



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Diversidad y estructura genética del atún aleta amarilla  
(*Thunnus albacares*) en el océano Atlántico, mediante  
microsatélites

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A:**

LINDA MARISOL GARCÍA ARIAS

**TUTOR**

DR. PÍNDARO DÍAZ JAIMES



Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2019



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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

García  
Arias  
Linda Marisol  
99 94 24 31 33  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
407490376

---

### 2. Datos del tutor

Dr.  
Píndaro  
Díaz  
Jaimes

---

### 3. Datos del sinodal 1

Dr.  
Juan Servando  
Núñez  
Farfán

---

### 4. Datos del sinodal 2

Dr.  
Manuel  
Uribe  
Alcocer

---

### 5. Datos del sinodal 3

Dr.  
Jairo Andrés  
Arroyave  
Gutiérrez

---

### 6. Datos del sinodal 4

M en C  
Nadia  
Sandoval  
Laurrabaquio Alvarado

---

### 7. Datos del trabajo escrito

Diversidad y estructura genética del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) en el océano Atlántico, mediante microsatélites.  
133 p  
2019

---

## DEDICATORIA

A mi papá (†),

Mamá,

tíos

Hermanos,

Sobrinos,

Abuelos (†),

Cuya historia hizo la mía,

Por su inspiración, motivación, apoyo y fe.

A Gabriel.

*Al abuelo mar...*

“...tanta preparación, tanto esfuerzo, tantos sueños se marcharon con la pieza perdida... siempre que sales a pescar repasa el equipo como si nos (sic) fuera la vida en ello..., Tener la certeza de que la tripulación que te acompaña sabe lo que tiene que hacer en cada momento del lance... Si después de todo esto no eres capaz de identificar donde (sic) estuvo el fallo, amigo, no salgas a pescar el atún, ..., no pescarás nunca un atún a brumeo (sic) si no es por pura carambola. Aquí como en la tauromaquia "Todo es toro hasta el Rabo" (Reflexiones de un pescador de atún, s. f.).

---

La presente investigación se realizó en el Laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos (LabGenOAc) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la Universidad Nacional Autónoma de México

---

## AGRADECIMIENTOS

Este alcance es por mi mamá, Lucky, mi papá, Luis Job, mi tía Tere, tío Luis y mis queridos hermanos, Luis Ángel, Fernanda y Dulce. Dedicar este trabajo a mis padres y familia viene de la influencia que ellos y en especial mi papá tuvieron sobre mi elección de carrera y educación, en mis selecciones y lecciones de vida. Por ser la mejor escuela y por su apoyo incondicional. La fe que todos tienen en mi persona y trabajo es una fuente de empuje, inspiración y motivación. En medio de cualquier inconveniente y contratiempo, no habría podido y podría nada sin su respaldo. Va por tanto a ustedes mi primera señal de agradecimiento.

Doy gracias a las instituciones de las que recibí apoyo y financiamiento, al programa de apoyo a proyectos de investigación e innovación tecnológica PAPIIT y a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (dgapa).

Por otro lado, me es necesario hacer un reconocimiento enfático a mi tutor, el Dr. Píndaro Díaz Jaimes, quien cargó con mi falta de experiencia, conocimientos y habilidades, así como con mis vicios y peculiaridades, desde el primer momento. Por haber colaborado de manera activa en la culminación de este trabajo y ser parte integral de este largo y sinuoso proceso de titulación. No fue fácil, sin embargo, agradezco mucho su paciencia, entereza, y todo el tiempo y esfuerzo que le dedicó a esta tarea. Sin duda fui una prueba de perseverancia que logró superar.

También agradezco grandemente a mis sinodales, el Dr. Juan Núñez Farfán, Dr. Manuel Uribe, Dr. Jairo Arroyave y a la Dra. (cnd.) Nadia Sandoval Laurraquio, por sus valiosos comentarios, observaciones, y su siempre buena disposición y presteza.

A mi sinodal y querida amiga Nadia, a quien tengo en la más alta estima y debo un agradecimiento especial. Por su tiempo dedicación y determinación para la realización de esta tesis. Por ser una excelente asesora dentro y fuera del laboratorio, por ser consejera, maestra, amiga... Todos estos títulos no se logran sin presencia y esfuerzo. Junto a toda tu familia, tu mamá; Carolina, Cesar, Mirelle, Maya, Mar, tus primos, tíos y sobrinos, siempre me han dado tanto y hecho sentir una integrante más que, infunden en mí una profunda admiración, respeto y cariño.

Muchas gracias a todos los integrantes y queridos amigos del laboratorio, los del comienzo, Erika, Silvia, Nadia, Josué, Nataly..., la experiencia compartida con ustedes siempre me dio aliento. También a Elena, Gerardo, Gaby, Christian, Paola, Natalia, y ahora muy felizmente a Fernando, Pedro y Massiel. Gracias por ayudarme a entender, despejar, solucionar, porque por todos ustedes aprendí la importancia y la diferencia entre el equipo de trabajo y el trabajo en equipo. Es por personas como ustedes por quienes siento un mar de esperanza en esta disciplina y la humanidad.

A la Dra. Geovana León quién me dio guía y consejo. Gracias por tu seguimiento, fuiste un gran apoyo y rienda para llevar a término este trabajo.

A los profesores que me introdujeron en esta apasionante rama de la genética, el Dr. Jaime Gasca y Enrique Scheinvar, por haber sido parte esencial de mi formación académica.

A todos aquellos que conocí en el CINVESTAV Mérida y que con su ejemplo y consejos me enseñaron tanto, resolvieron tantas dudas e inspiraron a realizar un mejor trabajo; al Dr. Lane, Dr. Dickinson, Dr. Ibarra y algunos personajes más como, Elías, Tihui... Pero, sobre todo, doy gracias a quienes hoy considero mis grandes amigas Angélica, Hidekel, Stefanie y Celia, con su ejemplo y experiencia me

dieron a mí un gran ejemplo para poner en práctica todo lo aprendido durante el que considero nuestro tiempo juntos.

A quienes me abrieron las puertas de su casa y su corazón, a quienes me hace feliz encontrar siempre y espero encontrar recurrentemente a lo largo del tiempo, quienes me han dejado lecciones de vida y por quienes guardo y llevo conmigo tantas frases, notas, gestos y expresiones. A mis amigos, a quienes llevo en el alma y corazón como una familia más y un manantial de motivación e inspiración. A todos ustedes, Gracias por su huella, su influencia fue tan importante para la realización de este trabajo como un halo en el horizonte.

A mi querida y talentosa amiga Ángela, a tu mamá, Piedad, tus hermanos, Edgar y Sebastián, y alegremente desde hace un tiempo, a Javier. Gracias por abrirme las puertas de su casa y de su corazón, por sus consejos y siempre buena disposición, por darme palabras de ánimo y empuje en todo momento. Son un gran ejemplo de esfuerzo y tenacidad y otra gran fuente de admiración y motivación.

A los incondicionales, Jesús, Rodrigo, Saida, Gaby, Montse, Miriam, Lore, entre aquellos amigos que siempre están ahí. A través de ustedes aprendo de la amistad y de la vida. Gracias por hacerme sentir acompañada en sus experiencias... su presencia ha sido de cierta manera, restauradora.

A los indispensables y no menos incondicionales Mónica, Diego, Noé, José Luis, Carlos, Lilian... Gracias por inspirarme, motivarme, darme energía, entusiasmo, fuerzas, ganas..., siempre. Porque a través de su ejemplo y sus palabras siempre me hacen sentir que todo es parte de un reto, y todo se puede, Gracias por ayudarme a resistir y perseverar.

A mi querida tía Candy y Roberto, quiénes en los primeros momentos de autonomía en esta Gran ciudad que es México, nos abrieron las puertas de su casa junto a mi hermano y me hicieron sentir en casa. Gracias por darme un refugio y oasis donde descansar.

A quienes siempre me han dado una mano, y más que eso su amistad, a los siempre dispuestos y hospitalarios Anyi y Gustavo y al carismático y entusiasta Manzo. Gracias por su nobleza y generosidad, los llevo en el corazón.

Sé que lo aprendido y alcanzado, de ninguna manera habría sido y sería posible sin el paso y presencia de todos ustedes y otras personas más a lo largo de este trabajo. Muchas, quienes acaso, sin saberlo, fueron soporte, dieron avance y precisión, suscitaron acción e influyeron en la ejecución de este documento. A todos ustedes, quienes me regalaron mucho más que su tiempo, aún si la circunstancia, espacio y memoria no me permiten listarlos, Gracias.

Finalmente, debo un profundo agradecimiento a quien ha sido la persona y el compañero más paciente, sensible, generoso, fuerte, noble, gentil. El más grande apoyo y sostén, el motivador más audaz, tenaz y persistente, un real compañero y camarada en toda esta experiencia, con quien he aprendido tanto durante todos estos años. La vida fue generosa conmigo al cruzarte en mi camino, sin ti, seguramente nada de esto hubiese sido igual, Gracias Gabriel.

Y un gran y sincero agradecimiento a tus padres, Doña Eugenia y Don Faustino, quienes, junto a tu hermana, Mónica, siempre me reciben como una integrante más en tu casa.

Mi más grande deseo es que el tiempo y las experiencias me den la humildad suficiente y permitan retribuir y/o recompensar lo recibido.

“Diversidad y estructura genética del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*)  
en el océano Atlántico, mediante microsátélites”

## RESUMEN

El atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) es una especie pelágica con una amplia distribución en aguas tropicales y subtropicales de todos los océanos del mundo, que se considera continua en la cuenca del Atlántico. No obstante, la especie presenta diferencias relativas a los sitios y temporadas de desove en el Atlántico nororiental y noroccidental, y los registros de marcaje en el Golfo de México muestran que el desplazamiento de la especie es restringido. Por lo tanto, es posible que el flujo genético entre ambas regiones sea limitado.

Para evaluar el grado de diversidad y conectividad genética en *T. albacares* dentro de la cuenca del Atlántico, se utilizaron siete *loci* de microsatélites en una muestra de 203 individuos de una localidad del océano Atlántico nororiental (Senegal), dos del Atlántico noroccidental (Carolina del Norte y Golfo de México) y, como muestra de referencia del grado de divergencia genética en las poblaciones del Atlántico, dos del Pacífico nororiental (Revillagigedo y Baja California Sur).

Las estimaciones de heterogeneidad genética mostraron una señal baja, aunque significativa, entre las dos regiones del Atlántico y entre las cuencas oceánicas. Los estadísticos  $F$  presentaron valores bajos o nulos de diferenciación. Los análisis Bayesiano y de ordenación (PCoA, AFC) revelaron señales de diferenciación, como evidencia de un límite en la conectividad genética de la especie.

Las señales de estructura encontradas en el presente trabajo deben considerarse como evidencia adicional de estructura genética en *T. albacares* junto con otros estudios basados en genómica poblacional (Barth, Damerou, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Pecoraro, et al., 2018), lo que puede ser importante en el ámbito pesquero para la conservación de esta especie (Allendorf, Ryman, & Utter, 1987).

Los resultados reportados aquí son el primer indicio de estructura dentro de la cuenca del Atlántico para *T. albacares* con marcadores neutrales. Sin embargo, para corroborarlos es recomendable aumentar el número de *loci*. También se sugiere ampliar el muestreo dentro de la cuenca y utilizar muestras de juveniles de menos de un año.

### **ABSTRACT**

The yellowfin tuna is a pelagic fish species displaying a wide distribution in the tropical and subtropical oceans of the world. Such distribution is considered homogeneous in the Atlantic basin. However, season and spawning sites' differences between Northeastern and Northwestern Atlantic populations, plus tagging records in the Gulf of Mexico have shown that the species movements are restricted, which might conduce to limited gene flow between both regions.

Seven microsatellite *loci* were used to evaluate genetic diversity and connectivity within the Atlantic basin, from a sample of 203 yellowfin tuna from one site in the Northeastern (Senegal) and two from the Northwestern Atlantic (North Carolina and the Gulf of Mexico). Two additional samples from the Northeastern Pacific (Revillagigedo and Baja California Sur) were used as a reference to compare the extent of genetic divergence in the Atlantic populations.

Heterogeneity analysis showed a signature of low, but significant or limited genetic heterogeneity between the Atlantic regions, as well as among oceanic basins. *F* statistic estimates resulted in low or null values of differentiation. Moreover, Bayesian and ordination

methods revealed incipient differentiation, as evidence of potential limitations in the species connectivity.

The signals of structure found in this thesis should be taken as additional evidence of genetic structure in *T. albacares*, besides other genomic studies, which could be important in the scope of fisheries, in terms of conservation.

This is the first report of structure for *T. albacares* within the Atlantic basin with neutral markers. However, to uphold these results, it is necessary to increase the number of markers. It is also suggested to improve sampling within the basin and the use of youngs of the year.

## ÍNDICE

Dedicatoria .....	I
Agradecimientos .....	IV
Resumen .....	VII
Abstract .....	VIII
Índice .....	X
Lista de tablas .....	XIV
Lista de figuras .....	XIV
<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>MARCO TEÓRICO .....</b>	<b>6</b>
<b>Biología del Atún Aleta Amarilla .....</b>	<b>6</b>
<i>Clasificación y Posición Taxonómica .....</i>	<i>6</i>
<i>Características Morfológicas .....</i>	<i>7</i>
<i>Desarrollo.....</i>	<i>10</i>
<i>Mortalidad .....</i>	<i>11</i>
<b>Comportamiento .....</b>	<b>11</b>
<i>Ecología Trófica .....</i>	<i>12</i>
<b>Hábitat .....</b>	<b>13</b>
<i>Distribución y Hábitos migratorios.....</i>	<i>13</i>

<b>Descripción del Área de Estudio .....</b>	<b>15</b>
<b>Pesquería de <i>Thunnus albacares</i>.....</b>	<b>19</b>
<b>Genética y Administración Pesquera.....</b>	<b>21</b>
<i>Stocks de Pesca</i> .....	22
<b>La Genética de las Poblaciones.....</b>	<b>23</b>
<i>Marcadores Genéticos</i> .....	25
<i>Estudios previos de conectividad genética en Thunnus albacares</i> .....	27
<b>JUSTIFICACIÓN .....</b>	<b>31</b>
<b>HIPÓTESIS .....</b>	<b>32</b>
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>33</b>
<b>Objetivo General.....</b>	<b>33</b>
<b>Objetivos específicos.....</b>	<b>33</b>
<b>METODOLOGÍA .....</b>	<b>33</b>
<b>Obtención de Muestras.....</b>	<b>33</b>
<i>Extracción de ADN</i> .....	35
<b>Amplificación de ADN.....</b>	<b>36</b>
<i>Genotipificación de los Microsatélites</i> .....	39
<b>Análisis de los datos.....</b>	<b>40</b>
<i>Estadística descriptiva</i> .....	40

<i>Análisis de divergencia genética</i> .....	42
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>49</b>
<b>Errores de genotipificación y equilibrio de Hardy – Weinberg (H.W.)</b> .....	<b>49</b>
<b>Medidas de diversidad genética</b> .....	<b>51</b>
<i>Océano Atlántico nororiental vs noroccidental</i> .....	51
<i>Océano Atlántico vs Pacífico (entre cuencas)</i> .....	52
<b>Diferenciación poblacional</b> .....	<b>56</b>
<i>Océano Atlántico nororiental vs noroccidental</i> .....	56
<i>Océano Atlántico vs Pacífico</i> .....	57
<b>Estructura Genética</b> .....	<b>58</b>
<i>Océano Atlántico nororiental vs noroccidental</i> .....	58
<i>Océano Atlántico vs Pacífico (entre cuencas)</i> .....	63
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>72</b>
<b>Desviación al equilibrio de HW</b> .....	<b>72</b>
<b>Diversidad Genética</b> .....	<b>75</b>
<b>Divergencia y estructura genético-poblacional</b> .....	<b>79</b>
<i>Diferenciación Dentro de las Cuencas</i> .....	81
<i>Diferenciación entre cuencas</i> .....	90
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>93</b>

<b>REFERENCIAS .....</b>	<b>95</b>
<b>APÉNDICE I .....</b>	<b>118</b>
<b>APÉNDICE II.....</b>	<b>119</b>
<b>APÉNDICE III .....</b>	<b>121</b>
<b>APÉNDICE IV .....</b>	<b>122</b>
<b>APÉNDICE V .....</b>	<b>124</b>
<b>APÉNDICE VI .....</b>	<b>126</b>
<b>APÉNDICE VII.....</b>	<b>128</b>
<b>APÉNDICE VIII .....</b>	<b>129</b>

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Colecta de <i>T. albacares</i> utilizada en este estudio .....	<b>34</b>
<b>Tabla 2.</b> Características de los <i>loci</i> de microsátélites amplificados.....	<b>37</b>
<b>Tabla 3.</b> Prueba exacta de probabilidad de ajuste al equilibrio de Hardy-Weinberg (H.W.) y de déficit de heterocigotos.....	<b>50</b>
<b>Tabla 4.</b> Medidas de variación y diversidad promedio por localidad para todos los <i>loci</i> .....	<b>55</b>
<b>Tabla 5.</b> Prueba exacta de diferenciación pareada entre localidades del océano Atlántico .....	<b>56</b>
<b>Tabla 6.</b> Prueba exacta de diferenciación pareada entre localidades del océano Atlántico y Pacífico .....	<b>57</b>
<b>Tabla 7.</b> Matriz de $F_{ST}$ y $R_{ST}$ entre localidades del océano Atlántico .....	<b>59</b>
<b>Tabla 8.</b> AMOVA entre el océano Atlántico nororiental (Se) y noroccidental (At + Tx) .....	<b>59</b>
<b>Tabla 9.</b> Matriz de $F_{ST}$ y $R_{ST}$ entre localidades del océano Atlántico y Pacífico.....	<b>63</b>
<b>Tabla 10.</b> AMOVA entre el océano Atlántico (At + Tx + Se) y Pacífico (Re + Ca).....	<b>64</b>
<b>Tabla 11.</b> AMOVA entre el océano Atlántico (At + Se) y Pacífico (Re + Ca), sin la localidad del Golfo (Tx) .....	<b>71</b>

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Ejemplar de <i>Thunnus albacares</i> bajo el agua .....	<b>8</b>
<b>Figura 2.</b> Guía de los rasgos característicos de <i>T. albacares</i> (ICCAT, 2006). .....	<b>9</b>
<b>Figura 3.</b> Distribución mundial de <i>T. albacares</i> (FAO 2019) .....	<b>14</b>
<b>Figura 4.</b> Posibles rutas migratorias de <i>T. albacares</i> (ICCAT, 2006).....	<b>16</b>
<b>Figura 5.</b> Principales Corrientes del océano Atlántico ecuatorial .....	<b>18</b>
<b>Figura 6.</b> Toneladas de captura (t) de atún aleta amarilla en la cuenca del Atlántico por región (ICCAT, 2012) .....	<b>20</b>
<b>Figura 7.</b> Capturas totales anuales de atún aleta amarilla por arte de pesca (ICCAT, 2012) .....	<b>21</b>
<b>Figura 8.</b> Mapa de los sitios de colecta de <i>T. albacares</i> .....	<b>35</b>
<b>Figura 9.</b> Valores promedio de los índices de variabilidad genética por población .....	<b>53</b>

<b>Figura 10.</b> Parámetros alélicos promedio a través de las localidades .....	<b>54</b>
<b>Figura 11.</b> Heterocigosis observada ( $H_o$ ) (rojo) y esperada ( $uH_e$ ) (azul), por población.....	<b>54</b>
<b>Figura 12.</b> Representación gráfica de Structure Harvester v0.6.94 de la K más probable, con los modelos AMA y LOCPRIOR .....	<b>60</b>
<b>Figura 13.</b> Análisis de coordenadas principales (PCoA) en la cuenca del Atlántico.....	<b>61</b>
<b>Figura 14.</b> Análisis de correspondencia factorial entre localidades de la cuenca del Atlántico .....	<b>62</b>
<b>Figura 15.</b> Grafica de asignación poblacional de $Q$ , bajo los modelos de ausencia de mezcla ancestral (AMA), correlación de frecuencias alélicas y LOCPRIOR para todas las localidades de muestra .....	<b>65</b>
<b>Figura 16.</b> Representación gráfica de Structure Harvester v0.6.94 (Earl, 2012) para todas las localidades de muestra .....	<b>65</b>
<b>Figura 17.</b> Gráfica de asignación de $Q > 0.6$ , bajo AMA y LOCPRIOR. Atlántico vs Pacífico .....	<b>66</b>
<b>Figura 18.</b> Representación gráfica de Structure Harvester para Atlántico vs Pacífico, bajo AMA y LOCPRIOR. ....	<b>66</b>
<b>Figura 19.</b> Gráfica de asignación de $Q > 0.6$ , bajo el esquema de AMA y LOCPRIOR, de cada localidad del Atlántico con el Pacífico.....	<b>67</b>
<b>Figura 20.</b> Representación gráfica de Structure Harvester v0.6.94, con los modelos AMA y LOCPRIOR para cada localidad del Atlántico con el Pacífico .....	<b>68</b>
<b>Figura 21.</b> Análisis de coordenadas principales (PCoA) para el Atlántico y Pacífico .....	<b>69</b>
<b>Figura 22.</b> Análisis de correspondencia factorial de genotipos para el Atlántico y Pacífico.....	<b>71</b>
<b>Figura 23.</b> Distribución geográfica de capturas de atún aleta amarilla por arte de pesca del 2010 al 2014 (ICCAT- SCRS, 2016).....	<b>79</b>
<b>Figura 24.</b> Gráfica comparativa de coeficientes de diferenciación por locus para todas las localidades .....	<b>127</b>

## INTRODUCCIÓN

Los túnidos y especies relacionadas son parte de una fuente económica y alimentaria de recursos pesqueros de suma importancia, cuyo aprecio y aprovechamiento se registra desde tiempos de griegos y romanos (FAO, 2019; Historia del atún, s.f.). Estos incluyen 40 especies comerciales que se distribuyen en todos los océanos y su aprovechamiento ha aumentado hasta alcanzar ~ 6 millones de toneladas (t) en la actualidad, equivalentes al 7% de la producción pesquera total registrada (FAO, 2019).

Dentro de los ejemplares comerciales de atún y sus congéneres, el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*, Bonnaterre, 1788) es una de las especies más explotadas a nivel mundial. Su contribución (de venta y peso por captura) aportó el ~26.8% de la pesquería de túnidos en el 2010, porcentaje que lo ubicó en el segundo puesto de la lista de especies más importantes de dicha categoría; superado únicamente por el listado, *Katsuwonus pelamis* (FAO, 2019).

La extensa distribución y grandes tamaños demográficos de *T. albacares* dan la impresión de que sus poblaciones permanecen estables. Sin embargo, se estima que en los Océanos Índico y Pacífico éstas se encuentran sobreexplotadas y completamente explotadas, respectivamente (*sc.*), y que en el Océano Atlántico fluctúan en el límite del Rendimiento Máximo Sostenible. Por ello, la especie se clasifica en estado de “Casi amenazada” según la lista roja de especies amenazadas de la IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources) (Collette, et al., 2011).

Las pesquerías establecen unidades o subpoblaciones administrativas, grupos que muestran respuestas discretas internas a la pesca y otras fuerzas externas, como el clima. Por lo que reconocer unidades de administración ligadas a subpoblaciones biológicas

identificables contribuye a que la dinámica interna de los grupos pueda ser revisada contra los efectos de la pesca y evitar que las tasas de pesca sobrepasen las tasas de renovación natural de los grupos (Secor, 2014).

Cuando la pesca sobrepasa los límites de los grupos, éstos son propensos a perder variabilidad genética, lo cual puede afectar la dinámica de las poblaciones e influir en los rasgos poblacionales básicos y de valor en pesquerías, como la talla, tasa de crecimiento, fecundidad, proporción sexual, entre otros, y en su capacidad de reproducción, lo cual puede poner en riesgo la viabilidad de las poblaciones (Secor, 2014; Hedrick, 2011). En ese sentido, identificar *unidades biológicas*<sup>1</sup> de administración resulta imprescindible para la conservación de las poblaciones explotadas.

Una unidad o subpoblación biológica se puede determinar mediante el reconocimiento de diferencias en la composición genética de los grupos (Secor, 2014; Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Carvalho & Hauser, 1994). Por lo tanto, la identificación y delimitación de estas unidades puede contribuir con la administración de los recursos pesqueros y favorecer el aprovechamiento sostenible de los mismos (Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Begg, Friedland, & Pearce, 1999; Booke, 1999). Esto se ha demostrado en diversas especies de peces pelágicos como el arenque (*Clupea harengus*), el bacalao (*Gadus morhua*, *G. pallasii*) y el atún aleta azul (*Thunnus thynnus*), entre otros (*p. ej.*

---

<sup>1</sup> *Stock* y *unidades biológicas* se utiliza indistintamente, para referirse a unidades o subpoblaciones biológicas identificables (Fromentin *et al.* 2009): Un grupo de individuos con características fenotípicas y genotípicas en común, por causa de un cambio en la composición genética de los grupos (Allendorf *et al.* 1987).

Kumar & Kocour, 2015; Riccioni, et al., 2010; Carvalho & Hauser, 1998; O'Connell & Wright, 1997).

En el océano Atlántico se han realizado numerosos esfuerzos para darle seguimiento al estado poblacional de *T. albacares* mediante métodos morfométricos y merísticos (Shuford, Dean, Stéquert, & Morize, 2007; Royce, 1964; Ginsburg, 1953), técnicas de marcaje (Ortiz, 2017; Hoolihan, et al., 2014; Fonteneau & Hallier, 2015), herramientas genéticas como ADNmt y marcadores nucleares (Pecoraro, et al., 2018; Ward R. D., Elliott, Grewe, & Smolenski, 1994; Ward, Elliott, & Innes, 1997), entre otros (*p. ej.* Rooker, Zdanowicz, & Secor, 2001). No obstante, las herramientas utilizadas no han sido suficientes o carecen de suficiente resolución para identificar unidades biológicas con integridad espacial y temporal, enfoque que tiene el potencial de evitar una explotación desproporcionada y optimizar la explotación de las especies (Begg, Friedland, & Pearce, 1999; Carvalho & Hauser, 1994; Allendorf, Ryman, & Utter, 1987).

La principal dificultad para reconocer subpoblaciones en las especies pelágicas es que requieren más tiempo para acumular variación y que se establezcan diferencias sustanciales entre sus poblaciones, por sus grandes tamaños poblacionales y su alta capacidad de dispersión (Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Hauser & Ward, 1998), lo que las predispone a mostrar niveles bajos o nulos de diferenciación (Ely, et al., 2005; Barth, Damerau, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017).

Aunado a lo anterior deben considerarse el origen reciente de las especies y las fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones por causa de algunos eventos climáticos durante los ciclos glaciales y otras presiones oceanográficas, como el aumento en los niveles del mar en ambas cuencas (Barth, Damerau, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Hauser &

Ward, 1998). Dichos factores pueden promover que muchos de los grupos residentes en algunas de sus áreas de distribución sean relativamente recientes (*i.e.* con pocas generaciones), lo que posiblemente también contribuye a que sus estimados de diferenciación genética sean especialmente reducidos (Hauser & Ward, 1998).

El tiempo de origen de la familia y género de *T. albacares* coincide con el momento del cierre del Istmo Centroamericano (también conocido como Istmo de Panamá) (Betancur-R, et al., 2013; OneZoom, 2013; Brown & Lomolino, 1998). No obstante, algunas características del atún aleta amarilla, como ser un pez con regiones de desove localizadas, tropicales así como subtropicales, y la fidelidad de sus grupos a dichas áreas (Hoolihan, et al., 2014; Schaefer, 2009; ICCAT, 2006; Collette & Nauen, 1983), tienen el potencial de promover diferencias en la proporción de variación genética entre los grupos (Hauser & Ward, 1998).

El uso de marcadores genéticos, entre los que destacan los altamente variables (*p. ej.*, los microsatélites), ha permitido revelar diferencias en las poblaciones de numerosas especies pelágicas (Gaggiotti, et al., 2009; Väli, Einarsson, Waits, & Ellegren, 2008; Hedrick, 2011; Shaw, Turan, Wright, O'connell, & Carvalho, 1999), como en el caso particular de algunas especies del género *Thunnus*, entre las que se pueden mencionar al atún aleta azul del Océano Atlántico (*T. thynnus thynnus*) (Reeb, 2010), el Patudo (*T. obesus*) (Gonzalez, Beerli, & Zardoya, 2008; Durand, Collet, Chow, Guinand, & Borsa, 2005) y el mismo atún aleta amarilla (*T. albacares*) (Pecoraro, et al., 2018; Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001).

En los estudios de genética de *T. albacares*, los análisis de la variación de perfiles de proteínas y con marcadores mitocondriales no resolvieron el estado del *stock* dentro de ninguna de las cuencas oceánicas (*p. ej.* Farnham, 2003; Ely, Black, & Alvarado Bremer,

1999; Ward, Elliott, & Innes, 1997; Scoles & Graves, 1993; Ward R. D., Elliott, Grewe, & Smolenski, 1994). Aunque, junto a los resultados con *alozimas* sugirieron la existencia de tres poblaciones interoceánicas, Atlántico, Pacífico e Índico (Ely, et al., 2005; Ward, Elliott, & Innes, 1997), lo cual se confirmó recientemente con un alto grado de significancia estadística mediante la revisión del polimorfismo de nucleótidos simples (SNPs), en regiones bajo la influencia de la selección, a través de técnicas de última generación (*p. ej.* Pecoraro, et al., 2018). No obstante, únicamente un estudio con SNPs de regiones sujetas a selección, mediante técnicas de última generación, sugirió la presencia de más de un *stock* poblacional correspondiente al oriente y occidente de la cuenca del Atlántico (Pecoraro, et al., 2018).

De cualquier forma, la influencia de la selección en la variación de regiones codificantes da lugar a más de una interpretación de los resultados y/o no permite identificar el peso de la deriva génica en la genética de las poblaciones (Pecoraro, et al., 2016; Grewe, et al., 2015; Ward, Elliott, & Innes, 1997; Ward R. D., Elliott, Grewe, & Smolenski, 1994).

Por otro lado, el uso de microsatélites, identificó aislamiento genético intra e inter oceánico en poblaciones de *T. albacares* de los océanos Índico (Dammannagoda, Hurwood, & Mather, 2008) y Pacífico, *sc* (Sandoval Laurrabaquio Alvarado, 2012; Morales Villegas, 2009; Díaz-Jaimes & Uribe-Alcocer, 2006; Qiu & Miyamoto, 2011; Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001). Aunque una sola evaluación con éstos ha dirigido su enfoque sobre la cuenca del Atlántico, sin encontrar evidencia de diferenciación en ella (Farnham, 2003).

Los microsatélites son fragmentos de secuencias de nucleótidos repetidas que usualmente se encuentran en regiones no codificantes, por ello son altamente variables y se considera que la deriva génica es la principal fuerza evolutiva que opera en ellos. Debido a que cada fragmento puede poseer un número diferente de repeticiones, son útiles para

detectar diferencias sutiles entre individuos e identificar grupos con una relación cercana de descendencia (Hedrick, 2011; Väli, Einarsson, Waits, & Ellegren, 2008).

Por lo tanto, con el fin de analizar el estado poblacional de *T. albacares* en la cuenca del Atlántico, el presente estudio evaluó la diversidad y estructura genética del atún aleta amarilla (*T. albacares*), mediante el uso de microsatélites, entre una localidad del nororiente y dos del noroccidente de la cuenca, con el uso de una muestra del océano Pacífico oriental como grupo de referencia.

## MARCO TEÓRICO

### **Biología del Atún Aleta Amarilla**

#### *Clasificación y Posición Taxonómica*

La especie *Thunnus albacares* (Teleostei : Scombridae) (Bonnaterre 1788) (*Scomber albacores*; Lacepede 1800 == *Neothunnus macropterus*) es conocida comúnmente con el nombre de atún aleta amarilla o rabil (Froese & Pauly, 2017; Collette & Nauen, 1983).

La familia (Scombridae) cuenta con 51 especies de peces pelágicos y el género (*Thunnus*) está conformado por ocho especies que se caracterizan por su amplia distribución y capacidad de efectuar migraciones transoceánicas (*sec. hábitat y distribución*) (Catalogue of Life, 2017; Allen, Pondella, & Horn, 2006; Torres-Orozco Bermeo, 1991; Collette & Nauen, 1983).

La última clasificación de la clase (Actinopteygii) a la que pertenece *T. albacares*, a través del análisis de 21 secuencias, una mitocondrial y 20 de genes nucleares, se ordena en un grupo monofilético que enfatiza la estrecha relación de sus integrantes (Betancur-R, et al.,

2013). Chow, et al., (2006) y Díaz-Arce, et al., (2016) resaltan esta estrecha proximidad entre las especies del género, por la dificultad de resolver la posición filogenética de *T. albacares*, debido a su origen próximo.

El origen de la familia y género de *T. albacares* es ubicado hacia el Mioceno (*i.e.* hace ~23 a 5 millones de años), lo cual coincide con el momento en que comienzan a desplazarse las islas Antillas y el archipiélago centroamericano hacia su posición actual y con el cierre del Istmo Centroamericano (o Istmo de Panamá) (Betancur-R, et al., 2013; OneZoom, 2013; Brown & Lomolino, 1998). No obstante, Díaz-Arce, et al., (2016) ubican a *T. albacares* como especie hermana de *T. obesus*.

#### *Características Morfológicas*

Como parte del género *Thunnus* el atún aleta amarilla posee características hidrodinámicas como son: un cuerpo alargado y fusiforme, comprimido lateralmente y cubierto de escamas pequeñas y lisas, así como una cabeza chica de forma piramidal, ojos y boca pequeños y una secreción que lubrica su piel y reduce la fricción en el agua (ICCAT, 2006), lo que les permite nadar grandes distancias (FAO, 2019; ICCAT, 2006). Adicionalmente, *T. albacares* es un pez que puede alcanzar tallas desde ~90 cm a un máximo reportado de 239 cm de longitud furcal (LF) en su etapa de madurez sexual (FAO, 2019; ICCAT, 2006).

Una importante característica distintiva de la especie es su particular color azul oscuro que cambia de amarillo a plata hacia el vientre entre su etapa de maduración y adultez y el tono amarillo en sus aletas anales y dorsales (FAO, 2019; ICCAT, 2006) (*Figura 1*). No obstante, posee otros caracteres distintivos como: un hígado no estriado en la superficie

ventral, el número de radios y pínulas, así como las branquiespinas en el primer arco branquial, los cuales poseen un amplio rango de variación que lo diferencian de otras especies de su familia y género (*Figura 2*).



**Figura 1.** Ejemplar de *Thunnus albacares* bajo el agua. (Lopez Pinto, 2012).

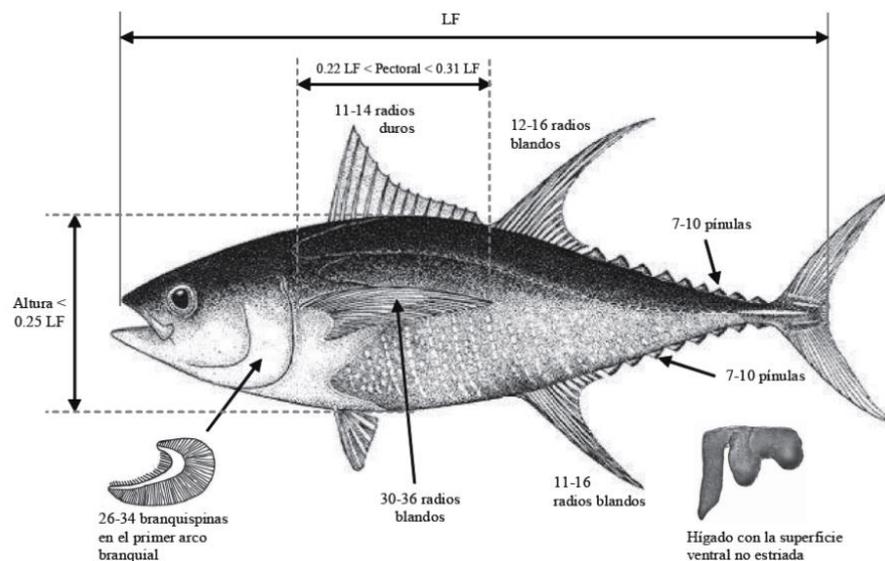
<http://pescamax.froactivo.com/t85-la-pesca-del-atun-aleta-amarilla-por-jose-manuel-lopez-pinto-actualizado-al-16-05-12#93>

### Fisiología

Las especies del género *Thunnus* poseen un sistema circulatorio que modula su frecuencia cardiaca y hace más eficiente el intercambio de oxígeno. Esto les permite reducir la pérdida de calor y los facultan para conservarlo en algunas regiones localizadas e importantes de su cuerpo, lo que favorece su dinámica de desplazamiento (ICCAT, 2006; Torres-Orozco Bermeo, 1991)

La capacidad de *T. albacares* para conservar calor es proporcional al tamaño de su masa y etapa de desarrollo. Esto incide en una distribución diferencial de cohortes en la columna de agua que se limita al cambio relativo de la temperatura del ambiente. Sus límites se reportan entre los 18° y 31°C, con respecto a la talla del individuo. Aunque se estima que

la mayor parte del tiempo se encuentran entre los 22 °C y 31° y que los individuos de tallas grandes no suelen situarse a profundidades donde la temperatura sea menor de 8 °C con respecto a la capa superficial (FAO, 2019; Froese & Pauly, 2017; Hoolihan, et al., 2014; ICCAT, 2006; Block & Stevens, 2001; Collette & Nauen, 1983). Se reporta que la presencia de larvas es posible a partir de los 24 °C y salinidades cercanas a 33.4‰, y que la máxima abundancia se da a 28 °C y ~34-35‰ (ICCAT, 2006; Diario Oficial de la Federación, 2015).



