

00344
3



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DIFERENCIACION ALOENZIMATICA Y MORFOLOGICA
DEL CAMARON CAFE *Farfantepenaeus californiensis* DEL
PACIFICO MEXICANO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA DE SISTEMAS Y
RECURSOS ACUATICOS)
P R E S E N T A :
BIOL. MARIA DE LOURDES BARBOSA SALDAÑA

DIRECTOR DE TESIS: DR. PINDARO DIAZ JAIMES

MEXICO D.F.

2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres; Luis y Raquel, fuentes inagotables de lucha, de entrega, de amor y de esperanza.

A mis hermanos; Gaby, Becko y Henry porque la vida dispuso que nos hiciéramos uno en el dolor y en el amor.

A mis sobrinas; Raquelito, gran bendición que vino a dar nueva luz a mi vida, llenando día con día de alegría mi corazón, y a Linnetta y Jeaninna quienes dentro de ellas poseen esa gran fortaleza para luchar por la vida, que las hará levantarse victoriosas en todo momento.

Mi admirable familia, los amaré por siempre.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Gracias.....

Porque en la caída me sostuviste para no permitir que llegara al fondo.

Porque en la derrota me tendiste tu mano firme para poder levantarme.

Porque en el desconcierto me mostraste la senda para poder continuar adelante.

Porque en el desaliento me diste la fuerza para andar el camino.

Porque en la soledad acompañaste mis pasos haciéndote presente.

Porque me has enseñado a alabarte, bendecirte y darte gracias.

Ahora sé que verdaderamente, no hay amor más grande.

Agradecimientos.

Al Dr. Píndaro Díaz Jaimes a quien no tengo palabras para agradecer todo el empeño que puso siempre en sacar adelante este trabajo, mostrando su gran profesionalismo, por su enorme paciencia, por todos los conocimientos tan valiosos que desinteresadamente siempre me ha brindado, pero sobre todo por su apoyo incondicional en todo momento.

Al Dr. Manuel Uribe Alcocer por brindarme la oportunidad de formar parte del equipo de investigación del laboratorio apoyando mi trabajo y por su invaluable aportación al mismo. Quien desempeña una excelente labor encabezando nuestro grupo de trabajo.

Al Dr. Ignacio Méndez Ramírez quien desde el principio participó aportando comentarios al trabajo, por la valiosísima ayuda en los análisis estadísticos de la tesis y por que en todo momento siempre estuvo dispuesto a apoyarme.

A la Dra. Guadalupe Tenorio Colín quien desde los inicios de la investigación ha contribuido a su desarrollo aportando comentarios muy acertados, pero sobre todo por su gran amistad.

A los demás miembros del jurado Dr. Adolfo Gracia Gasca, al Dr. Juan Núñez Farfán y al Dr. Aberto Abreu Grobois por sus valiosos comentarios al manuscrito y por su buena disposición para la culminación del mismo.

Al Biól. Oswaldo Morales Pacheco Subdirector técnico del CRIP de Salina Cruz, Oaxaca, a la M en C Alexandra Gutiérrez García Directora del CRIP de Salina Cruz, así como al M en C Fernando Soto Aguirre, por su valioso apoyo para la obtención de los organismos.

Al Dr. Fernando Cervantes del laboratorio de Mastozoología del Instituto de Biología por las facilidades brindadas para utilizar las instalaciones de su laboratorio en la centrifugación de las muestras.

A mis amigos del laboratorio: Alma por su enorme solidaridad y sincera amistad, a Eva esa tierna personita, a Edson por su gran destreza para bromear, a Fer siempre dispuesto a armar polémica y a Emilio alguien que siempre bromea con mucha propiedad, gracias a quienes la carga de trabajo en el laboratorio se hizo siempre más ligera.

A mis amigos de tantos años quienes a pesar de su ausencia basta cerrar los ojos para que se hagan presentes: Jacqueline, Xóchitl, Jorge, Héctor, Claudia, Celia, Germán, Paco, Jaime, Ninel, Humberto y Estelita, Carlos, Carmen, Esmeralda y Lety.

Al dibujante Rosendo Martínez por su contribución a este trabajo con la mayoría de los esquemas que en el se presentan

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	5
Taxonomía.....	5
Biología de los camarones peneidos.....	6
Ciclo de vida.	7
Distribución.....	9
La pesquería del camarón en nuestro país.....	9
Estructura genética en las poblaciones naturales.....	11
Variación genética en las poblaciones.....	12
Variación genética en camarones.....	14
Área de estudio	16
Objetivos	20
Material y métodos	21
Colecta de organismos	21
Electroforesis de isoenzimas	22
Registro de datos morfométricos	25
Análisis de estructura genética	26
Análisis morfométrico	28
Resultados	31
Estructura genética	31
Morfometría	39
Discusión	48
Variabilidad genética	48
Estructura genética	56
Identidad entre poblaciones y flujo genético	58
Variación morfológica	60
Conclusiones	64
Literatura citada	66

RESUMEN

En el presente estudio se realizó una comparación mediante aloenzimas y mediciones morfométricas y merísticas entre diferentes colectas de camarón café Farfantepenaeus californiensis de las costas de Sinaloa, Michoacán Guerrero y Oaxaca del Pacífico mexicano.

Se analizaron un total de 19 loci, de los cuales 7 resultaron polimórficos en cuando menos una de las muestras estudiadas bajo un criterio del 99% de polimorfismo para el alelo más común. La variabilidad genética estimada fue baja, con un polimorfismo promedio de 13.16% y una heterocigosis promedio de 0.038, lo cual concuerda con lo reportado por otros autores en el grupo de los peneidos.

Los loci Lgg-1, Lgg-2 y Mdh-2 en la localidad de Sinaloa y el locus La-1 en Oaxaca presentaron desviaciones al equilibrio de Hardy Weinberg, como consecuencia de una deficiencia en la proporción de heterocigotos, dichas desviaciones se atribuyen a posibles fluctuaciones temporales, por edad o sexo, entre otros en las frecuencias alélicas estimadas.

Las subpoblaciones presentaron una moderada diferenciación genética ($\theta = 0.09$), la cual fue estadísticamente significativa ($p < 0.05$), y mostró una tendencia a ser mayor entre las poblaciones más alejadas geográficamente, con excepción de las poblaciones de Guerrero y Oaxaca, que presentaron la mayor diferenciación genética ($\theta = 0.2663$); no obstante que fueron las únicas entre las cuales no existieron diferencias estadísticamente significativas ($p = 0.9844$), debido a la magnitud de la dispersión que presentó la estimación ($S = 0.2554$). Este mismo patrón se observó en los valores de distancia genética entre las poblaciones, donde los sitios con mayor diferenciación fueron precisamente Guerrero y Oaxaca ($I = 0.9904$, $D = 0.0096$) y los de mayor similitud fueron Sinaloa y Michoacán ($I = 0.9986$, $D = 0.0014$); sin embargo, en los dos métodos de agrupamiento utilizados UPGMA y Neighbourjoining, la población de Oaxaca se separó claramente de las demás. Los valores de identidad entre pares de poblaciones también mostraron una tendencia a ser mayores para las poblaciones geográficamente cercanas, no obstante la prueba de Mantel mostró que la correlación entre el flujo genético y la distancia geográfica no fue significativa ($p < 0.05$). Es muy probable que el patrón de corrientes presente en el Pacífico y la escasez de cuerpos lagunares en la zona de Michoacán constituyan una barrera geográfica para el flujo genético de estos organismos.

El análisis discriminante a partir de los datos morfométricos, diferenció de manera significativa a las 4 poblaciones aquí trabajadas ($p < 0.05$), por lo que se considera que este tipo de datos proporciona información útil para la diferenciación entre poblaciones. Las variables morfológicas que más ayudaron a diferenciar entre las poblaciones fueron la longitud del rostro y la longitud del cefalotorax, mismas que han sido utilizadas para caracterizar las diferentes especies de peneidos.

Se recomienda realizar nuevos estudios con un mayor número de sitios muestreados contemplando tamaños de muestra más grandes, y empleando técnicas de estimación de variabilidad genética de mayor resolución para definir la presencia de unidades discretas de pesca, con el fin de aportar elementos adicionales para lograr una explotación más racional del recurso.

INTRODUCCIÓN

Los recursos pesqueros constituyen una fuente de alimentación de gran potencial económico en el ámbito mundial, sin embargo para realizar la explotación adecuada de los mismos, es indispensable generar un amplio conocimiento sobre los diversos aspectos que se relacionan con la biología de cada una de las especies de interés.

García (1988) ha afirmado que el conocimiento científico para la administración de una pesquería se basa en la abundancia del recurso, variación en el tiempo, distribución de tallas de los organismos, épocas y tasas de reproducción, tasas de mortalidad etc., intentando llevar a las pesquerías a un equilibrio entre reclutamiento y capturas.

Los estudios referentes al conocimiento de las diferencias en la variación genética en las poblaciones, es decir; la estructura genética, así como los aspectos de tipo evolutivo, son de gran relevancia en el manejo de cualquier recurso, pues tienen gran influencia en la diversidad genética y ésta, a su vez, en la capacidad de respuesta de las poblaciones tanto a las presiones del medio, como a las originadas por la pesca en la estructura y dinámica de sus poblaciones.

Para establecer un programa de explotación pesquera es necesario reconocer las unidades poblacionales que integran la especie de interés, de tal forma que puedan evaluarse para cada una de ellas sus curvas de rendimiento, y basándose en éstas, poder definir zonas de captura, volúmenes de captura, luz de malla permitida y épocas de veda, sin que el recurso se vea menguado y pueda correr el riesgo de sobrepesca (García 1988). La pesca indistinta, sin considerar la presencia de diferenciación intrapoblacional en poblaciones formadas por grupos genéticamente discretos, puede reducir de manera drástica la variabilidad genética de algunos de estos grupos (Díaz-Jaimes, 1999).

Asimismo, la preservación de un recurso no se debe basar únicamente en datos de abundancia y de equilibrio entre capturas y reclutamiento, resulta necesario considerar lo

que se conoce como el “tamaño efectivo de la población”, lo cual se entiende como el número mínimo de individuos de una población que permite asegurar la preservación de la diversidad genética presente en la población y contrarrestar los efectos de fuerzas evolutivas, como serían la deriva génica y la endogamia, asociadas a una baja diversidad de genes (Kimura & Crow, 1963).

En poblaciones aisladas la variabilidad genética puede ser substancialmente reducida a través de la deriva génica, cuya acción permite que algunos grupos de genes sean fijados de manera aleatoria en la población, cuyos efectos más drásticos generan endogamia, misma que consiste en la cruce entre organismos de linajes muy cercanos, resultando en la pérdida de alelos y una disminución notoria en la heterocigosis. Tal reducción podría traer consigo un menoscabo en la adecuación de esta población por la reducción de la capacidad adaptativa e incrementa las posibilidades de su extinción (Ferguson, *et al.*; 1995).

Desde la perspectiva del manejo de las pesquerías, la meta podría ser mantener niveles aceptables de variabilidad genética. Debido a que conocemos muy poco acerca del valor ecológico, económico o evolutivo de los genes de la población; la conservación de la diversidad genética no puede ser específica, dado que se sabe que la habilidad para adaptarse a futuros cambios del ambiente depende en mucho de las características genéticas de las poblaciones, los alelos presentes, sus combinaciones y sus frecuencias. De tal forma que la única opción para garantizar una adaptación adecuada es conservar tanto como sea posible la variación genética existente (Ryman, 1991).

La preservación de los recursos genéticos en poblaciones sujetas a explotación comercial es también una preocupación constante de la biología conservacionista (FAO, 1981). Dado que la riqueza genética es la base de la respuesta adaptativa de las poblaciones es de prioritaria importancia mantener los niveles de variación genética, sobre todo en recursos cuya explotación es intensiva, como es el caso del camarón.

El camarón es uno de los recursos pesqueros más importantes de nuestro país, por el consumo nacional y como producto de exportación, situación que ubica a México como uno de los principales países exportadores de este recurso. Las diferentes especies de camarón tienen una gran aceptación en los mercados y dada su alta cotización, se ubica en

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

el primer lugar de los productos pesqueros en cuanto a generación de divisas en nuestro país (Anuario estadístico de pesca, 1994; Rodríguez de la Cruz & Chávez, 1992).

Por pesca se obtienen anualmente un promedio de 70 000 toneladas (Rodríguez de la Cruz y Chávez, 1992), generando un capital de aproximadamente 840 millones de dólares.

Por este motivo es una pesquería que se ve sometida a una explotación muy severa e indistinta a todo lo largo de su distribución, que con frecuencia abarca áreas geográficas muy amplias, además de las presiones a las que son sometidas sus poblaciones a causa de actividades destinadas a su cultivo que basan su producción en la captura de postlarvas en las bocas de las lagunas costeras.

En los últimos años la producción de camarón se ha visto disminuida, no sólo en volumen, sino en la calidad del producto, dado que cada vez las capturas están compuestas por organismos de tallas menores (Atlas pesquero de México, 1994). En este sentido cobran relevada importancia los estudios que nos llevan a conocer más los aspectos intrínsecos de las poblaciones del camarón café del Pacífico, que nos permitan discernir el impacto de la pesca sobre el recurso, para establecer un programa de manejo adecuado orientado a lograr una explotación racional de este recurso.

ANTECEDENTES.

Taxonomía.

Los camarones del grupo de los decápodos constituyen un grupo extenso, pero a pesar de que existen unas 2, 500 especies descritas, solamente unas 300 son de interés económico, y entre estas últimas, 100 constituyen la mayoría de las capturas comerciales de camarones en el mundo. Para el Pacífico la explotación comercial se concentra en 5 familias: Sicyoniidae, Solenoceridae, Pandalidae, Palaemonidae y Penaeidae, siendo ésta última la de mayor importancia, y a la cual pertenecen los camarones de los géneros *Farfantepenaeus* y *Litopenaeus*, anteriormente ubicados en el género *Penaeus*. La taxonomía de la especie *Farfantepenaeus californiensis* o camarón café, como se le conoce más a menudo, es la siguiente (Martínez, 1993):

Phylum	Crustacea
Clase	Malacostraca, Latreille, 1806.
Subclase	Eumalacostraca, Grobben, 1892.
Cohorte	Eucarida, Calman, 1904.
Orden	Decapoda, Latreille, 1803.
Suborden	Dendrobranquiata, Bate, 1888.
Superfamilia	Penaidae, Rafinesque, 1805
Familia	Penaeidae.
Subfamilia	Penaeinae.
Género	<i>Farfantepenaeus</i> .
Especie	<i>F. californiensis</i> .

Biología de los camarones peneidos.

Los camarones son miembros del grupo de los crustáceos, considerados artrópodos mandibulados con apéndices birrameos articulados, con dos pares de antenas, caparazón, branquias y estado larvario tipo nauplio.

El cuerpo de los camarones se divide en tres regiones: cefalotórax, abdomen y telson, es comprimido lateralmente, con el rostro dentado y el abdomen largo. Los apéndices del cefalotórax son anténulas, antenas, mandíbulas, maxilas, maxilípedos y pereiópodos; el abdomen está formado por seis segmentos y seis pares de apéndices llamados pleópodos cuya función es natatoria. En el telson se encuentran los urópodos, que sirven también para la natación. En los machos, el primer par de pereiópodos está modificado y adaptado para la función reproductiva, formando una estructura llamada petasma, la cuál sirve como órgano copulador (Fig. 1) (Martínez, 1993).

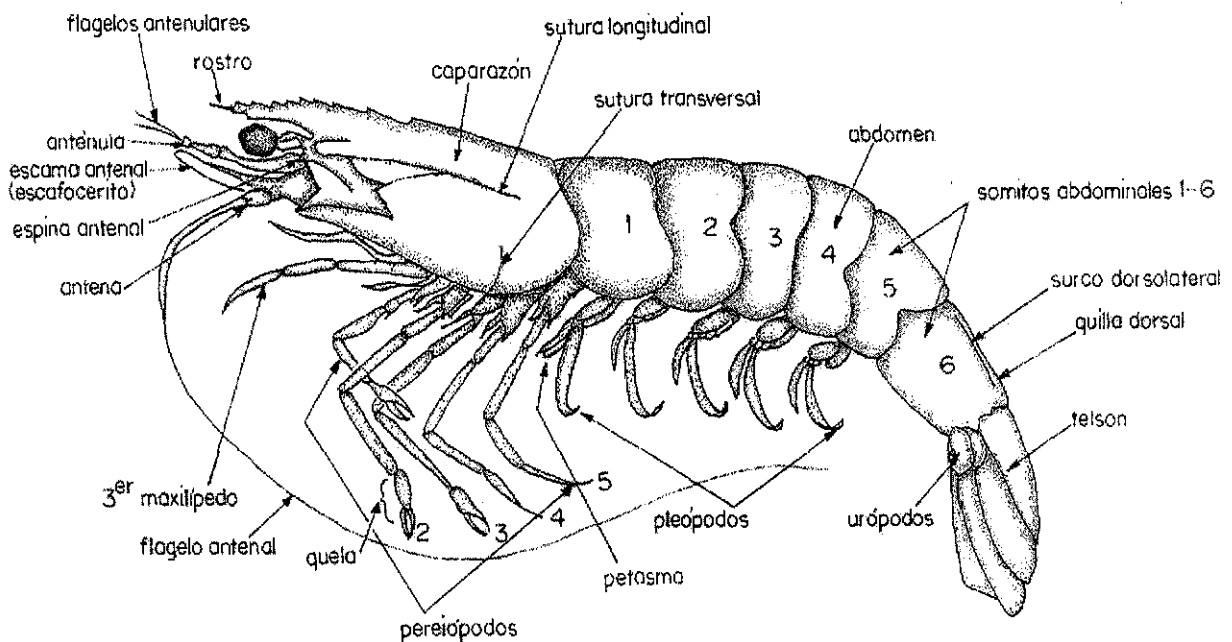


Figura 1. Morfología externa para camarones peneidos

IS CON
FALLA EL ORIGEN

El exoesqueleto, en la región del cefalotórax presenta diferentes procesos como espinas, suturas y surcos, cuya forma, tamaño y distribución son característicos para cada especie (Pérez-Farfante, 1988).

La mayoría de los órganos de los camarones, se encuentran en la región del cefalotórax. El cerebro es trilobulado, presenta un ganglio supraesofágico. El sistema nervioso es ventral en el tórax y el abdomen, con los ganglios metamerizados.

El corazón es ventral y se conecta directamente con el hemoceloma a través de arterias abdominales ventral y dorsal. El sistema digestivo se compone de una boca, estómago y hepatopáncreas situados en el cefalotórax; un intestino, una glándula intestinal en el abdomen y el ano situado ventralmente donde comienza el telson (Martínez, 1993).

Ciclo de vida.

Los adultos copulan y desovan en aguas oceánicas costeras a profundidades entre 18 y 27 m. Los patrones reproductivos varían estacionalmente dependiendo de la especie y la latitud. Para *F. californiensis* se presentan desoves continuos de mayo a septiembre y desoves secundarios de octubre a febrero, presentándose desoves masivos de julio a octubre. Aunque los desoves no presentan variaciones latitudinales marcadas el porcentaje de madurez sexual sí muestra desfase; las poblaciones de Guaymas maduran tempranamente (julio), seguidas de las poblaciones de Mazatlán (septiembre) y en el Golfo de Tehuantepec el porcentaje de madurez alcanza su valor máximo en la última parte del año (agosto a octubre) (Rodríguez de la Cruz & Chávez, 1996). La copulación ocurre generalmente durante la muda, cuando los machos se pegan a las hembras y les adhieren el saco espermático. Posteriormente, las hembras rompen este espermatóforo para fertilizar los huevos, los cuales son arrojados al agua. La cantidad de huevos por desove oscila entre los 500, 000 a 1, 000, 000. Los huevos tienen un diámetro de alrededor de 300 micras. Éstos ya fertilizados se van al fondo y eclosionan más o menos en 24 horas. Las larvas planctónicas permanecen en aguas oceánicas por aproximadamente 3-4 semanas dentro de las cuales se desarrollan pasando por 5 fases del estadio nauplio; 3 fases del estadio

protozoa y 2 fases del estadio mysis; después de éste hay varios estadios postmysis o postlarvales (Martínez, 1993 y Hendrickx, 1995a). En esta fase su distribución horizontal está controlada principalmente por las corrientes marinas, y es precisamente en esta etapa en la cual se lleva a cabo la dispersión de los organismos a lo largo de su área de distribución.

