting alleles private to combinations of populations. *Bioinformatics* 24: 2498–2504.
- Thompson, D. y Findley, L., Kerstitch, A. (2000). *Reef fishes of the Sea of Cortez*. Texas: University of Texas. Estados Unidos.
- Soulé M., Gilpin M., Conway W. y Foose T. 1986. The millennium ark: how long a voyage, how many staterooms, how many passengers? *Zool. Biol.* 5:101-113.
- Stalkin, M. y Hudson R., (1991). Parwise comparisons of mitochondrial-DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129 (2), 555-562.

- Starck, W. (1971). Biology of gray snapper, *Lutjanus griseus* (Linnaeus) in the Florida Keys. *Studies in Oceanography*, 10, 11-150.
- Tajima, F. (1983). Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics*, 105, 437-460.
- Tamura, K. y Nei, M. (1993) Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, 10, 512-526.
- Tamura K., Glen S., Daniel P., Alan F., y Sudhir K. (2013) MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 2725-2729.
- Thompson, J.D., Higgins, D.G. & Gibson, T.J. (1994). CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through, sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22 (22): 4673–4680.
- Tovar-Hernández, M., Yáñez-Rivera, B. (2012). En Low-Pfeng, A., Peters-Recagno, E. Invertebrados marinos exóticos en el Pacífico mexicano. Geomare, A.C., INE-SEMARNAT.
- Vázquez-Conde, R. (2013). *Biología 2*. México. Editorial Patria.
- Vázquez-Domínguez, E. (2007). Filogeografía y vertebrados. En Eguiarte, E., Souza, V. y Aguirre, X., *Ecología Molecular, Ecología Molecular*. México, D.F.: SEMARNAT.
- Wakeley, J. (1996). The excess of transitions among nucleotide substitutions: new methods of estimating transition bias underscore its significance. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 158-162.
- Wang, C., Enfield, D.B., (2001). The tropical Western Hemisphere warm pool. *Geophysical Research Letters*, 28, 1635–1638.
- Wilkinson T., Wiken, Bezaury C., Hourigan, T., Agardy, T., Herrmann, H., Janishevski, L., Madden, C., Morgan, L., y Padilla, M. (2009) *Ecorregiones marinas de América del Norte*, Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal, 2009.
- Willett, C.S., Leben, R., Lavin, M.F., (2006). Eddies and mesoscale processes in the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography* 69 (2–4), 218–238.
- Wyrtki, K. (1981). An estimate of equatorial upwelling in the Pacific. *Journal of Physical Oceanography*, 11, 1205–1214.
- Yule, G.U. (1925). A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis, F.R.S. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 213:21–87.
- Zapata, F. A., & Herrón, P. A. (2002). Pelagic larval duration and geographic distribution of tropical eastern Pacific snappers (Pisces : Lutjanidae), *Marine ecology progress series*, 230, 295–300

Zapata, F. A., & Ross Robertson, D. (2006). ORIGINAL ARTICLE: How many species of shore fishes are there in the Tropical Eastern Pacific? *Journal of Biogeography*, 34(1), 38–51.

Zhang, J., Cai, Z., & Huang, L. (2006). Population genetic structure of crimson snapper *Lutjanus erythropterus* in East Asia, revealed by analysis of the mitochondrial control region. *ICES Journal of Marine Science*, 63(4), 693–704.