**Figura 2.** Guía de los rasgos característicos de *T. albacares*. Tomado del Capítulo sobre el Rabil, del manual de la Comisión Internacional para la Conservación del Atún Atlántico, (ICCAT, 2006).

Por otro lado, también es posible que los individuos sean sensibles a las bajas concentraciones de oxígeno (Collette, et al., 2011), pues se reporta que frecuentan sitios con suficiente oxígeno disuelto o con una marcada oxiclina; a concentraciones mayores de 2 ml/l (FAO, 2019; Hoolihan, et al., 2014; ICCAT, 2006; Collette & Nauen, 1983).

## *Desarrollo*

**Desove.** Las hembras liberan una gran cantidad de ovocitos, entre 5 y 60 millones de huevos al año en proporción a su talla, durante todo el año, en las principales zonas de distribución (45 a 52 °N - S y 180 °E - O), aunque se observan cambios estacionales de densidad larval en las áreas subtropicales, donde el tamaño de la puesta (*i.e.* cantidad de ovocitos) incrementa durante los meses de verano (ICCAT, 2006; Collette & Nauen, 1983).

Algunas observaciones de marcaje electrónico sugieren que *T. albacares* desarrolla fidelidad a su lugar de desove y amplía su tiempo de residencia local (*sec. movimientos horizontales*) (ICCAT, 2012; Schaefer, 2009; Klimley & Holloway, 1999).

En el oriente del Océano Atlántico se reportan como sitios de desove la región norecuatorial del Golfo de Guinea, (*i.e.* desde Guinea, incluyendo a Senegal) y las islas de cabo Verde, y en la franja occidental el Golfo de México y el sureste del Caribe, principalmente sobre las aguas de Venezuela (ICCAT, 2012; ICCAT, 2006).

**Larvas.** Son flotantes, pelágicas y a menos de tres semanas de la eclosión presentan una fase de reclutamiento, de larvas a juveniles, en cuya etapa cambian sus límites de tolerancia a la temperatura y salinidad (ICCAT, 2006), lo cual se relaciona con su condición migratoria.

**Adultez.** En el momento en que los juveniles abandonan la zona de cría, entran a una etapa de crecimiento rápido hacia la adultez, durante el primer año de vida. Alcanzan la madurez sexual aproximadamente a los dos años y una talla estimada de 100 cm de longitud furcal (FL). Aunque se sugiere que los machos maduran más temprano que las hembras y que después éstas crecen más lentamente (ICCAT, 2012; ICCAT, 2006).

En el Océano Atlántico, la primera madurez se reporta entre los 2.5 y 3 años, a los 100 cm LF. No obstante, en el Océano Atlántico oriental, se reporta una talla mínima de primera madurez en hembras de 91.4 cm FL (FAO, 2019; Fonteneau & Chassot, 2013; ICCAT, 2006). También se observa una diferencia en las tasas de crecimiento de los peces del Atlántico Sur respecto a las del Norte. Antes de los tres años los peces del sur crecen más que los del norte, lo que se asocia a que las temperaturas superficiales del sur son más cálidas (Schaefer, 2009; ICCAT, 2006). Lo anterior también se observa en el Pacífico oriental, donde las tallas se diferencian con reportes de 92 cm en hembras y 69 cm en machos (~2.1 años), al 50% de madurez (Collette, et al., 2011).

### *Mortalidad*

Se considera que el alto índice reproductivo de *T. albacares* compensa el de mortalidad natural ( $M$ ) durante su etapa juvenil, tanto en el Océano Atlántico como en el Pacífico (ICCAT, 2012; ICCAT, 2006).

La edad máxima de vida estimada en el océano Atlántico es de 8 años y en el Pacífico oriental de 4.8 años (Lang, Falterman, Kitchens, & Marshall, 2017; ICCAT, 2006). En el océano Atlántico se sugiere que las hembras tienen una mortalidad natural más alta, excepto en el Golfo de Guinea. Principalmente porque las tallas de captura más grandes (> 150 cm) se registran en machos y a una marcada reducción de capturas en hembras (ICCAT, 2006).

### **Comportamiento**

Generalmente, los atunes son peces gregarios cuyos cardúmenes se forman en función del tamaño de los individuos, usualmente de la misma edad. Esto incide en que

ocasionalmente se asocien ejemplares de diferentes grupos reproductores (FAO, 2019; ICCAT, 2006; Collette & Nauen, 1983), los cuales pueden ser libres o incorporados a objetos flotantes (OF) (FAO, 2019; ICCAT, 2006; Collette & Nauen, 1983)

Las relaciones que se forman alrededor de dichos objetos, establecen estructuras y relaciones tróficas particulares entre individuos, las cuales tienen la capacidad de modificar la mecánica de los sujetos y el carácter trófico y migratorio regular de sus integrantes, sobre todo en los grupos juveniles (ICCAT, 2012; ICCAT, 2011; ICCAT, 2006).

Las asociaciones naturales donde se encuentra *T. albacares* varían de acuerdo con el océano y su ubicación longitudinal, y también en cuanto a si cumplen una actividad trófica o no. Sin embargo, este comportamiento también conduce a que se asocien alrededor de artefactos de pesca u boyas flotantes, como los “Dispositivos de agregación” y “aparatos de concentración” de peces, lo cual favorece la actividad pesquera (FAD o DCP por sus siglas en inglés) (FAO, 2019; Walter & Sharma, 2017; ICCAT, 2006).

### *Ecología Trófica*

Los túnidos son depredadores oportunistas, cuya dieta generalmente varía espacial y temporalmente (Young, et al., 2010; ICCAT, 2006). En particular, el atún aleta amarilla se alimenta de una amplia gama de individuos pelágicos, aunque entre sus preferencias se encuentran algunos peces epipelágicos, crustáceos y cefalópodos (FAO, 2019; Young, et al., 2010; ICCAT, 2006; Allain, 2005; Potier, et al., 2004). En el Atlántico usualmente depreda por encima de la termoclina (Young, et al., 2010; ICCAT, 2006). Sin embargo, su alimentación cambia de acuerdo con la latitud y longitud en que se encuentren e incluso se les considera depredadores selectivos (Baque-Menoscal, Páez-Rosas, & Wolff, 2012;

Alatorre Ramírez, 2007). Por ejemplo, en el Atlántico occidental se considera que el pez volador (*C. cyanopterus*) es la principal fuente de alimentación de la especie (Zagaglia, Lorenzetti, & Stech, 2004; Vaske-Jr, Vooren, & Lessa, 2003; Hazin, 1993) y en el Atlántico oriental, junto a otras especies de su género, se sugiere que es un depredador activo del micronecton (Lebourges-Dhaussy, Marchal, Menkès, Champalbert, & Biessy, 2000).

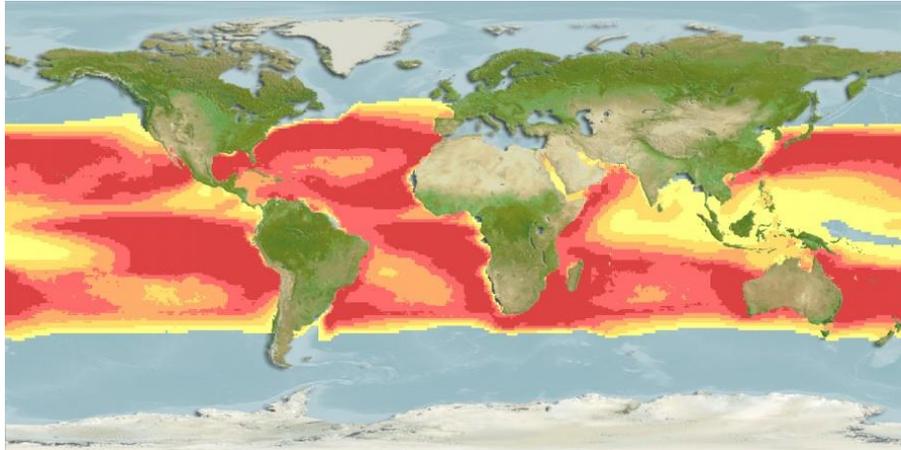
Se piensa que los depredadores de *T. albacares* generalmente son aquellos organismos que se alimentan de los bancos asociados a OF. De cualquier forma, la especie es presa de algunos grandes carnívoros como el Marlin azul (*Makaira nigricans*) y el wahoo (*Acanthocybium solandri*), grandes tiburones (*Sphyrna zygaena*, *Carcharhinus falciformis*) y ballenas dentadas (odontocetos), algunos picudos como el pez vela y ciertas especies de barracuda (FAO, 2019; Bocanegra, 2007; Torres-Orozco Bermeo, 1991). Aunque, desde hace varias décadas la pesca representa la principal vía de depredación de la especie (FAO, 2010-2019; Collette, et al., 2011).

## **Hábitat**

### *Distribución y Hábitos migratorios*

El atún aleta amarilla es una especie epipelágica de mar abierto que se encuentra circumglobalmente en aguas tropicales y subtropicales entre los 45 y 52 °N - S y 180 °E - O. En el margen occidental del Océano Atlántico la Comisión Internacional para la Conservación del Atún del Atlántico (ICCAT, por sus siglas en inglés) (2006) reporta su presencia desde el sur de Canadá hasta el norte de Argentina, mientras que en su porción oriental, desde los Países Bajos hasta Sudáfrica, con excepción del mar Mediterráneo (FAO,

2019; ICCAT, 2006; Allen, Pondella, & Horn, 2006; Torres-Orozco Bermeo, 1991; Collette & Nauen, 1983) (*Figura 4*).



**Figura 3.** Distribución mundial de *T. albacares*. Las áreas sombreadas en colores indican su incidencia relativa: en rojo (0.8 – 1.00), rojo pálido (0.60 – 0.79), anaranjado (0.40 – 0.59), oro (0.20 – 0.39) y amarillo (0.01 – 0.19). Anexo I de la convención de la ley del Mar de 1982. Recuperado de [www.aquamaps.org](http://www.aquamaps.org) (FAO, 2019).

La migración de los atunes generalmente es de carácter trófico y reproductivo, relacionada con el movimiento de las masas de agua, en termoclinas y oxiclina dentro de sus límites de temperatura y reproducción (Hazin, 1993; Torres-Orozco Bermeo, 1991).

Hasta los 50 cm *T. albacares* es netamente costero (30 millas). En su etapa juvenil y pre-adulta (50-110 cm) se distribuyen en zonas costeras y ecuatoriales, de aguas tropicales cíclico-estacionales (FAO, 2019; ICCAT, 2006; Collette & Nauen, 1983). No obstante, de los 65 a 110 cm están influenciados por la productividad de la zona, se agrupan en conglomerados mixtos y migran hacia latitudes más altas durante el verano, aunque permanecen dentro de la zona ecuatorial durante el invierno.

En el Atlántico oriental se reportan migraciones individuales o en cardúmenes desde el Golfo de Guinea y hasta Angola, Cabo López o Senegal y en ocasiones incluso a las Canarias e islas Azores (ICCAT, 2006) (*Figura 4*).

En la adultez, también migran hacia latitudes mayores y particularmente en movimientos transoceánicos sobre todo durante el verano, aunque al parecer la mayor parte regresan a sus zonas de desove con la madurez sexual (110-170 cm) (ICCAT, 2006).

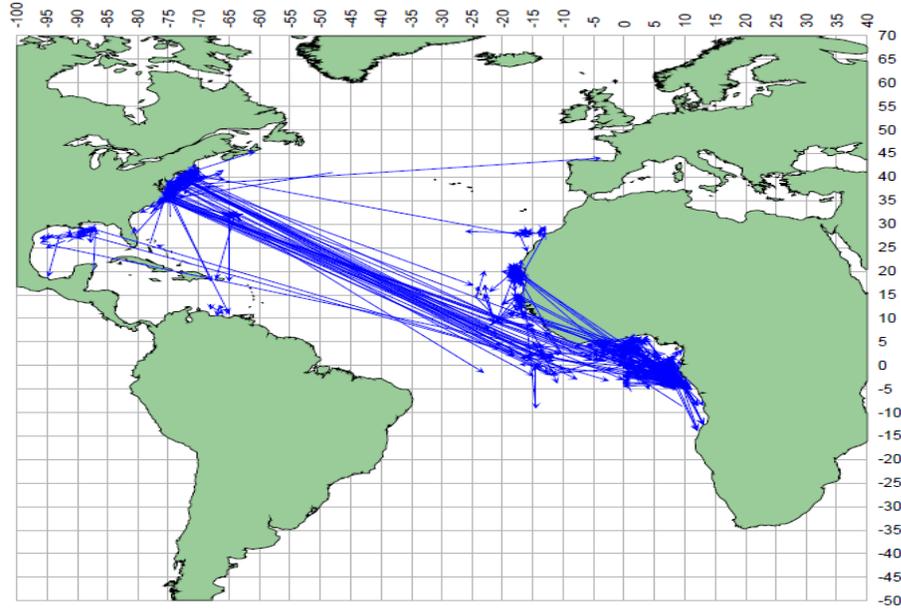
### **Descripción del Área de Estudio**

La profundidad promedio del océano Atlántico es de ~3,300 metros. La cuenca se separa en norte y sur tomando como punto de referencia la contracorriente ecuatorial (CNEO). De este a oeste se divide por la dorsal meso-Atlántica, cuya amplitud es de ~3,320 km de Newfoundland a Irlanda y hasta ~4,800 km al sur de esta zona. El área se estrecha a ~2850 km de Cabo San Roque, Brasil a Cabo de Palmas, Liberia y nuevamente se amplía de Cabo de Hornos a Cabo de Buena esperanza (Fleming, et al., 2019; Gorlinski, Lotha, McKenna, Rafferty, & Sampaolo, 2019).

El norte se caracteriza por poseer una gran cantidad de mares tributarios e islas a lo largo de la costa, a diferencia del Sur. Entre los mares tributarios se encuentra el Golfo de México al occidente y el mar mediterráneo al oriente (Fleming, et al., 2019).

Posee el área de drenaje más grande, es decir, recibe las aguas de una gran proporción de ríos entre los que se encuentran los más grandes y caudalosos del mundo, que incluyen en el margen occidental el Mississippi, Orinoco, Amazonas y en la parte oriental destacan el

Congo, Niger, Loire, Rhine, entre otros (Fleming, et al., 2019; Gorkinski, Lotha, McKenna, Rafferty, & Sampaolo, 2019).



**Figura 4.** Posibles rutas migratorias de *T. albacares*. Juveniles y pre-adultos muestran una distribución relativamente más próxima a la costa, de norte a sur y en sentido inverso en el Golfo de Guinea y área canario-africana. Mientras que los adultos y muchos pre-adultos marcan un flujo migratorio de la zona norte del continente americano hacia el Golfo de Guinea y Mar Caribe (ICCAT, 2006).

Las aguas superficiales del Atlántico norte en general son más cálidas y saladas, las del Atlántico sur más frías y densas, en contraste con las del Pacífico norte que son menos densas y saladas (Reid Jr., 1961).

En cuanto al sistema de corrientes superficiales, el Atlántico ecuatorial está dominado por la corriente norecuatorial (CNE), que fluye hacia el occidente (Bischof, Mariano, & Ryan, 2004; Gyory, Mariano, & Ryan, s. f.; Rowe, Mariano, & Ryan, s. f.), desde la costa nororiental de África hasta la corriente del Golfo (Bischof, Mariano, & Ryan, 2004), que se

caracteriza porque exhibe una gran cantidad de variación estacional, pero con temperaturas que oscilan de 24 - 28°C en invierno a 30 - 32 °C al término del verano y principios del otoño (Bischof, Mariano, & Ryan, 2004) (*Figura 5*).

El Golfo de México recibe influencia de todas las corrientes del Atlántico-occidental. Sin embargo, el mayor afluente lo recibe de la corriente de Yucatán que lleva aguas templadas (16 - 20°C) hacia el borde occidental de su plataforma y genera un área de surgencias (21° - 24.5° N) (Gyory, Mariano, & Ryan, s. f.), mientras que el mayor aporte de aguas cálidas lo recibe del sistema del Caribe, a través de la corriente de Lazo o Bucle<sup>2</sup>, que también se propaga hacia el occidente (Gyory, Mariano, & Ryan, s. f.). Lo anterior corresponde con la formación de *eddies* anticiclónicos estacionales que promueven temperaturas favorables y posibilitan una alta producción primaria hacia el Atlántico norte (Sturges, Lugo-Fernandez, & Shargel, 2005).

Las aguas Subtropicales que se encuentran a unos 150 m de Carolina del Sur son más frías (22-23 °C), pero semejantes a las del Atlántico central – tropical (Gyory, Mariano, & Ryan, s. f.).

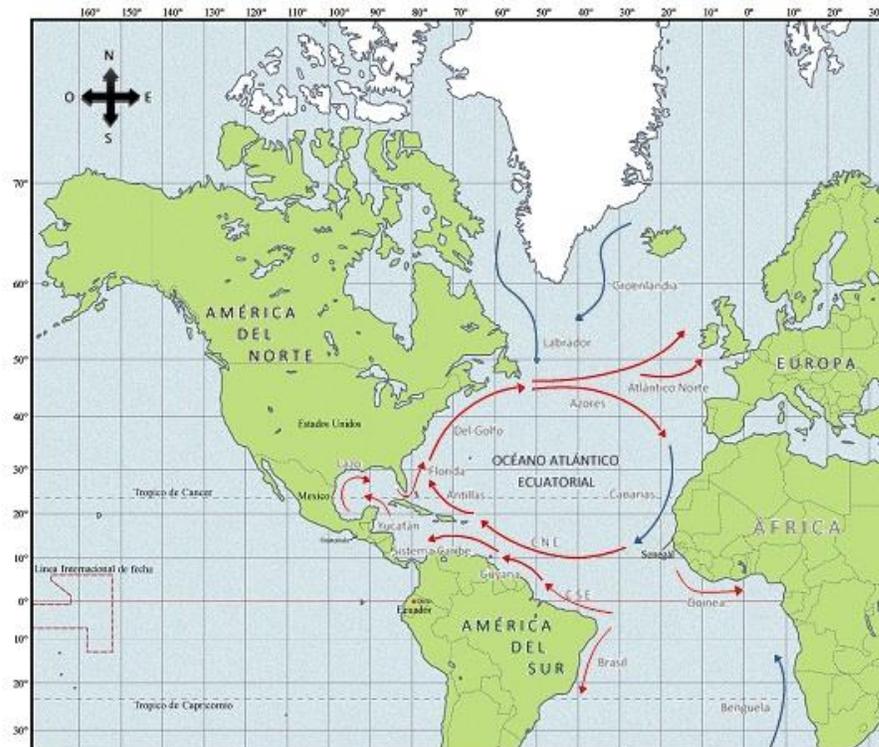
La zona de África occidental, incluyendo al área de Senegal, se caracteriza por presentar niveles bajos de oxígeno (ICCAT, 2012). Además, sus aguas superficiales son más frías que el resto de las corrientes ecuatoriales debido a que se abastece principalmente de la Corriente de Canarias, en especial durante el invierno. No obstante, esto propicia la

---

<sup>2</sup> La Corriente Mexicana se incluye dentro de la corriente de lazo debido a que posee características oceanográficas equiparables en las mismas estaciones del año.

formación de afloramientos en dicha temporada (Gyory, Mariano, & Ryan, s. f.), los cuales son conocidos a lo largo de la zona desde Marruecos e Islas Canarias, hasta Senegal y el Golfo de Guinea (Faye, Lazar, Sow, & Gaye, 2015).

En la misma área, en primavera y verano, el influjo de agua del norte se reduce y la corriente se propaga fuera de la costa con ayuda de la contracorriente ecuatorial (CNEO) (Gyory, Mariano, & Ryan, s. f.). Sin embargo, esto genera una termoclina somera al final de la estación, que reduce la temperatura varios grados en la capa de mezcla a lo largo del ecuador (Bischof, Mariano, & Ryan, 2004).



**Figura 5.** Principales Corrientes del Océano Atlántico ecuatorial; CNE (Corriente Norecuatorial) y CSE (Corriente Surecuatorial). Las flechas azules simbolizan las corrientes frías y las rojas las cálidas. Ruta de corrientes tomada de <http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html>, mapa modificado de <http://socialesjaranda.wikispaces.com/1.4.+Navegamos>.

### **Pesquería de *Thunnus albacares***

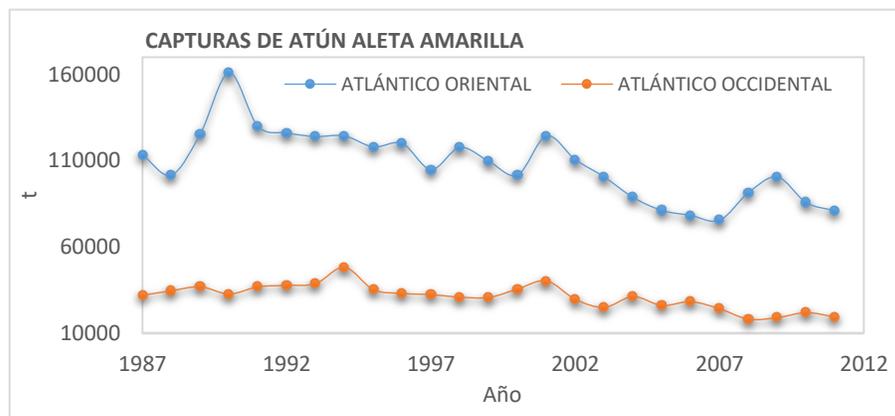
La explotación se extiende a través de los 45°N y 40°S del Océano Atlántico, a lo largo de la zona tropical y un sector de la región subtropical. Suele capturarse con artes de superficie (cerco (*i.e.* purse seine, PS), cebo vivo (*i.e.* bait boat, BB), palangre (*i.e.* long line, LL) y en la última década con línea de mano (*i.e.* hand line) en Brasil (Walter & Sharma, 2017; ICCAT, 2006).

Las artes de cerco en la zona ecuatorial y el palangre en el noroccidente son las técnicas que más contribuyen a la pesca, en toneladas de captura, respectivamente. (Ramírez López, 2018; Walter & Sharma, 2017; ICCAT, 2012; ICCAT, 2011; Díaz Guzmán, Luna Haro, & Solana-Sansores, 2010) (*Figura 7*).

Los principales esfuerzos de pesca en el océano Atlántico se realizan del lado oriental (*Figura 8*). Las tallas de captura que se reportan en el Océano Atlántico son de 30 a más de 170 cm FL (ICCAT, 2008; ICCAT, 2006) y éstas varían por arte de pesca, sexo y región de la cuenca. Usualmente se registran individuos de 35 a 70 cm con cerco y cebo vivo y tallas mayores con palangre (ICCAT, 2006).

La pesca al oriente con cerco y cebo vivo muestra una gran varianza de modas (~50 y 150 cm) y una alta proporción de individuos mayores de 160 cm en el 1° y 4° trimestre del año, durante la temporada de desove, periodo en que se registran las principales capturas de la región. En cambio, las tallas más pequeñas parecen provenir del noroccidente (*i.e.* Golfo de México y EE. UU:), de los registros con cerco (moda 40 cm) y palangre ( $\pm 130$  cm, aprox. de 32 a 39 kg  $\approx 150$  cm) (ICCAT, 2011).

La zona de pesca más influyente en el Atlántico nororiental es el área de Cabo Verde (*p. ej.* con un máximo registrado de 8,413 t al 2008) e islas aledañas. Dicha zona y la costa occidental de África mostraron un aumento de capturas en los últimos años, principalmente con cerco y por el uso de FADs (DCPs), de embarcaciones con bandera europea (ICCAT, 2012; ICCAT, 2011), mientras que alrededor del área de Senegal se reportó un máximo de 1,301 y 1,050 t entre el 2005 y 2011, *sc.* (ICCAT, 2011).

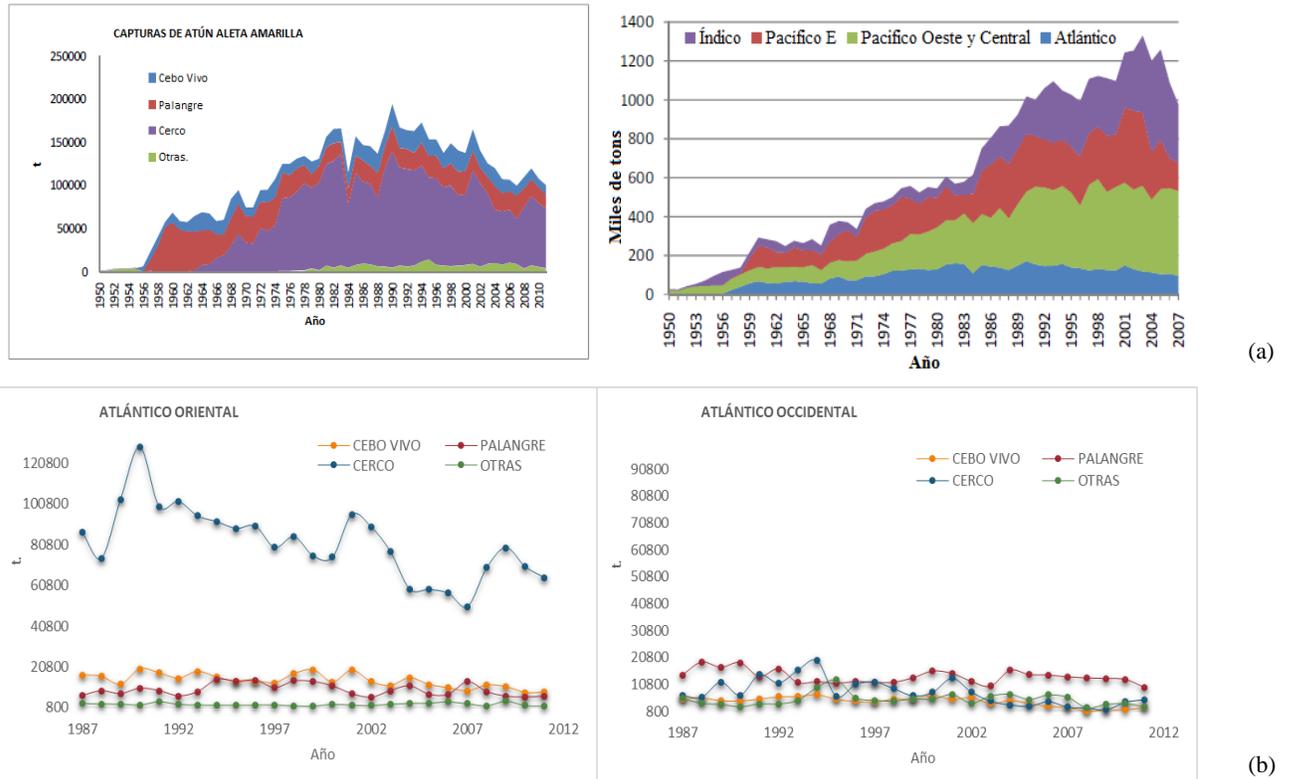


**Figura 6.** Toneladas de captura (t) de atún aleta amarilla en la cuenca del Atlántico por región. El peso de capturas en la región oriental (E) en color azul y del occidente (O) en rojo (ICCAT, 2012).

La principal pesquería en la costa noroccidental del Atlántico fue, durante mucho tiempo, la de EE. UU (NOAA Fisheries, 2019; ICCAT, 2012; Díaz Guzmán, Luna Haro, & Solana-Sansores, 2010). No obstante, en la actualidad ésta disminuyó sustancialmente y el principal esfuerzo pesquero es el mexicano (NOAA Fisheries, 2019; ICCAT, 2011).

En el Golfo de México el aporte promedio anual de capturas es de ~1,000 t de barcos palangreros de Tuxpan y Yucatán, con un máximo de pesca de ~1,390 t en el año 2000 y de

1,174 t en el 2011. Aunque la media de capturas de embarcaciones extranjeras fue de 2500 t entre los años 2005 y 2010 (Díaz Guzmán, Luna Haro, & Solana-Sansores, 2010).



**Figura 7. (a)** Capturas totales anuales de atún aleta amarilla (en toneladas) en el Océano Atlántico por Arte de Pesca (izquierda). Desembarque de *T. albacares* por stock (derecha). Base estadística de Fishstat, FAO. Modificada de Tapia 2010 (ICCAT, 2012). **(b)** Capturas (t.) de atún aleta amarilla por arte de pesca, para el Atlántico oeste a la izquierda y para el Atlántico este a la derecha, de 1987 al 2011 (ICCAT, 2012).

## Genética y Administración Pesquera

La pérdida de los recursos biológicos está ligada a la de los recursos genéticos, y en ésta también se involucra directa o indirectamente el impacto de las actividades humanas (Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Allendorf, Ryman, & Utter, 1987). Ello establece la necesidad de modificar los esquemas y estrategias de estudio y aprovechamiento tradicionales, mediante la comprensión del impacto de la pesca y el estudio y determinación

de las poblaciones en términos de *stocks biológicos*, bajo un contexto holístico y multidisciplinario (FAO, 2019; Secor, 2014; Frankham, Ballou, Briscoe, & McInnes, 2010; Reiss, Hoarau, Dickey-Collas, & Wolff, 2009; Ward R. D., 2000).

### *Stocks de Pesca*

En sentido amplio, el término *stock* se define como la fuente de la que deriva algo con posibilidades de delimitarse. También, como un grupo de organismos sobre los que ejerce la captura comercial y del que se genera la descendencia que reemplaza a la población de organismos extraídos; es un término análogo a una población, colonia o cultivo de organismos, con los descendientes o linaje de un individuo (Merriam-Webster, Inc., 2019; Secor, 2014).

En las pesquerías se utiliza para referirse a unidades de administración o subpoblaciones biológicas identificables (Fromentin, Ernande, Fablet, & De Pontual, 2009). De acuerdo con Ihssen, et al., (1981): “es un grupo intraespecífico de individuos que se aparean al azar con integridad espacial y temporal” (Carvalho & Hauser, 1994).

No obstante, frecuentemente existen factores evolutivos que promueven la aparición de diferencias genéticas entre las poblaciones que conforman un *stock* (Fromentin, Ernande, Fablet, & De Pontual, 2009). Por ejemplo, un cambio en la proporción de individuos de un grupo puede causar una diferencia en la supervivencia y reproducción de la población (Allendorf, Ryman, & Utter, 1987). De modo que, con el tiempo, dichos cambios se pueden reconocer en las frecuencias *alélicas* de diversas regiones genéticas de las poblaciones y dar como resultado la aparición de subpoblaciones o unidades biológicas identificables, que en genética suelen llamarse *stocks* (Fromentin, Ernande, Fablet, & De Pontual, 2009).

Es así que, en el ámbito de la genética de pesquerías, se ha definido como un grupo de individuos con características fenotípicas y genotípicas en común, debidas a cambios en su composición genética (Allendorf, Ryman, & Utter, 1987). Estos organismos ordinariamente comparten sus historias de vida (incluyendo aspectos fisiológicos como la tolerancia a la temperatura o salinidad y biológicos como tasas de crecimiento o edad de madurez), rasgos ecológicos (*p. ej.* patrones de migración específicos y sitios de desove) y hábitats o regiones de distribución (Fromentin, Ernande, Fablet, & De Pontual, 2009; Schaefer, 2009; Begg & Waldman, 1999; Booke, 1999).

### **La Genética de las Poblaciones**

Estudia las bases genéticas de la variación en los organismos, las causas y los patrones de la diversidad genética en las especies, y puede explicar la composición genética que se observa y los cambios en ésta a causa de factores evolutivos (Piñero, Barahona, Eguiarte, & Salas, 2008).

La supervivencia y reproducción de un grupo de determinada especie puede cambiar si existe una diferencia en la composición genética de sus integrantes (Allendorf, Luikart, & Aitken, 2012). Por ello, partiendo de que las pesquerías requieren conservar los recursos existentes para asegurar el rendimiento óptimo de los productos pesqueros, es necesario entender las bases genéticas que rodean a las especies y describir las fuerzas responsables de la variación genética en ellas (Allendorf, Ryman, & Utter, 1987).

El ambiente y los límites fisiológicos de cada especie propician presiones a las que se suma la pesca a gran escala (*p. ej.* seleccionando tallas). En conjunto dichas presiones tienen

el potencial de reducir la variabilidad, diversidad genética o tamaño efectivo poblacional de las especies ( $N_e^3$ ) (Hedrick, 2011; Reiss, Hoarau, Dickey-Collas, & Wolff, 2009).

Si las poblaciones se encuentran localmente adaptadas (*p.ej.* son recurrentes a un solo lugar de desove o forrajeo), los efectos de la selección y deriva juegan un papel relevante. Una disminución de la variación genética adaptativa o neutral podría disminuir el potencial evolutivo y repercutir en la capacidad de recuperación de las poblaciones. En tal caso, de no realizarse ninguna intervención que invierta este ciclo, las especies pueden encaminarse hacia un “vórtice de extinción”, como es el caso de la caída de la anchoveta peruana a principios de los 70 o el drástico descenso del bacalao en Nueva Inglaterra y Canadá a finales de los 80 (Hedrick, 2011; Fromentin, Ernande, Fablet, & De Pontual, 2009; Reiss, Hoarau, Dickey-Collas, & Wolff, 2009; Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Pauly, et al., 2002).

El entendimiento de la dinámica poblacional de los organismos ha influenciado los esquemas de administración pesquera de algunas especies marinas y pelágicas de importancia pesquera, como en el salmón, el pez espada y algunos túnidos, incluyendo al atún aleta amarilla (Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Hauser & Ward, 1998; Carvalho & Hauser, 1998; Kumar & Kocour, 2015).

Para poder rastrear cambios en la variabilidad, diversidad genética o en el tamaño efectivo poblacional de las especies e identificar los *stocks* genéticos que las componen, la genética hace uso de diversas herramientas bioquímicas y moleculares que pueden reconocer

---

<sup>3</sup> Número de individuos reproductivos que con el aporte de su genoma a la siguiente generación generan los mismos valores de endogamia, varianza o heterocigosidad que la población de estudio.

sitios heredables representativos del genoma e identificar a los grupos más íntimamente relacionados, espacial y/o temporalmente (Semagn, Bjornstad, & Ndjiondjop, 2006; Begg, Friedland, & Pearce, 1999; Booke, 1999).

### *Marcadores Genéticos*

Un marcador genético es una región del genoma con una ubicación o secuencia determinada, generalmente asociada a algún carácter o rasgo fenotípico, que permite diferenciar a los individuos y es rastreable a través de las generaciones (Semagn, Bjornstad, & Ndjiondjop, 2006).

Para identificar poblaciones naturales se pueden usar marcadores que permitan analizar al ADN directa (*p.ej.* genes) o indirectamente (*p.ej.* proteínas). Aquellos que lo exploran directamente suelen enfocarse a algunas regiones particulares del genoma; codificantes o no codificantes, nucleares o mitocondriales. La selección de cada uno de ellos aporta evidencia de distintas formas de herencia y variación y puede contar una historia evolutiva diferente (Fromentin, Ernande, Fablet, & De Pontual, 2009; Booke, 1999).

