



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Filogeografía del pez dorado (*Coryphaena
hippurus*) en el Pacífico oriental por medio de
secuencias del citocromo *b* del ADN mitocondrial**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

ETNA SÁNCHEZ IZQUIERDO



DIRECTOR DE TESIS:
Dr. PÍNDARO DÍAZ JAIMES

2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno Sánchez Izquierdo Etna 55732297 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 300030259
2. Datos del tutor Dr Píndaro Díaz Jaimes
3. Datos del sinodal 1 Dr Daniel Ignacio Piñero Dalmau
4. Datos del sinodal 2 Dr Manuel Uribe Alcocer
5. Datos del sinodal 3 Dr Arturo Carlos II Becerra Bracho
6. Datos del sinodal 4 Dr Luis Enrique Eguiarte Fruns
7. Datos del trabajo escrito Filogeografía del pez dorado (<i>Coryphaena hippurus</i>) en el Pacífico oriental por medio de secuencias del citocromo <i>b</i> del ADN mitocondrial 67 p 2009

AGRADECIMIENTOS

A mi tutor de tesis, el Dr. Píndaro Díaz Jaimes, por todo el apoyo académico y la confianza brindados por la realización de esta tesis.

A los sinodales: Daniel Piñero Dalmau, Manuel Uribe Alcocer, Arturo C. II Becerra Bracho y Luis E. Eguiarte Fruns por el tiempo invertido en la revisión de este trabajo y por las valiosas observaciones y recomendaciones aportadas.

Quiero dar las gracias también a mis compañeros de laboratorio, por el tiempo que dedicaron para enseñarme técnicas y procedimientos experimentales.

Al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología y al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica por el apoyo económico brindado para la realización de este proyecto.

Agradezco infinitamente a mis padres Jorge y Marta por el constante esfuerzo que realizaron durante toda mi vida para que siempre pudiera cumplir mis metas. Este trabajo no hubiera sido posible sin su apoyo incondicional. También doy gracias a mi hermano Jorge Manuel por su gran amistad, por su interés y curiosidad hacia este trabajo y por sus apreciables aportaciones.

Y muy especialmente a Carlos por el apoyo, la motivación y la inspiración para realización de esta tesis.

A Liliana

ÍNDICE

Resumen.....	5
Introducción	6
Antecedentes.....	14
Hipótesis.....	23
Objetivos.....	23
Método.....	24
Resultados.....	31
Discusión.....	41
Conclusiones.....	54
Referencias.....	55

RESUMEN

La incertidumbre sobre la definición de las unidades de pesca es un problema relevante en la administración de pesquerías. Es común considerar que los peces pelágicos migratorios de amplia distribución, como el dorado (*Coryphaena hippurus*), forman una sola población homogénea. No obstante, las diferencias en parámetros poblacionales y la heterogeneidad oceanográfica podrían estar relacionadas con la existencia de subpoblaciones en el ámbito de la distribución de la especie. El dorado se distribuye en aguas tropicales y subtropicales de todas las cuencas oceánicas donde es explotado comercialmente. En México, está reservado a la pesca deportiva y la pesca comercial es ilegal por lo que no hay un registro sistemático de su captura. Considerando la importancia del recurso y para contribuir al conocimiento de su estructura y dinámica poblacional, en este trabajo se investigó la estructura genética de la población con base en el análisis de secuencias de un segmento de 507 pb del gen del citocromo *b* del mtDNA de 144 individuos provenientes de cinco localidades del Pacífico oriental: tres de México (Mazatlán, Sin., Guyamas, Son. y Bahía Magdalena, BCS), Perú y Ecuador. Los resultados mostraron una alta diversidad de haplotipos ($h = 0.8697$) y una baja diversidad a nivel de nucleótidos ($\pi = 0.004$). La comparación de la diversidad genética en diferentes niveles jerárquicos (al interior de las poblaciones, entre poblaciones y entre grupos de poblaciones) mostró que no existen niveles significativos de estructura genética en la población ($F_{ST} = -0.005$, $P = 0.63$). Las reducciones en el tamaño de las poblaciones como resultado de cambios climáticos asociados a periodos glaciales del Pleistoceno parecen haber tenido una influencia determinante en la variabilidad genética de la especie y en la ausencia de patrones filogeográficos definidos.

