

UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

“VARIACION ALOENZIMATICA Y DE RAPD’s, EN EL
ATUN ALETA AMARILLA (*Thunnus albacares*), DEL
PACIFICO NORORIENTAL”

T E S I S

DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGIA)

M. en C. PINDARO DIAZ JAIMES

A B R I L 1999

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

273467



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



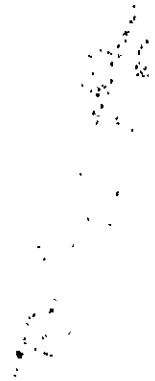
UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Y a pesar de todo...



se mueve, pero también salimos adelante

gracias pequeñas....

AGRADECIMIENTOS

Deseo manifestar mi más sincero agradecimiento al Dr. Manuel Uribe Alcocer por la dirección de esta tesis, pero muy en especial por el apoyo incondicional que en todo momento he recibido de su parte.

De la misma manera, deseo agradecer infinitamente al Dr. Daniel Piñero Dalmau su apoyo constante, así como su dirección y valiosas aportaciones al trabajo, al igual que lo recibí en todo momento por parte del Dr. Virgilio Arenas Fuentes, ambos miembros de mi comité tutorial durante el desarrollo de mi proyecto de investigación.

Asimismo, quisiera hacer extensivo un especial agradecimiento al Dr. Luis Eguiarte Fruns y a la Dra. Valeria Souza Saldivar, por el apoyo recibido al haberme brindado las facilidades para el desarrollo de una de las partes experimentales de este trabajo, así como por los consejos, asesoría y sobre todo su amistad, recibida incondicionalmente.

Al Dr. Juan Nuñez Farfán por el interés mostrado en el avance del proyecto y el análisis de resultados, de la misma forma al Dr. Ignacio Méndez Ramírez y Dr. David Salas de León, todos ellos miembros del comité de sinodales, un agradecimiento por sus atinados comentarios y aportaciones al manuscrito.

Al Fondo para la Creación de Cátedras Patrimoniales de Excelencia del CONACyT por el apoyo económico recibido, así como al Programa Académico de Estudios de Posgrado (PADEP) de la UNAM, por el financiamiento recibido al proyecto de tesis.

Deseo reconocer también a los directivos, y de forma especial al Ing. Ernesto Escobar de la empresa PINSA (Pescados Industrializados S.A.) en Mazatlán Sin., al igual que al Ing. César García, de la empresa PANDO (Coservera SanCarlos) en Puerto San Carlos B.C.S., las facilidades prestadas para la colecta de material biológico.

Se reconoce asimismo el apoyo recibido por el Dr. Robert Olson, de la Comisión Interamericana del Atún Tropical, así como a la oficina regional de la citada comisión en Mazatlán Sin., en especial al Biól. Adrián Celaya, por el apoyo prestado.

A los estudiantes y compañeros del laboratorio de Evolución Molecular y Experimental del Instituto de Ecología, por su amistad y colaboración de alguna manera al presente estudio.

A mis compañeros del laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos quienes de alguna u otra forma son partícipes de este logro, por su amistad y sobre todo paciencia, gracias.

Finalmente a las autoridades del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, un agradecimiento por contar siempre con su respaldo y por las facilidades brindadas en el desarrollo del proyecto.

CONTENIDO

INTRODUCCION	1
El atún aleta amarilla	10
Diagnosic de la especie	11
Ciclo de vida	12
Descripción poblacional	14
Descripción General de la pesquería del atún aleta amarilla	16
Características del Océano Pacífico Oriental	25
Características oceanográficas asociadas con el atún aleta amarilla	30
Estructura genética poblacional del atún aleta amarilla	31
HIPOTESIS	32
OBJETIVOS	33
METAS	34
METODOLOGIA	35
Colecta de material biológico	35
Análisis de Isoenzimas	37
Análisis de datos	39
Análisis de RAPD's	43
Análisis de datos	46
RESULTADOS	48
Variabilidad genética	48
Heterogeneidad de frecuencias alélicas	55
Estimadores de subdivisión poblacional	55
Análisis jerárquico de los estimadores de subdivisión poblacional	58
Distancia genética	60
Análisis de conglomerados	64
Estimaciones de F_{ST} y heterogeneidad de frecuencias entre poblaciones	67
Estimaciones de flujo genético	72
Variaciones latitudinales y longitudinales en las frecuencias alélicas	78
DISCUSION	84
CONCLUSIONES	101
REFERENCIAS	103

RESUMEN

Se evaluó la presencia de divergencia genética entre poblaciones del atún aleta amarilla *Tunnus albacares*, ubicadas al norte y sur de los 15°-20° N del Pacífico Oriental, mediante un análisis de la variación aloenzimática y de Fragmentos Polimórficos de ADN Amplificados Aleatoreamente por PCR (RAPD's), debido a la posible existencia de una barrera oceanográfica originada por la convergencia de la corriente norecuatorial y las masas de agua del Pacífico Oriental,. Las isoenzimas y fragmentos que resultaron polimórficos, fueron analizados mediante la obtención de estimaciones de índices de subdivisión y/o divergencia poblacional, así como de estimaciones de flujo genético entre poblaciones para determinar la existencia de "aislamiento por distancia". El examen de la variación de las aloenzimas, no obstante de mostrar coincidencias con los valores de polimorfismo y heterocigosis reportados en estudios previos de la especie y del grupo de los túnidos (Ward, 1996), presentan índices endogámicos poco comunes quizás atribuibles a las presiones selectivas. Por su parte los valores de heterocigosis obtenidos por medio de RAPD's se incrementan de manera notable. La estimación de divergencia mediante los índices de subdivisión poblacional de las aloenzimas, muestra una débil diferenciación en las localidades analizadas (3.4%), en tanto que en las estimaciones resultantes de los RAPD's mostraron una diferenciación mayor (13%) y aproximadamente de la misma magnitud que las reportadas para la GPI, entre los "stocks" Oriental y Centro-Occidental del Pacífico (Ward, 1992). De forma similar, las estimaciones de flujo génico entre las poblaciones (M) mediante aloenzimas, muestran la presencia de un débil aislamiento por distancia que se acentúa cuando se evalúan los valores obtenidos mediante RAPD's. Los índices de subdivisión poblacional de las aloenzimas mostraron la presencia de cierto flujo génico entre las poblaciones, que sigue la trayectoria del giro anticiclónico de la corriente norecuatorial. Sin embargo el ajuste del modelo de aislamiento por distancia, junto con la relación positiva entre la distancia longitudinal desde la línea costera a la ubicación de las localidades de colecta, la frecuencia del alelo *Gpi-1/100** y de los fragmentos F10-2 y F10-6, sugieren que posiblemente el flujo detectado corresponda a un reflejo histórico de los patrones de distribución que persistieron como adaptaciones de los mecanismos de dispersión a parámetros ambientales previos a la acción del aislamiento por distancia.

Palabras clave: Aloenzimas, RAPD's, atún aleta amarilla, divergencia, flujo genético, aislamiento por distancia.

ABSTRACT

Populations of yellowfin tuna *Thunnus albacares* from the East Pacific ocean were analyzed by means of allozymes and polymorphic fragments of DNA amplified by PCR (RAPD's), to examine whether population divergence due to the heterogeneity on the oceanographic conditions generated by anticyclonic turn off from norecuatorial current was present. Polymorphic isoenzymes and fragments, were analyzed to estimate population sudivision, as well as genetic flow in order, to probe the "isolation by distance" model. Values of mean heterozigosity derived from allozyme variation studies, were closed to those reported from populations on similar localities and of other tuna species (Ward *et al.*, 1996). Some populations registred abnormal values from fixation index (F), showing probably the presence of inbreeding originated from selective pressures. The estimation of divergence among populations was weak when measured by allozyme analysis (3.4%), and more marked in RAPD analysis (13%), the last value similar to subdivision estimations from GPI by Ward *et al.* (1992), for Eastern Pacific and Central-Occidental stocks. Estimations of genetic flow between populations by allozyme analysis showed a weak fit to "isolation by distance" model, whereas RAPD analysis gave a positive correlation. Comparisons of paired F_{ST} values among populations, reveal genetic flow present, concordant with the water mass flow of the nororiental current pattern. However the fitting of the paired migration estimates to the "isolation by distance" model, and the significative test of correlation between allelic allozyme frequencies from *Gpi-1/100** and RAPD frequencies of the F102 and F106 fragments, with longitudinal distance from the coast line, allow to consider the genetic flow detected as an historical remains of ancient adaptation patterns to environmental parameters of the dispersal.

Key words: Allozymes, RAPD's, yellowfin tuna, divergence, genetic flow, isolation by distance.

INTRODUCCION

El análisis de la tendencia de las pesquerías a nivel mundial de los últimos 45 años de, se ha puesto de manifiesto que por el efecto de la propia actividad a través del tiempo, ésta se sustenta en niveles tróficos cada vez menores (Pauly *et al.*, 1998). Lo anterior, según los especialistas, es un claro indicador de la sobreexplotación a la que han estado sujetos muchos de los recursos provenientes de especies de niveles tróficos superiores.

Tal situación parecería ser exagerada si consideramos la extensión de las aguas oceánicas y epicontinentales y la gran diversidad de organismos que en ellas se encuentran: más de 20,000 especies de teleósteos y una mayor cantidad de Phylla y de Clases que la de los ambientes terrestres (Smith, 1994). Sin embargo, el exámen de la historia de algunas pesquerías de importancia en los últimos 10 a 15 años, de especies que tradicionalmente han sido capturadas en grandes volúmenes, como el bacalao (Sinclair y Page, 1995), la sardina (Radovich, 1982), la anchoveta (Beverton, 1990) y de manera menos drástica el atún (Muhli-Melo, 1994), es suficiente para fundamentar la validez de dichas afirmaciones.

Los pelágicos menores representan un claro ejemplo y, entre ellos, resalta el colapso de la anchoveta peruana *Engraulis rigens* en los 70's (Castillo y Mendo, 1987). En la pesquería de la anchoveta norteña *E. mordax*, del Pacífico norte, las estadísticas de pesca muestran un claro descenso en las capturas de los últimos quince años (García-Franco *et al.*, 1995; García y Sánchez, 1997). Otro claro ejemplo es el de la sardina del Pacífico, *Sardinops sagax caerulea*, la cual coexiste con la anchoveta. Aunque existe una clara alternancia en la abundancia de estos dos recursos, es evidente un notable descenso de sus capturas (Figura 1.1).

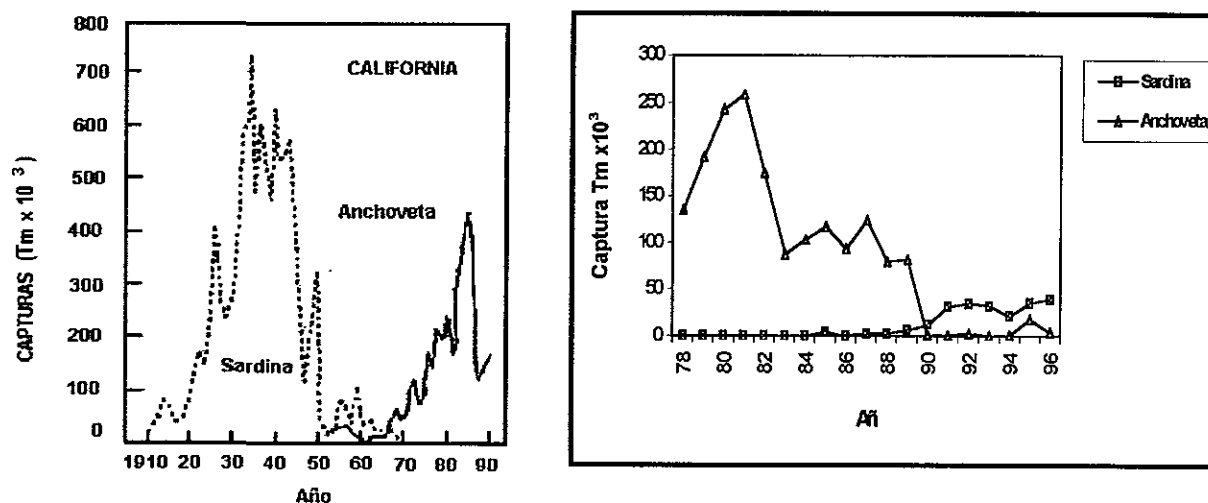


Figura 1.1.- Capturas históricas (en miles de toneladas métricas), de la anchoveta *Engraulis mordax* y la sardina del Pacífico *Sardinops sagax*, de la Corriente de California de diferentes flotas que capturaron en el período de 1910 a 1990 (izquierda). Capturas únicamente de la flota mexicana, del período 1978-96 (derecha). Fuente: Stamatopoulos (1993) y García-Franco *et al.* (1995).

Esta situación ha preocupado a las instancias involucradas en la preservación y explotación de los recursos ya que el incremento en el esfuerzo de pesca no ha resultado en un incremento de los volúmenes de captura. Paralelamente, los programas de administración pesquera que han sido implementados como consecuencia de dicho aumento al parecer no han cumplido con las expectativas planteadas por los modelos de producción, toda vez que se siguen incrementando las probabilidades de un colapso en otras pesquerías de importancia comercial.

Los programas de administración pesquera tradicionalmente se basan en la determinación de la abundancia del recurso, y en la reglamentación de la talla mínima permisible para su captura, con base en datos básicos de la dinámica poblacional como son densidad, tasas de reproducción y mortalidad, estructura de cohortes, reclutamiento, etc., entre otras. Sin embargo en numerosas ocasiones se ha enfatizado que un programa de administración requiere de datos básicos tales como la inclusión tanto de criterios genéticos como demográficos, que permitan delimitar las unidades poblacionales, o número de "stocks" de pesca de los que consta una metapoblación (Ryman, 1991; Utter, 1986 y 1991; Hedgecock, 1986).

Un "stock" constituye a una pesquería en el ámbito de distribución de las poblaciones, y como estas unidades en su conjunto representan la diversidad genética de la especie, éstos determinan su capacidad adaptativa. En biología pesquera, el término "stock" se aplica a una población que está siendo capturada y administrada, como una actividad enteramente pesquera. Sin embargo, el término se aplica de manera indistinta a una subpoblación con marcadas diferencias genéticas respecto de otras, e incluso a un conjunto de subpoblaciones. Por tanto, resulta necesaria la verificación de la homogeneidad genética de un "stock". Así, es posible evaluar de manera aislada para cada entidad genética, los parámetros poblacionales, a partir de los cuales puedan calcularse curvas de rendimiento más apegadas a la situación real del recurso, y acordes con la estructura genética de las poblaciones. Ello deberá propiciar el establecimiento de programas de explotación más eficientes que incluyan la conservación del recurso y de su diversidad genética.

El desconocimiento de la presencia y funcionalidad de las unidades poblacionales dentro de la distribución espacio-temporal de una especie, y en consecuencia, la falta de un programa de conservación, trae como consecuencia un deterioro considerable en los recursos genéticos de la población. La pesca indistinta, sin considerar la presencia de diferenciación intrapoblacional en poblaciones formadas por grupos genéticamente discretos, puede fácilmente reducir de manera drástica algunos de estos grupos hasta niveles que permitan la acción de fuerzas evolutivas direccionales como la deriva genética. La influencia de la deriva, permite que algunos grupos de genes sean fijados de manera aleatoria en la población, favoreciendo la pérdida de variabilidad genética que, a su vez, tiene efectos significativos en la plasticidad adaptativa a la población (Frankham, 1995). Desde la perspectiva conservacionista de la biología

pesquera, Allendorf *et al.* (1987) señalan que la abundancia y la diversidad de caracteres no pueden ser preservadas únicamente con el equilibrio entre capturas y reclutamiento, ya que en éste último, es poco probable lograr la representatividad de la variación genética total de la población. Esto aunado a la presencia de fenómenos epistáticos, y a la dificultad para discernir entre el factor genético responsable de la variación, del componente ambiental principalmente en caracteres cuantitativos o mutigénicos (Hoffmann *et al.*, 1995).

La preservación de los recursos genéticos en poblaciones sujetas a explotación comercial es una preocupación constante de la biología conservacionista, (FAO, 1981). Dado que la riqueza genética es la base de la respuesta adaptativa de las poblaciones, mantener niveles aceptables de variación es uno de sus principales propósitos. Esta situación resulta más apremiante cuando la explotación de los recursos es intensiva.

En este sentido ha sido importante la contribución del concepto de "Tamaño efectivo de la población", el cual no debe interpretarse como el censo del número de individuos en una población. Este es el tamaño de una población ideal que podrían asegurar la preservación de la diversidad genética actual de una población y contrarrestar los efectos de fuerzas evolutivas asociadas a una baja diversidad de genes (Kimura y Crow, 1963; Lande y Barrowclough, 1987) tanto como ocurre con la población real. La deriva génica en especial, y la endogamia en un caso extremo, tienen efectos relevantes en términos evolutivos de pérdida de potencial adaptativo. Eguiarte *et al.* (1993), lo definen como el número de reproductores reales en una población, el cual evidentemente constituye un parámetro de gran importancia con fuertes implicaciones en la conservación de las poblaciones (Lacy 1992).

La subdivisión poblacional es frecuente en aquellas poblaciones con distribuciones amplias, y puede ser estudiada basándose en los modelos existentes de aislamiento. En la mayoría de los casos hay que considerar el papel que juegan el tamaño efectivo poblacional y el grado de flujo génico existente en su interior, así como otros factores como los relacionados con la heterogeneidad del habitat, con barreras geográficas o de algún otro tipo (Slatkin, 1993). La interacción de éstos con fuerzas evolutivas tales como presiones de selección así como el factor ponderado de la deriva génica y mutación, propician la divergencia poblacional.

La fuerza que propicia la existencia de subpoblaciones genéticamente diferenciadas, es la evolución. Esta, considerada como un proceso de cambio, tiene como condición la variación genética en las poblaciones. Un problema central en la comprensión de dicho proceso consiste en determinar la cantidad de variación genética existente en las poblaciones naturales, así como explicar su origen y persistencia. El estudio de su origen y el papel que ha tenido dentro del contexto evolutivo, es uno de los objetivos primordiales de la genética de poblaciones. Actualmente se sabe que mucha de la variación que observamos no tiene una base genética sencilla, ya que en la expresión de caracteres como el tamaño, forma, y color, están involucrados

numerosos genes. La variación morfológica es más difícil de explicar dada la notable influencia que en ella tiene el componente ambiental.

El cambio genético en las poblaciones ocurre a través de diferentes procesos como la mutación, la migración, la deriva génica y la selección natural (Hartl y Clark, 1989). La mutación es uno de los más importantes orígenes de variación. La migración, en términos de flujo génico de una población a otra en la misma especie, puede incrementar tanto la variación en poblaciones locales, como tener efectos homogeneizadores de las frecuencias de sus genes. La deriva génica, es debida a que las poblaciones son finitas, y las frecuencias genéticas pueden cambiar de una generación a otra. Así, entre más pequeño es el tamaño efectivo de la población, más evidente es el efecto de la deriva génica. La selección natural ocurre cuando existe reproducción diferencial de variantes genéticas alternas. Aquellos organismos con variantes útiles a sus portadores, probablemente dejarán más descendientes que los de la variante alterna. El sistema de apareamiento, también representa un factor de cambio considerable, los mecanismos mediante los cuales ocurre el intercambio genético que involucran la recombinación de genes de gametos potencialmente distintos, propician el establecimiento de variantes genéticas alternas.

De manera contrastante, las distribución de las frecuencias genéticas en las poblaciones, puede verse influenciada notablemente por fenómenos como la endogamia. Esta consiste en un fenómeno de apareamiento entre individuos relacionados genéticamente (Hart y Clark, 1989), que deriva en una baja considerable de genotipos heterocigos y sus consecuencias pueden derivar en la pérdida de variabilidad. Las causas más comunes de este tipo de procesos son de diversa índole, las principales resultan de tamaños de población pequeños (deriva genética; Lacy, 1992), selección disruptiva o en contra de genotipos heterocigos (Ricker, 1982), los sistemas de apareamiento o selectividad de los reproductores (Gall, 1987), al igual que una serie de alteraciones de la estructura de las poblaciones en cuanto a proporción sexual y de edades (Mitton y Kohen, 1975), o por el efecto "Wahlund" resultante de la ponderación de las frecuencias alélicas entre poblaciones genéticamente distintas (Gaffney, 1994). Muchas de estas repercusiones que afectan la estructura demográfica de las poblaciones, han sido frecuentemente asociadas con la actividad de pesca (Policansky, 1993).

Las poblaciones naturales pueden tener diferentes frecuencias genéticas de un conjunto de caracteres a lo largo de su distribución. Comúnmente, aquellas porciones más alejadas entre sí son las más distintas, genética e incluso fenotípicamente (Statkin, 1993). Las causas de dichas variaciones, la mayor de las veces tienen como origen los efectos combinados de la mutación y selección (como ejemplo la variación clinal), la selección y la deriva génica, o bien la migración y la deriva génica, efectos que tienen un papel importante en la evolución (Futuyama, 1986). Sin embargo, en los casos anteriores las diferencias en las frecuencias de los

genes pueden no ser tan evidentes en tanto que el flujo de genes no sea interrumpido, por lo que frecuentemente pasan inadvertidas.

En el ambiente oceánico, procesos como el "aislamiento por distancia" frecuentemente han sido reportados en poblaciones con baja capacidad de dispersión (Smith y Fujio, 1982; Hellberg, 1996), así como en aquéllas con amplias distribuciones geográficas (Awise, 1994; Smith *et al.*, 1997), y con gran capacidad de dispersión como algunos mamíferos marinos (Rosel *et al.* 1994; Baker *et al.*, 1990), o tortugas (Karl *et al.*, 1992) . Son numerosos los estudios que a través de la utilización de diversos marcadores genéticos, desde aloenzimas (Utter, 1991), hasta microsatélites (Queller *et al.*, 1993), pasando por RFLP's con ADN mitocondrial (Awise, 1987), han detectado estructura genético-poblacional.

De manera muy frecuente, la divergencia genética está asociada con alguna barrera física o geográfica de dispersión, que origina una discontinuidad en la distribución espacial de las poblaciones. Sin embargo, en estudios recientes se ha documentado una notable divergencia genética en poblaciones de organismos marinos distribuidos de manera continua (Burton, 1994). De esta forma, resulta necesario enfatizar que las poblaciones, sobre todo aquéllas con amplia distribución espacio-temporal, deben concebirse como un conjunto de unidades demográficas, cuyos individuos tienden a reproducirse o agruparse, manteniendo un flujo genético desequilibrado en relación a otras subpoblaciones. Hedgecock (1994), ha definido una subpoblación como " una unidad natural con organización biológica bien definida por límites reproductivos", en donde, procesos como la selección natural, deriva génica, mutación y migración, juegan un papel preponderante en la divergencia intrapoblacional, misma que puede vislumbrarse como el punto inicial de los complejos procesos de especiación a largo plazo.

La magnitud en que una población difiere de otra, depende de la cantidad de "flujo genético" que haya sido mantenido entre ambas. En los modelos de subdivisión poblacional, la migración tiene un efecto homogeneizador de la composición genética, siempre y cuando el flujo de genes sea el único proceso involucrado, los tamaños poblacionales sean suficientemente grandes para desestimar los efectos de la deriva génica, y sea asumida la neutralidad de la variabilidad genética. Bajo dichas circunstancias, las poblaciones al cabo de dos generaciones alcanzarán frecuencias de genes muy similares a las que inicialmente tenía la población original. Si la selección natural favorece diferentes fenotipos en diferentes poblaciones, la frecuencia de genes en cada una alcanzará un equilibrio determinado por la intensidad de la fuerza selectiva. Si los alelos son selectivamente neutros, pero la población es pequeña y en consecuencia se encuentra bajo la influencia de la deriva génica, pueden ser contrarrestados los efectos homogeneizadores del flujo de genes, sin embargo al disminuir los efectos de la deriva, bastarán unas cuantas generaciones para alcanzar nuevamente el equilibrio de genes entre las poblaciones (Allendorf y Phelps, 1981).

En suma, es posible la presencia de estructura genética en las poblaciones, aún en aquellas con aparente ausencia de barreras de dispersión y con amplia distribución espacio-temporal, como es el caso de las poblaciones de peces pelágicos, Gyllensten (1985) y Ward *et al.*, (1994), han mostrado que los valores menores de diferenciación genética son característicos de peces de hábitos marinos, resaltando las mayores oportunidades de flujo genético que tienen las poblaciones de estos organismos (Ward, 1995). Contar con la información referente a esta subdivisión es primordial, particularmente en aquellos recursos con aprovechamiento potencial, y debe conducirnos a la adopción de medidas de conservación destinadas a mantener el equilibrio que guardan las unidades poblacionales entre sí.

La amplia distribución geográfica de las especies de Túnidos, al igual que su condición migratoria hacia y desde zonas específicas de desove, han sido argumentos que han llevado a los especialistas a considerar como probable la hipótesis de la presencia de subpoblaciones a lo largo del ámbito de distribución de los atunes, tanto del Pacífico como del Atlántico. En este sentido, organismos como la "*Comisión Interamericana del Atún Tropical*" y la "*Comisión Internacional para la Conservación del Atún del Atlántico*", entre otros, han promovido el desarrollo de estudios tendientes a evaluar las hipótesis de la existencia de dichas subpoblaciones, como uno de los principales criterios en la adecuación de políticas de conservación.

El atún aleta amarilla objeto del presente estudio, tiene una distribución que abarca las aguas tropicales y subtropicales de los océanos Índico, Pacífico y Atlántico. La temperatura es un factor determinante en la distribución horizontal del atún aleta amarilla, particularmente en la escala latitudinal en el Pacífico Oriental, debido a las notables fluctuaciones de temperatura en una escala norte-sur dentro de esta zona.

La estructura térmica vertical también afecta la distribución del atún en la columna de agua, situación que ha sido mostrada por los registros de las capturas. En observaciones realizadas por la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT), se encontró una relación evidente entre la facilidad con que son capturados los cardúmenes de aleta amarilla y la profundidad de la termoclina. La baja concentración de oxígeno disuelto y el cambio abrupto de temperatura, representan una barrera difícil de cruzar para los atunes, de tal modo que cuando la red logra alcanzar la parte superior de la termoclina, los hace más vulnerables a ser capturados.

Por otra parte, los registros de la movilidad de los atunes, han permitido establecer la presencia de grupos homogéneos en el Pacífico Oriental, en cuanto a hábitos migratorios: uno ubicado hacia el norte del Pacífico Oriental que comprende un stock en la costa occidental de Baja California. Un segundo grupo, en el Golfo de California, y el tercero en los alrededores de las Islas Revillagigedo (Fink y Bayliff, 1970). Un cuarto grupo, el del Pacífico Sur, se encuentra ubicado a partir de las Islas Mariás hasta el norte de Chile. Los movimientos de estos grupos, al parecer están restringidos a lo largo de la costa con posible mezcla entre ellos (Figura 2.3). Sin

embargo, la utilización de metodologías y criterios genéticos para estudiar estos grupos divergentes ha sido enfocada a una escala más global a nivel de amplias regiones oceánicas que, (Ward *et al.*, 1997; Tabla 1.1), dado que la diferenciación puede ser producto de barreras físicas y/o reproductivas, resulta necesario analizar los patrones de diferenciación en una escala más local o microgeográfica.

Tabla 1.1.- Estimaciones de divergencia poblacional (F_{ST}/G_{ST}), para diferentes especies de atunes, y de otras especies de peces pelágicos. Se muestran también las estimaciones de heterocigosis total y/o diversidad de nucleones (H_T/H_{nu}), el marcador utilizado en las estimaciones, y las estimaciones de migrantes efectivos (Nm) estimados a partir de los datos de subdivisión poblacional. s/r (sin registro), ** (especie béntica).

Especie	F_{ST}/G_{ST}	H_T/H_{nu}	Marcador	Nm	Autor
<i>Thunnus alalunga</i>	s/r	0.6	RFLP's	s/r	Graves y Dizon, (1989)
<i>Thunnus albacares</i>	0.025	0.84	RFLP's	~ 19	Scoles y Graves, (1993)
	0.023	0.683	RFLP's	~ 21	Ward <i>et al.</i> , (1994)
	0.118	s/r	locus <i>GPI-F*</i>	~ 3	Ward <i>et al.</i> , (1997)
	0.029	0.063	Aloenzimas	~ 8	Ward <i>et al.</i> , (1994)
<i>Thunnus macoyii</i>	0.006	0.729	RFLP's	~ 83	Grewe <i>et al.</i> , (1997)
	0.002	0.065	Aloenzimas	~ 125	Grewe <i>et al.</i> , (1997)
<i>Katsuwomis pelamis</i>	0.0	s/r	RFLP's	s/r	Graves <i>et al.</i> , (1984)
OTRAS ESPECIES					
<i>Delphinus sp.</i>	0.011	0.021	Sec. citoc. b	s/r	Rosel <i>et al.</i> , (1994)
<i>Engraulis mordax</i>	0.032	0.077	Aloenzimas	~ 7	Hedgecock <i>et al.</i> , (1989)
<i>Gadus morhua</i>	0.03	0.85	VNTR's	~ 16	Galvin <i>et al.</i> , (1995)
<i>Hoplostethus atlanticus**</i>	0.057	s/r	RFLP's	~ 10	Smith <i>et al.</i> , (1997)
	0.02	s/r	Aloenzimas	~ 13	Smith <i>et al.</i> , (1997)
	0.019	s/r	RAPD's	~ 7	Smith <i>et al.</i> , (1997)

Los estudios de aloenzimas representan una alternativa para definir la existencia de estructura genética poblacional de las especies en una escala regional. La presencia de marcadores genéticos detectados mediante esta metodología, sumados a otros de mayor sensibilidad, como son los análisis de Fragmentos de Restricción Polimórficos del ADN mitocondrial (RFLP's), los fragmentos de ADN nuclear amplificados mediante "primers" aleatorios (RAPD's), y los microsátélites, representan herramientas valiosas para evaluar el grado de diferenciación poblacional en el atún aleta amarilla del Pacífico Oriental.

Los estudios aloenzimáticos han sido utilizados ampliamente y han probado su efectividad para la definición de subpoblaciones genéticamente distintas de peces pelágicos (Shaklee *et al.*, 1983; Grant, 1985a; Hedgecock *et al.*, 1988 y 1989), específicamente en los atunes (Ward *et al.*, 1994; Elliott y Ward, 1995; Fujino, 1996; Grewe *et al.*, 1997; Ward *et al.*, 1997). Los análisis de aloenzimas son frecuentemente utilizados por su bajo costo de operación

y por el alto número de organismos que pueden ser procesados, en comparación con las técnicas que involucran la purificación y análisis de fragmentos o secuencias de ADN (Smith, 1994). Sin embargo, el uso de proteínas como marcadores moleculares tiene diversas limitantes: 1) sus bajos niveles de polimorfismo, que han sido estimados en un 30% del total de la variación del genoma en mamíferos (Selander y Whittam, 1983) y en alrededor de 10 % en peces (Ferguson *et al.*, 1995); 2) la especificidad de algunas enzimas en determinados tejidos, al igual que su duplicidad en muchos casos, hace más complicada su interpretación (Avisé, 1994); 3) dado que su detección parte de loci codificadores, puede existir gran influencia del ambiente en su expresión e incluso son susceptibles de estar sujetos a patrones de selección natural (Powers *et al.*, 1991).

Recientemente han sido numerosos los estudios que emplean otros marcadores moleculares para la diferenciación intraespecífica de poblaciones, tal es el caso de los fragmentos polimórficos amplificados aleatoriamente, conocidos como RAPD's (Random Amplified Polymorphic DNA). Dicha técnica consiste en la amplificación por PCR (Polymerase Chain Reaction) de fragmentos de ADN mediante la utilización de "primers" (oligonucleótidos) con secuencia nucleotídica aleatoria (Welsh y McClelland, 1990; Williams *et al.*, 1990).

Los análisis de RAPD's en peces han sido utilizados desde el nivel interespecífico (Dinesh *et al.*, 1993; Bardackci y Skibinski, 1994; Takagi y Taniguchi, 1995), hasta aplicados a estudios sobre la diferenciación de poblaciones (Macaranas, 1995; Smith *et al.*, 1997), y en acuicultura para estudios de crianza en camarones (García *et al.*, 1996).

El PCR es un método de síntesis enzimática *in vitro*, de secuencias específicas de ADN, por medio de la utilización de los "primers" (oligonucleótidos) que se hibridan o alinean junto a cadenas de secuencia opuesta y flanquean la región de interés en el ADN blanco. Una serie de ciclos repetitivos involucran la desnaturalización del templado (ADN), la alineación de los "primers" y la extensión de los fragmentos alineados por la ADN polimerasa. El resultado, es la acumulación exponencial de un fragmento específico cuya terminación está definida por la secuencia de los extremos 5' de los "primers". Debido a que la extensión de los productos sintetizados en un ciclo, pueden servir como templados del siguiente, el número de copias del templado de ADN se duplica aproximadamente en cada ciclo. La temperatura de síntesis de los fragmentos de ADN específicos, hace necesaria la utilización de enzimas polimerasas capaces de funcionar a temperaturas de alrededor de los 94°C, por tanto la adición a la reacción de amplificación de la Taq. polimerasa (enzima termoestable proveniente de cepas de la bacteria *Thermus aquaticus*) hace posible la síntesis de cadenas complementarias al templado de ADN.

Las condiciones de amplificación para los análisis de RAPD's, son las mismas que para cualquier reacción de PCR, a excepción de que los "primers" utilizados en la amplificación son arbitrarios y seleccionados al azar. Por tanto, ésta ocurre en cualquier parte del genoma en donde exista una secuencia complementaria a la del "primer" utilizado. El tamaño de los

fragmentos amplificados va de 0.5 a 2.5 kb (kilobases), y el número de fragmentos que típicamente se obtienen es de alrededor de 10, esto en función también del tamaño del genoma (Fu Yu *et al.*, 1993). Un gran número de factores inherentes a la técnica, pueden afectar al éxito de la amplificación, por lo que es preciso optimizar las condiciones de amplificación y lograr una adecuada reproducibilidad de los patrones de amplificación.

Los RAPD's a diferencia de las aloenzimas representan marcadores neutros, es decir, no se encuentran sujetos a algún tipo de fuerza selectiva procedente de la influencia ambiental (LeCorre *et al.*, 1997), por lo que cualquier diferencia genética detectada debe corresponder con una divergencia poblacional efectiva. Por otra parte, los niveles de variación detectados mediante RAPD's en peces, frecuentemente presentan mejor resolución que en el caso de aloenzimas (Dinesh *et al.*, 1993; Bardakci y Skibinski, 1994; García y Benzie, 1995; Peakall *et al.*, 1995; Smith *et al.*, 1997), por lo que se reduce de manera considerable la tendencia a la subestimación del polimorfismo de las poblaciones. No obstante su efectividad, los RAPD's pueden ver disminuída su utilidad como marcadores moleculares, debido a la facilidad con la que los patrones de bandas son afectados por las condiciones de la técnica. De modo adicional, su carácter dominante y dialélico requiere para su interpretación, del cumplimiento de una serie de condiciones que no permiten contrastar las frecuencias de los genotipos con modelos de distribución específicos.

Los análisis de RAPD's, fueron seleccionados por su accesibilidad en términos del manejo de la técnica, el tiempo de obtención de resultados y de su capacidad de detectar polimorfismo a nivel poblacional (Williams *et al.*, 1990; Smith *et al.*, 1997). La inclusión de este marcador de mayor sensibilidad, debe permitir la detección de estructura poblacional discreta como es de esperarse para poblaciones móviles como las de atún aleta amarilla, además debe permitirnos la posibilidad de evaluar la eficacia de la técnica para la detección de polimorfismo al compararlo con los estudios de aloenzimas

La utilización de otros criterios de modo paralelo a los antes citados como aquéllos derivados del análisis demográfico, brindarán de igual manera información relevante para lograr un mejor entendimiento de los fenómenos asociados a la divergencia de las poblaciones, los cuales con certeza están ligados a parámetros espaciales y ambientales en los océanos.

El Atún Aleta Amarilla

El atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), se encuentra incluido dentro del grupo de los túnidos, mismos que son representantes de la familia Scombridae, que se caracteriza por la forma de inserción de las espinas radiales de la aleta caudal (Diouf y Kothias, 1994).

La familia de los Scombridos se encuentra formada por 15 géneros y 49 especies y se divide en dos subfamilias; la Gasterochismatinae y la Scombrinae; ésta última a su vez se encuentra constituida por cuatro tribus por las características de sus huesos internos. Collette y Nauen (1983), dividen a éstas cuatro tribus en dos grupos; un grupo formado por los Scombrini y Scomberomorini, y otro formado por el de Sardini y Thunnini.

De estos últimos, la tribu Thunnini es considerada de las más evolucionadas por su capacidad de regular su temperatura interna, a través de adaptaciones del sistema circulatorio (Sharp y Pirages, 1978), carácter mediante el cual es posible explicar su distribución cosmopolita. Todos los integrantes de la familia Scombridae son de hábitos marinos epipelágicos, habitan en el estrato superior del océano, de los 0 a 300 m, y se caracterizan por realizar importantes migraciones en busca de zonas de alimentación y/o desove.

La posición taxonómica del atún aleta amarilla siguiendo el sistema de ubicación de la familia utilizado por Linderberg (1971) se presenta a continuación:

- Phylum** Chordata
- Subphylum** Vertebrata
- Superclase** Gnathostomata
- Clase** Teleostomi
- Subclase** Actinopterygii
- Orden** Perciformes
- Suborden** Scombroidei
- Familia** Scombridae
- Subfamilia** Scombrinae
- Tribu** Thunnini
- Género** *Thunnus*
- Especie** *albacares*

Diagnosic de la especie

Son organismos de gran tamaño, presentan una depresión en la mitad de la base de la primera aleta dorsal, algunos especímenes de talla grande presentan la segunda aleta dorsal y la anal alargada, la cual puede sobrepasar en un 20% la longitud furcal; tienen aletas pectorales moderadamente grandes, comunmente al nivel del origen de la segunda aleta dorsal pero no bajo el final de su base, usualmente con un 22 a 31 % de la longitud furcal, estriaciones ausentes en la superficie ventral del hígado, vejiga natatoria presente, las vértebras en un número de 18 precaudales mas 21 caudales. La coloración del organismo va cambiando desde la parte trasera del pez, de un azul metálico profundo hacia amarillo con plata en el vientre. Normalmente 20 líneas casi verticales interrumpidas en la zona ventral, con aletas dorsales y anales, y aletillas anales y dorsales con coloración amarillo brillante, éstas últimas con un borde estrecho obscuro.

Su distribución es cosmopolita, tienen hábitos epipelágicos, se ubican por arriba y ocasionalmente debajo de la termoclina. Forma cardúmenes comunmente en aguas superficiales. Su talla máxima record es de 208 cm con 176.4 Kg de peso registrada en la costa oeste de México en 1977. De modo ordinario tienen una longitud furcal de 150 cm.

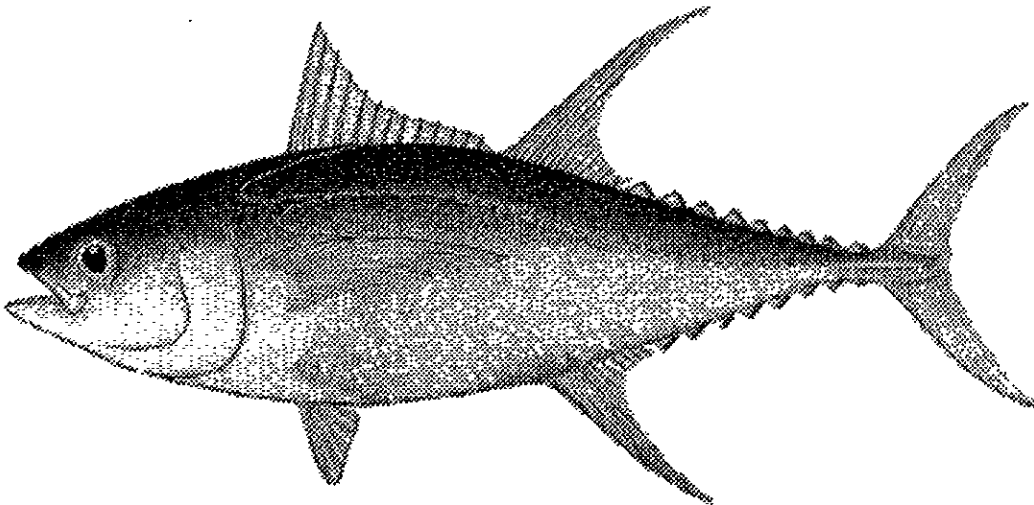


Figura 2.1.- Atún aleta amarilla *Thunnus albacares* (Bonaterre, 1878). Tomado de Collete y Nauen (1983).