Diversos estudios en peces pelágicos de interés comercial se centran en el uso de marcadores altamente polimórficos debido a que éstos suelen proveer información sobre los procesos evolutivos recientes que separan a los grupos de interés, sobre los cuales resulta pertinente adoptar medidas de protección y/o manejo. El uso de marcadores nucleares permite, obtener información proveniente de ambos padres lo que es de gran relevancia en términos de conservación (Ljungqvist, Åkesson, & Hansson, 2010; Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008).

Debido a que en muchas poblaciones marinas de peces pelágicos comerciales suele reconocerse muy poco o ningún grado de diferenciación genética, prevalece la idea de que los *stocks* son genéticamente indistinguibles y muchos de ellos son administrados como una sola población *panmítica* (*i.e.* sin límites o restricciones de apareamiento, al azar) (FAO, 2019; Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Allain, 2005; Graves, 1998). Sin embargo, diversos estudios genéticos aportan evidencia de diferenciación en peces pelágicos dentro y entre cuencas oceánicas, lo que demuestra que estas divisiones son más comunes de lo que parecen. Tal es el caso del arenque del Atlántico (*Clupea harengus L.*) (Gaggiotti, et al., 2009; Shaw, Turan, Wright, O'connell, & Carvalho, 1999), el pez vela (*Istiphorus*) o la anchova o anjova (*Pomatomus saltatrix*), entre otras especies cosmopolitas (Graves, 1998).

Algunos marcadores, como los mitocondriales y los microsatélites, destacan por detectar diferenciación genética significativa en especies donde esto aún no se había logrado (Reeb, 2010; Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008). Por ejemplo, Riccioni, et al., (2010), con el uso de microsatélites, descubrieron que el atún aleta azul del Atlántico (ABFT, por sus siglas en inglés o *Thunnus thynnus*) mostraba estructura genética que coincidía con algunos estudios de marcaje que probaron fidelidad de los grupos a sus sitios de desove y auto reposición de las poblaciones locales (Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008).

#### Microsatélites.

Los microsatélites forman parte de los llamados SSR o STR (por sus siglas en inglés, *simple sequence repeat* y *short tandem repeat, sc.*). Sus fragmentos de ADN se caracterizan por poseer repeticiones cortas de secuencias pequeñas de nucleótidos de dos a seis unidades (usualmente por duplicación). Pertenece a las denominadas repeticiones en tándem de

número variable (*i.e.* VNTR por sus siglas en inglés), lo que hace hincapié en su alta variabilidad, y normalmente se asocia a regiones no codificantes. Por ende, se considera que representan variación neutral, esto es, que sobre ellos la influencia de la selección es mínima o nula, por ello sugiere que la deriva génica es la principal fuerza evolutiva que opera en las poblaciones (Hedrick, 2011; Väli, Einarsson, Waits, & Ellegren, 2008).

Además de ser útiles en la detección de diferencias sutiles entre los individuos, se emplean para identificar grupos con una relación de ascendencia o descendencia, demostrar límites en el flujo génico e incluso en ocasiones para deducir la acción de la selección. En consecuencia, se estima que poseen un nivel de resolución adecuado para identificar relaciones genéticas, esclarecer procesos de divergencia en poblaciones naturales y delimitar *stocks* (Hedrick, 2011; Schuelke, 2000; Begg, Friedland, & Pearce, 1999; Booke, 1999; Ellegren, 1992; Litt & Luty, 1989).

Estos se han utilizado con éxito en la investigación de estructura poblacional de organismos acuáticos y marinos complejos, como el salmón y el rivulín de manglar (*Kryptolebias marmoratus*), junto a otras especies pelágicas de interés comercial en que la identificación de *stocks* sigue siendo un reto. Entre ellos destacan algunos estudios de tiburones y marlines, y de algunos túnidos como el atún aleta azul y el mismo atún aleta amarilla, entre otros (Ljungqvist, Åkesson, & Hansson, 2010; Väli, Einarsson, Waits, & Ellegren, 2008; Keeney & Heist, 2003; Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001).

#### *Estudios previos de conectividad genética en Thunnus albacares*

Como se mencionó anteriormente, es posible identificar unidades biológicas independientes mediante un análisis de divergencia genética entre poblaciones, que indique

si las muestras son genéticamente diferentes (Frankham, Ballou, Briscoe, & McInnes, 2010; Allendorf, Ryman, & Utter, 1987).

Las primeras evaluaciones de estructura genética en *T. albacares* se realizaron en la cuenca del Pacífico entre muestras del Pacífico central, oriental y occidental, mediante el análisis de la variación de perfiles de proteínas. Desafortunadamente la evidencia genética fue tenue, comprobando la falta de agudeza de la herramienta (Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001; Ward, Elliott, & Innes, 1997; Ward R. D., Elliott, Grewe, & Smolenski, 1994). Además, por tratarse de marcadores de regiones codificantes, la influencia de la selección en estos da lugar a más de una interpretación de los resultados y no permite identificar el peso de la deriva o el flujo genético en la muestra (Ward, Elliott, & Innes, 1997; Ward R. D., Elliott, Grewe, & Smolenski, 1994). De cualquier forma, con ellos se detectó una gran cantidad de variación que sugirió la presencia de dos *stocks* en la cuenca del Pacífico (Ward, Elliott, & Innes, 1997; Ward R. D., Elliott, Grewe, & Smolenski, 1994; Sharp, 1978).

El desarrollo de técnicas con marcadores mitocondriales respaldó algunos de los resultados con proteínas, como una gran cantidad de variación entre los individuos (Wu, et al., 2010; Dammannagoda, Hurwood, & Mather, 2008), pero no resuelve el estado del *stock* del Océano Atlántico (Farnham, 2003; Ely, Black, & Alvarado Bremer, 1999; Scoles & Graves, 1993). Ward, Elliott, & Innes (1997) registraron algunas señales débiles de diferenciación que junto al resultado del estudio de una *alozima* los lleva a sugerir la existencia de tres poblaciones interoceánicas, el Atlántico, Índico y Pacífico, aunque basados en el estudio de un solo sitio del Atlántico, en el Golfo de México, con un  $n = 40$ , y no encontraron diferencias dentro de los océanos. Asimismo, Ely, et al., (2005) registraron diferenciación genética baja entre el Océano Atlántico e Indo-Pacífico en una evaluación con

tres muestras del Océano Atlántico, una del Pacífico oriental y otra del océano Índico. No obstante, la única colección del Atlántico noroccidental que utilizaron fue una muestra pequeña en la que agruparon individuos del Golfo de México con otros de la costa del caribe noroccidental en Florida ( $n = 31$ ) y no encontraron evidencia de diferencias dentro de ninguno de los océanos, aunque reportaron que la mayor parte de la variación genética que encontraron correspondía a diferencias dentro de las poblaciones e individuos. De cualquier forma, los marcadores mitocondriales cuentan una historia matrilineal, lo que puede aportar información desde una perspectiva histórica en la señal de divergencia y conservar una señal de variación ancestral que puede dar una impresión distinta a las señales de diferenciación contemporáneas (Allendorf & Luikart, 2007), sobre todo considerando que en la especie se reporta una diferencia en la proporción de hembras (ICCAT, 2006).

El uso de microsatélites ha logrado incrementar la capacidad de encontrar diferencias genéticas representativas de la variación del genoma y asegurar la distinción de unidades de manejo en función de la acción de la deriva génica. Esto ha resultado útil en materia de conservación (Ljungqvist, Åkesson, & Hansson, 2010; Ward, Elliott, & Innes, 1997), sobre todo en el caso de algunas especies pelágicas de grandes tamaños demográficos, (v.g. O'Connell & Wright, 1997; Riccioni, et al., 2010). Además, permitieron identificar aislamiento genético intra e inter oceánico en poblaciones de *T. albacares* de los océanos Índico (Dammannagoda, Hurwood, & Mather, 2008) y Pacífico, *sc* (Sandoval Lurrabaquio Alvarado, 2012; Morales Villegas, 2009; Díaz-Jaimes & Uribe-Alcocer, 2006; Qiu & Miyamoto, 2011; Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001).

Lamentablemente, la única evaluación que dirigió su enfoque sobre la cuenca del Atlántico, con microsatélites y un segmento de ADNmt, no capturó evidencia de

diferenciación en una muestra oriental (de larvas y juveniles del Golfo de Guinea) y otra occidental (de adultos del Golfo de México), aunque confirmó el gran nivel de variación intrapoblacional e individual de la especie (Farnham, 2003).

Por otro lado, algunas técnicas recientes de secuenciación del genoma para detectar polimorfismos de nucleótidos simples (SNPs, por sus siglas en inglés), mostraron heterogeneidad y diferenciación genética intra e interoceánica mediante un sustancial número de *loci*, confirmando lo reportado previamente en estudios con microsatélites, pero con un alto grado de significancia estadística (Pecoraro, et al., 2018; Pecoraro, et al., 2016; Barth, Damerau, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Grewe, et al., 2015). Entre estos estudios el de Barth, et al., (2017) y Pecoraro, et al., (2018) mostraron señales de variación entre localidades al oriente y noroccidente del océano Atlántico, misma que Barth, et al., (2017) encontraron únicamente a través de los análisis discriminantes y de componentes principales. Sin embargo, la evidencia que estos autores presentan puede atribuirse a diferencias en *loci* bajo selección.

Otro ejemplo de que aplicar un mayor número de marcadores puede detectar señales de estructura dentro de las cuencas es el estudio de Sandoval Lurrabaquio Alvarado (2012). Previamente, el estudio de Morales Villegas (2009) no encontró diferencias significativas entre las cuencas del Océano Atlántico y Pacífico con 4 *loci* tetranucleótidos en una muestra de 340 individuos de una localidad del océano Atlántico y cinco del Pacífico-oriental. No obstante, Sandoval Lurrabaquio Alvarado (2012) mostró tres regiones estructuradas con los mismos marcadores al utilizar 3 *loci* especie-específicos más, en 276 individuos y siete localidades dentro de la cuenca del Pacífico (*i.e.* este, oeste y central).

## JUSTIFICACIÓN

*T. albacares* es una especie esencial en el balance ecosistémico de las comunidades epipelágicas y mesopelágicas del océano, y uno de los recursos pesqueros más importantes a nivel mundial, por su abundancia y el nivel trófico que ocupa (FAO, 2019; Potier, et al., 2004; Young, et al., 2010). En la cuenca del Atlántico hay indicios de que el esfuerzo y mortalidad por pesca exceden los niveles reportados y asociados al RMS (Rendimiento Máximo Sostenible) (Collette, et al., 2011; Farnham, 2003; Garcia, 1994).

En la administración de recursos pesqueros, se utilizan las *unidades de pesca* o *stocks* de las especies como medida de conservación a fin de delimitar a las especies. Para ello se establecen aquellos grupos biológicos que, en principio, poseen integridad espacial y temporal (Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Carvalho & Hauser, 1994; Allendorf, Ryman, & Utter, 1987), para identificar los componentes que las hacen diferentes.

Los estudios que evalúan caracteres químicos o fenotípicos (*i.e.* merísticos, morfométricos o isotópicos), si bien proveen evidencia importante para la determinación de *stocks*, en diversas especies no suelen ser suficientes, como en el caso del atún aleta amarilla (ICCAT, 2012; ICCAT, 2011; Schaefer, 2009).

Esto hace esencial evaluar desde el punto de vista de su genética el número de poblaciones en la cuenca del Atlántico, donde hasta el momento se ha considerado la existencia de una población única (ICCAT, 2006; Ward R. D., 2000). No obstante, *T. albacares* manifiesta características asociadas a su estructura genética, rastreable mediante marcadores moleculares (*p. ej.* Pecoraro, et al., 2018; Ward R. D., 2000), como limitar sus movimientos de larga distancia (Hoolihan, et al., 2014; Klimley & Holloway, 1999) y

reproducirse en distintos periodos por área de desove (ICCAT, 2011; Díaz Guzmán, Luna Haro, & Solana-Sansores, 2010; ICCAT, 2006).

Las evaluaciones genéticas de *T. albacares* con muestras del océano Atlántico se han circunscrito al uso de marcadores de herencia materna y sujetos a selección, lo que dificulta observar el efecto de la deriva génica en las poblaciones (Pecoraro, et al., 2018; Ward, Elliott, & Innes, 1997). Por ello es importante una evaluación genética en dicha cuenca mediante el uso de marcadores neutrales y herramientas de análisis con mayor poder estadístico (Dammannagoda, Hurwood, & Mather, 2008; Díaz-Jaimes & Uribe-Alcocer, 2006; Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001).

Omitir la presencia de *stocks biológicos* puede comprometer la estabilidad y potencial de recuperación de la especie, aun antes de que se manifiesten señales de declinación poblacional (Reiss, Hoarau, Dickey-Collas, & Wolff, 2009; Worm, et al., 2009; Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Hoarau, et al., 2005; Ward R. D., 2000; Allendorf, Ryman, & Utter, 1987).

## **HIPÓTESIS**

Las diferencias en las temporadas y sitios de desove que se reportan para *Thunnus albacares* entre los márgenes oriental y occidental del océano Atlántico y el registro de desplazamientos limitados de los individuos, tienen el potencial de limitar el flujo genético entre las regiones al oriente y occidente de la cuenca y propiciar diferencias genéticas que pueden detectarse mediante marcadores moleculares altamente variables como los microsatélites.

## OBJETIVOS

### Objetivo General

Estimar la diversidad genética y evaluar el grado de divergencia de *T. albacares* entre poblaciones del oriente y occidente de la cuenca del océano Atlántico, mediante el uso de microsatélites.

### Objetivos específicos

1. Obtener los genotipos de ocho *loci* de microsatélites en muestras del Atlántico Nororiental, Noroccidental, Golfo de México y Pacífico Nororiental, y evaluar su ajuste al modelo de equilibrio de Hardy-Weinberg.

2. Estimar y analizar parámetros de variabilidad genética para cada *locus* y localidad analizada.

3. Estimar y analizar parámetros de divergencia genética entre las regiones Nororiental y Noroccidental del océano Atlántico y entre cuencas oceánicas, con la región del Pacífico, como grupo control.

4. Identificar factores que afecten y contribuyan con la diversidad y divergencia genética de las localidades del océano Atlántico.

## METODOLOGÍA

### Obtención de Muestras

Se obtuvieron muestras de tejido y extracciones de ADN de *T. albacares* de la colección del Laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos (LabGenOAc) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la UNAM. Los tejidos se encontraban

preservados individualmente con alcohol al 70% o en solución Buffer-DMSO (*Apéndice I*), para evitar la degradación del ADN.

En total se utilizaron 214 muestras de *T. albacares*, 143 de tres localidades del Atlántico, colectadas entre 1990 y 2005, y también 71 muestras de dos localidades del Pacífico de 1994 y 1996 (*Figura 8*), las cuales se incluyeron con la finalidad de evaluar la divergencia genética asociada a una interrupción total del flujo genético en la especie, que es lo que se espera entre el Atlántico y Pacífico. De esta manera, también se evalúa la eficacia de los marcadores genéticos utilizados en la estimación de estructura genética (*Tabla 1*).

La colección del Atlántico incluyó una muestra de la región Nororiental (NE), procedente de Senegal y tres del área noroccidental (NO); dos de Carolina del Sur tomadas en distintos años y una del Golfo de México, específicamente de Tuxpan, en el estado de Veracruz, México (*Tabla 1*). La colección del Pacífico incluyó tres muestras de la región nororiental del Pacífico mexicano, dos de la Isla de Revillagigedo de 1994 y una de Baja California sur de 1996 (*Figura 8*).

**Tabla 1.** Colecta de *T. albacares* utilizada en este estudio. *N* = número de individuos

Localidad	<i>N</i>	Año de colecta	Cuenca Oceánica y Región	Abreviatura	Coordenadas	
					N	O
Carolina del Norte	26	1990	Atlántico noroeste	<i>At (At90)</i>	37° 16'	76° 29'
Carolina del Norte	10	Jul-2001	Atlántico noroeste	<i>At (At01)</i>	35°36'44''	74°29'27''
					35°37'05''	74°25'98''
Tuxpan	50	2005	Golfo de México	<i>Tx (Tx05)</i>	20°57'	97°24'
Senegal	57	2004	Atlántico este	<i>Se (Se04)</i>	14°41'	17°26'

Revillagigedo	24	Jun-Ago 1994	Pacífico noreste	<i>Re (Re94)</i>	12°38'	124°4'
Revillagigedo	23	Jun-Ago 1994	Pacífico noreste	<i>Re (bis)</i>	13°05'	119°1'
Los Cabos, Baja California	24	Julio 1996	Pacífico este	<i>Ca (Ca96)</i>	24°08'	110°18'

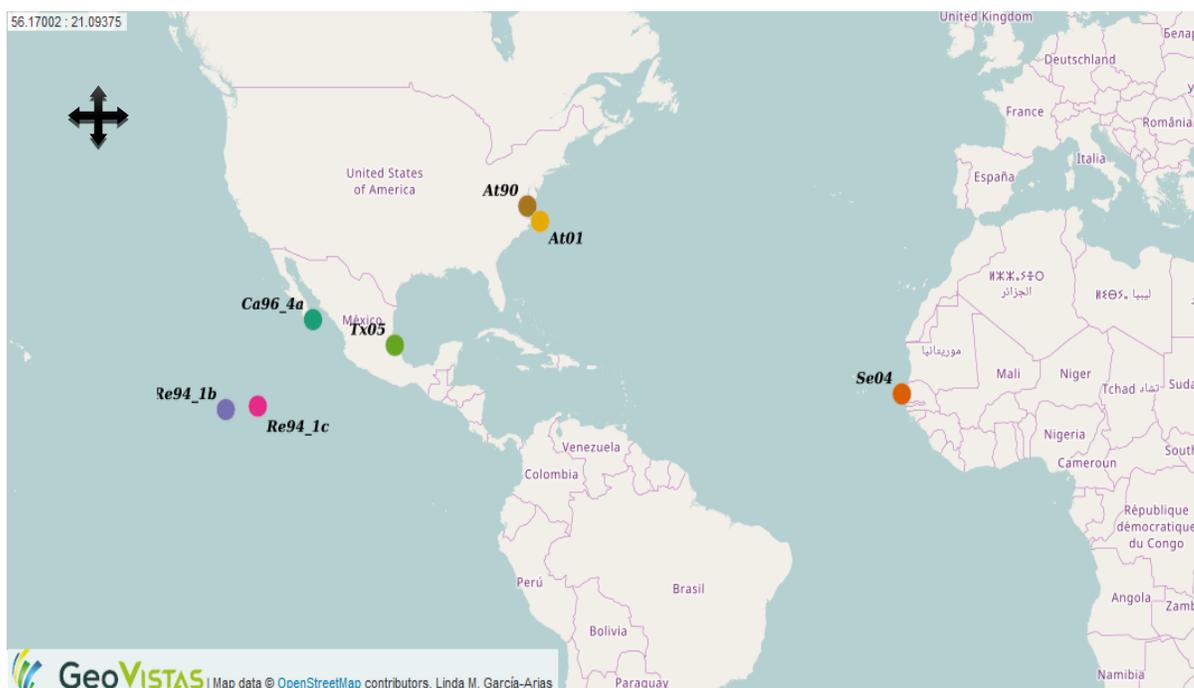


Figura 8. Mapa de los sitios de colecta de *T. albares*.

### Extracción de ADN

La extracción de ADN se realizó mediante tres protocolos:

La del Atlántico (At90) fue realizada con la técnica de Fenol-Cloroformo de Sambrook, Fritsch, & Maniatis (1989). Las extracciones de los tejidos del Pacífico (Re94 y Ca96), Senegal (Se04) y Tuxpan (Tx05), con el método de Chris-Lysis de Laird, et al., (1991)

adaptado (*Apéndice I*), mientras que los tejidos de Carolina del Norte del 2001 (At01) se procesaron mediante el protocolo de extracción de hígado y cerebro de ratón de Wizard® Genomic DNA Purification Kit (Promega Co, USA), modificado según las recomendaciones del fabricante (*Apéndice I*).

Se tomaron algunas lecturas de la concentración de ADN mediante un espectrofotómetro (nanodrop) y la calidad de las extracciones se verificó por medio de una electroforesis en gel de agarosa al 1%, tomando una muestra al azar de cada sitio, en virtud de la nitidez, tamaño e intensidad de la banda expuesta. Los geles se revelaron con Bromuro de Etidio o solución GelRed™ Nucleic Acid Gel Stain (Biotium Inc., USA) y se observaron a través de un transiluminador de rayos UV.

### **Amplificación de ADN**

Se utilizó la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) para amplificar ocho regiones microsatelitales, cuatro de *loci* tetranucleótidos aislados del atún aleta azul (*Thunnus thynnus thynnus*); *Tth-5*, *Tth-10*, *Tth-21* y *Tth-34* (McDowell, Díaz-Jaimes, & Graves, 2002) y cuatro dinucleótidos desarrollados para el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), *cmrTa-113*, *cmrTa-117*, *cmrTa-125* y *cmrTa-208* (Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001), de aquí en adelante citados como *5*, *10*, *21*, *34*, *113*, *117*, *125* y *208*, *sc*. Sin embargo, el *locus 113* no se incluyó en el resto de la evaluación y análisis de los datos, debido a las dificultades encontradas para recuperar consistentemente sus genotipos (*Tabla 2*).

La eficiencia de cada reacción se evaluó con *primers* sin fluorescencia hasta establecer las condiciones óptimas de PCR para cada grupo de muestras.

Cada componente de la solución de PCR ( $MgCl_2$ , ADN, cebadores (F y R)), tiempos y temperaturas de alineación y extensión se ensayó a partir de los parámetros reportados para cada *locus* (McDowell, Díaz-Jaimes, & Graves, 2002; Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001; Boutin-Ganache, Raposo, Raymond, & Deschepper, 2001; Schuelke, 2000), en termocicladores de dos placas (Eppendorf, Mastercycler® gradient; Thermo, Px2 Thermal cycler & Axygen® MaxyGene™ II Thermal Cycler) (Apéndice D).

Los productos de PCR se examinaron en geles de agarosa al 3% y poliacrilamida al 40% y se descartaron las extracciones con la mayor cantidad de artificios y aquellos que no amplificaron bajo ninguna de las condiciones ensayadas (principalmente variaciones en las temperaturas de alineamiento, concentraciones de ADN, cebadores y  $MgCl_2$ ).

**Tabla 2.** Características de los *loci* de microsatélites amplificados para *T. albacares*. Nombre del *locus*, secuencia de los iniciadores, motivo de repetición, tamaño de los alelos (en pares de base, pb), fuente.  $R_a$  = Rango del tamaño alélico en pares de bases.

<i>Locus</i>	Secuencia del primer (5' – 3')	Motivo	$R_a$ (pb)	Fuente
<i>Tth-5</i>	F: AGGGGGTGGACAAAATAAAAGG R: TGGGAGTGGAGAATGACAGGAGAG	(CTGT) <sub>4</sub>	108-144	McDowell, et al., 2002
<i>Tth-10</i>	F: GCTGAGCACGCATTTACTGTAG R: CGTCACAACCTTCCAACCTCG	(GACA) <sub>6</sub>	112-124	McDowell, et al., 2002
<i>Tth-21</i>	F: GACAGAGAGACAGAGAGAAGGGGAGGACA R: CACAGAGTTGATAACAGCGGCAG	(GACA) <sub>5</sub>	120-140	McDowell, et al., 2002
<i>Tth-34</i>	F: GATGCCATTTCTCTGTCTATCTG R: AAGCCGTTCCCTCAGTGTC	(CTGT) <sub>7</sub>	88-148	McDowell, et al., 2002
<i>cmrTa-117</i>	F: TCACAGCATGGGACAAC R: ATAGTGAAATGATTAGAACAGTGC	(CA) <sub>12</sub>	150-220	Appleyard, et al., 2001

<i>cmrTa-125</i>	F: TTGGGCTGCCTGATGAAG	(CA) <sub>10</sub>	148-176	Appleyard, et al., 2001
	R: GTGTCTCTGAAATGATGGAAACA			
<i>cmrTa-208</i>	F: CACAAACTTCCTCTTAAACCGATCATG	(CA) <sub>10</sub>	135-153	Appleyard, et al., 2001
	R: GATGTATGGAAAGCAGGGGACTG			

---

Después de estandarizar las condiciones de PCR, se utilizaron *primers* marcados con fluorescencia para su análisis posterior mediante electroforesis capilar, utilizando una sonda diferente para cada *loci* con fragmentos de tamaño superpuesto.

Para algunas reacciones se utilizaron cebadores de ida con un fluoróforo determinado (*i.e.* FAM – 117, 5; VIC – 208, 10; NED – 125, 21 & PET – 34, 113; sintetizados por Applied Biosystems®) (McDowell, Díaz-Jaimes, & Graves, 2002; Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001) y para otras, *primers* ligados a una secuencia *universal* (*M13*) de 17 pb adicionales, en conjunto con tres lotes de secuencias complementarias marcadas con sonda fluorescente (FAM, VIC y NED) (Boutin-Ganache, Raposo, Raymond, & Deschepper, 2001; Schuelke, 2000), sintetizados en el Instituto de Biotecnología (IBT) de la UNAM.

Las reacciones se llevaron a un volumen total de 10 µl, con: 0.2 µL dNTP's, 0.025 U de Taq polimerasa y de 0.2 a 1 µL de ADN genómico, en una solución buffer 10X, 20mM de Tris – HCl (pH 8.4) y 50 mM de KCl, con 0.5 a 4 µL de MgCl<sub>2</sub>, 0.025 a 2 µL de cebadores F, de 0.25 a 2 µL de cebador R y en el caso del protocolo con fragmento *M13* de 0.25 a 2 µL de primer *M13* con fluorescencia.

El programa de amplificación para el caso de los *primers* con fluoróforo, sin *M13*, consistió en un ciclo inicial de desnaturalización a 94°C, de 27 a 30 ciclos con 30 segundos de desnaturalización a 94° C, 45 segundos de alineación de 48 a 64° C (de acuerdo con el

*primer* utilizado), 1 minuto de extensión a 72° C y un último ciclo de 7 minutos de extensión final a 72°C (*Apéndice II*).

El programa de amplificación para los *primers* con secuencia *M13* marcada constó de dos fases: La primera, de un ciclo de desnaturalización a 94 o 95°C por 5 minutos, de 27 a 30 ciclos con un minuto o 30 segundos de desnaturalización a 95°C, un minuto o 45 segundos de 58 a 62°C para cada *loci* (de acuerdo al *primer*), 45 segundos o un minuto de extensión a 72°C y un ciclo de extensión final de 10 minutos a 72°C. La segunda fase, de 8 ciclos, específicos para amplificar los fragmentos *M13* con sonda fluorescente, con 30 segundos de desnaturalización a 94°C, 45 segundos de alineación a 53°C, 45 segundos de extensión a 72°C y un ciclo de 10 minutos de extensión final a 72°C (*Apéndice II*).

#### *Genotipificación de los Microsatélites*

Se colocó de 1 a 1.5µL de ADN amplificado en una placa de corrimiento *multiwell* de 96 pozos, con la solución de hasta 4 *loci* de microsatélites en cada uno de éstos y un volumen final de 10 µL de una dilución al 95% de formamida y 5% de *ladder* GeneScan™ 500 LIZ<sup>4</sup> de Invitrogen, de acuerdo con la técnica de paneles múltiples, para su posterior electroforesis capilar.

La electroforesis capilar se llevó a cabo por medio de un secuenciador automático, ABI Prism® 3100 Avant de ocho capilares<sup>5</sup>, en el Instituto de Biología de la UNAM y posteriormente, la lectura de los genotipos se realizó con los programas GeneMapper®

---

<sup>4</sup> Patrón de referencia de tamaño conocido, para identificar el tamaño de los fragmentos analizados.

<sup>5</sup> Traduce la señal en datos de longitud de fragmento

(Software Versión 3.7 y 4.0 de Applied Biosystem) y GeneMarker® software (V2.2.0© SoftGenetics)<sup>6</sup> (para más detalle consultar el *Apéndice III*).

Posteriormente, se creó una matriz de datos en Excel® con los genotipos identificados por localidad, en la que se descartó a aquellos individuos con menos de cinco de los siete *loci* genotificados. A partir de dicha matriz y mediante el programa CONVERT 1.31 (Glaubitz, 2004) se generaron otros archivos con diferentes formatos, conforme a los requerimientos de cada software de análisis.

Una vez llena la base de datos, se evaluó la presencia de errores de genotipificación por alelos nulos (*i.e.* uno o más alelos que no amplifican durante la PCR), *stutters* o dominancia de alelos pequeños (*i.e.* alelos de un genotipo que amplifican más eficientemente que otros con más pb) a través de MicroChecker versión 2.2 (van Oosterhout, Hutchinson, Wills, & Shipley, 2004), bajo un 95% de confianza y con 10,000 ensayos descartables de partida o “*dememorizaciones*”.

## **Análisis de los datos**

### *Estadística descriptiva*

#### Equilibrio de Hardy Weinberg y Desequilibrio de Ligamiento

A través del programa Genepop en línea, versión 4.2 (Rousset, 2008; Raymond & Rousset, 1995), se realizó una prueba de ajuste de las frecuencias genotípicas observadas a

---

<sup>6</sup> Estos utilizan como referencia el LIZ estándar para establecer el tamaño de las amplificaciones y convierten la información generada en gráficas de picos que muestran el tamaño y la intensidad de las bandas amplificadas, es decir, los potenciales genotipos

las proporciones esperadas bajo el modelo de Hardy-Weinberg (HW) por *locus* y población, para evaluar el ajuste de las frecuencias a las proporciones ideales de apareamientos al azar. El equilibrio de Hardy – Weinberg constituye un modelo nulo que permite inferir las fuerzas evolutivas que pueden estar actuando sobre una determinada población (Hedrick, 2011).

Con el fin de reconocer la naturaleza de las desviaciones, se realizó una prueba de exceso o déficit de heterocigotos en cada localidad y un análisis pareado de desequilibrio de ligamiento, que evalúa si dos *loci* segregan independientemente entre sí. Lo anterior permite detectar algún dato o combinación que no exista por azar y que pueda tener una implicación biológica.

La significancia estadística se evaluó mediante una prueba exacta de diferenciación de G con cadenas de Markov (MC) que se ajustó a 5,000 corrimientos previos descartables de cadena larga o calentamiento (“*dememorizaciones*”). 1,000 de cadena corta (*batches*) para la cadena de Markov y 5,000 permutaciones por lote y, posteriormente, a todos los resultados se les aplicó la corrección de Bonferroni para pruebas múltiples (Allendorf, Luikart, & Aitken, 2012).

#### Diversidad genética

Se calcularon estimadores de diversidad basados en el número de variantes: el número de alelos observados ( $n_a$ ) por *locus* y población y la riqueza alélica ( $r$ ), e índices basados en las frecuencias alélicas: el número de alelos efectivos o alelos esperados ( $n_e^7$ ) (Hedrick,

---

<sup>7</sup> Los alelos que pasan a la siguiente generación y resultan en la misma heterocigosis que la muestra (Allendorf *et al.* 2013, Hedrick 2011).

2011), y el índice de información ( $i^8$ ). Todos éstos mediante GenAlEx 6.502 (Peakall & Smouse, 2006).

También se calcularon frecuencias alélicas, heterocigosis observadas ( $H_o$ ) y esperadas de Nei ( $H_e$ )<sup>9</sup> mediante GenAlEx 6.502 y la heterocigosis esperada bajo la corrección de Levene (1949) (Raymond & Rousset, 1995). Asimismo, se estimó el parámetro global de  $F_{IS}$  de Weir y Cockerham (1984) en Genepop 4.2, medida que estima la disminución de la heterocigosis como efecto de la endogamia (Fromentin, Ernande, Fablet, & De Pontual, 2009).

#### *Análisis de divergencia genética*

##### Métodos basados en frecuencias

Se determinó la heterogeneidad genética con base en la distribución de frecuencias alélicas (también denominadas génicas) y genotípicas observadas, mediante el estadístico de Fisher y la prueba exacta de G, a través de Genepop 4.2. Ésta se estimó utilizando herramientas de remuestreo y bajo el supuesto de apareamientos aleatorios o distribución al azar, es decir en poblaciones en equilibrio de H.W.

---

<sup>8</sup> Índice de riqueza alélica ponderada que expresa la uniformidad de dichas frecuencias alélicas (Peakall & Smouse 2006).

<sup>9</sup> Se considera que  $H_o$  es la proporción de individuos de una población cuyos genotipos están compuestos por dos alelos diferentes y  $H_e$  es un sustituto de la probabilidad de encontrar dos alelos diferentes por azar en la población (Allendorf, et al., 2013; Hedrick, 2011; Fromentin, et al., 2009).

Las pruebas de diferenciación se realizaron con 1,000 y 10,000 corrimientos descartables, de cadena larga, 100 “*lotes*” de cadena corta y 1,000 o 10,000 iteraciones por lote. Para los estimados de significancia estadística, el programa considera la probabilidad de que las muestras se restrinjan al conteo de genotipos observados (Raymond & Rousset, 1995). Para cada prueba se utilizó la corrección del nivel de significancia estadística ( $\alpha$ ) de Benjamini & Yekutieli (2001), para evitar el sesgo en comparaciones múltiples para datos moleculares (Narum, 2006). De acuerdo con Narum (2006) este método provee un balance para evitar ambos errores de tipo I y II asociados a las comparaciones múltiples.

### Índices de Fijación

Se calcularon estimados de  $F_{ST}$  y  $R_{ST}$ , por *locus* y entre pares de poblaciones. Los primeros, desarrollados por Wright en 1951, son también llamados índices de fijación o estadísticos  $F$  ( $F_{ST}$ ,  $F_{IS}$  y  $F_{IT}$ ) y evalúan la distribución de la variación genética o la manera en que esta se reparte en las poblaciones naturales jerárquicamente, lo que genera un estimado de las diferencias genéticas entre las poblaciones. Los  $R_{ST}$  son un índice específico para microsatélites que evalúa diferencias sobre el tamaño de los alelos con base en el modelo de mutación por pasos (Excoffier & Lischer, 2010).

Los  $F_{ST}$  se estimaron a través de GenAIEx 6.502, que se basa en las frecuencias alélicas de los sitios, por medio de un esquema de permutaciones de re-muestreo. La estimación se realizó mediante los parámetros por defecto; 999 permutaciones, 999 re-muestréos y 999 permutaciones por par de poblaciones.

También se presenta una gráfica en el *Apéndice VI* que muestra la correspondencia de los  $F_{ST}$  por *locus* con algunos estimadores equivalentes como los  $G_{ST}$ ,  $G'_{STN}$ ,  $G'_{STH}$ ,  $G''_{ST}$  y

*DEST*. Los  $G_{ST}$  son un análogo de los  $F_{ST}$  con un ajuste para evitar sesgos, relativo a la heterocigosidad media (*i.e.* la diversidad genética) (Peakall & Smouse, 2006; Bird, Karl, Smouse, & Toonen, 2011),  $G'_{STN}$ ,  $G'_{STH}$  y  $G''_{ST}$  proporcionan medidas de diferenciación estandarizadas, independientes del nivel de variación dentro de las poblaciones y *DEST* se reconoce como un estimador de diversidad alélica que no se basa en matrices de distancia genética, sino únicamente en las frecuencias alélicas (Bird, Karl, Smouse, & Toonen, 2011).

Por otro lado, los  $R_{ST}$  se estimaron por medio de Arlequín, que también utiliza un esquema de permutaciones de remuestreo, mediante 20,000 permutaciones de significancia, con el 95% de confianza, de acuerdo con los parámetros por defecto, y se evaluó su equivalencia con los  $F_{ST}$ .

En este caso, también se realizó la corrección del valor de significancia estadística para comparaciones múltiples propuesto por Benjamini & Yekutieli (2001) (Narum, 2006).

#### Diferenciación de grupos *a priori*

##### Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)

Un AMOVA calcula el porcentaje de variación (*i.e.* la varianza) de las diferencias entre las frecuencias genéticas y detecta la distribución con el mayor grado de divergencia genética de acuerdo con tres niveles: entre individuos de una localidad o población ( $F_{IS}$ ), entre las poblaciones que pueden formar un grupo ( $F_{SC}$ ) y entre los grupos de poblaciones ( $F_{CT}$ ) (Excoffier & Lischer, 2010).