INTRODUCCIÓN

En décadas recientes, el incremento en la demanda de alimentos ha propiciado la sobreexplotación de los recursos biológicos en el mundo. En el ambiente marino, la industria pesquera ha aumentado de manera considerable la captura de estos recursos y en muchos casos, esta actividad no es regulada de manera adecuada (Cochrane, 2000).

Actualmente la sobreexplotación de los recursos marinos es un problema que prevalece en la mayoría de los países pesqueros más importantes del mundo teniendo como consecuencia inmediata la no sustentabilidad de dichos recursos. Lo anterior tiene implicaciones económicas, políticas, sociales y biológicas a nivel internacional, regional, nacional y local (Cochrane, 2000).

De acuerdo con la FAO, para poder llevar a cabo una administración adecuada de las pesquerías es necesario generar un programa de manejo que considere la evaluación de las características poblacionales de las especies (Cochrane, 2002).

Uno de los objetivos principales de la ordenación pesquera es asegurar que la mortalidad natural y la producida por la pesca no supere la cantidad de pérdida que la población pueda tolerar sin amenazar la sustentabilidad de la misma (Cochrane, 2002). En una población en equilibrio los procesos aditivos de crecimiento y reproducción compensan la pérdida por mortalidad total. En poblaciones no explotadas la mortalidad total consiste únicamente de la mortalidad natural. Sin embargo, en una población sujeta a la presión de pesca, la mortalidad total consiste en la mortalidad natural más la mortalidad por pesca, por lo que es importante establecer máximos de captura para que la población mantenga niveles de abundancia y biomasa que favorezcan la sustentabilidad de las pesquerías. La disminución excesiva del tamaño de una población puede poner en riesgo no sólo su

preservación sino también la productividad de la pesquería y puede tener un impacto negativo en el ecosistema del cual forma parte (Cochrane, 2002).

Además se debe mantener una estructura de edad que permita conservar el nivel de reproducción y reclutamiento necesario para reponer las pérdidas. El establecimiento de tallas mínimas de captura garantiza que el número de individuos sexualmente maduros sea suficiente para mantener poblaciones potencialmente reproductivas (Cochrane, 2002).

La disminución drástica del tamaño de las poblaciones también provoca la pérdida de variabilidad genética (Smith, 1996). La variabilidad que observamos en las poblaciones actuales es el resultado de los procesos evolutivos que definen la composición genética de una población y que le permite sobrevivir en condiciones ambientales particulares.

Las cuatro fuerzas evolutivas fundamentales que moldean la variabilidad genética de las especies en su ambiente natural son la selección natural, la mutación, la deriva génica y la migración. La selección natural actúa favoreciendo las variantes genéticas que proveen a los individuos de alguna característica hereditaria que permita incrementar su éxito reproductivo. La mutación consiste en cualquier cambio en la secuencia de nucleótidos del DNA y se considera la fuente primaria de variabilidad genética. La deriva génica comprende un cambio aleatorio en las frecuencias alélicas de una generación a otra. Por último, la migración promueve el intercambio de organismos reproductivos entre poblaciones introduciendo nuevas variantes y modificando la frecuencias de la variantes preexistentes (Futuyma, 2005).

En poblaciones explotadas, las capturas se enfocan a peces de tallas grandes que representan una porción de la población con rasgos genéticos particulares. Esta presión selectiva puede modificar los procesos evolutivos que ocurrirían naturalmente teniendo como consecuencia más evidente la disminución de la diversidad genética de la población.