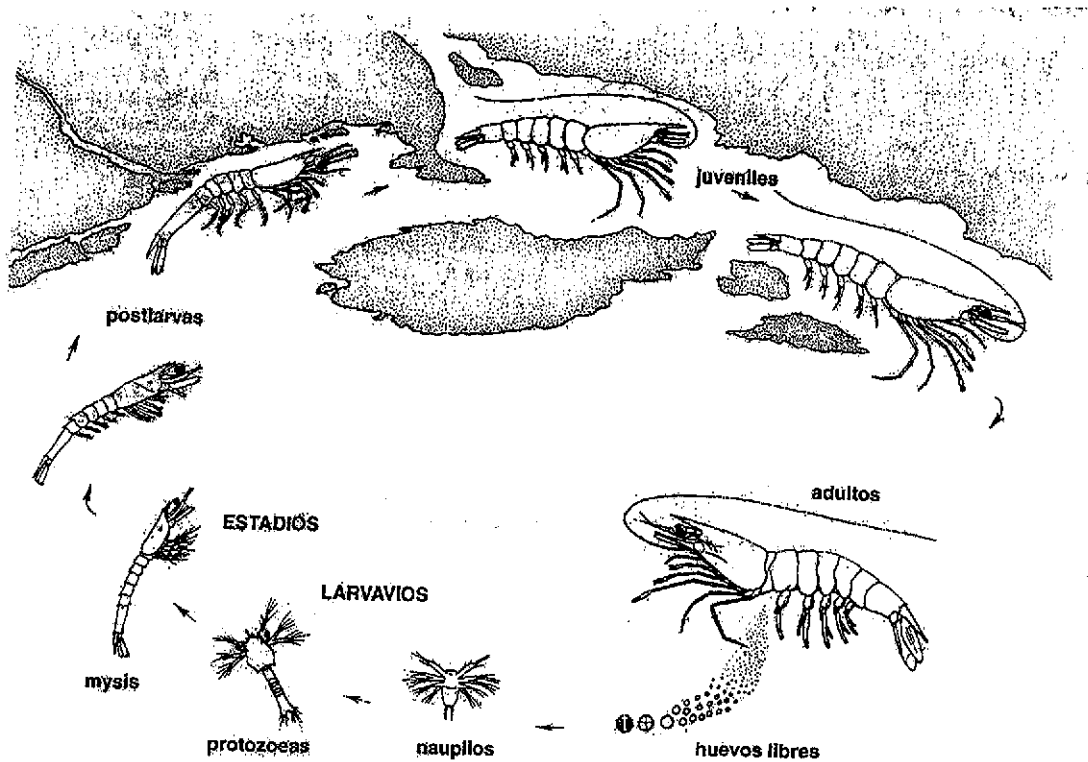


Figura 2. Ciclo de vida del camarón *Farfantepenaeus californiensis*.

Este se encuentra sujeto al transporte de las corrientes, así las postlarvas alcanzan los sistemas estuarinos caracterizados por una alta productividad donde continúan su desarrollo y alcanzan rápidamente el estadio juvenil. A medida que aumenta su talla, van regresando gradualmente a las bocas de las lagunas o estuarios, donde se convierten en sub-adultos. En estas áreas de maternidad, los camarones juveniles de aproximadamente 0.6 cm adquieren hábitos bentónicos. Llegan al estado sub-adulto cuando han alcanzado una talla de entre 4 a 10 cm (lo cual ocurre entre las 4 y 10 semanas, dependiendo de la zona y de la época del año). Posteriormente salen nuevamente al océano, ayudadas por la salida de la marea, en donde completan su maduración para comenzar de nuevo el ciclo (Fig.2) (Martínez, 1993 y Hendrickx, 1995a).

Se considera que la edad de reclutamiento en el mar (4-5 meses) coincide aproximadamente con la edad a la que los camarones inician su madurez sexual, misma que alcanza su etapa óptima alrededor de los 10 meses (Rodríguez de la Cruz & Chávez, 1992).

Distribución.

La distribución del grupo es cosmopolita, abarcando una gran variedad de ambientes, son especies bentónicas que se ubican por lo general a profundidades menores de los 100 m, y en la fase adulta viven sobre fondos muy variados.

El camarón café del Pacífico *Farfantepenaeus californiensis* se distribuye desde la costa occidental de Baja California, en el Golfo de California hasta Perú (Rodríguez de la Cruz, 1981; Hendrickx, 1995a). Dado que su distribución no es totalmente continua pues depende en buena medida de la presencia de estuarios, se captura en baja proporción en Bahía Sebastián Vizcaíno en el litoral oeste de la península de Baja California Sur. En el Golfo de California es muy abundante, principalmente en la parte central y norte, pero frente a las costas de Nayarit y Jalisco, entre Colima y Guerrero su proporción es baja y vuelve a ser abundante en Oaxaca en la zona del Golfo de Tehuantepec. (Instituto Nacional de la Pesca, 1997-1998) Es una especie muy importante en las pesquerías del Pacífico Mexicano. Batimétricamente se distribuye entre 5 y 50 brazas de profundidad, aunque preferentemente entre 11 y 30 brazas (Rodríguez de la Cruz, 1981; Hendrickx, 1995a).

La pesquería del camarón en nuestro país.

El camarón es uno de los recursos más importantes en nuestro país. Puede ser considerada como una de las principales pesquerías dada su alta cotización en el mercado internacional. El 70% de la producción por pesca de camarón en nuestro país corresponde a la zona del Pacífico cuya producción oscila alrededor de las 50, 000 toneladas anuales, siendo los estados de Sonora y Sinaloa los que aportan la mayor parte de esta captura (75%) y en menor proporción Oaxaca y Chiapas (Rodríguez de la Cruz & Chávez, 1992). Las especies

más dominantes pertenecen a la familia Penaeidae, entre las cuales tenemos a *F. californiensis*, *F. brevirostris*, *Litopenaeus. vannamei*, *L. stylirostris*, y *L. occidentalis* en menor proporción, dado que la distribución de este último restringe a una parte del Pacífico sur (Anuario estadístico de pesca, 1994).

Entre estas especies *F. californiensis* representa aproximadamente el 50% de las capturas comerciales, seguida de *L. vannamei* y *L. stylirostris* con volúmenes de captura muy similares (24% y 21% respectivamente) y por último *F. brevirostris*, la cual tiene una aportación de aproximadamente el 4% (Atlas pesquero de México, 1994).

Lamentablemente la pesquería del camarón ha mostrado severas disminuciones en los últimos 20 años, no solamente en cuanto al volumen de captura sino en relación las tallas que se registran, como una consecuencia de esta sobreexplotación. Uno de los efectos que ha contribuido de manera significativa a la crisis que actualmente vive esta pesquería, es el aumento desmedido del esfuerzo pesquero, con un incremento en el radio de acción de la flota pesquera, de entre 2 y 14 brazas en 1955 sólo en el día, hasta las 50 brazas considerando tanto el día como la noche en la actualidad. Estas embarcaciones están equipadas además con redes de mayor tamaño, y aunado a esto, la luz de malla se ha ido reduciendo paulatinamente, a tal grado que en la actualidad los bajos rendimientos mostrados durante las últimas temporadas son evidencias que sugieren que los efectos de la sobrepesca pueden ser apreciados ya en la tasa reproductiva de los camarones, la cual se ve reflejada en reducciones importantes en la tasa de reclutamiento, además de disminuir los rendimientos por día de pesca a lo largo de la temporada (Rodríguez de la Cruz & Chávez, 1992).

En un modelo bioeconómico diseñado por Willmann y García (1986) concluyeron que la disminución en el esfuerzo pesquero es la mejor solución; sin embargo, sus resultados son preliminares. Rodríguez de la Cruz & Chávez (1992), por su parte enfatizan la necesidad de administrar los recursos pesqueros con bases científicas, pues es la única forma de garantizar una explotación racional de los mismos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Estructura genética en las poblaciones naturales.

Aunque por lo general el ambiente marino es concebido como un medio homogéneo, dentro del área de distribución de una especie las corrientes pueden representar una barrera física, incluso la heterogeneidad de los hábitats, de la misma forma algunos factores biológicos como serían la exclusión por competidores, depredadores o parásitos, actúan como un factor que provoca discontinuidad en las poblaciones y en consecuencia procesos de aislamiento (Dobzhansky, *et al.*, 1993).

Asimismo, aquellas especies con limitada capacidad de dispersión, o que se distribuyen abarcando áreas geográficas muy amplias tienden a diferenciarse en unidades poblacionales discretas, con tasas de mortalidad y reclutamiento diferentes, que responden independientemente a la explotación y por ello requieren un manejo también independiente (Ferguson, *et al.*, 1995).

La magnitud en que una unidad poblacional difiere de otra depende de la cantidad de flujo genético que mantienen éstas, es decir, la cantidad de migrantes que intercambian de una generación a otra, ya que la migración tiene un efecto homogenizador en la composición genética de las poblaciones. La distancia puede actuar como un factor determinante en la magnitud del flujo genético, sobretodo para aquellas especies con limitada capacidad de dispersión, tal es el caso de algunos organismos sedentarios como los corales (Hellberg, 1996), o incluso en algunas especies cuya distribución geográfica es tan amplia que no permite el intercambio genético de todas sus poblaciones, sino únicamente entre las que son más cercanas, como es el caso de algunos mamíferos marinos o tortugas marinas (Karl *et al.*, 1992). Es muy frecuente encontrar diferencias en la composición genética entre los diferentes puntos donde una especie se distribuye, comúnmente, aquellas porciones más alejadas entre sí son las más distintas, genética e incluso fenotípicamente, dando lugar a una diferenciación gradual de las mismas (Slatkin, 1993).

Es importante recordar además que la composición genética de las poblaciones puede ser modificada por procesos evolutivos como selección natural, mutación, deriva génica y migración, entre otros (Hartl & Clark, 1989), incrementando las posibilidades de divergencia de las poblaciones.

Con relación a lo anterior, se ha insistido en la posibilidad de que aquellas poblaciones sujetas a explotación y que muestren estructura genética, es decir que se diferencian en subpoblaciones con una variación genética distinta, deben ser consideradas como unidades poblacionales independientes con fines de administración de su pesquería, esto es, unidades de pesca definidas por características genéticas y en consecuencia, poblacionales propias. Para ello la genética de poblaciones ha desarrollado una teoría con base en la evaluación de la variabilidad genética y cómo ésta se distribuye dentro y entre las poblaciones y en función de esto establecer si pueden ser consideradas como unidades genéticas independientes o como una población panmíctica.

Variación genética en las poblaciones.

La información genética contenida en el DNA modula los procesos fisiológicos que llevan a cabo los organismos en respuesta a su entorno. Un gen consiste en una secuencia de nucleótidos que son traducidos a proteínas, que a su vez conforman la base de la respuesta fisiológica; no obstante, falta mucho para comprender completamente los mecanismos de interacción entre los genes y el entorno y la forma en que éstos regulan su expresión (Dobzhansky, *et al.*, 1993).

La mayoría de enzimas y proteínas al constituir los productos de la expresión de uno o más genes hacen posible que la variabilidad enzimática o protéica pueda igualarse con la variabilidad genética (Dobzhansky, *et al.*, 1993).

La técnica de electroforesis se utiliza para estimar la variabilidad genética en las poblaciones al detectar diferencias estructurales en las proteínas y que resultan en diferencias en su movilidad electroforética. Cada proteína que es colocada en un gel al cual se le aplica un campo eléctrico, migra en un sentido y a una velocidad que depende de la carga neta y del tamaño de la molécula. De aquí que sea posible detectar las variantes alélicas para genes individuales, representadas por las diferentes combinaciones de los distintos alelos de los que consta.

Sin embargo, no todas las variantes alélicas son detectadas por electroforesis, sólo aquellas sustituciones de aminoácidos que alteran la carga neta de las proteínas cambiarán su movilidad electroforética. Si se considera la redundancia del código genético y las propiedades eléctricas de los aminoácidos, únicamente la tercera parte de las sustituciones de nucleótidos podrán ser detectadas por esta técnica (Lewontin, 1974).

No obstante, esta técnica presenta importantes ventajas, como son: bajo costo comparada con otras técnicas más sofisticadas, facilidad de manejo y rapidez, así como la posibilidad de analizar un número significativo de organismos y compararlos en un mismo gel, característica ventajosa sobre todo cuando el estudio consta de varias poblaciones, además de que el nivel de variación que se detecta para comparar poblaciones es bastante aceptable (Hart & Clark, 1989).

Para estimar la variabilidad genética de las poblaciones se ha utilizado el criterio de polimorfismo, que consiste en seleccionar de manera aleatoria un conjunto de genes representativos del "pool" genético de la población y ver qué porcentaje de éstos está representado por más de una forma alélica (Lewontin & Hubby, 1966).

Otra forma de estimar la variabilidad es a través de estimaciones de la heterocigosis, que cuantifica la cantidad de individuos heterocigotos por locus. En organismos diploides, si un gen es codificado por la combinación de dos alelos idénticos el individuo será homocigoto para ese gen, pero si los alelos son diferentes estaremos hablando de un organismo que es heterocigoto (Ayala & Kiger, 1984).

El desarrollo de modelos probabilísticos en la genética poblacional ha hecho posible la aplicación de éstos, tanto a las estimaciones de diversidad genética como de la estimación de divergencia.

La variación genética se puede ver reflejada en la morfología y fisiología de los organismos, por lo que algunos autores han planteado comparar la variación genética entre poblaciones con su variación morfológica, sin embargo mucha de la variación que observamos no tiene una base genética, ya que en la expresión de caracteres como el tamaño, forma y color, el ambiente tiene una fuerte influencia además de que en la variación morfológica pueden estar involucrados numerosos genes (Hart & Clark, 1989).

No obstante, la mayoría de los estudios de diferenciación de especies se han basado en caracteres morfológicos, en vista de lo cual no deja de ser una alternativa que pueda explorarse.

Nei (1972) propuso un método para estimar la diferenciación genética entre poblaciones geográficamente separadas, a través de los parámetros de identidad genética, que estima la probabilidad de que dos genes extraídos de diferentes poblaciones sean idénticos por descendencia, y la distancia genética, que estima el número de sustituciones alélicas por locus que han ocurrido en la evolución independiente de las poblaciones.

Variación genética en camarones.

Aunque se considera a los invertebrados marinos como grupos con niveles considerables de polimorfismo genético con un promedio de 43.9 (Ayala & Kiger, 1984), en los crustáceos se han reportado bajos niveles de variabilidad en poblaciones de diversas especies. Nelson y Hedgecock (1980) analizaron 44 decápodos de Costa Rica, Australia, México y Estados Unidos y encontraron heterocigosis que van desde 0.05 hasta 0.06.

En general las poblaciones de crustáceos muestran poca o nula diferenciación genética (Huber, 1985). Según Nelson (1977), los decápodos representan los invertebrados con los valores de heterocigosis más bajos reportados, con una heterocigosis promedio de entre 4 a 5 %. En el género *Penaeus* existen varios trabajos al respecto. Mulley y Latter (1980), señalan que dentro de este género existen bajos niveles de heterocigosis que van desde 0.006 a 0.033. De Matthaëis *et al.* (1983), quienes estudiaron a *P. kerathurus* reportan una heterocigosis promedio de 0.037 y Lester (1983), reporta niveles de heterocigosis de 0.02 para *P. vannamei* en Chile y 0.06 para *P. stylirostris* en Guaymas. El mismo autor (1979) había reportado heterocigosis en el Golfo de México de 0.089 para *P. aztecus*, 0.07 para *P. setiferus* y 0.084 para *P. duorarum*, concluye que el porcentaje de polimorfismo es más bajo en *P. vannamei* (16%) y *P. stylirostris* (25%) que en otros camarones. En contraste, algunos autores han encontrado alta variabilidad genética para algunas otras especies en comparación a los valores que se han mencionado: en *P. japonicus* se han reportado valores

de heterocigosis de 0.12 (De Matthaëis, *et al.*, 1983; Laubier *et al.*, 1984) y De la Rosa *et al.* (1999) dan valores de 0.076 para *P. brevirostris* y de 0.105 para *P. vannamei*.

En los casos anteriores, los bajos niveles de variabilidad genética han sido atribuidos a la presión por las pesquerías (Tracey *et al.*, 1975), a la selección natural que actúa contra las nuevas variantes (Mulley y Latter, 1980), al igual que a efectos de cuellos de botella (Sbordoni *et al.*, 1986).

AREA DE ESTUDIO.

La zona del Pacífico mexicano centro-oriental que presenta una extensión de 1,500 km, se localiza en la zona de convergencia de la corriente del Perú que tiene su origen hacia el sur del ecuador y se dirige hacia el norte, y la corriente de California (Atlas pesquero de México, 1994).

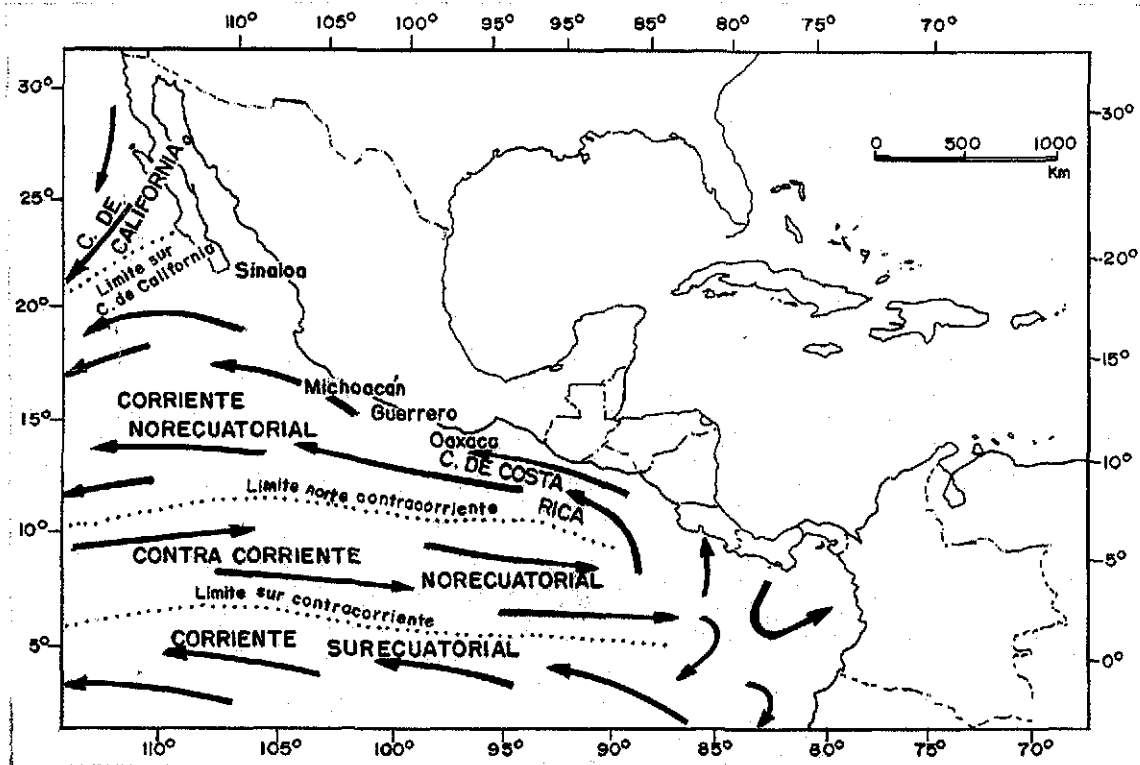


Figura 3. Patrones de corrientes superficiales del Pacífico mexicano, mes de octubre, y localidades de colecta.

La zona de impacto de estas dos corrientes genera un sistema de corrientes que varía en su posición de acuerdo a la época del año, por lo que su ubicación no es tan precisa. La primera de éstas, se conoce como corriente norecuatorial, tiene su mayor influencia en los

meses de septiembre a octubre, cuando su extensión sobrepasa los 90° de longitud oeste, contrarrestando el avance de la corriente de California hacia el sur, al mismo tiempo se desarrolla una fuerte corriente costera que fluye hacia el norte (Fig. 3).

En abril, en cambio, la contracorriente norecuatorial disminuye en fuerza notoriamente y apenas alcanza los 120° W, en tanto que se observa claramente un avance hacia el sur de la zona de influencia de la corriente de California, junto con una inversión de la corriente costera a lo largo del suroeste de México (Fig. 4).