Se realizó un análisis jerárquico, para el cual se agruparon los datos en: 1) Atlántico oriental y noroccidental y 2) Atlántico vs Pacífico, con base en los resultados previos de

heterogeneidad de frecuencias y diferenciación, para reducir la varianza atribuible a errores de muestreo en los datos y obtener el máximo nivel de variación contenida en los grupos.

Estos análisis se llevaron a cabo en Arlequín 3.5.2.1 con 10,000 y 20,000 permutaciones para el cálculo de la significancia (Excoffier & Lischer, 2010; Schneider, Roessli, & Excoffier, 2000).

Métodos basados en distancias genéticas

Análisis de asignación Bayesiana (AB)

Calcula las diferencias en la distribución de las variantes genéticas entre poblaciones, examina la probabilidad de que un individuo pertenezca a un grupo o población y qué tan indicativo es el genotipo de un individuo de la población en la que fue muestreada (Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013; Porras-Hurtado, et al., 2013). Sin embargo, no supone poblaciones predefinidas *a priori* (Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000).

Dicho análisis se realizó mediante el programa *Structure* 2.3.4 (Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000), el cual asigna los individuos a una determinada población ( $k$ ) por verosimilitud, de acuerdo con los patrones de variación, a través del método de re muestreo de Monte Carlo con cadenas de Markov (Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013; Porras-Hurtado, et al., 2013; Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000).

Se utilizó el modelo de frecuencias alélicas correlacionadas, que detecta poblaciones distintas cuando están estrechamente relacionadas, y los modelos de mezcla ancestral de grupos (*MA*) y ausencia de mezcla ancestral (*AMA*). El primer modelo, *MA*, supone que el origen de cada individuo es a partir de una única población o que los individuos pueden tener ancestros recientes de múltiples poblaciones y el modelo *AMA*, que el origen de los grupos

es a partir de poblaciones delimitadas (Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013; Porras-Hurtado, et al., 2013), por lo que se considera más apropiada en el estudio de poblaciones discretas y para identificar estructura sutil (Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000). Los análisis se corrieron con 10,000, 100,000 y hasta 300,000 permutaciones descartables (*i.e.* de calentamiento (*burn-in*<sup>10</sup>) o inicio) y cadenas de Markov (*MC*), para estimar la presencia de una a siete poblaciones ( $k = 1 - 7$ ), entre todas las localidades, con cinco y siete iteraciones de ensayo y 30 iteraciones finales para confirmar los valores de longitud de repetición de la *MC* y obtener estimados confiables de probabilidad (Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000).

Posteriormente, se incluyó la información de las localidades de muestra mediante la herramienta “*LOCPRIOR*”, ésta enfatiza la señal de estructuración y se considera particularmente útil cuando hay señales débiles de estructura por causa de un número reducido de marcadores, el uso de pequeños tamaños de muestra o debido a que existen relaciones cercanas entre poblaciones (Porras-Hurtado, et al., 2013; Hubisz, Falush, Stephens, & Pritchard, 2009; Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000).

La evaluación final se realizó con 30 iteraciones de 50,000 *MC* y 100,000 permutaciones de inicio para una  $k = 1 - 8$ . Los grupos evaluados fueron: 1) Las localidades del Atlántico (*At vs Tx vs Se*), 2) Atlántico vs Pacífico, (*At + Se + Tx vs (Re + Ca)*), 3) las localidades del Atlántico individualmente con el Pacífico (*Pa*) (*At vs Se vs Tx vs Pa*), 4) cada localidad del Atlántico por separado con el grupo del Pacífico (*At vs Pa, Tx vs Pa, Se vs Pa*).

---

<sup>10</sup> “*Burn in length*”, literalmente “longitud de calentamiento”, señala un número de simulaciones iniciales que no se consideran en el análisis para minimizar el efecto de la configuración de los datos iniciales.

Las últimas dos agrupaciones para descartar cualquier grado de separación final, de acuerdo con la recomendación de los autores (Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000).

Se utilizó la versión en línea de *Structure Harvester* v0.6.94, programa que genera una representación gráfica de la media de los valores de verosimilitud calculados por *Structure* “Ln P(D)” y “Ln P(K)” y emplea el método de Evanno para evaluar el número más probable de poblaciones tomando en cuenta la variación que se genera por error de muestreo (Earl, 2012; Evanno, Regnaut, & Goudet, 2005).

El valor más apropiado de poblaciones ( $k$ ) se dedujo mediante tres parámetros, primero considerando la estimación más alta del índice de verosimilitud en *Structure Harvester*, que a su descenso de 0 señala una reducción en la probabilidad de subdivisión. Segundo, de acuerdo con la  $k$  más pequeña que capturó la mayor diferencia entre medias, localizando la diferencia máxima ( $\Delta_{\max}$ ; Delta K de *Harvester*) entre probabilidades medias estimadas (*i.e.* Ln P(D)) y, tercero, mediante el patrón de las gráficas de asignación de genotipos de *Structure* de acuerdo con una magnitud de asignación  $Q > 0.5$ , que indica la proporción de ancestría de un individuo si viniera de la población  $k$  (Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000).

#### Análisis de componentes principales (PCoA)

El análisis consiste en una representación gráfica de dos dimensiones que se basa en un sondeo espacial de la distribución de los genotipos, mediante la síntesis de los datos de una matriz de distancia genética de las localidades evaluadas. De tal manera que, al igual que otros métodos de este tipo (*p. ej.* el análisis de correspondencia o Correspondence Analysis, CA), conserva las distancias entre los objetos en el plano cartesiano, lo que permite visualizar

y encontrar posibles patrones de relaciones y estructura genética (Garrido-Garduño & Vázquez-Domínguez, 2013; Peakall & Smouse, 2012; Gower, 1966).

Para realizar este análisis se realizó una prueba de coordenadas espaciales (Principal coordinates analysis, PCoA) con valores propios (*i.e. eigen* valores) por medio de la interfaz de GenAlEx 6.502 para Excel (Peakall & Smouse, 2012; Peakall & Smouse, 2006), que en ese caso es equivalente al análisis de componentes principales. La ventaja es que esta prueba puede emplear distancias generadas desde cualquier medida de diferenciación sin alterar los datos en sí mismos, ni suponer estructura jerárquica, lo que ayuda a manipular más flexiblemente datos ecológicos complejos (Buttigieg & Ramette, 2015).

El PCoA se aplicó mediante las matrices de Covarianza o de distancia (en los casos posibles), que genera el programa a partir de las matrices de diferenciación pareada por población que calcula (de  $F_{ST}$ , distancia de Nei e Índice de Shannon).

#### Análisis de correspondencia factorial (AFC)

Es equivalente a un análisis de correlación, permite describir las asociaciones entre los individuos y los *alelos* de varios *loci*. Determina una serie de ejes factoriales a lo largo de los que un número de individuos es máximo y se puede observar la distribución de los genotipos individuales, de forma que la proximidad en el espacio significa correspondencia entre los datos de los *alelos* de cada *loci* en los individuos (Belkhir, Borsa, Chikhi, Raufaste, & Bonhomme, 1996–2004).

Este análisis se aplicó en los datos para genotipos diploides individuales, mediante el programa *Genetix 4.05* (Belkhir, Borsa, Chikhi, Raufaste, & Bonhomme, 1996–2004).

## RESULTADOS

### Errores de genotipificación y equilibrio de Hardy – Weinberg (H.W.)

Las pruebas sugieren que tres de los *loci* dinucleótidos (*117*, *125* y *208*) presentaron valores significativos ( $p < 0.05$ ) para alelos nulos, los *loci* *125* y *208* en Senegal (*Se*) y el *locus* *117* en una de las localidades del Pacífico oriental (*Ca*). En el *locus* *125* también se registró la presencia de alelos microvariantes y la aparición de bandas subordinadas o *stuttering*. Sin embargo, ninguna comparación fue significativa después de aplicar la corrección de Bonferroni, incluyendo la evaluación global para alelos nulos, dominancia de alelos pequeños o *stutters* ( $p < 0.01$ ).

La prueba de ajuste al equilibrio de H. W. reveló algunas desviaciones significativas, principalmente para los *loci* *117* y *208* (*117*:  $p = 0.0003$ ,  $e.s. = 0.0001$  y *208*:  $p = 0.0106$ ,  $e.s. = 0.0004$ ). Particularmente, las localidades del Atlántico Nororiental (*Se*) y Noroccidental (*At*) tuvieron un mayor número de *loci* con desviaciones, tres en el primer caso (*117*, *125* y *208*) y dos en el segundo (*117* y *21*), debida principalmente a una disminución significativa de heterocigotos (*Se*:  $p = 0.0003$ ,  $e.s. = 0.0001$  y *At*:  $p = 0.0027$ ,  $e.s. = 0.0002$ ).

Después de la corrección de Bonferroni para 7 comparaciones ( $\alpha = 0.05/7 = 0.007$ ), las únicas pruebas con una desviación estadísticamente significativa, fueron para el Atlántico noroccidental ( $p_{(At)} = 0.0014$ ) y nororiental ( $p_{(Se)} = 0.0067$ ) en el *locus* *117*, y el Atlántico nororiental ( $p_{(Se)} = 0.0005$ ) para el *locus* *208*. No obstante, sólo la desviación del Atlántico nororiental, *Se*, con el *locus* *208* es estadísticamente significativa para la corrección con 35 comparaciones ( $\alpha = 0.0014$ ,  $e.s. = 0.0001$ ,  $F_{IS(W\&C)} = 0.2173$ ).

**Tabla 3.** Prueba exacta de probabilidad de ajuste al equilibrio de H. W. y de déficit de heterocigotos.

Error estándar entre paréntesis, (\*) significativo para  $\alpha = 0.05$ , (\*\*) para 7 comparaciones y (\*\*\*) para 35 comparaciones. Los guiones ( - ) reemplazan las soluciones sin significancia estadística.

Población										
Atlántico noroccidental ( <i>At</i> )		Atlántico nororiental ( <i>Se</i> )		Golfo ( <i>Tx</i> )		Pacífico nororiental ( <i>Re</i> )		Pacífico oriental ( <i>Ca</i> )		
	HW	Déficit H	HW	Déficit H	HW	Déficit H	HW	Déficit H	HW	Déficit H
<i>Loci</i>	<i>p</i> -value ( <i>e.s.</i> )	<i>p</i> -value ( <i>e.s.</i> )	<i>p</i> -value ( <i>e.s.</i> )	<i>p</i> -value ( <i>e.s.</i> )	<i>p</i> -value ( <i>e.s.</i> )	<i>p</i> -value ( <i>e.s.</i> )	<i>p</i> -value ( <i>e.s.</i> )	<i>p</i> -value ( <i>e.s.</i> )	<i>p</i> -value ( <i>e.s.</i> )	<i>p</i> -value ( <i>e.s.</i> )
117	0.152 (0.0038)	***0.001 (0.0003)	0.066 (0.0023)	**0.007 (0.0006)	0.125 (0.003)	0.114 (0.0032)	0.1812 (0.0037)	-	*0.032 (0.0011)	*0.042 (0.0014)
125	1.000 (0.0000)	-	0.098 (0.0012)	*0.039 (0.0007)	0.544 (0.0013)	-	0.519 (0.0012)	-	0.519 (0.0012)	-
208	0.456 (0.0031)	-	***0.0003 (0.0001)	***0.001 (0.0001)	0.926 (0.0008)	-	0.899 (0.0014)	-	0.488 (0.0024)	-
5	0.991 (0.0003)	-	0.195 (0.0014)	-	0.817 (0.0017)	-	0.398 (0.0018)	-	0.200 (0.0011)	-
10	0.196 (0.0008)	-	0.785 (0.0006)	-	0.23 (0.0007)	-	0.439 (0.0007)	-	1.000 (0.0000)	-
21	*0.02 (0.0005)	*0.036 (0.0006)	0.106 (0.0006)	0.099 (-)	0.156 (0.0007)	0.2822 (-)	0.404 (0.0008)	-	1.000 (0.0000)	-
34	0.499 (0.0023)	-	0.249 (0.0052)	-	0.351 (0.0034)	-	0.269 (0.003)	-	0.140 (0.0021)	0.088 (0.0018)

Por otra parte, se estimó un exceso de heterocigotos con el *locus* 5 en todas las localidades ( $p = 0.0408$ ,  $e.s. = 0.0007$ ) y en el *locus* 10 en la localidad del Golfo ( $Tx$ ) ( $p = 0.0469$ ,  $F_{IS(W\&C)} = -0.2373$ ), sin embargo, ninguna de estas fue significativa tras la corrección de Bonferroni.

Las pruebas de desequilibrio de ligamiento mostraron múltiples asociaciones entre *loci*. No obstante, sólo cinco fueron significativas después de la corrección de Bonferroni y una sola entre el Golfo de México ( $Tx$ ) y Pacífico oriental ( $Ca$ ) ( $P = 0.00135$  y  $P = 0.00090$ , *sc.*), para los *loci* 117 y 34, se recuperó en dos ocasiones. Por lo tanto, los resultados en este par de localidades con dichos *loci* podrían estar influenciados por su interacción.

## **Medidas de diversidad genética**

### *Océano Atlántico nororiental vs noroccidental*

El número promedio de ejemplares analizados para el Atlántico fue de ~48 individuos por localidad, con más de 30 individuos de cada una (*i.e.*  $At = 36$ ,  $Tx = 50$ ,  $Se = 57$ ). El 100% de los *loci* fueron polimórficos y variaron de 3 (125, 10 y 21) a 13 (117) *alelos* con una media global de ~6.57 *alelos* por localidad y una moda de 3 *alelos* (Figura 10).

Los estimados de diversidad son similares dentro de la cuenca, con una media para la riqueza alélica ( $r$ ) de ~5.65, el número de *alelos* efectivos ( $n_e$ ) de ~2.85 y el índice de información de Shannon ( $i$ ) de ~1.14. De acuerdo con  $i$  la riqueza *alélica* es uniforme entre ambas regiones, aunque  $Tx$  podría ser levemente más homogéneo ( $\bar{i}_{Tx} = 1.123$ ,  $e.s. = 0.216$  vs  $\bar{i}_{At-Se} = 1.14$ ,  $e.s. Se = 0.241$ ,  $e.s. At = 0.207$ ). Sin embargo, el Atlántico nororiental ( $Se$ ) aportó una mayor contribución de *alelos* ( $n_a (Se) = 7.429$ ,  $e.s. = 1.688$ ) que el Atlántico

noroccidental (*At* y *Tx*) ( $n_a = 6.14$ ,  $e.s. = 1.1838_{At}$ ,  $1.3875_{Tx}$ ) (*Figura 11*) y sus estimados son ligeramente mayores (*Tabla 4*, *Figura 10*).

De acuerdo con una heterocigosis promedio por localidad y *locus* de  $H_o = \sim 0.523$  y  $uH_e = 0.544$ , la diversidad es alta en ambas regiones. No obstante, la  $uH_e$  en la localidad del nororiente (*Se*) se ubica por debajo del promedio y al noroccidente por encima del mismo (*Tabla 4*), aun cuando *At* y *Tx* representan el máximo y mínimo respecto del valor esperado ( $\Delta = uH_e - H_o$ ;  $\Delta_{(Tx)} = -0.02307$  y  $\Delta_{(At)} = 0.04646$ ) (*Figura 12*).

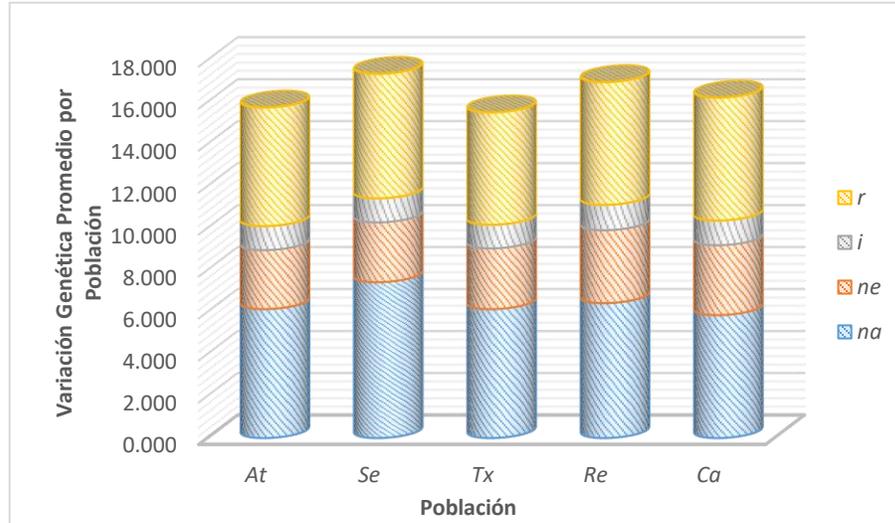
Por otro lado, el océano Atlántico nororiental (*Se*) posee la mayor proporción de alelos únicos y la menor de alelos comunes en una frecuencia mayor al 5%, y *Tx* la menor proporción de alelos únicos y la mayor de alelos comunes (*Figura 11*).

#### *Océano Atlántico vs Pacífico (entre cuencas)*

El número promedio de ejemplares analizados fue de 40 individuos por localidad, con más de 30 individuos en cada una (*i.e.*  $At = 36$ ,  $Tx = 50$ ,  $Se = 57$  y  $Re = 36$ ), excepto para la localidad del Pacífico oriental ( $Ca = 24$ ) (*Tabla 4*). El 100% de los *loci* fueron polimórficos y variaron de 3 (*125*, *10* y *21*) a 14 (*117*) *alelos* con una media global de 8.86 y una moda de 3 *alelos* (*Figura 10*). En tanto que, la media fue de 6.4 *alelos* por localidad; 7.73 para los *loci* dinucleótidos y 5.4 para los tetranucleótidos.

Los estimados de diversidad también son similares entre las cuencas (*Figura 9*), con una riqueza alélica ( $r$ ) promedio de  $\sim 5.73$ , número de alelos efectivos ( $n_e$ ) de  $\sim 3.07$  e índice de información ( $i$ ) de  $\sim 1.16$ , lo cual indica una relativa uniformidad en la riqueza *alélica* ( $\bar{i}_{Tx}$

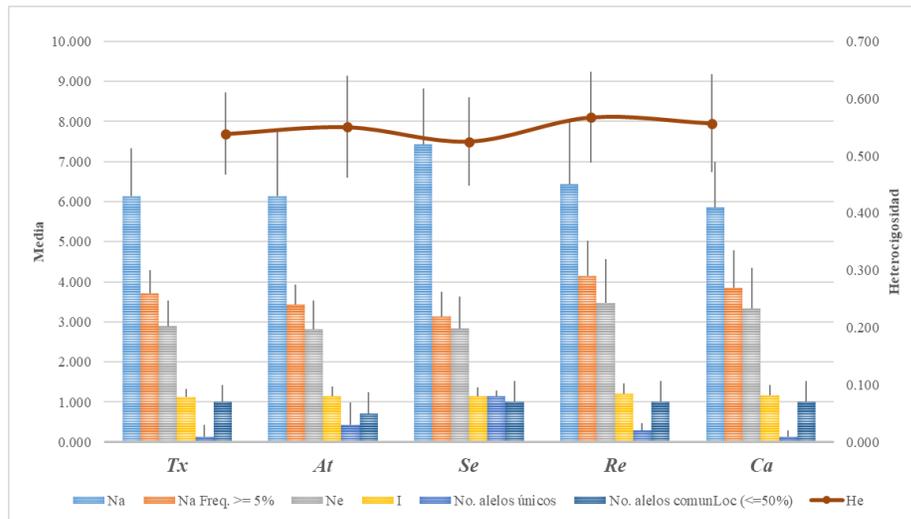
= 1.123, *e.s.* = 0.216 a  $\bar{i}_{Re} = 1.208$ , *e.s.* = 0.257). No obstante, dichos estimados en el Pacífico parecen ser más semejantes a los del Atlántico nororiental (*Se*) (Tabla 4, Figura 10).



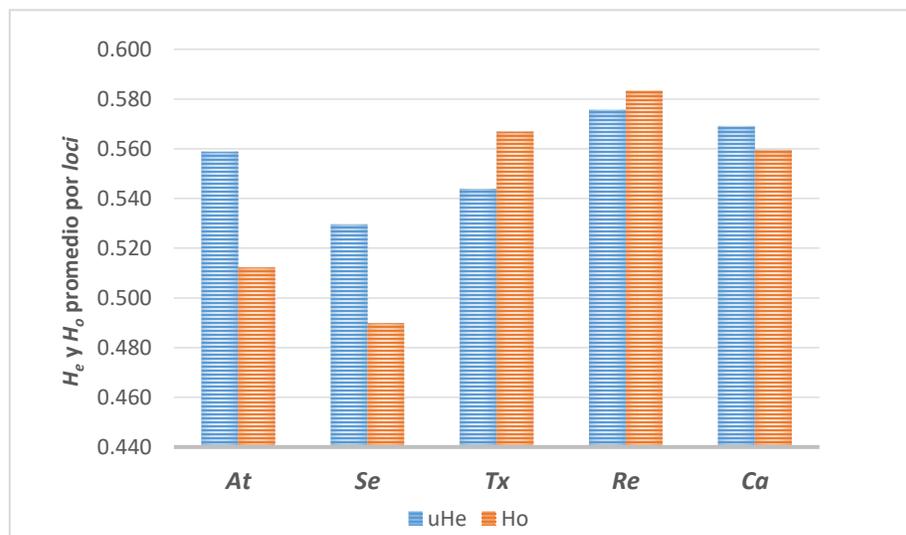
**Figura 9.** Valores promedio de los índices de variabilidad genética por población. Riqueza alélica (*r*), índice de información (*i*), número efectivo de alelos (*ne*) y número de alelos (*na*). Se observan valores promedio similares para todos los índices entre poblaciones.

De acuerdo con la heterocigosis promedio por localidad y *locus*, la diversidad también es alta y similar en ambas cuencas ( $H_o = 0.542$  [*e.s.* = 0.033],  $uH_e = 0.555$  [*e.s.* = 0.035]) (Figura 11). Sin embargo, las localidades del Atlántico muestran una leve disminución de la heterocigosis con el incremento en el número de alelos, mientras que en el Pacífico ocurre lo contrario (Tabla 4).

La localidad de *Tx* es la única que posee una frecuencia similar de alelos únicos y comunes que el Pacífico, cuyas localidades poseen aproximadamente la misma proporción de alelos únicos y frecuencia de alelos comunes (Figuras 10, 11).



**Figura 10.** Parámetros alélicos promedio a través de las localidades. (Na) número de alelos, (Na Freq.  $\geq 5\%$ ) número de alelos con una frecuencia mayor o igual al 5%, (Ne) número de alelos efectivos, (i) índice de información, (No. Private alleles) número de alelos únicos y (No. LComm Alleles  $\leq 50\%$ ) cantidad de alelos menos comunes  $\leq 50\%$ .



**Figura 11.** Heterocigosis observada ( $H_o$ ) (rojo) y esperada ( $uHe$ ) (azul), por población.

**Tabla 4.** Medidas de variación y diversidad promedio por localidad para todos los *loci*.

Error estándar (*e.s.*), número de genotipos (*N*), número de alelos ( $n_a$ ), número de alelos efectivos ( $n_e$ ), índice de información (*i*), riqueza alélica (*r*), heterocigosis esperada ( $H_e$ ), heterocigosis esperada sin sesgo ( $uH_e$ ) y heterocigosis observada ( $H_o$ ).

	<i>N</i>	$n_a$	<i>R</i>	$n_e$	<i>I</i>	$H_e$	$uH_e$	$H_o$
<b>Tx</b> ( <i>e.s.</i> )	49.4286 (0,2974)	6.1429 (1,3875)	5.3554	2.8942 (0,7842)	1.1227 (0,2160)	0.5383 (0,0771)	0.5438 (0,0779)	0.5668 (0,0694)
<b>At</b> ( <i>e.s.</i> )	33.7143 (0,9932)	6.1429 (1,1838)	5.6499	2.8115 (0,6331)	1.1447 (0,2069)	0.5502 (0,0717)	0.5586 (0,0729)	0.5122 (0,0722)
<b>Se</b> ( <i>e.s.</i> )	56.8571 (0,1429)	7.4286 (1,6883)	5.9349	2.8464 (0,7144)	1.1441 (0,2406)	0.5249 (0,0890)	0.5296 (0,0898)	0.4898 (0,0950)
<b>Promedio Atlántico</b>	46.6667	6.5714	5.6467	2.8507	1.1371	0.5378	0.5440	0.5229
<b>Re</b> ( <i>e.s.</i> )	36.0000 (0,0000)	6.4286 (1,5562)	5.8504	3.4732 (1,0939)	1.2077 (0,2571)	0.5675 (0,0791)	0.5755 (0,0802)	0.5833 (0,0772)
<b>Ca</b> ( <i>e.s.</i> )	24.0000 (0,0000)	5.8571 (1,1429)	5.8571	3.3276 (1,0180)	1.1774 (0,2451)	0.5569 (0,0860)	0.5688 (0,0878)	0.5595 (0,0648)
<b>Promedio Pacífico</b>	30.0000	6.1429	5.8538	3.4004	1.1925	0.5622	0.5721	0.5714
<b>Promedio Total</b>	40.0000	6.4000	5.7295	3.0706	1.1593	0.5475	0.5552	0.5423
<i>e.s.</i>	2.016	0.599		0.367	0.098	0.034	0.035	0.033

## Diferenciación poblacional

### *Océano Atlántico nororiental vs noroccidental*

La prueba exacta de heterogeneidad de frecuencias entre pares de localidades únicamente resultó en diferencias estadísticamente significativas ( $p \leq 0.05$ ) para una diferencia génica, entre la localidad del Atlántico nororiental (*Se*) y Atlántico noroccidental (*At*), con el locus *21* ( $p = 0.0121$ ) (*Tabla 5b*). La cual, además, es estadísticamente significativa bajo la corrección para pruebas múltiples ( $\alpha = 0.05/2.45 = 0.0204$ ). No obstante, al comparar las estimaciones con todos los *loci* no se detectaron diferencias genéticas (*Tabla 5a*).

**Tabla 5.** Prueba exacta de diferenciación pareada entre localidades del océano Atlántico, mediante los estadísticos de G y Fisher. Resultados con 1,000 corrimientos descartables y 10,000 iteraciones. (a) Diferencias para todos los loci, con  $X^2$  estimada, (b) Pruebas de diferenciación por *locus* con  $p \leq 0.05$ , e.s. = error estándar.

(a) Prueba Exacta de Fisher para todos los <i>loci</i> .						
Comparación	Genotípica		Génica			
	$X^2$ (d.f.=14)	Valor- <i>p</i>	$X^2$ (d.f.=14)	Valor- <i>p</i>		
<i>At – Se</i>	15.01028	0.377452	17.76430	0.217728		
<i>At – Tx</i>	13.157072	0.514195	14.087354	0.443224		
<i>Se – Tx</i>	15.942100	0.316923	16.710021	0.271960		
(b) Prueba exacta de diferenciación por <i>locus</i> .						
Comparación	Genotípica - exacta de G			Génica - exacta de Fisher		
	<i>Locus</i>	Valor- <i>p</i>	e.s.	<i>Locus</i>	Valor- <i>p</i>	e.s.
<i>Se – At</i>	<i>21</i>	0.0268	0.0024	<i>21</i>	<b>0.0121</b>	0.0005

### Océano Atlántico vs Pacífico

La prueba exacta de heterogeneidad entre pares de localidades resultó en diferencias estadísticamente significativas ( $p \leq 0.05$ ) para ambas pruebas de diferenciación, génica y genotípica, entre  $Re - At$  ( $p = 0.0382$ ),  $Ca - At$  ( $p = \mathbf{0.0056}$ ) y  $Re - Se$  ( $p = 0.0220$ ) con todos los *loci* (Tabla 6). Aunque, sólo la comparación entre la localidad del Atlántico (*At*) y del Pacífico (*Ca*) es estadísticamente significativa para todos los *loci* ( $X^2 = 30.979$ ,  $p = \mathbf{0.0056}$ ) bajo la corrección para pruebas múltiples ( $\alpha = 0.05/3.32 = 0.0151$ ). Dicha proporción se atribuye principalmente al *locus 117*, cuyo resultado es estadísticamente significativo para  $Re - At$  ( $p = 0.0075 \pm 0.00146$ ) y  $Ca - At$  ( $p = 0.0027 \pm 0.00061$ ).

En algunos casos también se registró divergencia significativa entre pares de localidades con algunos de los *loci* específicos, en particular en las comparaciones entre  $Re - Tx$  con el *locus 34* ( $p = 0.0234$ ) y entre  $Ca - Se$  con los *loci 117* y *10* ( $p_{117} = 0.0452$ ,  $p_{10} = 0.0484$ ), así como entre  $Ca - Tx$  con el *locus 34* ( $p = 0.0427$ ) sólo mediante el estadístico de Fisher (Tabla 6).

**Tabla 6.** Prueba exacta de diferenciación pareada entre localidades del océano Atlántico y Pacífico, mediante los estadísticos de G y Fisher. Resultados con 1,000 y 10,000 corrimientos descartables y 1,000 iteraciones. (a) Diferencias para todos los *loci*, con  $X^2$  estimada, (b) Pruebas de diferenciación génica por *locus* con un valor de  $p \leq 0.05$ , e.s. = error estándar.

(a) Prueba exacta de Fisher para todos los <i>loci</i> .				
Comparación	Genotípica		Génica	
	$X^2$ (d.f.=14)	Valor-p	$X^2$ (d.f.=14)	Valor-p
<i>Re - At</i>	23.9982	0.0458	24.6453	0.0382
<i>Ca - At</i>	26.6611	0.0213	<b>30.9791</b>	<b>0.0056</b>
<i>Re - Se</i>	23.8933	0.0472	26.5472	0.0220

(b) Prueba exacta de diferenciación génica por *locus*.

Comparación	Prueba exacta de <i>G</i>			Prueba exacta de Fisher		
	<i>Locus</i>	Valor- <i>p</i>	e.s.	<i>Locus</i>	Valor- <i>p</i>	e.s.
<i>Re - Tx</i>	34	0.0362	0.0031	34	0.0234	0.0029
<i>Ca - Se</i>	----	----	----	117	0.0452	0.0043
				10	0.0484	0.0031
<i>Ca - Tx</i>	----	----	----	34	0.0427	0.0050

## Estructura Genética

*Océano Atlántico nororiental vs noroccidental*

Índices de fijación ( $F_{ST}$ ,  $R_{ST}$ )

Los índices de fijación entre el margen oriental y occidental de la cuenca del Atlántico poseen valores de un orden de magnitud similar, aunque los  $R_{ST}$  muestran valores más altos ( $F_{ST(Tx - Se)} = 0.004$  a  $F_{ST(At - Se)} = 0.007$ ,  $R_{ST(At - Tx)} \sim -0.008$  a  $R_{ST(At - Se)} = 0.015$ ) (Tabla 7). No obstante, ninguna de estas comparaciones fue estadísticamente significativa ( $p \leq 0.05$ ).

Por otro lado, en los análisis pareados de  $R_{ST}$  en que se incluyeron las muestras del océano Pacífico, una de las comparaciones entre el Atlántico nororiental y noroccidental, de Senegal (*Se*) y el Golfo de México (*Tx*), presenta significancia estadística ( $R_{ST} = 0.02416$ ,  $p = 0.01913 \pm 0.0010$ ) ( $\alpha = 0.05$ ), aunque no es estadísticamente significativa bajo la corrección para pruebas múltiples ( $\alpha = 0.01507$ ) (Tabla 9).

**Tabla 7.** Matriz de  $F_{ST}$  y  $R_{ST}$  entre localidades del océano Atlántico; con el 95% de significancia, después de 20,000 permutaciones. Los valores de  $F_{ST}$  se encuentran bajo la diagonal y los de  $R_{ST}$  por encima de ella. Las magnitudes de significancia ( $p$ ) se muestran entre paréntesis. Todos los resultados se redondearon a 3 decimales.

<b>Localidades</b>			
	<b>At</b>	<b>Se</b>	<b>Tx</b>
<b>At</b>	-	0.015 (0.106 ± 0.002)	- 0.008 (0.801 ± 0.003)
<b>Se</b>	0.007 (0.359)	-	0.011 (0.0997 ± 0.002)
<b>Tx</b>	0.006 (0.463)	0.004 (0.580)	-

#### Análisis de varianza molecular (AMOVA)

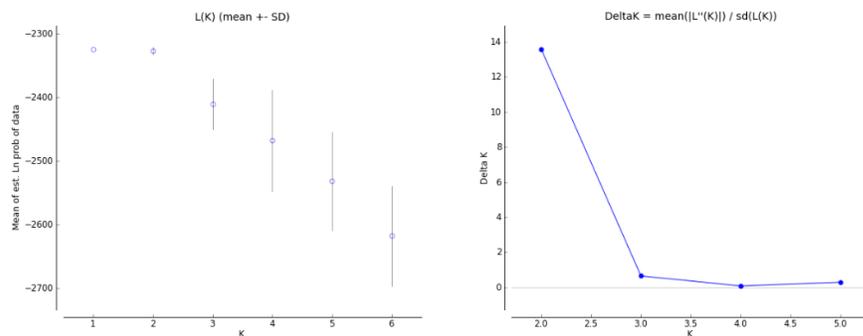
El AMOVA jerárquico sugiere que el ~4% de la variación se explica por diferencias entre los individuos dentro de las poblaciones ( $F_{IS} = \sim 0.036$ ,  $p = \sim 0.035$ ) y el resto por la variación dentro de los individuos (~96%,  $F_{IT} = \sim 0.03602$ ,  $p = \sim 0.034$ ), mientras que la proporción de varianza que explica las diferencias entre los grupos y entre localidades ( $F_{SC}$ ) no fue estadísticamente significativa (*Tabla 8*).

**Tabla 8.** AMOVA entre el océano Atlántico nororiental (*Se*) y noroccidental (*At + Tx*), con el 95% confianza y 20,000 permutaciones. Se reportan el porcentaje de variación, el valor de los estadísticos de Fisher ( $F_{CT}$ ,  $F_{SC}$ ,  $F_{ST}$ ) y el valor de significancia ( $p$ ) para ambos parámetros. Los valores con significancia estadística ( $p < 0.05$ ) se resaltan.

<b>Atlántico oriental – vs – Atlántico occidental</b>				
Estadísticos - $F$ promedio sobre todos los loci				
<b>Origen de la Variación</b>	<b>% variación</b>	<b>Índices de fijación</b>	<b>estadístico - <math>F</math></b>	<b>valor de <math>p</math></b>
Entre grupos	0.01943	$F_{CT}$	0.00019	0.49531
Entre poblaciones dentro de los grupos	-0.03783	$F_{SC}$	-0.00038	0.46374
Dentro de las poblaciones	<b>3.62088</b>	$F_{IS}$	<b>0.03620</b>	<b>0.03511</b>
Dentro de los individuos	<b>96.39752</b>	$F_{IT}$	<b>0.03602</b>	<b>0.03411</b>

## Análisis de aproximación Bayesiana

La evidencia entre las localidades del Atlántico (*i.e.* *At* vs *Tx* vs *Se*) sugiere una  $k = 2$ , dada una probabilidad promedio estimada ( $\ln P(D) = \sim -2300$ ) semejante entre  $k = 1$  y  $k = 2$  (*Figura 12*). Asimismo,  $\Delta_{\max}$  y la prueba de Evanno también señalan una  $k = 2$ . No obstante, las gráficas de asignación de  $Q$  no son claras y únicamente muestran algunos individuos, particularmente de *Se*, fuertemente asignados a una segunda población (*no se muestra*).



**Figura 12.** Representación gráfica de Structure Harvester v0.6.94 de la  $K$  más probable, con los modelos *AMA* y *LOCPRIOR*. Probabilidad promedio estimada de los datos ( $\ln P(D)$  o  $\ln P(X/K)$ ) que indica la  $K$  con la mayor estructura (izquierda). Diagrama de la aplicación del método de Evanno a los resultados de Structure (derecha).