Ciclo de Vida

La madurez sexual del atún aleta amarilla en el Pacífico Oriental fué estimada por Suzuki *et al.* (1978), quien determinó que la talla mínima de madurez se encuentra por debajo de los 120 cm en aguas oceánicas. La edad de primera madurez es alrededor de los 2 a 3 años de edad (Ueyanagi, 1966a).

El desove en el Pacífico Oriental es contínuo, tiene lugar en aguas ecuatoriales en las zonas norte y sur a temperaturas no menores a los 26°C durante la primera mitad del año, con escaso desove durante la segunda mitad del año. Sin embargo el desove presenta dos picos en el año en las costas de México y Centroamérica, dichos períodos varían en amplitud y tiempo de un año a otro y de un área a otra. El desove parece ser más esporádico y corto en la zona costera que el que ocurre en aguas ecuatoriales del norte. La fecundidad en hembras es moderada con una producción de 2.1×10^6 huevecillos por año para una hembra de talla media (100 cm).

La longitud total de las larvas de atún aleta amarilla se encuentra entre los 3 y 10 mm. Son fácilmente distinguibles por la presencia de un melanóforo en la región ventral. La distribución de las larvas ocurre de manera continua a lo ancho del Pacífico, aunque latitudinalmente estas se encuentra limitadas a aguas tropicales y subtropicales. La presencia de larvas en el Pacífico Oriental se da a lo largo del año en la región ecuatorial, aunque se ve restringida severamente por las masas de agua fría durante el invierno. El pico de abundancia de larvas se da en los meses de abril a junio frente a las costas de Centroamérica. De igual forma que en la etapa adulta, no se han obtenido registros de larvas de aleta amarilla por debajo de la termoclina, y su presencia se ve restringida a profundidades por encima de los 50 ó 60 metros.

La distribución de juveniles en el Este del Pacífico, ha sido registrada desde las costas de Baja California (24°N), hasta las costas de Ecuador (2°S), en el área limítrofe de los 150°W y los 112°W respectivamente, según registros realizados por Higgings (1967).

La longevidad del atún aleta amarilla no ha sido determinada con precisión; sin embargo, el espécimen de mayor tamaño de esta especie registrado corresponde a un atún capturado en pesca deportiva de 8 ó 9 años cuya longitud furcal fué de 209 cm y peso de 176 Kg (Olson, 1980).

El atún aleta amarilla generalmente se agrupa formando cardúmenes con organismos de su misma especie y misma talla. Existe mayor preferencia a segregarse por talla que por especie, por tanto es frecuente la captura de cardúmenes mezclados de atún aleta amarilla y atún barrilete.

De la misma forma, los cardúmenes de aleta amarilla a menudo se asocian con delfines. Los peces de éstos cardúmenes son heterogéneos en cuanto a talla y generalmente son los de mayor tamaño (arriba de 85 cm), que aquéllos no asociados con delfines. La relación del atún con el delfín ocurre durante la etapa adulta de su ciclo de vida (Vilchis-Ramírez, 1994).

El atún aleta amarilla tiene una distribución limitada a aguas tropicales y subtropicales de los océanos Índico, Pacífico y Atlántico. La temperatura es un factor determinante en la distribución horizontal del atún aleta amarilla, particularmente en la escala latitudinal en el Pacífico Oriental. Rosa

(1950), ha establecido su distribución desde Punta Concepción, California, hasta San Antonio o Talcahuano, Chile, con límites entre los 35°N y 33°S y los 150° W, dentro de un rango de temperatura superficial de ocurrencia entre 18° y 31°C.

La estructura térmica vertical también afecta la distribución del atún en la columna de agua, situación que ha sido mostrada por los registros de las capturas, que usualmente son menores en aquellas zonas donde la profundidad de la capa de mezcla es menor. La baja disponibilidad de oxígeno disuelto y las grandes fluctuaciones de temperatura por debajo de la termoclina, representan una barrera difícil de cruzar para los atunes, de tal modo que cuando la red logra alcanzar la parte superior de la termoclina, los hace más vulnerables a ser capturados. Carey y Olson (1982), han utilizado marcaje de atunes mediante transmisores acústicos y han determinado que la orientación primaria de éstos es la termoclina, aunque reportan frecuentes movimientos por encima y por debajo de ésta referencia.

La disponibilidad de alimento es otro factor que repercute en la distribución y en la agregación de los cardúmenes de aleta amarilla: la alta productividad de biomasa que caracteriza a las zonas de surgencia representa un área de coincidencia en la distribución preferencial de los atunes en éstas zonas junto con las características térmicas que definen a éstas.

Suzuki *et al.* (1978) recopilaron estudios de marcaje de atunes para determinar su movilidad, éstos indican, en términos generales, que el movimiento en el Pacífico Oriental está restringido a la zona de estudio delimitada por la Comisión Interamericana del Atún Tropical (Commission Yellowfin Regulatory Area, **CYRA**; Fig. 2.2) es decir, no se detectan movimientos a gran escala de la costa hacia la zona oceánica.

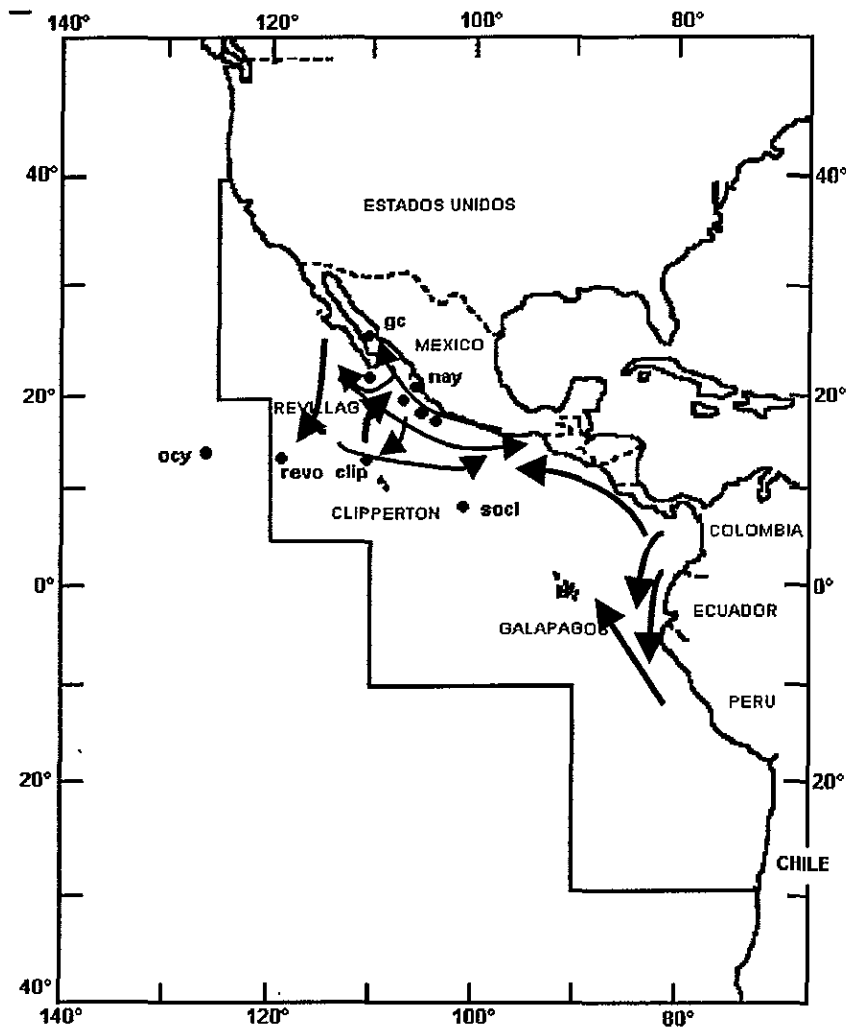


Figura 2.2.- Area reglamentaria para la Comisión del Atún Aleta Amarilla del Atún Tropical (CYRA), en el Pacífico Oriental y movimientos migratorios de las poblaciones de atún aleta amarilla en el Océano Pacífico Oriental (OPO), según registros de recapturas de individuos marcados por la Comisión Interamericana del Atún Tropical (ITCC) de 1955 a 1959. Los puntos representan las colectas del presente estudio, de las capturas realizadas por parte de las embarcaciones atuneras comerciales.

Descripción Poblacional

La proporción sexual de los atunes que han alcanzado una talla de 120 a 140 cm., es de aproximadamente 1:1, con una ligera tendencia a favor de los machos situación que se acentúa al sobrepasar dicha talla (Cole, 1980). Se observa que las variaciones de la proporción sexual, son resultado de fluctuaciones anuales y del área (Wild, 1994). Se especula que la disminución en la proporción de hembras en tallas superiores a los 140 cm, se debe a una mayor vulnerabilidad de éstas a la pesca, así como a mortalidad natural diferencial (Wild, 1986).

En cuanto a la estructura de talla y edad, los datos de capturas comerciales, muestran la presencia de un grupo de organismos que es capturado la primera mitad del año y que corresponde a

una clase de edad de 2 a 3 años, mientras que el segundo que corresponde al año 1, es capturado durante la segunda mitad del año (Cole, 1980). En datos analizados por Suzuki *et al.* (1978), se observa un incremento gradual de talla en dirección de la zona costera hacia la zona oceánica, por fuera de los límites de la CYRA hasta los 150° longitud oeste.

La talla de reclutamiento en el Pacífico Oriental, referente a la longitud en la cual los cardúmenes de juveniles se integran a los cardúmenes de adultos mayores a los 80 cm es variable, con tallas que van desde los 40 a los 60 cm en relación con la expansión de la pesquería hacia zonas más oceánicas, y con el uso de redes de cerco y la pesca asociada a delfines (Cole, 1980).

La tasa de mortalidad instantánea, misma que es subdividida en mortalidad natural y por pesca, resulta de la estimación en términos de proporción, de la fracción de individuos que podrían morir durante cada intervalo de tiempo en que es dividido un año de vida de un organismo al término de ese mismo año, ya sea por causas naturales y/o por pesca (Ricker, 1978). La tasa de mortalidad instantánea (Z) ha sido estimada por varios autores dentro del CYRA, (Schaefer, 1957; Hennemuth, 1961b; Schaefer, 1967). Asimismo ha sido evaluada la validez de éstas (Murphy y Sakagawa, 1977; Francis, 1977), al igual que la correlación entre ésta, con la tasa instantánea de crecimiento (K) y la talla (S) (Pauly, 1980). La tasa instantánea de mortalidad natural (M) de aleta amarilla en el Pacífico Oriental es de 0.77 mientras que la tasa de mortalidad estimada por pesca (F), es de 0.95 (Schaefer, 1957).

Descripción General de la Pesquería de Aleta Amarilla

De manera global y por región oceánica; Océano Pacífico (OP), Atlántico (OA) y Océano Indico (OI), el atún aleta amarilla ocupó el segundo lugar en capturas de atunes y especies afines para cada región en 1994 (Fig. 2.3).

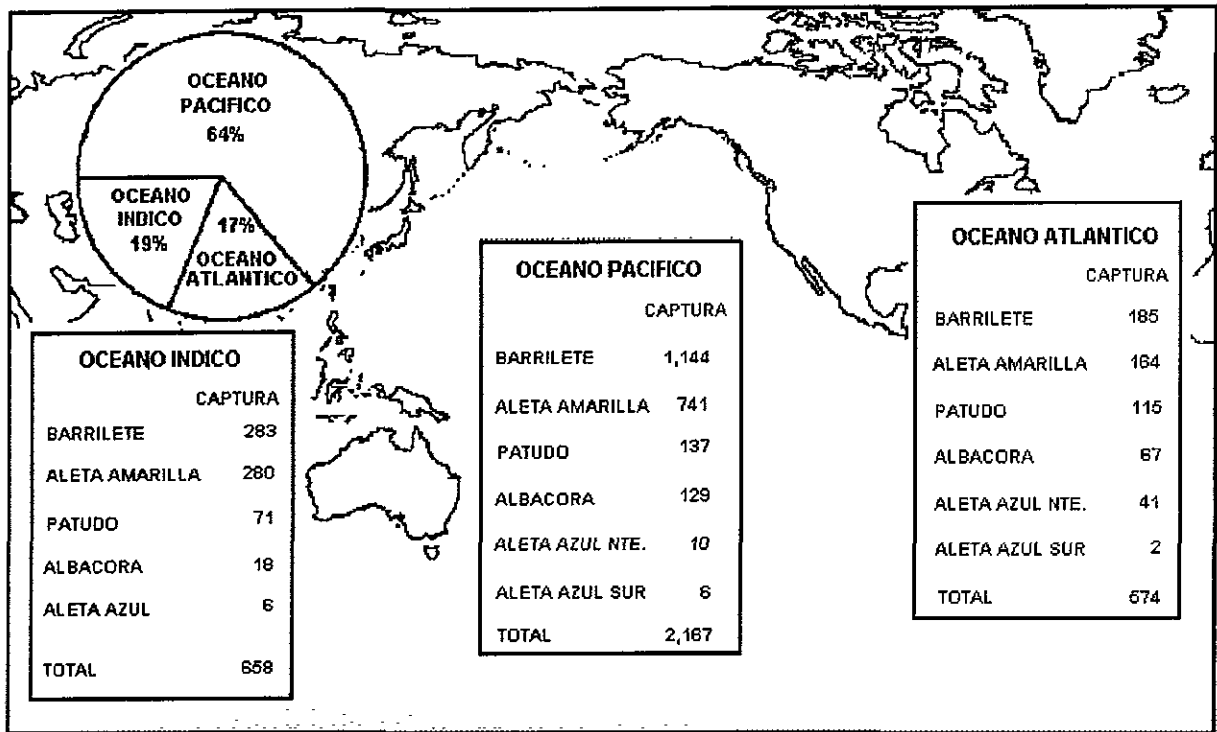


Figura 2.3.- Capturas de las principales especies comerciales de atunes de las diferentes especies durante 1994 (miles de toneladas métricas). Se presentan de manera comparativa para cada región oceánica de datos tomados de las estadísticas de pesca de la FAO. (Tomado de Inter-American Tropical Tuna Commission Annual Report 1995).

La pesquería de aleta amarilla del Océano Pacífico se realiza en cinco de las 7 regiones en que se subdivide éste y que son mostradas en la Figura 2.4; La región Oeste-Central Ecuatorial (OC), la región Este-Central Ecuatorial (EC), Sureste (SE), Noroeste (NE) y Suroeste (SO).

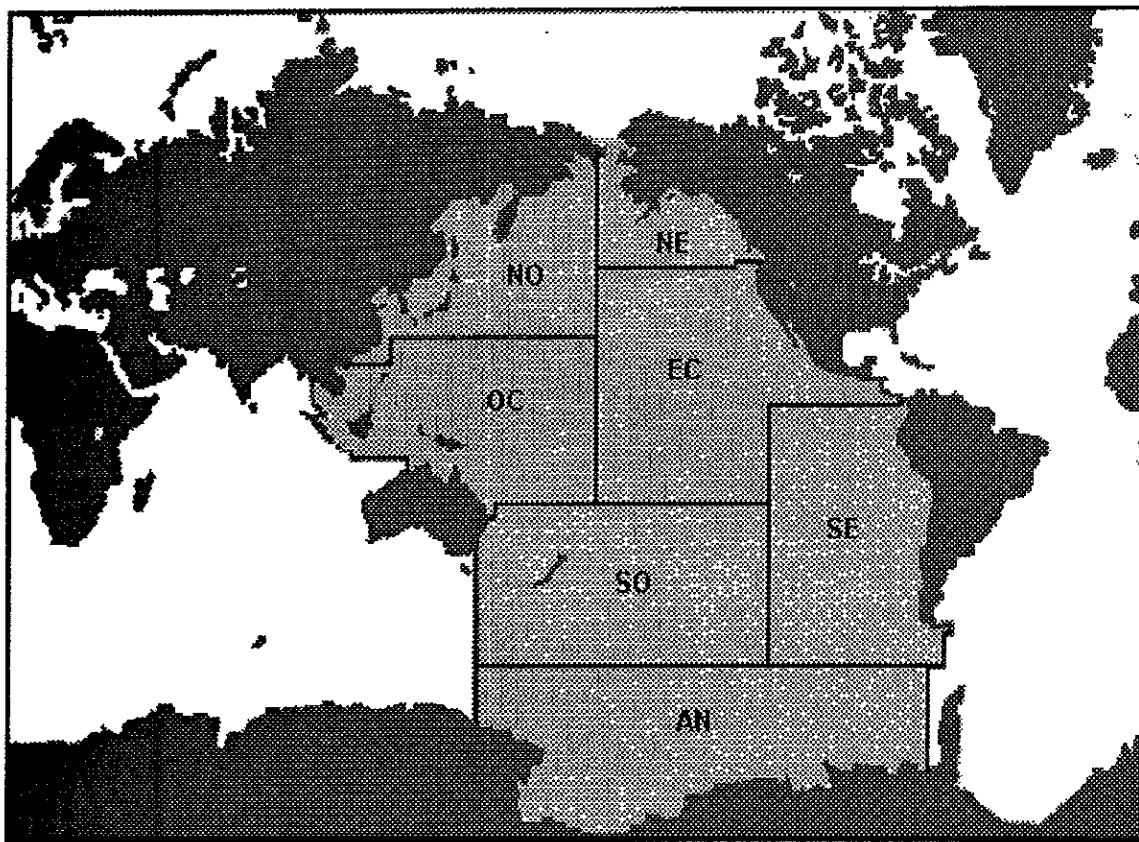


Figura 2.4.- Principales áreas de pesca del Océano Pacífico delimitadas por la FAO para propósitos de estadísticas de pesca: Antártico (AN), Suroeste (SO), Sureste (SE), Oeste-Central (OC), Este-Central (EC), Noroeste (NO), Noreste (NE). (Tomado de Stamatopolous, 1993).

En términos generales, es claro que la captura histórica de túnidos en el Océano Pacífico (OP), durante el período de 1970 a 1991, se ha mantenido dentro de los primeros 7 lugares de volúmenes capturados en toneladas métricas de captura de peces. Esto es evidentemente resultado del incremento en el esfuerzo por pesca. En términos de participación, dichas capturas significan el 5.6% del total de capturas en el OP, y con tendencia linealmente ascendente en los últimos 6 años que cubren dicha estadística de pesca (Tabla 2.1).

Tabla 2.1.- Posición del atún aleta amarilla tanto del Pacífico como del Atlántico, en cuanto al total de capturas respecto de otros peces marinos y diádomos, crustáceos y moluscos (Tomado de Stamatopoulos, 1993).

ESPECIE	POSICION	CAPTURA	%	TENDENCIA
	EN 1990	(TONS.) 1990	DEL TOTAL	
Arenques, sardinas, anchovetas	1	15305170	29.1	Ascenso
Bacalao, merluza	2	7278069	13.8	Ascenso
Peces marinos diversos	3	7144903	13.6	Ascenso
Lucios, lisas, saurios	4	6559142	12.5	Ascenso
Atunes, bonitos, dorados	5	2951038	5.6	Ascenso
Robálos, percas, anguilas	6	2514028	4.8	Estable (+)
Scómbridos, picudos	7	2170865	4.1	Estable (-)
Camaronés, esquilas, etc.	8	1344688	2.6	Ascenso
Calamares, jibias, pulpos	9	1331832	2.5	Ascenso
Cacerolas, cangrejos, etc.	10	925130	1.8	Ascenso
Almejas, berberechos, arkshells	11	835731	1.6	Ascenso
Salmones, truchas	12	833222	1.6	Ascenso
Mejillones	13	688231	1.3	Ascenso
Ostras	14	676632	1.3	Ascenso
Escalopas, pectens, etc.	15	584722	1.1	Ascenso
Platijas, hipoglosos, lenguados	16	567860	1.1	Estable (+)
Moluscos diversos	17	463387	0.9	Ascenso
Tiburones, rayas, quimeras	18	279298	0.5	Ascenso
Peces diádomos	19	118620	0.2	Ascenso
Sábalos, etc.	20	42355	0.1	Ascenso
Abulones, caracoles, conchas	21	40926	0.1	Ascenso
Langostas de río y marinas	22	11945	0.0	Estable (+)
Crustáceos diversos	23	7889	0.0	Declinando
Langosta de cultivo	24	5796	0.0	Declinando
Anguilas de río	25	1309	0.0	Estable (+)
Krill, crustáceos planctónicos	26	658	0.0	Ascenso
Total		52683455	100	Ascenso
Proporción de capturas en declive			0.0%	
de capturas estables			10.0%	
de capturas en ascenso			90.0%	

De las zonas en las que se divide el Pacífico la que aportó los mayores volúmenes históricos de captura de atunes de 1970 a 1991 es el Pacífico Oeste Central, misma que en 1991 obtuvo 325,887 TM (Tons. métricas). En seguida se ubica el Pacífico Este Central con 259,770 TM, región en donde opera la flota mexicana (Tabla 2.2). Las capturas de las restantes zonas son también significativas y tienen una dominancia de captura de atún barrilete.

Tabla 2.2.- Capturas de atunes, bonitos, dorados, etc., durante 1990, en la región del Pacífico Oriental Central. En ese año México se ubico en el primer lugar en capturas con un 30.26% del total, seguido de Japón: 26.63%, USA: 14.85%. (Tomado de Stamatopoulos, 1993).

Especies	Posición en 1990	Capturas (Tons.) 1990	Porcentaje del Total	Tendencia
Atún aleta amarilla	1	259770	56.7 %	Ascenso
Atún patudo (Bigeye)	2	90804	19.8 %	Ascenso
Barrilete	3	43367	9.5 %	Estable (-)
Albacora	4	16061	3.5 %	Ascenso
Bonito	5	13985	3.1 %	Declinando
Pez espada	6	8835	1.9 %	Ascenso
Sierra del Pacífico	7	7147	1.6 %	Estable (+)
Marlin, pez vela y pez aguja	8	5426	1.2 %	Ascenso
Marlin azul del Indo-Pacífico	9	5218	1.1 %	Ascenso
Peces afines a los atunes	10	3170	0.7 %	Ascenso
Marlin rayado	11	2620	0.6 %	Declinando
Atún aleta azul del norte	12	1362	0.3 %	Declinando
Pez espada del Indo-Pacífico	13	300	0.1 %	Declinando
Barrilete negro	14	260	0.1 %	Estable (-)
Marlin negro	15	82	0.0 %	Estable (-)
Total de atunes, bonitos, etc.		458407	100.0 %	Ascenso
Proporción de capturas en decline				4.0%
de capturas estables				11.1%
de capturas en ascenso				84.9%

De manera particular y por grupo, dentro de los Túnidos y especies afines, la participación del atún aleta amarilla en el OP, representó durante 1990 un 23.9 % del total de capturas de Túnidos, en contraste con un 32.3 % de participación del atún barrilete (*Katsuwonus pelamis*), mientras que para 1994 a nivel mundial los atunes representaron el 67 % de las capturas totales de Túnidos y especies afines con una participación del atún aleta amarilla de 23.5 % de las capturas, porcentaje inferior al del atún barrilete que participó con un 30.9 % (Fig. 2.5).

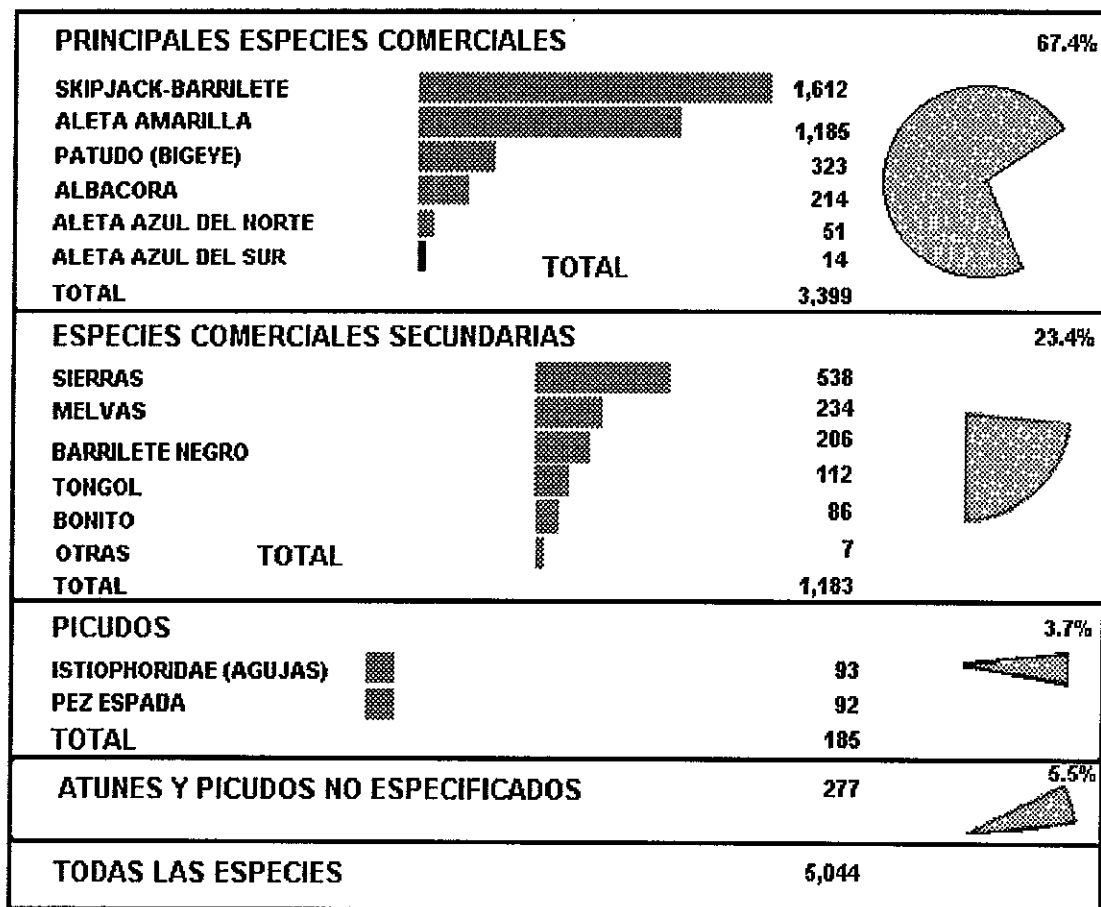


Figura 2.5.- Capturas mundiales en miles de toneladas métricas, de atunes y especies afines durante 1994, de datos provenientes de registros de la FAO. (Tomado de Inter-American Tropical Tuna Commission, Annual Report 1995).

Los atunes son capturados con redes de cerco en tres tipos de cardúmenes: 1) los asociados con delfines, 2) con objetos flotantes conocidos como palos (troncos de árboles), o estructuras artificiales que favorecen la agregación de los peces, conocidos como FADS (Fish Aggregating Devices), y 3) los cardúmenes no asociados con nada, excepto con otros peces (Vilchis, 1994; CIAT, 1995).

La pesquería del atún, y con esta específicamente la de atún aleta amarilla en el Océano Pacífico Oriental (OPO), tiene su inicio formal como pesca de superficie a finales de la década de los 50's, a partir de la introducción de embarcaciones de carnada cuya principal área de operación era la zona costera. La incursión de barcos con redes de cerco da inicio a principios de los 60's, aunque las zonas de captura siguen siendo las aguas costeras.

El incremento acelerado de la flota atunera a partir de 1968 por embarcaciones estadounidenses y mexicanas, propicia que las capturas se realicen en zonas oceánicas, fuera de los límites del CYRA, para abarcar longitudes hasta de 150° W en 1974 (Peterson y Bayliff, 1985).

Entre 1960 y 1991 el número de barcos de carnada en el **OPO** se redujo de 90 a 20 con una disminución en su capacidad de 10,500 a 1,500 toneladas en tanto que el número de barcos cerqueros aumentó de 124 a 152 y su capacidad de 30,000 a 117,000 toneladas en el mismo periodo (CIAT, 1995).

Las capturas de aleta amarilla en el **OPO** realizadas por embarcaciones atuneras de 1963 a 1995 son mostradas en la Figura 2.6. Puede observarse un incremento sostenido que resalta la importancia de la pesquería del aleta amarilla en el **OPO** al ser la especie de más importancia, en términos de tonelaje de captura de túnidos en esta región.

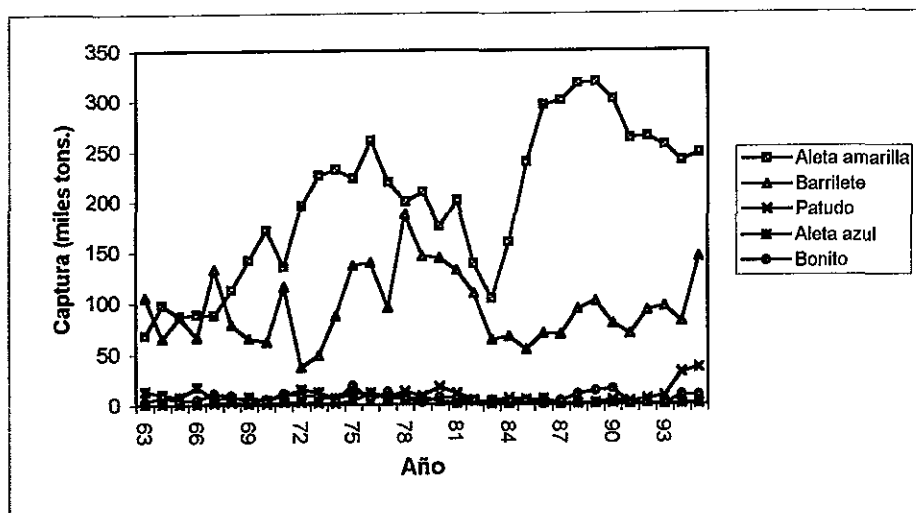


Figura 2.6.- Captura histórica de las principales especies de atunes que son capturadas en el OPO. Se muestra un claro incremento en las capturas de aleta amarilla en los últimos años junto con una tendencia muy irregular del atún barrilete (*Katsuwonus pelamis*).

En la **CYRA** la captura media de aleta amarilla durante el período 1980 a 1994 fué de 210,400 toneladas y en la región entre el límite de la **CYRA** y los 150°W de 27,000 tons. La estimación preliminar para 1995 fué de cerca de 216,600 toneladas (31,000 tons para al área fuera de la **CYRA**), para el **OPO** en general, se alcanzan 247,600 tons. Resalta el máximo histórico de capturas obtenido en 1989 para el **OPO** con un valor de 319,000 toneladas.

De las estimaciones de la distribución de las capturas durante 1995, se puede observar que las áreas de mayor captura varían de acuerdo con las condiciones de pesca durante el año (CIAT, 1995). En el primer trimestre de 1995 fué limitada a las regiones dentro de la **CYRA**, principalmente en el Pacífico norte, Pacífico mexicano, y Centroamérica. También a lo largo de la zona de convergencia Intertropical resalta un índice alto de capturas al sur del Mar de Cortés en esta época. En el hemisferio sur las capturas fueron abundantes en alta mar desde los 10° S a los 18° S, entre los meridianos 80° W y 90° W. Durante el segundo trimestre continúan las capturas costeras con incidencia alta entre los 5° N y 23°N (Fig. 2.7).

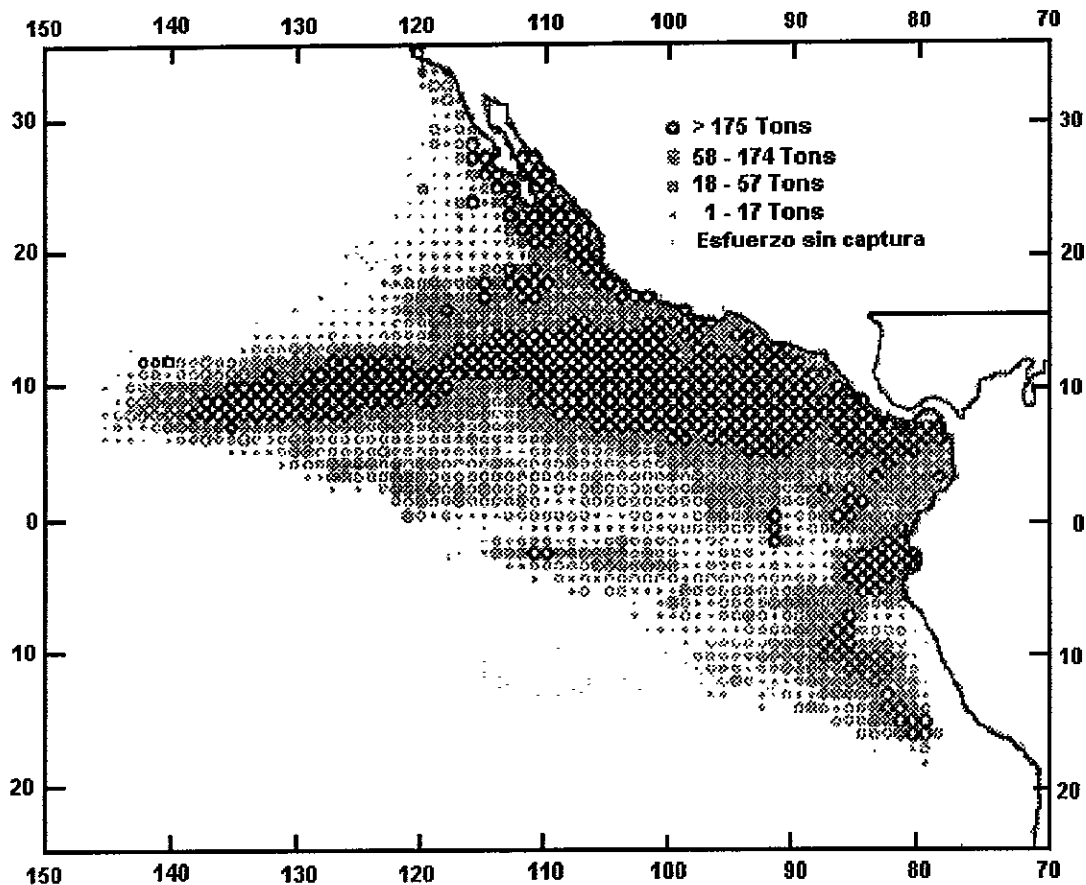


Figura 2.7.- Capturas medias anuales de atún aleta amarilla en el OPO durante 1980-1994 registradas por la Comisión Interamericana del Atún Tropical, de todos los viajes de barcos cerqueros que operaron en ese periodo. (Tomado de: Inter-american Tropical Tuna Commission, Reporte Anual 1995).

La captura en el Mar de Cortés se extiende al norte hacia el interior del Golfo. Las capturas en alta mar aumentan entre los 5° N y 15° N desde los 110° W hasta 125° W, en la confluencia de la corriente ecuatorial del Norte y la del Pacífico Norte con dirección hacia el occidente, asimismo aumentan las capturas frente a Costa Rica. En el tercer trimestre se concentran en tres regiones principales: 1) el área frente a Baja California entre 24° N y 27° N y en la parte sur del Mar de Cortés, 2) la región costera frente al Golfo de Guayaquil y el Norte de Perú, y 3) el área entre 8° N y 14° N desde los 115° hasta 130° W. Finalmente en el cuarto trimestre, la pesca es en la mayor parte del OPO, con abundantes capturas entre 3° y 7° S y 80-85° W y 110-115° W, las capturas se mantuvieron en la punta sur de la península de Baja California y nuevamente aumentaron en la parte norte del Mar de Cortés.

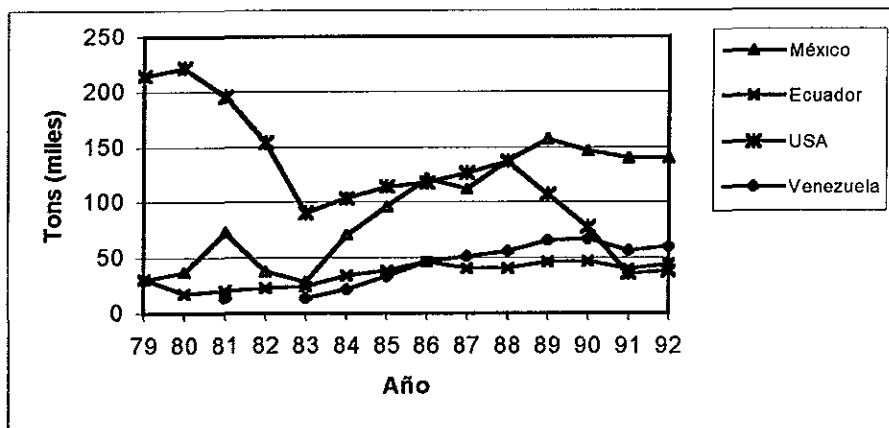
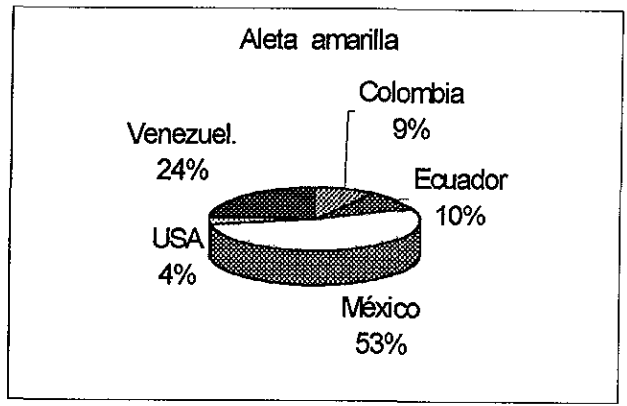
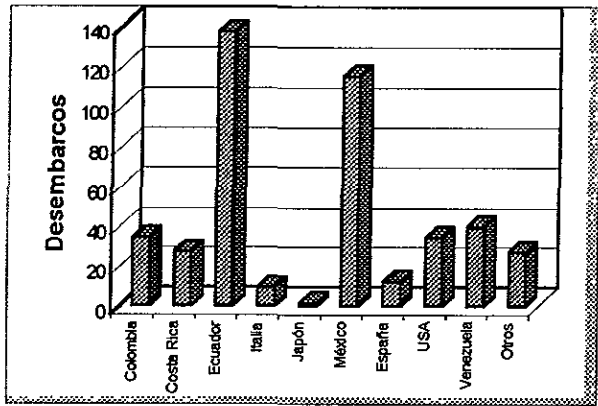


Figura 2.8.- Capturas históricas anuales de túnidos (en toneladas métricas), durante el período de 1979 a 1992 en el Océano Pacífico Oriental (OPO), por parte de las principales flotas atuneras de distintos países. Los registros de las capturas incluyen todas las especies de túnidos (datos tomados de: Hinton y Ganle, 1994).

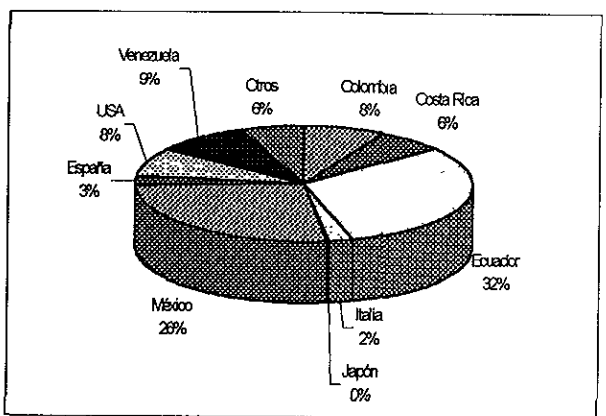
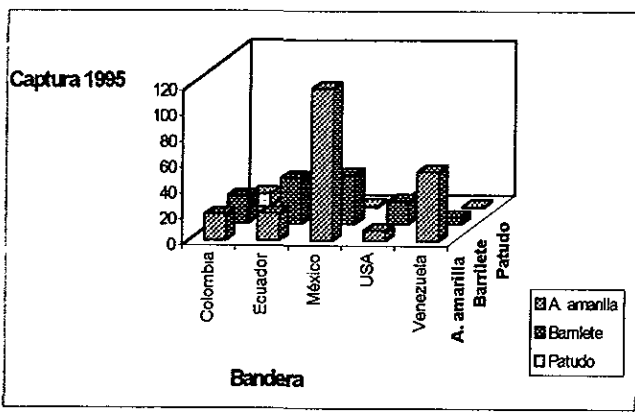
La flota atunera mexicana en los últimos quince años, ha sido la de mayor importancia en el OPO como lo muestran las estadísticas de pesca de 1979 a 1992 (Figura 2.8). En 1994 y según datos preliminares de 1995, la flota mexicana continuó siendo la mas importante en cuanto a capturas y desembarcos de atún aleta amarilla, y la segunda en desembarcos de atunes después de la flota ecuatoriana en el OPO (Figura 2.9), lo anterior debido a los volúmenes de barrilete que fueron capturados por esta última.