La pérdida de la variabilidad genética puede afectar la producción potencial de la población y reducir su capacidad de adecuarse a cambios ambientales por lo que la ordenación pesquera debe evaluar este aspecto y evitar mantener presiones selectivas durante períodos prolongados (Smith, 1996).

La administración pesquera también debe considerar la estructura genética de las poblaciones. Las poblaciones de peces frecuentemente se componen de varias subpoblaciones o *stocks* que se diferencian genéticamente entre sí (Carvalho y Hausser, 1994). Considerando que las características poblacionales relacionadas con el valor de una pesquería (como el crecimiento y la fecundidad) son el resultado de la expresión de los genes y de su interacción con el ambiente, diferencias genéticas entre y dentro de las poblaciones pueden originar diferencias en su capacidad de respuesta a las presiones de pesca lo que justifica la adopción de medidas de administración distintas para cada población o unidad genéticamente diferente y no sólo para la población en su totalidad.

Los diferentes *stocks* también reflejan diversidad genética. Si se explota un *stock* particular hasta su extinción o hasta niveles críticos se pierde gran parte de dicha diversidad y consecuentemente la producción que genera. Por ello, la identificación oportuna de *stocks* es imprescindible para administrar cada uno por separado y preservar la diversidad genética de la especie (Begg *et al.*, 1999).

Aunado a esto, es importante resaltar que los parámetros poblacionales son estimados, por lo general, bajo el supuesto de homogeneidad poblacional. No obstante, a pesar de que el ambiente marino se concibe como un medio homogéneo carente de límites geográficos, existen barreras oceanográficas, reproductivas y fisiológicas que pueden limitar el flujo genético entre individuos de distintas poblaciones por lo que es probable que exista divergencia de las mismas a lo largo del ámbito de distribución de la especie.

Lo anterior resalta la importancia de analizar la supuesta homogeneidad poblacional en especies de importancia pesquera. Para ello se evalúa la estructura genética poblacional, es decir, los niveles de diversidad genética dentro de las poblaciones y el grado en que están genéticamente diferenciadas a lo largo de su distribución.

Por otro lado, comprender el papel que tienen los diferentes mecanismos evolutivos en la historia de la distribución, el origen o extinción de las especies, refuerza el conocimiento y la comprensión de los procesos que originan la permanencia de las poblaciones, contribuyendo al diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad marina y el manejo sustentable de los recursos pesqueros (Faulks *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 1999).

La filogeografía es un campo de estudio interdisciplinario que abarca dichos procesos ya que tiene como finalidad establecer patrones de distribución de linajes genéticos en espacio y tiempo (Avise, 2000). Permite extrapolar los procesos microevolutivos que tienen lugar dentro de las especies para explicar las diferencias macroevolutivas que se observan en éstas.

Este enfoque permite dilucidar aspectos históricos de la distribución actual de las especies. Se utiliza para estudiar el lugar de origen y la dispersión de las poblaciones, los procesos de especiación, la demografía histórica y el nivel de estructuración poblacional en relación con aspectos geográficos y ecológicos así como la variabilidad genética y la identificación de especies o poblaciones con valor de conservación (Avise, 2000; Avise *et al.*, 1987).

La genética molecular es una herramienta muy valiosa para los estudios filogeográficos ya que el uso y el análisis de la información contenida en los marcadores

moleculares permite obtener gran profundidad en el conocimiento y en la interpretación de los procesos demográficos históricos de las especies (Awise, 2000).

Los marcadores moleculares son biomoléculas que permiten detectar variaciones en la secuencia del DNA entre dos individuos aún cuando estas diferencias no modifiquen su fenotipo. Para que un carácter pueda ser empleado como marcador debe cumplir con ciertas propiedades como ser distintivo, mostrar una variación experimentalmente detectable, ser altamente polimórfico, de herencia mendeliana y proveer estados de carácter cualitativos (Awise, 2004).