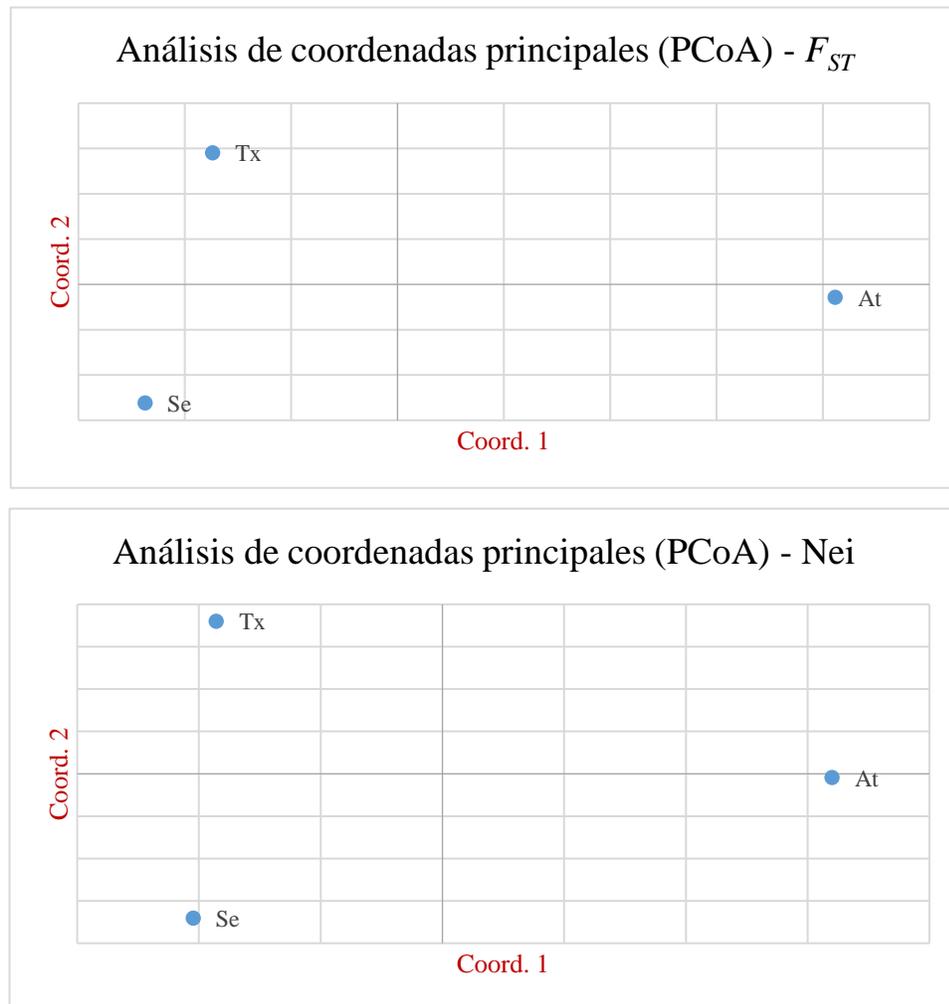
## Análisis de ordenación de frecuencias

### Análisis de componentes principales

Los resultados sugieren que del  $\sim 56$  al 74% de la variación máxima se explica por diferencias entre Carolina del Norte (*At*), en el Atlántico nororiental, y Senegal (*Se*), en el Atlántico noroccidental (*Figura 14*).

El segundo componente muestra que del  $\sim 25$  al 44% de la variación se explica por una separación entre las localidades de *Se* y *At* con la del Golfo de México (*Tx*). Estas

separaciones se muestran con la distribución de las muestras de cada región en cuadrantes opuestos, a lo largo del primer y segundo eje, *sc.* (*i.e.* coord.1 y coord. 2) (Figura 13).



**Figura 13.** Análisis de coordenadas principales (PCoA) en la cuenca del Atlántico vía matriz de covarianza para la prueba de  $F_{ST}$  y de distancia para el análisis de Nei. La máxima variación es explicada por los dos primeros ejes.

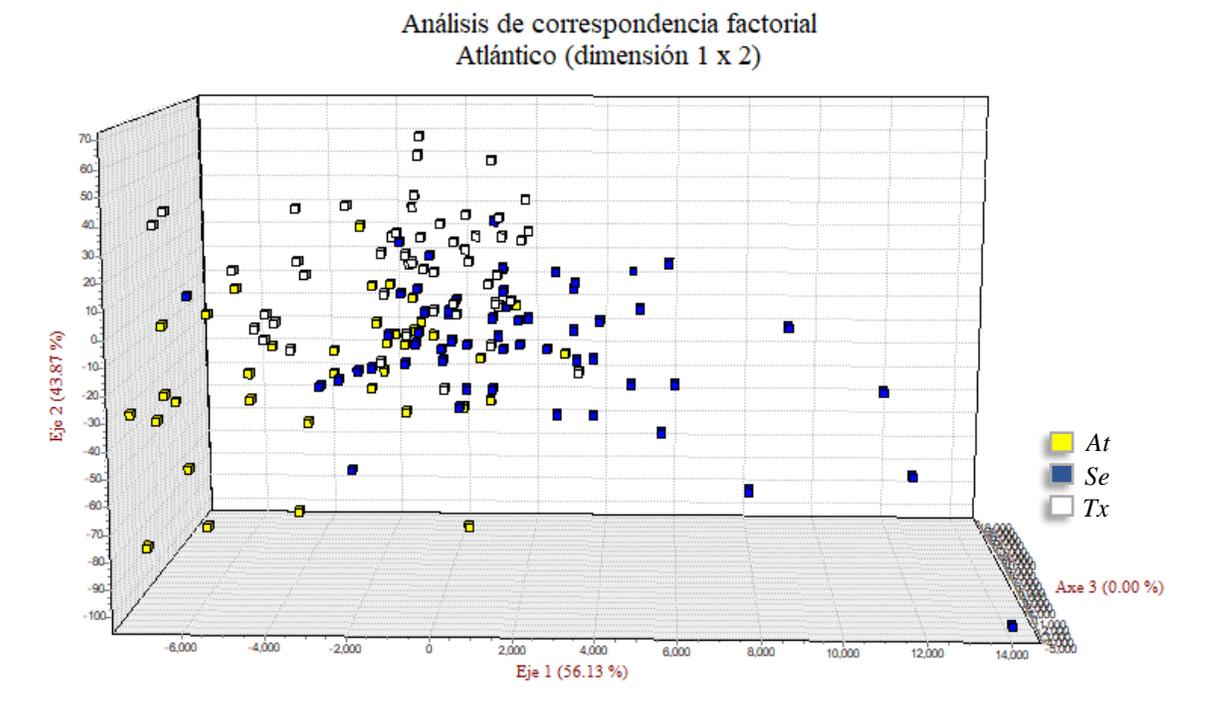
### Análisis de correspondencia factorial

El origen del mapa corresponde al ‘centroide’ o centro de gravedad, que es el perfil promedio de los datos, por lo que entre más cerca se encuentren los puntos del origen, más cerca estarán de las proporciones esperadas (Sourial, et al., 2010).

El ACF muestra que una gran proporción de los individuos de todas las localidades del Atlántico se encuentran cerca del perfil promedio de los datos (*Figura 14*), lo cual implica que las desviaciones de las proporciones esperadas son relativamente pequeñas.

No obstante, la primera dimensión separa al Atlántico nororiental (*Se*) (azul) del Atlántico noroccidental (*At*) (amarillo) de acuerdo con un 56.13% de la varianza genética y la segunda dimensión, relativa al 43.87% divide a *Tx* tanto de *Se* como de *At*.

Los resultados muestran la estrecha relación entre las colecciones del Atlántico, pero también ratifican el patrón de distribución que se observa en el PCoA y las diferencias registradas en las pruebas de heterogeneidad con el *locus 21* entre el Atlántico nororiental (*Se*) y Carolina del norte (*At*), del Atlántico noroccidental.



**Figura 14.** Análisis de correspondencia factorial entre localidades de la cuenca del Atlántico.

Océano Atlántico vs Pacífico (entre cuencas)

Índices de fijación ( $F_{ST}$ ,  $R_{ST}$ )

Los índices de fijación entre las cuencas también mostraron valores del mismo orden de magnitud ( $F_{ST} = 0.004$  a  $F_{ST} = 0.016$ ,  $R_{ST} = 0$  a  $R_{ST} = 0.026$ ), aunque los valores de  $R_{ST}$  son más dispersos y altos. No obstante, la única comparación estadísticamente significativa es entre Carolina del Norte (*At*) y Baja California sur (*Ca*) mediante el índice de  $F_{ST}$  ( $F_{ST} = 0.016$ ,  $p = 0.040$ ) (Tabla 9), misma comparación que resultó significativa en las pruebas de heterogeneidad de Genepop. Los estimados de  $R_{ST}$  no sustentan dicho resultado y muestran una comparación marginalmente significativa entre el Golfo de México (*Tx*) y la localidad de (*Re*) ( $R_{ST} = 0.0195$ ,  $p = 0.05788 \pm 0.0016$ ), aunque ninguna de estas comparaciones es estadísticamente significativa bajo la corrección para pruebas múltiples ( $p \leq 0.01507$ ).

Tabla 9. Matriz de  $F_{ST}$  y  $R_{ST}$  entre localidades del océano Atlántico y Pacífico, con el 95% de significancia y 20,000 permutaciones. Los valores de  $F_{ST}$  se encuentran bajo la diagonal y los de  $R_{ST}$  por encima de ella. Las magnitudes de significancia ( $p$ ) se muestran entre paréntesis. Todos los resultados se redondearon a 4 decimales, los estimados significativos se resaltan y los marginalmente significativos llevan \*.

Localidades					
	At	Se	Tx	Re	Ca
At	-	0.0016 (0.3654±0.0034)	0.0175 (0.0745±0.0020)	-0.0046 (0.5328±0.0037)	0.02614 (0.088±0.0018)
Se	0.007 (0.400)	-	<b>0.0242 (0.0191±0.0010)</b>	-0.0083 (0.8793±0.0023)	-0.0059 (0.6475±0.0038)
Tx	0.006 (0.469)	0.004 (0.565)	-	*0.0195 (0.0579±0.0016)	0.0213 (0.0668±0.0018)
Re	0.010 (0.151)	0.008 (0.132)	0.005 (0.539)	-	-0.0117 (0.8006±0.0029)
Ca	<b>0.016 (0.040)</b>	0.009 (0.320)	0.010 (0.184)	0.004 (0.969)	-

### Análisis de varianza molecular (AMOVA)

El AMOVA jerárquico sugiere que aproximadamente un ~0.7% de la variación contenida en las muestras es explicada por diferencias entre la cuenca del Atlántico ( $At + Tx + Se$ ) y Pacífico ( $Re + Ca$ ) ( $F_{CT} = 0.00710$ ;  $p = 0.00165$ ) (Tablas 10). El otro 99% de la variación se explica por las diferencias entre los individuos dentro de las poblaciones (~5%,  $F_{IS} = \sim 0.0461$ ,  $p = \sim 0.0085$ ) y dentro de los individuos (~95%,  $F_{IT} = \sim 0.0498$ ,  $p = \sim 0.005$ ). No obstante, la proporción de varianza que explica las diferencias entre las localidades de cada cuenca ( $F_{SC}$ ) no fue significativa (Tabla 10).

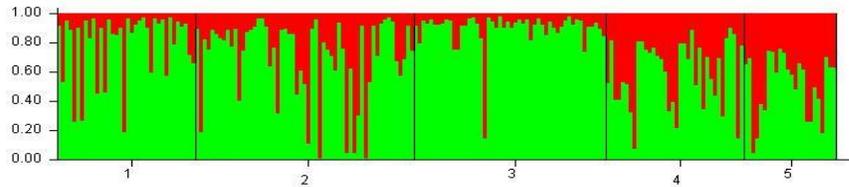
**Tabla 10.** AMOVA entre el océano Atlántico ( $At + Tx + Se$ ) y Pacífico ( $Re + Ca$ ), con el 95% de confianza y 10,000 permutaciones. Se reportan el porcentaje de variación, el valor de los estadísticos de Fisher ( $F_{CT}$ ,  $F_{SC}$ ,  $F_{ST}$ ) y el valor de significancia ( $p$ ) para ambos parámetros. Los valores con significancia estadística ( $p < 0.05$ ) se resaltan.

<b>Atlántico – vs – Pacífico</b>				
Estadísticos - $F$ promedio sobre todos los loci				
<b>Origen de la Variación</b>	<b>% variación</b>	<b>Índices de fijación</b>	<b>estadístico - <math>F</math></b>	<b>valor de <math>p</math></b>
Entre grupos	<b>0.7095</b>	$F_{CT}$	<b>0.00710</b>	<b>0.00165</b>
Entre poblaciones dentro de los grupos	-0.20038	$F_{SC}$	-0.00202	0.83433
Dentro de las poblaciones	99.49088	$F_{ST}$	0.00509	0.22445

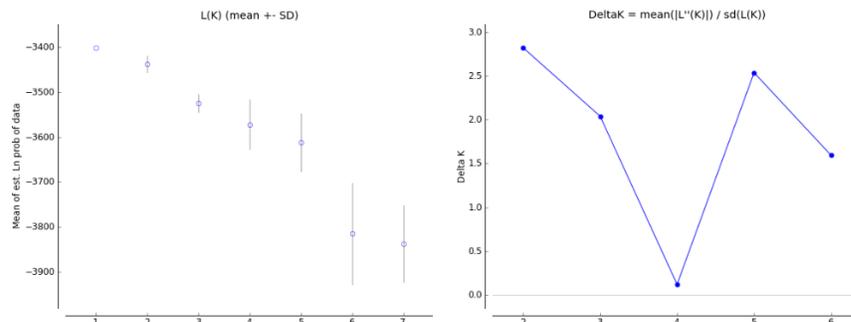
### Análisis de aproximación Bayesiana

Al comparar entre todas las localidades, el análisis bayesiano realizado con *Structure* muestra una mayor probabilidad para la existencia de  $k = 1$  o 2 grupos. El índice de verosimilitud sugiere que la probabilidad media estimada (*i.e.*  $\ln P(D) = \sim -3400$ ) tiende hacia una composición de  $k = 1$  con ambos modelos de ancestría (*MA* y *AMA*) (Figura 15). No obstante, al tomar las aproximaciones de Evanno,  $\Delta_{max}$ , el esquema de asignación

poblacional ( $Q > 0.6$ ) y utilizar la información de las localidades, los datos generalmente sugieren una composición de dos poblaciones (*Figuras 15, 16*).



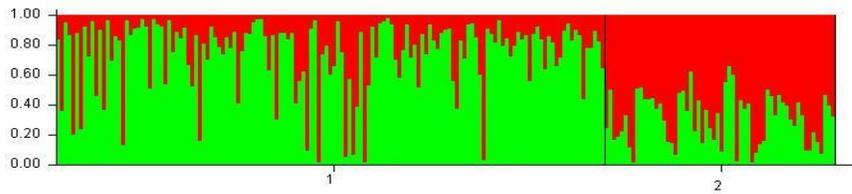
**Figura 15.** Gráfica de asignación poblacional de  $Q$ ; proporción de ancestría por individuo de proceder de un número  $k$  de poblaciones,  $k = 2$  (de acuerdo con un coeficiente de afiliación estimado ( $Q > 0.6$ ), bajo los modelos de ausencia de mezcla ancestral (*AMA*), correlación de frecuencias alélicas y *LOCPRIOR*). El gráfico se divide en  $k = 2$  segmentos de diferente color, donde cada ejemplar se representa con una línea vertical de longitud  $q$  por segmento. Los números (del 1 al 5) corresponden a cada una de las localidades de muestra (*i.e.* 1 = *At*, 2 = *Se*, 3 = *Tx*, 4 = *Re* y 5 = *Ca*). Una distribución simétrica de cada color por individuo indica la misma probabilidad de pertenecer a cualquiera de las  $k$  poblaciones hipotéticas (Pritchard, Stephens, & Donnelly, 2000).



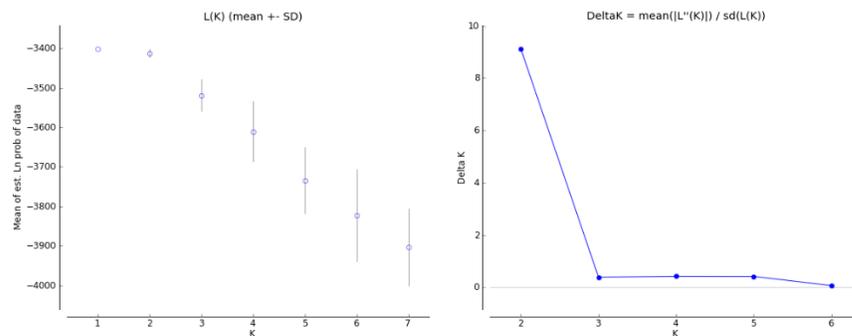
**Figura 16.** Representación gráfica de Structure Harvester v0.6.94 (Earl, 2012) de la  $k$  ( $K$ ) más probable, bajo *AMA* y *LOCPRIOR*. Probabilidad promedio estimada ( $\ln P(D)$  o  $\ln P(X/K)$ ) de los datos de Structure (izquierda). La  $k$  con el valor más grande de probabilidad y la diferencia máxima entre probabilidades medias estimadas ( $\Delta_{\max}$ ) es la que captura la mayor estructura, donde  $k = 2$ . Diagrama del método de Evanno a los resultados de Structure. (derecha) El número de poblaciones con más aciertos para el grupo de datos corresponde al valor más alto de Delta  $K$ . La máxima probabilidad es para  $k = 2$ .

Entre cuencas oceánicas

La mayor probabilidad se detectó para una composición de dos poblaciones  $k = 2$ , con el uso de la información de las localidades, mediante los análisis de Evanno,  $\Delta_{max}$  y un coeficiente de afiliación estimado  $Q > 0.6$  para la proporción de ancestría del esquema de asignación poblacional (Figuras 17, 18).



**Figura 18.** Gráfica de asignación de  $Q > 0.6$  para una  $k = 2$ , bajo *AMA* y *LOCPRIOR*. Atlántico (1) vs Pacífico (2), dónde 1 = At + Se + Tx y 2 = Re + Ca.

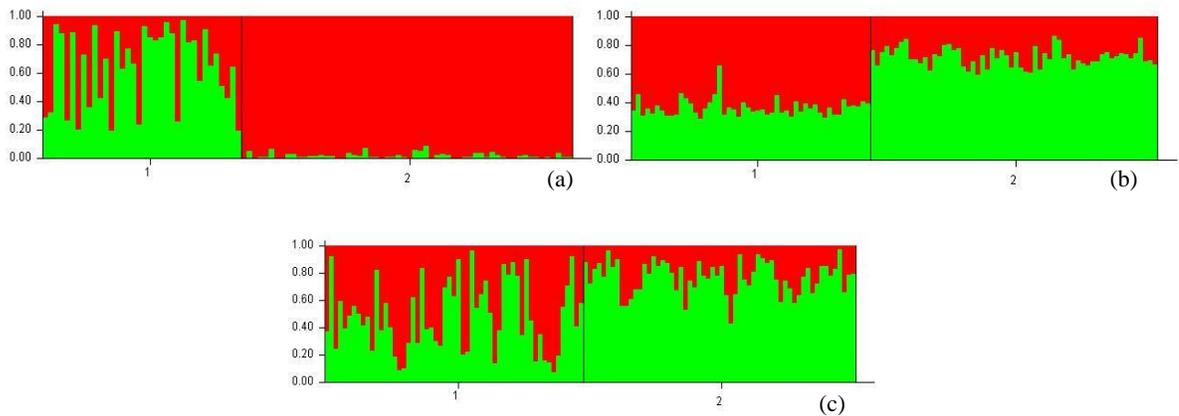


**Figura 17.** Representación gráfica de Structure Harvester de la  $K$  más probable para los grupos Atlántico y Pacífico, bajo *AMA* y *LOCPRIOR*. Probabilidad promedio estimada de los datos de Structure (izquierda) y diagrama del método de Evanno *et al.* (2005) para dichos resultados (derecha). La mayor probabilidad corresponde para  $k = 2$ .

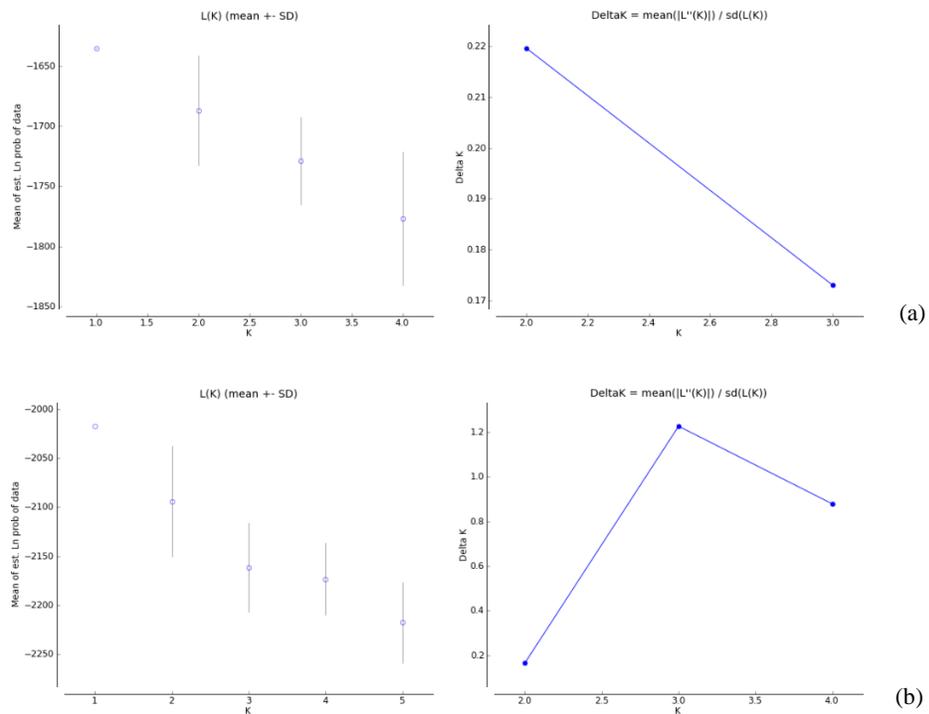
### Localidades del Atlántico vs Pacífico

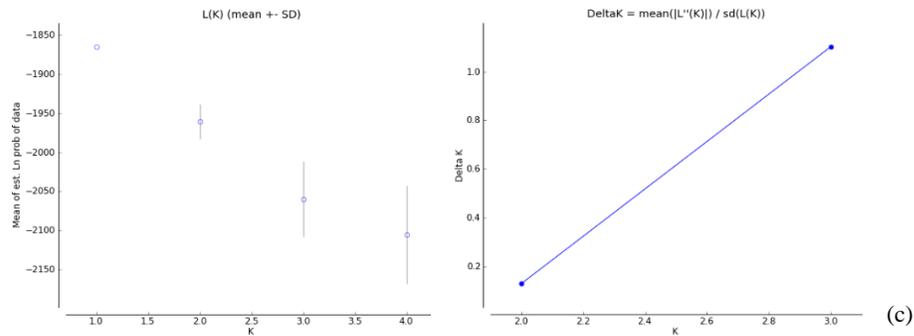
La comparación de cada localidad del Atlántico con el grupo del Pacífico resultó en una asignación de dos poblaciones, con los análisis de Evanno,  $\Delta_{max}$  y el esquema de asignación poblacional (Figuras 19, 20). Bajo este patrón, se observa que *At* es la localidad

que más se estructura del grupo del Pacífico, lo que coincide con que sea el único resultado con significancia estadística que se observa en las pruebas pareadas de  $F_{ST}$ . La localidad de  $Tx$  se ve menos estructurada y la composición de  $Se$  parece compartir una mayor cantidad de ancestría con el Pacífico. Sin embargo, el método de Evanno sugiere una  $k = 3$  para las comparaciones entre  $Tx$  y  $Se$  con el Pacífico (*i.e.*  $Tx$  vs  $Pa$  &  $Se$  vs  $Pa$ ) (Figura 20).



**Figura 19.** Gráfica de asignación de  $Q > 0.6$  para  $k = 2$ , bajo el esquema de *AMA* y *LOCPRIOR*. (a) Atlántico noroccidental,  $At$  (1) vs.  $Pa$  (2), (b) Golfo,  $Tx$  (1) vs  $Pa$  (2) y (c) Atlántico oriental,  $Se$  (1) vs  $Pa$  (2).





**Figura 20.** Representación gráfica de Structure Harvester v0.6.94 de la  $K$  más probable, con los modelos *AMA* y *LOCPRIOR*. Probabilidad promedio estimada de los datos de Structure (izquierda) y diagrama de la aplicación del método de Evanno a dichos resultados (derecha). (a) *At vs Pa*, donde  $k = 1$  y  $\text{DeltaK} = k = 2$ . (b) *Tx vs Pa*, donde  $k = 1$  y  $\text{DeltaK} = k = 3$  y (c) *Se vs Pa*, donde  $k = 1$  y  $\text{DeltaK} = k = 3$ .

### Análisis de ordenación de frecuencias

### Análisis de componentes principales (PCoA)

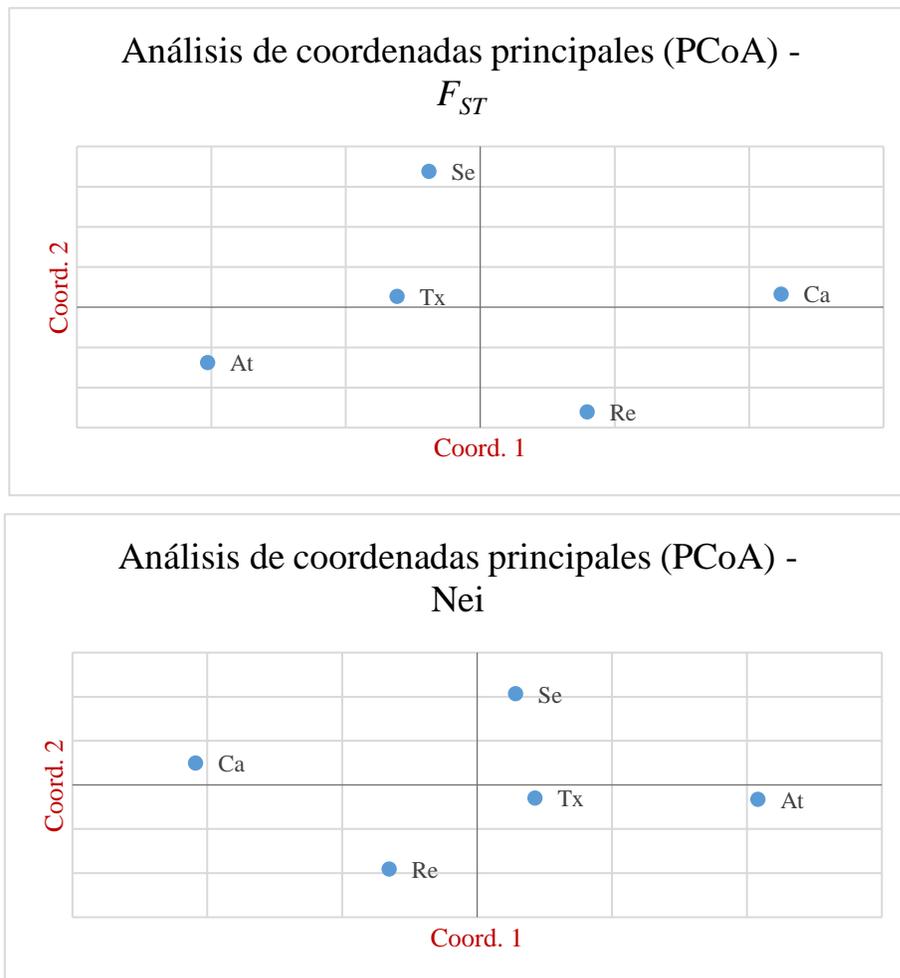
Los análisis muestran que las diferencias entre las cuencas son explicadas por la mayor cantidad de variación observada a lo largo del primer eje (*i.e.* coord. 1), el cual explica una proporción de varianza del ~50 al 80% (*i.e.* coord. 1) (*p. ej.* la menor proporción de variación estimada (47.81%) se capturó con el análisis pareado de covarianza de medias de Shannon (sHua) por población, *no se reporta*).

La separación Atlántico (*Tx, At y Se*) - Pacífico (*Ca y Re*) se muestra con la distribución de las muestras de ambos océanos en cuadrantes opuestos (*Figura 21*). De acuerdo con el primer componente, *Re* es la localidad del Pacífico que más se asemeja a las localidades del Atlántico.

Asimismo, de acuerdo con el segundo eje, los resultados también sugieren que del ~12 al 27% de la variación máxima se explica por diferencias entre la región nororiental y

noroccidental de la cuenca del Atlántico y una separación entre las localidades del océano Pacífico (*Figura 21*).

La separación entre Atlántico nororiental (*Se*) y noroccidental (*Tx* y *At*) se muestra con la distribución de las muestras de ambas regiones en cuadrantes opuestos, en el segundo eje (*i.e.* coord. 2). De acuerdo con dicho componente, la localidad de *Tx* se aproxima tanto a *At* como a *Se*. No obstante, el primer componente, que explica una proporción de varianza del ~50 al 80% (*i.e.* coord. 1), muestra una mayor aproximación entre *Tx* y *Se* (*Figura 21*).



**Figura 21.** Análisis de coordenadas principales (PCoA) para el Atlántico y Pacífico vía matriz de covarianza para la prueba de  $F_{ST}$  y de distancia para el análisis de Nei. La máxima variación es explicada por los tres primeros ejes.

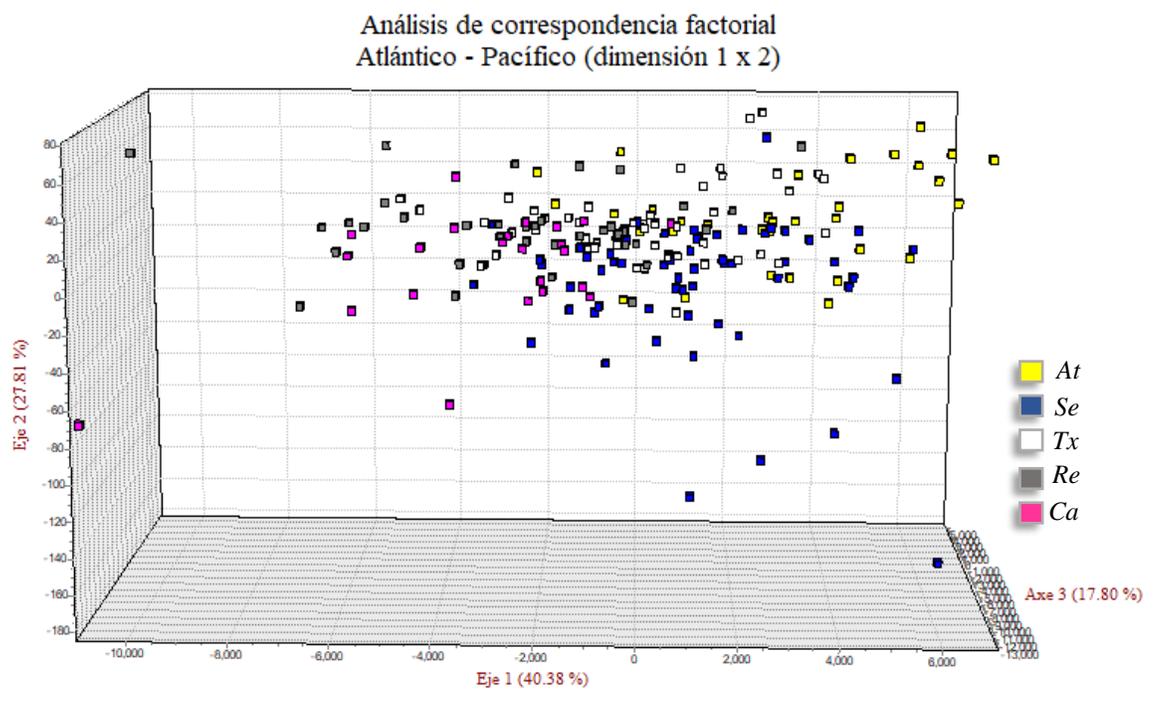
### Análisis de correspondencia factorial

El ACF también muestra que una gran proporción de los individuos de las localidades de ambas cuencas se encuentran cerca del perfil promedio de los datos, lo cual implica que las desviaciones de las proporciones esperadas son relativamente pequeñas. No obstante, la primera dimensión señala que los individuos del Atlántico se alejan de los del Pacífico de acuerdo con un porcentaje de inercia (*i.e.* varianza) del 40.38%, incluso se observa que la tercera dimensión relativa al 17.80% de la varianza genética total también explica una separación entre los individuos de las muestras del Pacífico (*Re vs. Ca*) (*Figura 22*).

No obstante, la segunda dimensión separa al Atlántico nororiental (*Se*) del noroccidental (*At*) de acuerdo con un 27.81% de la varianza genética y una tercera dimensión relativa al 17.80% de la varianza genética total incluye la división entre los individuos del Atlántico Noroccidental (*At*) de los del Golfo de México (*Tx*).

Estos resultados muestran la estrecha relación que hay entre las colecciones, pero también ratifican el patrón de distribución que se observa en el PCoA y confirman las diferencias registradas en las pruebas de heterogeneidad entre las localidades del Atlántico y Pacífico.

Con base en los resultados del análisis de correspondencia y el de componentes principales, se retiró a *Tx* de la muestra y se realizó un análisis jerárquico de varianza molecular entre el Atlántico y Pacífico. Como se esperaba, el estimado de diferenciación y valor de significancia entre grupos aumentó con respecto a las pruebas anteriores ( $F_{CT} = \sim 0.009$ ,  $p = \sim 0.031$ ), con un valor de  $p$  significativo, que explicó  $\sim 0.9\%$  de la variación en las muestras (*Tabla 11*).



**Figura 22.** Análisis de correspondencia factorial de genotipos para el Atlántico y Pacífico. Cada individuo representa un punto del plano tridimensional. El AFC Muestra las asociaciones genotípicas entre los individuos de todas las localidades, correspondientes a las cuatro regiones consideradas (El Atlántico noroccidental con Carolina del Norte *At* y el Golfo de México *Tx*, el Atlántico nororiental con Senegal *Se* y el Pacífico nororiental con Revillagigedo *Re* y Baja California *Ca*). Cada localidad está representada por un color y cada eje indica la contribución genotípica de los individuos, dónde el eje uno contiene la mayor contribución, seguido por el eje dos y así sucesivamente. Los resultados de este análisis explican en su totalidad una proporción de la varianza del 85.99%.

**Tabla 11.** AMOVA entre el océano Atlántico (*At + Se*) y Pacífico (*Re + Ca*), sin la localidad del Golfo (*Tx*), con el 95% de confianza y 20,000 permutaciones. Se reportan el porcentaje de variación, el valor de los estadísticos de Fisher ( $F_{CT}$ ,  $F_{SC}$ ,  $F_{ST}$ ) y el valor de significancia ( $p$ ) para ambos parámetros. Los valores con significancia estadística ( $p < 0.05$ ) se resaltan.

---

**Atlántico – vs – Pacífico**

---

Origen de la Variación	% variación	Índices de fijación	Estadísticos - $F$ promedio sobre todos los loci	
			estadístico - $F$	valor de $p$
Entre grupos	<b>0.89499</b>	$F_{CT}$	<b>0.00895</b>	<b>0.03062</b>
Entre poblaciones dentro de los grupos	-0.33425	$F_{SC}$	-0.00337	0.84202

---

Dentro de las poblaciones	<b>4.58181</b>	<i>F<sub>IS</sub></i>	<b>0.04608</b>	<b>0.00704</b>
Dentro de los individuos	<b>94.85745</b>	<i>F<sub>IT</sub></i>	<b>0.05143</b>	<b>0.00599</b>

## DISCUSIÓN

### Desviación al equilibrio de HW

Las desviaciones significativas a las proporciones de HW se debieron principalmente a un exceso de homocigotos, especialmente la del Atlántico nororiental (*Se*) para el *locus* 208, porque fue la única estadísticamente significativa después la corrección de Bonferroni para 35 comparaciones.

Un exceso de homocigotos o déficit de heterocigotos es la desviación más común al modelo de HW (Selkoe & Toonen, 2006), principalmente en estudios de peces pelágicos debido al gran tamaño efectivo que presentan, como en el caso del atún aleta amarilla (Barth, Damerau, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001).

En los estudios realizados con microsatélites debe considerarse, además, que estos marcadores se caracterizan por poseer un alto grado de polimorfismo debido a sus altas tasas de mutación (Ellegren, 2004; Li, Korol, Fahima, Beiles, & Nevo, 2002). De modo que, al tratar de representar los genotipos heterocigotos para los diferentes *alelos* de un *locus* el incremento de la variación origina que se requieran tamaños de muestra de por lo menos 50 individuos (Carvalho & Hauser, 1998) para recopilar datos representativos (Kelly, Oliver, Sivasundar, & Palumbi, 2010; Hauser & Ward, 1998; O'connell & Wright, 1997).