Los volúmenes de captura de atunes en el OPO, representaron el 36.35% de las capturas totales en 1994 y el 37.63% en 1995. De estos porcentajes, el 67.24% y el 59.69% respectivamente, consistieron de atún aleta amarilla, no obstante el embargo realizado por los E.E.U.U. a México a partir de 1990.

El número de embarcaciones de cerco y carnada que operaron en el OPO durante 1994 fué de 166 y 20 respectivamente, mientras que para 1995 fué de 171 de cerco y 18 de carnada, de los cuales para 1994 México ocupó el primer lugar en capacidad de acarreo con 53 barcos de cerco y 7 de carnada. Para 1995 México contaba con 55 embarcaciones de cerco y 8 de carnada (CIAT, 1995).



a)



b)

Figura 2.9- a) Volúmenes de capturas en toneladas cortas, de las principales especies de atunes capturados en el OPO durante 1995 de registros de las embarcaciones por bandera. b) Desembarcos de todas las especies de atunes que fueron capturados en el OPO por embarcaciones de cerco durante 1995 registrados por bandera.

CARACTERÍSTICAS DEL PACIFICO ORIENTAL (POT)

El área de distribución del atún aleta amarilla es el Océano Pacífico Oriental Tropical. Se encuentra delimitado al norte hasta los 30°N frente a las costas de Baja California, al sur hacia los 20°S a la altura de Perú y longitudinalmente hasta el meridiano 150°W.

Precipitación

Al igual que en la mayor parte de los océanos, en el **POT** la región de mayor precipitación es el ecuador donde los vientos alisios del norte y del sur se unen para formar la Zona de Convergencia Intertropical (**ZCI**). En esta región, aumenta la humedad relativa a causa del ascenso de aire por la unión de los vientos (Tomczak y Godfrey, 1994). Esta zona ocupa una banda estrecha en la región del ecuador y es caracterizada por vientos débiles y variables con abundante precipitación. En el **POT** la **ZCI** se localiza entre los 0° y 7°N frente al domo de Costa Rica, donde su dirección es hacia el Noroeste. Se caracteriza por una media anual de precipitación de hasta 300 mm.

Corrientes Superficiales

La circulación en el **POT**, es muy variable en relación con los cambios en los vientos que las generan. Está dominada en la parte oriental y ecuatorial por los giros anticiclónicos en el Océano Pacífico del Norte y del Sur. Estos a su vez se encuentran constituidos por la Corriente de California (**CC**) y la Corriente Ecuatorial del Norte (**CEN**) en el hemisferio norte, y por la Corriente del Perú y la Corriente Ecuatorial del Sur (**CES**), en el hemisferio sur (Fig. 2.10). Como resultado de estos movimientos giratorios se genera la Contracorriente Ecuatorial (**CCE**), ésta se desarrolla tanto como la convergencia intertropical se encuentre suficientemente alejada del ecuador. Debido a la configuración del Océano Pacífico Oriental, la **CC** y la **CES**, no logran penetrar al **POT** a la altura de Cabo Corrientes México, y a la altura del Ecuador, originando condiciones complejas y variables en estas latitudes (Wyrki, 1965).

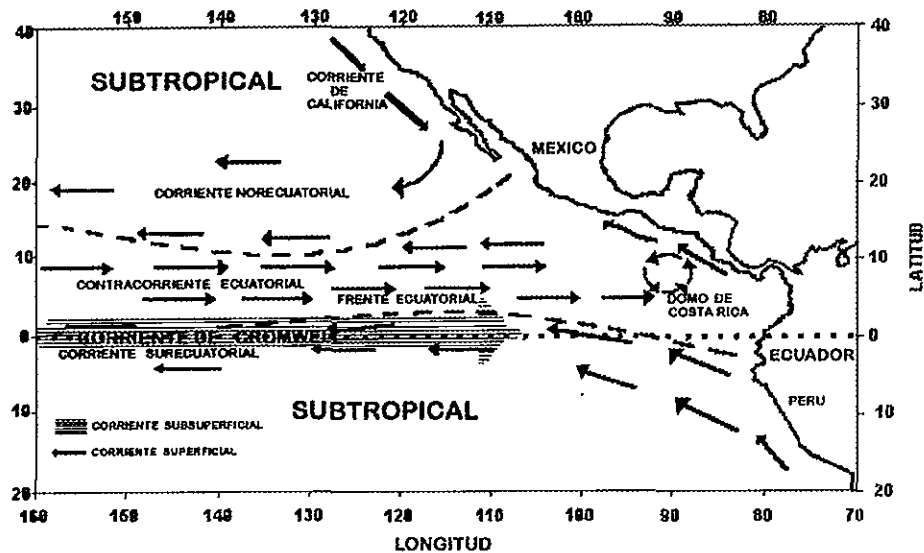


Figura 2.10.- Sistema de corrientes superficiales y subsuperficiales, en la región tropical y subtropical del POT. Las líneas punteadas representan el frente oceánico que marca los límites entre las aguas superficiales tropicales y las subtropicales (superior), y entre las aguas superficiales tropicales y las aguas superficiales ecuatoriales (inferior)

Contracorriente Ecuatorial (CCE)

La CCE después de los 140°W fluye hacia el este entre los 4° y 11°, aunque su posición latitudinal y anchura varían estacionalmente. En la segunda mitad del año logra penetrar hasta los 100°W. Sus límites se sitúan entre los 4°N y 6°N meridionalmente, y los 8°N y 12°N septentrionales con una velocidad de 0.39 m/s.

Corriente Ecuatorial del Norte o Norecuatorial (CEN)

La CEN en el POT, se forma por la confluencia de la Corriente de California (CC), y aguas del POT, con variantes en la proporción de cada masa de agua en relación a la temporada. De marzo a julio, la CC es el afluente principal de ésta, mientras que la contribución de las aguas del POT coinciden con la época de mayor presencia de la CCE (de julio a diciembre). Cuando la CC y las aguas del POT se unen queda bien definida la CEN para mantenerse casi constante a lo largo del año, con una velocidad de alrededor de los 0.15 m/s.

Corriente de California

La CC consiste en un flujo débil y lento, con dirección hacia el sur a lo largo de la costa de Baja California. La primera mitad del año la corriente alcanza su mayor fuerza debilitándose en lo que resta del año. Por debajo de este flujo, existe una corriente moviéndose en sentido contrario que se acentúa durante la segunda mitad del año, período durante el cual el transporte total superficial y subsuperficial puede ocasionalmente dirigirse hacia el norte. El agua transportada por la corriente de California es fría (15-20°C) y de baja salinidad (33.5 ups), con temperaturas inferiores en las zonas de surgencias.

Corriente Ecuatorial del Sur

La Corriente Ecuatorial del Sur (CES), se mueve hacia el Oeste a ambos lados del ecuador como resultado de los vientos alisios del sureste. Sus límites se encuentran definidos por la CCE, cerca de los 4°N con un decremento en su velocidad hacia la región subtropical. Bajo la CES a 200 m de profundidad, se desarrolla un flujo contrario hacia el este; en la Subcorriente Ecuatorial, existen una serie de cambios de dirección alrededor de los 100°W como resultado del ascenso de la Subcorriente Ecuatorial a la superficie en ausencia de vientos del Este (Wyrcki, 1965).

Corriente del Perú (CP)

Se desarrolla a lo largo de la costa, con un flujo en dirección hacia el noroeste como parte de la circulación anticiclónica del Océano Pacífico Sur, durante la mayor parte del año el flujo de esta corriente es más hacia el oeste, por lo menos al norte de los 20°S. La forma del contorno continental origina uno de los afloramientos más importantes, mismo que se localiza al sur de los 15°S y es generado por un transporte ascendente de aguas provenientes de la Corriente Costanera del Perú, misma que es baja en salinidad.

Masas de Agua Superficiales

La región del POT abarca un amplio rango de climas, en consecuencia varias masas de agua superficiales son halladas de acuerdo al tipo climático y condición oceanográfica prevaleciente. Hay básicamente tres tipos de masas; 1) aguas superficiales tropicales de baja temperatura y baja salinidad, 2) aguas superficiales subtropicales de alta salinidad que pueden ser generalmente templadas, aunque con variaciones en su temperatura, y 3) aguas superficiales de las corrientes de California y Perú, mismas que son frías, de baja salinidad, y cuyo origen es en altas latitudes (Wyrcki 1967).

Los límites de cada una de estas masas de agua están sujetos a fluctuaciones estacionales y se presentan como regiones o zonas más que frentes y son mostrados en la Figura 2.11.

Aguas Superficiales Tropicales

Son regiones donde la temperatura superficial del agua es alta (25°C), las variaciones estacionales son pequeñas, y la salinidad es baja (34) a causa del régimen excesivo de lluvias (0.5 m/año). El límite sur de esta masa de aguas es hacia el oeste cerca de los 4°N. El límite norte se identifica con la isoterma de los 25°C, la cual se ubica a los 15°N a los 5°N. La extensión vertical de esta masa de agua es limitada por la profundidad de la capa de mezcla, usualmente ubicada entre los 20 y los 50 m de profundidad. Las salinidades menores se localizan en el Golfo de Panamá y frente a la costa de Colombia donde varían desde 34 hasta 30.

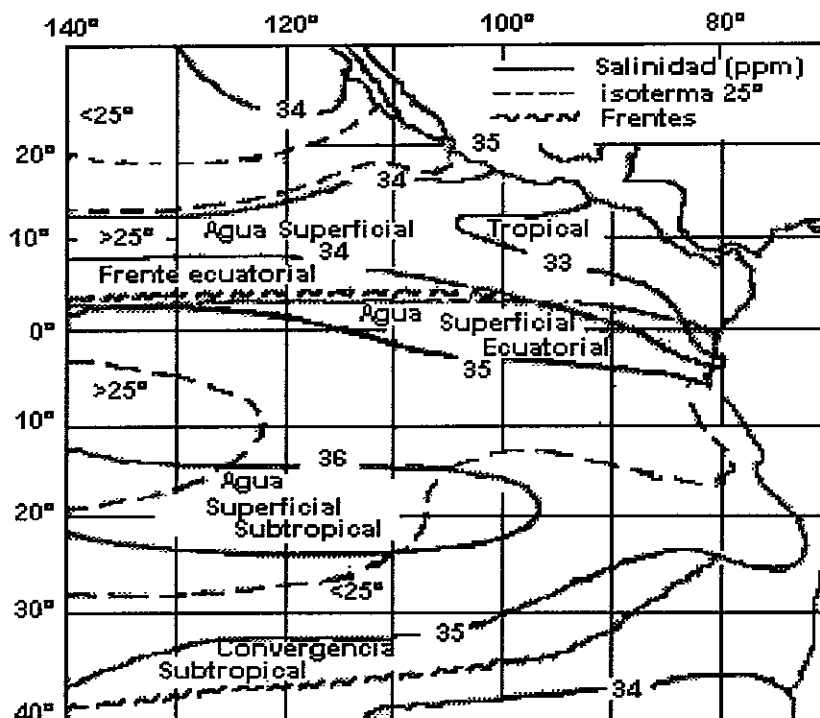


Figura 2.11.- Distribución de las principales masas de agua en el OPO junto con registros de salinidad superficial y las posiciones extremas de las isotermas de los 25°. Se muestran también los límites (frentes oceánicos) de dichas masas oceánicas.

Aguas Superficiales Subtropicales

Se caracterizan por su alta salinidad con grandes fluctuaciones de temperatura en un amplio rango que va desde los 28°C a los 15°C. Presentan las mayores salinidades localizadas en el Pacífico Sur con cifras superiores a 36. Los límites hacia el este y el norte son imprecisos, su límite hacia el norte se encuentra en las costas de Ecuador, en tanto que hacia el sur, se encuentra con la Convergencia

Se caracterizan por su alta salinidad con grandes fluctuaciones de temperatura en un amplio rango que va desde los 28°C a los 15°C. Presentan las mayores salinidades localizadas en el Pacífico Sur con cifras superiores a 36. Los límites hacia el este y el norte son imprecisos, su límite hacia el norte se encuentra en las costas de Ecuador, en tanto que hacia el sur, se encuentra con la Convergencia Subtropical situada entre los 30° y 40°S fluctuando ligeramente con la estación. La salinidad en ésta zona se encuentra cercana a 34.5 y la temperatura alrededor de los 16°C.

Aguas de la Corriente de California

Las aguas de esta corriente son de temperatura moderada y de salinidad baja, su dirección es de norte a sur, en el área donde la corriente cambia su dirección hacia el oeste cerca de los 30° a 20°N como parte de la CEN, la salinidad y la temperatura tienen un incremento adicional hasta que las aguas de la Corriente de California se integran a la masa de Aguas Superficiales Subtropicales en el norte y hacia el sur con las Aguas Tropicales Superficiales.

En el Golfo de California se forman aguas de alta salinidad debido a un exceso de evaporación sobre las precipitaciones, de hecho pueden ser clasificadas como Aguas Subtropicales. En el interior del Golfo la salinidad es arriba de 35 y en algunas zonas ocasionalmente alcanza valores de hasta 36, en tanto que la temperatura varía de 15° a 30°C. La salinidad del Golfo aunque se dispersa hacia afuera de éste, no ejerce mayor influencia sobre las aguas externas. En Cabo San Lucas las aguas del Golfo se unen a las de la Corriente de California de menor salinidad y temperatura.

Aguas Templadas del Pacífico Sur

Se localizan al sur de la Convergencia Subtropical, y presentan temperaturas entre 8° y 15°C, con salinidades menores a 34.5. A medida que el agua fluye hacia el norte, su temperatura y salinidad se incrementan de manera lenta. En el sistema de corrientes del Perú-Chile no hay un límite entre las Aguas Templadas del Pacífico Sur y las Aguas Subtropicales debido a que la primera da origen de manera gradual a la segunda.

Regiones de Alta Productividad

En relación al flujo vertical de masas de agua, en el POT se encuentran regiones de amplia y débil recirculación debido a los giros anticiclónicos que originan el flujo de agua de la costa hacia la zona oceánica. Cerca de la costa, la dinámica de los movimientos de masas de agua es modificada por la dirección de los vientos meridionales. La circulación resultante es conocida como *surgencia*, y se caracteriza por su alta productividad biológica. En el POT se pueden ubicar dos zonas principales de alta productividad; la Corriente del Perú/Chile, y la Corriente de California (Tomczak y Godfrey, 1994).

la zona eufótica. El sistema de surgencia del Perú/Chile es el más productivo de los océanos, se extiende del sur de los 40°S hacia la región ecuatorial donde se mezcla con la zona de surgencias ecuatoriales.

Por su parte, los vientos a lo largo de las costas de California y Baja California, son mas estacionales y provocan un flujo de aguas superficiales hacia el ecuador durante la primavera y el verano generando la aparición de surgencias en esa temporada. La gran variabilidad de los vientos e intensidad de la surgencias, es un rasgo característico del sistema de surgencias de California.

Características Oceanográficas Asociadas al Atún Aleta Amarilla

Existe poca información acerca del efecto de los patrones de corrientes, así como de otras rasgos hidrodinámicos, sobre el atún aleta amarilla, a no ser de su asociación con la distribución de sus poblaciones y en general de otras especies, con la profundidad de la termoclina. El grupo de los túnidos, al parecer tuvo probablemente su origen evolutivo en aguas cálidas tropicales (Sharp y Pirages, 1978). Esta situación sugiere que la temperatura del agua, es uno de los principales factores que limitan su distribución, a pesar de la evolución en el grupo de los Túnidos, de estrategias adaptativas tales como la regulación de la temperatura interna en grandes porciones de su musculatura del tronco (Hochachka y Somero, 1973).

El descenso en la profundidad de la termoclina en dirección Oeste-Este en el Océano Pacífico a lo largo de la zona ecuatorial, aumenta la vulnerabilidad de los cardúmenes de atún en dicha dirección, dada la restricción que impone la temperatura sobre la distribución tanto horizontal como vertical del atún aleta amarilla. Esta situación se ve reflejada en un gradual incremento en el tonelaje promedio de captura hacia el Pacífico Este (Wild, 1994). Debido a la preferencia de aquellos organismos de mayores tallas, de ubicarse en la parte inferior del estrato de mezcla, éstos son más vulnerables con el descenso en la profundidad de la termoclina, generalmente las redes de cerco alcanzan la zona inferior de la capa de mezcla, haciendo fácil la captura de aquellos organismos de mayor talla cuando la termoclina es más pronunciada y poco profunda.

Por el contrario, durante un evento ENSO, el incremento de la temperatura superficial en el Pacífico Este aumenta la profundidad de la termoclina, evento que se ha observado tiene consecuencias en el reclutamiento y en la vulnerabilidad de los atunes. Joshep y Miller (1988) reportan un incremento sistemático del reclutamiento en periodos precedidos por condiciones de El Niño como en 1969, 1972, 1976 y 1983. Durante esos años, se registró una cifra record para el periodo de 1984-1988, durante el cual se presentaron condiciones pronunciadas de aumento en la temperatura propiciadas por condiciones de ENSO. Al mismo tiempo, es probable que debido al mermado flujo en el patrón de corrientes, exista un incremento en la sobrevivencia de juveniles y otros estadios larvales (Wild, 1994). Por su parte con la disminución en la vulnerabilidad de los cardúmenes, sobreviene un decremento en la CPUE (captura por unidad de esfuerzo).

Estructura Genética Poblacional

La delimitación de "stocks" o subpoblaciones discretas de atún aleta amarilla, ha sido abordada principalmente a partir de estudios morfométricos, análisis de algunos rasgos importantes de su pesquería, marcaje y algunas otras características básicas de su historia de vida (Schaefer, 1991). Muchos estudios genéticos, han aportado elementos importantes pero no han encontrado argumentos decisivos para subdividir las poblaciones, tal vez debido a que los marcadores genéticos utilizados en relación a la historia evolutiva de sus poblaciones no han tenido la resolución suficiente para detectar diferencias intrapoblacionales, quizás por una separación reciente de los "stocks". Por tanto, se ha considerado relevante ampliar los estudios utilizando herramientas de mayor alcance.

En una revisión de estudios de estructura poblacional de aleta amarilla en el Pacífico realizada por Suzuki et al. (1978), se señala la presencia de tres "stocks" mas ó menos independientes: uno en el Pacífico Oeste entre los 120°E y los 170°W; otro stock en el Pacífico Este ocupando el área delimitada por el CYRA; y otro stock en el Pacífico Central en una zona intermedia entre los dos anteriores. Se ha observado una mayor diferenciación entre el stock del Este con respecto al del Pacífico Central y el Oeste. Por su parte, Schaefer (1991) mediante análisis multivariado de mediciones morfométricas establece diferencias significativas entre dos poblaciones separadas por la franja de los 15 a 20° de latitud norte del Pacífico Oriental y señala la necesidad de fundamentar dichos resultados mediante datos genéticos.

Además de los estudios morfométricos han sido realizados algunos estudios genéticos que tratan de esclarecer la estructura poblacional dentro de su ámbito de distribución en el Océano Pacífico, como el publicado recientemente por Scoles y Graves (1993) quienes con base en un análisis de fragmentos de restricción de ADN mitocondrial reportaron poca variabilidad entre muestras de diferentes zonas del Pacífico.

De manera más específica con respecto a las poblaciones de atún aleta amarilla presentes en la región subtropical del Pacífico Oriental, objeto del presente estudio, se ha informado de la presencia de dos poblaciones o grupos con base en un análisis multivariado de algunos caracteres morfométricos Schaefer (1989), delimitados por una barrera física determinada al parecer, por condiciones oceanográficas distintas al norte y al sur de los 15°N-20°N de latitud. Sin embargo Ward *et al.* (1994), no corroboran dichas diferencias en las poblaciones del Pacífico Oriental con base en un análisis aloenzimático y de fragmentos de restricción (RFLP's), aunque confirman la presencia de un stock del atún aleta amarilla, en la región Oeste-central del Pacífico y otro en la zona Este con base en las frecuencias génicas de la Glucosa fosfato isomerasa (GPI).

HIPOTESIS DE TRABAJO

La amplia distribución espacial del atún aleta amarilla *Thunnus albacares* en el Océano Pacífico, junto con la heterogeneidad oceanográfica reportada específicamente en el Pacífico Oriental, hace posible contemplar la presencia de divergencia de las poblaciones de aleta amarilla situadas al norte y sur de los 15°-20°N, área en la que ocurre la convergencia de las corrientes más significativas del Pacífico Oriental y por tanto caracterizada por la presencia de condiciones de turbulencia oceanográfica. El análisis de algunos estimadores de la variabilidad genética en las poblaciones de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental, permitirá determinar y cuantificar la presencia de diferenciación genética intrapoblacional originada por flujo genético disminuído entre poblaciones causada por las condiciones oceanográficas heterogéneas resultantes de la convergencia citada en la región subtropical del Pacífico Nororiental.

Valores estadísticamente significativos de los estimadores de la varianza en las distribuciones de los alelos obtenidos a partir de la heterocigosis entre las poblaciones Wright (1951), la G_{ST} de Nei (1978), y otras variantes estadísticamente ponderadas como θ y f (Weir y Cockerham (1984), son indicadores de la presencia de subdivisión poblacional. Al mismo tiempo, son parámetros útiles en la estimación del flujo de genes entre poblaciones. Dichas estimaciones permitirán asimismo, confirmar la divergencia, resultado de un desequilibrio entre flujo genético y deriva génica comúnmente denominado "aislamiento por distancia" (Slatkin, 1993).

OBJETIVOS

1. El presente estudio tiene como propósito estimar la variabilidad por medio del análisis de variación aloenzimática de 29 loci y mediante la estimación de variación a través del uso de RAPD's. Con estos marcadores, se pretende contrastar la hipótesis acerca de la ausencia de diferenciación genética entre las poblaciones distribuidas en el Pacífico Oriental, mediante la obtención de muestreos representativos a lo largo de las zonas de captura de embarcaciones atuneras en el OPO.
2. La confirmación de la presencia de estructura genética con base en la obtención de dichos estimadores en las poblaciones de aleta amarilla distribuidas en el Pacífico Oriental, permitirá el reconocimiento de unidades de pesca independientes sobre las cuales sean planeadas estrategias de conservación con base en el establecimiento de modelos de producción sostenible para cada unidad de pesca determinada con identidad genética propia.

METAS

1. Obtener las frecuencias alélicas de loci polimórficos separados mediante electroforesis en geles de aloenzimas y fragmentos polimórficos de ADN amplificados mediante PCR, a partir de muestras de tejido provenientes de especímenes capturados por embarcaciones comerciales.
2. Obtener los estimadores de diversidad genética como; porcentaje de loci polimórficos (P), heterocigocidad promedio (H_S), heterocigocidad total (H_T), diversidad absoluta (G_A) y diversidad relativa (G_R).
3. Obtener los estimadores de divergencia, e identidad y distancia genéticas entre poblaciones (G_{ST} , F_{IS} , F_{ST} , F_{IT}), y evaluar la significancia de la heterogeneidad de frecuencias alélicas entre muestras en contraste con modelos probabilísticos de distribución de frecuencias genéticas.
4. Comparar los resultados obtenidos con el modelo de aislamiento por distancia y de esta forma evaluar si la separación entre poblaciones distantes es de mayor significancia que el posible efecto de aislamiento resultante de las barreras oceanográficas originadas por el complejo sistema de corrientes del Pacífico Nororiental.

METODOLOGIA

Colecta de material biológico.

Los tejidos utilizados para los análisis fueron colectados ya sea durante la descarga del atún de las embarcaciones en el puerto de Mazatlán Sinaloa, o inclusive dentro de las plantas empacadoras antes de la evisceración previa a su procesamiento. Las colectas se realizaron en la empacadora PINSA (Pescados Industrializados S.A.) en Mazatlán, Sinaloa, y en la planta empacadora PANDO (Conservera San Carlos), Puerto San Carlos BCS. Fueron además obtenidas otras muestras de lotes de tejidos colectados por la CIAT (Comisión Interamericana del Atún Tropical) en 1992 de barcos comerciales, los que fueron posteriormente transportados hasta el Lab. de Genética del ICML. Las muestras consistieron en un trozo de tejido muscular tomado de la porción posterior del pez en la región por debajo de la segunda dorsal, las cuales fueron introducidas en tubos de polipropileno e inmediatamente inmersas en nitrógeno líquido. Cuando no fué posible se mantuvieron frías en hielo para ser congeladas posteriormente, hasta su traslado al Laboratorio de Genética del ICML, donde fueron almacenadas en un ultracongelador a -80°C hasta su procesamiento.

Tabla 4.1.- Ubicación geográfica de las capturas de aleta amarilla realizadas por embarcaciones comerciales, de donde fueron tomadas las colectas de tejido para el análisis genético-poblacional. Las abreviaciones utilizadas para ubicar las regiones de las colectas son: Fuera del CYRA (OCY); oriente de las Revillagigedo (REVO); Islas Clipperton (CLIP); sureste de las Clipperton (SECL); costa de Michoacán (MICH); costa de Guerrero (GUE); costa de Colima (COL); los Cabos (CAB); costa de Nayarit (NAY); Golfo de California (GC).

LOCALIDAD	UBICACION		N	FECHA CAPTURA	FECHA COLECTA
	LAT	LONG			
1.- OCY	12.38 N	124.4 W	42	29/03/94	08/94
2.- REVO	13.05 N	119.1 W	49	29/03/94	08/94
3.- CLIP	13.14 N	111 W	6	09/95	09/95
4.- SECL	08.4 N	103.30 W	14	09/95	09/95
5.- MICH	13.30 N	107.30 W	20	02/96	02/96
6.- GUE	15.20 N	105 W	50	02/96	02/96
7.- COL	18.30 N	108.30 W	30	02/96	02/96
8.- CAB	22.0 N	107 W	40	06/96	07/96
9.- NAY	22.0 N	106.45 W	25	05/94	10/96
10.- GC	24.50 N	109 W	51	05/94	10/96
TOTAL			327		

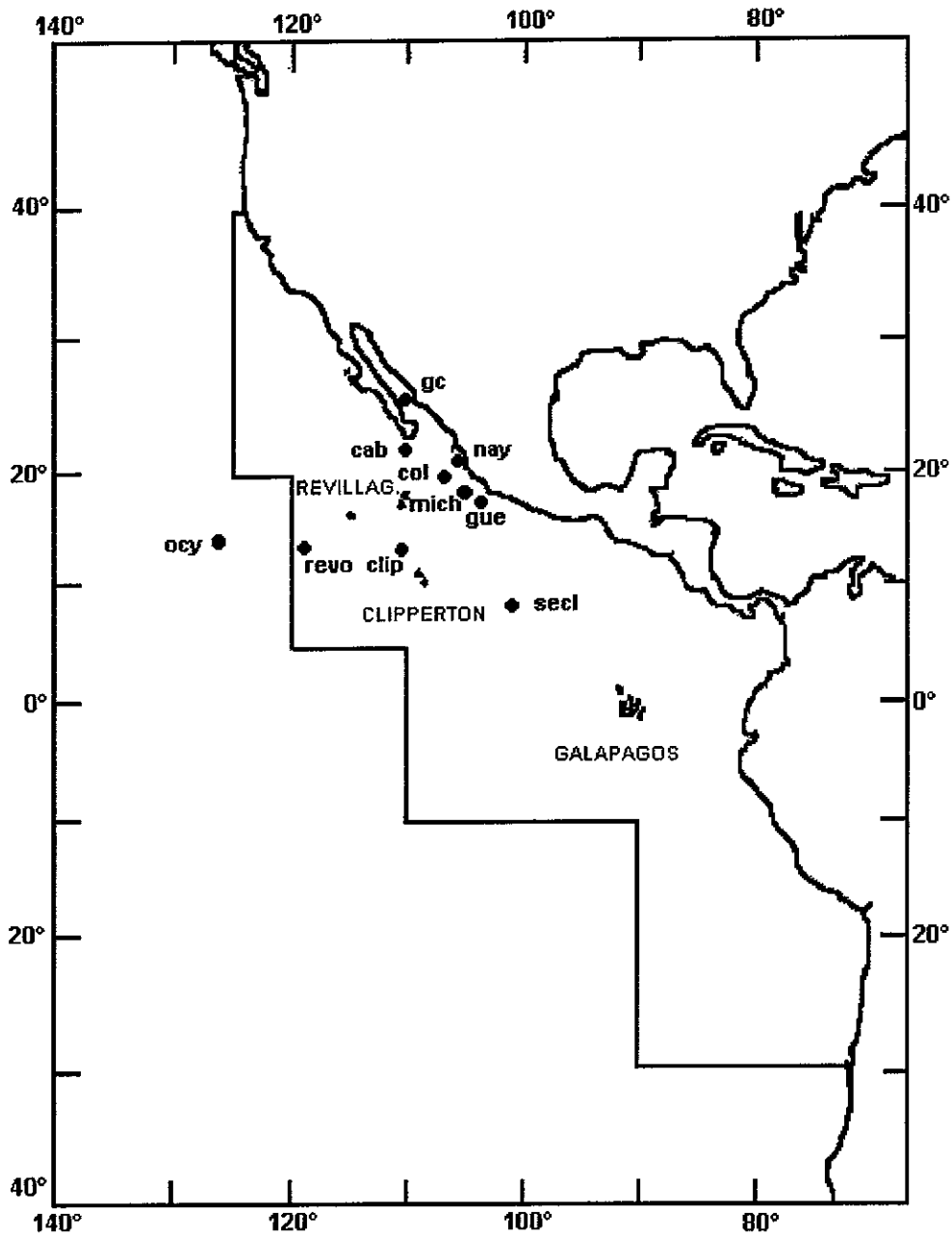


Figura 4.1.- Ubicación aproximada de las zonas de captura en el OPO, de las embarcaciones atuneras de donde fueron tomadas las muestras de tejido de atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) en el Pacífico Oriental. La ubicación se realizó tomando como referencia el número de lances y el tanque de almacenamiento de donde proviene la muestra y que son registrados en las bitácoras de las embarcaciones atuneras. Las siglas utilizadas son descritas en la tabla 4.1.

Fueron realizadas un total de 6 colectas de tejido en diferentes épocas y años, de las que se derivaron 10 localidades que se muestran en la Tabla 4.1 y Figura 4.1. Las colectas se obtuvieron de diferentes embarcaciones y de diferentes tanques de éstas, los cuales mantienen a los organismos en congelación a -20 °C después de su captura en alta mar en una solución de salmuera. La localización de

las colectas fue obtenida de las bitácoras de las embarcaciones con referencia en los tanques muestreados y las fechas de realización de los lances. La ubicación de las colectas puede ser resumida en tres localidades principales pertenecientes a la zona al norte, sur e intermedia, de los 15°-20°N de latitud, y desde los 110° a 130° de longitud en el Pacífico Oriental (Figura 4.1). Durante la realización de las colectas se presentaron una serie de contrariedades derivadas de la logística necesaria. Los atunes por ser organismos pelágicos de gran tamaño y notable movilidad, limitan la operatividad de las colectas en el sentido de aumentar notablemente los requerimientos de infraestructura para su captura, generalmente los estudios de diversa índole en estas especies, involucran la participación de la industria que explota el recurso, las colectas generalmente provienen de embarcaciones comerciales, embarcaciones en las cuales no se autoriza la presencia de personal ajeno a la tripulación a excepción de los observadores de la Secretaría de Pesca y del CIAT. Esto último adiciona una problemática más; no es posible conocer anticipadamente la llegada a puerto de los barcos y con esto se desconoce el área donde fueron realizadas las colectas, por tanto fué necesario proceder de manera inversa a como usualmente es recomendable realizar una colecta, esto es, primero se tomaron las muestras de tejido y posteriormente se consiguió la ubicación. Esto no permitió establecer un plan de muestreo de mayor efectividad por medio del cual se pudiese obtener un número representativo de individuos en algunas localidades, así como abarcar un área mayor, e incluso localidades de mayor significancia en su distancia de separación especialmente en una escala latitudinal.

Análisis de aloenzimas

Procesamiento de muestras

Las muestras de tejido se maceraron con un homogenizador mecánico en una solución amortiguadora (0.01M Tris-0.001M EDTA, pH 6.8 y 4 ml de NADP). Posteriormente las muestras fueron centrifugadas a 4000 rpm y 0°C, los sobrenadantes se colocaron en tubos de microcentrífuga de 1.5 ml para ser almacenados a -80°C para su posterior separación electroforética.

Se procesaron un total de 327 muestras pertenecientes a 10 localidades. De igual forma, se determinaron aquellas aloenzimas con mayores posibilidades de ser analizadas partiendo sólo de muestras de tejido muscular dada las limitantes para la obtención de otros tejidos pues al momento de la obtención de la muestra los especímenes se encontraban en congelación. Fueron probadas un total de 28 sistemas de isoenzimas, de las cuales únicamente fueron reveladas positivamente 18 sistemas con la suficiente resolución para su análisis (Tabla 4.2). De esta forma, se seleccionaron las enzimas cuya resolución permitiera distinguir claramente la variación presente en ellas. Inicialmente fueron ensayadas 25 aloenzimas utilizando 7 sistemas de buffers distintos.

Tabla 4.2.- Enzimas resueltas para tejido muscular del atún aleta amarilla del Pacífico Oriental, junto con las condiciones en las que fueron resueltas mediante electroforesis de almidón. Sistemas de Buffers: A = Amino-citrato (morfoline), pH 6.5, B = Litio-Borato, pH 7.3, C = Tris-Citrato I, pH 6.3/6.7, D = Tris-Citrato II, pH 8.0, E = Tris-Citrato-Borato, pH 8.2/8.7, F = Tris-Malato-EDTA, pH 7.4, G = Tris-Glicina, pH 8.7. ¹ = Polimórfico/Monomórfico.

	Enzima y abreviación	No. E.C.	Buffer	Tiempo/Voltaje	P/M ¹	No. Loci
AAT*	Aspartato aminotransferasa	2.6.1.1	A, D	15 h/200 V	P/M	2
ALD	Aldolasa	4.1.2.13	A, D	16 h/220 V	P	1
AK*	Adenilato kinasa	2.7.4.3	E	15 h/200 V	P/M	2
CK*	Creatinina kinasa	2.7.3.2	F	22 h/ 90 V	M	1
GAPDH*	Gliceraldehído-3-fosfato deshidrogenasa	1.2.1.12	F	22 h/ 90 V	M	2
GPI*	Glucosa fosfato isomerasa	5.3.1.9	A, G	16 h/200 V	P	2
GLUD*	Glutamato deshidrogenasa	1.4.1.3	A	16 h/200 V	P	1
IDH*	Isocitrato deshidrogenasa	1.1.1.42	C	10 h/115 V	M	2
LAL*	Leucil-L-Alanina	3.4.11	G	23 h/250 V	P	1
LDH*	Lactato deshidrogenasa	1.1.1.27	A	20 h/200 V	M	2
LGG*	L-leucil-glicil-glicina	3.4.11	G	23 h/250 V	P	1
MDH*	Malato deshidrogenasa	1.1.1.37	C	10 h/115 V	M	2
ME*	Enzima málica	1.1.1.39	C	10 h/115 V	M	2
MPI*	Manosa fosfato isomerasa	5.3.1.8	E	15 h/200 V	M	1
PAP*	L-leucil-L-prolina	3.4.11	E	15 h/200 V	P/M	2
6-PGD*	Fosfogluconato deshidrogenasa	1.1.1.44	C	10 h/115 V	P	1
PGM*	Fosfoglucomutasa	5.4.2.2	A, F	20 h/250 V	M	1
SOD*	Superóxido dismutasa	1.15.1.1	A	16 h/250 V	M	2
	Total				10	28

Técnicas electroforéticas

Los corrimientos electroforéticos se realizaron en geles de almidón en una concentración al 12% y se prepararon mezclando 45 gramos de almidón (Sigma Chemical Co., Cat. S-4501) con 375 ml de la solución amortiguadora. La mezcla anterior fué calentada hasta su punto de fusión, se aplicó vacío para evitar la formación de burbujas, y finalmente la mezcla se vació en un molde de acrílico. Se dejó enfriar antes de ser introducida a un refrigerador, donde se guardó en ocasiones desde un par de horas hasta 24 horas antes de la electroforesis.

Minutos antes del iniciar el corrimiento, los extractos de tejido fueron colocados en hielo para permitir su descongelación y poder aplicar una muestra por medio de tiras de papel filtro. Estas se colocaron en el gel, mismo que fué seccionado en uno de sus extremos, generalmente a 4 ó 5 centímetros del inicio. Posteriormente los geles se colocaron en una cámara de electroforesis, conteniendo los buffers correspondientes en los electrodos, dentro de un refrigerador para evitar el calentamiento y con esto la desnaturalización de proteínas debido al voltaje aplicado al gel.

Los corrimientos tuvieron una duración variable que fué de 10 a 24 horas, mientras que los voltajes aplicados estuvieron en función del tipo de buffer. En la Tabla (4.2) se muestran los buffers utilizados y los tiempos de corrimiento para cada una de las enzimas resueltas.

Tinción histoquímica

Al finalizar los corrimientos los geles fueron cortados horizontalmente, generalmente en 6 porciones de aproximadamente 1 mm de grosor. Cada fracción fué utilizada para ensayar una enzima. Se siguieron las técnicas de tinción de Selander *et al.* (1971), y Harris y Hopkinson (1976). Consisten básicamente en adicionar los sustratos específicos para cada enzima así como los cofactores, colorantes y enzimas mediadoras a una solución de buffer 0.2 M Tris-HCl pH 8.0, en la mayoría de los casos. Cada porción de gel junto con la mezcla anterior, es incubada en un horno a 37°C hasta la aparición de las bandas. Finalmente los geles fueron puestos en una solución fijadora a base de agua, metanol y ácido acético (5:5:1) para detener la reacción y evitar el exceso de tinción y lograr la preservación del gel.

La mayoría de las aloenzimas fueron ensayadas utilizando una mezcla de agar con el buffer de tinción, en la cual se vertieron los reactivos para la tinción enzimática, de tal manera que se formara una capa de agar solidificada sobre el gel donde se lleva a cabo la reacción enzimática. Posteriormente, la capa de agar es impresa sobre papel filtro junto con las bandas resultantes de la tinción, con esto se logra preservar por tiempo indefinido los patrones electroforéticos. Finalmente los geles teñidos fueron fotografiados y registrados los datos respectivos en cuanto a la presencia de polimorfismo, al número de loci y alelos resueltos de cada enzima.

Análisis de Datos

Genética Poblacional Descriptiva

Los resultados obtenidos fueron analizados mediante el cálculo de las frecuencias alélicas observadas para los loci polimórficos y las frecuencias genotípicas esperadas bajo los supuestos, de Hardy-Wienberg (H-W; reproducción sexual, diploidia, apareamientos aleatorios, tamaño poblacional significativo, ausencia de migración, mutación y selección natural). De igual forma fué calculada la proporción de loci polimórficos (P), como la proporción de aquellos con registros de variación, respecto del total analizado.

De modo similar, fueron obtenidas la heterocigosis individual (\bar{H}_i), la heterocigosis media por subpoblación (\bar{H}_S), y heterocigosis total (\bar{H}_T), con el fin de obtener los estimadores de subdivisión poblacional de Wright (1978).

La nomenclatura utilizada para las aloenzimas, fué básicamente la propuesta por Shaklee *et al.* (1989), donde han sido abreviados los nombres de las enzimas (Tabla 4.2), los cuales corresponden a un locus. En el caso donde existen dos ó más loci, se les ha asignado un número partiendo de la región más anódica del gel además de un asterisco que especifica la presencia de dicha condición. En el caso de los loci polimórficos, los alelos fueron asignados con cifras en relación a la movilidad electroforética del alelo más frecuente, al que se le asigna el número 100, mientras que los demás alelos se representan con cifras similares sumando o restando la diferencia en milímetros respecto de la movilidad de este alelo.

De acuerdo con la ubicación de las colectas, éstas fueron consideradas poblaciones independientes para su análisis, pudiendo así detectar la presencia de subdivisión poblacional con base en la estimación de la varianza de las frecuencias de las poblaciones.

La estimación de la presencia de subdivisión poblacional se realizó mediante la obtención de los estadísticos F_{IS} , F_{IT} y F_{ST} , de Wright (1978), para cada locus polimórfico. Estos consisten en una estimación de la varianza asociada a la suma ponderada de las frecuencias alélicas dentro de una subpoblación (F_{IS}), entre las subpoblaciones (F_{ST}) y la contribución de cada una de las anteriores (F_{IT}), de tal forma que:

$$F_{IS} = (\bar{H}_s - \bar{H}_i) / \bar{H}_s \quad \text{y} \quad F_{ST} = (\bar{H}_T - \bar{H}_s) / \bar{H}_T$$

donde

\bar{H}_i = Heterocigosidad individual

\bar{H}_s = Heterocigosis individual esperada

\bar{H}_T = Heterocigosis individual de la población total.