Algunos de los genes presentes en el DNA mitocondrial (mtDNA) poseen estas características. Las secuencias de nucleótidos de genes o fragmentos del mtDNA han sido repetidamente utilizados en estudios de genética poblacional. El genoma mitocondrial está formado por dos cadenas complementarias circulares de aproximadamente 15 a 20 kilobases de largo y contiene un total de 37 genes, 22 de los cuales codifican para RNA de transferencia, 2 para RNA ribosomal y 13 para RNA mensajero que codifican subunidades de proteínas que participan en el transporte de electrones durante la síntesis de ATP (Brown, 1985). Los genes presentes en el genoma mitocondrial se heredan por vía materna y son de replicación unidireccional por lo que representan herramientas adecuadas para el análisis de la historia evolutiva de las especies (Awise, 2004).

La tasa de sustitución constante de algunos de los genes del mtDNA y la mayor frecuencia de transiciones con respecto a las transversiones en todas las posiciones del codón que se observa en los vertebrados permite calcular el tiempo de divergencia a varios niveles a manera de reloj molecular. No ser recombinante, poseer un alto polimorfismo intraespecífico y presentar una tasa de mutación elevada lo hace un sistema molecular útil

para realizar evaluaciones de los niveles de estructura genética poblacional y para estudiar los sucesos evolutivos históricos de las poblaciones (Avice *et al* 1987; Moritz *et al.*, 1987).

Las variantes en las secuencias nucleotídicas del mtDNA se denominan haplotipos. Éstos se derivan de mutaciones y registran la historia matrilineal de las poblaciones. Al inferir las relaciones filogenéticas entre haplotipos se pueden reconstruir árboles o filogramas que se utilizan para interpretar los procesos evolutivos que han originado la distribución actual de las especies (Avice, 2000).

Uno de los genes presentes en el genoma mitocondrial es el que codifica para el citocromo *b*, proteína transmembranal encontrada en el complejo III del sistema de fosforilación oxidativa y que es la única transcrita por el mtDNA. Consiste de ocho α -hélices y contiene los dos centros donde se llevan a cabo reacciones de óxido-reducción (Q_0 y Q_i). Las mutaciones en este gen han sido relacionadas con desordenes metabólicos y neurodegenerativos (Howell y Gilbert, 1988). Debido a que se trata de una molécula sumamente importante en la producción de energía para las células eucariontes es altamente conservada en términos de su funcionalidad (Irwin *et al.*, 1991). Los fragmentos de la secuencia más conservados son los que corresponden a los centros de óxido-reducción mientras que los más variables corresponden a las posiciones más cercanas al grupo carboxilo. La tasa de sustitución para este gen en vertebrados va desde 2.5% en mamíferos hasta 1% en tiburones existiendo marcadas diferencias en la aparición de transiciones y transversiones siendo la tercera posición del codón la más variable a nivel de especies, mientras que la primera posición presenta pocos cambios (Martin y Palumbi, 1993).

Las características descritas previamente explican la amplia utilización del citocromo *b* como marcador molecular para el estudio de la variabilidad genética, filogenia, filogeografía, demografía y evolución de numerosas especies de vertebrados. En el caso de

los peces, este marcador molecular ha permitido reconocer los procesos evolutivos de especies marinas y la relación que tienen con los factores oceanográficos y geográficos (Muss *et al.*, 2001). También ha tenido éxito en la resolución de patrones de divergencia poblacional cuando se utiliza la tasa de mutación del gen para estimar el tiempo en que ocurrieron los procesos de expansión y diferenciación (Bowen *et al.*, 2001). Además, ha sido aplicado con éxito en la reconstrucción filogenética de especies pelágicas y en la identificación de patrones geográficos en su distribución (Streker, 2004).

En este estudio se evalúan aspectos de la filogeografía tales como la estructura genética poblacional, la variabilidad genética y la demografía histórica del pez dorado (*Coryphæna hippurus*) en el Pacífico oriental utilizando el gen del citocromo *b* como marcador molecular.