Por otro lado, fluctuaciones significativas en el tamaño de las poblaciones también pueden modificar la diversidad genética y por ende la proporción de heterocigotos en una

población (Kumar & Kocour, 2015). En el caso de *T. albacares* existe evidencia de reducciones demográficas hacia el Pleistoceno tardío y tiempos recientes en el Atlántico y Pacífico (Barth, Damerau, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Bindoff, et al., 2007) lo que junto con la explotación pesquera de la especie en las últimas décadas (*figura 7*), podrían haber disminuido el número de *alelos* y potenciar las señales de déficit por efecto de la deriva génica (Selkoe & Toonen, 2006; Hauser & Ward, 1998). Aunque, un déficit de heterocigotos también puede resultar por efecto de la selección natural (Sen & Burmeister, 2008; Hauser & Ward, 1998; Waples, 1998).

Otras causas de un exceso de homocigotos se atribuye a agrupar subpoblaciones genéticamente discretas (*i.e.* el efecto Wahlund), al generarse *alelos* del mismo tamaño que son de distintos linajes (*i.e.* homoplasia), o por errores de amplificación (*p. ej.* *alelos* nulos); o asignación de genotipos (Selkoe & Toonen, 2006; O'connell & Wright, 1997).

En este trabajo no se encontró evidencia concluyente para explicar el exceso de homocigotos por efecto Wahlund, homoplasia o errores de genotipificación, debido a:

1. La baja señal en la existencia de poblaciones genéticamente discretas y ninguna para el *locus 208*. Sin embargo, el efecto Wahlund suele reportarse en áreas de crianza para algunas especies de atún (Gonzalez, Beerli, & Zardoya, 2008; Carlsson, et al., 2004), que por el diseño del muestreo pudieron representarse en las localidades del Atlántico reportadas como áreas de desove (*sec. Desove*) (ICCAT, 2012; ICCAT, 2006).
2. El riesgo de homoplasia es proporcional a la distancia genética entre las poblaciones (Selkoe & Toonen, 2006) y ésta representa una fuente mínima de

sesgo para nuestro estudio, con un estimado promedio por par de poblaciones de  $D \sim 0,0195$ .

3. La amplificación de los *loci*, particularmente del *125* y *208*, se caracterizó por ser bastante clara y se confirmó en más del 50% de los genotipos, con dos y hasta cuatro repeticiones de ser necesario, por lo que la presencia de errores de genotificación probablemente es mínima, lo cual se sustenta con los resultados de MicroChecker.

Por lo tanto, las desviaciones encontradas en ese trabajo pueden ser atribuidas principalmente al diseño de muestreo, por un sesgo en la representación de los *alelos*, debido al tamaño de la muestra y los sitios muestreados. No obstante, no se puede descartar que el *locus 208* de la especie haya sufrido mutaciones que producen *alelos* nulos u homoplasias no detectables (Sen & Burmeister, 2008; Selkoe & Toonen, 2006).

Los resultados coinciden con lo reportado por Farnham (2003) y Sandoval Laurrabaquio Alvarado (2012) para los mismos *loci*. Estos estudios poseen tamaños de muestra similares y localidades de muestreo que incluyen zonas de crianza o puntos de encuentro de diferentes cohortes. Además, Farnham (2003), sólo identifica déficit de heterocigotos en su muestra de la región oriental del Atlántico. Por otro lado, Appleyard, et al. (2001) también reportan una mínima desviación para el *locus 208*, en dos muestras de la costa oriental de Australia que se caracterizaron por poseer una gran abundancia de individuos (ICCAT, 2006) y por provenir de reconocidos sitios de alimentación y desove (Donoso, Barría, Braun, & Valenzuela, 2009; McPherson, 1991). Sin embargo, la desviación que reportan posiblemente es pequeña por los grandes tamaños de muestra que utilizó de ~170 individuos por colección, en comparación con los estudios anteriormente mencionados.

## Diversidad Genética

En este trabajo la diversidad fue alta (*Tabla 4*). El número promedio de *alelos* por *loci* y por población ( $n_a$ ), riqueza alélica ( $r$ ) y la  $H_e$  obtenidas, con magnitudes promedio de  $n_a$  que van de 5.5 a 14.8,  $r$  de ~5.36 a ~5.94 y  $H_e$  de 0.53 a 0.82, son similares a lo reportado en estudios previos de microsatélites en la especie (Nomura, et al., 2014; Sandoval Laurrabaquio Alvarado, 2012; Morales Villegas, 2009; Díaz-Jaimes & Uribe-Alcocer, 2006; Takagi, et al., 2003) (*Apéndice VII*).

Estos niveles de diversidad también se asemejan a los de otras especies de túnidos que utilizaron marcadores microsatelitales, como el atún aleta azul (*Thunnus thynnus* spp.) (Nomura, et al., 2014; Carlsson, et al., 2004) y el listado (*Katsuwonus pelamis*) (Menezes, Noguchi, Nakajima, & Taniguchi, 2008).

Las especies de peces marinos usualmente presentan los niveles más altos de diversidad genética entre los teleósteos (O'Connell & Wright, 1997; Smith, 1994), especialmente las pelágicas (Ward R. D., 2000; Waples, 1998), cosmopolitas, con gran capacidad migratoria como el atún aleta amarilla (Begg, Friedland, & Pearce, 1999; Graves, 1998). Las principales características biológicas de la familia, como son un rápido crecimiento y madurez sexual temprana (*sec. desarrollo*), fecundidad alta, reproducción durante todo el año (*sec. desove*) y tiempos generacionales cortos originan poblaciones grandes (Hauser & Ward, 1998) con altos tamaños efectivos poblacionales (Barth, Damerou, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Ely, et al., 2005), los cuales usualmente aumentan la diversidad genética (Frankham, 1996).

Típicamente las poblaciones grandes también mantienen altos niveles de variabilidad genética en *loci* neutrales porque estos pierden menos diversidad genética a causa de la deriva

génica (Hauser & Ward, 1998). A lo anterior se suma que poseen tiempos generacionales relativamente cortos, lo cual contribuye a que por lo general los teleósteos presenten altas tasas mutacionales a diferencia de otros peces con tiempos generacionales largos, como los elasmobranquios (Ravi & Venkatesh, 2008; Smith, 1986).

Los estimados de diversidad fueron muy similares entre las localidades y regiones del Atlántico. La leve diferencia en los estimados de diversidad podría atribuirse a las discrepancias en el tamaño de las muestras, sobre todo en los parámetros de diversidad basados en el número de variantes ( $n_a$  y  $R$ ), los cuales suelen estar influenciados por los tamaños de muestra (Allendorf & Luikart, 2007). No obstante, la variación genética estimada en *T. albacares* con marcadores diferentes a los microsatélites, como el ADNmt, al igual que en este estudio y otros estudios con microsatélites, en general muestra que el Atlántico oriental presenta valores de diversidad más altos que el Atlántico noroccidental y el Golfo de México, *sc.* (Apéndice VII) (Allendorf & Luikart, 2007).

Una mayor diversidad alélica en el Atlántico oriental ( $Se$ ) con respecto al Golfo de México ( $Tx$ ) en los índices basados en el número de variantes podría tener relación con la abundancia de individuos en la región oriental (ICCAT- SCRS, 2016; Diario Oficial de la Federación, 2015; Makoto, Miyabe, & Nakano, 2004) y con que su área circundante es conocida como un punto de migraciones periódicas (*sec. migración*) (ICCAT- SCRS, 2016; ICCAT, 2012; ICCAT, 2006).

La abundancia y distribución de los túnidos está ligada a la disponibilidad de alimento (Blackburn, 1969), y los sitios con mayor disponibilidad de alimento usualmente se encuentran en las áreas de surgencias, que en su mayoría se generan en las costas orientales

de todas las cuencas oceánicas (Bindoff, et al., 2007). En el Atlántico las principales áreas de surgencias (por su intensidad y extensión) se identifican en las costas de África del Norte, Senegal, Marruecos y Sudáfrica lo que concuerda con los registros de captura más abundantes de España, Francia, Ghana y Cabo Verde,  $\geq 10$  o 20 veces mayores que los del Atlántico occidental (ICCAT- SCRS, 2016) (*Figura 23*).

Por otro lado, la diferencia que existe en las heterocigosis promedio ( $H_o$ ,  $H_e$ ) de cada localidad posiblemente se relacione con una diferencia en la distribución de los *alelos* entre las regiones. Dicha distinción puede manifestarse a través de la recuperación de *alelos* únicos en las poblaciones, debido a una restricción de flujo genético hacia ellas (Hedrick, 2011; Allendorf & Luikart, 2007). En este caso se recuperó una leve diferencia de *alelos* únicos en las localidades del Atlántico oriental (*Se*) y noroccidental (*At*), *sc*, con respecto al Golfo de México (*Tx*). La pequeña variación en la proporción de *alelos* en baja frecuencia y el índice de información también muestran mayor semejanza entre *Se* y *At* a diferencia de *Tx* (*Figura 11, Tabla 4*), lo cual también podría expresarse en la estimación de  $n_e$ . De manera que estos parámetros podrían servir como evidencia indirecta de un mayor flujo genético hacia el Golfo de México que a *Se* y *At*.

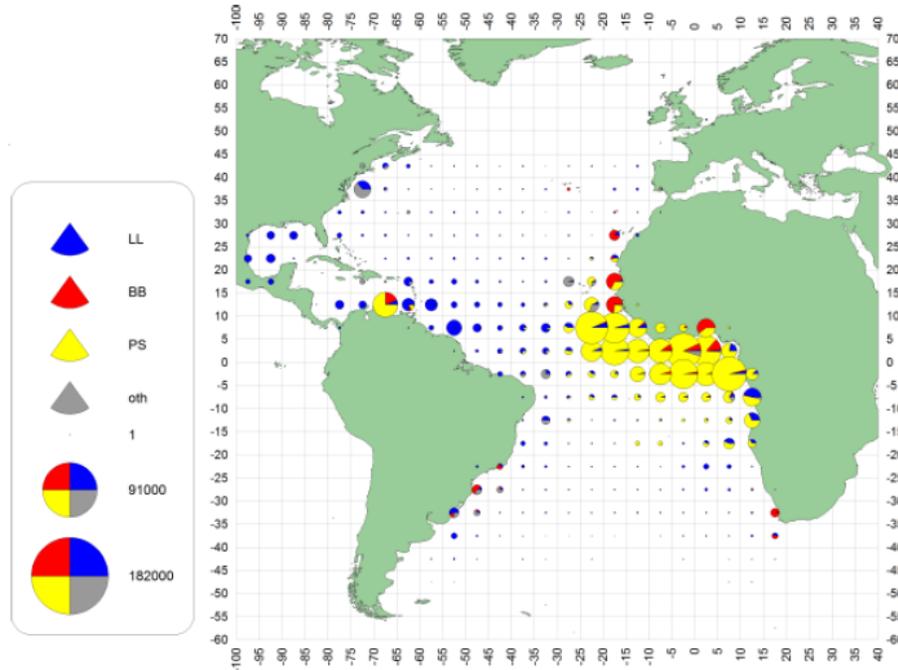
Una disminución de la heterocigosis, en el nororiente y noroccidente, sin una reducción sustancial en la diversidad alélica se explicaría por efecto de cuellos de botella paulatinos con reducciones poblacionales sobre varias generaciones (Allendorf & Luikart, 2007). Lo cual coincide con algunos reportes de reducciones poblacionales en *T. albacares* y otras especies pelágicas, relacionadas con eventos climáticos que han provocado disminuciones e incrementos amplios en la temperatura superficial y el nivel del mar (Barth, Damerau,

Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Kumar & Kocour, 2015; Bindoff, et al., 2007; Hewitt, 2004). Lo anterior debido a que la escala de tiempo en la que actúa la mutación es mucho menor que la de la deriva génica (Gillespie, 1998) sobre todo, en especies con grandes tamaños poblacionales. Además, muchas especies pelágicas muestran una diversidad más reducida hacia las zonas subtropicales, como resultado de una colonización más reciente después de algún evento de glaciación (Hewitt, 2004; Hauser & Ward, 1998).

Las medidas de diversidad genética entre las cuencas del Atlántico y Pacífico también son muy similares, posiblemente debido a su historia evolutiva en común (Ward R. D., 2000; Hauser & Ward, 1998). Sin embargo, variaron ligeramente más entre cuencas en comparación con las comparaciones entre localidades cercanas (*Tabla 4*), al igual que en otras especies de peces pelágicos (Ward R. D., 2000; Hauser & Ward, 1998). La diversidad está influenciada por la abundancia de las especies y cuando ocurren cambios simultáneos de ésta en los grupos, éstos suelen compartir patrones similares (Kumar & Kocour, 2015; Hewitt, 2004). Por lo tanto, poblaciones con medidas de diversidad semejantes manifiestan una coincidencia en sus historias demográficas y mecanismos de mantención de la diversidad, independientemente de su relación de ancestría (Hewitt, 2004). En ese sentido, Barth, et al. (2017) encontraron evidencia de que el Atlántico e Indo-Pacífico comparten cambios demográficos similares con eventos de cuello de botella y expansiones poblacionales durante el último millón de años, relativo a los cambios climáticos y las oscilaciones del ambiente.

Finalmente, aunque también se estima que un sesgo en la proporción de sexos o una diferencia en el éxito reproductivo de peces altamente fecundos pueden disminuir la

diversidad de las poblaciones (Allendorf & Luikart, 2007; Hauser & Ward, 1998), no se encontró información clara de las bases genéticas que sustenten estos puntos.



**Figura 23.** Distribución geográfica de capturas de atún aleta amarilla por arte de pesca del 2010 al 2014; LL – palangre, BB – barco de cebo, PS – cerco, oth – otros. (ICCAT- SCRS, 2016).

### **Divergencia y estructura genético-poblacional**

La baja señal de diferenciación encontrada puede atribuirse a la pequeña porción del genoma representado por los marcadores utilizados en comparación con los estudios de genómica (*Apéndice VIII*). Adicionalmente, el tamaño de la muestra de cada sitio y el uso de colecciones de organismos adultos también pueden contribuir a ello (*p. ej.* Pecoraro, et al., 2018) (Selkoe & Toonen, 2006; Kalinowski, 2005; Kalinowski, 2002; O'connell & Wright, 1997).

Mientras que en este estudio se utilizaron 7 *loci* de microsatélites, los estudios de Pecoraro, et al. (2018) utilizaron 85 SNPs putativamente bajo selección, para distinguir entre poblaciones del Atlántico oriental y occidental. Asimismo, Barth, et al. (2017) rastrearon más de 10,000,000 sitios de SNPs con los que lograron detectar diferencias entre cuencas. En ambos casos, se trata de proporciones notablemente más representativas del genoma de la especie.

También se debe considerar que el poder de los estadísticos convencionales de genética de poblaciones se reduce en datos con muchas variantes de una sola aparición y poco comunes (Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Hauser & Ward, 1998), frecuentemente por el carácter altamente variable de los microsatélites, y se resuelve al utilizar una mayor cantidad de *loci* (Shaw, Turan, Wright, O'connell, & Carvalho, 1999).

Ejemplo de ello es que los análisis de genómica de SNPs que rastrearon una extensa cantidad del genoma de *T. albacares* (Pecoraro, et al., 2018; Barth, Damerau, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Pecoraro, et al., 2016; Grewe, et al., 2015), mostraron divergencia genética entre cuencas con una gran solidez estadística, aun en regiones neutrales y con el uso de pequeños tamaños de muestra.

En especies pelágicas de gran tamaño poblacional, cuando la señal es poco perceptible, se aconseja utilizar de 10 a 50 marcadores, de preferencia en muestras periódicas de un mayor número de sitios por región (Hoban, Bertorelle, & Gaggiotti, 2012; Excoffier & Lischer, 2010; Laval & Excoffier, 2004; Kalinowski, 2002; Carvalho & Hauser, 1998). No obstante, el tamaño de muestra también es importante debido al gran tamaño efectivo de la especie (Kalinowski, 2005).

### *Diferenciación Dentro de las Cuencas*

Los resultados de los análisis de diferenciación dentro de la cuenca del Atlántico pueden interpretarse como marginalmente heterogéneos. Aunque, a través de los estadísticos convencionales de diferenciación (estadísticos  $F$ ), no se detectó concluyentemente una señal de diferenciación, de manera sistemática se observaron diferencias en algunos de los diferentes análisis aplicados y los análisis de ordenación agruparon las localidades en Atlántico oriental y Atlántico occidental, lo cual coincide con la evidencia alcanzada mediante genómica de SNPs, obtenida de regiones donde actúa la selección (Pecoraro, et al., 2018).

En ese sentido, la prueba de heterogeneidad de frecuencias alélicas mostró una diferencia entre el Atlántico Nororiental ( $Se$ ) y Noroccidental ( $At$ ), únicamente en el *locus* 21, pero con significancia estadística después de la corrección de  $\alpha$  para pruebas múltiples. Además, se detectó una diferencia entre la comparación de  $Tx$  y  $Se$  ( $p < 0.05$ ), mediante el índice de  $R_{ST}$ , aunque no se sustenta en ninguna otra prueba.

En tanto, el análisis de componentes principales mostró diferencias entre las localidades del Atlántico nororiental ( $Se$ ) y noroccidental ( $At$ ), así como entre el Golfo de México ( $Tx$ ) y las otras dos localidades. Asimismo, la evidencia presentada en *Structure* también mostró la mayor probabilidad para una  $k = 2$ , correspondiente a ambas regiones del Atlántico, mientras que el análisis de correspondencia mostró numerosos genotipos tanto de  $Se$  como de  $At$  y  $Tx$  que se ubicaron en cuadrantes distintos, a pesar de su cercanía al centroide. En consecuencia, los resultados apuntan hacia un flujo genético limitado entre ambas regiones y sus localidades y por ende a la posible existencia de poblaciones genéticamente discretas en cada margen continental del Atlántico.

Comúnmente las especies pelágicas, especialmente aquéllas con grandes tamaños efectivos poblacionales y altos niveles de migración, poseen patrones de diferenciación bajos (*Apéndice VIII*), pero que tienen significancia biológica (Kumar & Kocour, 2015; Kasapidis, et al., 2007; Alvarado Bremer, et al., 2005; Waples, 1998) como en el caso del Patudo (*Thunnus obesus*) (Gonzalez, Beerli, & Zardoya, 2008) y el atún aleta azul (Carlsson, McDowell, Carlsson, & Graves, 2006; Ely, et al., 2005) al oriente y occidente del Atlántico.

En el caso de *T. albacares*, los tamaños efectivos suelen ser grandes (*p. ej.*  $\sim 1,955 \pm 626$  para el Atlántico y  $52,423 \pm 20,734$  para el Pacífico, Barth, et al. 2017) de acuerdo con datos de captura y algunas estimaciones previas calculadas para el Océano Atlántico y Pacífico (FAO, 2019; Barth, Damerou, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Morales Villegas, 2009; ICCAT, 2006). Esto disminuye la probabilidad de que se fije un *alelo* por deriva génica, lo que influye en que se obtengan estimados de diferenciación particularmente bajos mediante los estadísticos convencionales y en la reducción de las señales de estructura en estudios de ésta especie y de otros peces pelágicos (Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Allendorf & Luikart, 2007; Ely, et al., 2005; Ward R. D., Elliott, Grewe, & Smolenski, 1994). Además, las fluctuaciones del tamaño poblacional en sus áreas de distribución también contribuyen a reducir los estimados de diferenciación y estructura (FAO, 2010-2019; ICCAT, 2006; Ely, et al., 2005; Hauser & Ward, 1998).

En el caso de la migración (flujo genético), Cano, et al. (2008) mostraron que un flujo del 10% del tamaño efectivo es suficiente para disminuir los estimados de diferenciación a valores de  $F_{ST} < 0.010$  mediante marcadores neutrales, y que éstos se reducen conforme aumenta el tamaño efectivo poblacional.

La combinación de grandes tamaños efectivos y una alta capacidad de dispersión en *T. albacares* puede influir en aplazar el aislamiento y en consecuencia evitar que las poblaciones se estructuren (Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Freeland, 2005). Sin embargo, cuando alguna de estas condiciones se restringe, incrementa la presencia de patrones de diferenciación (Araujo, Candy, Beacham, White, & Wallace, 2014; Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Hauser & Ward, 1998).

Algunos estudios de captura – recaptura muestran que la migración puede ser reducida entre los grupos del oriente y occidente de la cuenca del Atlántico (Ortiz, 2017; Hoolihan, et al., 2014; ICCAT, 2012; Schaefer, 2009; Klimley & Holloway, 1999), lo cual podría ocurrir por la incapacidad de la especie de hacer frente a las bajas temperaturas.

Cualquier cambio abrupto o gradiente fuerte en la termoclina puede disminuir su función muscular cardíaca (sec. *fisiología, reproducción, distribución*) (ICCAT, 2006), haciéndolos especialmente sensibles a temperaturas como las que se presentan estacionalmente en las regiones templadas hacia el nororiente y noroccidente de la cuenca, en especial durante el invierno, por ejemplo, hacia el norte de Carolina del sur o en la zona de África occidental, que incluye a Senegal, por el influjo de aguas de la corriente de Canarias (sec. *sistema de corrientes*).

Estudios de marcaje en el Atlántico también señalaron una tasa de migración máxima de ~0.099 (de acuerdo con Sculley & Die, 2015) para *T. albacares* entre el nororiente y suroriente de la cuenca, pero ninguna recaptura del nororiente al occidente (Ortiz, 2017). En contraste, el patudo (*T. obesus*), presenta estimaciones mayores con un máximo de ~0.135 entre nororiente y suroriente de la cuenca y un valor menor a ~0.077 de nororiente a noroccidente (Ortiz, 2017; Ely, et al., 2005; Alvarado Bremer, Stequert, Robertson, & Ely,

1998), y en la especie se captan diferencias entre los grupos del oriente y occidente de la cuenca (Gonzalez, Beerli, & Zardoya, 2008).

En el océano Pacífico también se ha demostrado la existencia de gran fidelidad de los individuos a sus grupos, así como a sus sitios de desove (FAO, 2019; Block & Stevens, 2001). Schaefer (2009) señala que los movimientos de *T. albacares* reflejan la disponibilidad de recursos alimenticios a su alcance, lo que generalmente favorece su fidelidad regional, manifestándose en un intercambio limitado que, a su vez, propicia la formación de grupos locales en el Pacífico oriental.

En ambas cuencas, las observaciones de marcaje indican que la especie restringe sus movimientos únicamente a cientos de kilómetros, (*p. ej.* Ortiz, 2017; Hoolihan, et al., 2014; ICCAT, 2012; Schaefer, 2009; Klimley & Holloway, 1999), como se mencionó, de oriente a occidente en el Atlántico y en el Pacífico de oriente a occidente y de norte a sur del lado oriental (FAO, 2019; Ortiz, 2017). Esto implica un intercambio limitado entre individuos que, se estima, resultó en diferencias genéticas entre dichas regiones (Pecoraro, et al., 2018; Sandoval Laurrabaquio Alvarado, 2012; Morales Villegas, 2009; Díaz-Jaimes & Uribe-Alcocer, 2006; Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001; Ward R. D., Elliott, Grewe, & Smolenski, 1994).

Por ello, bajo el contexto de una alta probabilidad de restricción de movimiento y mezcla limitada entre el Nororiente y Noroccidente del Atlántico, es viable que exista variación latitudinal, longitudinal y aislamiento reproductivo, que propicie la separación genética de dichos grupos (FAO, 2019; Collette & Nauen, 1983).

El número de alelos únicos ofrece evidencia indirecta de un cambio en el flujo genético (Allendorf & Luikart, 2007; Allendorf, Luikart, & Aitken, 2012). En este trabajo, las

muestras de colectas de *T. albacares* del Atlántico Nororiental (*Se*) y Noroccidental (*At*) poseen una mayor cantidad de alelos únicos que la registrada en las colecciones de *Tx*, lo cual se reconoce como una señal de limitaciones en el flujo genético (Allendorf & Luikart, 2007).

Sandoval Laurrabaquio Alvarado (2012) considera que en el Pacífico la estructura observada en *T. albacares* se manifiesta en algunos parámetros como la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) y en diferencias morfométricas entre dichas regiones. De modo similar, la estructura observada en el Atlántico coincide con diferencias en algunos parámetros entre la región oriental y occidental, como en la notable diferencia en sus CPUE y la desproporción de tallas entre ambas regiones, con tallas mayores al oriente y chicas al noroccidente (*i.e.* Golfo de México y U.S.) (*sec. Pesquería de Thunnus albacares*).

En suma, el conjunto de evidencias apunta a que una restricción en la migración propicia las señales bajas de diferenciación observadas y que posiblemente éstas sean incipientes, debido, principalmente, al gran tamaño efectivo poblacional que caracteriza a la especie y a la poca representación del genoma que se analizó para este estudio.

Por ejemplo, en el Pez Espada (*Xiphias gladius*), una especie con migraciones trasatlánticas y tamaños poblacionales más reducidos que los de *T. albacares*, considerando que sus tasas de captura son más bajas que las del atún aleta amarilla dentro de la cuenca (20,769 t vs 132,517 t de *T. albacares* en el 2016), se reportaron estimados de  $F_{ST}$  semejantes e incluso más bajos que los de este trabajo ( $< 0.0018$ ) utilizando 4 *loci* de microsatélites, aun habiendo utilizado tamaños de muestra mayores a 1000 individuos (FAO, 2019; Kasapidis, et al., 2007).

También es importante mencionar que dependiendo del tipo de análisis es posible rescatar las diferencias aun cuando éstas sean mínimas. Los análisis de ordenamiento, como el de correspondencia y componentes principales, permiten ver relaciones de distancia entre los grupos de genotipos y encontrar patrones entre las poblaciones considerando todas las variantes *alélicas* (Sourial, et al., 2010; Belkhir, Borsa, Chikhi, Raufaste, & Bonhomme, 1996– 2004). En cambio, un análisis de estimadores tradicionales puede perder detalle y generar el efecto contrario, porque los genotipos heterocigotos pueden no estar representados en una proporción suficiente para rescatar la señal de divergencia.

Análisis como las medidas de  $F_{ST}$  se reducen cuando la variación dentro de las subpoblaciones es alta. Esto limita los resultados en los marcadores con altas tasas de mutación y heterocigosis, como los microsatélites, debido a que no es posible observar la contribución de los genotipos heterocigotos de menor frecuencia, lo que reduce el poder de los estadísticos convencionales de genética de poblaciones (Hauser & Ward, 1998).

Por ejemplo, Grewe, et al. (2015), con dichos estimadores mediante genómica de SNPs, no pudo discriminar entre dos pequeñas muestras del oriente y del occidente de la cuenca del Pacífico en ninguno de los análisis en sitios neutrales, pero sí observó diferencias entre regiones en los sitios putativamente bajo selección. Por otro lado, Barth, et al. (2017), no encontró evidencia de divergencia genética mediante las pruebas de  $F_{ST}$  entre una muestra de *T. albacares* del Atlántico Noroccidental, al norte de los Estados Unidos (USA), y otra del Atlántico Nororiental, en la República de Cabo Verde (CAP), pero sí registró estructura genética entre estas regiones a través de un análisis discriminante de componentes principales.

Las pruebas de AMOVA de este trabajo muestran que existe un ~99% de la variación total dentro de las subpoblaciones, de la cual el ~95% se encuentra dentro de los individuos. Similar a la proporción de variación de los estudios de Farnham (2003) en la cuenca del Atlántico y Appleyard, et al. (2001) en el Pacífico. Lo que explica que el  $F_{ST}$  promedio que obtuvimos entre Atlántico nororiental (*Se*) y noroccidental (*At*) coincida con el de ambos estudios (*Apéndice VIII*).

En ese caso, tres factores inciden de manera importante en las señales de diferenciación para captar la mayor variación en la especie a nivel de los individuos: (1) el muestreo en sitios de forrajeo, (2) el número de marcadores moleculares, y (3) un tamaño de muestra adecuado (generalmente por encima de 50 individuos) (Alvarado Bremer, et al., 2005; Carlsson, McDowell, Carlsson, & Graves, 2006; Graves & McDowell, 2003; Kalinowski, 2005; Kalinowski, 2002).

Colectar peces adultos con alto potencial migratorio en sitios de alimentación tiene la desventaja de poder capturar individuos de distintas localidades de origen, lo que puede diluir las señales de diferenciación, (*p. ej.* Kasapidis, et al., 2007; Appleyard, Grewe, Innes, & Ward, 2001), debido a que estos sitios se caracterizan por poseer abundante alimento para las especies (ICCAT, 2006), lo que favorece su uso como sitios de transición, (*p. ej.* para invernar) (Kasapidis, et al., 2007; Alvarado Bremer, et al., 2005; Bowen, Bass, Soares, & Toonen, 2005). En este trabajo, la composición compleja de la colecta fue factible, debido a que los sitios en que se recolectaron las muestras están asociados a zonas de surgencias, donde se registra una mayor abundancia y distribución de los túnidos, sobre todo a lo largo de las costas orientales (Bindoff, et al., 2007; Blackburn, 1969).

Para captar señales de diferenciación en estos puntos, algunos estudios han adoptado como estrategia tomar muestras de larvas o juveniles o integrar colecciones susceptibles de mezcla (Carlsson, et al., 2004; Alvarado Bremer, et al., 2005). Por ejemplo, Pecoraro, et al. (2018) encontraron diferencias significativas entre la región oriental y occidental de la cuenca con una pequeña muestra de juveniles, utilizando SNPs mediante genómica, aunque solamente de regiones genéticas putativamente bajo selección.

En este trabajo, la colección de *Tx* constituida por adultos muestra pocas señales de diferenciación estadísticamente significativa con las otras dos localidades del Atlántico y posee la menor cantidad de alelos únicos. Esto, junto con los resultados de los análisis de asignación y ordenación, sugiere que el Golfo (*Tx*) comparte una cantidad sustancial de genotipos con ambas regiones (*Se* y *At*), especialmente con la región nororiental (*Se*), lo que puede ser debido a la mezcla de individuos de distinto origen que ocultan la variación debida a diferencias genéticas.

Como la evidencia apunta a que la colección del Golfo es una población que puede contener una cantidad sustancial de adultos migrantes, se evaluó la señal de divergencia mediante un AMOVA jerárquico excluyendo esta localidad del análisis, lo cual resultó en un aumento de la variación que explica las diferencias a un ~0.9% entre todas las localidades. Dicho resultado representó un  $F_{ST}$  de ~0.009 significativo ( $p < 0.05$ ) entre la región nororiental y noroccidental de la cuenca del Atlántico (*i.e. Se vs At*) (Tabla 11). No obstante, debido a que puede ser cuestionable la validez de omitir esta localidad del análisis, el resultado solamente se resalta como evidencia de la consistencia de la señal de diferenciación entre las regiones oriental y occidental del Atlántico.

En ese sentido, tanto el Golfo de México como la región Noroccidental del Atlántico (Senegal) son dos de las principales zonas de forrajeo (Capet, et al., 2017; Ndoye, et al., 2014) y puntos de encuentro entre las poblaciones de *T. albacares*, lo que favorece que sean puntos de mezcla.

Farnham (2003), tampoco encontró señales de diferenciación en una colección de adultos de *T. albacares* > 60 individuos en el Golfo de México y una de juveniles de ~50 individuos en el Golfo de Guinea mediante un análisis con 6 microsatélites y la región control del ADNmt (*Apéndice VIII*).

El mismo resultado fue obtenido por Barth, et al. (2017) con una pequeña muestra de adultos de *T. albacares* del Atlántico oriental, en costa de Marfil (IVO) (*i.e.* área del Golfo de Guinea), y otra del Atlántico noroccidental (USA), con el uso de SNPs a lo largo de todo el genoma, en todos los estimados de diferenciación que utilizaron.

Sin embargo, en el presente estudio con base en un modesto número de microsatélites, se logró detectar un cierto grado de divergencia genética que puede ser considerada de naturaleza neutral. Esto sugiere que el uso de colecciones con organismos juveniles, un mayor tamaño de muestras por sitio y a través de un mayor muestreo del genoma podría incrementar la posibilidad de detectar estructura genética.

En conclusión, la evidencia del análisis mediante diferentes aproximaciones muestra una restricción de la conectividad entre los márgenes oceánicos al nororiente y noroccidente del océano Atlántico y apoya la presencia de pequeñas diferencias, de carácter incipiente, entre el Atlántico Nororiental (*At*) y Noroccidental (*Se*). La dificultad de observar una señal de divergencia consistente se debió al tamaño de la muestra, un número de marcadores

limitado y a utilizar muestras de adultos en potenciales regiones de forrajeo, por causa de los grandes tamaños efectivos de *T. albacares* y su gran potencial migratorio. A pesar de ello, estos resultados manifiestan la primera evidencia reportada de diferencias dentro de la cuenca del Atlántico con marcadores neutrales.

Por lo tanto, para potenciar la detección de señales de estructura y obtener registros de conectividad más precisos, se sugiere llevar a cabo un muestreo espacial y temporal más extenso con un muestreo de larvas o juveniles, una mayor cantidad de individuos por colecta y una mayor profundidad del muestreo del genoma, aumentando el número de *loci* que tengan una mayor cantidad de los *alelos* representados en las poblaciones (Kalinowski, 2005; Kalinowski, 2002).

Un estudio que tome una cantidad sustancial (>50) de organismos juveniles, con una mayor cantidad de marcadores neutrales como los microsatélites, corroboraría las diferencias encontradas entre la región oriental y occidental de la cuenca, haciendo más evidente la señal de estructura. Esto confirmaría que hay fidelidad de la especie a sus áreas de desove y migraciones estacionales, por lo que la época de muestreo sería crucial para identificar diferencias entre localidades. En caso contrario, la ausencia de estructura genética implicaría la mezcla de stocks en la temporada de desove.

#### *Diferenciación entre cuencas*

Las distintas pruebas realizadas muestran evidencia de heterogeneidad genética baja, aunque estadísticamente significativa ( $p < 0.05$ ), que coincide con los análisis de genómica mediante SNPs ligados a selección (Pecoraro, et al., 2018; Barth, Damerou, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Grewe, et al., 2015).

Principalmente, los análisis de ordenamiento y el análisis Bayesiano muestran una clara separación entre las localidades de ambas cuencas, con la principal diferencia entre el Atlántico noroccidental, *At*, y el Pacífico. Sin embargo, el AMOVA asocia sólo un 1% de la variación genética debida a la diferenciación entre los grupos y los  $F_{ST}$  pareados una diferencia significativa entre *At* y *Ca*, de 0.016 ( $p_{(FST)} < 0.05$ ). Dicho nivel de diferenciación resulta bajo en comparación con otras especies como *T. alalunga*, *T. obesus* o *Istiophorus platypterus*, entre otras especies pelágicas (Hauser & Ward, 1998). No obstante, dichas magnitudes son las que comúnmente se han reportado en el atún aleta amarilla y las proporciones son mayores que las que se reportan sólo para la cuenca del Atlántico (Hauser & Ward, 1998).

En este sentido es importante resaltar que la separación de las poblaciones de *T. albacares* de ambas cuencas es relativamente reciente, debido a que el cierre del Istmo Centroamericano ocurrió hace aproximadamente 2.8 Ma y permitió un amplio flujo genético interoceánico hasta hace por lo menos ~3.2 Ma (O’Dea, et al., 2016). Las poblaciones con divergencia reciente y grandes tamaños poblacionales comparten variación durante periodos de tiempo más largos, lo que se puede observar en la coincidencia de una gran parte de sus *alelos* y en consecuencia en la reducción de los estimados de diferenciación (Selkoe & Toonen, 2006; Muir & Schloetterer, 2005; Kornfield & Parker, 1997), como se observa en los resultados.

Sin embargo, con el cierre del Istmo Centroamericano durante el Mioceno se restringió el contacto directo entre las poblaciones de ambas cuencas (sec. *Clasificación y posición taxonómica*), lo que resulta en una débil estructura de la especie, así como de otras especies pelágicas como el Arenque (*Clupea harengus*) y el patudo (*T. obesus*) (Pecoraro, et al., 2018;

Gonzalez, Beerli, & Zardoya, 2008; Durand, Collet, Chow, Guinand, & Borsa, 2005; Hauser & Ward, 1998).