Un procedimiento para evaluar la significancia de los valores de F_{ST} , fué la estimación de valores de ji cuadrada; $\chi^2 = 2N F_{ST} (k-1)$, con $(k-1)(s-1)$ grados de libertad, donde $F_{ST} = \theta$, ya que ésta última resulta igualmente de la estimación de la varianza de una distribución binomial, N es el tamaño de la muestra, k el número de alelos y s el número de subpoblaciones (Workman y Niswander, 1970). Los valores significativos de ji cuadrada, corresponden a valores distintos de cero para los índices de subdivisión poblacional. No obstante esta última consiste de una prueba con gran dependencia del tamaño poblacional (Méndez, pers. com.), dadas las características del muestreo, el cual generó disparidades notorias en el tamaño de muestra entre las localidades, la estimación de la significancia puede verse seriamente desvirtuada por tamaños de muestra pequeños. Sin embargo en algunos casos puede reflejar claramente, en qué magnitud es posible la obtención de valores significativos de subdivisión poblacional.

La comparación de divergencia genética entre pares de poblaciones se realizó mediante la obtención de los índices de distancia de Nei (1978) mediante:

$$D = -\ln I \quad \text{donde: } \ln = \text{log. natural}$$

I = Identidad genética, la cual esta dada como:

$$I = \sum X_i Y_i / (\sum X_i^2 \sum Y_i^2)^{0.5}$$

Los valores del índice de distancia genética, fueron agrupados mediante un análisis de "cluster" utilizando 1000 remuestreos mediante "bootstrap", y el agrupamiento realizado mediante el método de "neighbor-joining" (Saitou y Nei, 1987). Este método permite el uso de tasas de cambio desiguales entre poblaciones, con base en la construcción de matrices de distancia transformadas, por medio de

remuestreos, que tienen un ajuste en las longitudes de las ramas entre nodos, basada en la divergencia media de estos respecto de otros nodos.

La distancia genética de Nei (1978), entre pares de poblaciones fué graficada en función de la distancia geográfica en kilómetros. Se estimó la correlación entre ambos parámetros mediante una regresión simple y/o la prueba de Mantel (ver más adelante), o un análisis de rangos múltiples de Spearman que permite obviar el supuesto de datos independientes del análisis de regresión simple.

El estimador utilizado para evaluar la ausencia de diferenciación entre muestras, fué el estadístico de diversidad genética G_{ST} , de Nei (1973) en este caso F_{ST} , el cual refleja la proporción total de variación genética atribuible a la diferenciación entre poblaciones, la G_{ST} es una expresión multialélica de la F_{ST} de Wright (1965).

Con el propósito de relacionar la ubicación de las poblaciones en una escala espacial con respecto a algún patrón oceanográfico que influya en el intercambio de genes entre poblaciones, fueron realizados análisis de heterogeneidad de frecuencias, así como estimaciones del índice de subdivisión poblacional (F_{ST}) entre pares de poblaciones. Estas últimas, fueron agrupadas adicionalmente mediante un análisis de "cluster" descrito anteriormente.

Los parámetros poblacionales de diversidad genética, las estimaciones de subdivisión poblacional y los análisis de agrupamiento, fueron realizados mediante el programa BIOSYS (Swofford y Selander 1989).

Un método alternativo utilizado para probar las diferencias de frecuencias genotípicas y alélicas entre muestras, fueron las pruebas de tablas de contingencia de ji cuadrada para cada locus polimórfico (Utter, 1985). De manera adicional, los niveles de significancia (α), fueron ajustados mediante el procedimiento propuesto por Hochberg (1988) a través del método secuencial de Bonferroni (Ward *et al.*, 1997). Las pruebas fueron ordenadas de acuerdo a su valor de probabilidad después de realizar la prueba de hipótesis. El valor mayor de probabilidad, P_m , es comparado con el valor de significancia α , el cual generalmente se fija al 0.05. Si $P_m \geq \alpha$, esta prueba es considerada no significativa, las siguientes pruebas son comparadas con un nivel de significancia ajustado [igual a $\alpha/(1 + i)$], donde i es el número de pruebas ya realizadas. De esta consideración, es fácil ver que cuando una prueba resulta significativa después del ajuste, las subsiguientes son significativas.

La distribución latitudinal y/o longitudinal (esta última como distancia de cada localidad hacia la costa en un sentido horizontal), de las frecuencias génicas de los loci polimórficos, fué graficada en la búsqueda de algún posible patrón de distribución clinal de las mismas en ambos sentidos. En los casos donde fué posible encontrar un patrón definido, fué probada la recta de ajuste mediante un análisis de regresión simple.

Con el propósito de determinar la posible existencia de un agrupamiento de las poblaciones siguiendo un patrón latitudinal o longitudinal (jerárquico), los grupos formados del análisis de cluster fueron considerados como niveles jerárquicos, es decir, como unidades taxonómicas independientes. Posteriormente fueron sometidos al análisis respectivo, de donde se obtuvieron los índices de subdivisión

poblacional y de heterogeneidad de frecuencias y el grado de diferenciación para estos grupos de poblaciones mediante un segundo análisis de cluster.

Propiedades de los estimadores de subdivisión

Las estimaciones de los estadísticos F realizados inicialmente mediante el procedimiento de Wright (1951), fueron determinados de modo alterno mediante el análisis propuesto por Weir y Cockerham (1984). De éste se obtuvo la θ (F_{ST}), la f (F_{IS}), y la F (F_{IT}), estos parámetros incluyen algunas correcciones a los estimadores de Wright. Aquí, se considera el caso de alelos múltiples, tamaños de muestras distintos, y sin considerar los efectos de tamaños de muestra finitos. De igual manera la posibilidad de expresar dichos parámetros en términos de varianza hace posible la obtención de estimaciones de intervalos de confianza mediante métodos de remuestreo "jackknife" (Weir, 1990), el cuál consiste en un método de remuestreo sin reemplazo y excluyendo los datos duplicados, de este se obtienen estimaciones del error estándar asociado al sesgo por muestreo. Similarmente, mediante "bootstrapping" el cual consiste en un método alterno al de "jackknife" representa un método de remuestreo con remplazos al aleatorios que simula un aumento en el tamaño de muestra, fueron obtenidos intervalos de confianza, con el fin de conocer la precisión de las estimaciones y validarlas mediante una prueba de hipótesis. Las estimaciones de estos parámetros fueron obtenidas mediante el programa F_{ST} Pro 1.0 (Weir, 1990).

Estimaciones de flujo génico

A partir de las estimaciones de los estadísticos G_{ST} y θ obtenidos mediante el análisis de Weir, fueron obtenidas estimaciones de flujo genético (Nm) entre pares de poblaciones y que son denominadas como M por Slatkin (1991). Los valores obtenidos fueron graficados contra la distancia en millas náuticas, entre pares de poblaciones, para probar el ajuste de dichos valores al modelo de aislamiento por distancia de genes neutros, introducido por Wright (1943). Este describe la acumulación de diferencias genéticas entre localidades distantes geográficamente. A partir del programa escrito por Slatkin (1993), fueron obtenidas las estimaciones de flujo genético (Nm), entre pares de poblaciones (M) mediante:

$$F_{ST} = 1/4Nm+1 \quad \text{de donde se deriva} \quad Nm = (1/F_{ST}-1)/4$$

donde: Nm = tasa de migración,

F_{ST} = Índice de subdivisión entre pares de poblaciones

por tanto $M = (1/F_{ST} - 1)/4$

donde : M = flujo genético entre pares de poblaciones

El programa obtiene las estimaciones de M mediante la F_{ST} , esta obtenida por el procedimiento de Weir y Cockerham (1984), y que aquí es denominada M_0 . De forma similar, los valores M fueron obtenidos mediante el procedimiento de Nei (1973) para la estimación de G_{ST} (M_{GST}). Los valores de dichas estimaciones fueron graficadas en su expresión logarítmica contra la distancia logarítmica entre pares de poblaciones. De esta forma, se obtuvo la recta de ajuste mediante un análisis de regresión lineal simple, y la magnitud del ajuste mediante una correlación lineal, al igual que las inferencias estadísticas respectivas de dicho análisis.

La evaluación de la correlación de la distancia entre localidades y los valores de M para cada par de poblaciones, fueron estimadas mediante la prueba de Mantel (Hellberg, 1994). Esto debido a que la obtención de los valores de M se basa en datos pareados, éstos resultan en observaciones no independientes entre sí, y por tanto, un análisis de regresión simple no resulta adecuado. Por ello, la correlación también fué estimada mediante la prueba de rangos múltiples de Spearman (Bhattacharyya, 1987).

Análisis de RAPD's

Con el fin de contar con un análisis alterno, que incluya la utilización de otro marcador molecular independiente que nos permita discernir la presencia de estructura genética en las poblaciones de aleta amarilla, fueron analizadas las muestras de la mayoría de las localidades mediante la técnica de Amplificación Aleatoria de Fragmentos Polimórficos de DNA (RAPD's). Dicha técnica consiste en la amplificación por PCR, de fragmentos de ADN genómico mediante la utilización de primers aleatorios, generalmente constituidos de 10 pares de bases y frecuentemente usados en el desarrollo de técnicas de mapeo genético (Williams et al. 1990) y "fingerprinting" (Welsh y McClelland, 1990). Dichos primers están disponibles comercialmente y son distribuidos por Operon Technologies, en kits de 20 oligos de secuencia distinta y aleatoria. La proporción de G+C (guanina y citosina) es la mínima requerida, de entre el 50% al 80%, y sin secuencia de terminación complementaria para evitar la formación de dímeros.

Un producto amplificado mediante ésta técnica, es generado por la alineación de dichos primers a regiones del ADN con la secuencia complementaria dentro de un rango de 100 a 3000 pares de bases (Fu Yu et al. 1993). La sustitución de tan sólo un nucleótido generará un fragmento de ADN distinto, que puede ser detectado en un patron electroforético diferente, que implica la existencia de polimorfismo, que se traduce en diferente número de bandas y que permite discernir entre individuos de una población. La expresión del polimorfismo detectado ha sido corroborada en términos de herencia mendeliana (Williams et al., 1990), haciendo de ésta técnica lo suficientemente sensible para detectar diferencias al nivel individual, y al mismo tiempo apropiada para el análisis de la variación entre poblaciones. Los productos amplificados son posteriormente separados por medio de electroforésis en geles de agarosa.

Aislamiento y purificación de ADN genómico

Uno de los pasos críticos en la obtención de patrones óptimos de amplificación, lo constituye la obtención de los templados de ADN genómico. Estos deben tener la calidad suficiente en términos de limpieza, que permita las condiciones de astringencia necesarias para la amplificación.

La técnica de aislamiento de ADN aplicada consistió en la utilización de 700 a 900 μL de buffer de extracción 10mM Tris, 0.1mM EDTA, 0.5% SDS, pH 7.8, para las muestras de tejido muscular. Estas fueron incubadas a 55°C junto con 50 μL de una solución de Proteinasa K (20 $\mu\text{g}/\text{mL}$), durante 1 a 3 horas. Posteriormente las muestras fueron extraídas con 700 μL de fenol equilibrado y centrifugadas durante 5 minutos a 13000 rpm. Las muestras fueron reextraídas en dos ocasiones con una mezcla de fenol:cloroformo:isoamil alcohol en una proporción 24:24:1, en cada paso de extracción las muestras fueron centrifugadas durante 5 minutos y retirado el sobrenadante. Para asegurar la remoción de grasas de la muestra fueron añadidos 700 μL de cloroformo isoamyl alcohol y se centrifugó durante 3 minutos. A la fase acuosa se le agregó 1/10 de su volumen (~ 50 μL) de acetato de sodio 3 M y etanol frío (-20°C) para precipitar el ADN, hasta completar el tubo de microcentrífuga, el cual fué incubado a -20°C durante toda la noche.

Finalmente las muestras fueron centrifugadas a 13000 rpm durante un minuto para formar el "pellet" de ADN, éste fué enjuagado en dos ocasiones con etanol al 70% en una solución con buffer TE, y centrifugado durante un minuto. El pellet fué secado mediante vacío y calor para ser resuspendido en buffer TE (10mM Tris-0.1mM EDTA pH 8.0).

En lo referente a las técnicas de amplificación por PCR (Polymerase Chain Reaction), en el presente estudio las condiciones de amplificación para cada reacción fueron como sigue:

H ₂ O	17.25 μL
10x PCR buffer con 0.1M MgCl ₂	2.5 μL
dATP	0.5 μL
dCTP	0.5 μL
dGTP	0.5 μL
dTTP	0.5 μL
Taq. polimerasa	0.25 μL
Primer	2.0 μL
ADN	1.0 μL

La concentración óptima de ADN para la amplificación, fue determinada mediante la utilización de diferentes diluciones en una primera etapa, y con esto se determinó la dilución adecuada de acuerdo a la concentración ADN de cada muestra. Posteriormente se buscó utilizar ésta, como la concentración estandarizada para cada población analizada. De esta forma se logró obtener la mayor resolución y

reproducibilidad en cuanto a número de fragmentos amplificados e intensidad de bandas llegandose a una concentración óptima de ADN de 0.7 ng/ μ L.

Tanto la solución amortiguadora como los dNTP's y la Taq. polimerasa utilizados, fueron adquiridos en los laboratorios Perkin Elmer (N801-0055). El agua para las reacciones fue bidestilada, filtrada con Millipore de 0.22 μ m y posteriormente esterilizada. Las reacciones de PCR fueron llevadas a cabo en microtubos de 0.5mL de pared delgada. A cada tubo con la mezcla de reacción se le agregó aproximadamente 0.1 mL de aceite mineral sigma (M-5904), para ser introducidos en una termociclador Perkin Elmer (mod. 480). El programa utilizado para correr el PCR consistió de los siguientes pasos:

Temp.	Tiempo	# ciclos
36°C	1 min.	1x
94°C	1min. 36°C, 1min. y 72°C 2 min.	44x
72°C	15 min.	1x
4°C	continuo	

Para cada PCR realizado, se preparó una mezcla de reacción sin ADN y otra sin ADN ni "primer", para verificar la ausencia de contaminación durante la manipulación de las muestras y de las reacciones de PCR.

Electroforesis de productos de amplificación

Los fragmentos amplificados fueron separados mediante electroforesis en geles de agarosa al 1.5%, la solución amortiguadora de separación utilizada fué TBE (0.09M Tris, 0.09M Ac. Bórico y 0.02M EDTA), de una solución stock 5x esterilizada y preparada con agua bidestilada.

Los geles de agarosa fueron preparados mezclando 270 mL de buffer TBE y 4.05 gr. de agarosa (Sigma A-8455). La mezcla fué calentada en horno de microondas hasta su fusión, enfriada hasta obtener una temperatura de 55°C y entonces se le adicionaron 13 μ L de bromuro de etidio (Sigma E-7437). La agarosa fué vaciada en cámaras de electroforesis horizontal para geles de 40 x 20 mm y reposada hasta su gelificación.

Las muestras amplificadas fueron puestas en el gel junto con 5 μ L de buffer de carga (Sigma G-2526) y corridas durante 4-5 horas a 90-100 mA y 100-115 V. En uno de los carriles invariablemente fueron puestos 20 μ L de 100bp DNA Ladder (marcador de bases de 100 a 1500 pb, GIBCOBRL 15628-019), con el fin de identificar el tamaño de los fragmentos amplificados.

Después de la electroforesis, los geles fueron puestos en un transiluminador de luz ultravioleta (Foto/UV 300) a 302 nm, y fotografiadas mediante una cámara Polaroid DS34, con película de revelado instantáneo de asa 3000 (Polaroid 667).

Análisis de datos

Fueron ensayados 40 "primers" diferentes, pertenecientes a las series OPA y OPF. Bajo las condiciones antes descritas. Sólo los primers" OPA-12, OPA-13, y OPF-10, generaron patrones de amplificación consistentes y con aparente polimorfismo. Sin embargo las limitaciones de recursos permitieron únicamente el análisis de un sólo "primer", para todas las poblaciones.

Los patrones de productos de amplificación resultantes de los RAPD's, se someten al análisis que comúnmente se aplica para aloenzimas, no obstante este se ve limitado a causa de que los fragmentos amplificados siguen un patrón de herencia dominante (Williams *et al.*, 1990). Así, aquellos individuos con genotipo heterócigo, cuyo principal carácter es la presencia de dos fragmentos a diferencia del homócigo que cuenta sólo con un fragmento, no pueden ser identificados.

De esta forma, es preciso condicionar la interpretación de los fragmentos a los siguientes criterios; en primer lugar, aquellos fragmentos observados son genotipos dominantes, mientras que la ausencia del mismo fragmento en un individuo distinto es considerado como alelo recesivo para dicho fragmento. Segundo, cada expresión polimórfica se ve limitada únicamente a la expresión de dos alelos, propiciando que el registro se base en la ausencia del producto amplificado y por tanto todas las observaciones referentes a su ausencia pertenecen al mismo alelo. Finalmente, debe ser supuesto que los genotipos se encuentran en equilibrio de Hardy-Weinberg, por lo que no es posible contrastar el ajuste de las frecuencias génicas a un modelo binomial de distribución.

De esta forma, cada fragmento amplificado fué considerado como un locus independiente. Únicamente fueron registrados aquellos fragmentos con suficiente definición e intensidad consistente. Las frecuencias de los alelos, para cada fragmento, fueron calculadas partiendo del registro de los genotipos de condición homóciga dominante (es decir la presencia de producto de amplificación).

El cálculo de las frecuencias genotípicas de acuerdo al principio de Hardy-Weinberg, se obtiene a partir de la expresión binomial:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

donde: p^2 es la frecuencia del genotipo dominante (fragmento presente),
 q^2 , es la frecuencia de genotipos recesivos (fragmento ausente),
 $2pq$, es la frecuencia de genotipos heterócigos (se incluye en la proporción de genotipos dominantes)

Dada la condición dominante de estos marcadores moleculares, la proporción de fragmentos amplificados incluye tanto los genotipos dominantes como los heterócigos, y por ello la ecuación anterior, puede expresarse de manera más conveniente para el cálculo de las frecuencias alélicas:

$$p + q = 1, \text{ por lo que la proporción del alelo recesivo se obtiene mediante:}$$

$$q = 1 - p \text{ mientras que,}$$

$$p = 1 - q = \text{frecuencia del alelo dominante}$$

Debido a la incertidumbre generada al contabilizar únicamente aquellos individuos de genotipo recesivo, fué utilizada una corrección a las frecuencias del este alelo partiendo del índice endogámico (F), obtenido para aloenzimas. Dicha corrección incluye la obtención de una ecuación de y_i , obtenida mediante una expansión de segundo orden de Taylor (Kendall y Stuart, 1977; citado por Le Corre *et al*, 1997):

$$y_i = -f_i / 2(1 - f_i) + \Delta^{1/2} / 2(1 - f_i) - (1 - f_i) \Delta^{-3/2} \text{Var}(q_i)$$

donde

$$\Delta = f_i^2 + 4(1 - f_i) q_i \text{ y } \text{Var}(q_i) = q_i(1 - q_i) / n_i$$

n_i es el número de individuos muestreados en la población i , y q_i es la frecuencia observada de los individuos que no presentaron el fragmento en la población i .

La frecuencia del alelo recesivo estuvo dada por la ecuación de y_i

$$q_i = y_i^2 (1 - f_i) + f_i y_i$$

Las frecuencias alélicas, obtenidas mediante la corrección anterior, fueron usadas en el programa BIOSYS (Swofford y Selander, 1989), para el cálculo de la heterogeneidad de frecuencias, de las heterocigosis promedio y de la distancia genética entre poblaciones.

Los valores del índice de subdivisión F_{ST} fueron calculados a partir de la heterocigosidad media poblacional (H_S), y la media total (H_T), estimadas mediante las formulaciones anteriores. La heterogeneidad de frecuencias génicas entre las poblaciones, fué estimada mediante una tabla de contingencia, obteniéndose valores de chi cuadrada para las frecuencias en comparaciones de cada par de poblaciones.

Los valores de distancia genética de Nei (1978), fueron comparados mediante un análisis de "cluster". Este consistió en 1000 remuestreos utilizando "bootstraps", y el agrupamiento realizado por el método de "neighbor-joining" (Saitou y Nei, 1987).

La hipótesis nula referente a $F_{ST} = 0$, fué evaluada mediante una prueba de chi cuadrada (Workman y Niswander, 1970):

$$\chi^2 = 2N F_{ST} (k-1); \quad \text{d.f.} = (k-1)(s-1).$$

De manera similar al análisis de aloenzimas, fueron estimados valores del número de migrantes por generación (M^*), a partir de los valores de F_{ST} para cada par de poblaciones. La magnitud de la relación entre estos valores respecto a la distancia geográfica entre localidades, fué obtenida mediante una *regresión simple*, y de modo alterno mediante la *prueba de Mantel* y de *rangos múltiples de Spearman*.

Finalmente, la correlación entre las frecuencias génicas de los fragmentos polimórficos y la ubicación tanto latitudinal como longitudinal, de las localidades de captura de atunes, en busca de algún patrón de distribución clinal, fueron evaluadas mediante un modelo de correlación simple y su respectiva prueba de hipótesis.

RESULTADOS

Variabilidad genética

Las frecuencias alélicas encontradas son mostradas en la tabla 4.1. Se detectaron diez loci polimórficos. Sin embargo, en algunas poblaciones el polimorfismo se debe a la presencia de "alelos raros", especialmente en los loci *La*, *Lgg*, y *Pap-1**. La población (GC) presenta el mayor valor de polimorfismo, siendo la única en mostrar variación en todos los loci reportados con esta condición. Por su parte, las poblaciones (REVO) y (NAY) fueron las que le precedieron en relación a la proporción de polimorfismo.

En un buen número de localidades, las frecuencias alélicas de algunos loci mostraron desviaciones con respecto a las de Hardy-Weinberg. Tal es el caso de las peptidasas *La*, *Lgg*, *Pap-1**, al igual que la *Ald* y *Aaf-2** principalmente, donde los valores del índice de endogamia son en cierto grado significativos (Tabla 4.1). Las desviaciones se presentan en menor grado en los loci *Ak-2**, *Gpi-1** y *Glud* aunque los valores de endogamia resultan ser en estas enzimas más significativos (Tabla 4.1). Con respecto a la *Gpi-1**, después de adicionar los alelos de baja frecuencia (raros) al alelo más común, las diferencias no fueron significativas a excepción de las poblaciones de (OCY) y (MICH). Por su parte, las desviaciones reportadas en los loci restantes son originadas evidentemente por el exceso de homocigosis registrado (*Ald* ; $F = 0.37$), (*Gpi-1**; $F = 0.18$) y (*Glud* ; $F = 0.3$), esta situación se presenta en casi todas las poblaciones a excepción de la (SECL y COL) y en menor grado en la (CAB), especialmente en las peptidasas donde los valores de endogamia son notoriamente significativos debido a la variación basada en la presencia de alelos raros detectada en éstos.

Estas proporciones de genotipos homócigos evidenciadas por los índices de fijación registrados resultan poco usuales, y parecen ser una constante principalmente en los loci *Aaf-2**, *Ald*, y *Glud* en la mayoría de las poblaciones. En la *Aaf-2** se presenta en las poblaciones (OCY), (REVO), (MICH) y (GC). Respecto a la *Ald*, esta situación es consistente en las poblaciones (OCY), (REVO), (CLIP), (MICH), (GUE) y (GC), presentandose valores altos de F que se ubican entre 0.481 y 0.725. Mientras que en la *Glud**, los índices endogámicos fueron más moderados ubicándose en un rango de 0.027 a 0.57, siendo las poblaciones (OCY), (SECL), (MICH), (COL), y (CAB), las que presentan los valores mayores.

Para los restantes loci que no presentaron la misma condición en cuanto al índice endogámico, las desviaciones a las frecuencias genotípicas no fueron consistentes después de haber ajustado los niveles de significancia mediante el procedimiento Bonferroni (Tabla 4.2), dicha significancia persistió para la *Ald*, únicamente en las poblaciones (REVO), (OCY) y (GUE), y de manera un tanto menos drástica en (CAB), (COL) y (GC), y en la *Ak-2** para las poblaciones (GUE), (COL) y (CAB).

Tabla 4.1.- Loci polimórficos (bajo un criterio de 0.95 de frecuencia para el alelo más común), y sus respectivas frecuencias alélicas de 10 poblaciones de atún aleta amarilla *Thunnus albacares*, del Pacífico Oriental. Se muestran de igual forma las heterocigosis promedio observadas (**Hobs**) y esperadas bajo Hardy Weinberg (**Hesp**) de cada locus, el tamaño de muestra (**n**) y el índice de fijación (**F**), para cada población. La denominación de las enzimas y sus alelos fué de acuerdo con Shaklee *et al.* (1989).

Locus	Alelos	Población									
		OCY	REVO	CLIP	SECL	MICH	GUE	COL	CAB	NAY	GC
Aat-2*	-98	0.121	0.226	0.25	0.2	0.275	0.154	0.077	0.092	0.0	0.234
	-100	0.879	0.734	0.75	0.8	0.725	0.846	0.923	0.908	1.0	0.766
	n	33	32	6	10	20	39	26	38	25	47
	Hobs	0.098	0.156	0.167	0.462	0.050	0.154	0.154	0.132	0.0	0.085
	Hesp	0.283	0.39	0.375	0.355	0.399	0.260	0.142	0.167	0.0	0.359
Ak-2*	105	0.565	0.571	0.7	0.15	0.167	0.408	0.31	0.244	0.196	0.244
	100	0.435	0.429	0.3	0.85	0.833	0.592	0.69	0.756	0.804	0.756
	n	31	21	5	10	15	49	29	39	23	41
	Hobs	0.385	0.476	0.60	0.357	0.333	0.286	0.207	0.179	0.217	0.293
	Hesp	0.499	0.490	0.42	0.375	0.278	0.483	0.428	0.369	0.315	0.369
	F	0.229	0.028	-0.429	0.048	-0.20	0.409	0.517	0.513	0.309	0.206
Ald	-96	0.309	0.357	0.25	0.25	0.079	0.459	0.534	0.3	0.26	0.191
	-100	0.691	0.643	0.75	0.75	0.921	0.541	0.466	0.7	0.74	0.809
	n	34	42	6	10	19	49	29	40	25	41
	Hobs	0.190	0.238	0.50	0.214	0.158	0.306	0.241	0.20	0.20	0.085
	Hesp	0.408	0.459	0.375	0.477	0.145	0.497	0.498	0.42	0.385	0.31
	F	0.533	0.481	-0.333	0.551	-0.086	0.384	0.515	0.524	0.48	0.725
Glud	100	0.734	0.634	0.667	0.95	0.775	0.663	0.914	0.788	0.68	0.395
	97	0.266	0.366	0.333	0.05	0.225	0.337	0.086	0.213	0.32	0.605
	n	32	41	6	10	20	49	29	40	25	43
	Hobs	0.20	0.390	0.333	0.143	0.150	0.388	0.103	0.225	0.320	0.465
	Hesp	0.42	0.464	0.444	0.245	0.349	0.447	0.158	0.335	0.435	0.478
	F	0.524	0.159	0.250	0.417	0.570	0.132	0.343	0.328	0.265	0.027
Gpi-1*	108	0.061	0.098	0.333	0.056	0.079	0.19	0.185	0.125	0.146	0.2
	102	0.212	0.268	0.25	0.5	0.316	0.25	0.37	0.387	0.271	0.25
	100	0.727	0.634	0.417	0.444	0.605	0.56	0.444	0.488	0.583	0.55
	n	33	41	6	9	19	50	27	40	24	30
	Hobs	0.293	0.341	0.667	0.455	0.105	0.520	0.444	0.575	0.625	0.733
	Hesp	0.469	0.516	0.653	0.574	0.528	0.588	0.631	0.597	0.565	0.595
	F	0.376	0.339	-0.021	0.209	0.801	0.115	0.296	0.036	-0.106	-0.232

Tabla 4.1.- Continuación

		OCY	REVO	CLIP	SECL	MICH	GUE	COL	CAB	NAY	GC
Gpi-2*	-94	0.394	0.536	0.417	0.5	0.425	0.36	0.414	0.449	0.479	0.338
	-100	0.606	0.464	0.583	0.5	0.575	0.64	0.586	0.551	0.521	0.663
	n	33	42	6	10	20	50	29	39	24	40
	Hobs	0.463	0.50	0.50	0.286	0.45	0.360	0.483	0.487	0.375	0.425
	Hesp	0.481	0.497	0.486	0.49	0.489	0.461	0.485	0.495	0.499	0.447
	F	0.036	-0.005	-0.029	0.417	0.079	0.219	0.005	0.015	0.249	0.050
	La	104	0.0	0.024	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
	100	1.0	0.976	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.8
	n	34	42	6	10	20	50	24	40	20	50
	Hobs	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.16
	Hesp	0.0	0.046	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.18	0.32
	F	--	1.0	--	--	--	--	--	--	1.0	0.5
Lgg	103	0.0	0.024	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.349
	100	1.0	0.976	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.651
	n	34	42	6	10	20	50	24	40	24	43
	Hobs	0.0	0.0	0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.047
	Hesp	0.0	0.046	0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.454
	F	0.0	1.0	--	--	--	--	--	--	--	--
Pap-1*	102	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.02	0.0	0.0	0.0	0.083
	100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.98	1.0	1.0	1.0	0.917
	n	34	42	6	10	20	50	29	40	25	48
	Hobs	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Hesp	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.039	0.0	0.0	0.0	0.153
	F	--	--	--	--	--	1.0	--	--	--	--
6-Pgd	100	0.879	0.903	0.667	0.9	1.0	0.929	0.966	1.0	0.84	0.938
	98	0.121	0.097	0.333	0.1	0.0	0.071	0.034	0.0	0.16	0.063
	n	33	31	6	10	20	49	29	40	25	48
	Hobs	0.098	0.194	0.667	0.214	0.0	0.061	0.069	0.0	0.16	0.083
	Hesp	0.176	0.175	0.444	0.293	0.0	0.133	0.067	0.0	0.269	0.117
	F	0.446	-0.107	-0.50	0.270	--	0.538	-0.036	--	0.405	0.289

Los resultados de la estimación de la variabilidad genética son presentados de manera condensada en la Tabla (4.3). De manera general, para los loci examinados se observaron valores de polimorfismo y heterocigosis coincidentes con los reportados en la bibliografía, en las

poblaciones de aleta amarilla del Pacífico (Ward *et al.*, 1994; Ward, 1995), así como en otras especies cercanas. De los 28 loci detectados, 10 presentaron algún polimorfismo, que bajo un criterio de frecuencia de 0.95 del alelo más común, representa un porcentaje de polimorfismo del 35.7% (Tabla 4.3).

Tabla 4.2.- Valores de probabilidad de significancia de ji-cuadrada para probar el ajuste de las frecuencias genotípicas observadas de aloenzimas, respecto a las esperadas bajo las expectativas de Hardy-Weinberg para 10 localidades de la población de atún aleta amarilla *Thunnus albacares* del Pacífico Oriental. Los niveles de significancia fueron ajustados mediante el procedimiento de Bonferroni (Hochberg, 1988). • Valores que resultaron significativos aún después de haber ajustado los niveles de significancia y/o adicionado los alelos raros al más común.

	OCY	REVO	CLIP	SECL	MICH	GUE	COL	CAB	NAY	GC
Aat-2*	•0.00	•0.00	0.08	0.33	•0.00	•0.007	0.71	0.14	--	•0.00
Ak-2*	0.13	0.81	0.45	0.74	0.49	•0.003	•0.004	•0.001	0.10	0.16
Ald	•0.00	•0.001	0.52	0.03	0.76	•0.006	•0.004	•0.001	0.011	•0.00
Glud	•0.001	0.27	0.39	0.06	•0.006	0.32	0.03	0.03	0.15	0.79
Gpi-1*	0.003	0.076	0.20	0.26	•0.00	0.25	0.11	0.48	0.73	0.39
Gpi-2*	0.75	0.96	0.88	0.09	0.64	0.10	0.90	0.86	0.19	0.69
La	--	•0.00	--	--	--	--	--	--	--	•0.00
Lgg	--	•0.00	--	--	--	--	--	--	--	•0.00
Pap-1*	--	--	--	--	•0.00	•0.00	--	--	--	•0.00
6-Pgd	•0.002	0.59	0.301	0.22	--	•0.00	0.89	--	0.03	0.02

Por su parte la heterocigosis observada se ubicó dentro de un rango de 4.5% a 12.3% ($X = 0.074 \pm 0.029$), para los loci analizados, excepto en una de las localidades (CLIP), en la que se presentó un valor notoriamente distinto (12.3%), tal vez debido al tamaño de la muestra ($n = 6$). En relación a los tamaños de muestra de las demás localidades, éste osciló en un rango de 14 a 50 individuos. El valor de heterocigosis total (H_T), corresponde con los reportados en la literatura para túnidos y algunas especies afines (Tabla 1.1). Se observa en una buena parte de los loci analizados, una deficiencia de heterocigosis resaltada por los índices de fijación, para la **ALD** ($F = 0.413$), **AAT-2*** ($F = 0.467$), **GLUD*** ($F = 0.28$). Los resultados de la heterocigosis media observada y esperada, muestran diferencias estadísticas significativas ($t = 3.5921 > t_{\alpha = 0.05}$).

Tabla 4.3.- Resumen de la variabilidad aloenzimática encontrada de las localidades estudiadas en el presente estudio, de las poblaciones de atún aleta amarilla *Thunnus albacares* del Pacífico Oriental. La mayoría de las localidades a excepción de una (OCY), se localizan dentro del Area de Regulación de la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CYRA).

Población	N media	# promedio alelos/locus	% loci polimórficos	Heterocigosis media		Endogamia (F)
				Observada	Esperada	
OCY	41.7 ± 0.1	1.3 ± 0.1	25.0	.062 ± 0.024	.098 ± 0.034	0.334
REVO	40.4 ± 0.9	1.4 ± 0.1	25.0	.082 ± 0.03	.110 ± 0.037	0.388
CLIP	6.0 ± 0.0	1.3 ± 0.1	25.0	.123 ± 0.044	.114 ± 0.039	-0.073
SECL	13.9 ± 0.1	1.3 ± 0.1	25.0	.076 ± 0.028	.100 ± 0.035	0.23
MICH	19.8 ± 0.2	1.3 ± 0.1	25.0	.045 ± 0.021	.082 ± 0.031	0.434
GUE	49.5 ± 0.4	1.3 ± 0.1	25.0	.074 ± 0.028	.104 ± 0.037	0.4
COL	28.5 ± 0.3	1.3 ± 0.1	21.4	.061 ± 0.025	.086 ± 0.035	0.22
CAB	39.9 ± 0.1	1.3 ± 0.1	21.4	.064 ± 0.028	.085 ± 0.034	0.27
NAY	24.6 ± 0.2	1.3 ± 0.1	25.0	.068 ± 0.029	.095 ± 0.034	0.37
GC	48.2 ± 0.9	1.4 ± 0.1	35.7	.085 ± 0.034	.129 ± 0.037	0.423
Total/media	312.5	1.32 ± 0.1	35.7	.074 ± 0.029	.100 ± 0.035	

En relación a los análisis de los RAPD's, fueron examinados de manera preliminar, 40 primers correspondientes a las series **OPA** y **OPF** en búsqueda de polimorfismo. De los primers analizados, uno de los que generó polimorfismo claro y consistente, fué el OPF-10, hubo algunos otros que generaron productos de amplificación polimórficos aunque en menor número y consistencia.

El primer OPF-10 de diez pares de bases (con sentido 5'-3'), tiene un contenido del 60% de G + C (guanina y citosina) y la secuencia (GGAAGCTTGG). El número de fragmentos amplificados fué de 11, de los cuales 10 presentaron polimorfismo (Tabla 4.4). El tamaño de los mismos fué de 200 a 900 pb (pares de bases). De éstos, 7 fragmentos presentan frecuencia fija (frecuencia del alelo = 1.0) al menos en alguna de las 9 poblaciones analizadas. Los fragmentos F10-3 y F10-4, son los que se presentan en un mayor número de poblaciones con frecuencia fija (44 %). El fragmento F10-4, es el que presenta mayores valores significativos de heterogeneidad de frecuencias a través de todas las poblaciones. No se presentaron fragmentos

exclusivos o únicos para alguna de las poblaciones. Las poblaciones fuera del CYRA (OCY) y de la localidad de las Revillagigedo (REVO), son las que presentan el mayor número de fragmentos fijos (menor polimorfismo). Los fragmentos fueron registrados inicialmente como presencia y/o ausencia, y a partir de dicho registro fueron estimadas las frecuencias alélicas de los fragmentos. El resultado de la corrección aplicada a las estimaciones de las frecuencias debidas al sesgo que genera la existencia de un alelo nulo (o recesivo) en los RAPD's mediante el procedimiento de Le Corre (1996), resultó en valores muy similares a los estimados inicialmente sin aplicar las correcciones a este alelo. Aunque se logran observar algunas diferencias atribuibles claramente a las subestimaciones generadas por éste debido a la imposibilidad de su registro en los geles dada su condición de ausencia. Las frecuencias alélicas corregidas son mostradas en la Tabla 4.4.

El polimorfismo detectado entre las poblaciones analizadas para los fragmentos amplificados se ubicó en un rango del 54% al 90%, siendo las poblaciones (OCY) y (REVO), las de menor polimorfismo. En tanto que la población frente a las costas de Colima (COL), fué la que mostró mayor variación en los fragmentos amplificados (Tabla 4.4). En lo relacionado con la heterocigosis esperada bajo los supuestos de Hardy-Weinberg, los valores se ubicaron en un rango del 0.227 al 0.337, en las poblaciones (REVO) y (COL), respectivamente.

Dicho valor contrasta con los obtenidos para aloenzimas, que se ubican de 0.082 a 0.129, asimismo la diversidad media entre poblaciones fué significativamente más baja en aloenzimas ($H_s = 0.1$), que en RAPD's ($H_s = 0.3$). No obstante, la correlación entre los valores de heterocigosis media esperada (H_e) de las aloenzimas v.s. la H_e de los RAPD's, resultó relativamente alto y significativamente distinto de cero ($r = 0.6$; $P = 0.1$), lo que muestra que ambos grupos de datos proceden de la misma población. El ajuste quizás fué influido por el reflejo de las desviaciones importantes en las frecuencias genotípicas detectadas en aloenzimas y derivadas de los índices endogámicos significativos. El cálculo de las frecuencias alélicas, con base en las frecuencias del alelo dominante, no hace posible la estimación de la heterocigosis observada, impidiendo verificar el ajuste de las frecuencias de los genotipos a la distribución del modelo de Hardy-Weinberg.

Tabla 4.4.- Frecuencias alélicas de los fragmentos amplificados mediante RAPD's del primer OPF-10, de 9 poblaciones de atún aleta amarilla *Thunnus albacares* del Pacífico Oriental. Las frecuencias alélicas fueron corregidas a partir del procedimiento utilizado por Le Corre *et al.* (1997). Se presentan también los valores de heterocigosis esperada (H_e). Los fragmentos van ordenados de forma creciente con base en el tamaño (en pares de bases) de éstos.