El dorado es un pez con una gran importancia pesquera, tanto en el aspecto deportivo como en el comercial. En el centro y sur de América su importancia como recurso pesquero se ha incrementado debido a que es abundante y ha tenido una buena aceptación en el mercado. Las cifras estadísticas proporcionadas por la FAO (2007) correspondientes al periodo de la década de 1950 a la primera mitad de la década del 2000 muestran que la pesca comercial se ha incrementado a nivel mundial en las últimas décadas (Figura 1).

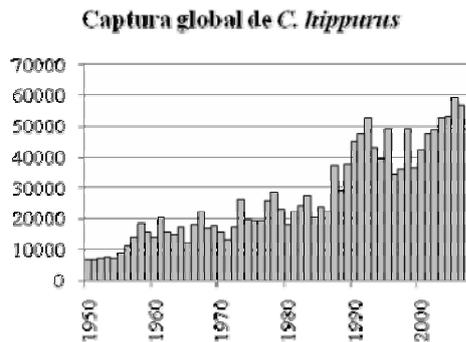


Figura 1. Captura total reportada por la FAO para *C. hippurus* de 1950 a 2007. El eje x corresponde a los años de captura, el eje y representa la captura en toneladas.

En México el dorado es una especie abundante reservada a la pesca deportiva en la franja costera de las 50 millas a partir de la línea de costa. Los centros turísticos de Los Cabos, Buenavista y Mazatlán han promediado una captura deportiva anual de 40,000 ejemplares (de 1990 a 2000) pero durante la temporada 2000 se obtuvo un máximo histórico superior a 70,000 individuos. En la región del Golfo de California, el 94.5% de la pesca deportiva proviene de Los Cabos y de Buenavista. De acuerdo con los indicadores de esta región el aprovechamiento del recurso se encuentra cerca del máximo sustentable (CONAPESCA, 2004).

El dorado constituye una parte importante de la captura incidental de diversas flotas artesanales a lo largo del litoral del Pacífico y no obstante que la pesca comercial en México es ilegal, se ha observado un incremento en la explotación comercial del recurso en las costas de Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Nayarit y Jalisco por la pesca artesanal y palangrera (Beltrán *et al.*, 1995)

Por lo descrito previamente, este trabajo profundiza en algunos aspectos genéticos y evolutivos del dorado a fin de que el conocimiento adquirido sea útil en la generación de políticas para la administración eficiente de la pesquería.

ANTECEDENTES

Ubicación taxonómica y descripción

Dentro de la clase *Actinopterygii*, el orden Perciformes es el más grande de los vertebrados. Incluye 69 familias dentro de las cuales encontramos a la familia *Coryphaenidae* que incluye un solo género (*Coryphaenidae*) con tan sólo dos especies *C. equiselis* y *C. hippurus* (Linnaeus 1758).

C. hippurus es un teleósteo que se caracteriza por presentar una sola aleta dorsal con 58 a 66 rayos que se extiende desde la altura del ojo hasta cerca de la aleta caudal; la aleta anal es cóncava y va desde el ano hasta la aleta caudal; las aletas pectorales miden, por lo general, más de la mitad de la longitud total de la cabeza; la aleta anal es notablemente ahorquillada. No presentan espinas en ninguna aleta (Collette, 1995).

La coloración típica de esta especie incluye tonos dorados, azules y verdes en la parte lateral y amarillos en la zona ventral y dorsal. Tienen la cabeza y el cuerpo comprimidos lateralmente (Figura 2). Los machos adultos se distinguen de las hembras por la presencia de una cresta prominente en la zona más anterior de la cabeza (Collette, 1995). Son peces de gran tamaño; las tallas comunes de captura van de los 50 a los 100 centímetros; sin embargo, se han reportado tallas de hasta 2 metros y 28 kg de peso (Collette 1995).