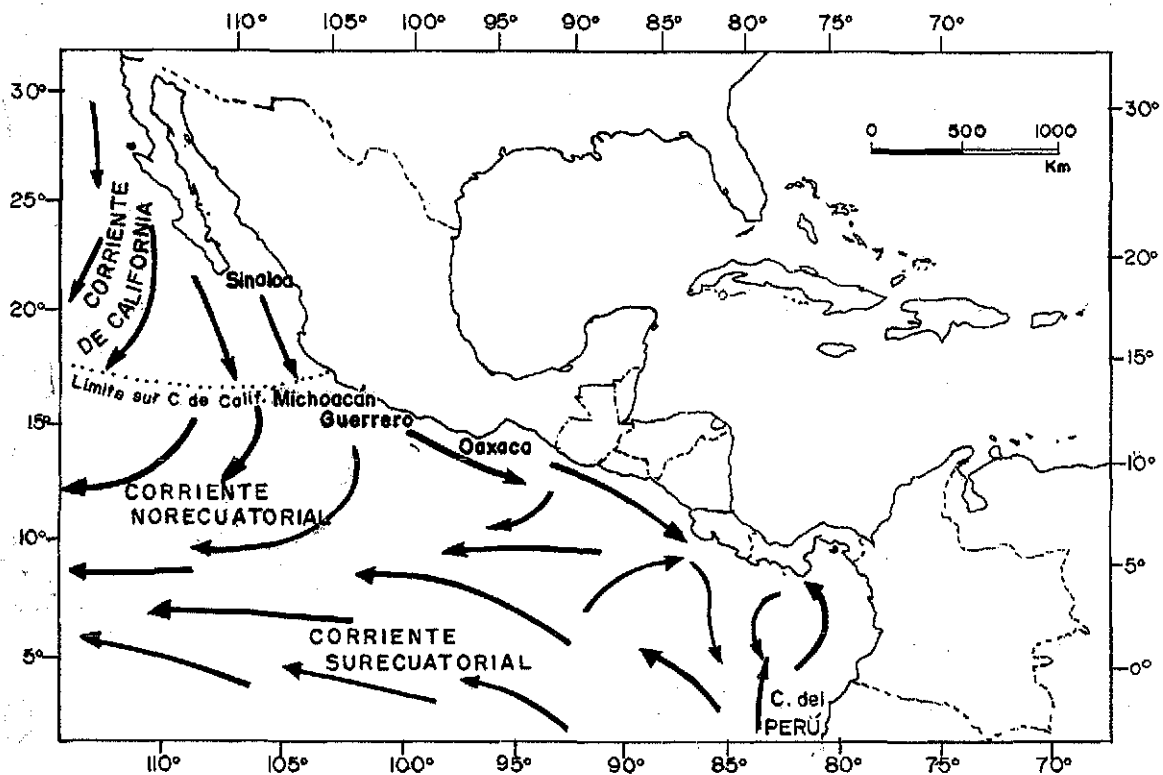


Figura 4. Patrones de corrientes superficiales del Pacífico mexicano, mes de abril, y localidades de colecta.

La costa occidental del continente americano se caracteriza además por la proliferación de numerosas zonas de surgencia o afloramientos, siendo las más importantes el frente de California (México) y la de Perú (Chile). Un fenómeno similar aunque en menor grado, tiene lugar en el frente del Golfo de Tehuantepec. Las surgencias costeras que son fácilmente detectables en zonas tropicales-subtropicales gracias a la notable diferencia de temperatura que originan en la superficie, son fenómenos de suma importancia para las pesquerías, entre las cuales se encuentra la del camarón, ya que el aporte masivo de

nutrientes pone en marcha cadenas productivas intensas que benefician el reclutamiento y crecimiento de especies comerciales (Hendrickx, 1995b).

Las lagunas costeras que forman parte de la región del Pacífico Centro-Oriental son ecosistemas de gran importancia para la pesca, ya que constituyen áreas de crianza para una gran variedad de especies marinas, incluido el camarón café. Son ambientes de transición que presentan amplias variaciones tanto diurnas como estacionales. Pueden ser considerados como ecosistemas subsidiados, que reciben un elevado aporte de nutrientes de aguas marinas y continentales y se caracterizan por su alta productividad, y por la presencia de una gran cantidad de microambientes, dadas las marcadas fluctuaciones espacio-temporales de factores como la temperatura y la salinidad. Generalmente son cuerpos de agua someros, abiertos, con fondos predominantemente fangosos, de alta turbidez, que están ocupados por bosques de mangle de importancia variable y representan una fuente importante de recursos naturales para las poblaciones ribereñas (Yañez-Arancibia, 1986). Los principales sistemas lagunares del Pacífico mexicano son los de Teacapan-Agua Brava y Marismas Nacionales, en el sudeste del Golfo de California y el de Laguna Superior-Laguna Inferior-Mar Muerto cerca de Salina Cruz. Estos sistemas lagunar-estuarinos se encuentran presentes a lo largo del Pacífico mexicano, aunque son muy escasos en las costas de Jalisco y Michoacán, lo cual puede constituir una barrera que impida el flujo entre las poblaciones ubicadas a ambos límites de esta área.

A todo lo largo de la costa del Pacífico Centro-Oriental el esfuerzo de pesca es bastante uniforme. Las especies dominantes en las capturas a través de toda el área son camarones (especialmente de los géneros *Farfantepenaeus* y *Litopenaeus*), grandes peces de aguas someras (róbalo, pargos, lisas, etc.), atún aleta amarilla, tiburones, langostas y algunas almejas. Los principales puertos pesqueros del área son Puerto Peñasco, San Felipe Guaymas, Topolobambo, Mazatlán, Manzanillo y Salina Cruz (Hendrickx, 1995b).

En ciertos años, se da una manifestación de cambios climáticos y oceanográficos en todos los océanos tropicales del mundo, fenómeno conocido como El Niño. Esta área se caracteriza por una disminución de los vientos y el movimiento de agua superficial hacia el oeste a nivel de la franja ecuatorial, lo cual permite el desarrollo de un movimiento de masas de agua cálida en sentido contrario. Conforme progresa este cambio climático hacia

el este, la termoclina se va haciendo más profunda, que en casos extremos pueden alcanzar valores de 40 o 50 veces superiores a los normales. Las consecuencias de estos cambios pueden ser catastróficas para la fauna y las pesquerías del área, manifestándose una disminución drástica de las pesquerías de especies pelágicas pequeñas (anchovetas y sardinas) y en contraparte, aumentan de manera considerable las capturas para los camarones tropicales, al tiempo que se da una fuerte baja en la producción primaria en toda la zona de pesca tropical junto a la aparición de especies planctónicas oceánicas en aguas neríticas y la ocurrencia de mortandades masivas de especies de aguas templadas (Hendrickx, 1995b).

El área de estudio quedó comprendida desde la costa de Sinaloa, representada por el puerto de Mazatlán, hasta la costa de Oaxaca y Chiapas, representada por el puerto de Salina Cruz. La primera de estas zonas se caracteriza por tener en su totalidad la influencia de la corriente de California, mientras que en el área de Oaxaca y Chiapas tiene mayor influencia de la corriente ecuatorial, y por tanto representa una zona de características muy particulares que la hacen uno de las áreas con mayor producción pesquera. Para el estudio de la población de camarón café se consideraron 4 sitios de muestreo, 2 en los límites a partir de los cuales se designó el área de estudio y dos puntos intermedios con actividad pesquera relevante quedado comprendidos en la costa de Michoacán y la costa de Guerrero.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

OBJETIVOS.

Estimar la diversidad genética de 4 muestras de la población de *Farfantepenaeus californiensis* del Pacífico mexicano, utilizando los parámetros: Porcentaje de loci polimórficos (P), heterocigocidad promedio por muestra (H_s) y heterocigosis promedio total (H_T).

Determinar la presencia de divergencia genética entre muestras de la población, analizada a partir de los estimadores de divergencia poblacional propuestos por Weir y Cockerham (1984) así como su relación en términos de identidad (I) y distancia genéticas (D) (Nei, 1972).

Determinar la presencia de aislamiento por distancia por medio de la correlación entre estimaciones del flujo genético (Slatkin, 1993) y las distancias geográficas entre las muestras analizadas

Estimar diferencias en 16 caracteres morfológicos entre las muestras analizadas, por medio de las técnicas estadísticas de análisis discriminante y componentes principales.

Corroborar la variación morfológica con la separación geográfica entre las muestras colectadas de *F. californiensis* y su relación con la variación genética estimada.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Colecta de organismos.

La obtención de los organismos en el presente análisis, se realizó en diferentes puertos pesqueros ubicados en el área de estudio, en cada una de éstos sitios los especímenes fueron obtenidos directamente de los pescadores o en ocasiones en los centros de distribución del producto. Para la zona de Sinaloa se contó con una donación de la granja de Semillas Marinas, en donde se siembra postlarva silvestre del camarón café *F. californiensis* para una parte de su producción, se engorda y posteriormente se comercializa. Así mismo se contó con el apoyo del Instituto Nacional de la Pesca por medio del CRIP de Salina Cruz, que cuenta con observadores en los barcos camaroneros que transitan la zona. Así en los arrastres que realizan estos barcos, los camarones fueron separados del resto de la fauna de acompañamiento y colocados en hielo seco hasta poder enviarlos a la Ciudad de México, donde a la brevedad se trasladaron al laboratorio del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.

Lamentablemente en la mayoría de los sitios de muestreo no fue posible la obtención de muestras grandes, dado que la pesca comercial no se destina al mercado local, y la pesca ribereña no cuenta con la infraestructura necesarias para su pesca, ya que estos organismos dados sus hábitos bentónicos, se ubican en el fondo, de tal forma que para ser capturados, se requiere de redes de arrastre y de embarcaciones grandes. Por otro lado, y con el fin de asegurar una buena definición en los corrimientos de electroforesis de las diferentes enzimas ensayadas, se procuró la obtención de organismos bien preservados en hielo, al igual que individuos que presentaran la mayoría de las estructuras morfométricas tomadas

en cuenta en este estudio, por lo que no todos los organismos encontrados en los lugares donde se comercializa este producto fueron utilizados, sino únicamente aquellos cuyo estado era aceptable.

En el cuadro 1 se reportan las fechas y sitios de colecta para cada una de las muestras analizadas.

Cuadro 1. Colectas del camarón café *F. californiensis* del pacífico mexicano.

Localidad	Fecha	No. de organismos
Sinaloa	Marzo, 1998	53
Guerrero	Junio, 1999	30
Michoacán	Abril, 1998	50
Oaxaca	Febrero, 1998	12
Oaxaca	Agosto, 2000	39

Después de registrar los datos de procedencia de cada colecta, los camarones fueron almacenados en nitrógeno líquido para su traslado al laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM donde fueron almacenados en un ultracongelador a -80°C hasta su análisis.

Electroforesis de isoenzimas.

Para el análisis de electroforesis de isoenzimas, se extrajo una porción de músculo del primer segmento abdominal y del hepatopáncreas. Estos tejidos fueron puestos por separado en tubos de centrifuga y macerados utilizando un homogenizador mecánico en una solución amortiguadora en una proporción de 2 partes de amortiguador, consistente de 0.01M Tris, 0.001M EDTA, pH 6.5 y 4 ml de una solución de NADP al 0.01%, y 1 de tejido, para posteriormente ser centrifugados a 5000 rpm y 4°C , durante 15 min. Los sobrenadantes fueron separados y colocados en tubos de microcentrifuga de donde fueron almacenados a -80°C hasta la posterior aplicación de las técnicas electroforéticas.

Los corrimientos electroforéticos se realizaron en geles horizontales de almidón (Sigma S-5651), preparados a una concentración del 11% (peso/volumen), y con la utilización de diferentes sistemas de amortiguadores (Cuadro 2). Una vez solidificado el gel, las muestras fueron insertadas mediante tiras de papel filtro previamente humedecidas en los extractos de tejido antes mencionados.

Los geles fueron corridos utilizando una cámara de electroforesis horizontal e imprimiendo una carga eléctrica durante un periodo de entre 12 y 24 horas en función del sistema de amortiguadores utilizado. Durante todo este tiempo el gel se mantuvo en refrigeración para evitar un calentamiento excesivo de éste y en consecuencia, la desnaturalización de las enzimas que se ensayaron (Cuadro 2).

Concluida la electroforesis, el gel fue retirado de la cámara y cortado en un plano horizontal, en rebanadas de aproximadamente 1 mm de espesor, en cada de las cuales se realizó la tinción para una enzima específica utilizando las técnicas descritas en Selander *et al.* (1971) y Harris y Hopkinson (1976), éstas consisten 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. Las rebanadas fueron incubadas a 37° C durante 15 min o hasta lograr que se definieran las bandas que nos permitieron identificar la presencia de los diferentes alelos para cada locus de las enzimas ensayadas. En el cuadro 2 se reportan las condiciones en las cuales fueron separadas las enzimas trabajadas.

Una vez que aparecieron las bandas en los geles, estos fueron fotografiados y fijados en una solución de Acido acético, metanol y agua en una proporción 5:5:1 para evitar el exceso de tinción del gel y en consecuencia lograr una interpretación confiable. Finalmente los geles fueron envueltos en plástico adherible y almacenados en refrigeración para cualquier consulta posterior.

La lectura de los geles se realizó considerando la estructura de la enzima, y el número de loci y alelos presentes en el gel, siguiendo los criterios propuestos por Utter (1986). De la misma forma y con el fin de tener una idea del número de loci, el número de alelos por locus y la estructura de las enzimas, fueron consultados los análisis similares realizados en la misma especie o en especies afines a las estudiadas aquí. La nomenclatura de los loci y

sus alelos se realizó mediante los criterios descritos por Shaklee *et al.* (1989), en aquellas enzimas que presentaban más de un loci se asignó el número uno al loci de mayor movilidad, y así sucesivamente.

Cuadro 2. Enzimas analizadas, condiciones electroforéticas, sistemas de buffer y tejidos utilizados en el estudio del camarón *F. californiensis* del Pacífico mexicano.

Enzima	Nombre	Número	Buffer	Tiempo		Tejido
				Hrs.	Voltaje mA	
ALD *	Aldolasa	4.1.2.13	T-C-II	16	40	Músculo
AP *	Alcalina Fosfatasa	3.1.3.1	T-G	16	40	Hepatopáncreas
FH	Fumarasa	1.2.1.2	T-G	16	35	Músculo
GLUD	Glutamato deshidrogenasa	1.4.1.3	T-V-B	16	40	Músculo
α -GPD	Alfa-Glicerofosfato deshidrogenasa	1.1.1.8	T-V-B	16	40	Músculo
LA	Leucil-L-alanina (PEP-A)	3.4.11.1	T-G	16	35	Músculo
LDH	Lactato deshidrogenasa	1.1.1.27	T-V-B	16	40	Músculo
LGG *	L-Leucil-glicil-glicina (PEP-B)	3.4.11.4	T-G	16	35	Hepatopáncreas
MDH *	Malato deshidrogenasa	1.1.1.37	T-C-I	12	30	Músculo
ME *	Enzima málica	1.1.1.39	T-C-I	12	30	Músculo
PAP	L-Leucil-L-prolina (PEP-D)	3.4.11	T-G	16	35	Músculo
6-PGD	Fosfogluconato deshidrogenasa	1.1.1.44	T-C-I	16	30	Músculo
PGM *	Fosfoglucomutasa	5.4.2.2	T-C-II	16	40	Músculo

La nomenclatura y numeración de las enzimas sigue las normas establecidas por la International Union of Biochemistry y comisión de enzimas (C. E.), 1989. El asterisco se utiliza para señalar a las enzimas con más de un locus (Shaklee *et al.*, 1989). Las enzimas ALD, LA, LGG, PAP y PGM fueron resueltas con agar.

TCI = Tris Citrato I (pH 6.3/6.7); TCII = Tris Citrato II (pH 8.0); TVB = Tris Versenato Borato (pH 8.0); TG = Tris Glicina (pH 8.5); TM = Tris Maleato EDTA (pH 7.4).

Las variantes alélicas de un locus, se detectan por su movilidad electroforética. En los organismos diploides cada locus está constituido por dos alelos, los cuales pueden ser de igual movilidad, en cuyo caso estaríamos hablando de organismos homocigóticos, o de movilidades diferentes, si se tratase de organismos heterocigóticos. El patrón de bandeo que cada uno de estos loci presente va además a depender de la conformación de la proteína, que puede ser de un monómero, dímeros, trímeros, etc.

Registro de datos morfométricos.

El registro de los datos morfométricos y del peso fresco de los organismos, se realizó con el apoyo de un vernier (± 0.005) y una balanza digital Sartorius (± 0.005). A todos los organismo les fueron registradas las medidas morfométricas esquematizadas en la Figura 5.

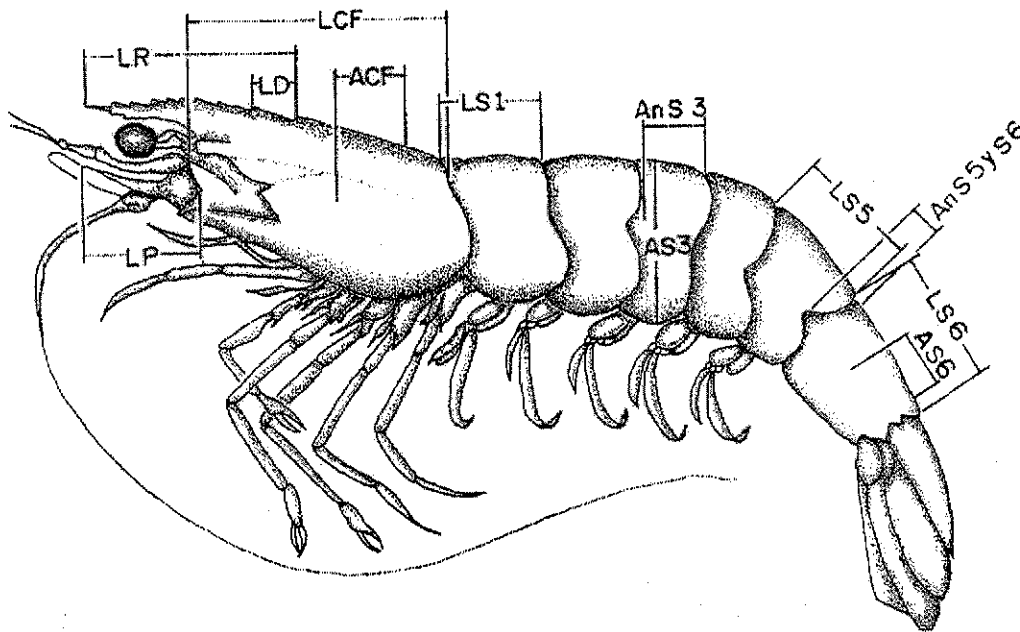


Figura. 5 Mediciones morfométricas estimadas para el camarón *F. californiensis* del Pacífico Mexicano.

Longitud del rostro (LR), de la punta del rostro al diente epigástrico; Longitud del cefalotórax (LCF), de la espina antenal a la base del cefalotórax; Longitud del diente epigástrico al primer diente rostral (LD); Longitud del pedipalpo (LP); Ancho del cefalotórax (ACF); Longitud del primer segmento abdominal (LS1); Altura del tercer

segmento abdominal (AIS3); Ancho del tercer segmento abdominal (AnS3); Largo del quinto segmento (LS5) (camarón flexionado); Altura del sexto segmento abdominal (AIS6), Longitud del sexto segmento abdominal (LS6); Anchura entre el quinto y el sexto segmento abdominal (AS5yS6); Longitud total verdadera (LTv), de la espina antenal a la punta del sexto segmento abdominal; Longitud total, (LT), de la punta del rostro a la punta del telson); Peso húmedo, Peso de la cola y fórmula rostral (DD) número de dientes dorsales y (DV) número de dientes ventrales.

Análisis de estructura genética.

Utilizando el programa TFPGA (Miller, 2000) se calcularon las frecuencias alélicas de cada locus, y la variabilidad a través de la heterocigosis observada y esperada bajo el equilibrio de Hardy Weinberg, así como el porcentaje de loci polimórficos. Un loci se consideró polimórfico si la frecuencia del alelo más común no excedía el 99%. La prueba de ajuste al equilibrio de Hardy-Weinberg de las frecuencias genotípicas se realizó mediante una prueba de χ^2 con un 95% de confianza, corregida mediante procedimiento de Bonferroni, por el número de muestras.

Los estimadores de divergencia poblacional propuestos por Weir y Cockerham (1984) de f (estimador de la variabilidad que existe dentro de una población), θ (estimador de la variabilidad que existe entre las poblaciones) y F (suma ponderada de los dos estimadores anteriores), homólogos a los estadísticos de Wright (1978), fueron utilizados, porque a diferencia de estos últimos generan estimaciones que incluyen correcciones al sesgo atribuido al caso de loci múltiples, número de alelos por loci y toman en cuenta posibles diferencias en el tamaño entre las poblaciones a comparar. Se estimaron los intervalos de confianza al 95% para los estadísticos θ , f y F , mediante la generación de un proceso de simulación con 1000 repeticiones, utilizando el método de “bootstrap”. Para cada muestra, la media y la desviación estándar fueron obtenidas mediante la utilización del procedimiento de “jackknife”.

Para estimar la homogeneidad de las frecuencias alélicas entre las poblaciones y determinar la presencia de diferenciación genética atribuida a diferencias en la distribución de los alelos entre muestras, se utilizó la prueba exacta de Raymond y Rousset (1995), utilizando

una simulación de 1000 combinaciones aleatorias de las mismas frecuencias alélicas en las muestras analizadas y posteriormente utilizando 2000 permutaciones de las mismas para estimar la probabilidad de que exista diferenciación en las frecuencias alélicas para cada loci individual. Con el fin de identificar alguna tendencia en la diferenciación, se realizó además esta misma prueba entre pares de poblaciones.

La distancia genética entre las poblaciones se calculó siguiendo el procedimiento de Nei (1972), a partir de las cuales se elaboró un dendrograma con el método de UPGMA y de manera alterna mediante el método de Neighbor-Joining (Saitou y Nei, 1987), utilizando el programa PHYLIP (Felsenstein, 1993). En cada caso, se aplicó un remuestreo por "Bootstrap", (utilizando 1000 repeticiones) de los mismos datos para estimar el soporte de las ramificaciones del árbol resultante (Felsenstein, 1985).