Fragmento	OCY	REVO	CLIP	SECL	MICH	COL	CAB	NAY	GC
F10-1									
a	0.672	0.401	0.361	0.438	0.111	0.438	0.364	1.0	0.344
b	0.328	0.599	0.639	0.562	0.889	0.562	0.636	0	0.656
(n)	8	8	7	9	5	9	12	8	9
H_e	0.438	0.48	0.461	0.492	0.197	0.492	0.463	0.0	0.451
F10-2									
a	1.0	1.0	0.49	0.345	0.388	0.263	0.3	0.303	0.436
b	0	0	0.51	0.655	0.612	0.737	0.7	0.697	0.564
(n)	8	8	7	9	5	9	12	8	9
H_e	0.0	0.0	0.499	0.452	0.475	0.39	0.42	0.423	0.492
F10-3									
a	0	0	0.161	0.122	0.237	0.059	0	0.216	0
b	1.0	1.0	0.839	0.878	0.763	0.941	1.0	0.784	1.0
(n)	8	8	7	9	5	9	12	8	9
H_e	0.0	0.0	0.27	0.214	0.362	0.111	0.0	0.339	0.0
F10-4									
a	1.0	1.0	0.489	0.189	0.587	0.189	0.3	1.0	1.0
b	0	0	0.511	0.811	0.413	0.811	0.7	0	0.0
(n)	8	8	7	9	5	9	12	8	9
H_e	0.0	0.0	0.489	0.307	0.485	0.307	0.42	0.0	0.0
F10-5									
a	0.401	0.519	0.077	0.438	0.388	0.55	0.434	0.067	0.189
b	0.599	0.481	0.923	0.562	0.612	0.45	0.566	0.933	0.811
(n)	8	8	7	9	5	9	12	8	9
H_e	0.481	0.499	0.142	0.492	0.475	0.495	0.4913	0.124	0.306
F10-6									
a	1.0	0.673	0.161	0.263	0.111	0.263	0.3	0.216	0.059
b	0	0.327	0.839	0.737	0.889	0.737	0.7	0.784	0.941
(n)	8	8	7	9	5	9	12	8	9
H_e	0.0	0.44	0.27	0.388	0.197	0.388	0.412	0.34	0.111
F10-7									
a	0.303	1.0	0.255	0	0.237	0.263	0.364	0.303	0.262
b	0.697	0	0.745	1.0	0.763	0.737	0.636	0.697	0.738
(n)	8	8	7	9	5	9	12	8	9
H_e	0.422	0.0	0.38	0.0	0.362	0.388	0.463	0.422	0.387
F10-8									
a	0.519	0.303	0	0	0	0.122	0.3	0.402	0.55
b	0.481	0.697	1.0	1.0	1.0	0.878	0.7	0.598	0.45
(n)	8	8	7	9	5	9	12	8	9
H_e	0.499	0.422	0.0	0.0	0.0	0.214	0.42	0.481	0.496
F10-9									
a	0.519	0.673	0.077	0.189	0.237	0.445	0.242	0.674	0.436
b	0.481	0.327	0.923	0.811	0.763	0.655	0.758	0.326	0.564
(n)	8	8	7	9	5	9	12	8	9
H_e	0.499	0.44	0.142	0.307	0.362	0.452	0.367	0.437	0.492
F10-10									
a	0.138	0.067	0.077	0.059	0.111	0.438	0.188	0.216	0.122
b	0.862	0.933	0.923	0.941	0.889	0.562	0.812	0.784	0.878
(n)	8	8	7	9	5	9	12	8	9
H_e	0.238	0.124	0.142	0.111	0.197	0.492	0.305	0.339	0.214

Heterogeneidad de frecuencias alélicas

Los valores resultantes de heterogeneidad de frecuencias de aloenzimas obtenidos mediante el análisis de contingencia, mostraron diferenciación significativa en todos los loci a excepción del *Gpi-1** ($P = 0.066$), inclusive después de ajustar los niveles de significancia mediante el procedimiento Boferroni (Tabla 4.5). Los valores de mayor significancia fueron para las enzimas *GLUD*, *LA*, y *LGG* (cuyos valores de χ^2 se ubicaron en un rango de 57.95 a 177.7).

Tabla 4.5.- Resultado del análisis de contingencia efectuado para determinar la heterogeneidad de las frecuencias alélicas de los loci polimórficos de aloenzimas, entre las localidades de altún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) estudiadas en el OPO. P , es la probabilidad de significancia de los valores de χ^2 .

Locus	No. de alelos	χ^2	g.l.	P
<i>Aat-2*</i>	2	28.41	9	.00081
<i>Ak-2*</i>	2	45.59	9	.0000
<i>Ald</i>	2	40.98	9	.00001
<i>Glud</i>	2	57.96	9	.0000
<i>Gpi-1*</i>	3	27.72	18	.06636
<i>Gpi-2*</i>	2	22.23	9	.00819
<i>La</i>	2	82.87	9	.0000
<i>Lgg</i>	2	177.72	9	.0000
<i>Pap-1*</i>	2	31.07	9	.00029
<i>6-Pgd</i>	2	33.07	9	.00013
Total		547.56	99	.0000

El análisis de contingencia en los RAPD's por su parte, para verificar la heterogeneidad de las frecuencias alélicas entre las poblaciones resultó significativo para la mayoría de los fragmentos amplificados, a excepción de F10-3 ($P = 0.087$), F10-10 ($P = 0.05$), y marginalmente significativo para F10-5 ($P = 0.012$; Tabla 4.7). Los fragmentos con la mayor heterogeneidad de frecuencias a través de todas las poblaciones, fueron el F10-4 y F10-6 ($\chi^2 = 83.1$ y 53.6 , respectivamente).

Estimadores de subdivisión poblacional

Los estimadores de subdivisión poblacional se basan en las desviaciones que sobre las frecuencias de los alelos de las poblaciones, produce el denominado efecto "Wahlund". Este se deriva de sumar las proporciones fenotípicas de dos poblaciones que están en equilibrio de

Hardy-Weinberg pero que difieren en sus frecuencias alélicas y producen un falso equilibrio de H-W. Este fenómeno genera una varianza de la distribución binomial a la que se ajustan las frecuencias alélicas en las poblaciones según el modelo de Hardy-Weinberg y puede ser fácilmente estimado (Hartl y Clark, 1989).

En la tabla (4.6), se presentan estos estadísticos obtenidos mediante el procedimiento de Wright (1965) para aloenzimas. Los resultados se presentan por loci y como la suma ponderada de cada uno de éstos representando el grado de diferenciación genética debida a discrepancias significativas en las distribuciones alélicas.

Tabla 4.6.- Estimaciones de los estadísticos de Wright (1965)¹ obtenidos mediante aloenzimas, del atún aleta amarilla del Pacífico Oriental, obtenidas mediante el programa BIOSYS, junto con las estimaciones de estos parámetros obtenidos de manera alterna mediante el procedimiento de Weir y Cockerham (1984)². Las medias y los "errores estándar" mediante este último procedimiento, se obtuvieron por medio de "jackknife" mientras que los intervalos de confianza fueron estimados mediante 1000 remuestros por "bootstrap".

Locus	¹ F _{IT}	² F	¹ F _{ST}	² θ	¹ F _{IS}	² f	P
<i>Aat-2*</i>	0.495	0.555	0.054	0.022	0.467	0.546	0.05079
<i>Ak-2*</i>	0.278	0.346	0.128	0.069	0.172	0.308	0.000012
<i>Ald</i>	0.456	0.524	0.073	0.048	0.413	0.499	0.00082
<i>Glud</i>	0.344	0.332	0.088	0.093	0.280	0.267	0.000
<i>Gpi-1*</i>	0.196	0.198	0.034	0.003	0.167	0.196	0.98632
<i>Gpi-2*</i>	0.131	0.131	0.031	0.024	0.104	0.109	0.04872
<i>La</i>	0.745	0.478	0.128	0.188	0.707	0.412	0.000
<i>Lgg</i>	0.935	0.884	0.302	0.561	0.907	0.837	0.000
<i>Pap-1*</i>	1.000	1.000	0.050	0.049	1.000	1.000	0.00505
<i>6-Pgd</i>	0.167	0.274	0.098	0.030	0.077	0.255	0.02502
Media	0.318	0.3540	0.075	0.0506	0.263	0.319	
Error Std.		0.0680		0.0165		0.065	
I.C. al 95%		0.2581-		0.028-		0.2323-	
		0.5142		0.088		0.478	

De la misma forma en esa Tabla, se muestran los valores estimados de los índices de subdivisión obtenidos mediante el procedimiento propuesto por Weir y Cockerham (1984) y que representan cierta analogía con los estadísticos de Wright. Así, existe cierta equivalencia entre los parámetros; $F_{IT} = F$, $F_{ST} = \theta$, $F_{IS} = f$ (Weir y Cockerham, 1984). El valor promedio de la F_{ST} de Wright (0.075), difiere poco de la θ de Weir ($F_{ST} - \theta = 0.0506$). Esta diferencia, si consideramos el sesgo resultante de la estimación de θ (0.0165) para la estimación de la F_{ST} , ambos valores resultan muy semejantes (0.058). Las diferencias entre ambos estimadores

pueden resultar del hecho que al obtener la F_{ST} , no se consideran las diferencias entre los tamaños de muestra de las localidades estudiadas. De manera general se observa poca o nula diferenciación o si la existe ésta es moderada, el valor de θ indica un 3.4% atribuible a diferencias entre poblaciones, con un sesgo asociado al muestreo del 1.6%.

Considerando el error de estimación, de manera individual, los loci presentaron valores de θ (F_{ST}) que oscilan entre 0.0057 a 0.28. Resulta evidente la contribución significativa de aquellos loci que presentaron variación soportada por "alelos raros". Tal es el caso del *La* (0.0858) y *Lgg* (0.2805), cuyos valores pueden ser comparables a especies con gran divergencia (Shaklee, *et al.* 1982). Los valores significativos en estos loci, quizás resultan del hecho de presentar alelos con frecuencia fija en algunas poblaciones o a que los "alelos raros" ocasionalmente aparecen en todas las poblaciones. Adicionalmente, existe también la posibilidad de que con tamaños de muestra no representativos como es el caso de algunas de las poblaciones, exista una sobreestimación de θ . Por otra parte, algunos de los loci con valores de θ significativos como es el caso de *Ak-2** ($\theta = 0.069$), *Ald* ($\theta = 0.0481$) y *Glud* ($\theta = 0.0927$), tienen asociados valores de error atribuible al muestreo demasiado altos (2.8% a 6.7%). Omitiendo el valor del error de la estimación, los valores de subdivisión se reducen de manera considerable, ubicándose en un rango del 1.7 % al 4.0 %.

Por su parte, los loci restantes presentan valores de θ poco significativos de cero, este es el caso del *Aaf-2**, con un porcentaje de divergencia del 0.16%, y el *Gpi-2** con 0.37%. En esta última, el valor del error de estimación resulta incluso mayor que el de θ (-0.14%). Este resultado contrasta con el obtenido por Ward *et al.* (1994), para poblaciones del Pacífico Centro-Occidental y Oriental ($G_{ST} = 9.8\%$, con un error asociado del 0.8%), y para regiones interoceánicas (Atlántico, Índico y Pacífico: $G_{ST} = 11\%$).

Se encontró que los valores de θ fueron significativamente distintos de cero para *Ak-2**, *Ald*, *Glud*, *La* y *Lgg*, *Gpi-2**, *6-Pgd*, y *Pap-1**. Finalmente los valores obtenidos para *Gpi-1**, y *Aaf-2**, no resultaron ser estadísticamente diferentes de cero (Tabla 4.6).

Respecto a las estimaciones de los estadísticos F de Wright en los RAPD's, dada la forma en la que fueron obtenidas las frecuencias alélicas de los fragmentos amplificados, esto es, a partir de la contabilización de los genotipos recesivos y en consecuencia el desconocimiento de la proporción de heterócigos, únicamente es posible la estimación del índice de subdivisión poblacional F_{ST} , que se presenta en la Tabla 4.7.

Tabla 4.7.- Estimaciones del índice de subdivisión poblacional (F_{ST}) en 9 localidades de atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) del Pacífico Oriental para cada fragmento amplificado mediante RAPD's. Se presenta también la probabilidad de que los valores sean significativamente distintos de cero (P^*), después de aplicar una prueba de ji-cuadrada y después de haber ajustado los valores de las frecuencias del alelo nulo. P^{**} , es la probabilidad de la heterogeneidad de frecuencias derivada de un análisis de tablas de contingencia.

Fragmento	F_{ST}	P^*	P^{**}
F10-1	0.178	0.00079	0.00012
F10-2	0.272	0.000002	0.00000
F10-3	0.000	1.0000	0.08684
F10-4	0.551	0.0000	0.00000
F10-5	0.034	0.74684	0.01258
F10-6	0.235	0.000024	0.00000
F10-7	0.169	0.00136	0.00000
F10-8	0.030	0.80943	0.00010
F10-9	0.088	0.10515	0.00080
F10-10	0.000	1.0000	0.05034
Total	0.15	0.00289	0.00000

En términos generales, el valor de F_{ST} promediado para todos los fragmentos es significativo $F_{ST} = 0.15$ y en una proporción del doble, al obtenido por medio de aloenzimas, ($P = 0.003$). Este indica un 15 % de divergencia entre las poblaciones analizadas atribuible a diferencias genéticas. Lo anterior es indicativo de la presencia de una estructura genética de la población un tanto moderada.

Es preciso resaltar que dichos valores pueden resultar en sobrestimaciones de los datos, dadas las suposiciones que hay que asumir en su interpretación, como la presencia y/o ausencia de fragmentos amplificados (Smith *et al.* 1997), y su naturaleza dominante y dialéctica (Le Corre *et al.*, 1997). Sin embargo resultan muy útiles cuando son equiparadas con otro tipo de datos como las aloenzimas.

Análisis jerárquico de los estimadores de subdivisión poblacional

Con el fin de identificar la relación de las diferentes localidades estudiadas con una escala latitudinal y/o longitudinal, se agruparon las poblaciones de acuerdo a su ubicación en diferentes regiones: norte, centro y sur en el sentido latitudinal, y nerítica, interoceánica y oceánica en la escala longitudinal (Tabla 4.8). Las estimaciones de los estadísticos de Wright mediante el procedimiento de Weir y Cockerham (1986) en las aloenzimas, fueron usados para determinar el agrupamiento jerárquico de las poblaciones.

Tabla 4.8.- Estimaciones de los estadísticos de Wright obtenidos mediante aloenzimas, siguiendo el procedimiento de Weir y Cokerham (1984) para el análisis jerárquico del agrupamiento de las localidades de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental. Las localidades fueron agrupadas como norte-centro-sur (NCS) en el sentido latitudinal tomando como referencia la franja de los 15-20° N, y como nerítica-interoceánica-oceánica (NIO) en el sentido longitudinal.

Locus	$F = F_{IT}$		$F_{ST} = \theta$		$f = F_{IS}$	
	NCS	NIO	NCS	NIO	NCS	NIO
AAT-2*	0.5111	0.5744	0.0187	0.0210	0.5422	0.5641
AK-2*	0.3487	0.4981	0.0580	0.1807	0.3099	0.3773
ALD*	0.5321	0.5419	0.0401	0.0023	0.5133	0.5403
GLUD*	0.3297	0.3092	0.0184	-0.0205	0.3181	0.3227
GPI-1*	0.2008	0.1371	0.0007	-0.0091	0.1992	0.1394
GPI-2*	0.1296	0.1355	0.0123	-0.0032	0.1186	0.1383
LA*	0.5003	0.4908	0.1429	0.0466	0.4545	0.4812
LGG*	0.8420	0.8955	0.1756	0.0646	0.8237	0.8923
Pap-1*	1.000	—	0.0086	—	1.000	—
6-PGD*	0.3099	0.2791	0.0030	-0.0060	0.3089	0.1677
Media	0.3517	0.3570	0.0266	0.0192	0.3336	0.3444
Error std.	0.0687	0.0675	0.0090	0.0155	0.0665	0.0681
I.C. al 95%	0.2570-	0.2611-	0.129-	-0.0007-	0.2434-	0.2508-
	0.5094	0.5157	0.0449	0.0497	0.4885	0.5057

REGIÓN NORTE, CENTRO Y SUR

Los valores de θ para el agrupamiento en regiones norte, centro y sur, se ubicaron en un rango de 0.0055 a 0.0732 (Tabla 4.8). En la mayoría de los casos, el error estándar de los loci analizados resultó ser mayor a θ , a excepción de los valores en *La* ($\theta = 0.1429$) y *Lgg* ($\theta = 0.1756$), indicando poca o nula diferenciación en este sentido. En términos generales, los valores de F , θ , y f , agrupados latitudinalmente, no difieren en mucho de los obtenidos sin agrupamiento. Inclusive, en casos como el de *Gpi-1**, *Gpi-2**, *Lgg* y *6-Pgd*, los valores disminuyen de manera significativa. Por el contrario, para la *GLUD* el valor de θ logró incrementarse notoriamente ($\theta = 0.0184$). La cifra promedio de θ para todos los loci en su conjunto es de 0.0266 con un error atribuible al muestreo de tan sólo 0.9% (Tabla 4.8). Sin embargo, este contrasta con la amplitud del intervalo de confianza, indicando la variabilidad es grande y que tal vez es generada por los valores extremos de los loci *La* y *Lgg*. De esta forma la contribución de éstos dos últimos al valor global de θ resulta significativa traducéndose en un índice de θ estadísticamente distinto de cero ($P = 0.00001$), aunque al parecer un tanto sesgado, por las sobrestimaciones de θ en loci con variación originada por "alelos raros".

REGIÓN NERÍTICA, INTEROCEÁNICA Y OCEÁNICA

Ninguno de los loci analizados mostró divergencia significativa en sentido longitudinal, a no ser del aumento en los valores de θ para el locus *Ak-2** ($\theta = 0.18$) y un valor de error estandar del 7.8%, lo cual establece el valor de θ atribuible a diferenciación poblacional, en un 10 % (Tabla 4.8). El locus *Gpi-1** ($\theta = -0.0091$), en cuyo valor de divergencia se esperaba un aumento significativo, con el incremento en la distancia longitudinal entre localidades partiendo de la costa, tuvo un valor poco significativo en relación al obtenido por Ward *et al.* (1994). Sin embargo, presenta un alto sesgo posiblemente resultado del patrón de distribución de las frecuencias genéticas en este locus. El valor promedio de θ para todos los loci, correspondió a un 1.92% de divergencia genética, con un error de estimación del 1.5%. Este valor se reduce a sólo un 0.42% de diferencias atribuibles a divergencia genética (Tabla 4.8). De ésta forma la diferenciación en este plano es poco significativa, aún en menor grado que en el sentido latitudinal (norte,centro,sur). El intervalo de confianza resultante del "bootstraping" incluye al cero, por lo que cualquier divergencia en dicho sentido debe ser considerada con reserva. Resalta por otra parte, el notable descenso en el valor de θ mostrado por *Glud* (-0.0205), *La* ($\theta = 0.046$) y *Lgg* ($\theta = 0.064$), confirmando la escasa diferenciación encontrada en dicho sentido.

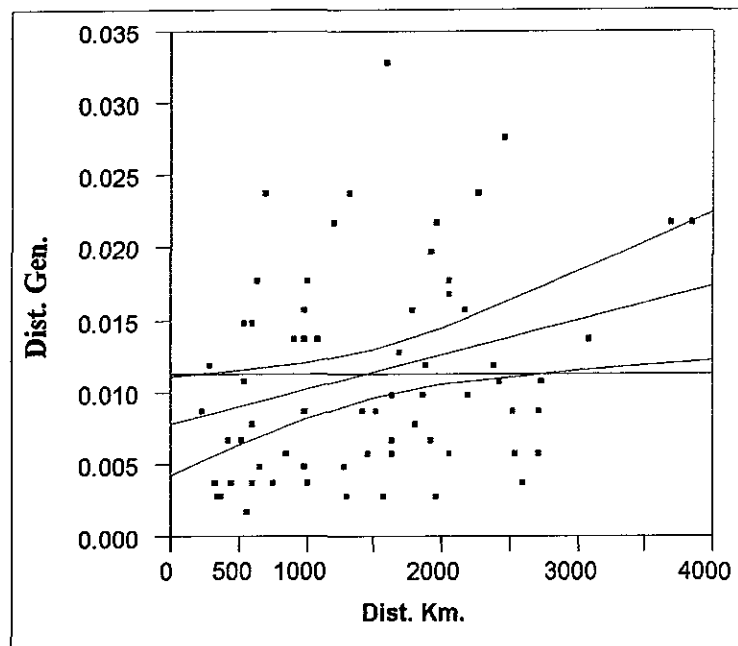
Distancia genética

Los valores de distancia obtenidos se ubican en un rango de 0.0 a 0.022, en tanto que aquellos valores menores (0.0 a 0.005) se encuentran aparentemente entre las localidades más alejadas a la costa, los valores mayores (0.006 a 0.022) se observaron con mayor frecuencia entre éstas localidades y las de la región costera (Tabla 4.9). Lo anterior podría representar una posible evidencia de diferenciación en sentido longitudinal.

Tabla 4.9.- Valores de mínima distancia genética no sesgada de Nei (1972), resultantes del análisis de aloenzimas, arriba de la diagonal, e identidad genética no sesgada (Nei, 1978), abajo de la diagonal, entre pares de poblaciones de aleta amarilla del Pacífico Oriental.

POBLAC.	REVO	OCY	CLIP	SECL	MICH	GUE	COL	CAB	NAY	GC
REVO	*****	0.00	0.00	0.005	0.008	0.002	0.008	0.006	0.007	0.011
OCY	1.00	*****	0.00	0.005	0.006	0.001	0.006	0.004	0.004	0.014
CLIP	1.00	1.00	*****	0.006	0.011	0.002	0.009	0.008	0.008	0.015
SECL	0.994	0.994	0.993	*****	0.004	0.004	0.001	0.001	0.003	0.015
MICH	0.991	0.994	0.988	0.995	*****	0.007	0.009	0.002	0.004	0.012
GUE	0.998	0.999	0.997	0.996	0.992	*****	0.002	0.002	0.004	0.014
COL	0.992	0.993	0.99	0.999	0.99	0.997	*****	0.002	0.005	0.022
CAB	0.994	0.996	0.991	0.999	0.998	0.997	0.998	*****	0.001	0.014
NAY	0.993	0.995	0.991	0.997	0.996	0.996	0.994	0.999	*****	0.01
GC	0.987	0.984	0.982	0.983	0.987	0.984	0.976	0.985	0.989	*****

Por su parte, la posibilidad de una correlación entre los índices de distancia genética y la distancia geográfica (Figura 4.1), explicó tan sólo un 8.5 % ($r^2 = 0.085$). No obstante de que la prueba de hipótesis de la pendiente ($P = 0.0082$), y del análisis de varianza del modelo ($P = 0.017$), indican relación significativa entre las variables, la evidencia para refutar la ausencia de relación entre variables es sólida. Esto por la gran dispersión observada en los datos y a que una buena cantidad de éstos se ubican fuera de la bandas de confianza, además de que el error atribuible al azar contribuye de manera significativa al error total (0.0029 y 0.0032 respectivamente).



$$Y = 0.0077 + 0.000024X$$

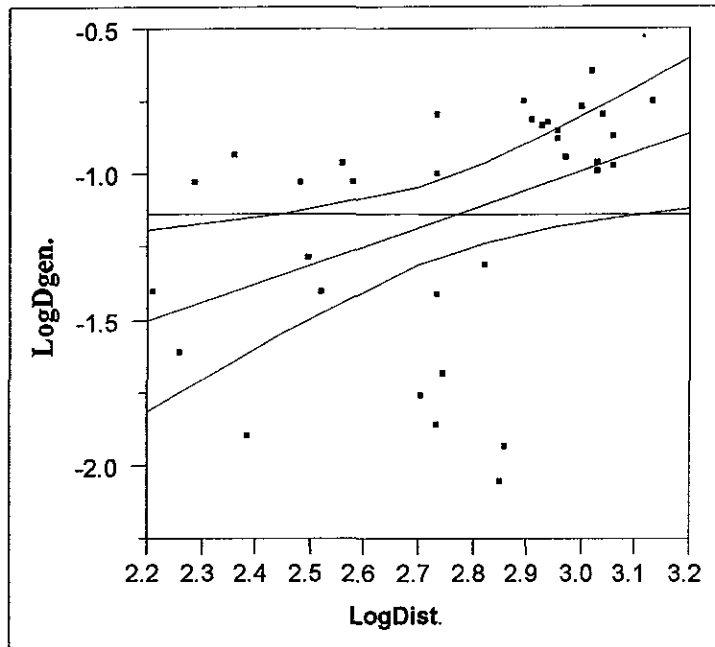
$$r^2 = 0.085; P = 0.017$$

Fig. 4.1.- Variación de la distancia genética de Nei (1978) obtenida mediante aloenzimas, con el incremento en la distancia entre localidades (en kilómetros) de atún aleta amarilla en el OPO. La regresión dió una recta de ajuste con pendiente distinta a cero, no obstante resulta insuficiente como para indicar relación entre ambas variables.

El análisis de distancia genética de Nei (1978) entre las poblaciones obtenidos mediante RAPD's, generó valores heterogéneos (Tabla 4.10). Los valores se ubican en un intervalo que va desde 0.0 (para las poblaciones CLIP-GUE y COL-CAB), a 0.231 (para las poblaciones REVO-SECL). Los valores mayores se observan en las comparaciones de las poblaciones OCY, REVO (con un rango de 0.11 a 0.231), con respecto al resto de las localidades, y en menor proporción en las poblaciones NAY, SECL, y COL (0.012 a 0.138). Por su parte, las localidades CLIP, GUE, y GC, presentan los valores menores ubicados dentro de un rango de 0.0 a 0.11. Estos valores son similares a los reportados en peces y considerados dentro de un nivel intrapoblacional de divergencia estimados mediante aloenzimas (Grant, 1987), y se encuentran en el límite inferior de los valores de distancia genética en el nivel interespecífico (0.08 a 1.27), estimados mediante aloenzimas para diferentes especies de atunes (Elliott y Ward, 1995). Los valores de distancia genética entre poblaciones, resultan coherentes en el sentido de que existe notoria correspondencia, entre la distancia de separación de las muestras y su diferenciación genética en términos de distancia. Sin embargo al evaluar la correlación de las matrices de distancias genéticas estimadas mediante aloenzimas, y las obtenidas para el análisis de RAPD's mediante la prueba de Mantel, se observa una baja correlación entre las distancias basadas en ambos marcadores ($r = 0.28$; $P = 0.07$).

Tabla 4.10.- Estimaciones de la distancia genética de Nei (1978) mediante la utilización de RAPD's, entre pares de poblaciones de 9 localidades de la población de atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) del Pacífico Oriental. Las distancias fueron obtenidas mediante el programa BIOSYS, a partir de las frecuencias alélicas de los fragmentos amplificados.

	OCY	REVO	CLIP	SECL	MICH	COL	CAB	NAY	GC
OCY	*****								
REVO	0.054	*****							
CLIP	0.160	0.165	*****						
SECL	0.185	0.231	0.021	*****					
MICH	0.166	0.157	0.000	0.014	*****				
COL	0.175	0.185	0.041	0.009	0.025	*****			
CAB	0.141	0.147	0.018	0.012	0.013	0.000	*****		
NAY	0.113	0.151	0.103	0.138	0.113	0.121	0.098	*****	
GC	0.110	0.118	0.050	0.105	0.040	0.097	0.054	0.041	****



$$\log Y = -2.92 + \log X(0.645)$$

$$r^2 = 0.173 \text{ (} P = 0.014; \text{ gl} = 1\text{)}$$

Figura 4.2.- Recta de ajuste por mínimos cuadrados, que muestra la relación entre la distancia en millas náuticas entre las localidades analizadas de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental (*Thunnus albacares*) y las distancias genéticas (Nei, 1972) obtenidas a partir de las frecuencias alélicas de los fragmentos amplificados por medio del análisis de RAPD's.

Por su parte, la correlación entre la distancia que separa a las localidades y la distancia genética entre éstas estimada mediante RAPD's, resulta significativa ($P = 0.01$), aunque no lo suficiente para considerar un buen ajuste dado el valor obtenido para la correlación

de las variables. El coeficiente de correlación resultó moderado ($r^2 = 0.173$), explicando aproximadamente un 17% de la variación de la distancia genética entre localidades, respecto a la distancia de separación entre estas (Fig. 4.2). La modesta correlación entre ambas variables, puede ser indicativa de un patrón de mayor complejidad que apoya la hipótesis en el sentido de que la diferenciación obedece a un aislamiento ligado a los patrones de corrientes del Océano Pacífico Oriental, tal vez con una influencia débil de divergencia originada por "aislamiento por distancia".

Análisis de conglomerados

El fenograma obtenido del análisis de "cluster" de las distancias genéticas, se muestra en las Figuras 4.3 y 4.4. El agrupamiento de las localidades confirma la relación estrecha entre las localidades ubicadas en la región oceánica con respecto de algunas de las neríticas. Se aprecia claramente la formación de un grupo entre estas localidades con una tendencia de separación que va de la región de fuera del CYRA al oeste hasta los 110°W, en dirección hacia el noreste hasta adentrarse en el Golfo de California (OCY, REVO, MICH, CLIP, GC). Este grupo se separa del resto de las localidades (NAY, GUE, CAB, COL), las cuales se ubican en la zona costera hacia el este de los 105°, estas no forman un grupo definido, sin embargo se observa una tendencia de separación en un sentido latitudinal de norte a sur.

Resalta la separación del resto del grupo de la localidad (SECL), misma que se encuentra hacia el sur de resto de las localidades. De la misma forma, una de las localidades nerítica (MICH), se agrupa con las oceánicas, estas a su vez se encuentran sobre una línea latitudinal que sigue la trayectoria del flujo de la corriente ecuatorial en dirección hacia el oeste, al nivel de la convergencia de ésta con la corriente de California. Estos resultados junto con los de distancias genéticas, confirman los arrojados de las estimaciones de F_{ST} y/o θ , en el sentido de una débil diferenciación que al parecer se presenta con mayor tendencia longitudinal que latitudinal.

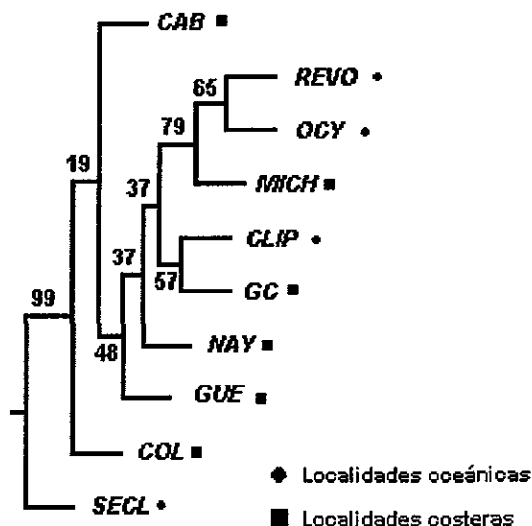


Figura 4.3.- Dendrograma resultante del análisis de cluster de las distancias genéticas de las aloenzimas, entre pares de localidades de aleta amarilla del Pacífico Oriental mediante el método de Neighbor-joining, utilizando 100 remuestros por "bootstrap". Los valores de distancia se obtuvieron mediante el índice de distancia de Nei (1972).

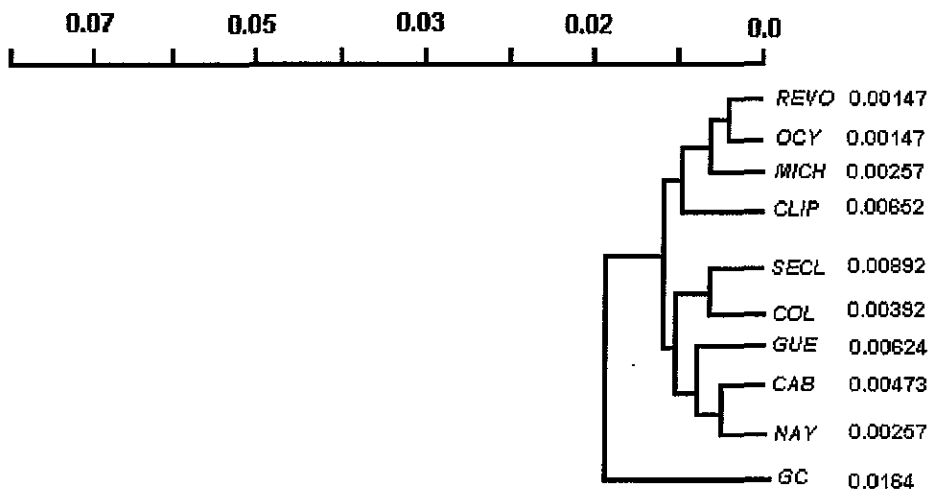


Figura 4.4.- Dendrograma obtenido mediante UPGMA que muestra las distancia de las ramas, obtenido del análisis de agrupamiento y mediante la utilización de la distancia genética de Nei (1972) entre pares de poblaciones obtenidas mediante aloenzimas, para 10 localidades de atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) del Pacífico Oriental.

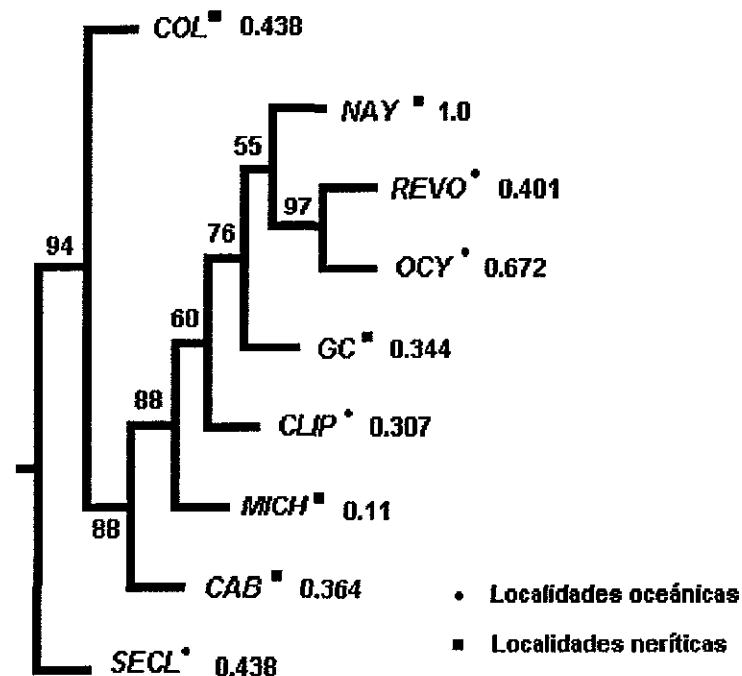


Figura 4.5.- Análisis de agrupamiento mediante el método de "neighbor-joining", donde se muestra la forma en que se relacionan en términos de distancia genética (Nei, 1972), las localidades analizadas de la población de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental, de acuerdo a las frecuencias alélicas de los fragmentos amplificados mediante RAPD's. Los árboles fueron obtenidos a través de 100 remuestreos utilizando "bootstrap" y los valores sobre las ramas representan la frecuencia con la que ocurren las asociaciones entre las localidades respecto de los árboles generados mediante el remuestreo, mientras que los valores a la derecha de las ramas representan el largo de éstas.

Por su parte, el análisis de agrupamiento correspondiente en los RAPD's, permite visualizar de manera más esquemática la asociación entre las poblaciones. Se aprecia la formación de un grupo de localidades que se inicia a partir de las más alejadas de la costa; (OCY y REVO), junto con la localidad de (NAY). Este grupo se asocia, en una escala más gradual, con el resto de las poblaciones, siguiendo un orden en dirección a la costa y hacia el interior del Golfo de California (GC; Fig. 4.4). Posteriormente se dirige en hacia el sur siguiendo la línea costera, con las localidades (CLIP, MICH, y CAB), este último grupo, está constituido por las localidades neríticas, mismas que a su vez mantienen cierta diferenciación en una escala latitudinal, hasta alcanzar la localidad ubicada más hacia el sur de la zona de estudio (SECL; Figura 4.5)

La manera en que se agrupan las localidades resulta muy similar, salvo algunas diferencias menores, al agrupamiento obtenido mediante el análisis de aloenzimas (Figura 4.4). El patrón de agrupamiento, sugiere la presencia de una estructura poblacional discreta en el sentido tanto longitudinal como latitudinal, influenciada quizás por los patrones de corrientes.

Existen algunas discrepancias del análisis de RAPD's respecto al de aloenzimas en cuanto al orden en el que son agrupadas algunas localidades (Figs. 4.3 y 4.4). Sin embargo, este patrón resulta muy similar en cuanto a que en ambos análisis el agrupamiento se observa entre algunas localidades neríticas (GC, NAY, MICH y CLIP), respecto de las localidades alejadas de la costa (REVO y OCY) hacia los 120° -130° W (Fig. 4.7).

Son notorias también, al igual que en las aloenzimas, las diferencias en una escala latitudinal, entre las localidades (GC, NAY, MICH y CLIP), con una divergencia entre estas de modo gradual más que a través de la formación de un grupo bien definido, y la localidad situada hacia el sur de los 15° N (SECL). En el caso de los RAPD's, el agrupamiento anterior resulta más claro y de mayor coherencia que en caso de las aloenzimas, resaltando la influencia histórica de la circulación de las corrientes, en los patrones de flujo de migrantes. De esta forma es posible considerar la presencia de divergencia poblacional moderada en ambos sentidos y con una notable influencia de factores ambientales.

Estimaciones de F_{ST} y heterogeneidad de frecuencias entre poblaciones

En cuanto a los valores de F_{ST} entre pares de poblaciones, la mayoría de éstos no resultaron ser significativamente diferentes de cero (Tabla 4.11). Aquellos de valor significativo o cercanamente significativo, se presentan de manera más frecuente, entre la población (GC) y el resto de las localidades y resultan congruentes con los valores de distancia genética de la Tabla 4.6 entre la localidad GC y el resto de éstas. Los valores significativos, ocurren entre ésta y las poblaciones de la costa de Colima (COL; $P = 0.001$), la mas alejada de la costa (OCY; $P = 0.007$), y la de Los Cabos (CAB; $P = 0.009$). En tanto que, el resto de las localidades mostraron valores cercanos a ser significativos (con P en un rango de 0.069 a 0.4). Las localidades cercanas a la costa de Guerrero (GUE) y Nayarit (NAY), fueron las únicas que tuvieron valores consistentes en cuanto a la ausencia de significancia, en relación con la del Golfo de California (GC).

Tabla 4.11.- Valores del índice de subdivisión poblacional F_{ST} entre pares de localidades estimados mediante aloenzimas, para 10 localidades de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental (bajo la diagonal), junto con su respectiva probabilidad de significancia a una $\alpha= 0.05$ (arriba de la diagonal) después de realizar una prueba de ji-cuadrada. Los valores señalados con (•) resultan ser no significativamente distintos de cero de manera marginal , (■) valores estadísticamente diferentes de cero.

	OCY	REVO	CLIP	SECL	MICH	GUE	COL	CAB	NAY	GC
OCY	****	0.999	0.982	0.806	0.694	0.996	0.534	0.804	0.844	■0.0073
REVO	0.007	****	0.99	0.859	0.947	0.974	0.381	0.508	0.587	•0.089
CLIP	0.027	0.024	****	0.99	0.804	0.843	0.624	0.442	0.862	•0.069
SECL	0.038	0.035	0.058	****	0.979	0.871	0.997	0.997	0.99	•0.074
MICH	0.039	0.051	0.082	0.039	****	0.372	0.417	0.984	0.967	•0.089
GUE	0.011	0.015	0.036	0.030	0.046	****	0.957	0.941	0.883	■0.398
COL	0.039	0.045	0.072	0.021	0.062	0.019	****	0.989	0.836	■0.001
CAB	0.026	0.035	0.066	0.017	0.021	0.018	0.017	****	0.994	■0.009
NAY	0.030	0.040	0.063	0.030	0.032	0.025	0.037	0.014	****	0.21
GC	0.065	0.051	0.032	0.071	0.063	0.063	0.099	0.065	0.050	****

En contraste, los valores de chi cuadrada referentes al análisis de contingencia para probar la hipótesis de heterogeneidad de frecuencias (Tabla 4.12), muestran valores de significancia en la mayoría de las poblaciones. La heterogeneidad de frecuencias mostró no ser significativa entre las localidades lejanas a la costa (OCY, REVO), y de éstas con las localidades de las Clipperton (CLIP) y en menor grado con la ubicada en las costas de Guerrero (GUE). A su vez la población (CLIP), no muestra frecuencias heterogéneas en relación a la ubicada en la costa de Guerrero (GUE), y la situada hacia el sureste de las Clipperton (SECL). De igual forma la localidad (SECL), no presentó significancia de la ji cuadrada con la población de Colima (COL). Valores marginalmente significativos se presentan para las comparaciones entre las poblaciones (REVO-SECL, REVO-GUE, SECL-GUE). El patrón de heterogeneidad de frecuencias entre poblaciones, parece ajustarse satisfactoriamente con el agrupamiento resultante de las distancias genéticas entre localidades y resulta consistente en menor grado, con los valores de F_{ST} .

Tabla 4.12.-Estimaciones de heterogeneidad de frecuencias de aloenzimas entre pares de poblaciones de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental, mediante el estadístico ji-cuadrada (bajo la diagonal), junto con sus respectivas probabilidades de significancia P (arriba de la diagonal). • valores no significativos, ♦ valores sin significancia después del ajuste mediante el método de Bonferroni.