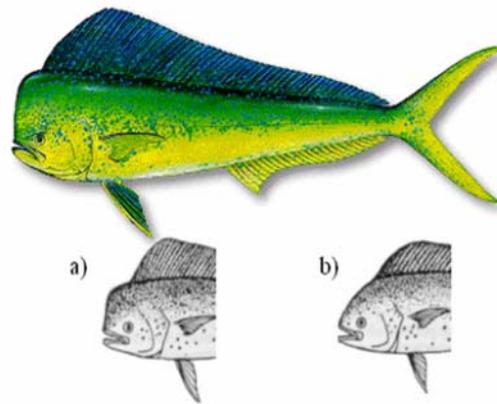


Figura 2. *Coryphaena hippurus*. a) Representación de un macho adulto. b) Representación de una hembra adulta.

Distribución y hábitat

El dorado es un pez de hábitos pelágicos que se distribuye en zonas tropicales y subtropicales de todas las cuencas oceánicas del mundo incluyendo el mar Mediterráneo (Figura 3). Su distribución parece estar limitada por la isoterma de 20° C y se le encuentra entre los 47° N y 38° S, 180° W y 180° E (Palko *et al.*, 1982; Gibbs y Collette, 1959).

En el Pacífico mexicano *C. hippurus* se distribuye desde el sur de la península de Baja California y el Golfo de California hasta el Golfo de Tehuantepec. En el Pacífico oriental su distribución costera abarca desde el norte de México hasta las costas de Perú; sin embargo, se le ha encontrado en mar abierto hasta una latitud aproximada de 40° S lo que corresponde a la zona marítima de Chile (Shcherbachev, 1993).

Por lo general, se localiza cerca de la línea de costa en el intervalo de profundidad que va de 0 a 85 metros. Tolera temperaturas que van desde los 15° C hasta los 29° C aunque se ha determinado que el intervalo óptimo para la especie es de 25° C a 28°C (Gibbs y Collette, 1959). Durante periodos cálidos, su presencia cerca de la costa es mayor y los

cambios en la abundancia en esta zona se han atribuido a periodos climáticos cálidos como la presencia del Niño (Herrera *et al.*, 2008).

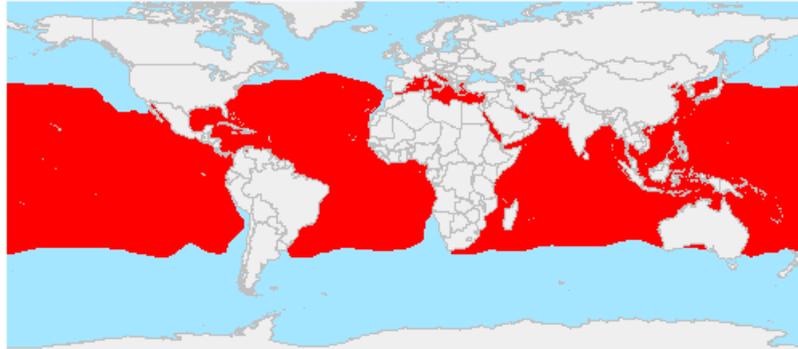


Figura 3. Mapa de la distribución mundial de *C. hippurus*. (FAO, 2002)

Biología

C. hippurus presenta adaptaciones morfológicas y fisiológicas que le permiten nadar rápidamente y recorrer largas distancias (Brill, 1996). Kingsford y Defries (1999) realizaron un estudio de marcaje y recaptura en la costa de Australia que mostró que el dorado tiene un alto potencial de dispersión al registrar un recorrido de hasta 440 km a una velocidad promedio de 20 km por día.

El dorado es un depredador. Tiene hábitos de caza diurnos y generalmente se asocia con objetos flotantes para alimentarse. Su dieta es generalista, pero los principales componentes son otros peces, cefalópodos, crustáceos y zooplancton (Oxenford y Hunte, 1999). Las presas encontradas en contenidos estomacales de individuos de *C. hippurus* son organismos pelágicos, mesopelágicos y demersales lo cual indica que el dorado también se desplaza a lo largo de la columna de agua para alimentarse (Herrera *et al.*, 2008).