Por último, a partir de la estimación de las distancias geográficas en millas náuticas entre cada par de poblaciones, y a través de estimaciones de subdivisión poblacional, fueron obtenidos valores de flujo genético entre pares de poblaciones (\hat{M}), mediante el programa ISODIST (Slatkin, 1993). Así, fueron obtenidos valores de flujo genético por generación, utilizando el estimador de subdivisión de Weir y Cockerham (1984) denominado $M\theta$ y mediante el estimador de subdivisión poblacional (G_{ST}) propuesto por Nei (1972) (MG_{ST}). Ambas estimaciones se realizaron siguiendo el método propuesto por Slatkin (1993), de la manera siguiente:

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

Donde Nm representa la tasa de migración y F_{ST} sería el índice de subdivisión entre pares de poblaciones.

$$\text{Por tanto } \hat{M} = (1/F_{ST} - 1)/4$$

Siendo \hat{M} el estimador para flujo genético entre pares de poblaciones.

A partir de los valores distancia geográfica y el número de migrantes por generación entre pares de poblaciones se generaron matrices, para posteriormente evaluar su correlación mediante la prueba de Mantel, y de esta forma estimar el ajuste al modelo de aislamiento por distancia el cual predice la diferenciación entre dos poblaciones en función de la distancia que las separa (Slatkin, 1993; Smouse *et al.*, 1986).

Análisis morfométrico.

El análisis de los datos morfométricos se realizó mediante el paquete estadístico JMP. Dado que los organismos procedentes de las diferentes colectas no se encontraban en el mismo estado de desarrollo se presentaron diferencias de talla muy marcadas, por lo que se decidió no trabajar con las medidas convencionales, sino mediante la transformación de éstas como proporciones, que de alguna manera tuvieran peso similar en los análisis (ponderación) y nos permitieran hacer una comparación con mayor validez estadística.

Dado que han habido en la bibliografía reportes que no detectan variaciones significativas en su morfometría entre sexos, no fueron consideradas tales en el análisis.

De esta forma se calcularon 12 proporciones (Cuadro 4) a partir de las cuales fueron consideradas las variables para el análisis morfométrico además del, número de dientes dorsales (DD) y el número de dientes ventrales del rostro (DV).

Para cada una de estas variables se determinó su ajuste a la normalidad con la prueba de Shapiro Wills con la finalidad de darle validez a las conclusiones de nuestro análisis. Para los casos en los cuales se rechazó la hipótesis nula que supone distribución normal (DD, DV, L/ACf, L S6/A S6, LT/LTV, LS5/AS5yS6, LR/LCf, P/PC y LCf/LP), se realizó una nueva transformación la de Box y Cox, para acercar lo más posible sus respectivas distribuciones a la normalidad. Por último, todas las variables fueron estandarizadas a una distribución normal Z, con media cero y varianza uno, con la finalidad de que en todas las variables la varianza fuera homogénea.

Con las nuevas variables transformadas se llevó a cabo un análisis discriminante que nos permitió diferenciar las 4 colectas en función de su morfometría, para ello se efectuó una selección por pasos hacia atrás, la cual consistió en realizar el análisis discriminante con todas las variables, aquella variable con el nivel de significancia descriptivo mayor es decir, la que menos aportaba información para la diferenciación entre las muestras, fue eliminada, este procedimiento se repitió hasta que sólo quedaron aquellas variables cuyos niveles de significancia descriptivos fueron menores de 0.1 (90% de confianza).

Se realizó además un análisis canónico en el cual cada variable canónica resulta de una transformación lineal de todas las variables originales, aquellas variables que más contribuyen a la diferenciación entre muestras, son las que tienen los coeficientes mayores

que se incluyen en los primeros componentes canónicos, de tal forma que aun cuando se obtienen el mismo número de variables respecto a las originales, en las primeras variables canónicas se reúne la información más relevante para hacer la diferenciación de las muestras, además de saber cuáles son las variables que más contribuyen a tal diferenciación.

Cuadro 4. Proporciones de las variables morfométricas calculadas para el análisis estadístico de la morfometría.

Abreviación	Descripción de la proporción calculada.
L/ACf	Longitud del cefalotórax entre el ancho del cefalotórax.
LR/LCf	Longitud del rostro entre la longitud del cefalorórax.
LCf/LP	Longitud del cefalotórax entre la longitud de los pedipalpos.
LR/LD	Longitud del rostro entre la distancia entre los dos últimos dientes.
LR/LP	Longitud del rostro entre la longitud de los pedipalpos.
Al/An S3	Altura del entre el ancho del tercer segmento abdominal.
Al S3/L S1	Altura del tercer segmento abdominal entre la longitud del primer segmento abdominal.
LS5/A S5yS6	Longitud del quinto segmento abdominal flexionado entre el ancho entre el quinto y el sexto segmento abdominal.
L S6/A S5yS6	Longitud del sexto segmento abdominal entre el ancho entre el quinto y sexto segmento abdominal.
L S6/A S6	Longitud del sexto segmento abdominal entre la altura del sexto segmento abdominal.
LT/LTV	Longitud total entre la longitud total verdadera.
P/PC	Peso entre el peso de la cola.

Por último se calcularon los componentes principales, esta técnica nos permite reducir la dimensión de las variables en el estudio ya que los primeros componentes principales son transformaciones lineales que se construyen captando la mayor variabilidad de las variables en cuestión, de tal forma que entre los 2 o 3 primeros componentes principales se reúne aproximadamente la misma información aportada por todas las variables originales. Esta

técnica a diferencia de la anterior, no toma en cuenta “a priori” que los datos provienen de muestras diferentes, sin embargo los valores de dos de los componentes principales en un plano también nos permiten hacer una separación de las muestras en cuestión.

RESULTADOS.

Estructura genética.

En total se analizaron 13 sistemas enzimáticos, que mostraron un total de 19 loci. A excepción del la enzima MDH, la cual tuvo una conformación dimérica, las demás enzimas fueron monoméricas (Cuadro 5).

Cuadro 5. Enzimas resueltas para *F. californiensis* de 4 poblaciones del Pacífico mexicano.

Enzima	Loci	Tipo de loci ¹	Conformación de la proteína
ALD *	2	M/M	Monómero
AP *	2	M/M	Monómero
FH	1	M	Monómero
GLUD	1	M	Monómero
GPD	1	M	Monómero
LA	1	P	Monómero
LDH	1	M	Monómero
LGG *	2	P/P	Monómero
MDH *	2	P/P	Dímero
ME *	2	M/M	Monómero
PAP	1	M	Monómero
6-PGD	1	M	Monómero
PGM *	2	P/P	Monómero

¹Tipo de loci, M = monomórfico; P = polimórfico

De los loci analizados 5 presentaron polimorfismo bajo un criterio del 95% de frecuencia del alelo más común, y 2 más utilizando el criterio del 99% para cuando menos una de las

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

muestras comparadas. En el cuadro 6 se reportan las frecuencias alélicas para los loci polimórficos, así como las heterocigosis observadas y esperadas según Hardy-Weinberg.

Cuadro 6. Frecuencias alélicas para 7 loci polimórficos de 4 poblaciones de *F. californiensis* del Pacífico mexicano.

Locus	Sinaloa n = 53		Michoacán n = 41		Guerrero n = 30		Oaxaca n = 39	
<i>La-1</i>	1	0.6226	1	0.6595	1	0.5	1	0.910
	2	0.3774	2	0.342	2	0.5	2	0.088
	Ho	0.528	Ho	0.585	Ho	0.692	Ho	0.077
	He	0.474	He	0.455	He	0.52	He	0.166♦
<i>Lgg-1*</i>	1	0.0566	1	0	1	0	1	0
	2	0.9245	2	1	2	1	2	1
	Ho	0.076	Ho	0	Ho	0	Ho	0
	He	0.143♦	He	0	He	0	He	0
<i>Lgg-2*</i>	1	0.9434	1	1	1	1	1	1
	2	0.0566	2	0	2	0	2	0
	Ho	0.0	Ho	0	Ho	0	Ho	0
	He	0.108♦	He	0	He	0	He	0
<i>Mdh-1*</i>	1	0.0189	1	0	1	0	1	0.026
	2	0.9717	2	1	2	1	2	0.974
	3	0.009	3	0	3	0	3	0
	Ho	0.057	Ho	0	Ho	0	Ho	0.051
	He	0.056	He	0	He	0	He	0.051
<i>Mdh-2*</i>	1	0.9623	1	1	1	1	1	1
	2	0.0189	2	0	2	0	2	0
	3	0.0189	3	0	3	0	3	0
	Ho	0.038	Ho	0	Ho	0	Ho	0
	He	0.074♦	He	0	He	0	He	0
<i>Pgm-1*</i>	1	0.8962	1	1	1	1	1	1
	2	0.1038	2	0	2	0	2	0
	Ho	0.170	Ho	0	Ho	0	Ho	0
	He	0.188	He	0	He	0	He	0
<i>Pgm-2*</i>	1	0.0283	1	0.1	1	0.145	1	0.229
	2	0.9717	2	0.9	2	0.855	2	0.771
	Ho	0.057	Ho	0.2	Ho	0.290	Ho	0
	He	0.056	He	0.182	He	0.252	He	0.358♦

♦Loci que no se encontraron en equilibrio de Hardy Weinberg después de hacer la corrección de Bonferroni.

La prueba de X^2 para contrastar las frecuencias observadas con las esperadas mostró que en la muestra de Sinaloa los loci *Lgg-1* ($\chi^2=11.175$, $p=0.0008$); *Lgg-2* ($\chi^2=53$, $p<0.0001$) y *Mdh-2* ($\chi^2=53$, $p<0.0001$) no se encontraron en equilibrio de H. W., lo mismo ocurrió para la muestra de Oaxaca, donde los loci *La-1* ($\chi^2=10.921$, $p<0.0010$) y *Pgm-2* ($\chi^2=35$, $p<0.0001$) mostraron desviaciones respecto a los valores esperados de acuerdo a H.W. En el resto de las muestras ninguno de los loci trabajados se encontró fuera del equilibrio de H. W. Después de aplicar una corrección a los niveles de significancia mediante el procedimiento secuencial de Bonferroni, por el número de muestras involucradas (alfa inicial de 0.05/14 pruebas, generó un valor de significancia de 0.0036), dichas desviaciones persistieron.

El polimorfismo reportado para la población de camarones del Pacífico mexicano fue de 21.05%. La muestra de Guerrero presentó la mayor variabilidad con una heterocigosidad observada de 0.0517, seguida de la muestra de Michoacán que presentó una heterocigosidad media observada de 0.0487 y de la muestra de Michoacán con menor valor de heterocigosidad observada (0.041). Por último, la población de Oaxaca mostró la menor variabilidad, con un valor de heterocigosidad observada notablemente menor (0.0067) (Cuadro 7).

Cuadro 7. Resumen de variabilidad aloenzimática de 4 poblaciones de camarón café *F. californiensis* del Pacífico mexicano.

Población	N Media	% Loci polimórficos	H observada	H esperada
Sinaloa	53	21.05	0.0487	0.0578
Michoacán	40.95	10.53	0.0413	0.0336
Guerrero	29.95	10.53	0.0517	0.0406
Oaxaca	38.79	10.53	0.0067	0.0302
Total	163	21.05	0.0361	0.0436

El análisis de la homogeneidad de frecuencias entre muestras mediante la aplicación de la prueba exacta propuesta por Raymond y Rousset (1995), después de aplicar la corrección de Bonferroni (significancia de 0.0018), mostró que las frecuencias alélicas para los loci *La-1* ($p=0.0001$), *Pgm-1* ($p<0.0001$) y *Pgm-2* ($p=0.0006$), difirieron entre las poblaciones

de manera significativa, no así los loci, *Lgg-1* ($p=0.0094$), *Lgg2* ($p=0.0056$), *Mdh-1* ($p=0.6033$) y *Mdh-2* ($p=0.3581$) (Cuadro 8).

Cuadro 8. Significancia¹ para la homogenidad de frecuencias alélicas entre las poblaciones según la prueba de Raymond y Rousset (1995).

Loci	Significancia.
<i>La-1</i>	0.0001*
<i>Lgg-1</i>	0.0094
<i>Lgg-2</i>	0.0056
<i>Mdh-1</i>	0.6033
<i>Mdh-2</i>	0.3581
<i>Pgm-1</i>	0.0001*
<i>Pgm-2</i>	0.0006*

¹Significancia menor a 0.0018 después de aplicar corrección de Bonferroni por el número de medias involucradas en la prueba

Los estimadores de divergencia poblacional propuestos por Weir y Cockerham (1984) para los loci que resultaron polimorficos se reportan en el Cuadro 9, así como el valor promedio de éstos, su desviación estándar y el intervalo de confianza al 95%.

El estadístico F , un estimador de subdivisión total de las poblaciones, registró un valor promedio de 0.105, con una desviación estándar de 0.2146, y un intervalo de confianza de 0.033 – 0.541, El estadístico θ el cual representa estimador de la subdivisión entre poblaciones, registró un valor promedio de 0.0903, que representa un 9% de la variabilidad observada atribuible a diferenciación genética, con una desviación estándar de 0.0289 y un intervalo de confianza al 95% de 0.03 a 0.098. Por su parte, no obstante de las desviaciones a las frecuencias de H.W., el índice de endogamia f fue moderado con un valor promedio de 0.0253, sin embargo el sesgo atribuido al muestreo fue considerable con una desviación estándar de 0.2532 y un intervalo de confianza al 95 % de -0.07 a 0.52. El locus *La-1* fue el que mostró una variación demasiado alta con respecto al resto de los loci, con un valor de F de 0.396, la mayor parte de esta variación es aportada por el coeficiente de endogamia ($f = 0.3545$), y muy poca por el coeficiente de diferenciación entre las poblaciones ($\theta =$

0.0498), siendo el loci con el valor menor de diferenciación entre poblaciones. No obstante, después de aplicar la prueba de χ^2 para probar la significancia de θ , los siete loci fueron significativos para diferenciar a las cuatro poblaciones ($p < 0.01$). El resto de los loci mostraron valores de variación genética muy similares con un rango entre $F = 0.1964$ para el locus *Mdh-1* y $F = 0.1265$ para el *Pgm-2*, este último a pesar de ser el locus con el menor valor para este coeficiente, fue el que presentó el valor del coeficiente de endogamia más bajo ($f = 0.0454$), por lo que la mayor parte de la variación en este locus es debida a la diferenciación genética entre las poblaciones ($\theta = 0.085$).

Cuadro 9. Estimadores de Weir y Cockerham (1984) para 4 muestras de camarón café del Pacífico mexicano.

LOCI	F	θ	f
<i>la-1</i>	0,3961	0.0498	0.3645
<i>lgg-1</i>	0,1704	0.0807	0.0975
<i>lgg-2</i>	0.1527	0.0806	0.0784
<i>mdh-1</i>	0.1964	0.0811	0.1255
<i>mdh-2</i>	0.1799	0.0804	0.1082
<i>pgm-1</i>	0.1904	0.0779	0.1220
<i>pgm-2</i>	0.1265	0.0849	0.0454
Media	0.1050	0.0903	0.0253
D. E.	0.2146	0.0289	0.2532
I.C. 95%	0.033-0.541	0.030-0.098	-0.070-0.52

La estimación de θ entre cada par de poblaciones, muestra que una buena proporción de la diferenciación encontrada es atribuible a la muestra de Oaxaca ya que es la que presenta los valores de θ más significativos con respecto de las demás poblaciones, tal es el caso de la comparación con la población de Guerrero ($\theta = 0.27$ $p < 0.00001$), siendo éste el mayor valor registrado, en tanto que con la muestra de Sinaloa y la muestra de Michoacán los valores fueron intermedios ($\theta = 0.15$ y $\theta = 0.12$, $p < 0.00001$ respectivamente). Por su parte, el valor más bajo se registró entre las poblaciones de Sinaloa y Michoacán ($\theta = 0.008$), entre las cuales la diferenciación no fue significativa ($p = 0.05312$), y entre las poblaciones de Michoacán y Guerrero, y Sinaloa y Guerrero, los valores fueron muy similares ($\theta = 0.04$ y $\theta = 0.02$, $p < 0.00001$ respectivamente) (Cuadro 10).

Cuadro 10. Comparación de los valores de (θ) entre pares de localidades de *F. californiensis* en el Pacífico mexicano.

	Sinaloa	Michoacán	Guerrero
Sinaloa			
Michoacán	0.0078 ± 0.0258		
Guerrero	0.0241 ± 0.0211*	0.0414 ± 0.0326*	
Oaxaca	0.1457 ± 0.0450*	0.1226 ± 0.0798*	0.2663 ± 0.2554*

* Valores que diferencian a las poblaciones de manera significativa

La prueba de Raymond y Rousset (1995) para la homogeneidad de frecuencias alélicas entre pares de poblaciones mostró que las únicas poblaciones cuyas frecuencias fueron homogéneas fueron las de Guerrero con Michoacán ($p = 0.9787$). De las comparaciones realizadas entre todos los demás pares de poblaciones, la prueba sí mostró diferenciación significativa en la distribución de las frecuencias alélicas ($p < 0.05$) (Cuadro 11). La prueba global de igual modo mostró diferenciación de las frecuencias alélicas en las poblaciones estudiadas ($p < 0.0001$).

Cuadro 11. Prueba de Raymond y Rousset (1995) para evaluar la homogeneidad de frecuencias alélicas y su significancia para las comparaciones entre pares de poblaciones.

	Sinaloa	Michoacán	Guerrero
Sinaloa			
Michoacán	34.1320 ($p=0.0020$)*		
Guerrero	32.4786 ($p=0.0034$)*	5.4389 ($p=0.9787$)	
Oaxaca	65.2840 ($p < 0.0001$)*	29.1936 ($P=0.0098$)*	23.6913 ($p=0.0475$)*

*Comparaciones donde la homogeneidad de frecuencias difiere de manera significativa.

A partir de calcular la distancia e identidad genéticas de Nei (1978), se pudo observar que las poblaciones que presentaron el valor mayor de distancia genética fueron las de Guerrero y Oaxaca con un valor de 0.0096 ($I = 0.9904$), y las poblaciones que resultaron menos diferentes son las de Sinaloa y Michoacán, con una distancia genética de 0.0014 ($I = 0.9986$), muy similar a la encontrada para las poblaciones de Guerrero y Michoacán ($D = 0.0015$, $I = 0.9985$) (Cuadro 12).

Cuadro 12. Matriz de distancias e identidad de Nei¹ (1978) en 4 muestras de *P. californiensis* del Pacífico mexicano.

	Sinaloa	Michoacán	Guerrero	Oaxaca
Sinaloa		0.9986	0.9973	0.9923
Michoacán	0.0014		0.9985	0.9956
Guerrero	0.0027	0.0015		0.9904
Oaxaca	0.0078	0.0044	0.0096	

¹Arriba de la diagonal se dan los valores para la identidad (I) entre cada par de poblaciones y por debajo de ésta se dan los valores para la distancia genética.

El análisis con el método UPGMA para agrupar las poblaciones en función de sus distancias genéticas calculadas según Nei (1978), mostró que las poblaciones de Sinaloa y Michoacán fueron las más cercanas, sin embargo esta relación tuvo un soporte tan sólo del 5.26 % de los árboles generados por el remuestreo. Posteriormente se agrupó a la población de Guerrero y este nodo fue soportado igualmente de manera insuficiente con un 10.53% de consistencia. Por último el análisis adicionó una rama con la población de Oaxaca, resultando a ésta la más diferenciada de manera clara, ya que dicho nodo fue apoyado en un 100% de las repeticiones del "bootstrapping"(Figura 4).