	OCY	REVO	CLIP	SECL	MICH	GUE	COL	CAB	NAY	GC
OCY	****	•.3217	•0.065	♦0.009	0.0005	•0.055	0.0001	.0001	.00005	0.000
REVO	11.47	****	•0.251	♦0.037	0.0001	♦0.014	0.0000	.00001	.00005	0.000
CLIP	14.69	12.53	****	•.0626	0.0001	•.0721	0.0002	0.000	0.0006	0.0002
SECL	20.3	19.24	14.81	****	♦.0046	♦.0145	•.0618	♦.0049	♦.0037	0.000
MICH	29.71	36.63	33.29	23.83	****	.00007	.00001	♦.0094	.00007	0.000
GUE	16.58	23.6	15.75	20.61	34.48	****	♦.0101	0.0009	.00006	0.000
COL	37.34	43.59	29.98	14.86	40.65	21.63	****	♦.0363	.00004	0.000
CAB	31.82	42.10	43.96	21.96	20.3	28.0	16.4	****	0.0003	0.000
NAY	35.49	37.19	29.04	24.425	36.55	36.87	36.0	31.21	****	0.0003
GC	111.1	85.55	35.54	54.52	58.96	120.2	113.4	110.0	61.68	****

Los valores de F_{ST} entre pares de poblaciones en las aloenzimas, así como los de heterogeneidad de frecuencias entre pares de localidades que son mostrados en las Tabla 4.11 y 4.12, no permiten definir grupos de cierta homogeneidad genética (Figura 4.6). Sin embargo, el agrupamiento obtenido asociado a la distribución de las localidades muestra un arreglo, en términos de posibles vínculos de flujo genético, semejante a las rutas migratorias reportadas en las poblaciones de aleta amarilla del OPO. Las localidades se asocian formando un grupo cuyo origen es la localidad del Golfo de California (GC) junto con la ubicada en las Clipperton (CLIP), y en dirección hacia la zona oceánica hasta agruparse con la ubicada al occidente de las Revillagigedo y la localizada fuera del CYRA (OCY). Este grupo, asemeja la trayectoria de la Corriente Ecuatorial del Norte, misma que se forma a partir de las aguas del Pacífico Oriental y converge con la Corriente de California a la altura de los 10°-20° N y los 111° W, alejándose de la costa hasta los 130° W (Figura 4.5), y puede ser denominado como de la Corriente Ecuatorial del Norte.

El resto de las poblaciones siguen un patrón de divergencia que comienzan en un sentido latitudinal de sur a norte y siguiendo la línea costera aproximadamente a la altura de los 10° N, partiendo de la localidad (SECL), hasta la alcanzar la población ubicada en Los Cabos (CAB).

Lo anterior parecería confirmar la cercanía genética entre localidades alejadas de la costa (OCY y REVO), hasta por una distancia de entre 1950 a 2610 millas náuticas (3510 a 4698 Km), y la localidad de longitud intermedia (CLIP), situada a 1150 millas náuticas (2073 km) de la costa, junto con la localidad del Golfo de California localizada a 108 millas náuticas (194

km). En tanto que el resto de las localidades, forman un grupo de mayor diferenciación en la escala latitudinal.

Resulta interesante observar de éstas últimas, que se observa una marcada asociación entre la localidad al sur de las Clipperton (SECL) y la ubicada a la altura de las costas de Colima (COL). En términos de migración, estas dos localidades coinciden con la trayectoria de la dirección en la cual han sido reportados movimientos de migrantes. Estos ocurren de la región de la costa occidental de Baja California en dirección Sureste, siguiendo la línea de la costa hasta llegar al Golfo de Tehuantepec, en los límites con Centroamérica (Joseph *et al.* 1964).

De igual forma, estas dos localidades coinciden con la trayectoria de la Corriente Ecuatorial del Sur, y la zona de convergencia de ésta con la Contracorriente Ecuatorial, misma que ocurre cerca de los 4° N y los 100° W. Este par de localidades, que pueden ser denominadas de la Corriente Ecuatorial del Sur, posiblemente mantengan importantes vínculos de flujo génico al través de las rutas migratorias con el resto de las localidades, aunque en menor grado con las de la Corriente Ecuatorial del Norte. Esto debido a que no se observa una relación consistente entre éstas y las poblaciones del interior del Golfo de California.

Sin embargo del resultado del análisis de agrupamiento de las localidades con base a la comparación entre pares de poblaciones de los valores de F_{ST} y de la tendencia que marcan los valores del análisis de contingencia entre pares de localidades en las aloenzimas, se observa que muestran un patrón más complicado que pudiera estar más relacionado con el patrón de corrientes del Pacífico Oriental. Al parecer, las relaciones de intercambio genético con base en los patrones migratorios reportados que pudieran tener, se asemeja bastante al flujo de aguas de la corriente Norecuatorial, esta última se constituye de la confluencia de aguas de la Corriente de California que viaja de norte a sur y aguas del Pacífico Oriental. La coincidencia de estas corrientes se da entre los 10° y 20° N, en estas latitudes se origina un flujo de aguas desde el POT en dirección Oeste hacia la zona oceánica, hasta alcanzar los 130° W. El agrupamiento de la poblaciones, coincide con esa tendencia originándose con la localidad situada dentro del Golfo de California hacia el sur para cambiar su dirección hacia el oeste a la altura de los 13° N hasta llegar a la población ubicada a los 130° W.

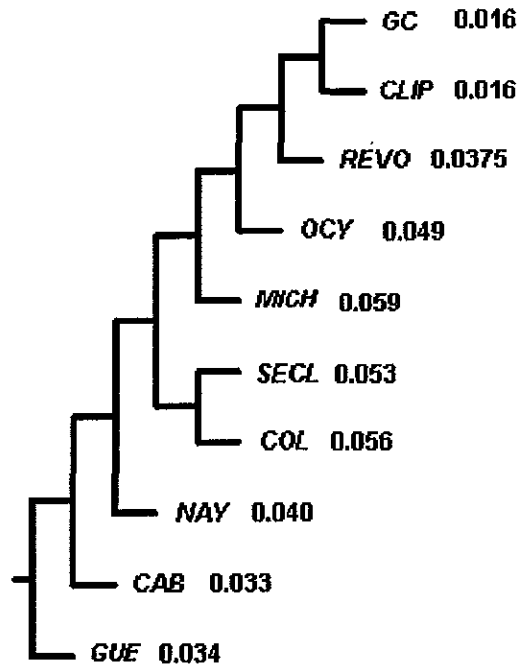


Figura 4.6.- Análisis de cluster con el método de agrupamiento Neighbor-joining (Saitou y Nei, 1987), que muestra el resultado del agrupamiento de los valores de F_{ST} de las aloenzimas, resultantes de comparaciones entre pares de poblaciones de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental.

En el caso de los RAPD's, no fueron estimados los valores de F_{ST} entre pares de poblaciones dadas las complicaciones para la obtención de dicho estimador. No obstante, el análisis de heterogeneidad de frecuencias entre pares de poblaciones generó valores significativos de manera más discreta, después de haber ajustado los niveles de significancia mediante el procedimiento Bonferroni. Los valores significativos se presentaron de manera más frecuente en el fragmento F10-4 (41.6 % de las comparaciones pareadas), mientras que el fragmento F10-10 no registró valores de heterogeneidad respecto al resto de las poblaciones. De manera general, de las comparaciones entre pares de poblaciones, el número de fragmentos que presentaron valores significativos de heterogeneidad de frecuencias van de 0 a 5. Las poblaciones con mayor número de fragmentos que presentaron heterogeneidad genética fueron la (OCY) y (REVO), de manera paralela a los valores obtenidos de polimorfismo y heterocigosis en estas poblaciones. Estas localidades, son divergentes con el resto de las poblaciones, en dirección longitudinal hacia la costa de modo coincidente con lo que ocurre en el caso de las aloenzimas. Por su parte, la población de las Clipperton (CLIP), es la que presenta la menor heterogeneidad de frecuencias, al ser comparada con el resto de las poblaciones.

En general, mediante el análisis de heterogeneidad de frecuencias, se logra observar la misma tendencia de diferenciación genética en una escala gradual y longitudinal entre las poblaciones, tal y como la encontrada para aloenzimas, con la diferencia en que la asociación entre algunas localidades neríticas difiere en cierta medida, respecto a la disposición que toman las mismas, cuando son comparados los valores de F_{ST} estimados mediante aloenzimas.

Estimaciones de flujo genético

Las estimaciones de flujo genético entre poblaciones, fueron realizadas mediante el procedimiento de Slatkin (1993), y fueron estimadas utilizando tanto los valores del estadístico θ (M_θ) de Weir y Cockerham, y la G_{ST} ($M_{G_{ST}}$), de Nei (1978). Dichas estimaciones son indicados como M en ambos casos y graficadas contra la distancia en millas náuticas y/o kilómetros, entre cada par de poblaciones. De esta forma, se determinaron las rectas de ajuste de la correlación si éste era el caso.

Los valores de M obtenidos mediante el estimador θ (M_θ), generaron algunos valores negativos, 6 de 45 comparaciones (13.3 %), a consecuencia de valores de F_{ST} extremadamente bajos. Valores de esta magnitud se presentaron entre las poblaciones que presumiblemente formaron grupos homogéneos en los análisis de agrupamiento de distancia y divergencia genéticas. De la misma forma, la mayoría de las estimaciones de M_θ , obtenidas para los pares de localidades con intercambio considerable de migrantes, tales como aquellos valores positivos de M_θ por encima de 10 migrantes por generación, corresponden con los valores de F_{ST} que caen dentro de los límites de significancia o que resultaron ser iguales a cero (Tabla 4. 11 y 4.12). Los valores positivos extremos que indican flujo de genes considerable, fueron registrados casi en la misma proporción que aquellos negativos.

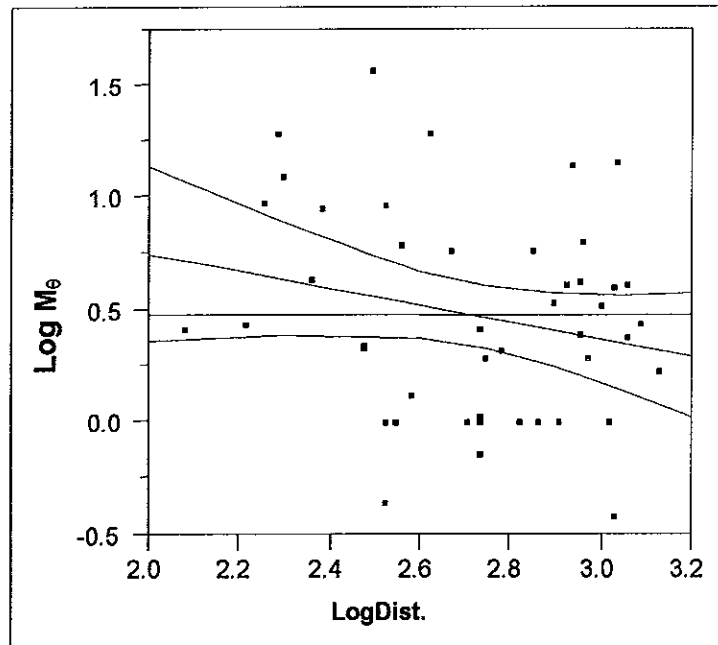
Los valores de M_θ entre pares de poblaciones representan un promedio de 3.6 migrantes por generación y se ubican dentro de un rango de 0.394 a 37.861 para los valores positivos, mientras que el 78% de las estimaciones se ubican entorno a un rango de valores de 1 a 7 migrantes por generación. Las estimaciones de M_θ entre las poblaciones (OCY-REVO), (CAB-NAY) y (SECL-MICH), son las que registraron los valores mayores (37.86, 19.62 y 19.56 respectivamente), valores por encima de 10 migrantes por generación, así como con valor negativo y que representan estimaciones de un número significativo de migrantes, se presentaron en un 26.6 %. Estos valores significan un intercambio de migrantes, de hasta una proporción dos veces mayor, que entre poblaciones con valores intermedios, mismas que se ubicaron dentro de un rango de 5.93 a 9.75 migrantes y que representan un 15.5 % de las estimaciones. El resto de las comparaciones presentan valores relativamente bajos que van desde 0.394 a 4.36 (57.8 %), correspondiendo a valores significativamente distintos de cero de

las F_{ST} . En la tabla 1.1, se muestran algunos valores de Nm (equivalente a la M), estimados mediante el procedimiento descrito por Slatkin (1993), para diferentes organismos con sus respectivos valores de F_{ST} .

Los valores de M_0 , son interpretados no como el número de migrantes entre poblaciones, sino como la estimación del número de migrantes necesarios por generación, para mantener valores poco significativos de F_{ST} entre las dos poblaciones. De esta forma, los valores reportados dentro del rango de los obtenidos aquí son indicadores de una modesta subdivisión poblacional y notable flujo genético (Costa y Ross, 1994; Hellberg, 1996).

Por su parte las estimaciones de M_{Gst} además de no haber generado valores negativos, en aquellos casos en donde la M_0 fué muy baja, resultaron mayores en una proporción del doble con respecto a éstos últimos, debido al sesgo atribuido a las estimaciones de G_{ST} .

La correlación entre la distancia logarítmica estimada por medio de regresión simple, para la separación entre pares de localidades y la función logarítmica de sus respectivas estimaciones de M_0 y M_{Gst} , se muestran en las Figuras 4.7 y 4.8. Los grados de libertad fueron ajustados al número de poblaciones (10) y no al número de comparaciones (45) (Hellberg, 1996). El modelo de la recta de ajuste por mínimos cuadrados, generó una correlación negativa y no significativa en ambos casos. El ajuste mostró valores de significancia similares para la M_{Gst} ($P = 0.19$), en relación a la M_0 ($P = 0.13$), Figuras (4.6 y 4.7). El menor ajuste respecto a la distancia logarítmica, de los valores de M_{Gst} y los respectivos para las estimaciones de M_0 , posiblemente reflejan el sesgo asociado en las estimaciones de M utilizando el estimador G_{ST} . La diferencia de las correlaciones entre variables ($r^2_{M_0} - r^2_{Gst} = 0.0136$) resultó equivalente al sesgo estimado mediante "jackknife" para el valor medio de θ (error estándar = 0.0165).



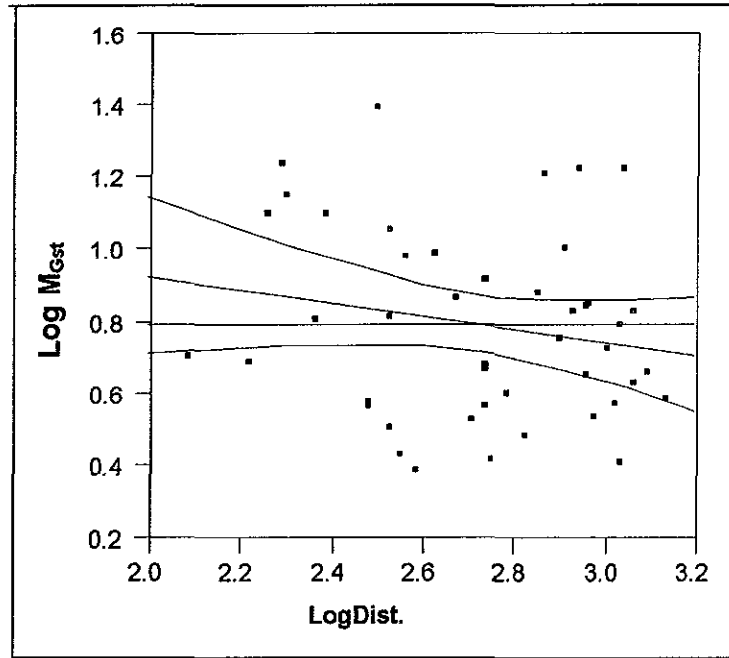
$$\log Y = 1.514 + (-0.382)\log X$$

$$r^2 = 0.0515; P = 0.13$$

Figura 4.7.- Análisis de regresión de la función logarítmica de las estimaciones de flujo génético utilizando el estadístico θ (M_θ) obtenido mediante aloenzimas, respecto del logaritmo de la distancia (en millas náuticas) entre pares de localidades del atún aleta amarilla del Pacífico Oriental. La pendiente de la recta de ajuste fué probada mediante la distribución de t-student la cual se encuentra en los límites de significancia ($P = 0.04$).

La pendiente de la recta de ajuste probada mediante la distribución de t-student, resultó poco significativa. Asimismo se observa una baja correlación entre las variables junto con una notable dispersión de los datos. Aunado a lo anterior, la utilización de una regresión simple tiende a sobrestimar los diferentes parámetros, dada la dependencia de cada par de puntos de la recta ajustada (Helleberg, 1995; Costa y Ross, 1994). El empleo de un análisis alternativo que omitiera dicha restricción para la estimación de correlación por regresión simple fué utilizado. Por un lado el coeficiente de correlación de Spearman, obvia el supuesto de independencia de variables mientras que la prueba de Mantel (Hellberg, 1994), ofrece una alternativa más robusta para el análisis de correlación entre grupos de datos pareados, dispuestos en forma de matrices resultantes de dichas comparaciones.

Con respecto a los coeficientes de correlación de Spearman, la estimación de M_θ no resultó ser significativa ($r_\theta = -0.1855$; $P = 0.2184$), de manera coincidente, el valor obtenido para M_{Gst} resultó estadísticamente no significativo ($r_{Gst} = -0.1711$; $P = 0.2565$).



$$\log Y = 1.298 - 0.185 \log X$$

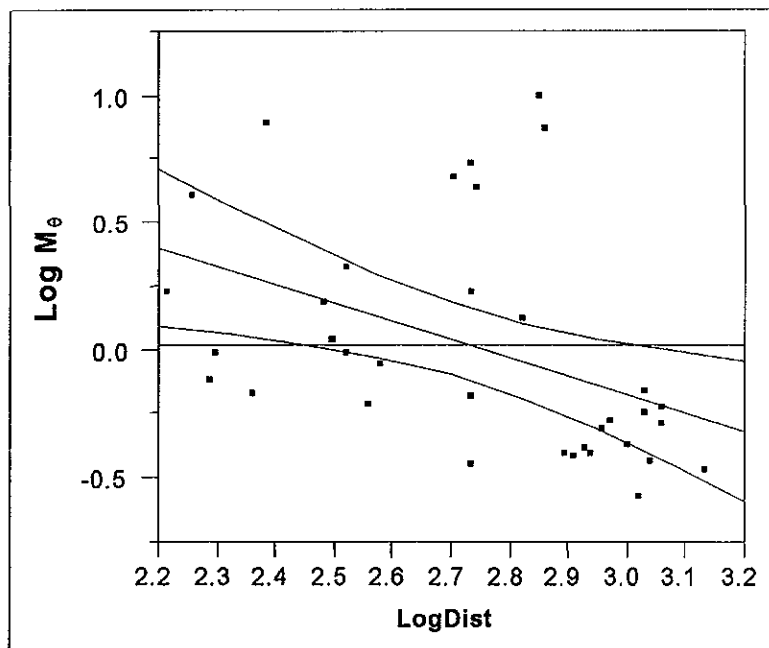
$$r^2 = 0.038; P = 0.19$$

Figura 4.8.- Análisis de regresión para la función logarítmica de las estimaciones de flujo genético utilizando el estadístico G_{ST} (M_{Gst}) de las aloenzimas, en relación con la función logarítmica de la distancia entre pares de localidades (en millas náuticas) del atún aleta amarilla del Pacífico Oriental. La pendiente de la recta después de ser contrastada con la distribución de t-student mostró ser significativa ($P = 0.0122$).

Por su parte el resultado de la correlación de matrices de acuerdo a la prueba de Mantel, resultó ser no significativo para ambas estimaciones, ($r_{\theta} = 0.2465$; $P = 0.96$). Aunque en el caso de M_{θ} , y a diferencia de la estimación de r^2 mediante la regresión lineal simple, la correlación fue mejor que para M_{Gst} ($r_{Gst} = 0.67$; $P = 1.0$). Algo similar ocurrió con los coeficientes de Spearman. Lo anterior al parecer corresponde a las estimaciones insesgadas de θ , mediante el procedimiento de Weir y Cockerham (1984), respecto a las de G_{ST} de Nei (1973), mismas que a juzgar por el análisis de regresión, resultaron en valores con mayor dispersión.

En relación a las estimaciones de flujo genético mediante los RAPD's, entre pares de poblaciones (M) mediante el parámetro θ , éstas generaron numerosos valores negativos (55 %), resultado de valores de F_{ST} extremadamente bajos y cercanos a cero (Slatkin, 1993). Aquellos valores característicos de estimaciones de F_{ST} no significativos, fueron obtenidos para las comparaciones entre las poblaciones de fuera del CYRA (OCY) y de las Revillagigedo (REVO), y las poblaciones con las que se asociaron del análisis de agrupamiento (CLIP, GUE, NAY, GC), así como con algunas no tan próximas geográficamente (SECL y COL). Esto representa la posibilidad de flujo genético entre ellas.

Al evaluar la correlación entre distancia genética contra las estimaciones de flujo genético entre pares de poblaciones (M), mediante la prueba de Mantel de correlación de matrices. El resultado arrojó una correlación negativa y estadísticamente significativa para las estimaciones obtenidas mediante θ ($r^2_{\theta} = -0.326$; $P = 0.039$), que explica cerca de 32 % de la disminución del flujo genético en función de la distancia geográfica entre pares de localidades. De manera similar, la correlación obtenida mediante las estimaciones de flujo genético utilizando el estadístico G_{ST} ($M_{G_{ST}}$), resultó aún más significativa ($r^2_{G_{ST}} = 0.77$; $P = 0.001$). Esto representa evidencia, de que la presencia de divergencia originada mediante "aislamiento por distancia" en las poblaciones de atún aleta amarilla, no debe ser subestimada. De igual forma la prueba de rangos de Spearman, sí parece confirmarlo, ya que generó de manera similar, un valor significativo de correlación mayor en una proporción casi del doble, al encontrado en la comparación de matrices mediante las estimaciones de flujo utilizando θ ($r_{s\theta} = -0.6070$; $P = 0.0003$). Dicho valor no difiere en mucho de la estimación de la correlación con base en la G_{ST} . Estas cifras indican, una sólida tendencia de asociación entre valores altos de distancia entre localidades y valores altos de distancia genética.



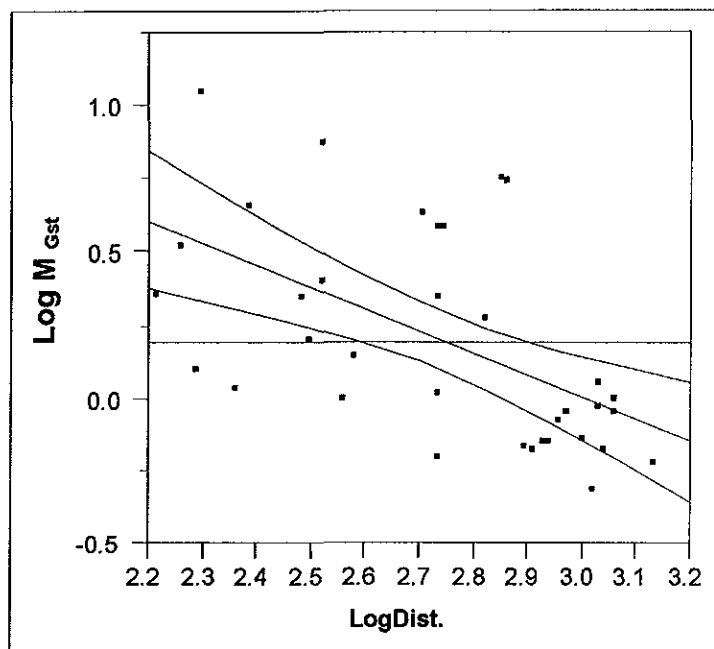
$$\text{LogY} = 1.98 + \text{LogX}(-0.715)$$

$$r^2 = -0.19; P = 0.0083$$

Figura 4.9.- Gráfica que muestra el modelo de "aislamiento por distancia", obtenido mediante una regresión simple, entre el logaritmo de la distancia geográfica en millas náuticas (mn) de las poblaciones de atún aleta amarilla analizadas mediante RAPD's, y el logaritmo de las estimaciones de flujo genético entre pares de poblaciones, utilizando el parámetro θ (M_{θ}).

La evaluación del modelo de "aislamiento por distancia" mediante una regresión simple generó una recta de ajuste significativa. Aunque en el caso de M_θ , el modelo explica sólo el 19 % de la variación entre las variables, éste resulta notoriamente significativo ($P = 0.008$; Figura 4.9).

El modelo de ajuste mediante $M_{G_{ST}}$, presenta menos dispersión de los datos, y explica hasta un 32 %, de la variación en la magnitud del flujo genético, en función de la distancia geográfica entre las poblaciones ($P = 0.0003$) (Figura 4.10). Resulta interesante hacer notar la coincidencia de los valores de correlación generados por el mismo procedimiento, para las rectas de ajuste entre la distancia genética de Nei (1978), y las estimaciones de flujo genético (M_θ).



$$\text{LogY} = 2.29 + \text{LogX}(-0.762)$$

$$r^2 = -0.32; P = 0.0003$$

Figura 4.10.- Gráfica que muestra el modelo de "aislamiento por distancia", obtenido mediante una regresión simple, entre el logaritmo de la distancia geográfica en millas náuticas (mn) de las localidades deanalizadas de atún aleta amarilla mediante RAPD's, y el logaritmo de las estimaciones de flujo genético entre pares de poblaciones utilizando el parámetro G_{ST} ($M_{G_{ST}}$).

Considerando que las estimaciones de divergencia genética entre poblaciones mediante la F_{ST} o la G_{ST} , tienen asociado un sesgo atribuible en cierto grado, a las diferencias en los tamaños de muestra entre poblaciones (Weir y Cokerham, 1984), Slatkin (1993) ha recomendado, la utilización del parámetro θ , para la estimación adecuada del flujo genético. Por tanto, el modelo de "aislamiento por distancia" de mayor confiabilidad, o menor sesgo, quizás

sería el obtenido mediante las estimaciones de flujo con θ (M_0). Este modelo, muestra cierto grado de significancia en los tres análisis de correlación (Mantel, RM y Spearman), no así en las correlaciones obtenidas ($r^2_{\theta} = -0.326$; $r^2_{RM} = -0.32$; $r^2_{SB} = -0.6070$).

Variaciones latitudinales y longitudinales en las frecuencias alélicas

La presencia de variación genética clinal e incluso la posible presencia de algún factor de tipo selectivo que influye sobre la distribución de las frecuencias alélicas, tal como la profundidad de la termoclina, fué evaluada graficando la frecuencia de los alelos más frecuentes (denominados *100) para cada locus con polimorfismo consistente, en contra de la distancia en kilómetros, de la costa hacia cada una de las localidades. Esto, debido a que la termoclina sigue una trayectoria de aumento en su profundidad, en la misma dirección. De la misma forma, las frecuencias de dichos alelos, fueron graficadas contra la ubicación latitudinal, respecto de la línea ecuatorial, de cada localidad y se muestran en la figura 4.12.

En las gráficas de las frecuencias alélicas de las enzimas polimórficas, respecto a la ubicación latitudinal y longitudinal de las muestras, no se observa tendencia alguna a excepción de los loci *Ak-2** y *Gpi-1**. En el primero el alelo *Ak-2/100**, muestra un importante descenso de su frecuencia a medida que las localidades se alejan de la línea costera ($r^2 = 0.48$; $P = 0.03$) aunque con una notable dispersión de los datos, mientras que el locus *Gpi-1** mostró mayor tendencia de incremento longitudinal de la frecuencia del alelo más común (*GPI-1*/100*) en algunas localidades con marcada distribución longitudinal, respecto a la escala latitudinal.

De lo anterior, se logra observar que la recta de ajuste de la distancia a la costa contra la frecuencia del alelo *Gpi-1*/100*, muestra una correlación que explica sólo un 16% de la variación en las frecuencias de dicho alelo y después de evaluar el modelo de la regresión, este resultó no significativo ($P = 0.26$). No obstante, al realizar un análisis de regresión múltiple donde se utilizaron a la latitud y longitud simultáneamente como variables independientes, la variación en la escala longitudinal explicó el 40% de la variación de *Gpi-1*/100* ($r^2 = 0.406$), respecto a la latitud (Figura 4.10), aunque el modelo nuevamente careció de significancia ($P = 0.065$).

Sin embargo se logra observar un incremento de la frecuencia del alelo *Gpi-1*/100* en sentido longitudinal desde la costa siguiendo la trayectoria de la corriente norecuatorial. Esta ocurre inicialmente en un sentido latitudinal desde la localidad del Golfo de California (GC), pasando por la población (NAY), hasta la latitud donde se ubican las poblaciones de Guerrero (GUE) y Michoacán (MICH). A partir de ese punto, las frecuencias continúan en ascenso en dirección ahora longitudinal hasta a la ubicación de la localidad (REVO), hasta alcanzar la localidad de fuera del CYRA. En tanto que, dado el escaso incremento longitudinal en el resto

de las localidades, mismas que a diferencia de las primeras, se ubican en una escala de mayor variación latitudinal, la frecuencia de este alelo permanece casi constante.

De lo anterior logra observarse que el factor latitudinal-longitudinal, explica la relación espacial de estas con respecto a la variación en la frecuencia del alelo *Gpi-1*/100* y por tanto la distribución espacial de las frecuencias del alelo tienen un componente espacial más complejo que depende de la variación en ambas escalas.

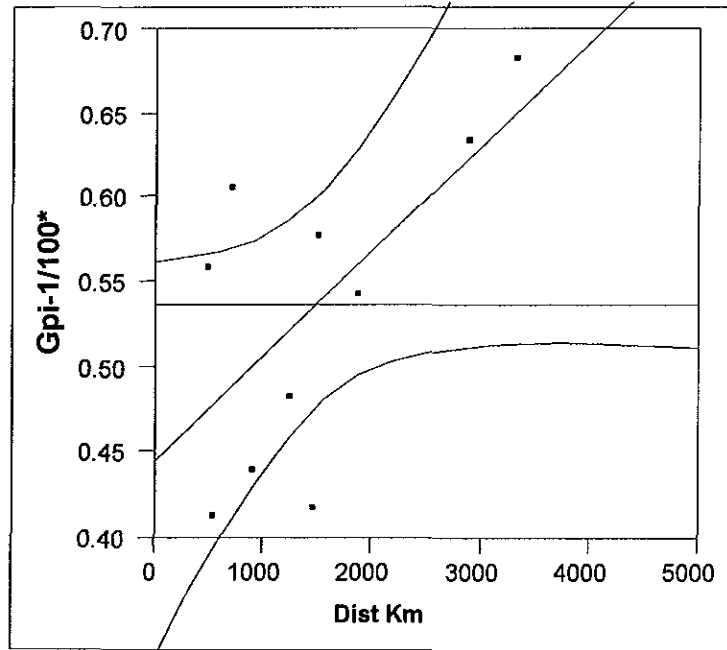


Figura 4.11.- Modelo de regresión lineal múltiple, entre la latitud y la distancia longitudinal (como distancia perpendicular de cada localidad hacia la costa en Km), y la variación en la frecuencia del locus *Gpi-1*/100**, en las poblaciones de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental. La prueba de hipótesis de la pendiente indica no relación en la disminución de la frecuencia del alelo con el incremento en la distancia a la costa ($P = 0.065$).

El agrupamiento realizado en el análisis de cluster con base en las distancias genéticas (Figuras 4.3 y 4.4) entre pares de poblaciones, al igual que las comparaciones pareadas en el índice de subdivisión (Tabla 4.11 y Figura 4.6), parecen coincidir con lo anterior. Resaltan la asociación entre los patrones de distribución de las poblaciones de aleta amarilla y el sistema de corrientes del Pacífico Oriental, más que la acción de alguna fuerza selectiva dirigida en una escala en particular entre las poblaciones distribuidas en un gradiente latitudinal o longitudinal.

Sin embargo, aunque el factor longitudinal permite explicar una buena proporción de la variación en la frecuencias de este locus, la falta de ajuste del modelo coincide con la escasa relación encontrada en el modelo de aislamiento por distancia de las aloenzimas y como éste, al

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

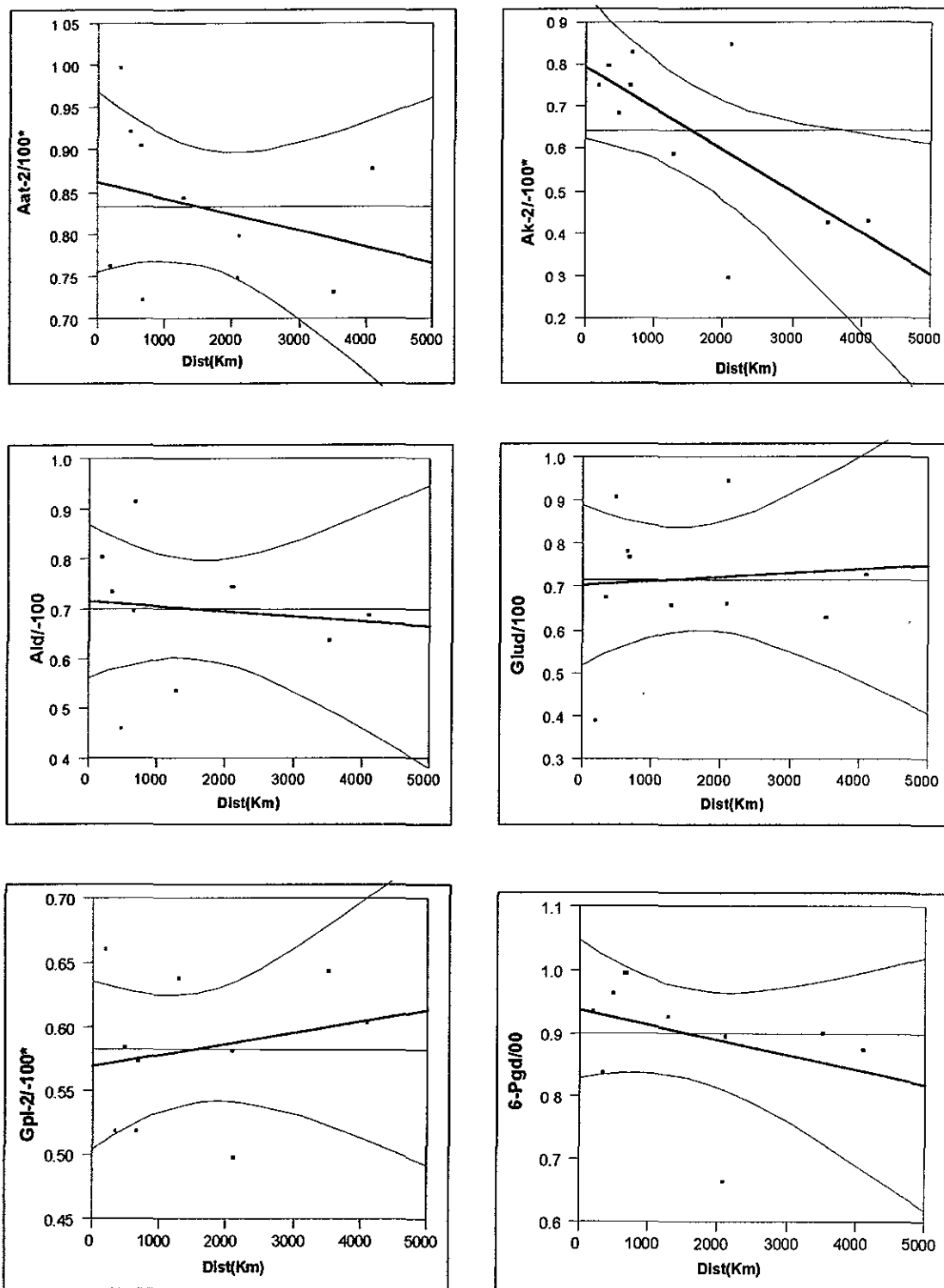


Figura 4.12.- Gráficas de regresión lineal simple entre la variación longitudinal, medida como la distancia en kilómetros hacia la costa, y la variación en las frecuencias alélicas de las aloenzimas en las localidades analizadas de atún aleta amarilla *Thunnus albacares*, del Pacífico Oriental.

parecer tiene que ver más con la relación entre localidades observada en los análisis de agrupamiento tanto de las distancias genéticas, como de las F_{ST} , el incremento de la frecuencia

del alelo *Gpi-1*100* en ambas escalas, inicialmente latitudinal y posteriormente longitudinal puede ser explicado por la trayectoria del movimiento de la corriente norecuatorial en los sentidos antes descritos, lo anterior puede ser apreciado en una forma más clara en la figura 4.13.

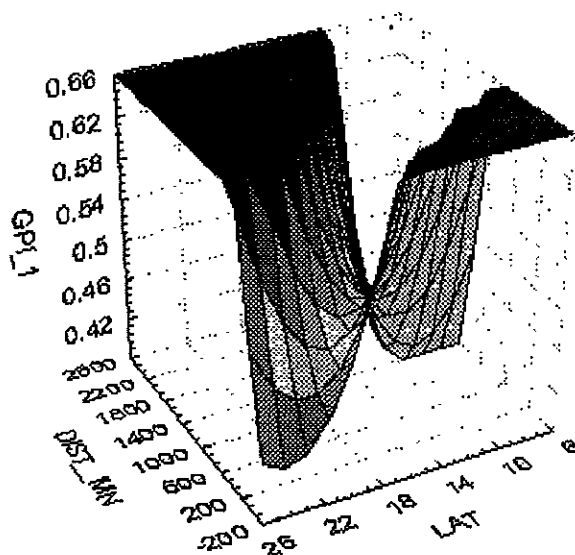
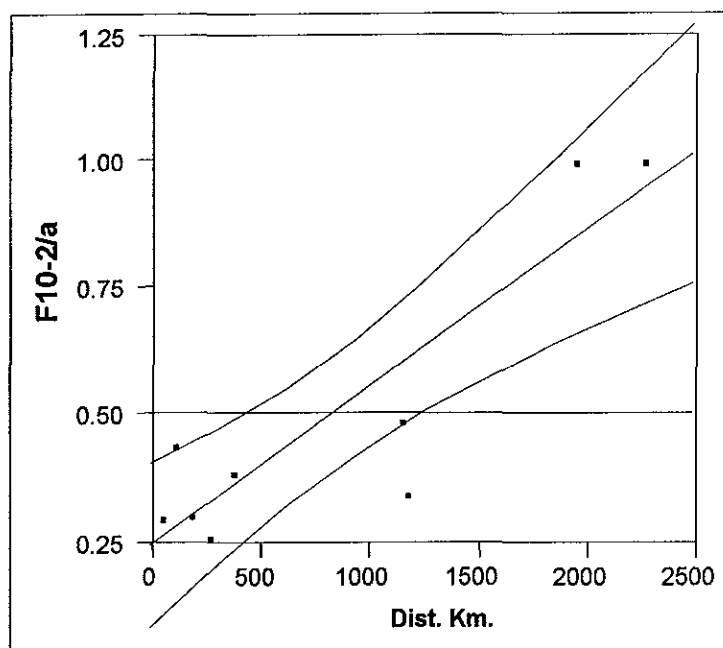


Figura 4.13.- Gráfica de superficie en tres dimensiones que muestra la distribución espacial de la variación en la frecuencia del alelo *Gpi-1*100**, de 10 localidades en la población de atún aleta amarilla *Thunnus albacares* del Pacífico Oriental, en relación a la variación en una escala latitudinal-longitudinal de la ubicación de las colectas, donde es resaltada la coincidencia con los patrones en los movimientos de circulación de la corriente norecuatorial.