Su ciclo de vida es corto; se ha registrado que no viven más de cuatro años por lo que su crecimiento es rápido alcanzando la madurez sexual entre los 4 y 5 meses de edad

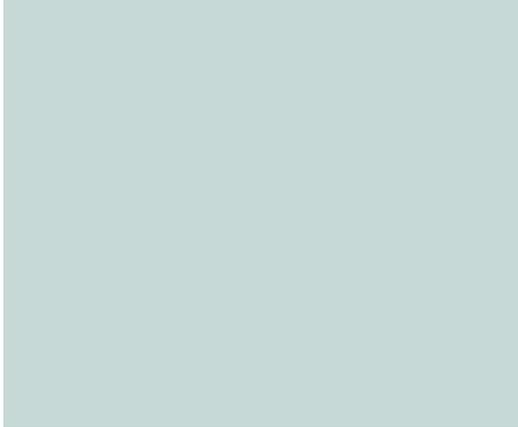
(Beardsley, 1967; Massutí *et al.*, 1999). Presentan desove a lo largo de todo el año; sin embargo, se ha observado que tienen picos reproductivos estacionales incluso más de uno por año (Kraul, 1999). Los desoves tienen lugar en mar abierto y cerca de la costa cuando se registra un incremento en la temperatura superficial del agua (Collette, 1995). Los huevos y las larvas son meroplanctónicos (Massutí *et al.*, 1999).

Su rápido crecimiento y capacidad reproductiva han propiciado que la especie sea de importancia pesquera tanto en el aspecto deportivo como en el comercial. A pesar de que se han realizado prácticas de acuicultura para su reproducción en cautiverio (Lee y Ostrowski, 2001), la captura de *C. hippurus* en su medio natural es importante.

Las características biológicas de *C. hippurus* al igual que en otras especies pelágicas de amplia distribución pueden limitar la diferenciación genética entre áreas geográficas lejanas. La capacidad de dispersión a grandes distancias favorece la presencia de altos niveles de flujo génico tanto por transporte pasivo de huevos y larvas como por transporte activo de adultos a grandes distancias (Jorgensen, *et.al.*, 2005).

Dinámica poblacional





Se han hecho varios estudios sobre la dinámica poblacional de *C. hippurus* enfocados en la captura comercial de la especie. La pesca del dorado presenta picos estacionales donde es más abundante (Oxenford, 1999) por lo que se ha explorado la relación que guarda la abundancia estacional con periodos de mayor reproducción y con la conducta migratoria de la especie.

A pesar de su capacidad de desovar durante todo el año, se ha observado que existen picos reproductivos, o bien, una mayor supervivencia de las larvas en ciertas épocas del año. De acuerdo con Kraul (1999), este patrón coincide con los cambios estacionales en la temperatura superficial del agua, asociada a la isoterma de 23° C en el Pacífico central.

La abundancia y la reproducción estacional de *C. hippurus* se relaciona con su conducta migratoria. Beardsley (1967) señaló que es posible que la especie presente migraciones latitudinales de más de 400 km para completar su ciclo de vida; sin embargo, en dicho estudio no se definen rutas migratorias específicas.

En algunas poblaciones se ha reportado más de un pico reproductivo a lo largo del año. El desarrollo gonadal asincrónico en las hembras se relaciona con los cambios en la temperatura superficial del agua, lo cual puede estar relacionado con el patrón migratorio de la especie ya que les permite desovar en distintas regiones geográficas en un mismo año dependiendo de la variación estacional en la temperatura del agua. En el mar Mediterráneo,