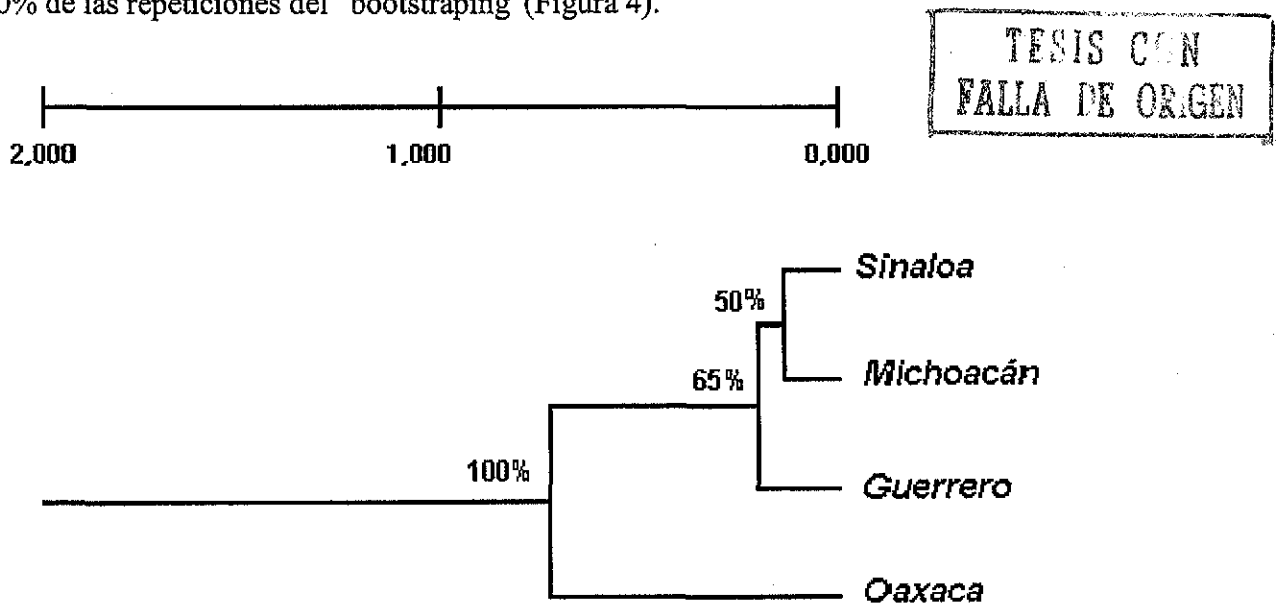
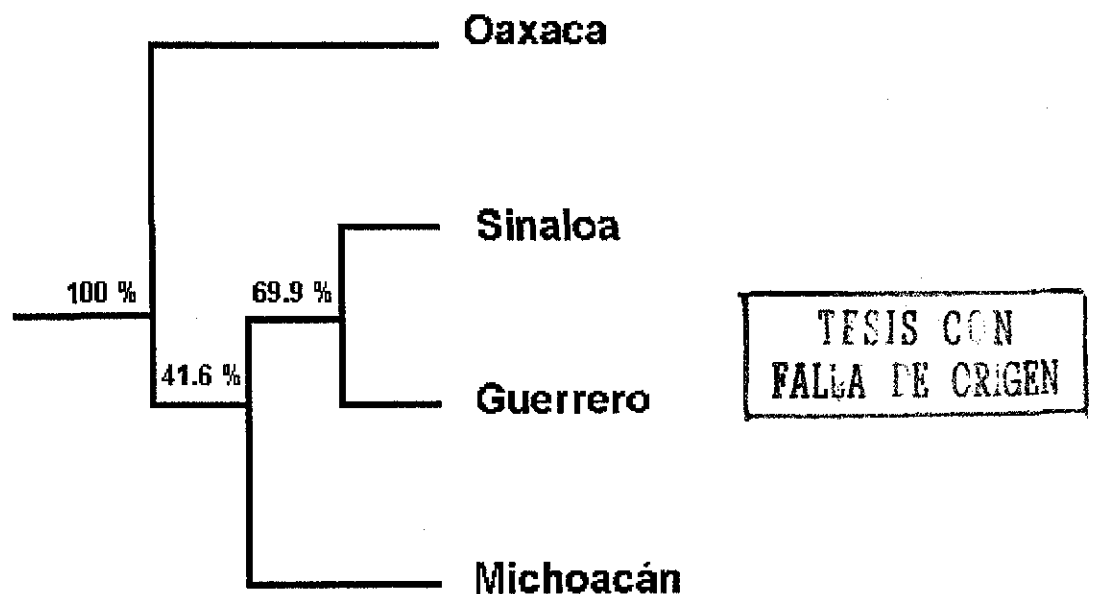


Figura 4. Agrupamiento de las poblaciones utilizando el método de UPGMA con las distancias calculadas según Nei, (1978). Para cada nodo se dan los porcentajes del análisis de Bootstrapping después de 1000 repeticiones. En la escala de la gráfica se da la distancia proporcional entre cada uno de los nodos.

De manera alternativa a este análisis, el método de Neighbor-Joining, fue utilizado también aplicando un remuestreo por “bootstrap” utilizando 1000 réplicas, y mostró un agrupamiento un tanto diferente (Fig 5); este árbol agrupa inicialmente a las localidades de Sinaloa y Guerrero, con un soporte del 69.9% de las veces, posteriormente agrupa a la población de Michoacán, esta relación fue soportada por el “bootstrapping” con un 41.6% de las veces, por último se agrupa la población de Oaxaca, ubicándola al igual que en el UPGMA, como la población más distante con un soporte de las ramas del 100%.

Las estimaciones del número de migrantes por generación entre pares de muestras, generó valores dentro de un rango de 1.87 a 16.02 para M_{GST} , y de 0.96 a 12.97 para $M\theta$, con un promedio de migrantes por generación de 7.767 para M_{GST} , y de 5.59 para $M\theta$, los valores obtenidos se muestran en el cuadro 13 donde se aprecia que el par de muestras que presentaron un mayor flujo genético fueron las de Sinaloa y Michoacán con un valor de $M\theta$ de 12.966 ($M_{GST} = 16.068$), seguidas de la comparación entre Michoacán y Guerrero ($M\theta = 9.763$ y $M_{GST} = 12.682$), en tanto que las muestras donde se registró el menor flujo de migrantes en coincidencia con la magnitud de la diferenciación encontrada, fueron Guerrero y Oaxaca con un valor de $M\theta$ de 0.965 ($M_{GST} = 1.867$) (Cuadro 13).

Figura 5. Análisis de agrupamiento¹ de las poblaciones analizadas, utilizando el método de Neighbor-joining y con estimaciones de las distancias calculadas según Nei, (1978).



¹Para cada nodo se dan las frecuencias del análisis de Bootstrapping después de 1000 repeticiones

La prueba de Mantel para determinar la significancia de la correlación entre las distancias geográficas y las estimaciones de flujo genético entre las muestras mostró un valor muy bajo ($r = -0.2063$; $p > 0.05$) sin ser significativamente mayor a la que se esperaría sólo si la atribuimos al azar.

Cuadro 13. Estimaciones del número de migrantes por generación ($M\theta^1$; Slatkin, 1993) utilizando los estadísticos θ (Weir y Cockerham, 1984) y G_{st} (Nei, 1978) entre pares de muestras de la población de camarón café del Pacífico mexicano.

	Sinaloa	Michoacán	Guerrero	Oaxaca
Sinaloa		12.97	6.17	1.61
Michoacán	16.07		9.76	2.07
Guerrero	9.37	12.68		0.96
Oaxaca	2.90	3.71	1.87	

¹Arriba de la diagonal se reportan los valores de $M\theta$, y por debajo de esta los valores de MG_{st}

Morfometría.

Los valores promedio para cada variable morfométrica estimada de las 4 localidades estudiadas, así como las desviaciones estándar se reportan en el cuadro 14.

Se puede observar que los valores de las tallas en los organismos analizados presentan una notable variabilidad de una muestra a otra, encontrándose así que los organismos de mayor talla se presentaron en la localidad de Michoacán ($LT=15.0$ cm), mientras que los más pequeños en la localidad de Sinaloa ($LT=9.86$ cm).

Llama la atención la localidad de Oaxaca como la muestra menos homogénea, situación que se tradujo en la presencia de los valores mayores de desviación estándar para la mayoría de las mediciones.

El uso de las medidas convencionales contribuye con una proporción significativa de la variabilidad a sesgo atribuible al muestreo, de esta forma se decidió trabajar con proporciones de éstas, que de alguna manera estuvieran relacionadas y nos permitieran hacer una comparación en los análisis estadísticos

En el cuadro 15 se reportan los coeficientes de variación para cada una de las proporciones estimadas, así como el coeficiente de variación promedio de todas ellas para cada localidad,

como una estimación de la variación total de las variables morfométricas aquí evaluadas. La muestra de Oaxaca nuevamente fue la que presentó la mayor variación, con un promedio en los coeficientes de variación de 14.8, seguida de la muestra de Sinaloa (C.V. promedio = 14.4) y Michoacán (C.V. promedio = 12.59), y la muestra de Guerrero fue la que presentó la menor variación con un coeficiente de variación promedio de 10.79, no encontrando diferencias significativas entre dichos coeficientes en ninguna de las localidades.

Cuadro 14. Mediciones morfométricas de 4 poblaciones de *F. californiensis* del Pacífico mexicano.

Índice	Sinaloa	Michoacán	Guerrero	Oaxaca
n	53	41	31	52
DD	9.35 ± 0.7	9.5 ± 0.51	10.13 ± 0.35	9.5 ± 0.7
DV	2.0 ± 0.3	2.03 ± 0.18	2 ± 0	1.9 ± 0.32
LCF	2.29 ± 0.24	3.74 ± 0.49	3.57 ± 0.31	3.44 ± 1.31
ACF	1.01 ± 0.12	1.62 ± 0.27	1.55 ± 0.12	1.44 ± 0.61
LP	1.90 ± 0.19	2.66 ± 0.30	2.55 ± 0.11	2.46 ± 0.81
LR	2.23 ± 0.23	3.29 ± 0.38	2.91 ± 0.15	2.91 ± 1
LD	0.4 ± 0.1	0.66 ± 0.1	0.64 ± 0.07	0.6 ± 0.2
LPS	0.94 ± 0.12	1.50 ± 0.18	1.34 ± 0.09	1.35 ± 0.51
AIT S	1.05 ± 0.16	1.70 ± 0.27	1.54 ± 0.09	1.55 ± 0.63
An T S	0.87 ± 0.12	1.24 ± 0.19	1.12 ± 0.09	1.12 ± 0.42
AI S S	0.89 ± 0.1	1.39 ± 0.20	1.21 ± 0.06	1.24 ± 0.47
L S S	1.33 ± 0.13	1.97 ± 0.24	1.76 ± 0.1	1.78 ± 0.61
An Q y S	0.57 ± 0.09	0.94 ± 0.20	0.85 ± 0.07	0.80 ± 0.32
L Q S	1.07 ± 0.13	1.64 ± 0.24	1.46 ± 0.1	1.48 ± 0.56
LT	9.86 ± 97	14.65 ± 2.73	13.91 ± 0.7	13.2 ± 4.65
L T V	7.18 ± 0.74	11.22 ± 1.65	10.33 ± 0.39	9.86 ± 3.43
PH	6.90 ± 2.1	26.10 ± 9.02	19.71 ± 2.5	26 ± 20
P C	4.36 ± 1.28	17.04 ± 5.92	11.38 ± 1.31	15.5 ± 11.9

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Una vez que se realizó la transformación de Box y Cox en las proporciones en que fue necesario y que se estandarizaron todas las nuevas variables, de la selección por pasos para el análisis discriminante sólo se eliminaron 5 variables que fueron las que menos

contribuyeron para la diferenciación entre las muestras; el orden fue el siguiente: DV ($p=0.7248$), en el primer paso; LT/LTV ($p=0.5449$), en el segundo paso; LR/LD ($p=0.2804$), en el tercer paso; LS5/As5yS6 ($p=0.2398$), en el cuarto paso, y por último LS6/AS6 ($p=0.1400$).

Cuadro 15. Coeficientes de variación para las proporciones entre variables morfométricas de *F. californiensis* del Pacífico mexicano.

Índice	Sinaloa	Michoacán	Guerrero	Oaxaca
DD	14.6	10.8	7.2	14.5
DV	30.1	20.4	0	32.1
L/ACf	2.5	3.1	3.5	3.2
LR/LCf	30	33.3	28.6	46.2
LCf/LP	29.2	13.3	15.2	25
LR/LD	10.3	9.1	11.3	12.1
LR/LP	4.2	5.6	4.3	5.1
Al/An S3	8.3	6.6	8	8.8
AlS3/LS1	9.8	7.9	7.8	11.5
LS5/AS5yS6	11.1	13.6	12.8	8.1
LS6/AS5yS6	8.8	7.9	8.6	9.1
L/A S6	11.7	22	20	15.4
LT/LTv	15.2	18.5	14.3	16.7
P/PC	12.1	5	9.4	8.3
Media	14.14	12.59	10.79	14.8

Con las 9 variables consideradas en el modelo, la discriminación de las cuatro poblaciones fue significativa ($p<0.0001$). Como se puede ver en el cuadro 16 las variables que más contribuyeron a esta diferenciación fueron AlS3/LS1 ($p = 0.0005$), el P/PC ($p=0.0007$) y la AlS3/AnS3 ($p=0.0042$), en las cuales persistió la significancia después de haber aplicado la corrección de Bonferroni por el número de variables incluidas en el modelo (significancia=0.006), y las variables que contribuyeron poco a la discriminación entre las muestras fueron; L/ACf ($p=0.0098$), DD ($p=0.0242$), LR/LCf ($p=0.0769$), LS6/AS5yS6 ($p=0.0801$), LR/LP ($p=0.097$) y LCf/LP ($p=0.0982$).

Cuadro 16. Significancia de las variables incluidas en el modelo de análisis discriminante para la diferenciación de las 4 muestras de camarones estudiadas.

Índice	Valor de F	Significancia p
DD	3.2916	0.0242
L/ACf	4.0300	0.0098
LR/LCf	2.3594	0.0769
P/PC	6.2451	0.0007*
LCf/LP	2.1608	0.0982
LS6/AS5yS6	2.3257	0.0801
LR/LP	2.1715	0.0970
AI/AnS3	4.7207	0.0042*
AI3/LS1	6.4542	0.0005*

* Variables significativas para la discriminación de las poblaciones según la corrección de Bonferroni por el número de variables involucradas en el modelo (significancia = 0.0014)

En el cuadro 17 se muestran los coeficientes de la función discriminante para cada población. Se puede observar en ese cuadro, que las variables con mayor peso en las funciones discriminantes para las cuatro muestras son aquellas que de alguna manera están asociadas con las medidas del cefalotórax de estos organismos (LR/LCf, LCf/LP, LR/LP), las cuales presentaron coeficientes notablemente mayores que el resto de las variables.

Cuadro 17. Coeficientes de la función discriminante para 4 muestras de *F. californiensis* del Pacífico mexicano.

Índice	Sinaloa	Michoacán	Guerrero	Oaxaca
Intercepto	151581.084	151941.725	152637.439	151772.958
DD	-159.9293	-162.579	-166.377	-162.276
L/ACf	-152.0847	-160.240	-154.4141	-169.336
LR/LCf	394770.711	395113.081	396178.112	394825.63
P/PC	-1316.1455	-1319.164	-1336.519	-1337.5203
LCf/LP	271359.571	271516.154	272221.62	271321.837
LS6/AS5yS6	505.985	508.015	518.433	506.794
LR/LP	-302191.26	-302470.68	-303204.72	-302217.45
AI/AnS3	-1915.658	-1947.896	-1951.488	-1954.45
AI3/LS1	1118.893	1156.758	1177.499	1155.188

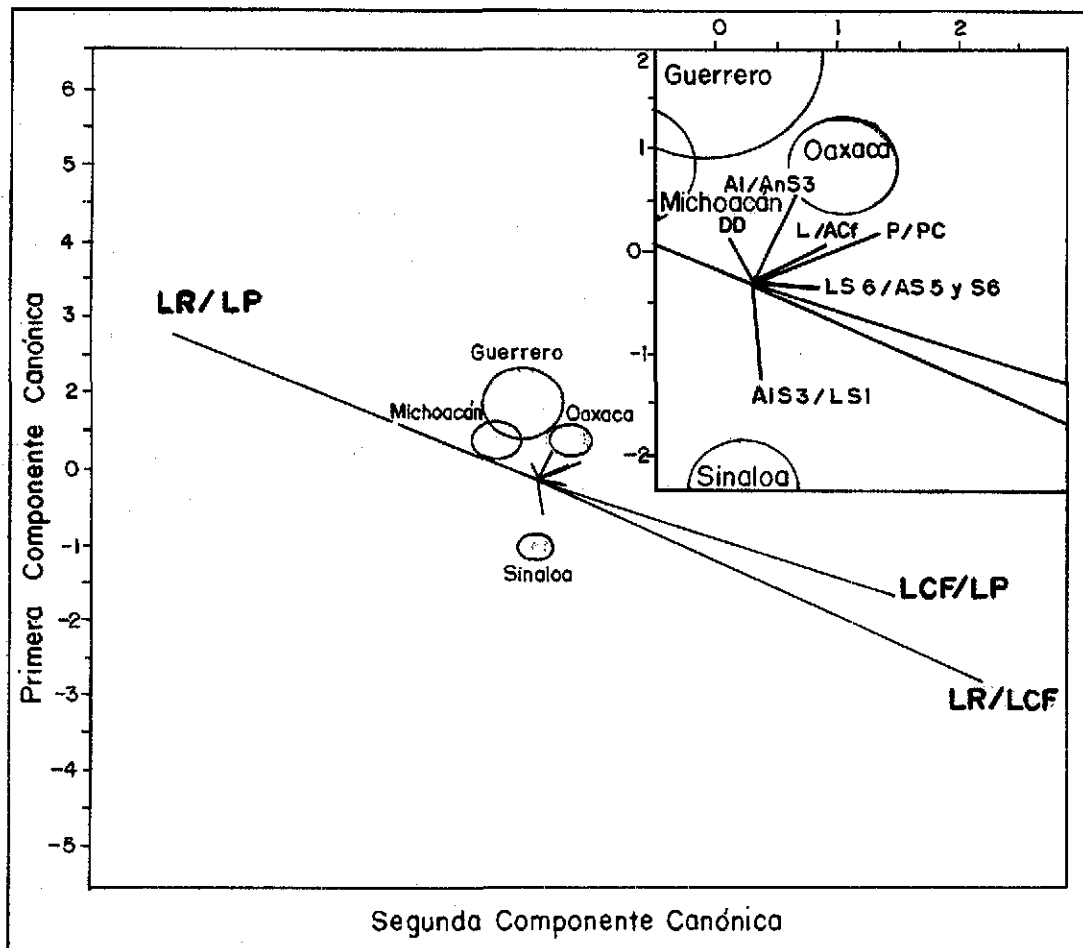
En la transformación de las variables canónicas (Cuadro 18) que se grafican en la figura 6 se puede apreciar mejor esto. En esta gráfica se observa cómo las poblaciones de Michoacán y Guerrero (2 y 3) se diferencian de las otras dos poblaciones por presentar valores altos de la variable LR/LP y bajos de las variables LCf/ LP y LR/LCf, por su parte la población de Oaxaca se diferencia de las demás por presentar valores altos para la variable AI/An S3 y bajos de la variable AIS3/LS1, sucediendo exactamente lo contrario con la población de Sinaloa cuyos organismos presentaron valores altos de la variable AIS3/LS1, y bajos de AI/AnS3.

Cuadro 18. Primeras 2 variables canónicas para un conjunto de variables morfométricas de muestras de la Población de *F. californiensis* en el Pacífico mexicano.

Índice	Primera variable canónica	Segunda variable canónica
DD	-0.0317	-0.0121
L/ACf	-0.0283	0.0502
LR/LCf	0.5190	0.9805
P/PC	-0.0317	0.0679
LCf/LP	0.3798	0.9961
LS6/AS5yS6	0.0055	0.0436
LR/LP	-0.2874	-0.6142
AI/AnS3	-0.0701	0.0291
AIS3/LS1	0.0654	0.0074

Al volver a clasificar a los organismos a partir de las funciones discriminantes, el valor de reclasificación correcto estuvo por arriba del 50 % (55.94%), lo que significa una posibilidad notable de ubicar correctamente a 5 o más organismos de cada 10, en su población original. Esta situación no ocurre en la población de Guerrero donde se tuvo un porcentaje del 50%, es decir que 5 de 10 organismos de los camarones procedentes de esta localidad fueron clasificados en la misma a partir de la función discriminante (Cuadro 19). Resulta preciso mencionar que a pesar de contar con un mayor número de organismos, muchos de estos carecían de una o varias medidas morfométricas debido al mal estado en el que se colectaron, por lo cual no fueron tomados en cuenta para el análisis y de ahí el tamaño tan reducido de la muestra para esta población.

Figura 6. Gráfica de la primera y segunda componente canónica para el conjunto de variables morfométrica de muestras de la Población de *F. californiensis* del Pacífico mexicano.



Cuadro 19. Clasificación de los organismos en sus respectivas muestras, a partir de las funciones discriminantes para cada población¹.

	Sinaloa	Michoacán	Guerrero	Oaxaca	Total	Clasificados correctamente (%)
Sinaloa	38	2	0	2	42	90.48
Michoacán	2	14	1	4	21	66.67
Guerrero	0	1	5	4	10	50.00
Oaxaca	0	4	1	23	28	82.00
Total	40	21	7	33	101	55.94

¹En la columna de totales se tiene el número de organismo de cada localidad que fueron incluidos en el análisis discriminante, mientras que en el renglón de totales se da el número de organismos que fueron clasificados en cada una de las localidades a partir de los coeficientes de la función discriminantes reportados en el cuadro 15.

El porcentaje de reclasificación correcto fue de 56%, es decir que de 143 organismos considerados en el análisis, 80 de estos fueron clasificados en la localidad que les correspondía, la prueba de ajuste para el modelo dio como resultado una Kappa de 0.70, lo cual indica que el modelo muestra a las 4 poblaciones bien diferenciadas a partir de estas variables.