Al igual que con el análisis de aloenzimas, fueron graficadas las variaciones de las frecuencias alélicas de los fragmentos amplificados mediante RAPD's, contra la variación latitudinal y longitudinal (medida como la distancia que separa a cada localidad de la costa). Lo anterior con el fin de investigar la presencia de algún patrón de diferenciación longitudinal, en la distribución de los alelos. De los fragmentos amplificados, los fragmentos F-10-2 y F10-6, mostraron un patrón de diferenciación en ese sentido ($r^2 = 0.794$, y $r^2 = 0.66$, respectivamente). Los valores de correlación son significativos (Figs. 4.14 y 4.15), y explican más del 79 % de la variación longitudinal de las frecuencias en el primer caso, mientras que en el segundo es explicada en un 66 % (F10-2: $P = 0.0013$ y F10-6: $P = 0.003$). Esto, es indicativo de diferencias sustanciales entre las localidades neríticas respecto a las ubicadas en longitudes de 120° - 130° W. Incluso tal y como ocurre con el patrón observado en los análisis de aloenzimas, la correlación entre el incremento de la distancia a la costa de las localidades y el incremento en la frecuencia de un alelo en particular, resulta positiva en ambos casos. Tanto para el alelo *GPI-1/100**, como para las frecuencias alélicas de los fragmentos F10-2 y F10-6. No obstante, las

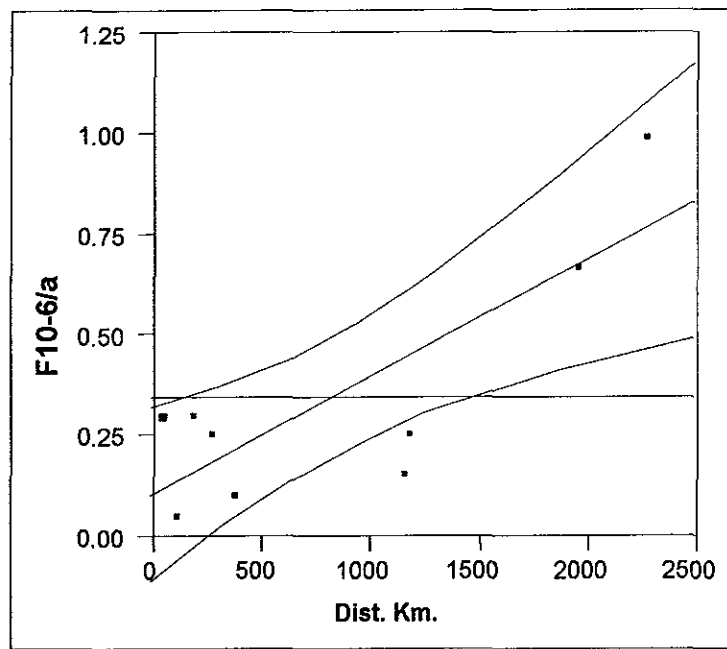
correlaciones obtenidas aquí, resultan significativas en una orden de 5 veces mayor, al obtenido de la correlación en el alelo de la GPI-1* ($r^2 = 0.154$).



$$Y = 0.246 + 0.00017X; r^2 = 0.794; P = 0.0013$$

Figura 4.14.- Modelo de regresión simple, que muestra la recta de ajuste con la relación aparente entre la distancia en kilómetros hacia la costa de las 9 localidades analizadas de atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), respecto de la variación en la frecuencia del fragmento polimórfico F10-2 amplificado mediante RAPD's.

El análisis de la relación entre la latitud y la longitud en ambos marcadores, dió resultados distintos. En la GPI-1* las localidades tienden a seguir una trayectoria de la región oceánica a la altura de los 120°-130° W hacia la costa para luego dirigirse al norte a la altura de los 110° W justo en dirección hacia el Golfo de California (Fig. 4.11). En el caso de los RAPD's (Figs. 4.14 y 4.15), la magnitud de la correlación remarca la existencia de una auténtica separación de las localidades neríticas (CAB, NAY, GC, COL, GUE), respecto de las oceánicas (OCY, REVO, CLIP, SECL). El incremento de las frecuencias de ambos fragmentos en el sentido longitudinal, no es gradual y por ello no se puede considerar la presencia de variación clinal.



$$Y = 0.105 + 0.00029X$$

$$r^2 = 0.66; P = 0.007$$

Figura 4.15. - Modelo de regresión simple, que muestra la recta de ajuste con la relación aparente entre la distancia en kilómetros hacia la costa de las 9 localidades analizadas de atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), respecto de la variación en la frecuencia del fragmento polimórfico F10-6 amplificado mediante RAPD's.

No fué encontrada evidencia de algún patrón de variación en un sentido latitudinal en ninguno de los fragmentos resueltos. Al ajustar el modelo considerando la variación latitudinal y longitudinal, de manera simultánea respecto de las frecuencias de los fragmentos F10-2 y F10-6, incluso se incrementa la correlación a favor de la longitud como principal responsable de la variación en dicho sentido [(F10-2, $r^2 = 0.83$; $P = 0.005$) y (F10-6, $r^2 = 0.763$; $P = 0.012$)]. Esta relación sugiere fuertemente la presencia de un patrón de aislamiento por distancia, en el atún aleta amarilla del Pacífico Oriental.

DISCUSION

Variación genética

Los registros de diversidad genética detectados en peces se encuentran en general por debajo de los encontrados en otros grupos de vertebrados. En un registro de 106 especies de peces marinos, Smith y Fujio (1982) reportan una heterocigosis promedio equivalente a 0.055 (5.5%). Inclusive, la heterocigosis media en especies de invertebrados marinos son semejantes a la de peces, ubicándose entre el 2% al 32% (Johannesson, *et al.* 1989). En términos generales, en el presente estudio fué detectado un valor ligeramente mayor de polimorfismo (35%), y diversidad genética intrapoblacional ($H = 0.074$), en las poblaciones analizadas que en otros grupos de vertebrados ($P = 17.5\%$; $H = 0.051$; Nevo, 1978).

Cifras similares de polimorfismo aloenzimático a las obtenidas aquí, han sido observadas en especies de hábitos marinos, en especial de peces pelágicos, y de las documentadas de manera consistente en diferentes especies de túnidos (Fujino, 1970; Elliot y Ward, 1995; Ward *et al.*, 1994; Grewe *et al.*, 1997), picudos (Shaklee *et al.*, 1983), pelágicos menores (Grant, 1985a; Hedgecock *et al.*, 1988 y 1989) y algunos peces demersales (Avisé *et al.*, 1987).

Gyllensten (1985), mostró registros promedio de valores de heterocigosis media basados en estudios de diferentes especies, con diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.001$) disminuyendo en el siguiente orden; especies de hábitos marinos $H_T = 0.063$, peces anádromos $H_T = 0.043$, y especies dulceacuícolas $H_T = 0.041$. Ward *et al.* (1994), por su parte no encontraron diferencias estadísticamente significativas con base en el análisis de un mayor número de especies. Sin embargo, ambos estudios coinciden en las estimaciones promedio de subdivisión poblacional (G_{ST}), las que disminuyen de los los peces de agua dulce ($G_{ST} = 0.22$), a los anádromos ($G_{ST} = 0.108$), y a los marinos ($G_{ST} = 0.062$).

Los análisis de aloenzimas en el presente estudio, muestran valores de polimorfismo relativamente bajos con respecto a especies de hábitos estuarinos o dulceacuícolas (Ward *et al.*, 1994). Similares valores de polimorfismo han sido estimados para poblaciones de aleta amarilla del Pacífico Central-Occidental con 38% (Sharp y Pirages, 1978) y 17.25% (Ward *et al.*, 1994); para el atún aleta azul 17.5% (Grewe *et al.* 1997). Elliott y Ward (1995) obtuvieron valores de polimorfismo y heterocigosis en 8 especies de atún del Pacífico, y reportan un rango del 10 % al 26 % de polimorfismo y una heterocigosis media del 3.8% al 7.0%. Otras especies de pelágicos como el marlín *Makaira nigricans*, presentan un valor de polimorfismo del 31.4% (Shaklee *et al.*, 1983), en tanto que especies de pelágicos menores como la sardina crinuda del Pacífico, *Opisthonema libertate* muestra un 31% (Hedgecock *et al.* 1988) y la anchoveta *Engraulis mordax* 39.8% y *Sardinops sagax* 14.5% (Hedgecock *et al.* 1989).

Resalta la discrepancia con respecto al al nivel de polimorfismo reportado por Ward *et al.* (1994), entre poblaciones de aleta amarilla del Pacífico y el presente estudio. Mientras que en

el primero se reporta un 17.25% de polimorfismo, aquí se observa un 35.7%, a pesar de haber analizado un número similar de loci y de tipos de aloenzimas. Sin embargo debe considerarse la presencia de loci génicos con variación apoyada por la presencia de "alelos raros" cuya incidencia está sujeta al tamaño de muestra. Mientras que en el presente estudio todos los loci fueron analizados exhaustivamente para todas las poblaciones independientemente de su aparente condición monomórfica, Ward *et al.* (1994) únicamente analizaron aquéllos con polimorfismo consistente, después de discriminar inicialmente a los monomórficos. Las principales diferencias surgen de las estimaciones de polimorfismo encontrado en enzimas que no fueron analizadas por Ward *et al.*, tales como la LA, LGG, PAP y 6-PGD.

Si son considerados como monomórficos aquellos loci con polimorfismo basado en alelos raros, tal cual lo hicieron Ward *et al.* (1994), puede observarse un mejor ajuste de los datos del presente estudio con respecto a los mencionados, ya que el polimorfismo baja a $P = 21.4 \%$. De manera adicional, ha sido reportado un polimorfismo de 21 % para el atún aleta amarilla en el Pacífico, mediante un análisis de 38 loci (Elliot y Ward, 1995). Esto permite generalizar en torno a un valor de polimorfismo aparentemente bajo para las poblaciones de pelágicos como los atunes y los picudos (Shaklee *et al.*, 1983) así como de otros pelágicos menores como la sardina y la anchoveta (Hedgecock *et al.*, 1988; Hedgecock *et al.*, 1989).

Aunque la divergencia poblacional no es estimada de manera directa con base en el polimorfismo y heterocigosis presente en las poblaciones, estas cifras concuerdan con la idea de que la ausencia de barreras geográficas consistentes en el ambiente oceánico en contraste con el costero y terrestre, aunado al tamaño de las poblaciones de estas especies (Awise, 1994), escasamente contribuyen a la diferenciación entre poblaciones y por el contrario tienden a mantener los niveles de polimorfismo y el equilibrio en la distribución de las frecuencias alélicas. Esto, debido a que el aislamiento que puede ocurrir entre las poblaciones, en especial las de especies pelágicas, o de aquéllas cuya dispersión larvaria es a través de las corrientes oceánicas, no sea completo del todo. De esta forma, es suficiente un bajo nivel de flujo génico para impedir la diferenciación entre las poblaciones. Ward (1995), ha señalado que la magnitud del intercambio de migrantes en peces marinos es dos veces mayor que la de especies de agua dulce y de peces anádromos. Así, es probable esperar la presencia de un valor alto de heterocigosis media en poblaciones de peces marinos, que puede ser explicado por la mayor oportunidad que tienen estos organismos de mantener un flujo genético efectivo entre las poblaciones, y este flujo tiende a mantener cierta homogeneidad de las frecuencias alélicas entre las poblaciones evitando la pérdida de variabilidad como consecuencia de la diferenciación entre ellas.

El valor del polimorfismo detectado a través de los RAPD's, sobrepasa al obtenido mediante las aloenzimas. Se obtuvo un porcentaje promedio de polimorfismo del 30 % para los fragmentos amplificados, si consideramos el criterio de la ausencia de producto de amplificación

como evidencia de polimorfismo. En los estudios que han utilizado de manera simultánea marcadores aloenzimáticos y RAPD's, se ha puesto de manifiesto un mayor grado de polimorfismo detectado mediante RAPD's que mediante aloenzimas tanto en peces (Dinesh *et al.*, 1993; Bardakci y Skibinski, 1994; Macaranas *et al.*, 1995; Smith *et al.*, 1997), como en crustáceos (García y Benzie, 1995), encinos (Le Corre *et al.*, 1997), y en pastos (Peakall *et al.*, 1995). Lo anterior a causa de la supuesta neutralidad de estos marcadores y de que en contraste, las aloenzimas se encuentran sujetas a una mayor influencia ambiental; además de que se piensa que la cantidad de polimorfismo en las proteínas puede estar subestimado (Hart y Clark, 1989). Ha sido estimado que la proporción de variación promedio detectable en una proteína únicamente es del 30 % (Selander y Wittham, 1983).

Indices de Fijación

En el presente estudio, se detectaron valores heterogéneos del índice de fijación (Tabla 4.1). La evidencia de endogamia fué más notoria en los loci que presentaron alelos raros, como las peptidasas, donde los valores de F fueron cercanos a uno. En los loci *La*, *Lgg* y *Pap-2**, fueron significativas de manera consistente, las pruebas de hipótesis del ajuste de frecuencias y que derivan en valores poco usuales del índice endogámico, en éstos loci se percibe claramente la presencia de alguna fuerza evolutiva generando los valores de endogamia en esa magnitud.

Por otra parte, resulta interesante resaltar el caso de los loci *Aaf-2**, *Ald* y *Glud*, que aunque presentan proporciones genotípicas con cierta heterogeneidad entre las poblaciones evidenciada por una significativa deficiencia de genotipos heterocigos, sus valores de endogamia resultan similares a los que se obtienen de cruza entre parientes cercanos, situación que resulta poco probable dado el tamaño de las poblaciones de atún.

Es posible que estos loci que reflejan aparente endogamia se encuentren bajo la influencia de alguna fuerza selectiva, como resultado de presión de pesca desigual entre las poblaciones de atún, dado que el efecto de la pesca resulta en mortalidad diferencial. En una pesquería, las tallas mínimas permisibles de captura generalmente son fijadas a partir de la edad de primera madurez, lo que representa una presión de pesca desbalanceada sobre aquellos cardúmenes cuyo tamaño los hace susceptibles de ser capturados. El resultado es una presión selectiva mayor sobre éstos, que sobre aquéllos de diferente talla. Inclusive ha sido señalado que la pesca también influye en características poblacionales tales como las tasas de crecimiento y en consecuencia la talla de madurez sexual, originando adicionalmente un efecto de reproducción diferencial (Policansky, 1993; Smith, 1994), que influye a su vez en otras características poblacionales como la proporción de sexos y estructura de edades.

Smith *et al.* (1991), han señalado que una gran proporción de individuos portadores de genotipos heterocigos en una población de peces tienen un mayor y más rápido crecimiento que

el resto de la población. De esta manera, si una pesquería de manera selectiva extrae los organismos de mayor tamaño, ejerce una presión directa sobre los heterocigos. Esta situación fué observada en *Hoplostethus atlanticus*, donde se detectó un decremento importante en la heterocigosis de 9 loci analizados mediante electroforesis, después de una presión de pesca intensiva. Es claro por otra parte que el sustrato genético de características tales como la talla y la edad de madurez no han sido suficientemente esclarecidas.

La alteración de la estructura poblacional en peces en cuanto a proporción de sexos o frecuencias de clases de edad en poblaciones sujetas a presiones de pesca, puede reflejarse en una modificación de las frecuencias genéticas entre sexos y/o clases de edad. Williams et al. (1973) encontraron variaciones importantes de las frecuencias alélicas entre los adultos y los estadíos tempranos en la anguila del Atlántico *Anguilla rostrata*. Por su parte, Mitton y Kohen (1975), reportan diferencias significativas entre diferentes clases de edad en *Fundulus heteroclitus*, en tanto que Smith (1979) encuentra una relación entre variabilidad genética y la edad en el pez mordelón *Chrysophrys auratus*.

El desequilibrio en la proporción de sexos como resultado de fuertes presiones de pesca, es una importante causa de la reducción de la heterocigosis en poblaciones de peces (Gall, 1987). Se ha demostrado que sus efectos son considerables, ya que el tamaño efectivo de las poblaciones está determinado por el número efectivo de aquel sexo con menor proporción. Lo anterior representa una influencia importante en el incremento de los valores de F , principalmente cuando dicha proporción es notoriamente desbalanceada. De esta forma, las presiones intensas de pesca, frecuentemente repercuten y pueden reflejarse en la alteración de la proporción sexual de las poblaciones de peces. En el caso de las poblaciones de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental, se ha observado un sesgo en la proporción sexual a favor de los machos debido a la mayor vulnerabilidad de las hembras a ser capturadas por la actividad pesquera (Wild, 1994).

De manera adicional, la deficiencia de heterocigosis documentada en poblaciones naturales, ha sido atribuída también a diversas causas tales como el sesgo en el registro de datos, la presencia de "alelos nulos", aneuploidías espontáneas, y a la selección diferencial de diferentes alelos maternos y/o paternos (Gaffney, 1994).

El efecto de selección disruptiva, también puede reflejarse notoriamente en los índices de endogamia, como se ha documentado en el salmón *Oncorhynchus nerka*, de la Columbia Británica ha sido documentada (Ricker, 1982); dado que la mínima talla permisible de captura se situaba entre las clases de edad 3 y 4, el aumento de la presión de pesca sobre poblaciones intermedias a estas dos edades, seleccionó a los grupos de edad pertenecientes a la clase 3 y 4. Como resultado, los peces de la clase 3 disminuyeron en talla mientras que los de la clase 4 tuvieron un incremento en esta. Aunque no existe un estudio de los efectos genéticos de dicha

selección, ésta representa una muestra del efecto de la pesca como una fuerza selectiva actuando sobre las poblaciones de peces y presumiblemente sobre su composición genética.

El exceso de homocigosis en las poblaciones, también puede ser resultado de los sistemas de apareamiento preferenciales o selectivos, en un fenómeno denominado "assortative mating". En éste, hay preferencias de algunos organismos portadores de determinado fenotipo a aparearse con aquellos portadores del mismo fenotipo o uno muy similar (Hartl y Clarck, 1989). El efecto sobre la proporción de genotipos, es similar al de la endogamia, originando un exceso de homocigosis, existiendo incluso una tendencia de afectar grupos de genes, dado que muchas características fenotípicas son poligénicas.

En este sentido, es preciso hacer notar la tendencia de los atunes, así como de otros pelágicos menores como la sardina y anchoveta, de formar cardúmenes con características similares en cuanto a talla, edad, y en cuanto a otros rasgos fenotípicos (Pitcher, 1993). Aunque las condiciones del desove y fertilización de estas especies, tiende a hacer de la reproducción un proceso mucho más fortuito, en estos organismos, las probabilidades de que grupos de cardúmenes visiten de manera más frecuente zonas de desove específicas, junto con las preferencias de elección del cardumen de reclutamiento, de alguna forma propician que la reproducción tenga un componente selectivo y/o preferencial exclusivo a determinados fenotipos. Por tanto, quizás podría pensarse en la existencia de cardúmenes reproductivos que hagan de la reproducción un proceso menos aleatorio de lo que comúnmente sucede en peces. Lo anterior podría contribuir al aumento de índices endogámicos poco usuales ya que la acción del "assortative mating", sobre grupos de genes, usualmente tiene efectos muy pronunciados.

Alelos raros y flujo genético

El polimorfismo en algunos de los loci analizados, es originado por la presencia de alelos cuya frecuencia es menor que 0.005 y que son denominados "alelos raros", en algunas poblaciones. Los "alelos raros" generalmente alteran las proporciones genotípicas esperadas de acuerdo a Hardy-Weinberg y pueden ser introducidos a las poblaciones por mutaciones, o bien pueden ser el resultado de procesos históricos, por lo que permanecen como remanentes de alelos previamente perdidos a causa de un cuello de botella reciente cuando la población aún no ha alcanzado el equilibrio (Hartl y Clark, 1989). Su desaparición puede ser producida por una selección purificadora de los alelos raros, ya que en ocasiones tienen efectos deletéreos.

Slatkin (1985), ha señalado que a causa de la presencia de "alelos raros", se ha atribuido a variación inconsistente, y por ello subdivisión poblacional por la pérdida de flujo genético entre algunas poblaciones. La relación matemática entre el promedio de la frecuencia de los "alelos raros", con la magnitud del flujo (Nm) presente entre poblaciones es linealmente

inversa en el modelo de aislamiento de islas, y su presencia puede ser considerada como evidencia de flujo interrumpido.

Es importante precisar que de manera coincidente con el presente estudio, los análisis de aloenzimas de diferentes especies de atunes del Pacífico (Elliott y Ward, 1995), han señalado la presencia de estos "alelos raros" en diferentes especies y en especial en el atún aleta amarilla, en los sistemas **AAT** (aspartato aminotransferasa), **AH** (aconotato hidratasa), **FH** (fumarato hidratasa), **IDDH** (iditol deshidrogenasa). Por tanto, la presencia de este tipo de alelos es una característica común en estas especies.

La presencia de alelos raros en las poblaciones de aleta amarilla analizadas aquí, contribuyen de forma considerable a la notable diferencia entre los valores de heterocigosis observada respecto a la esperada. Estas diferencias a su vez producen un efecto de falsa diferenciación entre las poblaciones, ya que la deficiencia de heterocigotos se origina de frecuencias significativamente distintas de los alelos entre las poblaciones. No obstante, es conveniente indagar otras posibles explicaciones de la o las causas de subdivisión poblacional, de ahí que resulta necesario profundizar en algunas hipótesis que puedan explicar las diferencias encontradas, con base en la historia evolutiva de las poblaciones de atún.

La mayor incidencia en términos del número y de la frecuencia génica de "alelos raros", se presenta en la población del Golfo de California (GC), de ahí que ésta haya sido la que presentó el mayor porcentaje de polimorfismo respecto de las otras con base en el análisis aloenzimático. En contraste, se detectó la presencia de flujo de genes importante entre las poblaciones de las Revillagigedo (REVO) y fuera del CYRA (OCY) y la ubicada en el Golfo de California GC ($M = 1.93$ y $M = 4.136$ respectivamente). Aunque del análisis de agrupamiento de las distancias genéticas en los RAPD's de alguna manera apoyan dicha hipótesis, la presencia de "alelos raros" en la población (GC) deja en claro que dicho flujo de genes, posiblemente ya ha sido interrumpido en el pasado, por fuerzas selectivas y/o desequilibrio entre migración y deriva génica.

Índices de subdivisión poblacional

En el presente estudio fueron probadas las hipótesis de subdivisión poblacional, con base en un modelo de "aislamiento por distancia" dadas las características de distribución de la especie (Lande y Barrowclough, 1987), junto con una segunda hipótesis referente a la existencia de aislamiento debido a selección, originado por la presencia de una barrera oceanográfica producida por las condiciones de turbulencia originadas por los sistemas de corrientes.

Las estimaciones de subdivisión poblacional basadas en estudios de aloenzimas, indican una escasa divergencia entre las poblaciones analizadas. Si consideramos la estimación realizada mediante la F_{ST} de Wright, sólo un 7.5% de la diversidad genética puede ser atribuida a

diferenciación entre poblaciones ($F_{ST} = 0.075$; $P = 0.00$), mientras que con el procedimiento de Weir y Cockerham (1984), dicho estimador sólo explica un 3.4% de la variación genética que puede ser atribuida a diferenciación entre las poblaciones ($\theta = 0.034$; $P = 0.27$).

Mediante esta metodología la estimación del índice de subdivisión refleja con mayor precisión la magnitud de la divergencia entre poblaciones. Es importante señalar que aún así, el valor de F_{ST} obtenido resultó no significativo ($P = 1.0$; Tabla 4.6), y cae dentro del intervalo de confianza de la estimación realizada para θ . La estimación de θ tiene un valor menor de sesgo debido a que éste no es afectado por el sistema de muestreo, por el número de alelos por locus, por el número de individuos muestreados por población, ni por el número de poblaciones muestreadas. Nei (1976) ha señalado que la F_{ST} debe ser considerada más como un estadístico que como un parámetro. Sin embargo es preciso utilizar la F_{ST} como estimador de la subdivisión, dada su amplia utilización en numerosos estudios si consideramos las ventajas que representan la posibilidades de extrapolación, a través de su comparación.

El valor del índice de subdivisión θ del presente análisis corresponde con los reportados para otros grupos de peces marinos. Dadas las características del muestreo realizado, en cuanto a las diferencias en el tamaño de las muestras entre localidades, procede realizar las estimaciones de la subdivisión poblacional, mediante el procedimiento de Weir y Cockerham. El estimador obtenido, se ubica con un valor ligeramente mayor al obtenido por Ward *et al.* (1994; $G_{ST} = 0.029$), para diferentes localidades de aleta amarilla del Pacífico. Estos autores, reportan un rango de valores de G_{ST} que van de 0.005 hasta 0.106 para la *Gpi-1**, éste último valor es significativo e indica la presencia de suficiente divergencia genética entre los "stocks" del Pacífico Central-Occidental y el Pacífico Oriental.

Las diferencias entre las estimaciones realizadas por Ward *et al.* (1994) y las del presente estudio, resultan evidentemente de errores atribuibles a aquellas aloenzimas con variación basada en alelos raros (*LA*, *LGG* y *PAP*). Al excluir a éstos del análisis, la estimación de θ (0.0295), alcanza un valor muy similar al de G_{ST} obtenido por Ward *et al.* (1994). Incluso entre las estimaciones de θ originales y G_{ST} de éste último, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($P = 0.038$). De la misma forma, las estimaciones del error estándar para θ y G_{ST} respectivamente, resultaron mayores en una proporción del doble entre las del presente estudio y las obtenidas por Ward *et al.* La diferencia puede explicarse por el método utilizado para su obtención, mientras que en el caso de la G_{ST} se utilizó el procedimiento "jackknife" sobre los loci, en el caso del índice θ , se obtuvo por simulaciones mediante 1000 remuestreos por "bootstrap" sobre los loci y las localidades.

El análisis de heterogeneidad de frecuencias muestra que, el locus *Gpi-1** es el único que no presenta valores significativos de ji cuadrada ($P = 0.066$), aún después de ajustar los valores de probabilidad mediante el procedimiento de Bonferroni. En tanto, los loci que presentaron valores significativos de fueron *Ak-2**, *La*, *Lgg*, y *Glud*, los de las peptidasas

evidentemente resultado de la presencia de "alelos raros". Por su parte, en *Ak-2** y la *Glud*, la frecuencia del alelo más común se mantiene a lo largo de la mayoría de las poblaciones; en *Ak-2** se revierte en la población de las Clipperton (CLIP), y la ubicada en el Golfo de California (GC) hace lo propio para *Glud*. No obstante, los valores de θ para estos loci, únicamente explican el 5 % y el 7.6 % respectivamente, de la variación genética atribuible a diferenciación.

La magnitud de la divergencia encontrada mediante los análisis de RAPD's no parecen coincidir con lo obtenido para aloenzimas. El valor del índice de subdivisión poblacional, resulta mayor en una proporción del doble en el caso de las estimaciones de F_{ST} (15 %). Considerando el error de estimación obtenido para aloenzimas, la diferenciación poblacional atribuible a diferencias genéticas queda en 13 %. Esta cifra, resulta cercana a la estimación hecha por Ward et al. (1994) de la *Gpi-F* ($G_{ST} = 11.8$ %), entre las poblaciones del Pacífico Oriental y Central-Occidental. Esto representa evidencia de la presencia de estructura poblacional discreta.

Las estimaciones de θ para aloenzimas arrojan valores que resultan ser aparentemente bajos como para considerar objetivamente la presencia de divergencia poblacional. No obstante, en el caso de los RAPD's, el valor obtenido resulta significativo ($P = 0.003$). En estudios genéticos realizados en diferentes especies de atunes, donde sólo en algunos casos se presentan los valores de F_{ST} o G_{ST} , éstos se ubican en un rango de 0 % a 11.8 %. Estos valores indican que el porcentaje de la diversidad genética atribuible a divergencia es en términos generales bajo. Los valores obtenidos aquí, se ubican en los límites inferior ($\theta = 0.034$) en las aloenzimas, y ligeramente por encima del límite superior ($F_{ST} = 0.13$ ó 13 %) en los RAPD's, dentro del rango descrito.

Los valores de F_{ST} por fragmento y los de heterogeneidad de frecuencias, parecen coincidir con la obtención de un mayor valor en la estimación de divergencia encontrada mediante RAPD's. En éstos, fueron obtenidos valores significativos de F_{ST} , en un 50 % de los fragmentos amplificados, principalmente en aquéllos con notable heterogeneidad de frecuencias (Tabla 4.7). Los valores obtenidos de F_{ST} para los fragmentos F10-3 y F10-10 fueron excesivamente negativos. Lo anterior resulta poco usual, dado que generalmente la heterocigosis media total siempre resulta mayor por el efecto sumatorio de las heterocigosis debido al efecto Wahlund. Dichos valores deben ser interpretados como indicativos de nula diferenciación entre poblaciones, por lo cual fueron redondeados a cero ya que además, presentaron valores no significativos o en los límites de significancia de heterogeneidad de frecuencias ($P = 0.087$ y $P = 0.05$, respectivamente).

Por otra parte, los niveles de divergencia genética entre poblaciones, estimados para peces de hábitos marinos va de 1.6 % (Gyllensten, 1985) a 6.2 % (Ward et al., 1994), mientras que para túnidos y especies afines se reporta un valor promedio del 2.9 % (0.029). Se señalan a una supuesta estabilidad ambiental, la ausencia de barreras geográficas consistentes, así como a la movilidad de las especies marinas, como los factores que tienen un efecto homogeneizador

de las frecuencias genéticas entre poblaciones distribuidas de manera amplia en los océanos (Ferguson *et al.*, 1995).

Los valores reportados en la bibliografía han sido obtenidos mediante diferentes marcadores genéticos, desde aloenzimas hasta fragmentos de restricción de ADNmt (Scoles y Graves, 1993; Ward, *et al.*, 1997; Tabla 1.1), estimados en regiones muy amplias del Pacífico e incluso entre regiones interoceánicas. La escasa divergencia poblacional entre las diferentes especies de atunes, así como de otros peces pelágicos, ha sido atribuida a la gran movilidad que presentan estas especies (Ward, 1995). Incluso el tiempo de divergencia entre poblaciones dentro del mismo océano (Graves *et al.*, 1984), y hasta entre regiones interoceánicas (Graves y Dizon, 1989), ha sido considerado como insuficiente para explicar la presencia de diferencias marcadas entre las poblaciones para ambos casos.

Sin embargo respecto al análisis de RAPD's, los resultados obtenidos aquí muestran que la homogeneidad genética en las poblaciones de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental, no parece ser tan elevada como ha sido reportado en los estudios mencionados (Scoles y Graves, 1993; Ward *et al.*, 1994; Ward, 1995). La hipótesis de aislamiento por distancia que comúnmente ha sido evaluada en dichos estudios, no ha mostrado tener bases genéticas sólidas, ya sea a causa de la historia de vida de los organismos o por la insuficiente resolución de los marcadores genéticos utilizados. En el presente análisis, los resultados apuntan fuertemente hacia una estructura poblacional de mayor complejidad en una escala más local, a nivel de regiones oceánicas, que a nivel global. Considerando la naturaleza de los marcadores moleculares analizados, los análisis adicionales aplicados a las estimaciones de F_{ST} , sugieren la presencia de divergencia asociada, a un patrón de "aislamiento por distancia" encubierto en gran medida, por un reflejo de flujo genético histórico, ligado a la complejidad de los patrones oceanográficos.

Lo anterior condujo a realizar un análisis jerárquico de las poblaciones en la búsqueda de una posible asociación con patrones oceanográficos definidos. Las estimaciones de los índices de subdivisión mediante dicho análisis detectaron una diferenciación débil entre las categorías analizadas (latitudinalmente y longitudinalmente). Se observa tan solo un 1.7 % de divergencia entre las regiones norte-centro-sur, y 0.37 % para la subdivisión en costera-interoceánica-oceánica (Tabla 4.8).

La incipiente diferenciación detectada en los análisis de las aloenzimas, podría sugerir un aislamiento de las poblaciones relativamente reciente en términos evolutivos, si consideramos la búsqueda de espacios de desove específicos frecuentados por estos organismos y la selectividad en la formación de cardúmenes como posibles factores de aislamiento. De esta forma, debido a que el flujo de genes inicialmente ocurre con mayor intensidad entre cardúmenes similares fenotípicamente, aquellas poblaciones más distantes que reflejan una relación estrecha, podrían ser portadoras de reminiscencias de flujo genético histórico. Así, las

evaluaciones de la magnitud de flujo genético podrían resultar de la huella de dicho intercambio y exhibir una débil relación inversa entre el flujo genético y la distancia.

Análisis de agrupamiento y flujo genético

En contraste con las estimaciones de subdivisión poblacional, los análisis de agrupamiento tanto para las distancias genéticas como para los valores de F_{ST} entre pares de poblaciones resultantes del análisis de aloenzimas, parecen definir con mayor claridad, patrones de asociación entre localidades. Estas al parecer se encuentran ligadas notoriamente a la estructura y dinámica de las masas de agua del Pacífico Oriental. Posiblemente esta relación haya resultado de adaptaciones en una escala microgeográfica de caracteres relevantes de la historia de vida de estos organismos como pueden serlo las épocas y zonas de desove, zonas de alimentación y reclutamiento, y la posible presencia de cardúmenes reproductivos.

El resultado de los análisis tanto entre pares de poblaciones mediante la F_{ST} , en el caso de aloenzimas, arrojan un agrupamiento que aparentemente está relacionado, con la dirección y sentido de las rutas migratorias de los atunes. Estas a su vez parecen estar ligadas a la dirección y movimiento de las aguas superficiales en el Pacífico Oriental, específicamente con el flujo de la Corriente Norecuatorial. El probable flujo presente entre las localidades, puede ser determinante en la ausencia de divergencia, por lo menos en el sentido longitudinal. Sin embargo, no debe ser descartado el factor de la distancia entre poblaciones, dado que la movilidad reportada para el atún aleta amarilla, a través de movimientos migratorios parece ser del orden de cientos más que de miles de kilómetros. Los reportes de migraciones a través de marcaje de especímenes, muestran evidencia de un importante movimiento de migrantes, desde la región costera a la altura de los 20° N, hacia la zona entre las Revillagigedo y las Clipperton y viceversa (Joseph *et al.*, 1964; Fink y Bayliff, 1970).

Las localidades estudiadas pueden ser ubicadas de manera general, según reportes de movimientos migratorios, dentro de dos zonas principales en el área de estudio y que son las que soportan la mayor parte de la pesquería en el Pacífico Oriental (Fink y Bayliff, 1970): un grupo alrededor y hacia el norte de las Islas Revillagigedo (18° N) y a lo largo de la costa occidental de Baja California y el Golfo de California, y un segundo grupo al sur de las Islas Marías (22° N) hasta el norte de Chile (Fig. 2.2).

Así, el agrupamiento de las localidades obtenido mediante los índices de subdivisión, podría representar evidencia de que estas localidades mantienen o mantuvieron, un flujo de genes importante, al parecer asociado a las rutas migratorias, con dirección y movimiento semejante al de las aguas oceánicas. El sentido y dirección de este aparente flujo genético parecería ser en términos generales, de la zona costera hacia la oceánica, con una no poco

despreciable diferenciación entre las localidades por encima y por debajo de la zona de convergencia de las corrientes ecuatoriales.

Una situación similar puede observarse en el resultado del agrupamiento de las distancias genéticas obtenidas mediante RAPD's, aunque en con un agrupamiento en una mayor escala de diferenciación. Lo anterior apunta hacia la existencia de un patrón de migración, posiblemente con un débil intercambio de genes entre estas localidades, y aparentemente de nuevo con una fuerte influencia de los movimientos de las corrientes oceanográficas. Este patrón, quizás como resultado de las grandes fluctuaciones en las condiciones oceanográficas en esa zona, que repercuten de manera significativa en la profundidad de la termoclina, zona limítrofe esta, de la distribución vertical de los atunes (Wyrski, 1967).

En cuanto a la validez del uso índice de subdivisión poblacional (F_{ST}) en estimaciones de flujo genético entre poblaciones, Wright (1978) ha señalado que la F_{ST} no necesariamente debe considerarse como un estimador de la distancia genética entre poblaciones, sino como una medida de la similitud genética cuando el objetivo es la inferencia de patrones de flujo genético. Slatkin y Hudson (1991) y Slatkin (1993), validan el uso de dicho estimador y sostienen que mientras la distancia genética D depende del tiempo de coalescencia respecto de una escala determinada por la tasa de mutación, la F_{ST} por su parte, depende de la diferencia media del tiempo de coalescencia en una escala determinada por dicho parámetro, lo anterior en ambos casos con tasas de mutación bajas. De ahí que la F_{ST} sea comúnmente utilizada para realizar estimaciones de flujo génico entre poblaciones, y por ello el agrupamiento resultante de las estimaciones de F_{ST} entre pares de poblaciones, puede ser un buen reflejo de la asociación entre localidades con fuertes vínculos de flujo genético.

La estructura de las poblaciones considerando los valores del índice de distancia genética D , coinciden con el agrupamiento obtenido mediante las F_{ST} , aunque con una topología distinta que se refleja en una mayor diferenciación a través de la formación de grupos bien definidos mediante el uso de la distancia genética. Las estimaciones de distancia genética de Nei (1978), entre pares de localidades fueron muy cercanas a cero, y se acercan a las estimaciones reportadas para diferencias entre poblaciones de peces (Utter, 1985). La similitud de estos agrupamientos, coincide en ambos casos con una fuerte influencia de la circulación oceanográfica en los patrones de flujo o divergencia genética. Adicionalmente, fué mencionado en párrafos anteriores que los valores de distancia genética se encuentran en función del tiempo de coalescencia respecto de la tasa de mutación y por tanto, a diferencia de las aloenzimas y las F_{ST} , el agrupamiento resultante de los RAPD's, el cual parece mostrar una dependencia mayor de la distancia geográfica que de la diferenciación atribuible a los patrones de migración, representa un buen reflejo de la diferenciación genética prevaleciente entre éstas, aunque no contradice la presencia de un posible vínculo de flujo genético histórico, encontrado

especialmente entre las poblaciones que constituyen el grupo de la Corriente Ecuatorial del Norte. De hecho y de manera coincidente, pudo observarse en ambos análisis, que la población ubicada al sur de las Clipperton (SECL), y que resulta ser la más alejada del resto de las localidades, se separa claramente del resto de las localidades (Figura 4.3).

El dendrograma de distancias genéticas en los RAPD's, muestra una diferenciación más pronunciada entre las localidades que el obtenido mediante las aloenzimas, y logran percibir grupos más definidos. Los valores de distancia genética muestran en los RAPD's, un valor en promedio hasta diez veces mayor que los de aloenzimas, lo que no resulta sorprendente si consideramos la condición de neutralidad de dichos marcadores. Dado que bajo un modelo neutralista de evolución los caracteres polimórficos son mantenidos por el equilibrio entre mutación y deriva génica (Kimura, 1983), existe una amplia posibilidad de la detección de valores mayores de variación, y con esto el aumento de las posibilidades de diferenciación en los RAPD's en relación a los análisis de aloenzimas.

Por otra parte, la presencia de barreras de tipo oceanográfico durante un tiempo prolongado, los patrones históricos de migración, y la poca diferenciación encontrada, permiten asumir que la divergencia intrapoblacional es reciente y que se ha dado primeramente, entre los grupos de poblaciones separados longitudinalmente, y de manera aún más reciente, en la zona de convergencia de las corrientes norecuatorial y surecuatorial.

Aislamiento por distancia

La baja correlación entre las estimaciones de flujo genético y la distancia de separación entre localidades resultante de los análisis del ajuste al modelo de "aislamiento por distancia", mediante los datos provenientes de las aloenzimas, puede explicarse por una divergencia reciente. La marcada relación entre los patrones de migración y la distribución de las frecuencias alélicas, pudo haber propiciado que no reflejen dicho efecto de "aislamiento por distancia" y apoya el argumento de la evolución de los mecanismos de dispersión de estos organismos, propiciada por los parámetros ambientales.

Las diferencias en el ajuste del modelo de "aislamiento por distancia" entre ambas metodologías, no obstante lo anterior, concuerdan con lo obtenido en los análisis precedentes, y apoyan las conclusiones alcanzadas en torno al posible reflejo histórico de la acción de los patrones de migración, al permitir explicar la distribución de las frecuencias de las aloenzimas. Simultáneamente permiten considerar al factor espacial propuesto para interpretar parámetros obtenidos mediante los RAPD's, como el posible responsable del desequilibrio entre fuerzas evolutivas importantes como el flujo de genes y la deriva génica.

De esta forma, los indicios del "aislamiento por distancia" podrían explicarse, en una escala mayormente longitudinal que latitudinal. Asimismo, deja en claro que la presencia de

barreras oceanográficas, ha sido contrarrestada de manera efectiva, por el importante flujo de migrantes y consecuentemente por la homogeneización de las frecuencias genéticas (Allendorf y Phelps, 1981). No así en el caso de la distancia geográfica, dado que los movimientos del atún se encuentran restringidos espacialmente, y en función de la profundidad de la termoclina (Suzuki *et al.*, 1978). Esta disminuye en profundidad, en la misma dirección (longitudinal), en la que se detecta la divergencia, a medida que el incremento longitudinal ocurre hacia el Pacífico Oeste.

Las estimaciones de subdivisión poblacional, no resultan lo suficientemente convincentes en el caso de las aloenzimas, para determinar la divergencia gradual por medio del "aislamiento por distancia". Esto sugiere que el flujo de genes depende fuertemente, de la circulación de las masas de agua, que ha sido o es de forma tal, que el tiempo de divergencia no ha resultado suficiente para consolidar el desequilibrio entre el flujo de genes y algún factor de tipo evolutivo como la deriva en este tipo de marcadores. Esto resulta común en el caso de genes bajo la acción de fuerzas selectivas provenientes de la influencia de factores ambientales sobre las aloenzimas como suelen serlo, en ocasiones, la temperatura (Powers *et al.*, 1991), y la salinidad (Kohen *et al.*, 1980), entre otros.