Considerando lo anterior, la señal de divergencia muestra ser pequeña entre las poblaciones de ambas cuencas, y podría ser incipiente y reflejar su historia en común por variación ancestral compartida, al provenir de una población de origen reciente, que se ubica después del cierre del Istmo de Panamá (sec. *Clasificación y posición taxonómica*) (Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Freeland, 2005). También se considera que *T. albacares* manifiesta señales de eventos de aislamiento y contacto secundario a causa de los eventos climáticos del último millón de años (Ma) y que existe una relación entre estos eventos y las bajas señales de diferenciación que se observan en la especie (Barth, Damerou, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Kumar & Kocour, 2015; Hewitt, 2004; Hauser & Ward, 1998).

Se ha reportado que los grandes tamaños efectivos y la migración dentro y entre las cuencas, incluso desde antes del cierre del Istmo Centroamericano, han diluido las señales de diferenciación entre las poblaciones de *T. albacares* (Barth, Damerou, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Cano, Shikano, Kuparinen, & Merila, 2008; Freeland, 2005). Esto podría sostener una porción importante de polimorfismo ancestral y una gran cantidad de variación a nivel de los individuos, lo cual puede explicar la similitud entre regiones distantes y sin contacto aparente, como la del Pacífico oriental y el Golfo de México.

La baja señal de diferenciación encontrada mediante el AMOVA también puede deberse a una menor representación en el número de localidades analizadas del Pacífico (dos), con respecto al número de localidades en el Atlántico (tres a cuatro).

De la misma manera, es posible que la diferenciación entre ambas cuencas en *T. albacares* pueda contener un componente adaptativo, que no es posible detectar con un reducido número de marcadores neutrales, como los utilizados en este trabajo. Esto, porque las mayores diferencias entre el Atlántico e Indo-Pacífico reportadas para la especie se muestran en los análisis de regiones del genoma involucradas en adaptación local y sitios específicos de ADNmt (Pecoraro, et al., 2018; Barth, Damerou, Matschiner, Jentoft, & Hanel, 2017; Grewe, et al., 2015; Ely, et al., 2005; Ward, Elliott, & Innes, 1997), mientras que en estudios con marcadores neutrales frecuentemente se reporta únicamente ~1% de variación genética asociada a diferenciación (Pecoraro, et al., 2018; Hauser & Ward, 1998).

## CONCLUSIONES

En esta tesis se estimó la diversidad genética y el grado de divergencia genética de *T. albacares* en la cuenca del Océano Atlántico mediante el uso de microsatélites. Para ello, se tomaron como marco de referencia las estimaciones de dichos parámetros en una comparación con dos muestras del Océano Pacífico nororiental.

En general, los genotipos se ajustaron a las proporciones de Hardy – Weinberg, sin embargo, el exceso de homocigotos observado en el marcador 208 parece estar relacionado con el bajo tamaño de la muestra analizado y la toma de muestras de adultos en sitios relacionados con puntos de encuentro de diferentes cohortes.

Por otro lado, los genotipos tuvieron la calidad suficiente para la realización de los análisis posteriores.

### *Medidas de diversidad genética*

- La diversidad genética de *T. albacares* fue alta, lo cual se relaciona con la abundancia de individuos de la especie en los sitios con mayor disponibilidad de alimento.
- Los estimados de diversidad dentro de las cuencas son ligeramente más similares entre localidades y regiones. No obstante, en promedio el Atlántico oriental presenta una diversidad genética más alta que el Atlántico occidental.
- El reconocimiento de una muestra superior de alelos privados en el Atlántico nororiental y Atlántico noroccidental sugiere una restricción de la conectividad entre estas poblaciones.
- La diversidad entre las cuencas del Atlántico y Pacífico es muy similar, lo cual coincide con la perspectiva de un origen reciente e historias demográficas en común.

### *Medidas de diferenciación*

La evidencia de diferenciación mediante las distintas aproximaciones aplicadas en este estudio muestra una restricción de la conectividad entre los márgenes oceánicos al nororiente y noroccidente del océano Atlántico.

- Estos resultados manifiestan por primera vez diferencias dentro de la cuenca del Atlántico analizadas mediante marcadores neutrales.
- Al mismo tiempo, los análisis sugieren que el Golfo de México puede ser un punto de intersección/mezcla entre ambas regiones del océano Atlántico. De ser así, el Golfo sería un punto crucial para la conservación de la diversidad genética en la cuenca.

- La evidencia de diferenciación apunta a que el flujo genético es limitado, lo cual junto con el gran tamaño efectivo de las poblaciones de atún aleta amarilla propicia señales débiles de divergencia.
- Las mayores diferencias y la más marcada estructura genética entre cuencas, que las del interior de la cuenca del Atlántico, señalan que una restricción en la migración promueve diferencias.
- La baja señal de diferenciación encontrada puede deberse a factores de carácter biológico, como los grandes tamaños efectivos de *T. albacares*, su gran potencial migratorio, el origen reciente e historia evolutiva de la especie y a estructura genética incipiente.

## REFERENCIAS

- Acharige, D. T. (2012). Development and characterisation of tri-and tetra-nucleotide polymorphic microsatellite markers for skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). *Ceylon Journal of Science*, 41(1), 11 - 17.
- Alatorre Ramírez, V. G. (2007). *Hábitos alimenticios del atún aleta amarilla Thunnus albacares y barrilete Katsuwonus pelamis en cardúmenes mixtos del Océano Pacífico Oriental Tropical [Tesis Doctoral]*. México: Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Allain, V. (2005). What do tuna eat? A tuna diet study. *Fisheries Newsletter*, 112, 20-22.  
Recuperado de <http://coastfish.spc.int/en/publications/bulletins/fisheries-newsletter>

- Allen, L. G., Pondella, D. J., & Horn, M. H. (Eds.). (2006). *The ecology of marine fishes: California and adjacent waters*. Berkley, Los Angeles, Londres: University of California Press.
- Allendorf, E. W., Ryman, N., & Utter, E. M. (1987). Genetics and fishery management: Past, present, and future. 1 - 19.
- Allendorf, F. W., & Luikart, G. H. (2007). *Conservation and the genetics of populations*. Massachusetts: Blackwell Publishing.
- Allendorf, F. W., Luikart, G. H., & Aitken, S. N. (2012). *Conservation and the Genetics of Populations*. John Wiley & Sons.
- Alvarado Bremer, J. A., Mejuto, J., Gómez-Márquez, J., Boán, F., Carpintero, P., Rodríguez, J. M., & Ely, B. (2005). Hierarchical analyses of genetic variation of samples from breeding and feeding grounds confirm the genetic partitioning of northwest Atlantic and South Atlantic populations of swordfish (*Xiphias gladius* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 327(2), 167-182.
- Alvarado Bremer, J. R., Stequert, B., Robertson, N. W., & Ely, B. (1998). Genetic evidence for inter-oceanic subdivision of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) populations. *Marine Biology*, 132(4), 547-557.
- Appleyard, S. A., Grewe, P. M., Innes, B. H., & Ward, R. D. (2001). Population structure of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the western Pacific Ocean, inferred from microsatellite loci. *Marine Biology*, 139(2), 383-393.
- Araujo, H. A., Candy, J. R., Beacham, T. D., White, B., & Wallace, C. (2014). Advantages and Challenges of Genetic Stock Identification in Fish Stocks with Low Genetic Resolution. *Transactions of the American Fisheries Society*, 143(2), 479-488. doi:10.1080/00028487.2013.855258

- Baque-Menoscal, J., Páez-Rosas, D., & Wolff, M. (2012). Hábitos alimentarios de dos peces pelágicos *Thunnus albacares* y *Acanthocybium solandri* de la Reserva Marina de Galápagos. *Revista de biología marina y oceanografía*, 47(1), 01-11.
- Barth, J. M., Damerou, M., Matschiner, M., Jentoft, S., & Hanel, R. (2017). Genomic differentiation and demographic histories of Atlantic and Indo-Pacific yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) populations. *Genome biology and evolution*, 9(4), 1084-1098.
- Begg, G. A., & Waldman, J. R. (1999). An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research*, 43(1-3), 35-44.
- Begg, G. A., Friedland, K. D., & Pearce, J. B. (1999). Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: an overview. *Fisheries Research*, 43(1-3), 1-8.
- Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, L., Raufaste, N., & Bonhomme, F. (1996– 2004). *GENETIX 4.05 Logiciel sous Windows TM, pour la Génétique des Populations*. Montpellier: Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II.
- Benjamini, Y., & Yekutieli, D. (2001). The control of the false discovery rate in multiple testing under dependency. *The annals of statistics*, 1165-1188.
- Betancur-R, R., Broughton, R. E., Wiley, E. O., Carpenter, K., López, J. A., Li, C., & Zhang, F. (2013). The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS currents Tree of Life*, 5. Recuperado en 2019, de <http://currents.plos.org/treeoflife/index.html%3Fp=4341.html>
- Bindoff, N. L., Willebrand, J., Artale, V., Cazenave, A., Gregory, J. M., Gulev, S., . . . Unnikrishnan, A. S. (2007). Observations: Oceanic Climate Change and Sea Level. In L. Labeyrie, & D. Wratt (Eds.), *Climate Change 2007: The physical science basis* (pp. 385-432). Cambridge: Cambridge University Press.

- Bird, C. E., Karl, S. A., Smouse, P. E., & Toonen, R. J. (2011). Detecting and measuring genetic differentiation. *Crustacean Issues: Phylogeography and Population Genetics in Crustacea*, 19(3), 43-68. doi:10.1201/b11113-4\n10.1201/b11113-4
- Bischof, B., Mariano, A. J., & Ryan, E. H. (2004). *Ocean Surface Currents*. Obtenido de Surface Currents in the Atlantic Ocean: <https://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html>
- Blackburn, M. (1969). Conditions related to upwelling which determine distribution of tropical tunas off western Baja California. *Fishery Bulletin*, 68(1), 147-176.
- Block, B. A., & Stevens, E. D. (Eds.). (2001). *Tuna: physiology, ecology, and evolution* (Vol. 19). California, Londres: Academic Press.
- Bocanegra, N. (2007). *Relaciones tróficas de los peces pelágicos asociados a la pesquería del atún en el Océano Pacífico oriental [Tesis Doctoral]*. La Paz: Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Recuperado de <http://www.repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/13741>
- Booke, H. E. (1999). The stock concept revisited: perspectives on its history in fisheries. *Fisheries Research*, 43(1-3), 9-11.
- Boutin-Ganache, I., Raposo, M., Raymond, M., & Deschepper, C. F. (2001). M13-tailed primers improve the readability and usability of microsatellite analyses performed with two different allele-sizing methods. *BioTechniques*, 31(1), 24-6, 28.
- Bowen, B. W., Bass, A. L., Soares, L., & Toonen, R. J. (2005). Conservation implications of complex population structure: lessons from the loggerhead turtle (*Caretta caretta*). *Molecular ecology*, 14(8), 2389-2402.
- Brown, J. H., & Lomolino, M. V. (1998). *Biogeography* (2da ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers.

- Buttigieg, P. L., & Ramette, A. (2015). A guide to statistical analysis in microbial ecology: a community-focused, living review of multivariate data analyses. *FEMS Microbiology Ecology*, *90*, 543–550. doi:10.1111/mec.13536
- Cano, J. M., Shikano, T., Kuparinen, A., & Merila, J. (2008). Genetic differentiation, effective population size and gene flow in marine fishes: implications for stock management. *Journal of integrated field science*, *5*, 1-10.
- Capet, X., Estrade, P., Machu, É., Ndoye, S., Grelet, J., Lazar, A., & Brehmer, P. (2017). On the dynamics of the southern Senegal upwelling center: Observed variability from synoptic to superinertial scales. *Journal of Physical Oceanography*, *47*(1), 155-180.
- Carlsson, J., McDowell, J. R., Carlsson, J. E., & Graves, J. E. (2006). Genetic identity of YOY bluefin tuna from the eastern and western Atlantic spawning areas. *Journal of Heredity*, *98*(1), 23-28.
- Carlsson, J., McDowell, J. R., Díaz-Jaimes, P., Carlsson, J. E., Boles, S. B., Gold, J. R., & Graves, J. E. (2004). Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) population structure in the Mediterranean Sea. *Molecular Ecology*, *13*(11), 3345-3356.
- Carvalho, G. R., & Hauser, L. (1998). Advances in the molecular analysis of fish population structure. *Italian Journal of Zoology*, *65*(S1), 21-33.
- Carvalho, G., & Hauser, L. (1994). Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *4*, 326-350. doi:10.1007/978-94-011-1218-5\_3
- Catalogue of Life. (2017). Species 2000 & ITIS Catalogue of Life. *2016 Annual Checklist [Dataset]*. (Y. Roskov, L. Abucay, T. Orrell, D. Nicolson, C. Flann, N. Bailly, & A. De Wever,

- Eds.) Leiden: Species 2000, Naturalis Biodiversity Center. Recuperado de [www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2017](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2017)
- Chow, S., Nakagawa, T., Suzuki, N., Takeyama, H., & Matsunaga, T. (2006). Phylogenetic relationships among *Thunnus* species inferred from rDNA ITS1 sequence. *Journal of Fish Biology*, 68(Supplement A), 24-35. doi:10.1111/j.0022-1112.2006.00945.x
- Collette, B. B., & Nauen, C. (1983). FAO Species Catalogue. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. *FAO Fisheries Synopsis*, 2(125), 1-137.
- Collette, B., Acero, A., Amorim, A., Boustany, A., Canales Ramirez, C., Cardenas, G., . . . Yanez, E. (2011). *Thunnus albacares*. The IUCN Red List of Threatened Species. Recuperado en 2019, de <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T21857A9327139.en>
- Dammannagoda, S. T., Hurwood, D. A., & Mather, P. B. (2008). Evidence for fine geographical scale heterogeneity in gene frequencies in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the north Indian Ocean around Sri Lanka. *Fisheries Research*, 90(1-3), 147-157.
- Diario Oficial de la Federación. (2015). *Acuerdo por el que se da a conocer el plan de manejo pesquero de atún aleta amarilla (Thunnus albacares) en el Golfo de México*. México: Secretaría de agricultura, ganadería, desarrollo rural, pesca y alimentación. Recuperado el 2019
- Díaz Guzmán, A., Luna Haro, L., & Solana-Sansores, R. (2010, Enero-Diciembre). Posibles efectos del derrame petrolero del Golfo de México en la pesquería mexicana del atún, 2010. *El Vigía*, 15(37), 11-16. Recuperado de <https://www.fidemar.org/revista-el-vigia>
- Díaz-Arce, N., Arrizabalaga, H., Murua, H., Irigoien, X., & Rodríguez-Ezpeleta, N. (2016). RAD-seq derived genome-wide nuclear markers resolve the phylogeny of tunas. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 102, 202-207. doi:10.1016/j.ympev.2016.06.002

- Díaz-Jaimes, P., & Uribe-Alcocer, M. (2006). Spatial differentiation in the eastern Pacific yellowfin tuna revealed by microsatellite variation. *Fisheries Sciences*, 72(3), 590-596.
- Donoso, M., Barría, P., Braun, M., & Valenzuela, V. (2009). Distribución y abundancia de larvas de atunes en Isla de Pascua e Isla Salas y Gómez, Chile. Crucero Cimar 5 - islas oceánicas. *Ciencia y Tecnología de Mar*, 32(1), 83-92.
- Durand, J. D., Collet, A., Chow, S., Guinand, B., & Borsa, P. (2005). Nuclear and mitochondrial DNA markers indicate unidirectional gene flow of Indo-Pacific to Atlantic bigeye tuna (*Thunnus obesus*) populations, and their admixture off southern Africa. *Marine Biology*, 147(2), 313-322.
- Earl, D. A. (2012). STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation genetics resources*, 4(2), 359-361.
- Ellegren, H. (1992). Polymerase-chain-reaction (PCR) analysis of microsatellites: a new approach to studies of genetic relationships in birds. *The Auk*, 109(4), 886-895.
- Ellegren, H. (2004). Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature reviews genetics*, 5(6), 435-445.
- Ely, B., Black, D. E., & Alvarado Bremer, J. R. (1999). Nucleotide sequence analysis of mitochondrial DNA provides no evidence for inter-oceanic population subdivision in yellowfin tuna. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers*, 49, 581-586.
- Ely, B., Viñas, J., Alvarado Bremer, J. R., Black, D., Lucas, L., Covello, K., & Thelen, E. (2005). Consequences of the historical demography on the global population structure of two highly migratory cosmopolitan marine fishes: the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). *BMC Evolutionary Biology*, 5(19). Recuperado de <https://bmcevolbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2148-5-19>

- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology*, *14*(8), 2611-2620.
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology resources*, *10*(3), 564-567.
- Excoffier, L., & Slatkin, M. (1998). Incorporating genotypes of relatives into a test of linkage disequilibrium. *The American Journal of Human Genetics*, *62*(1), 171-180.
- FAO. (2010-2019). Fisheries Global Information System (FAO - FIGIS). (F. F. Department, Ed.) Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations. Recuperado de <http://www.fao.org/fishery/>
- FAO. (2019). *Fishery Statistical Collections. Global Production Statistics*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations. Obtenido de <http://www.fao.org/fishery/statistics/global-production/en>
- FAO. (2019). *Fishery Statistical Collections. Global Tuna Catches by Stock*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations. Recuperado en 2019, de Fisheries and aquaculture department: <http://www.fao.org/fishery/statistics/tuna-catches/en>
- FAO. (2019). *Species Fact Sheets. Thunnus albacares (Bonnaterra, 1788)*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Recuperado en 2019, de <http://www.fao.org/fishery/species/2497/en>
- Farnham, T. (2003). *Genetic variation in Atlantic yellowfin tuna to assess population structure and reproductive variance [Tesis Doctoral]*. Texas A&M University.

- Faye, S., Lazar, A., Sow, B. A., & Gaye, A. T. (2015). A model study of the seasonality of sea surface temperature and circulation in the Atlantic North-eastern Tropical Upwelling System. *Frontiers in Physics*, 3(76), 1-20. Recuperado de <https://doi.org/10.3389/fphy.2015.00076>
- Fleming, R. H., Barnes, C. A., Broadus, J. M., Namias, J., Ericson, D. B., & LaMourie, M. J. (Eds.). (2019, febrero 06). Atlantic Ocean. Encyclopædia Britannica, inc. Recuperado en mayo 06, 2019, de <https://www.britannica.com/place/Atlantic-Ocean>
- Fonteneau, A., & Chassot, E. (2013). An overview of yellowfin tuna growth in the Atlantic Ocean: von Bertalanffy or multistanza growth? *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT.*, 69(5), 2059-2075.
- Fonteneau, A., & Hallier, J. P. (2015). Fifty years of dart tag recoveries for tropical tuna: a global comparison of results for the western Pacific, eastern Pacific, Atlantic, and Indian Oceans. *Fisheries Research*, 163, 7-22. doi:10.1016/j.fishres.2014.03.022
- Frankham, R. (1996). Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation biology*, 10(6), 1500-1508.
- Frankham, R., Ballou, J. D., Briscoe, D. A., & McInnes, K. H. (2010). *Introduction to conservation genetics* (2da ed.). Cambridge: Cambridge university press.
- Freeland, J. R. (2005). *Molecular Ecology*. Inglaterra: John Wiley & Sons, Ltd.
- Froese, R., & Pauly, D. (Edits.). (24 de 02 de 2017). Thunnus albacares (Bonnaterre, 1788). Yellowfin tuna. (S. M. Luna, Recopilador) FishBase. Recuperado el 2019, de <https://www.fishbase.se/summary/Thunnus-albacares.html>
- Fromentin, J. M., Ernande, B., Fablet, R., & De Pontual, H. (2009). Importance and future of individual markers for the ecosystem approach to fisheries. *Aquatic Living Resources*, 22(4), 395-408.

- Gaggiotti, O. E., Bekkevold, D., Jørgensen, H. B., Foll, M., Carvalho, G. R., Andre, C., & Ruzzante, D. E. (2009). Disentangling the effects of evolutionary, demographic, and environmental factors influencing genetic structure of natural populations: Atlantic herring as a case study. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(11), 2939-2951.
- Garcia, S. M. (1994). *World review of highly migratory species and straddling stocks*. Roma: FAO Fisheries.
- Garrido-Garduño, T., & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(3), 1031-1054. doi:10.7550/rmb.32500
- Gillespie, J. H. (1998). *Population genetics: a concise guide*. Baltimore, Londres: The Johns Hopkins University Press.
- Ginsburg, I. (1953). The Taxonomic Status and Nomenclature of Some Atlantic and Pacific Populations of Yellowfin and Bluefin Tunas. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH) en Copeia*, 1953(1), 1-10. doi:10.2307/1440236
- Glaubitz, J. C. (2004). CONVERT: A user-friendly program to reformat diploid genotypic data for commonly used population genetic software packages. *Molecular Ecology Notes*, 4(2), 309-310.
- Gonzalez, E. G., Beerli, P., & Zardoya, R. (2008). Genetic structuring and migration patterns of Atlantic bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Lowe, 1839). *BMC Evolutionary Biology*, 8(252). Recuperado de <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-252>
- Gorlinski, V., Lotha, G., McKenna, A., Rafferty, J. P., & Sampaolo, M. (2019, 02 06). Atlantic Ocean. (E. Britannica, Ed.) Encyclopædia. Britannica, inc. Recuperado en 2019, de <https://www.britannica.com/place/Atlantic-Ocean>

- Goudet, J. (2002). *FSTAT, a progame to estimate and test gene diversities and fixation indices, version 2.9.3*. Recuperado de <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>
- Gower, J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53(3-4), 325-338.
- Graves, J. E. (1998). Molecular insights into the population structures of cosmopolitan marine fishes. *Journal of Heredity*, 89(5), 427-437.
- Graves, J. E., & McDowell, J. R. (2003). Stock structure of the world's istiophorid billfishes: a genetic perspective. *Marine and Freshwater Research*, 54(4), 287-298.
- Grewe, P. M., Feutry, P., Hill, P. L., Gunasekera, R. M., Schaefer, K. M., Itano, D. G., . . . Davies, C. R. (2015). Evidence of discrete yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) populations demands rethink of management for this globally important resource. *Scientific Reports*, 5, 1-9. doi:10.1038/srep16916
- Gyory, J., Mariano, A. J., & Ryan, E. H. (s. f.). *Ocean Surface Currents*. Recuperado de Surface Currents in the Atlantic Ocean: <https://oceancurrents.rsmas.miami.edu/atlantic/atlantic.html>
- Hauser, L., & Ward, R. D. (1998). Population identification in pelagic fish: the limits of molecular markers. *Advances in Molecular Ecology*, 191-224.
- Hazin, F. H. (1993). *Fisheries oceanographical study on tuna, billfishes and sharks in the southwestern equatorial Atlantic Ocean [Tesis Doctoral]*. Tokyo: Tokyo University of Fisheries.
- Hedrick, P. W. (2011). *Genetics of populations* (4ta ed.). Massachusetts: Jones and Bartlett Publishers.
- Hewitt, G. M. (2004). The structure of biodiversity—insights from molecular phylogeography. *Frontiers in zoology*, 1(4). Recuperado de <https://doi.org/10.1186/1742-9994-1-4>

Historia del atún. (s. f.). Recuperado el octubre de 2013, de <http://www.clubdelamar.org/historia-atun.htm>

Hoarau, G., Boon, E., Jongma, D. N., Ferber, S., Palsson, J., Van der Veer, H. W., . . . Olsen, J. L. (2005). Low effective population size and evidence for inbreeding in an overexploited flatfish, plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1562), 497–503.

Hoban, S., Bertorelle, G., & Gaggiotti, O. E. (2012). Computer simulations: tools for population and evolutionary genetics. *Nature Reviews Genetics*, 13, 110-122.

Hoolihan, J. P., Wells, R. J., Luo, J., Falterman, B., Prince, E. D., & R., R. J. (2014). Vertical and horizontal movements of yellowfin tuna in the Gulf of Mexico. *Marine and Coastal Fisheries*, 6(1), 211-222.

Hubisz, M. J., Falush, D., Stephens, M., & Pritchard, J. K. (2009). Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular ecology resources*, 9(5), 1322-1332.

ICCAT. (2006). *Capítulo 2.1.1: Rabil*. Comisión internacional para la conservación del atún Atlántico. Comisión internacional para la conservación del atún Atlántico. Recuperado de <https://www.iccat.int/es/iccatmanual.html>

ICCAT. (2008). *Report of the 2008 ICCAT yellowfin and skipjack stock assessments meeting*. Florianópolis: international commission for the conservation of atlantic tunas (ICCAT). Recuperado de [https://www.iccat.int/Documents/Meetings/Docs/2008\\_TROP\\_REP\\_EN.pdf](https://www.iccat.int/Documents/Meetings/Docs/2008_TROP_REP_EN.pdf)

ICCAT. (2011). *Report of the 2011 ICCAT yellowfin tuna assessment session*. San Sebastian: International Commission for the conservation of atlantic tunas (ICCAT).

- ICCAT. (2012). *Resumen Ejecutivo: 8.1 YFT – RABIL*. Comisión Internacional para la Conservación del Atún Atlántico. Obtenido de [http://www.iccat.int/Documents/Meetings/SCRS2012/2012\\_SCRS\\_REP\\_SP.pdf](http://www.iccat.int/Documents/Meetings/SCRS2012/2012_SCRS_REP_SP.pdf)
- ICCAT- SCRS. (2016). *Stock status report 2016. Yellowfin tuna - Atlantic. FIRMS Reports*. ICCAT Standing Committee on Research and Statistics. Roma: Fisheries and Resources Monitoring System (FIRMS). Recuperado en 2018, de <http://firms.fao.org/firms/resource/20/en>
- ITIS. (2013). *Thunnus albacares (Bonnaterre, 1788). Taxonomic Serial No.: 172423*. Integrated Taxonomic Information System. Recuperado en 2019, de [http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search\\_topic=TSN&search\\_value=172423](http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=172423)
- Kalinowski, S. T. (2002). How many alleles per locus should be used to estimate genetic distances? *Heredity*, 88, 62-65. Recuperado de <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800009>
- Kalinowski, S. T. (2005). Do polymorphic loci require large sample sizes to estimate genetic distances? *Heredity*, 94, 33-36. Recuperado de <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800548>
- Kasapidis, P., Mejuto, J., Tserpes, G., Antoniou, A., Garcia-Cortes, B., Peristeraki, P., & Magoulas, A. (2007). Genetic structure of the swordfish (*Xiphias gladius*) stocks in the Atlantic using microsatellite DNA analysis. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, 61, 89-98.
- Keeney, D. B., & Heist, E. J. (2003). Characterization of microsatellite loci isolated from the blacktip shark and their utility in requiem and hammerhead sharks. *Molecular Ecology Notes*, 3(4), 501-504.
- Kelly, R. P., Oliver, T. A., Sivasundar, A., & Palumbi, S. R. (2010). A method for detecting population genetic structure in diverse, high gene-flow species. *Journal of Heredity*, 101(4), 423-436.

- Klimley, A. P., & Holloway, C. F. (1999). School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Marine Biology*, *133*(2), 307-317.
- Kornfield, I., & Parker, A. L. (1997). Molecular systematics of a rapidly evolving species flock: the mbuna of Lake Malawi and the search for phylogenetic signal. *Molecular systematics of fishes*, 25-37.
- Kumar, G., & Kocour, M. (2015). Population genetic structure of tunas inferred from molecular markers: a review. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, *23*(1), 72-89.
- Laird, P. W., Zijderveld, A., Linders, K., Rudnicki, M. A., Jaenisch, R., & Berns, A. (1991). Simplified mammalian DNA isolation procedure. *Nucleic acids research*, *19*(15), 4293. Recuperado de <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC328579/>
- Lang, E. T., Falterman, B. J., Kitchens, L. L., & Marshall, C. D. (2017). *Age and growth of yellowfin tuna (Thunnus albacares) in the northern gulf of Mexico* (Vol. 73). Louisiana, Texas: Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT. Recuperado de [https://www.iccat.int/Documents/CVSP/CV073\\_2017/n\\_1/CV073010423.pdf](https://www.iccat.int/Documents/CVSP/CV073_2017/n_1/CV073010423.pdf)
- Laval, G., & Excoffier, L. (2004). SIMCOAL 2.0: a program to simulate genomic diversity over large recombining regions in a subdivided population with a complex history. *Bioinformatics*, *20*(15), 2485-2487.
- Lebourges-Dhaussy, A., Marchal, É., Menkès, C., Champalbert, G., & Biessy, B. (2000). *Vinciguerria nimbaria* (micronekton), environment and tuna: their relationships in the Eastern Tropical Atlantic. *Oceanologica Acta*, *23*(4), 515-528.
- Li, Y. C., Korol, A. B., Fahima, T., Beiles, A., & Nevo, E. (2002). Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review. *Molecular ecology*, *11*(12), 2453-2465.

- Litt, M., & Luty, J. A. (1989). A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. *American journal of human genetics*, 44(3), 397-401.
- Ljungqvist, M., Åkesson, M., & Hansson, B. (2010). Do microsatellites reflect genome-wide genetic diversity in natural populations? A comment on Väli et al. (2008). *Molecular Ecology*, 19(5), 851-855.
- Makoto, P. M., Miyabe, N., & Nakano, H. (2004). *Historical trends of tuna catches in the world (No. 467)*. Roma: FAO Fisheries Technical Paper.
- McDowell, J. R., Díaz-Jaimes, P., & Graves, J. E. (2002). Isolation and characterization of seven tetranucleotide microsatellite loci from Atlantic northern bluefin tuna *Thunnus thynnus thynnus*. *Molecular Ecology Notes*, 2(3), 214-216.
- McPherson, G. R. (1991). Reproductive biology of yellowfin tuna in the eastern Australian fishing zone, with special reference to the north-western Coral Sea. *Marine and freshwater research*, 42(5), 465-477.
- Menezes, M. R., Noguchi, D., Nakajima, M., & Taniguchi, N. (2008). Microsatellite development and survey of genetic variation in skipjack tuna *Katsuwonus pelamis*. *Journal of Fish Biology*, 73(2), 463-473.
- Merriam-Webster, Inc. (2019). *Merriam-Webster*. (I. Merriam-Webster, Editor) Recuperado en 2014, de Dictionary: <https://www.merriam-webster.com/dictionary/stock>
- Morales Villegas, H. E. (2009). *Estructura genética del atún aleta amarilla (Thunnus albacares) en el Océano Pacífico oriental, obtenida mediante microsatélites [Tesis de Licenciatura]*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.

- Muir, G., & Schlotterer, C. (2005). Evidence for shared ancestral polymorphism rather than recurrent gene flow at microsatellite loci differentiating two hybridizing oaks (*Quercus* spp.). *Molecular ecology*, *14*(2), 549-561.
- Narum, S. R. (2006). Beyond Bonferroni: less conservative analyses for conservation genetics. *Conservation genetics*, *7*, 783-787.
- Ndoye, S., Capet, X., Estrade, P., Sow, B., Dagorne, D., Lazar, A., & Brehmer, P. (2014). SST patterns and dynamics of the southern Senegal-Gambia upwelling center. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *119*(12), 8315-8335.
- NOAA Fisheries. (2019). *Atlantic Yellowfin Tuna*. (N. O. Administration, Editor) Recuperado de <https://www.fisheries.noaa.gov/species/atlantic-yellowfin-tuna>
- Nomura, S., Kobayashi, T., Agawa, Y., Margulies, D., Scholey, V., Sawada, Y., & Yagishita, N. (2014). Genetic population structure of the Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* and the yellowfin tuna *Thunnus albacares* in the North Pacific Ocean. *Fisheries science*, *80*(6), 1193-1204.
- O'Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S. A., Cione, A. L., & Jackson, J. B. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, *2*(8). doi:10.1126/sciadv.1600883
- O'Connell, M., & Wright, J. M. (1997). Microsatellite DNA in fishes. *Reviews in Fish biology and fisheries*, *7*(3), 331-363.
- OneZoom. (2013). OneZoom Tree of life explorer. Recuperado de <http://www.onezoom.org/>
- Ortiz, M. (2017). Review and analyses of tag releases and recaptures of yellowfin tuna ICCAT DB. *ICCAT Collect. Vol. Sci. Pap.*, *73*(1), 228-243.

- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T. J., Sumaila, U. R., Walters, C. J., . . . Zeller, D. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, *418*(6898), 689–695.
- Peakall, R. O., & Smouse, P. E. (2006). GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular ecology notes*, *6*(1), 288-295.
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2012). GenALEX 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics*, *28*, 2537-2539.
- Pecoraro, C., Babbucci, M., Franch, R., Rico, C., Papetti, C., Chassot, E., . . . Tinti, F. (2018). The population genomics of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at global geographic scale challenges current stock delineation. *Scientific Reports*, *8*(1), 2045-2322.
- Pecoraro, C., Babbucci, M., Villamor, A., Franch, R., Papetti, C., Leroy, B., . . . Cariani, A. (2016). Methodological assessment of 2b-RAD genotyping technique for population structure inferences in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Marine Genomics*, *25*, 43-48. doi:10.1016/j.margen.2015.12.002
- Piñero, D., Barahona, A., Eguiarte, L. R., & Salas, R. (2008). La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México. In Conabio, *Capital natural de México Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. (pp. 415 - 435). México: Conabio.
- Porrás-Hurtado, L., Ruiz, Y., Santos, C., Phillips, C., Carracedo, A., & Lareu, M. V. (2013, 05). An overview of STRUCTURE: Applications, parameter settings, and supporting software. *Frontiers in Genetics*, *4*(98), 1-13. doi:10.3389/fgene.2013.00098
- Potier, M., Marsac, F., Lucas, V., Sabatié, R., Hallier, J. P., & Ménard, F. (2004). Feeding partitioning among tuna taken in surface and mid-water layers: the case of yellowfin (*Thunnus*

- albacares) and bigeye (*T. obesus*) in the western tropical Indian Ocean. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 3(1), 51-62.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959. Recuperado de <http://www.genetics.org/content/155/2/945#skip-link>
- Qiu, F., & Miyamoto, M. M. (2011). Use of nuclear DNA data to estimate genetic diversity and population size in Pacific Bluefin and Yellowfin Tuna (*Thunnus orientalis* and *T. albacares*). *Copeia*, 264–269.
- Ramírez López, K. (2018, Diciembre). Esfuerzo pesquero dedicado a la captura del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) en el Golfo de México. *El Vigía*, 24(47), 17-19. Recuperado de <https://www.fidemar.org/revista-el-vigia>
- Ravi, V., & Venkatesh, B. (2008). Rapidly evolving fish genomes and teleost diversity. *Current opinion in genetics & development*, 18(6), 544-550.
- Raymond, M., & Rousset, F. (1995). GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Heredity*, 86, 248-249.
- Reeb, C. A. (2010). Genetic discontinuity of big fish in a small sea. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(6), 2377-2378.
- Reflexiones de un pescador de atún. (s. f.). Recuperado en octubre 2013, de <http://www.clubdelamar.org/reflex.htm>
- Reid Jr., J. L. (1961, marzo). On the temperature, salinity, and density differences between the Atlantic and Pacific oceans in the upper kilometre. *Scripps Institution of Oceanography, UK*, 7(4), 265-275. Recuperado de [https://doi.org/10.1016/0146-6313\(61\)90044-2](https://doi.org/10.1016/0146-6313(61)90044-2)

- Reiss, H., Hoarau, G., Dickey-Collas, M., & Wolff, W. J. (2009). Genetic population structure of marine fish: Mismatch between biological and fisheries management units. *Fish and Fisheries*, *10*(4), 361-395. doi:10.1111/j.1467-2979.2008.00324.x
- Riccioni, G., Landi, M., Ferrara, G., Milano, I., Cariani, A., Zane, L., & Tinti, F. (2010). Spatio-temporal population structuring and genetic diversity retention in depleted Atlantic bluefin tuna of the Mediterranean Sea. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(5), 2102-2107.
- Rooker, J., Zdanowicz, V., & Secor, D. (2001). Chemistry of tuna otoliths: assessment of base composition and postmortem handling effects. *Marine Biology*, *139*(1), 35-43. Obtenido de <https://doi.org/10.1007/s002270100568>
- Rousset, F. (2008). Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resources*, *8*, 103-106.
- Rowe, E., Mariano, A. J., & Ryan, E. H. (s. f.). *Ocean Surface Currents*. Obtenido de Surface Currents in the Atlantic Ocean: <https://oceancurrents.rsmas.miami.edu>
- Royce, W. F. (1964). A morphometric study of yellowfin tuna *Thunnus albacares* (Bonnaterre). *Fishery Bulletin*, *63*(2), 395-443.
- Sambrook, J., Fritsch, E., & Maniatis, T. (1989). *Molecular Cloning: A Laboratory Manual* (2da ed.). New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Sandoval Laurrabaquio Alvarado, N. (2012). *Análisis espacial de la variación genética del atún aleta amarilla (Thunnus albacares) en el océano Pacífico mediante microsatélites [Tesis de Licenciatura]*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

- Schaefer, K. M. (2009). *Stock structure of bigeye, yellowfin, and skipjack tunas in the eastern Pacific Ocean*. Inter-American Tropical Tuna Commission. Inter-American Tropical Tuna Commission.
- Schneider, S., Roessli, D., & Excoffier, L. (2000). *Arlequin: a software for population genetics data analysis, version 2.000*. Switzerland: Genetics and biometry laboratory, department of anthropology, University of Geneva.
- Schuelke, M. (2000). An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nature biotechnology*, 18, 233-234.
- Scoles, D., & Graves, J. E. (1993). Genetic analysis of the population structure of yellowfin tuna, *Thunnus albacares* in the Pacific Ocean. *Fishery Bulletin - National Oceanic and Atmospheric Administration*, 91(4), 690–698.
- Secor, D. H. (2014). The Unit Stock Concept: Bounded Fish and Fisheries. In S. X. Cadrin, L. A. Kerr, & S. Mariani (Eds.), *Stock Identification Methods. Applications in Fishery Science* (2 ed., pp. 7-28). Portland: Academic Press. Recuperado en 2019, de <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397003-9.00002-3>
- Selkoe, K. A., & Toonen, R. J. (2006). Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology letters*, 9(5), 615-629.
- Semagn, K., Bjornstad, A., & Ndjioudjop, M. N. (2006). An overview of molecular marker methods for plants. *African Journal of Biotechnology*, 5(25), 2540-2568. doi:10.5897/AJB2006.000-5110
- Sen, S., & Burmeister, M. (2008). Hardy-Weinberg analysis of a large set of published association studies reveals genotyping error and a deficit of heterozygotes across multiple loci. *Human*

- genomics*, 3(36). Recuperado de <https://humgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/1479-7364-3-1-36>
- Sharp, D. G. (1978). Behavioral and physiological ecology of tunas and their effects on vulnerability to fishing gear. *Physiological Ecology of Tunas*, 397-449. Recuperado de <http://ci.nii.ac.jp/naid/10011589163/en/>
- Shaw, P. W., Turan, C., Wright, J. M., O'connell, M., & Carvalho, G. R. (1999). Microsatellite DNA analysis of population structure in Atlantic herring (*Clupea harengus*), with direct comparison to allozyme and mtDNA RFLP analyses. *Heredity*, 83, 490-499. Recuperado de <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6885860>
- Shuford, R. L., Dean, J. M., Stéquert, B., & Morize, E. (2007). Age and growth of yellowfin tuna in the Atlantic Ocean. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT.*, 60(1), 330-341.
- Smith, P. J. (1986). Low genetic variation in sharks (Chondrichthyes). *Copeia*, 1986(1), 202-207.
- Smith, P. J. (1994). *Genetic diversity of marine fisheries resources: possible impacts of fishing (No. 344)*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Sourial, N., Wolfson, C., Zhu, B., Quail, J., Fletcher, J., Karunanathan, S., & Bergman, H. (2010). Correspondence analysis is a useful tool to uncover the relationships among categorical variables. *Journal of clinical epidemiology*, 63(6), 638-646.
- Sturges, W., Lugo-Fernandez, A., & Shargel, M. D. (2005). Introduction to Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and models. *Geophysical Monograph Series*.
- Takagi, M., Chow, S., Okamura, T., Scholey, V. P., Nakazawa, A., Margules, D., & Taniguchi, N. (2003). Mendelian inheritance and variation of four microsatellite DNA markers in the yellowfin tuna *Thunnus albacares*. *Fisheries science*, 69(6), 1306-1308.