En el cuadro 20 se presentan los coeficientes para los primeros 3 componentes principales. Para el primer componente las variables que tienen mayor peso son la LR/LCf (coef. = -5.4235), seguida muy de cerca por las variables LCf/LP (Coef. = 4.0401), LCf/LP (coef. = 4.0331) y AI S3/An S3 (coef. = 3.1282), el resto de las variables contribuye muy poco, es importante recordar que en este tipo de análisis el primer componente acumula la mayor parte de la variabilidad de las variables involucradas en el mismo (34.11 %), y en este caso vuelven a ser las variables que están relacionadas con mediciones del cefalotórax. Para el segundo componente, las variables que mayor contribuyen son la LR/LP (coef. = -10.4891), nuevamente la LR/LCf (coef. = -3.8828) y la L/A Cf (coef. = 3.6604), por último para el tercer componente las variables que tienen mayor peso son el P/PC (coef. = -6.3370) y nuevamente la LR/LP (coef. = 4.1884).

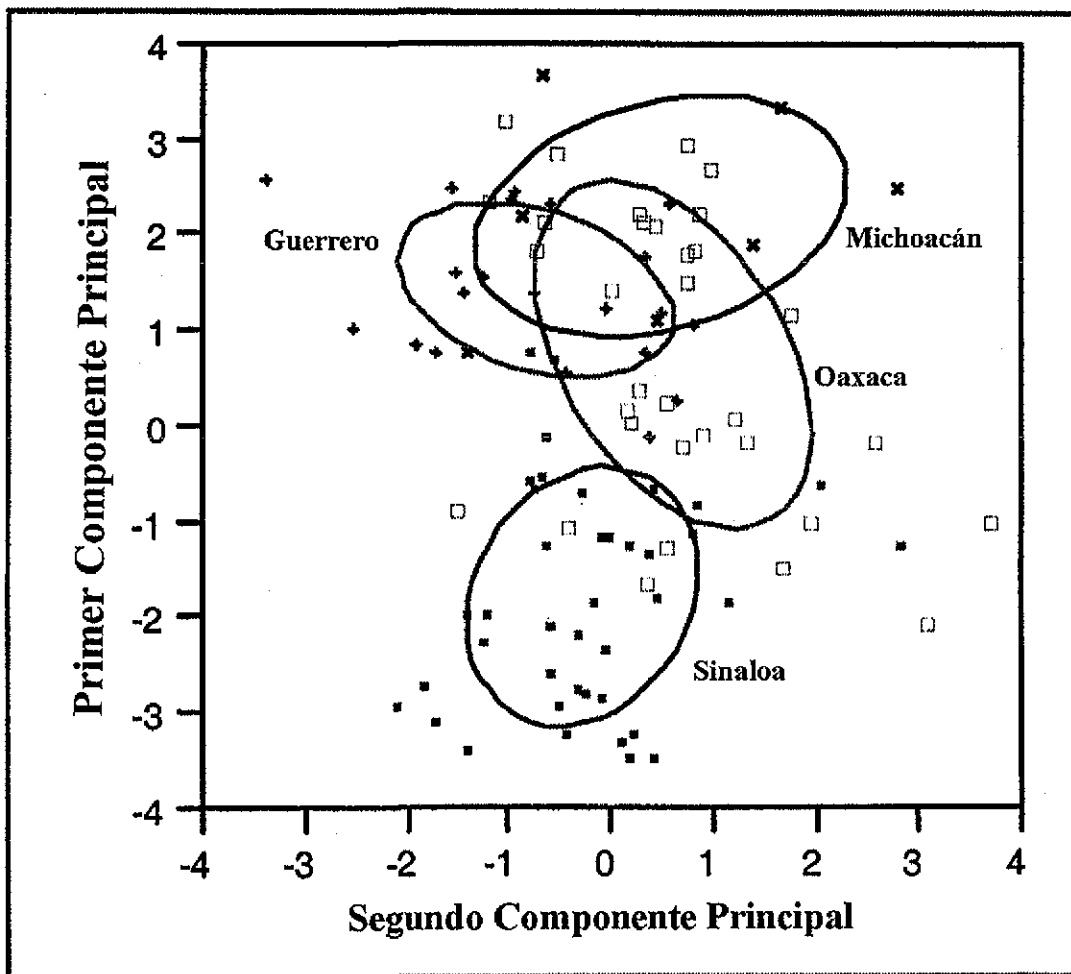
Cuadro 20. Contribución de cada una de las variables a los nuevos componentes.

Índice	Primer componente principal	Segundo componente principal	Tercer componente principal.
DD	0.1458	0.2101	0.0885
L/ACf	0.0114	0.6061	-0.2595
LR/LCf	-0.4769	-0.3362	-0.0594
P/PC	0.0116	-0.0181	0.8727
LCf/LP	0.5144	-0.0123	-0.1227
LS6/AS5yS6	-0.4120	0.26215	-0.1513
LR/LP	0.0929	-0.5987	-0.3274
AI/AnS3	0.4294	0.0962	-0.0979
AIS3/LS1	0.3518	-0.1963	0.0707
Variabilidad explicada (%)	34.1092	16.6235	11.7865

En la figura 7 se puede apreciar la separación del primer componente principal (eje Y) respecto del segundo, resaltándose la diferenciación entre las poblaciones de Sinaloa y

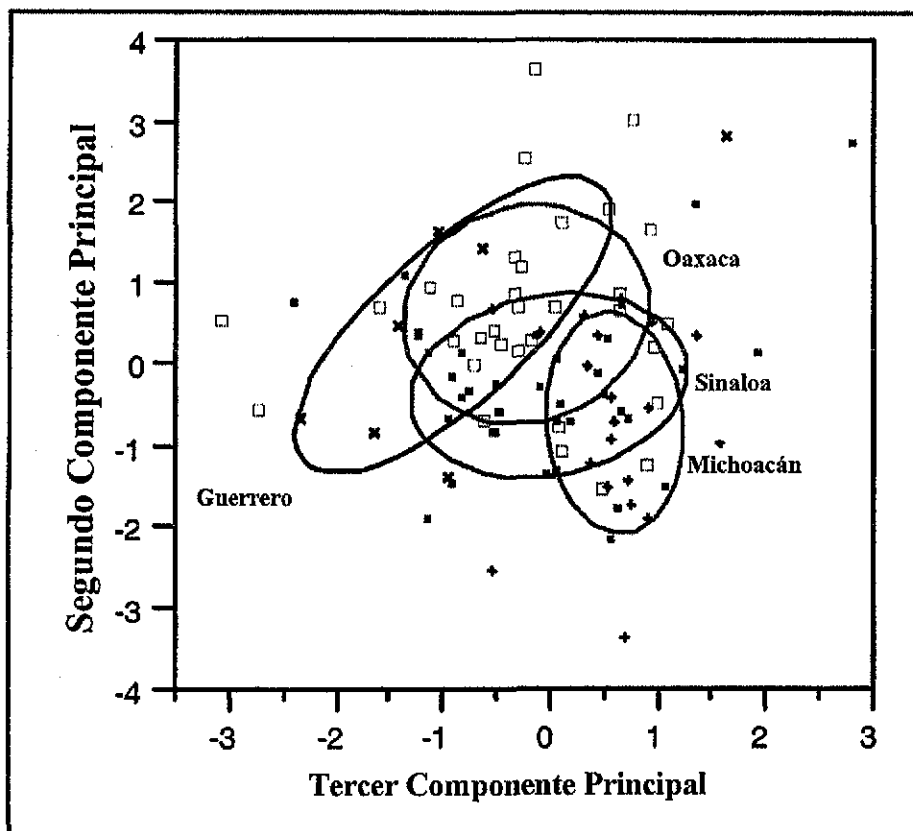
Oaxaca. La población de Sinaloa se caracteriza por presentar un bajo valor del primer componente principal, por lo que las variables LR/LCf y L6/AS5yS6 cuyos coeficientes son negativos, tendrían valores altos, en tanto que el resto de éstas presentan valores bajos. El caso contrario sucede en la población de Oaxaca, la cual se caracteriza por presentar valores mayores del primer componente, mientras que las variables LR/LCf y L6/AS5yS6 tendrían valores muy bajos y las variables que presentan valores mayores serían las de coeficientes positivos, principalmente LCf/LP, AI/AnS3 y AIS3/LS1.

Figura 7. Representación gráfica de los dos primeros componentes principales para un conjunto de variables morfométricas de muestras de la población de *F. californiensis* del Pacífico mexicano.



En la figura 8 donde están graficados el segundo componente principal (eje Y) contra el tercer componente principal (eje X), se puede ver cómo las poblaciones de Guerrero y Michoacán se diferencian porque la población de Michoacán presenta valores mayores del tercer componente principal, caracterizándose por presentar valores altos de la variable P/PC y bajos de todas las demás. Por su parte, la población de Guerrero mostró valores bajos de la variable P/PC y altos en las restantes, (LR/LP y L/ACf).

Figura 8. Representación gráfica del segundo y tercer componente principal para un conjunto de variables morfométricas de muestras de la población de *F. californiensis* del Pacífico mexicano.



DISCUSIÓN.

Variabilidad genética.

Los crustáceos decápodos se caracterizan por presentar niveles bajos de variabilidad genética en estimaciones mediante estudios aloenzimáticos, aunque puede haber marcadas fluctuaciones dependiendo de las especies y los sistemas enzimáticos ensayados (Hedgecock *et al.*, 1982). El valor promedio de polimorfismo, estimado en el presente trabajo (13.16%) concuerda con los valores reportados por otros autores en diferentes especies de camarones peneidos. Mulley y Latter (1980), en un análisis de 37 loci isoenzimáticos en 30 especies de la familia Penaeidae, estimaron un valor de polimorfismo del 14%. Tam y Chun (1993), compararon 12 especies de esta misma familia al sur del mar de China y reportaron un polimorfismo promedio de 14.3%, a partir de 17 loci analizados. De manera más particular, Sunden y Davis (1991) estudiando 26 loci, calcularon un polimorfismo del 12% en *P. vannamei*. Mientras que para *P. brevis* del Golfo de California el valor registrado para 32 loci fue de 15.63% (Felix, 1991). Por su parte De-la Rosa *et al.* (1999), en una comparación de 32 loci realizada entre muestras de *P. brevis* y *P. vannamei* del Golfo de California, reportaron valores de 15.6% y 25 % respectivamente.

En un estudio de aloenzimas que realizó De la Torre-Cueto (1991) en la misma especie comprendida en este estudio pero ubicada en la Boca del Golfo de California, utilizando 32 loci, encontró un valor de polimorfismo de 9.38%, ligeramente menor al valor promedio para las cuatro poblaciones trabajadas aquí (13.16%), pero muy similar al encontrado para las poblaciones de Michoacán, Guerrero y Oaxaca, que fue de 10.53%.

Por otra parte, en estudios realizados con especies evolutivamente relacionadas con *F. californiensis* se han encontrado valores de polimorfismo mayores. En el Golfo de

California Maqueda (1990) analiza 17 loci en *Penaeus stylirostris*, y reporta un valor de 20.95%; Lester (1979) realizó un estudio comparando las 3 especies de peneidos más importantes del Golfo de México y reportó valores de polimorfismo de 33% para las especies de *P. aztecus* y *P. duorarum*, y de 29% para *P. setiferus*. Así mismo, en un estudio más reciente que hace este mismo autor (Lester, 1983) comparando especies del Océano Pacífico y del Golfo de México encontraron que éstas últimas exhiben valores mayores de polimorfismo; 33% para *P. aztecus* y 37% para *P. setiferus*, que las especies pertenecientes al Océano Pacífico; 20% para *P. stylirostris* y 17% para *P. vannamei*.

La heterocigosis promedio reportada para el grupo de los crustáceos, es de 0.082 (Nevo, *et al.*, 1984), sin embargo en decápodos la estimación disminuye considerablemente. Hedgecock *et al.*, (1982), realizaron un estudio con 44 especies de crustáceos decápodos analizando 26 loci, y encontraron valores de heterocigosis en un rango que abarca desde 0.03 hasta 0.06, y un valor promedio de 0.048.

No obstante estos valores suelen presentar amplias fluctuaciones, incluso entre muestras de una misma especie, es así como Lester (1979), reporta estimaciones de heterocigosis en especies del Golfo de México dentro de un rango de 0.034 a 0.412 para *P. aztecus*, de 0 a 0.519 para *P. duorarum* y de 0 a 0.372 para *P. setiferus*. Por su parte Mulley y Latter (1980) estudiaron 13 especies de esta familia y reportaron valores que fluctúan de 0.006 a 0.33. Con base en los reportes mencionados, la mayoría de los autores coinciden en señalar a los peneidos como organismos que muestran bajos niveles de heterocigosis en estimaciones mediante aloenzimas. Lo anterior coincide con los resultados de la presente investigación donde el valor de heterocigosis promedio estimado para las cuatro poblaciones comparadas fue de 0.037.

Lester (1983) en un estudio que realizó para evaluar la potencialidad acuacultural de estos especímenes, dió valores de heterocigosis muy bajos para *P. aztecus* (0.09), *P. setiferus* (0.07), *P. vannamei* (0.02) y *P. stylirostris* (0.06). De la misma manera Sunden y Davis (1991) comparando variabilidad en diferentes poblaciones de *P. vannamei* estimaron valores de heterocigosis de 0.16. Para el Golfo de California las heterocigosis son de 0.039 para *P. stylirostris* (Maqueda, 1990), de 0.079 para *P. brevirostris* (Felix, 1991), de 0.084

para *P. vannamei* (De la Rosa, *et al.*, 1999), y de 0.023 Para *P. californiensis* (De la Torre-Cueto, 1991).

Existen diferentes apreciaciones respecto a la escasa variabilidad de estos organismos, entre estas Mulley y Latter (1980) mencionan que es posible que estas especies presenten tasas de mutación extremadamente bajas, o bien se dé una notable selección purificadora.

Otro tipo de explicaciones tienen que ver con la forma en como se desempeñan estos organismos en su ambiente, aquellos individuos con mayor capacidad de dispersión ya sea durante la fase larvaria o por medio del flujo de las corrientes, o en aquellas especies que en su fase adulta son fuertes nadadores y en consecuencia abarcan áreas geográficas grandes, generalmente perciben su ambiente como de grano fino; es decir, sus mecanismos fisiológicos además de que presentan amplios rangos de tolerancia y son generalistas tróficos, con frecuencia hacen frente al ambiente con un fenotipo único que suele ser generalista, mientras que los organismos con poca movilidad y con menor control homeostático, perciben su ambiente como de grano grueso por lo cual generalmente desarrollan morfotipos especializados para cada tipo de ambiente dentro de la gama en que éstos se distribuyen (Valentine, 1980; Nelson & Hedgecock, 1980). Los camarones, considerados por poseer relativamente amplia capacidad de dispersión, sobre todo en las etapas larvales de su ciclo de vida y caracterizados por mostrar una amplia tolerancia a la variación de los factores ambientales, estarían comprendidos dentro del primero de estos grupos (Felix, 1991; Maqueda, 1990).

Adicionalmente, Mulley y Latter (1980), han señalado que la baja diversidad encontrada para algunas poblaciones de organismos puede deberse también a que las especies cuentan con tamaños efectivos de población pequeños, situación que se presenta en las poblaciones de organismos que son cultivados, o bien a la presencia de cuellos de botella que se hayan presentado en periodos relativamente recientes (Chakraborty & Nei, 1977; Allendorf & Utter, 1979; Lester & Pante, 1992; Tam & Chu, 1993). Sin embargo, ninguna de estas dos alternativas puede ser la explicación de los niveles bajos de heterocigosis reportados para el camarón café puesto que los niveles de explotación a lo largo del Pacífico mexicano a los que es sometida esta especie, nos hablan de una abundancia de individuos significativa para sus poblaciones.

Por último hay que recordar que la técnica de isoenzimas tiene una limitada capacidad para detectar variabilidad. Aubert y Lightner (2000) realizaron un estudio de estructura poblacional en *P. stylirostris* del Golfo de California utilizando electroforesis de isoenzimas y la técnica de RFLPs y encontraron que la divergencia genética estimada en el caso de la técnica de RFLPs es 6 veces mayor a la detectada en las isoenzimas. Para *P. monodon* por su parte, Benzie *et al.* (1993) hicieron de igual forma una comparación entre estas dos técnicas, encontrando una heterocigosis de 0.02 a 0.07 con isoenzimas y una diversidad de nucleótidos de 0.17 a 0.50 con la técnica de RFLPs. De igual forma Gusmao *et al.* (2000), estudiando varias especies de peneidos de Sudamérica encontraron una variación considerablemente mayor utilizando la técnica de RFLPs (0 – 0.47) que la estimada con la electroforesis de isoenzimas (0.03 – 0.13). Incluso en estudios de DNA mitocondrial utilizando análisis de RFLPs se han reportado heterocigosis por arriba de 0.85 (Klinbunga *et al.*, 1999 y Brooker *et al.*, 2000). Los valores de variación estimados con estas dos técnicas no son directamente comparables, pues en las isoenzimas la estimación se realiza utilizando tanto loci monomórficos como polimórficos, mientras que para la técnica de RFLPs la estimación de variación se hace únicamente a partir de fragmentos polimórficos, ésta última técnica trabaja directamente con el material genético lo cual la hace más confiable para hacer estimaciones de variabilidad genética, no obstante este tipo de técnicas han empezado a cobrar auge hasta hace unos cuantos años y en peneidos existen muy pocos trabajos que hagan uso de las mismas, la mayor parte de la literatura existente hasta el momento basa sus resultados en la técnica de isoenzimas, como es el caso de este trabajo, y aunque dan una idea de las diferencias entre la variación genética de diferentes poblaciones, es un hecho que dicha variación está siendo subestimada.

Por otra parte, en algunos de los loci polimórficos se pudo observar que en las frecuencias genotípicas se presentó una deficiencia de heterocigotos, situación previamente reportada por De la Rosa-Vélez, (1986). De acuerdo con el equilibrio de Hardy Weinberg cada individuo aporta el mismo número de gametos al acervo de genes de la población y estos se combinan al azar. Cada uno de los homocigotos da lugar a un solo tipo de gametos y los heterocigos a dos tipos de gametos en igual proporción. Por lo tanto no se alteran las frecuencias gaméticas de una generación a otra, y lo mismo sucederá con las frecuencias zigóticas de los genotipos homocigos. No obstante, este equilibrio puede ser alterado

cuando alguna fuerza evolutiva actúa sobre la población, o bien, cuando el tamaño de ésta no es lo suficientemente grande como para que el entrecruzamiento de los organismos se de al azar (Dobzhansky *et al.*, 1993; Hartl & Clark, 1989).

El entrecruzamiento entre organismos de un linaje muy cercano, conocido como endogamia, puede ser una causa de deficiencia de heterocigotos en una población (Allendorf & Utter, 1979; Felix, 1991). En el presente estudio es poco probable que la deficiencia de heterocigotos en la población se deba al efecto de este fenómeno. Es importante notar que el efecto que puede tener el entrecruzamiento en condiciones de endogamia, se debe ver reflejado en todos o en buena parte de los loci y no únicamente en algunos. Así, la población de Sinaloa mostró únicamente a 3 de los 7 loci analizados presentando una heterocigosis esperada significativamente mayor a la observada según la prueba de χ^2 . Dos loci de la población de Oaxaca vuelven a presentar la misma situación, y las poblaciones de Michoacán y Guerrero no la presentaron en ninguno locus. Las estrategias reproductivas y el ciclo de vida de estos organismos hace muy difícil que este fenómeno se llegue a dar en las poblaciones naturales, muy al contrario de las poblaciones cultivadas, donde la endogamia es la principal causa señalada para la deficiencia de heterocigotos (Díaz, 1995). Una vez que los huevecillos han sido fecundados quedan libres y su dispersión depende únicamente de la acción de las corrientes. Los desoves se dan de manera masiva, y a lo largo de todas las etapas larvarias por las que atraviesan presentan un porcentaje de mortalidad muy alto, debido a factores que actúan sobre las poblaciones de manera aleatoria. Una vez que han alcanzado el estado de postlarvas ingresaran a los estuarios y lagunas costeras. Estos sitios se caracterizan por presentar una amplia variación de los factores ambientales, habrá sitios donde se den las condiciones favorables y los organismos alcancen rápidamente el estadio de preadulto para salir otra vez al mar para su apareamiento; sin embargo, algunos otros organismos se establecerán en sitios donde la disponibilidad de alimento sea limitada y las condiciones ambientales sean desfavorables, por lo que su desarrollo se vera prolongado un mayor tiempo, y regresarán al mar para su reproducción con diferentes desfases. Martínez, 1993 y Hendrickx, 1995a). Todo esto hace que la probabilidad de que 2 organismos que provienen de un linaje muy cercano se entrecrucen, sea sumamente baja. Por último, hay que mencionar que el efecto de la endogamia se presenta en poblaciones con tamaños reducidos, el cual no es el caso del

camarón café del Pacífico mexicano, dado que del volumen total de captura de camarón que se extrae de esta zona la especie *F. californiensis* es la que aporta el mayor porcentaje (Rodríguez de la Cruz, 1981, Sepulveda, 1991, Hendrickx, 1995a).