Patrones de variación clinal

El incremento de las frecuencias de la enzima GPI, particularmente en la escala longitudinal, coincide con lo encontrado en el océano Pacífico por Ward *et al.* (1994). Estos autores han reportado una proporción mayor del alelo *Gpi-F*75* en la región Oriental, mientras que el alelo *Gpi-F*100* presenta mayor proporción en la parte central-occidental. En el presente estudio, el incremento del alelo *Gpi-1/100**, ocurre hacia dicha zona, por tanto es factible esperar este incremento en las poblaciones lejanas de la costa. El alcance de los movimientos de migrantes en el OPO mediante reportes de marcaje de atunes, indican que éstos llegan hasta los límites del CYRA. Lo anterior permite suponer que el flujo que históricamente han mantenido las poblaciones en donde se observa el decremento de las frecuencias de este alelo, puede ser limitado longitudinalmente y arroja evidencia adicional de la presencia de "aislamiento por distancia", siempre y cuando el intercambio de genes entre esas poblaciones haya sido ya interrumpido.

Lo anterior contradice las posibles relaciones de flujo génico encontradas mediante el agrupamiento de las F_{ST} , entre las localidades de la Corriente Ecuatorial del Norte. Sin embargo, podría ser indicativo de que el "aislamiento por distancia", en el caso de esta enzima en particular, no ha logrado concretarse posiblemente por razones del reflejo histórico de flujo genético en esa dirección, resultante de la fuerte influencia de la circulación oceánica, y que ha sido interrumpido por a el reciente proceso de divergencia. Inclusive no debe descartarse la

presencia de un efecto selectivo que propicie la variación clinal de las frecuencias alélicas de este locus.

De modo contrario, en el caso de los RAPD's, se obtuvo una correlación consistente al graficar la distancia hacia la costa, y la frecuencia de los fragmentos F10-2 y F10-6. Se observa una correlación significativa con un 79 % y un 66 % respectivamente, de la variación en dichos fragmentos explicado por el incremento longitudinal. Esto coincide a su vez con el ajuste al modelo de "aislamiento por distancia" ($r_M = -0.326$; $P = 0.039$), y apoya la posibilidad de la presencia de este tipo de aislamiento entre las poblaciones más alejadas.

En contraste con la marcada relación entre la distribución de los atunes con las características oceanográficas, el ajuste significativo al modelo de "aislamiento por distancia" generado por los RAPD's, junto con la evidencia encontrada del incremento longitudinal de las frecuencias en los fragmentos F10-2 y F10-6, poco relacionado a un patrón clinal permiten descartar el efecto de selección adaptativa.

Ha sido señalado, que el hallazgo de patrones de naturaleza clinal en algunos loci resultan de patrones históricos de colonización, y de la posterior entremezcla de poblaciones, y que estos patrones responden a la presencia de selección en genes específicos (Taylor *et al.*, 1995). Sin embargo el ajuste positivo al modelo de aislamiento por distancia en los RAPD's, no permiten atribuir el incremento longitudinal de las frecuencias genéticas a un patrón clinal de variación.

Sin embargo, si consideramos que en el caso del locus *Gpi-1**, las frecuencias cambian a lo largo del Océano Pacífico en un rango considerablemente amplio (Ward *et al.*, 1994 y 1997), difícilmente podría considerarse a la selección, como principal responsable de la presencia de dicha variación, puesto que los efectos de una fuerza selectiva difícilmente podrían ocurrir en una escala espacial tan amplia con características oceanográficas regionales tan específicas de los diferentes océanos. De esta forma, la selección direccional actuando sobre una región específica, podría tener una expresión mucho más compleja de lo que fué encontrado por Ward *et al.* (1997). Una fuerza selectiva, actuando en una escala espacial tan amplia, permitiría con gran probabilidad encontrar alelos con frecuencia fija, inclusive en un mayor número de loci, como para reflejar una mayor divergencia que la reportada entre regiones oceánicas. Incluso como para justificar su separación a una escala mayor que la intraespecífica (Shaklee *et al.*, 1982), esto por supuesto en función de la intensidad de la selección. Adicionalmente, existe poca evidencia de datos demográficos que apoyen dicha situación.

Aunque la capacidad de dispersión de estos organismos es considerable en relación con otros organismos que no la tienen (Hellberg, 1996) lo cual incrementa las posibilidades de intercambio genético, la comparación entre su amplia distribución y su dependencia de algunos factores ambientales como son la temperatura y oxígeno disuelto, permiten proponer la presencia de algún tipo de fenómeno microevolutivo de divergencia. Es por esto que el atún ha

sido objeto de diversos estudios dirigidos a delimitar subpoblaciones (Wild, 1994). Ha sido resaltada la posibilidad real de que en especies con distribuciones amplias y continuas, puedan ocurrir subdivisiones genéticas desde muy marcadas hasta presentes sólo en una escala microgeográfica (Shaklee *et al.*, 1982; Burton, 1994; Hedgecock, 1994). En el caso del atún aleta amarilla, su amplia distribución continua a lo largo del Océano Pacífico, representa un importante factor de divergencia genética. De manera adicional, la utilización de las corrientes oceánicas como medio de dispersión larvaria para la búsqueda de zonas específicas de crianza y/o reclutamiento, representa potencialmente otro factor causante de divergencia poblacional (Awise, 1994).

Se ha señalado que las inferencias acerca de los patrones actuales de flujo genético, especialmente en especies de amplia distribución, frecuentemente son confundidos con vestigios de asociaciones históricas entre poblaciones (Hellberg, 1995). El modelo de divergencia mediante "aislamiento por distancia", supone que el flujo genético ocurre de manera más frecuente en poblaciones adyacentes, por lo que la relación entre la distancia y las estimaciones de M^* , adquieren valores característicos (Slatkin, 1993). Cuando el tiempo de divergencia es corto, las posibilidades de la presencia de "aislamiento por distancia" son mínimas. Si por el contrario, el tiempo de divergencia es largo, existe un intercambio de migrantes entre poblaciones adyacentes, tal y como ocurre en el modelo "stepping-stone" en equilibrio, con la presencia de un evidente "aislamiento por distancia", hasta alcanzar el equilibrio y pasar a ser una población panmictica.

Algo similar ocurre cuando existe una radiación en búsqueda de nuevos espacios de distribución, inicialmente existe un desequilibrio transitorio entre el flujo de genes y la deriva génica, esta última como principal fuerza causante de divergencia genética entre las poblaciones (Hellberg, 1995). Después del establecimiento de nuevas colonias, dicho desequilibrio tiende a ser disminuído de modo gradual por el intercambio de migrantes entre las poblaciones adyacentes (stepping-stone), para después de reestablecerse el flujo de genes. De esta forma, el posible efecto de la divergencia ocasionado por la expansión de las poblaciones, no alcanza a tener un efecto de diferenciación entre las poblaciones o no es percibido fácilmente.

El patrón anterior se logra observar en especies de existencia efímera, donde de manera marcada ocurren ciclos de extinción-recolonización (Lande y Barrowclough, 1987). Ha sido observado en estas poblaciones, un marcado flujo genético entre poblaciones después de un evento de recolonización junto con un efecto homogeneizador de las frecuencias genéticas impidiendo procesos de diferenciación (Slatkin, 1985), dada la reducida varianza genética que las caracteriza.

Recapitulación

En peces con grandes capacidades de dispersión como suelen serlo los organismos de hábitos pelágicos, el flujo de genes es una característica inherente a dicha movilidad que deriva en un proceso importante de homogeneización genética. Este permite contrarrestar los efectos de la diferenciación después de un posible evento de colonización de nuevos espacios, de manera más efectiva que en el caso de especies con poca movilidad. Sin embargo ha sido detectada estructura genética en diferentes especies de mamíferos como ballenas (Baker *et al.*, 1990) y delfines (Rosel *et al.*, 1994), tortugas (Karl *et al.*, 1992), y algunas otras especies de atunes como el barrilete (Fujino, 1996), y la albacora (Graves y Dizon, 1989).

En el presente estudio, se han detectado patrones de flujo genético que coinciden con las rutas migratorias de estos organismos. La amplia distribución que presentan estos organismos debe responder a procesos continuos de colonización de nuevos habitats regidos por estos patrones de migración. Estos se encuentran ligados a los movimientos de la circulación oceánica en el Pacífico Oriental, que a su vez determinan las características oceanográficas de las masas de agua. Adicionalmente, la escasa diferenciación encontrada en las aloenzimas, junto con una aparente homogeneidad genética de la mayoría de los loci en sus poblaciones, parece reforzar la idea del surgimiento en el pasado, de procesos recientes de colonización acompañados de reestablecimiento de flujo genético. Lo anterior hace posible pensar en un aislamiento reciente entre poblaciones, que no ha alcanzado a ser notorio en el caso de aloenzimas, debido a la importante movilidad de estos organismos, a partir de rutas migratorias bien definidas por los patrones de circulación de aguas oceánicas.

La incipiente diferenciación detectada en los análisis de las aloenzimas, resultado de un aislamiento relativamente reciente de las poblaciones, puede ser explicado si consideramos la búsqueda de espacios de desove específicos frecuentados por estos organismos y la selectividad en la formación de cardúmenes como posibles factores de aislamiento. De esta forma, debido a que el flujo de genes inicialmente ocurre con mayor intensidad entre cardúmenes similares fenotípicamente, aquellas poblaciones más distantes que reflejan una relación estrecha, podrían ser portadoras de reminiscencias de flujo genético histórico. Así, las relaciones en términos de flujo genético podrían resultar de la huella de dicho intercambio y exhibir aparentemente una débil relación inversa entre el flujo genético y la distancia.

La estructura global de las poblaciones de atún aleta amarilla del Océano Pacífico reportada por Ward *et al.* (1997), posiblemente resulte de un flujo de genes limitado, más que de la presencia de selección diferencial como fué considerado de forma alternativa por estos autores. Los resultados de los análisis realizados aquí, coinciden con los estudios genéticos realizados en el atún aleta amarilla (Shaefer, 1991; Scoles y Graves, 1993; Ward *et al.*, 1994 y 1997), en el sentido de la complejidad de la estructura poblacional de la especie que amerita ser

estudiada en una escala más local y contemplando el análisis de un número mayor de organismos. No obstante que la exploración de la variabilidad genética mediante RAPD's fué positiva en el presente estudio, deben realizarse estudios de manera más exhaustiva. En el presente estudio, las limitaciones de recursos en relación a los costos de obtención de resultados de los RAPD's, comparados con los análisis aloenzimáticos, junto con la necesidad del procesamiento de un número significativo de muestras, resultaron en una limitante para extender el análisis en el número de primers. Por tanto, se optó por la inclusión de un solo primer, aquél con mayor polimorfismo detectado, para ser analizado en cada población colectada.

De igual forma, el uso de marcadores alternos con mayor resolución y alto grado de neutralidad como los microsátélites (Queller *et al.*, 1993), posiblemente permitan descartar de manera definitiva, la presencia de factores de selección diferencial. Es importante resaltar el uso simultáneo en dichos estudios, de marcadores sujetos a una mayor influencia ambiental como es el caso de las aloenzimas, con el propósito de contrastar la divergencia atribuible a la selección o a la deriva génica.

Las limitaciones anteriores sumadas a las encontradas en cuanto a la posibilidad en la obtención de muestras más significativas en tamaño y número de zonas que permitan tener representada una zona de estudio de mayor amplitud, hacen del presente estudio una primera aproximación al problema. Los datos generados no permiten determinar de manera sólida, la presencia de estructura genética en las poblaciones de atún aleta amarilla del Pacífico Oriental, pero si representa una aproximación que permite evaluar el papel que han tenido los procesos que intervienen en la divergencia de las poblaciones. La incipiente diferenciación en una escala longitudinal, permite evidenciar un débil equilibrio entre deriva génica y migración en las poblaciones distribuidas en dicho sentido. Es importante resaltar que dicho equilibrio puede ser preservado si se evita en la medida de lo posible, la presencia de espacios que interrumpan la continuidad de distribución del atún aleta amarilla causados por la actividad pesquera. La discontinuidad que usualmente generan cuotas de captura elevadas sobre los cardúmenes, propiciará que el patrón gradual de diferenciación encontrado sea pronunciado y de manera abrupta, como para permitir la diferenciación genética entre poblaciones con la consecuente pérdida de variación genética.

CONCLUSIONES

- 1.- El análisis de los marcadores utilizados, refleja una fuerte asociación entre localidades favorecida por la circulación oceánica en el Pacífico Oriental, la cual influye en los patrones de migración y por ello en términos de flujo de genes. La distribución de algunos de sus genes, probablemente sea un reflejo de los mecanismos adaptativos en los patrones de distribución del atún aleta amarilla.

- 2.- La débil correlación encontrada entre la distancia geográfica y el flujo de genes entre pares de poblaciones (M) en aloenzimas, deja de manifiesto que la relación entre la circulación oceánica y flujo de genes a través de los patrones de migración, ha influido de manera determinante en la presencia de una escasa divergencia entre poblaciones mediante mecanismos como el "aislamiento por distancia".

- 3.- En contraste con lo anterior, el ajuste positivo al modelo de aislamiento por distancia mediante el análisis de los RAPD's, confirma la influencia de factores ambientales sobre marcadores sujetos a influencia selectiva como las aloenzimas, y deja de manifiesto la posibilidad de atribuir la escasa divergencia en las poblaciones, a un reflejo histórico del flujo existente en el pasado entre éstas.

- 4.- El incremento de la frecuencia del alelo *GPI-1/100** a lo largo del eje longitudinal, en las localidades del grupo de la Corriente Norecuatorial, junto con el incremento en el mismo sentido de la variación en las frecuencias de los fragmentos F10-2 y F10-6, es indicativo de la interrupción que se ha dado en el flujo génico entre las poblaciones, por lo menos en un sentido longitudinal, como resultado del limitado alcance en los movimientos migratorios en dicha escala, del atún aleta amarilla.

- 5.- Considerando la mayor influencia que tienen los factores ambientales en marcadores como aloenzimas, en comparación con la supuesta neutralidad de los RAPD's, y la obtención de valores no significativos del índice de subdivisión entre poblaciones estimados a través de las aloenzimas, en contraste con los valores significativos de este índice en los RAPD's, sugiere que el tiempo de divergencia entre las poblaciones analizadas es reciente y no ha sido suficiente para contrarrestar de manera definitiva los efectos del flujo genético histórico ligado a los parámetros ambientales. Lo anterior es reflejado por las aparentes relaciones de flujo genético entre las poblaciones determinadas mediante la F_{ST} .

- 6.- La relación significativa entre la distancia de separación entre localidades, respecto de las estimaciones del flujo genético establecidos mediante los análisis de RAPD's, apunta hacia la presencia de un mecanismo de "aislamiento por distancia", que no ha sido concretado en las aloenzimas, debido quizás al reciente tiempo de divergencia antes mencionado.

- 7.- Para efectos de la administración del recurso, es conveniente considerar la unidad del "stock" de pesca del atún aleta amarilla, en tanto no se confirme de manera indiscutible la presencia de unidades genéticas (subpoblaciones) bien definidas. Los resultados obtenidos aquí, muestran quizás el inicio de un fenómeno microevolutivo que pudiera derivar en una divergencia poblacional más pronunciada, debida en parte a la limitación espacial de los movimientos del atún aleta amarilla en relación a la magnitud de su distribución, y a la necesidad de búsqueda de sitios de desove específicos, situados en regiones costeras de continentes o islas.

- 8.- Son necesarios estudios que aporten información adicional acerca de la fuerte relación encontrada entre la similitud genética de las poblaciones y la circulación de las masas de agua del Pacífico Oriental. Lo anterior sustentará una ampliación del análisis de los marcadores genéticos del tipo de los utilizados en este estudio, así como el uso de marcadores adicionales de mayor resolución. De la misma forma es recomendable la recopilación de información acerca de parámetros oceanográficos, espacial y temporalmente, que brinde una mejor comprensión de la forma en que influyen en la migración de las poblaciones de atún y por ende en la composición genética de éstas.

REFERENCIAS

- Allendorf, F.W. and S.R. Phelps. 1981. Use of allelic frequencies to describe population structure. *Can.J.Fish. Aquat. Sci.* **38**: 1507-1514.
- Allendorf, F.W., Ryman, N. and F.M. Utter. 1987. Genetics and Fishery Management. In: N. Ryman and F. Utter (eds). Population Genetics and Fishery Management. p.1-19. Wash. Sea Grant Program. Univ.Wash. Press, Seattle.
- Avise, J.C., Reeb, C.A., y Saunders, N.C. 1987. Geographic population structure and species differences in mitochondrial DNA of mouthbrooding marine catfishes (Ariidae) and demersal spawning toadfishes (Batrachoididae). *Evolution* **41**:991-1002.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Berminham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A. and N. C. Saunders. 1987. Interspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Ann. Rev. Ecol.Syst.* **18**:489-522.
- Avise, J. C. 1994. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Chapman and Hall, New York. 511 pp.
- Baker, C.S., Palumbi, S.R., Lambersten, R.H., Weinrich, M.T., Calambokidis, J., y O'Brien, S.J. 1990. Influence of seasonal migration on geographic distribution of mitochondrial DNA haplotypes in humpback whales. *Nature* **34**: 238-240.
- Bardakci, F., and D.O.F. Skibinski. 1994. application of the RAPD technique in tilapia fish: species and subspecies identification. *Heredity* **73**:117-123.
- Beverton, R. J. H., 1990. Small marine pelagic fish and the threat of fishing; are they endangered?. *J. of Fish Biol.* **37** (Supplement A): 5-16.
- Burton, R.S. 1994. Inferring the genetic structure of marine populations: a case study comparing allozyme and DNA sequence data. *CalCOFI Rep.*, **35**:52-60 pp.
- Carey, F.G. y Olson, R.J. 1982. Sonic tracking experiments with tunes *Coll. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, **17**(2): 458-466.
- Castillo, S. and J. Mendo. 1987. Estimation of unregistered Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*) in official catch statistics, 1951 to 1982. In: The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. D.Pauly, and I. Tsukayama, eds. ICLARM Studies and Reviews 15. Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Callao, Perú; Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), GmbH, Eschborn, Federal Republic of Germany; and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines.
- Cole, J.S. 1980. Synopsis of biological data on the yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. (Bonaterre, 1788). in the Pacific Ocean. *Spec. Rep. I-ATTAC*, (2): 75-150.
- Collette, B.B. y Nauen, C.E. 1983. FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the word. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. *FAO Fish. Synop.*, **2**(125): 137p.
- Comisión Inter-Americana del Atún Tropical. 1995. Reporte anual de la Comisión Interamericana del Atún Tropical. *Ann. Rep. I-ATTC*, (1995). 305 p.

- Costa, J.T., y Ross, K.G. 1994. Hierarchical genetic structure and gene flow in macrogeographic populations of the eastern tent caterpillar (*Malacosma americanum*). *Evolution* **48**(4): 1158-1167.
- Dinesh, K.R., Lim, T.M., Chua, K.L., Chan, W.K., and V.P.E. Phang. 1993. RAPD analysis; an efficient method of DNA fingerprinting in fishes. *Zool. Sci.* **10**:849-854.
- Diouf, T. y Kotias, J. B. 1994. Systematic presentation and geographical Distribution of species. In: FAO Fish. Tech: Pap. **292**. Resources, fishing and biology of the tropical tunas of the Eastern Central Atlantic. FAO. Rome 1994.
- Eguiarte, L. E., Búrquez, A., Rodriguez, J., Martinez-Ramos, M., Sarukhán, J. y D. Piñero. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocarium mexicanum*. *Evolution* **47**:75-87.
- Elliott, N.G. and R.D. Ward. 1995. Genetic relationships of eight species of pacific tunas (Teleostei Scombridae) inferred from allozyme analysis. *Mar. Freshwater Res.* **46**:1021-1032.
- FAO/UNEP, 1981. Conservación de los recursos genéticos de los peces. Problemas y recomendaciones. Informe de la consulta a expertos sobre recursos genéticos de los peces. Roma Italia, 8 al 13 de junio de 1980. *FAO Fish. Tech. Pap.* **217**.
- Ferguson, A., Taggart, J. B., Prodöhl, P.A., McMeel, O., Thompson, C., Stone, C., McGinnity, P., and R.A. Hynes. 1995. The application of molecular markers to the study and conservation of fish populations, with special reference to *Salmo*. *J. of Fish Biol.* **47** (Supplement A):103-126.
- Fink, B.D. and W. H. Bayliff. 1970. Migrations of yellowfin and skipjack tuna in the eastern Pacific Ocean as determined by tagging experiments, 1952-1964. *Bull. I-ATTC*, **15**(1):1-227.
- Francis, R.C. 1977. TUNPOP: a simulation of the dynamics and structure of the yellowfin tuna stock and surface fishery of the Eastern Pacific Ocean. *Bull. IATTC*, **17**(4): 233-279.
- Frankham, R. 1995. *Conservation Genetics. Annu. Rev. Genetics.* **29**:305-327.
- Fu Yu, K., VanDeynze, A. and K.P. Pauls. 1993. Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD) Analysis. *Met. in Plant Mol. Biol. and Biotech.* **64**(2): 287-301.
- Fujino, K. 1996. Genetically Distinct Skipjack Tuna Subpopulations Appeared in the Central and the Western Pacific Ocean. *Fisheries Science.* **62**(2): 185-195.
- Fujino, K. 1970. Immunological and biochemical genetics of tunas. *Trans. Am. Fish. Soc.* **1**: 152-178.
- Futuyama, D.J. 1986. Evolutionary Biology. 2a. Ed., Sunderland Sinauer Mass., 600pp.
- Gaffney, P.M. 1994. Heterosis and heterozygote deficiencies in marine bivalves: more light?. In: Beaumont, A. (ed.). Genetics and evolution of aquatic organisms. Chapman and Hall, London. 146-153p.
- Galvin, P., Sadusky, T., McGregor, D. and T. Cross. 1995. Population genetics of atlantic cod using amplified single locus minisatellite VNTR analysis. *J. of Fish Biol.* **47**(Supplement A): 200-208.

- Gall, G.A.E.. 1987. Inbreeding. In: N. Ryman and F. Utter (eds). Population Genetics and Fishery Management. p.1-19. Wash. Sea Grant Program. Univ.Wash. Press, Seattle.
- Garcia, D.K., Dhar, A.K. and A. Alcivar-Warren.1996. Molecular analysis of a RAPD marker (B20) reveal two microsatellites and differential mRNA expression in *Penaeus vannamei*. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* 5:71-83.
- García, F.W. y F.J. Sánchez. 1997. Boletín Anual Temporada 1996. Instituto Nacional de la Pesca. Centro Regional de Investigación Pesquera, Ensenada B. C., México.
- García-Franco, F., Cota, V. y F.J. Sánchez. 1995. Análisis de la pesquería de pelágicos menores en la costa occidental de Baja California, México en 1994. INP SEMARNAP. *Ciencia Pesquera.* 11: 15-18.(Nueva Epoca).
- Garcia, D.K., y Benzie, J.A.H. 1995. RAPD markers of potential use in penaeid prawn (*Paeneus monodon*) breeding programs. *Aquaculture* 130: 137-144.
- Grant, W.S. 1985a. Biochemical genetic stock structure of the southern African anchovy, *Engraulis capensis* Gilchrist. *J. Fish. Biol.* 27: 23-29.
- Grant, W.S. 1987. Genetic divergence between congeneric Atlantic and Pacific Ocean Fishes. In: N. Ryman and F. Utter (eds). Population Genetics and Fishery Management. p.225-245. Wash. Sea Grant Program. Univ.Wash. Press, Seattle.
- Graves, J. E., Ferris, S. D., and A. E. Dizon.1984. Close genetic similarity of atlantic and pacific skipjack tuna (*Katsuwonus pelomis*) demonstrated with restriction endonuclease analysis of mitochondrial DNA. *Marine Biol.* 79:315-319.
- Graves, J. E., and A. E. Dizon.1989. Mitochondrial DNA sequence similarity of atlantic and pacific albacore tuna (*Thunnus alalunga*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 870-873.
- Grewe, P.M., Elliot, N.G., Innes, B.H. and R.D. Ward. 1997. Genetic population structure of southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*). *Marine Biol.* 127:555-561.
- Gyllensten, U. 1985. The genetic structure of fish: differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous, and freshwater species. *J. Fish. Biol.* 26: 691-699.
- Harris, H., y Hopkinson, D.A. 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. American Elsevier Publishing Company, Inc., New York.
- Hartl, D.L. and A.G. Clark. 1989. Principles of Population Genetics. 2a. ed. Sinauer, Sunderland, Mass. USA.
- Hedgecock, D. 1986. Recognizing Subpopulations in California Mixed Pelagic Fish Stock. In: D.Hedgecock (editor). Workshop on Identifying Fish Subpopulations. p 26-30. Calif Sea Grant Coll. Program Publ. T-CSGCD-013.
- Hedgecock, D., Nelson, K., y López-Lemus, G. 1988. Biochemical genetic and morphological divergence among three species of thread herring (*Ophistonema*) in northwest Mexico. *CalCOFI Rep.* 110: 110-121.

- Hedgecock, D., Hutchinson, E.S., Gang Li, Frederic, L. S. and K. Nelson. 1989. Genetic and morphometric variation in the pacific sardine, *Sardinops sagax caerulea*: comparisons and contrasts with historical data and with variability in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* **87**: 653-671.
- Hedgecock, D. 1994. Temporal and Spatial genetic structure of marine populations in the California current. *CalCOFI Rep.* **35**:73-81.
- Hellberg, M.E. 1994. Relationships between inferred levels of gene flow and geographic distance in a philopatric coral, *Ballanophyllia elegans*. *Evolution* **48**(6):1829-1854.
- Hellberg, M.E. 1995. Stepping stone gene flow in the solitary coral *Ballanophyllia elegans*: Equilibrium and nonequilibrium at different spatial scales. *Mar. Biol.* **123**: 573-581.
- Hellberg, M.E. 1996. Dependence of gene flow on geographic distance in two solitary corals with different larval dispersal capabilities. *Evolution* **50**(3): 1167-1175.
- Hennemuth, R.C. 1961b. Year class abundance, mortality and yield-per-recruit of yellowfin in the eastern Pacific Ocean, 1954-1959. *Bull. I-ATTC*, **6**(1): 1-51.
- Higgings, B.E. 1967. The distribution of juveniles of four species of tunas in the Pacific Ocean. *Proc. Indo-Pac. Fish. Coun.*, **12**(2): 79-99.
- Hinton, G.M. y Ganle, V.S. 1994. Statistics of the eastern Pacific Ocean tuna fishery, 1979 to 1992. *I-ATTC. Data Rep. No. 8*: 96p.
- Hochachka, P.W. y Somero, G. N. 1973. Strategies of biochemical adaptation. W.B. Saunders Company. 358pp.
- Hochberg, Y. 1988. A sharper Bonferroni procedure for multiple tests of significance. *Biometrika* **75**: 800-802.
- Hoffmann, A.A., Sgró C.M. and S.H. Lawler. 1995. Ecological Populations Genetics: The Interface between genes and the environment. *Annu. Rev. Genetics.* **29**:349-370.
- Joseph, J., Alverson, F.G., Fink, B.D., y Davidoff, E.B. 1964. A review of the population structure of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the eastern Pacific Ocean. *Bull. I-ATTC*, **9**(2): 53-112.
- Joseph, J. y Miller, F.R. 1988. El Niño and the surface fishery for tunas in the eastern Pacific. In: Proceedings of the tuna fishery research conference, far seas. Fish. Res. Lab. *Maguro Gyogyo Kyogikai Gijiroku, Suisancho-Enyo Suisan Kenkyusho*: 199-207.
- Johannesson, K., Rodstrom, E.M., y Aase, H. 1989. Low genetic variability in Scandinavian populations of *Ostrea edulis* L.- possible causes and implications. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **128**: 177-190.
- Karl, S.A., Bowen, B.W. y Avise, J.C. 1992. Global population genetic structure and male mediated gene flow in the green turtle (*Chelonia midas*): RFLP analyses of anonymous nuclear loci. *Genetics* **131**: 163-173.
- Kimura, M. and J.F. Crow. 1963. The measurement of the effective population number. *Evolution.* **17**:279-288.

- Kimura, M. 1983. The Neutral Theory of Molecular Evolution. In: Nei, M. y Kohen, R.K. (eds.). Evolution of genes and proteins. Sinauer Associates Inc. Sunderland Mass.
- Koehn, R.K., Bayne, R.K., Moore, M.N., y Siebenaller, F.J. 1980. Salinity related physiological and genetic differences between populations of *Mytilus edulis*. *Biol. J. Linnean Soc.* **14**: 319-334.
- Lacy, R.C.1992. The effects of inbreeding on isolated population: are minimum viable population sizes predictable? En. P.L. Fiedler y S.K. Jain, (eds.). Conservation biology: The theory and practice of nature conservation, preservation and management. Chapman and Hall. New York pp. 276-296.
- Le Corre, V., Dumolin-Lapegue, S., y Kremer, A. 1997. Genetic variation at allozyme and RAPD loci in sessile oak *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: the role of history and geography. *Mol. Ecol.* **6**: 519-529.
- Lande, R. and G.F. Barrowclough. 1987. Effective population size, genetic variation and their use in population management. In: (Soulé, M.E., ed.). Viable Populations for Conservation. pp. 87-123. Cambridge: Cambridge University Press.
- Linderberg, G.U. 1971. Fishes of the world. A Key to families and a checklist. New York, John Wiley and Sons, 545p.
- Macaranas, J.M., Mather, P.B., Hoeben, P., and M.F. Capra.1995. Assessment of genetic variation in wild populations of the redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*, von Martens 1868) by means of allozyme and RAPD-PCR markers. *Mar. Freshwater Res.* **46**:1217-1218.
- Mitton, J.B., y Koehn, R.K. 1975. Genetic organisation and adaptative response of allozymes to ecological variables in *Fundulus heteroclitus*. *Genetics* **79**: 97-111.
- Muhlia-Melo, A..1994. Current state of the mexican tuna fishery and ecological interactions between large and small tunas in the pelagic pacific environment. In: Interactions of Pacific tuna fisheries. Vol. 1 FAO Fish. Tech. Paper. 336/1: 320-326.
- Murphy, T.C. and G.T. Sakagawa. 1977. A review and evaluation of estimates of natural mortality rates of tunas. *Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT*, **6**(1): 117-23.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.* **106**: 283-292.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **70**: 3321-3323.
- Nei, M. 1976. Mathematical models of speciation and genetic distance. In: Karlin, S. y Nevo, E. (eds.). Population genetics and ecology. Academic Press, N.Y. 723-765p.
- Nei, M.. 1978. The theory of genetic distance and evolution of human races. *Jap. J. Hum. Genet.* **23**: 341-369.
- Nevo, E. 1978. Genetic variation in natural populations: Patterns and theory. *Theor. Pop. Biol.* **13**:121-177.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. int. Explor. Mer* , **39**(3): 175-192.

- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. and F. Torres Jr. 1998. Fishing Down Marine Food Webs. *Science*: **279**(6): 860-863.
- Peakall, R., Smouse, P.E., y Huff, D.R. 1995. Evolutionary implications of allozyme and RAPD variation in diploid populations of dioecious buffalograss *Buchloë dactyloides*. *Mol. Ecol.* **4**: 135-147.
- Peterson, C.L. and W.H. Bayliff. 1985. Organization, functions, and achievements of the Inter-American Tropical Tuna Commission. *Spec. Rep. IATTC*, (5): 56 p.
- Pitcher, T.J. 1993. Behaviour of teleost fishes. 2a. ed. Chapman and Hall, England. 715p.
- Policansky, D. 1993. Evolution and management of exploited fish populations. In: Kruse, G., Eggers, D.M., Marasco, R.J., Pautzke, C., y Quin II, J. (eds.). Proceedings of the International Symposium on Management strategies for exploited fish populations. Alaska Sea Grant College Program Report No. 93-02, University of Alaska Fairbanks.
- Powers, D.A., Lauerman, T., Crawford, D. and L. D. Michele. 1991. Genetic mechanisms for adapting to a changing environment. *Annu. Rev. Genet.* **25**:629-659.
- Powers, D.A., Lauerman, T., Crawford, D., Smith, M., Gonzalez-Villaseñor, I., and L.D. Michele. 1991. The evolutionary significance of genetic variation at enzyme synthesizing loci in the teleost *Fundulus heteroclitus*. *J. of Fish Biol.* **39** (Supplement A): 169-184.
- Queller, D.C., Strassmann, J.E. and C.R. Hughes. 1993. Microsatellites and Kinship. *TREE*. **8**(8): 285-289.
- Radovich, J. 1982. The collapse of the California sardine fishery: what have we learned?. *CalCOFI. Rep.* **23**:56-78.
- Ricker, W.E. 1978. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* **191**: 382 p.
- Ricker, W.E. 1982. Size and age of British Columbia sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to environmental factors and fishery. *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* **1115**: 1-117.
- Rosa, H., Jr. 1950. Scientific and common names applied to tunas mackerels and spearfishes of the world with notes on their geographical distribution. Washington, *FAO*, 235p.
- Rosel, P. E., Dizon, A. E., and J. E. Heyning. 1994. Genetic analysis of sympatric morphotypes of common dolphins (genus *Delphinus*). *Mar. Biol.* **119**: 159-167.
- Ryman, N. 1991. Conservation genetics considerations in fishery management. *J. Fish Biol.* **39** (Supplement A): 211-224.
- Saitou, N. y Nei, M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* **4**: 406-425.
- Schaefer, M.B. 1957. A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean. *Bull. I-ATTC*, **2**(6): 245-285.
- Schaefer, M.B. 1967. Fishery dynamics and present status of the yellowfin tuna population of the eastern Pacific Ocean. *Bull. IATTC*, **12**(3): 87-136.

- Schaefer, K. M. 1991. Geographical variation in morphometric characters and gill-raker counts of yellowfin tuna *Thunnus albacares*, from the Pacific Ocean. *Fish. Bull.* **91**: 690-698.
- Scoles, D.R. and J.E. Graves.1993. Genetic analysis of the population structure of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from the Pacific Ocean. *Fish. Bull.* **91**: 690-698.
- Selander, R.K., Smith, M.H., Yang, S.Y., Johnson, W.E., y Gentry, J.B. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). *Studies in Genetics VI*. University of Texas Publ. 7103: 49-90.
- Selander, R. K. and T.S. Whittam.1983. Protein polymorphism and the genetic structure of populations. In: M.Nei and R. K. Koehn (eds.). *Evolution of genes and proteins*. pp. 89-114. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Shaklee, J.B., Clyde, S.T., y Waples, R.S. 1982. Speciation and evolution of marine fishes studied by electrophoretic analysis of proteins. *Pacific Science* **36**(2): 141-157.
- Shaklee, J.B., Brill, R.W. y Acerra, R. 1983. Biochemical genetics of Pacific blue marlin, *Makaira nigricans*, from hawaiian waters. *Fish. Bull.* **81**(1): 85-90.
- Shaklee, J.B., Allendorf, F.W., Morizot, D.C. y Whitt, G.S. 1989. Genetic nomenclature for protein coding loci in fish: Proposed guidelines. *Trans. Am. Fish. Soc.* **118**: 218-227.
- Sharp, G.D. y Pirages, S.W. 1978. The distribution of red and white swimming muscles, their biochemistry and the biochemical phylogeny of selected scombrids fishes.. In: Sarp, G.D. y Dillon, A.E. (eds). *The physiological ecology of tunas*. Academic Press, New York. 41-78pp
- Sinclair, M. and F. Page.1995. Cod Fishery Collapses and North Atlantic GLOBEC. *U.S. GLOBEC News*. No.8-- March 1995.20 p.
- Slatkin, M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*. **39**: 53-65.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47**(1): 264-279.
- Slatkin, M., y Hudson, R.R. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* **117**: 149-153.
- Smith, P.J. 1979. Esterase gene frequencies and temperature relationships in the New Zealand snapper *Chrusophrys auratus*. *Mar. Biol.* **53**: 305-310.
- Smith, P.J., y Fujio, Y. 1982. Genetic variation in marine teleosts: high variability in habitat specialists and low variability in habitat generalists. *Mar. Biol.* **69**: 7-20.
- Smith, P.J.1994. Genetic diversity of marine fisheries resources. *FAO Fish. Tech. Paper*. 344/11 Rome, FAO. 53 p.
- Smith, P.J., Francis, R.I.C.C., y McVeagh. 1991. Loss of genetic diversity due to fishing pressure. *Fish. Res.* **10**: 309-316.

- Smith, P.J., Benson, P.G., and S.M. McVeagh. 1997. A comparison of three genetic methods used for stock discrimination of orange roughy, *Hoplostethus atlanticus*: allozymes, mitochondrial DNA, and random amplified polymorphic DNA. *Fish Bull.* **95**:800-811.
- Stamatopolous, C. 1993. Trends in catches and landings. Pacific fisheries: 1970-1991. *FAO Fish. Circular No. 855.3*: 213 p
- Suzuki, Z., Tomlinson, P.K. y Honwa, M. 1978. Population structure of Pacific Yellowfin tuna. *Bull. I-ATTTC*, **17**(5): 273-441
- Swofford, D.L., y Selander, R.B. 1981. BIOSYS-1: a fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* **72**: 281-283.
- Takagi, M. and N. Taniguichi. 1995. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) for identification three species of *Anguilla*, *A. japonica*, *A. australis*, and *A. bicolor*. *Fish Sci.* **61**: 884-885.
- Tomczak, M. y Godfrey, J.S. 1994. Regional Oceanography: An introduction. Butler & Tanner Ltd, Frome and London. 421p.
- Taylor, M.F.J., Shen, Y. y Kreitman, M.E. 1995. A population genetic test of selection at the molecular level. *Science* **270**: 1497-1499.
- Ueyanagi, S. 1966a. On the pigmentation of larval tuna and its usefulness in species identification. *Rep. Nankai Reg. Fish Res. Lab.*, (**24**): 41-48.
- Utter, F.M. 1985. Protein electrophoresis and stock identification in fishes. In: Kumpf, H.E., Vaught, R.S., Grimes, C.B., Johnson, A.G. y Nakamura, E.L. (eds.). Proceedings of the stock identification workshop. NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFC-199: 227p.
- Utter, F.M. 1986. Validity of Electrophoresis in Identifying Fish Populations Structures. In: D. Hedgecock (editor). Workshop on Identifying Fish Subpopulations. p. 14-19. Calif. Sea Grant Coll. Program Publ. T-CSGCD-013.
- Utter, F. M. 1991. Biochemical genetics and fishery management. : an historical persepective. *J. Fish Biol.* **39** (Suplement A): 1-20.
- Vilchis-Ramírez, P. 1994. Pesquería de Túnidos con balsas para agregar peces en el Pacífico Oriental Tropical. Tesis Licenciatura. Fac. Ciencias, UNAM. 84 p.
- Ward, R.D., Woodwark, M., y Skibinski, D.O.F. 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *J. Fish. Biol.* **44**: 213-232.
- Ward, R.D., Elliott, N.G., Grewe, P.M. and A. Smolenski. 1994. Allozyme and mitochondrial DNA variation in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the Pacific Ocean. *Marine Biology*, **118**(4):531-539.
- Ward, R.D. 1995. Population genetics of tunas. *J. Fish. Biol.* **47** (Supplement A): 259-280.
- Ward, R.D., Elliott, N.G., Innes, B.H., Smolenski, A.J. and P.M. Grewe. 1997. Global population structure of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, inferred from allozyme and mitochondrial DNA variation. *Fish. Bull.* **95**(3): 566-575.

- Weir, B.S. y Cockerham, C.C. 1984. Estimating F statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**: 1358-1370.
- Weir, B.S. 1990. Genetic data analysis. Sinauer, Sunderland, MA.
- Welsh, J. and M. McClelland. 1990. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucl. Acids. Res.*, **18**: 303-306.
- Wild, A. 1986. Growth of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the eastern Pacific Ocean based on otolith increments. *Bull. I-AATTC*, **18**(6): 423-482.
- Wild, A. 1994. A review of the biology and fisheries for yellowfin tuna, *T. albacares*, in the Eastern Pacific Ocean. In: Interactions of Pacific Tuna Fisheries. *FAO Fish. Tech. Pap.* **336/2**. Rome 1994.
- Williams, G.C., Kohen, R.K., y Mitton, J.B. 1973. Genetic differentiation without isolation in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Evolution* **27**: 192-204.
- Williams, J.G, Kubelik, A. R., Livak, J., Rafalaski, J.A. and S.V. Tingey. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucl. Acids Res.* **18**: 6531-6535.
- Workman, P.L., y Niswander, J.D. 1970. Population studies on southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *Amer. J. Hum. Gen.* **22**: 24-29.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* **28**: 139-156.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics* **15**: 323-354.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* **19**: 395-420
- Wright, S. 1978. Evolution and the genetics of populations, Vol. 4. Variability within and among populations. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Wyrki, K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. *Bull. I- ATTC*, **9**(5): 277-304.
- Wyrki, K. 1967. Circulation and water masses in the eastern equatorial Pacific Ocean. *Int. J. Oceanol & Limnol.* **1**(2): 117-147.