- Torres-Orozco Bermeo, R. E. (1991). *Los peces de México*. México: AGT Editor, S.A.
- Väli, Ü., Einarsson, A., Waits, L., & Ellegren, H. (2008). To what extent do microsatellite markers reflect genome-wide genetic diversity in natural populations? *Molecular ecology*, *17*(17), 3808-3817.
- van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P., & Shipley, P. F. (2004). MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, *4*(3), 535-538.
- Vaske-Jr, T., Vooren, C. M., & Lessa, R. (2003). Feeding strategy of Yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), and Wahoo (*Acanthocybium solandri*) in the Saint Peter and Saint Paul Archipelago, Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca*, *29*(2), 173-181.
- Walter, J., & Sharma, R. (2017). Atlantic ocean yellowfin tuna stock assessment 1950-2014 using stock synthesis. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, *73*(2), 510-576. Recuperado el 2019, de [https://www.iccat.int/Documents/CVSP/CV073\\_2017/n\\_2/CV073020510.pdf](https://www.iccat.int/Documents/CVSP/CV073_2017/n_2/CV073020510.pdf)
- Waples, R. S. (1998). Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity*, *89*(5), 438-450. Recuperado de <https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.438>
- Ward, R. D. (2000). Genetics in fisheries management. *Hydrobiologia*, *420*(1), 191-201.
- Ward, R. D., Elliott, N. G., Grewe, P. M., & Smolenski, A. J. (1994). Allozyme and mitochondrial DNA variation in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the Pacific Ocean. *Marine Biology*, *118*(4), 531-539.
- Ward, R. O., Elliott, N. G., & Innes, B. H. (1997). Global population structure of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) inferred from allozyme and mitochondrial DNA variation. *Fishery Bulletin - National Oceanic and Atmospheric Administration*, *95*(3), 566 – 575.

- Weng, K. C., Stokesbury, M. J., Boustany, A. M., Seitz, A., Teo, S. L., Miller, S. K., & Block, B. A. (2009). Habitat and behaviour of yellowfin tuna *Thunnus albacares* in the Gulf of Mexico determined using pop-up satellite archival tags. *Journal of Fish Biology*, *74*(7), 1434-1449. doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02209.x
- Worm, B., Hilborn, R., Baum, J. K., Branch, T. A., Collie, J. S., Costello, C., . . . Zeller, D. (2009, 07 31). Rebuilding global fisheries. *Science*, *325*(5940), 578-585. doi:10.1126/science.1173146
- Wu, G. C., Chiang, H. C., Chou, Y. W., Wong, Z. R., Hsu, C. C., Chen, C. Y., & Yang, H. Y. (2010). Phylogeography of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Western Pacific and the Western Indian Oceans inferred from mitochondrial DNA. *Fisheries Research*, *105*(3), 248-253.
- Young, J. W., Lansdell, M. J., Campbell, R. A., Cooper, S. P., Juanes, F., & Guest, M. A. (2010). Feeding ecology and niche segregation in oceanic top predators off eastern Australia. *Marine Biology*, *157*(11), 2347-2368.
- Zagaglia, C., Lorenzetti, J., & Stech, J. (2004). Remote sensing data and longline catches of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the equatorial Atlantic. *Remote Sens. Environ.*, *93*, 267-281.

## APÉNDICE I

Condiciones de amplificación para cada *locus*<sup>11</sup>, 10 µL de volumen final de reacción.

Solución/Reactivo	Fabricante	Mezcla de las reacciones de amplificación para cada <i>locus</i> de microsatélite.						
		cmrTa's			Tth's			
		117	125	208	5	10	21	34
Agua Destilada	Massiere	Para ajustar a un volumen final de 10 µL.						
10 x PCR Buffer	Invitrogen	20mM Tris-HCl (pH 8.4), 50mM KCl						
	DreamTaq	20mM Tris-HCl (pH 8.0), 1mM DDT, 0.1mM EDTA, 100mM KCl, 0.5% (v/v) Nonidet P40, 0.5% (v/v) Tween 20 y 50% (v/v) glicerol.						
MgCl <sub>2</sub> (50mM) (µL)	Invitrogen	0.5-4	0.5-4	2-4	1.5-3	2-3	2-3	2-3
dNTP's (25mM)(µL)	Invitrogen	0.2						
Cebador ida (µL)	Invitrogen (100 pmol)	1-2	1-2	0.5-2	0.25-0.5	0.5-1	0.25	0.5-1
	IBT/ <i>M13</i> (10 pmol)	0.1-0.15	0.1-0.2	<i>No amplificó</i>	0.025-0.05	0.1	0.02	0.1
Cebador regreso (µL)	IBT/Invitrogen (100 pmol)	1-2	1-2	0.5-2	0.25-0.5	0.5-1	0.25	0.5-1
<i>M13</i> * (100 pmol) (µL)	IBT	1-1.5	1-2	<i>No amplificó</i>	0.25-0.3	1	0.25	1

<sup>11</sup> El conjunto de variables varió en función de la localidad amplificada y el protocolo utilizado.

Taq Polimerasa	Invitrogen	0.025 U						
DNA genómico (μL)	ICMyL	0.2-1	0.2-0.7	0.2-1	0.2-0.3	0.2-1	0.2-0.6	0.2-1

## APÉNDICE II

Programas de amplificación para los siete *loci* utilizados. A la derecha los de las reacciones con extremo *universal M13* y a la izquierda los de cebadores fluorocromados (*i.e.* sin extremo *M13*). \* *Locus, Temp*<sup>(°C)</sup>: Temperatura en grados centígrados, *T<sub>d</sub>*: Tiempo de duración, *C<sub>N</sub>*: Número de ciclos.

Programas de amplificación de <i>primers</i> con secuencia <i>M13</i>									
Paso	<i>Temp</i> <sup>(°C)</sup>	<i>T<sub>d</sub></i>	<i>C<sub>N</sub></i>	Sin fluorescencia			Con fluorescencia		
				<i>Temp</i> <sup>(°C)</sup>	<i>T<sub>d</sub></i>	<i>C<sub>N</sub></i>	<i>Temp</i> <sup>(°C)</sup>	<i>T<sub>d</sub></i>	<i>C<sub>N</sub></i>
Desnaturalización I	94°	5 m	1	95°	5 m	1	95°	5 m	1
Desnaturalización	94°	30 s	27-35	95°	1 m	27,30	94°	30 s	27,30

Alineación	50,54-56°-117*	45 s	58-60°-117*	1 m	58-60°-117*	45 s
	50,54°-125*		58-62°-125*		58-62°-125*	
	48-54°-208*		58, 59°-5*		58, 59°-5*	
	56,58°-5*		59°-10*		59°-10*	
	55°-10*		58,62°-21*		58,62°-21*	
	64°-21*		56,59-34*		56,59°-34*	
	58,62°-34*					
Extensión	72°	1 m	72°	1 m	72°	45 s
Extensión Final	72°	7 m	72°	10 m	Desnaturalización II	94° 30 s 8
					Alineación <i>M13</i>	53° 45 s
					Extensión	72° 45 s
					Extensión Final	72° 7 m
Reposo (°C)	4,18°	—	4,18°	—	4,18°	—

### APÉNDICE III

El marco de lectura de los *alelos* se estableció como el área dentro de los 10 pb anteriores y posteriores a cada rango *alélico* reportado para cada *loci* (*i.e.* la región entre los *alelos* más grandes y pequeños encontrados para el *locus*). Para identificar los genotipos amplificados con secuencia *M13*, dicha área se amplió 17 pb más, correspondientes a la longitud del fragmento *M13*, en cada margen de 10 pb.

En el interrogante de la ausencia o presencia de un *alelo*, por baja intensidad en la fluorescencia o dado el caso en que una cúspide superara por más de dos o tres veces la intensidad de otra, se repitieron las pruebas hasta cuatro veces y se adoptó el criterio precautorio de preferir genotipos con el menor número de *alelos* (en cuyo caso el genotipo homocigoto se estableció para el *alelo* de mayor altura). Finalmente, los genotipos que por cualquier motivo no pudieron identificarse se descartaron.

Se llevó a cabo un riguroso protocolo para establecer la congruencia entre la lectura de genotipos amplificados con *M13* y los *primers* con sonda. Para asegurar que el tamaño alélico fuera el mismo, los genotipos obtenidos se confirmaron en más del 50% de las muestras, entre ambas metodologías. Lo cual, a su vez, sirvió para descartar cualquier error de genotipificación causado por los diversos artefactos asociados a los marcadores microsatelitales (Selkoe & Toonen, 2006).

## APÉNDICE IV

Tabla de Frecuencias alélicas por localidad

<i>Locus</i>	<i>Alelo</i>	<i>At</i>	<i>Se</i>	<i>Tx</i>	<i>Re</i>	<i>Ca</i>
<i>cmrTa 117</i>	<b>164</b>	0.014	0.000	0.010	0.014	0.042
	<b>166</b>	0.014	0.000	0.000	0.000	0.000
	<b>168</b>	0.000	0.000	0.010	0.000	0.000
	<b>170</b>	0.114	0.079	0.150	0.181	0.125
	<b>172</b>	0.357	0.219	0.180	0.111	0.063
	<b>174</b>	0.043	0.044	0.090	0.056	0.063
	<b>176</b>	0.057	0.158	0.160	0.153	0.125
	<b>178</b>	0.043	0.026	0.050	0.056	0.042
	<b>180</b>	0.014	0.070	0.030	0.056	0.125
	<b>182</b>	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000
	<b>184</b>	0.214	0.272	0.210	0.167	0.208
	<b>186</b>	0.071	0.044	0.020	0.028	0.063
	<b>188</b>	0.043	0.035	0.060	0.042	0.083
	<b>190</b>	0.000	0.009	0.020	0.042	0.000
	<b>192</b>	0.000	0.009	0.010	0.056	0.063
	<b>194</b>	0.000	0.000	0.000	0.028	0.000
<b>196</b>	0.014	0.026	0.000	0.014	0.000	
<i>Locus</i>	<i>Alelo</i>	<i>At</i>	<i>Se</i>	<i>Tx</i>	<i>Re</i>	<i>Ca</i>
<i>cmrTa 125</i>	<b>159</b>	0.662	0.667	0.635	0.708	0.708
	<b>161</b>	0.324	0.281	0.292	0.264	0.229
	<b>163</b>	0.000	0.026	0.000	0.000	0.000
	<b>165</b>	0.000	0.018	0.021	0.014	0.042
	<b>169</b>	0.015	0.009	0.052	0.014	0.021
<i>Locus</i>	<i>Alelo</i>	<i>At</i>	<i>Se</i>	<i>Tx</i>	<i>Re</i>	<i>Ca</i>
<i>cmrTa 208</i>	<b>134</b>	0.029	0.054	0.040	0.014	0.021
	<b>136</b>	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000
	<b>138</b>	0.735	0.661	0.710	0.694	0.604
	<b>140</b>	0.044	0.045	0.020	0.042	0.042
	<b>142</b>	0.118	0.116	0.120	0.125	0.146
	<b>144</b>	0.059	0.045	0.110	0.111	0.167
	<b>146</b>	0.015	0.027	0.000	0.000	0.021
	<b>148</b>	0.000	0.018	0.000	0.000	0.000

	<b>150</b>	0.000	0.018	0.000	0.000	0.000
	<b>152</b>	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000
	<b>162</b>	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000
<b><i>Locus</i></b>	<b><i>Alelo</i></b>	<b><i>At</i></b>	<b><i>Se</i></b>	<b><i>Tx</i></b>	<b><i>Re</i></b>	<b><i>Ca</i></b>
<b><i>Tth 5</i></b>	<b>109</b>	0.014	0.018	0.010	0.000	0.000
	<b>117</b>	0.043	0.044	0.080	0.069	0.021
	<b>121</b>	0.129	0.096	0.060	0.014	0.021
	<b>125</b>	0.614	0.658	0.670	0.625	0.646
	<b>129</b>	0.171	0.184	0.160	0.278	0.313
	<b>137</b>	0.029	0.000	0.020	0.014	0.000
<b><i>Locus</i></b>	<b><i>Alelo</i></b>	<b><i>At</i></b>	<b><i>Se</i></b>	<b><i>Tx</i></b>	<b><i>Re</i></b>	<b><i>Ca</i></b>
<b><i>Tth 10</i></b>	<b>110</b>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.042
	<b>114</b>	0.194	0.158	0.194	0.208	0.167
	<b>118</b>	0.792	0.816	0.776	0.722	0.708
	<b>122</b>	0.014	0.026	0.031	0.069	0.083
<b><i>Locus</i></b>	<b><i>Alelo</i></b>	<b><i>At</i></b>	<b><i>Se</i></b>	<b><i>Tx</i></b>	<b><i>Re</i></b>	<b><i>Ca</i></b>
<b><i>Tth 21</i></b>	<b>117</b>	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000
	<b>121</b>	0.088	0.018	0.070	0.097	0.063
	<b>125</b>	0.735	0.895	0.830	0.778	0.875
	<b>129</b>	0.147	0.088	0.100	0.125	0.063
	<b>133</b>	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000
<b><i>Locus</i></b>	<b><i>Alelo</i></b>	<b><i>At</i></b>	<b><i>Se</i></b>	<b><i>Tx</i></b>	<b><i>Re</i></b>	<b><i>Ca</i></b>
<b><i>Tth 34</i></b>	<b>96</b>	0.000	0.009	0.010	0.056	0.063
	<b>100</b>	0.161	0.114	0.214	0.181	0.167
	<b>104</b>	0.232	0.254	0.286	0.194	0.188
	<b>108</b>	0.268	0.289	0.316	0.208	0.229
	<b>112</b>	0.143	0.184	0.092	0.167	0.250
	<b>116</b>	0.000	0.018	0.020	0.014	0.000
	<b>120</b>	0.036	0.009	0.000	0.014	0.021
	<b>124</b>	0.071	0.009	0.020	0.000	0.000
	<b>128</b>	0.054	0.053	0.031	0.083	0.042
	<b>132</b>	0.000	0.035	0.010	0.069	0.021
	<b>136</b>	0.000	0.009	0.000	0.000	0.021
	<b>140</b>	0.036	0.000	0.000	0.014	0.000
	<b>152</b>	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000
	<b>156</b>	0.000	0.009	0.000	0.000	0.000

## APÉNDICE V

Medidas de diversidad genética por localidad y *locus*. Número de genotipos ( $N$ ), número de alelos ( $n_a$ ), número de alelos efectivos ( $n_e$ ), índice de información ( $i$ ), riqueza alélica ( $r$ ), heterocigosis esperada ( $H_e$ ), heterocigosis esperada sin sesgo ( $uH_e$ ) y heterocigosis observada ( $H_o$ ). Se resaltan los *loci* que se desvían de HW ( $p < 0.05$ ), (\*\*) significancia bajo la corrección de Bonferroni.

<i>At</i>	$N$	$n_a$	$n_e$	$i$	$r$	$H_e$	$uH_e$	$H_o$
117	35	12	4.970	1.946	10.648	0.799	0.810	0.686
125	34	3	1.842	0.700	2.706	0.457	0.464	0.441
208	34	6	1.783	0.948	5.594	0.439	0.446	0.412
5	35	6	2.347	1.163	5.562	0.574	0.582	0.629
10	36	3	1.504	0.563	2.667	0.335	0.340	0.250
21	34	5	1.753	0.846	4.411	0.429	0.436	0.382
34	28	8	5.483	1.847	7.961	0.818	0.832	0.786
Promedio	33.714	6.143	2.812	1.145	5.650	0.550	0.559	0.512
e.s.	0.993	1.184	0.633	0.207		0.072	0.073	0.072
<i>Se</i>	$N$	$n_a$	$n_e$	$i$	$r$	$H_e$	$uH_e$	$H_o$
117	57	13	6.067	2.073	10.637	0.835	0.843	0.807
125	57	5	1.907	0.835	3.898	0.476	0.480	0.351
208	56	10	2.182	1.283	7.88	<b>0.542</b>	<b>**0.546</b>	<b>**0.429</b>
5	57	5	2.091	1.021	4.604	0.522	0.526	0.579
10	57	3	1.447	0.553	2.81	0.309	0.312	0.298
21	57	3	1.237	0.384	2.664	0.191	0.193	0.158
34	57	13	4.995	1.859	9.051	0.800	0.807	0.807
Promedio	56.857	7.429	2.846	1.144	5.935	0.525	0.530	0.490
e.s.	0.143	1.688	0.714	0.241		0.089	0.090	0.095
<i>Tx</i>	$N$	$n_a$	$n_e$	$i$	$r$	$H_e$	$uH_e$	$H_o$
117	50	13	7.102	2.149	10.714	0.859	0.868	0.820

125	48	4	2.033	0.882	3.725	0.508	0.513	0.604
208	50	5	1.878	0.947	4.662	0.467	0.472	0.540
5	50	6	2.062	1.057	5.191	0.515	0.520	0.560
10	49	3	1.563	0.622	2.871	0.360	0.364	0.449
21	50	3	1.421	0.571	2.991	0.296	0.299	0.260
34	49	9	4.201	1.631	7.334	0.762	0.770	0.735
Promedio	49.429	6.143	2.894	1.123	5.355	0.538	0.544	0.567
e.s.	0.297	1.388	0.784	0.216		0.077	0.078	0.069
<b><i>Re</i></b>	<b><i>N</i></b>	<b><i>n<sub>a</sub></i></b>	<b><i>n<sub>e</sub></i></b>	<b><i>i</i></b>	<b><i>r</i></b>	<b><i>H<sub>e</sub></i></b>	<b><i>uH<sub>e</sub></i></b>	<b><i>H<sub>o</sub></i></b>
117	36	14	8.786	2.364	13.008	0.886	0.899	0.944
125	36	4	1.749	0.715	3.333	0.428	0.434	0.444
208	36	6	1.952	1.009	5.299	0.488	0.495	0.500
5	36	5	2.114	0.954	4.33	0.527	0.534	0.528
10	36	3	1.755	0.747	2.997	0.430	0.436	0.528
21	36	3	1.587	0.682	3	0.370	0.375	0.361
34	36	10	6.369	1.984	8.986	0.843	0.855	0.778
Promedio	36.000	6.429	3.473	1.208	5.850	0.567	0.575	0.583
e.s.	0.000	1.556	1.094	0.257		0.079	0.080	0.077
<b><i>Ca</i></b>	<b><i>N</i></b>	<b><i>n<sub>a</sub></i></b>	<b><i>n<sub>e</sub></i></b>	<b><i>i</i></b>	<b><i>r</i></b>	<b><i>H<sub>e</sub></i></b>	<b><i>uH<sub>e</sub></i></b>	<b><i>H<sub>o</sub></i></b>
117	24	11	8.597	2.272	11	0.884	0.902	0.750
125	24	4	1.797	0.795	4	0.444	0.453	0.542
208	24	6	2.400	1.178	6	0.583	0.596	0.667
5	24	4	1.939	0.807	4	0.484	0.495	0.458
10	24	4	1.858	0.882	4	0.462	0.472	0.542
21	24	3	1.293	0.463	3	0.227	0.231	0.250
34	24	9	5.408	1.844	9	0.815	0.832	0.708
Promedio	24.000	5.857	3.328	1.177	5.857	0.557	0.569	0.560
e.s.	0.000	1.143	1.018	0.245		0.086	0.088	0.065
Media total:	40.000	6.400	3.071	1.159	5.730	0.548	0.555	0.542
e.s.	2.016	0.599	0.367	0.098		0.034	0.035	0.033

<i>Locus</i>	<i>117</i>	<i>125</i>	<i>208</i>	<i>5</i>	<i>10</i>	<i>21</i>	<i>34</i>
<i>uHe</i> media	0.8643	0.4689	0.5108	0.5315	0.3846	0.3069	0.8192

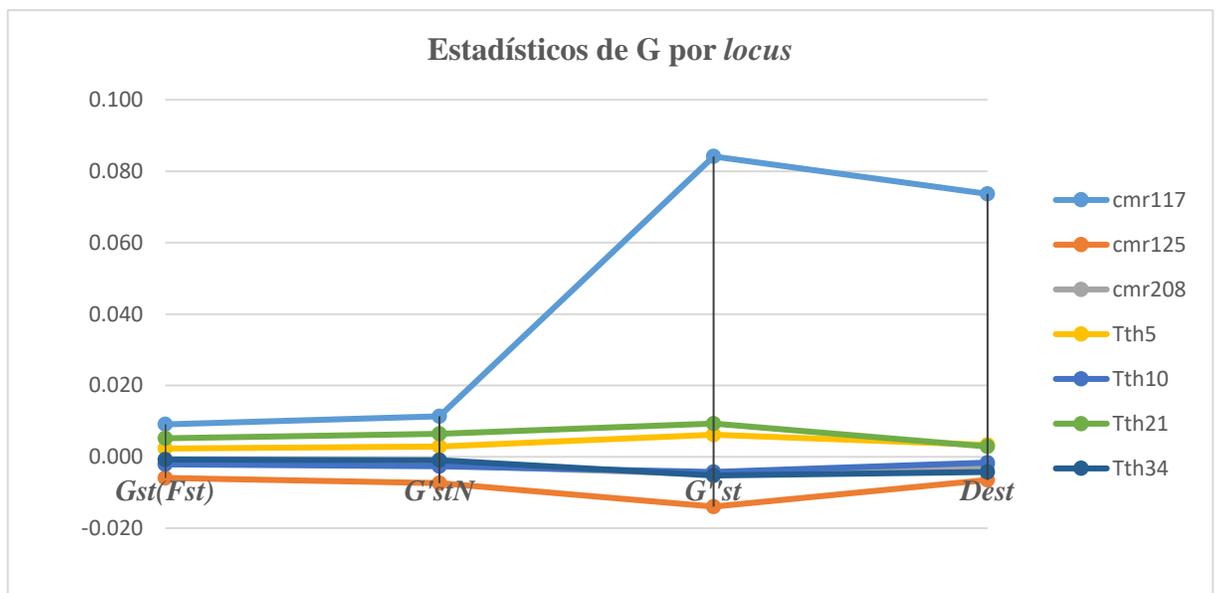
## APÉNDICE VI

Prueba exacta de diferenciación génica para cada par de poblaciones mediante la prueba exacta de G y Fisher con 1,000 iteraciones. Valor de significancia (*p*) y error estándar (e.s.).

Sólo se muestran los valores con significancia para las comparaciones.

Prueba exacta de G		Localidades						
		<i>Re – At</i>	<i>Ca – At</i>	<i>Re – Se</i>	<i>Re – Tx</i>	<i>Se – At</i>		
<i>Locus 117</i>	Valor- <i>p</i>	0.0119	0.0083					
	e.s.	0.0019	0.0013					
<i>Locus 5</i>	Valor- <i>p</i>			0.0338				
	e.s.			0.0025				
<i>Locus 21</i>	Valor- <i>p</i>			0.0377		0.0268		
	e.s.			0.0018		0.0024		
<i>Locus 34</i>	Valor- <i>p</i>	0.0410			0.0362			
	e.s.	0.0032			0.0031			
Todos los <i>Loci</i> (Fisher)	Valor- <i>p</i>	0.0349	0.0121	0.0253				
	$\chi^2$ (d.f.=14)	24.9633	28.5255	26.0854				
Prueba de Fisher		<i>Re – At</i>	<i>Ca – At</i>	<i>Re – Se</i>	<i>Re – Tx</i>	<i>Se – At</i>	<i>Ca – Se</i>	<i>Ca – Tx</i>
<i>Locus 117</i>	Valor- <i>p</i>	0.0075	0.0027				0.0452	
	e.s.	0.0015	0.0006				0.0043	
<i>Locus 5</i>	Valor- <i>p</i>	0.0439		0.0440				
	e.s.	0.0032		0.0030				
<i>Locus 10</i>	Valor- <i>p</i>						0.0484	
	e.s.						0.0031	

<i>Locus 21</i>	Valor- <i>p</i>		0.0285	0.0147
	e.s.		0.0016	0.0020
<i>Locus 34</i>	Valor- <i>p</i>		0.0234	0.0427
	e.s.		0.0029	0.0050
Todos los <i>Loci</i> (Fisher)	Valor- <i>p</i>	0.0382	0.0056	0.0220
	$\chi^2$ (d.f.=14)	24.6453	30.9791	26.5472



**Figura 24.** Gráfica comparativa de coeficientes de diferenciación por *locus* para todas las localidades. El *locus 117* proporciona el grueso de diferenciación.  $G_{ST}$  da valores análogos a los  $F_{ST}$  con un ajuste para evitar sesgos,  $G_{STN}$  es un parámetro corregido para un número de poblaciones  $k$  pequeño,  $G'_{ST}$  asegura un límite máximo  $\leq 1$  en poblaciones sin alelos superpuestos y corrige sesgos en pequeños tamaños de población y  $D_{ST}$  corresponde al estimado de diferenciación de Jost basado en el número efectivo de alelos, no en la heterocigosidad esperada.

## APÉNDICE VII

Medidas de diversidad en *T. albacares* y tres especies del género *Thunnus*. Los valores estimados, a partir de la fuente, se señalan con un circunflejo (^). E – especie específico, NE – amplificado en otra especie, A – ambos.

<i>Fuente</i>	<i>Especie</i>	<i>Región</i>	<i>Primer</i>	<i>Motivo</i>	$\bar{N}$	$n_a$	$\bar{n}_a$	<i>r</i>	$\bar{n}_e$
Dammannagoda <i>et al.</i> 2008	<i>T. albacares</i>	Índ.	E	Tet	278	6-22	~ <b>14.8</b>	-	-
Appleyard <i>et al.</i> 2001	<i>T. albacares</i>	Pac.O	E	Di	1304.2	2-27	~ <b>12.8</b>	-	-
Appleyard <i>et al.</i> 2001	<i>T. albacares</i>	Pac.E	E	Di	73.4	2-26	<b>11.4</b>	-	-
Farnham 2003	<i>T. albacares</i>	Atl. E/O	E	Di	186	2-18	~ <b>10.7</b>	-	-
Nomura <i>et al.</i> 2014	<i>T. albacares</i>	Pac.O	A	Di	25	2-18	~ <b>8.6</b>	-	-
Takagi 2003	<i>T. albacares</i>	Pac.O	NE	Di	101	4-16	<b>8.5</b>	-	-
Nomura <i>et al.</i> 2014	<i>T. albacares</i>	Pac.E	A	Di	20	2-14	~ <b>7.6</b>	-	-
Sandoval - Lurrabaquio 2012	<i>T. albacares</i>	Pac.O	A	A	76	3-13	~ <b>6.9</b>	~ <b>8.09</b>	~ <b>3.10</b>
Sandoval - Lurrabaquio 2012	<i>T. albacares</i>	Pac.E	A	A	144	3-14	~ <b>6.8</b>	~ <b>6.08</b>	~ <b>3.22</b>
Sandoval - Lurrabaquio 2012	<i>T. albacares</i>	Pac.C	A	A	32	3-09	<b>5.57</b>	5.21	2.75
Morales-Villegas 2009	<i>T. albacares</i>	Pac.E	NE	Tet	305.75	3-16	~ <b>6.9</b>	~ <b>5.49</b>	~ <b>2.76</b>
Díaz - Jaimes & Uribe-Alcocer 2006	<i>T. albacares</i>	Pac.E	NE	Tet	188	4-14	~ <b>6.4</b>	-	-
Morales-Villegas 2009	<i>T. albacares</i>	Atl.O	NE	Tet	26	3-11	<b>5.5</b>	~5.36	2.93
Gonzales <i>et al.</i> 2008	<i>T. obesus</i>	Pac. E	NE	Di	47.3	11-30	<b>20.1</b>	15.09	-
Gonzales <i>et al.</i> 2008	<i>T. obesus</i>	Índ.	NE	Di	45.8	8-29	<b>19.9</b>	15.66	-
Gonzales <i>et al.</i> 2008	<i>T. obesus</i>	Atl. E	NE	Di	208.9	6-31	~ <b>19.2</b>	~ <b>15.5</b>	-
Gonzales <i>et al.</i> 2008	<i>T. obesus</i>	Atl. O	NE	Di	62.8	8-31	~ <b>17.4</b>	~ <b>15.2</b>	-
Menezes <i>et al.</i> 2008	<i>K. pelamis</i>	Índ.	E	a<di	92.4	9-37	~ <b>18.9</b>	-	-
Dammannagoda <i>et al.</i> 2012	<i>K. pelamis</i>	Índ.	E	Tet	82.25	5-27	<b>11.8</b>	-	-
Menezes <i>et al.</i> 2008	<i>K. pelamis</i>	Pac.O	E	a<di	46.8	8-36	<b>18</b>	-	-
Nomura <i>et al.</i> 2014	<i>T. orientalis</i>	Pac.O	A	a<di	36	1-18	<b>9.82</b>	-	-
Nomura <i>et al.</i> 2014	<i>T. orientalis</i>	Pac.E	A	a<di	35	1-16	<b>9.27</b>	-	-

## APÉNDICE VIII

Estimados de diferenciación promedio y por *locus* dentro y entre distintas cuencas oceánicas mediante distintos marcadores.

fuelle	año	especie	Oceáno, Región	método	# muestra	Fst x locus	Fst promedio
Appleyard et al.	2001	T. albacares	Pacífico-O y E	5 micros	1357 - 1388	0 - 0.004	$\phi_{st} = F_{st} = 0.002 \times \text{locus}$ (arlequín)
Diaz-Jaimes & Uribe-Alcocer	2006	T. albacares	Pacífico-E	7 micros	209	0.001 - 0.032	0.008 todos loci (arlequin)
Morales-Villegas	2009	T. albacares	Pacífico-E	4 micros	340	-0.0007 - 0.0128	0.0038 (genepop) todos loci
Laurraquiu- Alvarado	2012	T. albacares	Pacífico-E,O,C	7 micros.	276	sin datos	0.0065 (fstat)
Nomura et al.	2014	T. albacares	Pacífico-NE, NO	8 micros	45	por pares $^{-}0.023$ a $0.020$	-0.002 (arlequín)
Dammannagoda et al.	2007	T. albacares	Índico	3 micros	285	0.0037 - 0.0164	-0.0633 (0.0025) arlequin
Farnham	2003	T. albacares	Atlántico-E,O	6-micros	186	sin datos	0.0017 (arlequín)
Farnham	2003	T. albacares	Atlántico-E,O	6-micros	186	Rst = -0.0071 a 0.01642	Rho = -0.00178 (Rst Calc)
Takagi et al.	1999	T. thynnus o	Atlántico-N, Pacífico-N	4 micros	135	sin datos	sin datos
Nomura et al.	2014	T. orientalis	Pacífico-NE & NO	12 micros	71	por pares $^{-}0.10$ a $0.008$	0.003
Scoles & Graves	1993	T. albacares	Pacífico-E,O,C, Atlántico-O	ADNmt(RFLPs-12)	120	sin datos	sin datos
Ward et al.	1994	T. albacares	Pacífico-E,O,C	ADNmt(RFLPs-2)	462	---	Gst=0.019
Ward et al.	1997	T. albacares	Distrib. Global	ADNmt(RFLPs-2)	767	---	Gst = 0.023, xerror=0.015
Dammannagoda et al.	2008	T. albacares	Índico	ADNmt(ATPs6-8)	285	---	$\phi_{st} = 0.1285$
Ely et al.	2005	T. albacares	Índ+Pa, AtE+AtO	ADNmt(Dloop)	148	sin datos	$\phi_{st} = 0.003$
Ely et al.	2006	T. albacares	Índ+Pa, AtE+AtO	ADNmt(ATcO)	---	---	$\phi_{st} = 0.070$
Kunal et al.	2013	T. albacares	Índico	ADNmt(Dloop)	321	sin datos	sin datos
Nomura et al.	2014	T. albacares	Pacífico-NE & NO	ADNmt (Dloop)	45	sin datos	sin datos
Farnham	2003	T. albacares	Atlántico-E,O	ADNmt(Dloop)	186	sin datos	0.0045
Nomura et al.	2014	T. orientalis	Pacífico-NE & NO	ADNmt (Dloop)	71	sin datos	sin datos
Barth et al.	2017	T. albacares	Distrib. Global	SNPs	42	sin datos	0.0075
Pecoraro et al.	2016	T. albacares	AtE+O, PaE+O, Índ	SNPs	100	sin datos	sin datos
Ward et al.	1994	T. albacares	Pacífico-E,O,C	4 Alozimas	462	Gst = 0.005 - 0.106	0.029
Ward et al.	1997	T. albacares	Distrib. Global	4 Alozimas	540 - 677	Gst = 0.006 - 0.118	0.0345