Por otro lado podemos decir que a pesar de haber encontrado desviaciones en las frecuencias genotípicas respecto a Hardy Weinberg, el valor estimado para el coeficiente de endogamia f presentó un valor bajo (promedio estimado de 0.0253) en general para todos los loci. Es posible que estas desviaciones se deban a errores de muestreo que tienen que ver con los tamaños de muestra en cada localidad. La precisión con la cual es estimado cualquier parámetro así como la confianza con la que se hace dicha precisión, están en función del tamaño de la muestra y de la homogeneidad de la variable a estimar (Cochran, 1980, Montgomery, 1991). En este caso existe mucha variación en los sistemas enzimáticos utilizados, como consecuencia de que muchos factores intrínsecos de la población, entre ellos el sexo y la edad, no fueron muestreados de manera consistente, por otro lado dado que únicamente se tomaron muestras transversales, la variación temporal no fue estimada en las mismas, por lo que muy seguramente el tamaño de muestra con el cual se trabajó no fue lo suficientemente grande para captar toda la variación, lo cual hace posible que la estimación realizada no tenga una precisión muy buena, pero sin embargo nos proporcionan una idea de los valores en los cuales fluctúa la variación genética de muestra

Los valores encontrados para f concuerdan con los reportados por otros autores, en poblaciones de *P. monodon* de Australia Benzie *et al.* (1992), encontró para f un promedio de 0.028, mientras que Sunden & Davis (1991) en poblaciones de México, Panamá y Ecuador para *P. vannamei* reportan valores para f que fluctuaron de -0.0334 a 0.0083 . Aunque en algunos otros trabajos, aun tratándose de poblaciones naturales se han registrado valores mayores, en *P. stylirostris* del Golfo de California Maqueda (1990) da un valor promedio de 0.387, de igual forma en el Golfo de México Ortiz, (1995) estima un valor promedio para f de 0.304 en *P. setiferus*.

La selección natural puede ser otra causa de deficiencia de heterocigotos, en algunas ocasiones, la presencia de selección disruptiva incrementa notablemente la frecuencia de los genotipos homocigos. Aunque es probable que en algunas poblaciones se presente este tipo de selección (Koehn & Mitton, 1972), representa una posibilidad remota en poblaciones

naturales, pues normalmente son los organismos heterocigóticos los que estarían mejor capacitados para enfrentar las variaciones del ambiente, lo cual cobra relevada importancia para un organismo que tiene una distribución latitudinal amplia, como sería el caso de *F. californiensis*.

Por otro lado, es posible que el muestreo haya incluido una mezcla de poblaciones discretas, con regímenes reproductores separados y en consecuencia con proporciones genotípicas algo distintas en por lo menos algunos de sus loci, incrementando de manera notable el fenómeno conocido como efecto "Wahlund", que se caracteriza por generar un sesgo en la estimación para las frecuencias que se esperarían de los heterocigotos si se tratase de una sola población (Gaffney *et al.* 1990; Hendrick, 2000). Sin embargo, esto ocurre cuando se confunden poblaciones muy divergentes, con diferencias notables en las frecuencias de sus alelos para cada población involucrada, lo cual no es el caso de los muestreos realizados en la presente investigación.

Por último, es importante considerar que la expresión codominante electroforética, que identifica la presencia de los alelos de un locus, presenta algunas excepciones, como son la presencia de subunidades de movilidad electroforética idéntica sintetizadas por loci diferentes, los llamados isoloci que han sido reportados en algunos salmonidos, y la presencia de alelos nulos, llamados así por carecer de actividad electroforética (Utter, *et al.*, 1987 y Hillis, *et al.* 1996). En ambos casos el patrón electroforético resultante no corresponde a los alelos presentes en cada locus, lo cual conduce a errores en la estimación de la variación genética de las poblaciones. Aunque estas son excepciones que en muy raras ocasiones se presentan, de hecho en peneidos no ha sido reportada la existencia de alelos nulos (Felix, 1991), no contamos con evidencia suficiente para descartar por completo la presencia de estos eventos en el presente estudio que nos hayan conducido a errores en las estimaciones de variación genética.

La variación genética en las enzimas puede estar relacionada a su función metabólica, algunos autores (Nelson y Hedgecock, 1980 y en Hedgecock *et al.*, 1982), las han clasificado en dos grupos: Enzimas del Grupo I, son aquellas que están envueltas en procesos metabólicos centrales, actuando sobre sustratos generados intracelularmente, y las enzimas del Grupo II que están involucradas en reacciones periféricas, actuando de manera

no específica sobre compuestos derivados del ambiente. Estos autores sugieren que las enzimas pertenecientes al Grupo II, suelen tener mayor variabilidad genética que las enzimas pertenecientes al Grupo I, dado que se ven directamente expuestas a las variaciones ambientales.

Con respecto a los sistemas ensayados en esta investigación, y dado que las enzimas: ALD, FH, GLUD, α -GPD, LDH, MDH, ME, 6-PGD y PGM, que pertenecen al Grupo I, no presentaron polimorfismo mientras que las enzimas: AP, LA, LGG y PAP, ubicadas dentro del Grupo II (Hedgecock, et al., 1982), presentaron polimorfismo, los reportes de variación de estas enzimas prácticamente concuerda con la hipótesis planteada anteriormente, con la excepción de la AP, que aunque en el presente estudio no registró variación, si ha sido reportado polimorfismo para esta misma especie en el Golfo de California (De la Torre-Cueto, 1991). Por otra parte la PGM, no obstante a desempeñar un papel muy importante en el metabolismo de los carbohidratos, catalizando la reacción reversible de glucosa-1 fosfato a glucosa-6-fosfato, al igual que cataliza la formación de D-manosa-6 fosfato a D-manosa-1-fosfato (Lehninger, 1988), dado lo cual se encuentra ubicada en las enzimas del grupo I, en peneidos se ha caracterizado por presentar niveles significativos de variación (Lester & Pante, 1992), al igual que en muchas otras especies de crustáceos (Marvin & Caillouet, 1976). Mulley y Latter (1980), mencionan que no es común encontrar frecuencias fijas en los alelos de estas enzimas en las poblaciones debido a que sus variantes alélicas son funcionalmente neutras. Por otra parte Hedgecok *et al.* (1989), realizaron un estudio de electroforesis de isoenzimas, para estimar la variación genética en Sardina, *Sardinops sagax caerulea*, del Pacífico, y encontraron una alta correlación ($r = -0.783$) entre la frecuencia del alelo 100 de la PGM y la latitud. Algo muy similar se encontró en esta investigación, ya que el loci *Pgm-2*, quien para la población de Sinaloa presenta una frecuencia prácticamente fija para el alelo 2 (0.9717), a medida que la latitud va disminuyendo, dicho alelo presenta frecuencias menores, hasta la población de Oaxaca donde se registra la menor frecuencia para este alelo (0.771). Esto nos lleva a pensar que si bien es cierto que la actividad metabólica de la PGM no está en función de las distintas variantes alélicas, la presencia de estas últimas si guarda una dependencia con las condiciones ambientales locales.

Estructura genética.

La estimación de θ para las cuatro muestras de *F. californiensis* analizadas aquí indica la presencia de diferenciación genética significativa ($\theta = 0.0903$; $p < 0.0001$) y no obstante de corresponder a estimadores con propiedades distintas respecto a los estadísticos de Wright, nos permite concluir, que la magnitud de la estructura genética encontrada corresponde con el rango de valores reportados de F_{ST} para este grupo de organismos.

Maqueda (1990), hizo un estudio de estructura poblacional en el Golfo de California y reportó valores para F_{ST} de 0.038 a 0.663 con un promedio de 0.290. En tanto que para el Golfo de México en *P. setiferus* se ha estimado un valor promedio muy bajo de F_{ST} (0.003), indicando que no existe diferenciación de las poblaciones (Ortíz, 1995).

Lester y Pante (1992) compararon poblaciones de *P. stylirostris* pertenecientes a Ecuador y México y obtuvieron un valor para F_{ST} de 0.28, indicando diferenciación notablemente significativa entre estas poblaciones. No obstante en comparaciones entre poblaciones de Ecuador, Panamá y México de la especie *P. vannamei* se han reportado valores de F_{ST} en un rango de 0 a 0.0089 indicando muy poca diferenciación entre éstas (Sunden & Davis, 1991).

En *P. monodon* Benzie *et al.* (1992), comparando las poblaciones de Australia estimaron valores para F_{ST} de 0 a 0.225 con un promedio de 0.031. En un estudio posterior estos mismos autores hicieron una comparación entre la costa oeste de Australia con las poblaciones de la costa este y reportaron un valor de F_{ST} de 0.054 (Benzie *et al.*, 1995).

Los valores estimados de diferenciación genética entre poblaciones en peneidos, varían mucho aún tratándose de la misma especie. Son muchos los factores de los cuales dependen estas estimaciones, como son los tamaños de muestra, el número de muestras comparadas, el área geográfica comprendida, las características oceanográficas de la misma, etc; no obstante, la comparación de los valores obtenidos en este estudio con los reportados en los trabajos mencionados anteriormente nos da indicios de la presencia de estructura genética moderada en la población de camarón café del Pacífico.

Las comparaciones entre pares de muestras señalan que la estructura detectada evidencia una clara tendencia a seguir un modelo de aislamiento por distancia (Slatkin, 1993). Las

TESIS CON
FALTA DE ORIGEN

poblaciones de Sinaloa y Michoacán son las que presentan la menor diferenciación ($\theta = 0.0078$), lo cual es de esperarse si se considera que geográficamente son las más cercanas, así el grado de diferenciación que va mostrando la población de Sinaloa con respecto a las otras poblaciones, va aumentando conforme se incrementa la distancia geográfica latitudinal, lo mismo ocurre con la población de Michoacán, que presenta la menor diferenciación con la población de Sinaloa, seguida de Guerrero y Oaxaca. Sin embargo, la comparación entre las poblaciones de Guerrero y Oaxaca, mostró un valor de θ muy significativo, lo cual aparentemente resulta contradictorio con la cercanía geográfica de éstas. No obstante, es importante hacer notar que esta estimación mostró una de las dispersiones más altas en relación con el resto de las comparaciones, lo cual la hace una estimación poco confiable; de hecho, las estimaciones de la diferenciación de θ en la muestra de Guerrero con respecto al resto de éstas siempre mostraron una dispersión mayor.

Esta alta variación puede ser consecuencia de la preservación de la muestra, la cual no fue obtenida en condiciones óptimas, situación que en las enzimas aquí trabajadas se pudo evidenciar dada su escasa actividad, de esta forma es probable que éstas hallan entrado en proceso de desnaturalización, con un consecuente efecto reflejado en la estimación de las frecuencias alélicas y por tanto en las estimaciones de divergencia poblacional.

El resultado de la prueba exacta de Raymond y Rousset (1995), para determinar el valor de la homogeneidad de frecuencias entre Guerrero y Oaxaca fue el único que no mostró una diferenciación estadísticamente significativa, lo cual vuelve a ser un indicio de la poca confiabilidad de la muestra de Guerrero, ya que la variación de sus frecuencias alélicas tiende a enmascarar la diferencia de ésta con la de Oaxaca.

El patrón de divergencia observado posiblemente se encuentra relacionado al hecho de que estos organismos se caracterizan por depender de los cuerpos lagunares para completar su ciclo de vida (Martínez, 1993 y Hendrickx, 1995a), la franja que comprende Jalisco a Michoacán se caracteriza por la escasez de estos sistemas, de tal forma que los organismos que desovan y completan su ciclo de vida en Sinaloa, donde las lagunas son numerosas y extensas, al igual que en Oaxaca y Chiapas, tienen pocas posibilidades de mezclarse con individuos de Oaxaca y viceversa, esto representa un factor de aislamiento que puede

acentuar procesos de divergencia. Por otra parte, como ya ha sido mencionado, durante esta etapa su dispersión está influenciada notoriamente por el movimiento de la corriente de California, cuya influencia en el área de estudio se presenta con variaciones en su intensidad, durante la mayor parte del año. Posiblemente, dada la dirección norte-sur, del movimiento de esta corriente, propicie, la dispersión y mezcla de larvas de camarón café de las poblaciones de Sinaloa Michoacán y Guerrero, en tanto que, debido a que la población de Oaxaca presenta una mayor influencia de la corriente norecuatorial la cual se mueve con dirección noroeste, marca el límite de influencia de la corriente de California, con lo cual se origina una barrera que limita la dispersión y mezcla entre ambas zonas, así es posible atribuir a esto el hecho de que esta muestra sea la que más se diferencia del resto.

Identidad entre poblaciones y flujo genético.

El uso de cálculos estadísticos permite expresar el nivel de diferenciación genética entre poblaciones geográficas separadas. Nei (1972), propuso un método para estimar la diferenciación genética entre poblaciones a partir de datos electroforéticos utilizando los parámetros de identidad genética (I), el cual estima la probabilidad de que dos alelos extraídos al azar provengan de la misma población y la distancia genética (D), que estima el número de sustituciones alélicas por locus que ha ocurrido en la evolución independiente de las poblaciones comparadas. Esta medida está linealmente relacionada a la distancia geográfica para aquellas poblaciones sujetas a los modelos donde se asume a la tasa de migración entre subpoblaciones como factor preponderante en la divergencia de éstas (Slatkin, 1993).

Los valores de identidad genética calculadas de las comparaciones entre muestras, reflejan el mismo patrón de diferenciación descrito para las comparaciones de los valores de diferenciación entre pares de muestras, incluso el agrupamiento al cual se llega por el método de UPGMA, muestra claramente la separación de Oaxaca del resto de las muestras, si consideramos tanto la distancia de separación de las localidades, como la influencia de la corriente norecuatorial que podría significar una barrera al flujo genético entre esta localidad y el resto de las analizadas, es posible esperar que ésta muestre tan marcada separación.

El valor promedio de identidad entre todos los pares de las 4 muestras de *F. californiensis* aquí estudiadas ($I = 0.991$) concuerda con los valores reportados por otros autores para este grupo de organismos. Lester (1979) hizo una comparación para tres especies de peneidos del Golfo de México, encontrando valores muy altos de I (*P. aztecus*, $I=0.997$; *P. duorarum*, $I = 0.998$ y *P. setiferus*, $I = 0.998$), y concluyó que cada una de estas especies está representada por un solo "pool" genético en el Golfo de México. Por su parte Maqueda (1990), reportó un valor de similitud de 0.923 para 2 poblaciones de *P. stylirostris* del Golfo de California.

La diferenciación genética de poblaciones de organismos marinos está directamente relacionada con la capacidad de dispersión de las especies. Debido a que en el ambiente marino las barreras físicas no son frecuentes, las posibilidades de dispersión con la consecuente mezcla son notorias, en el caso específico de que una de las fases de vida sea planctónica, la dispersión mediada por corrientes a grandes distancias representa un mecanismo efectivo y de gran alcance (Alonso *et al.*, 1987; Benzie, *et al.*, 1995). Scheltema (1986), menciona que las larvas planctónicas de estos organismos pueden llegar a presentar una velocidad de dispersión promedio de 3 cm por segundo a una profundidad de 20 cm de la superficie. Si recordamos que los camarones presentan una vida larvaria con una duración aproximada de entre tres a cuatro semanas (Martínez, 1993 y Hendrickx, 1995a), en teoría podrían recorrer hasta 77.8 km, a ésta debe sumarse la dispersión en la fase adulta, de cualquier manera comparada con la amplitud que tiene el área de estudio, no parece ser una distancia grande como para suponer flujo genético a lo largo de toda ella, a pesar de haber detectado una correlación tan baja entre la distancia geográfica y la estimación de flujo genético entre estas 4 poblaciones.

No obstante, que en la prueba de Mantel no haya existido correlación significativa entre las distancias geográficas y el flujo génico estimado para estas poblaciones, si se presentó una tendencia hacia incrementar la diferenciación entre las poblaciones a medida que aumentaba la distancia geográfica de las mismas. Es probable que la sensibilidad de esta prueba, se vea afectada por el notable sesgo advertido en algunos valores de θ entre pares de colectas como es el caso de Sinaloa - Guerrero, Michoacán - Guerrero y Guerrero - Oaxaca. Dada la ubicación de Guerrero con respecto a Oaxaca y la predominancia de la primera a presentar estimaciones sesgadas, pudo verse distorsionada la tendencia de

incremento de la diferenciación en la escala geográfica al aumentar la dispersión de los datos. De cualquier modo, los resultados de este estudio evidencian una clara diferenciación en la composición genética entre los camarones procedentes de las distintas localidades, lo cual nos debe llevar a considerar la posibilidad de separar los “stocks” de pesca para fines de manejo del recurso con criterios que vayan más allá de únicamente designar las temporadas de veda.

Variación morfológica.

Las técnicas multivariadas han reforzado notablemente la resolución de los estudios en caracteres morfológicos, sobre todo el análisis de componentes principales que es una técnica de reducción de dimensionalidad, en donde los dos primeros componentes principales agrupan la mayor parte de la información contenida en todas las variables originales. En el presente análisis hubo la necesidad de utilizar los tres primeros componentes principales, debido a que el porcentaje de variación resumido en cada uno de éstos no fue tan alto como se recomienda. Esta situación muy probablemente es debida al hecho de que no se trabajó con los valores de las variables originales sino con proporciones de éstas, las cuales no necesariamente tienen que estar altamente correlacionadas, como lo supone la técnica (Hair *et al.*, 1995).

De cualquier modo, se puede observar que las variables que aportan mayores elementos para la diferenciación de las poblaciones son aquellas proporciones que involucran la longitud del rostro y la longitud del cefalotorax, lo cual resulta consistente con la variación que muestran estos caracteres, mismos que han sido utilizados incluso para caracterizar las diferentes especies de peneidos, al igual que la posición de los dientes dorsales y ventrales del rostro. Las especies del género *Litopenaeus* presentan rostros que se prolongan más allá del final de los pedipalpos, mientras que en las especies del género *Farfantepenaeus* el rostro termina antes del final de los pedipalpos (Pérez- Farfante, 1988); de hecho, de las especies del género *Farfantepenaeus* del Pacífico, *F. brevirostris* se caracteriza por la reducida longitud de su rostro, singularidad de la cual toma su nombre. Esto nos lleva a considerar al rostro como un carácter morfológico que aporta información confiable para hacer la diferenciación entre poblaciones.

Existen muy pocos trabajos sobre análisis morfométricos en este tipo de organismos, la mayoría de estas investigaciones han buscado una variable morfológica que sea fácil de medir evitando una manipulación excesiva de los especímenes, que a su vez esté altamente correlacionada con el peso del abdomen, el cual representa la parte de mayor importancia por su valor económico (Lester, 1983; Lester y Pante, 1992), por lo que no es posible contar con alguna referencia que permita comparar los resultados aquí obtenidos.

Algunos autores han tratado de relacionar la variación morfológica con la variación genética estimada mediante aloenzimas en camarones, y la mayoría señalan que las poblaciones con mayor heterocigosis en los loci enzimáticos analizados poseen una mayor homeostasis o estabilidad de desarrollo, que se refleja en una menor varianza de sus caracteres morfológicos (Soule, 1979; Lester, 1983; Mitton & Grant, 1984; Espinosa *et al.*, 1989). Aunque esta hipótesis no necesariamente es cierta dada la dificultad de contar con un diseño experimental que permita probarla, por lo que resulta hasta cierto punto especulativa. En el presente estudio la población que mostró la mayor variación en términos de heterocigosis fue la muestra de Guerrero ($H_o = 0.052$) y es la que presenta a su vez la menor variación morfométrica (C. V. = 10.79), mientras que Oaxaca que fue la muestra que presentó menor heterocigosis ($H_o = 0.007$), presentó la mayor variación morfométrica (C.V. = 14.8). Sin embargo, la muestra de Sinaloa que se caracterizó por una heterocigosis similar a la muestra de Guerrero ($H_o = 0.049$), mostró variación morfológica similar a la de Oaxaca (C. V. = 14.1).

Mulley y Latter (1980) en un estudio donde compararon trece especies de peneidos de Australia, realizaron un agrupamiento en función de las distancias genéticas estimadas entre estas especies, y señalaron que dicha agrupación es muy similar a la obtenida de la clasificación taxonómica reportada en estos organismos a partir de caracteres morfológicos. Por su parte Díaz *et al.* (1995), obtuvieron dos dendogramas idénticos para *P. shmitti*, *P. vanamei* y *P. stylirostris* utilizando las distancias genéticas en un caso y las distancias fenéticas entre estas especies para el segundo dendograma, situación que pone de manifiesto que de alguna forma la relación entre la variación morfológica y genética son constantes en este grupo.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

En la presente investigación aunque no fue posible correlacionar de manera directa las variables morfométricas con la variabilidad genética detectada en aloenzimas para las muestras analizadas, es posible observar en la tabla de reclasificación para el análisis discriminante, donde fue omitida la muestra de Guerrero debido al número reducido de organismos completos disponibles para el análisis, que las poblaciones de Sinaloa y Oaxaca que presentaron la mayor distancia genética ($D = 0.0078$), son las que se encuentran mejor diferenciadas a partir de las funciones discriminantes generadas. De los 28 especímenes correspondientes a la localidad de Oaxaca, el 0 % se reclasifican en la población de Sinaloa y únicamente el 5% de los pertenecientes a esta última se ubica en la población de Oaxaca. Aunque y como es de esperarse, no sucede lo mismo con las poblaciones de Oaxaca y Michoacán, cuyos especímenes presentaron un porcentaje de reclasificación cruzado alto y muy similar (de Michoacán a Oaxaca 20% y de Oaxaca a Michoacán 15%), sin que su distancia genética sea tan grande como se esperaría ($D = 0.0044$). No sucede lo mismo con las poblaciones donde a pesar de tener una distancia genética muy pequeña como son Sinaloa y Michoacán ($D = 0.0014$) y Michoacán y Guerrero ($D = 0.0015$) los porcentajes de reclasificación cruzada fueron muy bajos, menores del 5%. La correlación entre la variación genética y la morfológica, resulta poco coincidente con frecuencia, dado que esta última se encuentra influida notoriamente por el ambiente (Hartl y Clarck, 1989), además de que no se conocen del todo los mecanismos que regulan la expresión de los genes que participan en la generación de la mayor parte de la variación de estos organismos. No obstante la variación morfológica es una buena fuente para diferenciar las poblaciones, como lo mostró el análisis discriminante y aunque este tipo de análisis en este caso particular no puede señalarse como una alternativa muy confiable para definir la estructura genética de la especie, si aporta información valiosa complementaria en este tipo de análisis sobre todo cuando la técnica para estimar la variación genética presenta algunas inconsistencias.

En el presente estudio se pudo ver que el camarón café *F. californiensis* del Pacífico mexicano, presenta moderada estructura genética, el conocimiento de este hecho es fundamental para el manejo del recurso, la composición genética presente en las poblaciones determina las respuestas fisioecológicas de las mismas, las cuales están a su vez íntimamente relacionadas con los índices demográficos de estas poblaciones a partir de

los cuales se establecen las vedas y los criterios de explotación de cualquier especie. Por ello resulta indispensable definir tanto áreas de reproducción, como áreas de segregación de estos organismos, para definir así regiones geográficas para la explotación del camarón, que a su vez estén en función de los tamaños efectivos de cada subpoblación, lo cual nos daría una idea del esfuerzo pesquero que podría soportar cada unidad administrada de manera independiente, y la magnitud del máximo rendimiento, lo cual nos redituaría en una pesca más eficiente, además de seguir considerando las temporadas de desove y reclutamiento, aspectos fundamentales sobre los cuales se sustenta toda la pesquería.

Dada su gran importancia en la pesquería comercial, es importante realizar estudios a una mayor profundidad sobre el camarón café del Pacífico, en los cuales se cuente con un número mayor de puntos de muestreo, con tamaños de muestra mayores, así como el empleo de técnicas que se basan en el análisis del DNA que nos permitan hacer una mejor estimación de la variabilidad genética existente entre subpoblaciones. El mejor conocimiento de estas subpoblaciones se verá reflejado en una utilización más eficiente y redituable del recurso, procurando su preservación para generaciones futuras.

CONCLUSIONES.

Las poblaciones de Sinaloa, Michoacán, Guerrero y Oaxaca, del camarón *Farfantepenaeus californiensis* se caracterizaron por presentar una variabilidad genética relativamente baja reflejada por estimaciones de polimorfismo promedio de 13.16% y una heterocigosis media de 0.038.

El camarón café *F. californiensis* de la región sur oriental del Pacífico mexicano en las poblaciones de Sinaloa, Michoacán, Guerrero y Oaxaca presentó estructura genética moderada ($\theta = 0.09$).

La acción de las corrientes que se presentan en el Pacífico, y la escasez de cuerpos lagunares en la zona de Jalisco y Michoacán puede representar una barrera geográfica que limita el flujo genético entre las poblaciones que se localizan en los extremos (Sinaloa y Oaxaca) del área aquí estudiada.

Dada la historia de vida de estos organismos es muy difícil encontrar efecto de endogamia en sus poblaciones naturales, por lo que las desviaciones encontradas de las frecuencias alélicas pueden ser explicadas por errores de estimación, debidos a que los tamaños de muestra con los cuales se contó no captaron toda la variación existente en los índices estimados.

A pesar de haber encontrado desviaciones considerables de las frecuencias alélicas con respecto a las esperadas según el equilibrio de Hardy Weinberg, estas no se vieron reflejadas en el valor global estimado para el coeficiente de endogamia ($f = 0.0253$), el cual dio valores muy similares a los reportados en la literatura.

Los índices de identidad y distancia genética para las 4 poblaciones de *F. californiensis* aquí estudiadas, son consistentes con las que reportan otros autores, entre poblaciones de la misma especie.

Las comparaciones entre pares de poblaciones de los valores subdivisión poblacional (θ) y de distancia genética D de Nei (1987), mostraron una clara tendencia de diferenciación gradual y en una escala latitudinal.

La utilización de variables morfométricas a través del análisis discriminante, permitió hacer una buena separación de las muestras analizadas, mostrando ser una técnica de utilidad en la diferenciación poblacional.

Las variables morfométricas que más contribuyeron a la diferenciación entre las poblaciones, fueron las proporciones donde se involucran los caracteres del rostro y cefalotórax, mismos que han sido utilizados para diferenciar a las especies de peneidos.

Las diferencias en la variación genética entre las muestras analizadas en la presente investigación, hacen suponer la necesidad de definir áreas geográficas de explotación para el camarón café *F. californiensis* del Pacífico mexicano con criterios específicos para cada una.

Para poder establecer las áreas geográficas de explotación de este recurso, es indispensable realizar estudios que mejoren el diseño del muestreo a través de un mayor número y tamaño de muestra, que permita una estimación de variación genética más precisa, además del uso de técnicas con mayor poder de resolución como los microsatelites o secuencias de DNA.

LITERATURA CITADA.

- Alonso, B. M. E., L. Joo, G. Espinosa. 1987. Análisis electroforético y caracterización bioquímica de las esterasas de músculo en *Penaeus notialis* y *Penaeus schmitti*. *Rev. Inv. Mar.* 9(1): 81-89.
- Allendorf, F. & F. Utter 1979. Population genetic. (In) **Fish physiology Vol VIII** Academic Press. U.S.A. pp 407-454.
- Anuario estadístico de Pesca. 1994. Secretaria de Pesca.
- Atlas pesquero de México. 1994. Secretaria de Pesca. Instituto Nacional de la Pesca. 234 pp.
- Aubert, H, & D. V. Lightner. 2000. Identification of genetic populations of the Pacific blue shrimp *Penaeus stylirostris* of the Gulf of California, México. *Marine Biology*. 137:875-885.
- Ayala, F. J. & J. A. Kiger. 1984. **Genética moderna** Fondo educativo interamericano. México. 836 pp.
- Benzie, J. A. H., E. Ballment & S. Frusher. 1993. Genetic structure of *Penaeus monodon* in Australia: concordant results from mtDNA and allozymes. *Aquaculture*, 111:89-93.
- Benzie, J. A. H., M. Kenway, E. Ballment, S. Frusher & L. Trott. 1995. Interspecific hybridization of the tiger prawns *Penaeus monodon* and *Penaeus esculentus*. *Aquaculture*. 133: 103-111.
- Benzie, J. A. H., S. Frusher & E. Ballment. 1992. Geographical variation allozyme frequencies of populations of *Penaeus monodon* (Crustacea:Decapoda) in Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 43:715-725.
- Brooker, A. L., J. A. H. Benzie, D. Blair & J. J. Versini. 2000. Population structure of the giant tiger prawn *Penaeus monodon* in Australian waters, determined using microsatellite markers. *Marine Biology*. 136: 149-157.
- Chakraborty, R. & M. Nei. 1977. Bottleneck effects on average heterozygosity and genetic distance with the stepwise mutation model. *Evolution*. 31: 347-356.
- Cochran, W. G. 1980. **Técnicas de muestreo**. CECSA. México 513 pp.
- De la Rosa-Vélez, J. 1986. Variabilidad genética poblacional en ostiones de la especie *Crassostrea virginica* del Golfo de México. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México 124 pp
- De la Rosa-Vélez, J., R. Escobar, F. Correa & E. Félix. 1999. High allozyme variation and genetic similarity of two populations of commercial penaeids, *Penaeus brevisrostris* (Kingsley) and *P. vannamei* (Boone), from the Gulf of California. *Aquaculture Research*. 30: 459-463.
- De la Torre-Cueto, F. J. 1991. Variabilidad genética del camarón café *Penaeus californiensis* Holmes 1900 en una población de Mazatlán, Sin. Tesis de licenciatura FCM UABC 55 pp.

- De Matthaeis E., G. Allegrucci, A. Caccone, D. Cesaron, M. Cobolli & V. Sbordoni. 1983. Genetic differentiation between *Penaeus kerathurus* and *Penaeus japonicus* (Crustacea, Decapoda). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12:191-197.
- Díaz- Jaimes, P. 1999. Variación aloenzimática y de RAPD's en el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), del Pacífico nororiental. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Autón, México. 111 p.p.
- Díaz, R., M. E. Márquez, G. Espinosa & V. Berovides. 1995. Estudio morfométrico y electroforético de tres especies de camarones peneidos comerciales en cultivo. *Rev. Invest. Mar.* 16(1):83-87.
- Dobzhansky, T., F.J. Ayala, G. L. Stebbins & J. W. Valentine. 1993. **Evolution**. Omega. Barcelona. Pp 21-57.
- Espinosa, L. G., V. Berovides & R Díaz. 1989. Genética bioquímica y morfometría del camarón blanco *Penaeus schmitti* de Cuba resultados preliminares. *Rev. Invest. Mar.* 10(2):157-162.
- 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 a 13 de junio de 1980. FAO Fish. Tech. 217 pp.
- Felix, C. E. 1991. Variación genética del camarón rosado *Penaeus brevis* Kingsley del Golfo de California. Tesis profesional. Facultad de Ciencias Marinas. Univ. Autón. de Baja California. 50 pp.
- Felsenstein, J. 1983. PHYLIP: Phylogeny inference package, version 3.5c. Distribuido por el autor., Department of Genetics, University of Washington, Seattle
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*. 39(4): 783-791.
- Ferguson, A. J. B. Taggart, P. A. Prodohl, O. McMell, C. Thompson, C. Stone, P. McGinnity & R. A. Hynes. 1995. The application of molecular markers to the study and conservation of fish populations, with special reference to *Salmo*. *Journal of Fish Biology*. 47(Supplement A):103-126.
- Gaffney, P. M., T. M. Scott, R. K. Koehn & W.J. Diehl. 1990. Interrelationships of heterozygosity, growth rate and heterozygote deficiencies in the coot clam, *Mulina lateralis*. *Genetics*. 124: 687-699.
- García, S. 1988. The management of costal penaeid shrimp fisheries. (In) Candy J. F: (Ed.) **Marine Invertebrate fisheries: Their assessment and management**. John Wiley & Sons. U.S.A. 281-306.
- Gusmao, J., C. Lazoski & A. M. Solé-Cava. 2000. A new species of *Penaeus* (Crustacea: Penaeidae) revealed by allozyme and cytochrome oxidase I analyses. *Marine Biology*. 137: 435-446.
- Hair, J. F. (Jr), R. E. Anderson, R. L. Tatham & W. C. Black. 1995. **Multivariate data analysis**. Prentice Hall. U.S.A. 745 pp.
- Harris, H. & D. A. Hopkinson . 1976. **Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics**. American Elsevier Publishing Company, Inc. New. York.

- Hartl, D. L. & A. G. Clark. 1989. **Principles of population genetics**. Sinauer Associates, Ins. Pbl. U.S.A. 682 pp.
- Hedgecock, D. M. L. Tracey & K. Nelson. 1982. Genetics (In) Bliss, D. E. (Ed). **The biology of crustacea**. Vol. 2. Academic Press. U. S. A. pp 283-383.
- Hedgecock, D., ES. Hutchinson, G. Li, F. L. Sly & K. Nelson. 1989. Genetics 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*. *Fishery Bulletin*. 87: 653-671.
- Hellberg, M. E. 1966.. Dependence of gene flow on geographic distance in two solitary corals with different larval dispersal capabilities. *Evolution* 50(3):1167-1175.
- Hendrick, P. W. 2000. **Genetics of populations**. Jones and Bartlett publishers. 553 pp.
- Hendrickx, M. E. 1995a. **Pacífico centro-oriental Vol I Camarones** Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca.
- Hendrickx, M. E. 1995b. **Pacífico centro-oriental Vol I**. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca.
- Hillis, D. M., C. Moritz y B. K. Mable. 1996, **Molecular systematics**. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Huber, M. E. 1985. Population genetic of eight species of Tropezia (Brachyura: Xanthidae), symbionts of Corals. *Mar. Biol.* 85:23-36.
- Instituto Nacional de la Pesca 1997 –1998, **Sustentabilidad y pesca responsable en México evaluación y manejo**. Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca.
- Karl, S. A. , B. W. Bowen y J. C. Avise. 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. & J. F. Crow. 1963. The measurement of the effective population number. *Evolution*. 17:279-288.
- Klinbunga, S., D. J. Penman, B. J. McAndrew, A. Tassanakajon. 1999. Mitochondrial DNA diversity in three populations of the giant tiger shrimp *Penaeus monodon*. *Mar Biotechnol.* 1: 113 – 121.
- Koehn, R. K. & J. B. Milton. 1972. Population genetics of marine pelecypods. I. Ecological heterogeneity and evolutionary strategy at an enzyme locus. *Am. Natur.* 106:47-56.
- Laubier A. N., N. Pasteur & M. Moriyasu. 1984. Estimation du polymorphisme enzymatique du une population de *Penaeus japonicus* maintenue en élevage depuis quatre generations. Francia . *Oceanologica Acta.* 70(4).451-456.
- Lehninger, A. L. 1988. **Bioquímica**. Omega. Barcelona 1117 pp.
- Lester, L. J. 1979. Population genetics of penaeid shrimp from the Gulf of México. *J. Hered.* 70:175-180.

- Lester, J. 1983. Developing a selective breeding program for penaeid shrimp mariculture. *Aquaculture*. 33:41-50.
- Lester, J. & M. J. Pante. 1992. Genetics of penaeus species. (In) Fast, A. W. & J. Lester. (Ed). **Marine shrimp culture: Principles and practices**. Elsevier Science Publishers. U.S.A. pp 29-52.
- Lewontin, R. C. & J. L. Hubby. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*. 54: 595-609.
- Lewontin, R. C. 1974. **The genetic basis of evolutionary change**, Columbia University Press. New York
- Maqueda, C. M. M. 1990. Variación genética intrapoblacional y grado de diferenciación interpoblacional del camarón azul *Penaeus stylirostris* del Golfo de California. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Baja California Fac. de Ciencias Marinas. 71 pp.
- Martínez, C. L. R. 1993, **Camaronicultura**. AGT Editor. México. 233 pp.
- Marvin, K. T. & C. W. Caillouent. 1976. Phosphoglucomutase polymorphism in white shrimp *Penaeus setiferus*. *Comp Biochem. Physiol.* 53B:127-131.
- Miller, M. P. 1998. Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3: A windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Computer software distributed by author.
- Mitton, J. B. & M. C. Grant. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate and developmental homeostasis. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 479-499.
- Montgomery, D. C. 1991. **Diseño y Análisis de experimentos**. Iberoamerica. México. 588 pp.
- Mulley J. C. & B. D. H. Latter. 1980. Genetic variation and evolutionary relationship within a group of thirteen species of penaeid prawns. *Evolution* 34(5):904-916.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Natur.* 106 (949):283-292.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. 89:583-590.
- Nelson, K. 1977. Genetic consideration in selecting crustacean species for aquaculture. *Proc. Worl Maricult. Soc.* 8: 543-555.
- Nelson, K. & D. Hedgecock. 1980 Enzyme polymorphism and adaptative strategy in decapod crustacea. *Amer. Natur.* 116(2):238-280.
- Nevo, E. , R. Ben-Shlomo & B. Lavie. 1984. **Mercury selection of allozymes in marine organisms: prediction and verification in nature**. Proceedings of the national Academy of Science. U.S.A. p p 1258-1259.

ESTE TÍTULO NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

- Ortíz, M. L. 1995. Estudio morfológico genético-bioquímico de dos poblaciones del camarón blanco *Penaeus setiferus* (Linnaeus) del Golfo de México. Tesis de licenciatura. Fac. de Ciencias. Univ. Nal. Autón. México. 45 pp.
- Pérez-Farfante, I. 1988. **Illustrated key to penaeoid shrimps of commerce in the americas**. NOAA technical report NMFS 64.
- Raymond, M. L. & F. Rousset. 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution*. 49:1280-1283.
- Rodríguez de la Cruz, M. C. 1981. Aspectos pesqueros del camarón de altamar en el Pacífico mexicano. *Ciencia pesquera*. 1(2):1-19.
- Rodríguez de la Cruz, M. C. & E. A. Chávez. 1992 La pesquería de camarón en altamar Pacífico mexicano.
- Rodríguez de la Cruz, M. C. & E. A. Chávez. 1996. La pesquería de camarón en altamar Pacífico de México. (In) Sánchez-Palafox, A. (Ed.) **Pesquerías relevantes de México XXX Aniversario del INP**. Secretaría del medio ambiente, recursos naturales y pesca.
- Ryman N. 1991. Conservation genetics considerations in fishery management. *Journal of fish Biology*. 39(Supplement A): 211-224.
- Saitou, N. & Nei, M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4: 406-425.
- Sbordoni V., E. De Matthaeis, M. Cobolli, G. La Rosa & M. Mattocia. 1986. Bottleneck effects and the depression of genetic variability in hatchery stocks of *P. japonicus* (Crustacea, Decapoda). *Aquaculture* 57:239-251.
- Scheltema, R. S. 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: An eclectic overview and summary of problems. *Bulletin of Marine Science*. 39(2):290-322.
- Selander, R. K., M. H. Smith, J. Y. Yang, W. E. Johnson & J. B. Gentry. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus* I, variation in the old field mouse (*Peromyscus polionatus*). *Stu. Genet.* 6: 49-90.
- Sepulveda, M. A. 1991. Análisis biológico pesquero de los camarones peneidos comerciales en el Pacífico Mexicano durante el periodo de veda (1974-1983). Tesis de Maestría. ICMYL. Univ. Nac. Aut. México 152 p.
- Shaklee, J. B. F. W. Allendorf, D. C. Morizot & G. S. Whitt. 1989. Genetic nomenclature for protein coding loci fish: Proposed guidelines. *Trans. Am Fish. Soc.* 118: 218-227.
- Slatkin. M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*. 47(1): 264-279.
- Smouse, P. E., J. C. Long & R. R Sokal. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst. Zool.* 35(4): 627-632.
- Soule, M. 1979.. Heterozygosity and developmental stability another look. *Evolution*. 34 : 396-401.

- Sunden, L.F. & K. Davis. 1991. Evaluation of genetic variation in domestic population of *Penaeus vannamei* (Boone): a comparison with three natural populations. *Aquaculture*. 97:131-142.
- Tam, Y. K. & K. H. Chu. 1993. Electrophoretic study on the phylogenetic relationships of some species of *Penaeus* and *Metapenaeus* (Decapoda:Penaeidae) from the south China sea. *Journal of Crustacea Biology*. 13(4):697-705.
- Tracey, M. L., K. Nelson, D. Hedgecok, R. A. Shleser & M. L. Pressik. 1975. Biochemical Genetics of lobsters: genetic variation and the structure of american lobster (*Homarus americanus*) populations. *J. Fish. Res. Board. Can.* 32:2091-2101.
- Utter, F. M. 1986. Validity of Electrophoresis in identifying Fish Populations Structures. In: D. Hedgecock (Ed). *Workshop on identifyin Fish Subpopulations*. 14 – 19. Calif. Sea Grant coll. Program Publ. T-CSGCD-013
- Utter, F., P. Aebersold & G. Winans. 1987. Interpreting genetic variation detected by electrophoresis. (In) Ryman , N. & F. Utter.(Eds) **Population genetics and fishery management**. Washington Sea Grant Program. U.S.A.418 pp.
- Valentine, J. W. 1980. Estrategias geneticas de la adaptación En: Ayala, F. J. (Ed.) **Genetica molecular**. Omega. Barcelona pp 80-97
- Weir, B. S. y C. C. Cockerham. 1984. Estimating F- statistics for the analysis of population structure. *Evolution*. 38:1358-1370.
- Willman R. & S. M. García. 1986. **Modelo bioeconómico para el análisis de pesquerías secuenciales, artesanales e industriales de camarón tropical (con un estudio de la pesquería de camarón de Surinam)** FAO Doc. Tec. Pesca. 270:47
- Wright, S. 1978. **Evolution and the genetics of population, Vol. 4. Variability within and among natural populations**. University of Chicago Press, Chicago.
- Yáñez-Arancibia, A. 1986. **Ecología de la zona costera**. AGT Editor. México. 189 pp.