Massutí y Morales-Nin (1995) estudiaron la ocurrencia y explotación estacional de *C. hippurus* en la zona oeste del mar Mediterráneo. Encontraron un incremento en la abundancia de junio a octubre coincidente con el periodo de reproducción de la especie en esta zona y observaron que de octubre a diciembre comienza nuevamente el desarrollo gonadal en las hembras que migran hacia aguas tropicales en el Atlántico donde ocurre un segundo periodo reproductivo correspondiente al invierno. Resultados similares se han encontrado en otras regiones del mundo, como en el Mar Caribe (Rivera y Appeldoorn, 2000), en el Atlántico occidental (Arocha *et al.*, 1999), en el Pacífico central (Kraul, 1999) y en el Pacífico oriental (Lasso y Zapata, 1999).

En México también se han detectado patrones de abundancia estacional. En el Pacífico, en el Golfo de Tehuantepec, se ha reportado la mayor abundancia del dorado durante el periodo de febrero a mayo (Mendizabal *et al.*, 1990). Alrededor de Los Cabos (BCS), el pico en la captura ocurre durante los meses de julio a septiembre mientras que dentro del Golfo de California tiene lugar de mayo a agosto (Zúñiga-Flores, 2004).

La clara estacionalidad del recurso sugiere la existencia de poblaciones distintas. Con base en esto, se ha estudiado la estructura poblacional de la especie considerando parámetros poblacionales tales como el crecimiento, la talla y la reproducción de la especie. En el Atlántico occidental se encontraron dos grupos de diferente talla que desovan en distinto tiempo (Arocha *et al.*, 1999). En el Pacífico mexicano se encontraron diferencias significativas en parámetros de crecimiento en zonas adyacentes al Golfo de California, proponiendo la existencia de una diferenciación poblacional (Madrid y Beltrán-Pimienta, 2001). Es factible pensar que dichas diferencias se vean reflejadas en la composición genética de las poblaciones.

Genética de poblaciones

Debido a su amplia distribución y a su alta capacidad migratoria, los peces pelágicos han sido de interés en varios estudios de la genética de poblaciones. Utilizando diversos marcadores moleculares, particularmente regiones correspondientes al mtDNA, varios de estos estudios han mostrado patrones en los que las especies pelágicas tienden a ser genéticamente homogéneas en amplias escalas geográficas. (e.g. Santa Brígida *et al.*, 2007; Carlsson *et al.*, 2004; Lecomte *et al.*, 2004; Rocha-Olivares y Sandoval Castillo, 2003; Bernatchez, 2001; Wirgin *et al.*, 2000; Grant y Bowen, 1998). En algunos casos, las diferencias genéticas se presentan solamente en los extremos de la distribución geográfica de una población o entre cuencas oceánicas.

En el caso del *C. hippurus*, pocos son los estudios que se han hecho para evaluar la estructura genética de sus poblaciones. Oxenford y Hunte (1986) estudiaron la población del dorado en el mar Caribe y encontraron niveles significativos de diferenciación aloenzimática entre las localidades analizadas. En el mar Mediterráneo, Cimmaruta *et al.* (1998) utilizaron aloenzimas para analizar la genética poblacional del dorado en este lugar y encontraron que existen dos subpoblaciones genéticamente diferenciadas de la especie. Sin embargo, un año más tarde Pla y Pujolar (1999) estudiaron la población de esta zona utilizando también aloenzimas, pero no pudieron corroborar los resultados anteriores al encontrar una sola población panmíctica.

A pesar del gran auge que ha tenido el uso de marcadores moleculares que involucran la manipulación del DNA y a que resultan ser más adecuados para estimar con mayor precisión la variación genética entre pares de individuos, son muy escasos los estudios realizados en esta especie de gran importancia pesquera.

En el océano Pacífico, Díaz-Jaimes *et al.* (2006) analizaron la secuencia de un segmento de 751 pares de bases de la subunidad 1 del gen NADH del mtDNA de muestras de *C. hippurus* colectadas en años consecutivos en cuatro localidades del Pacífico mexicano, con el fin de evaluar la estructura genética poblacional. El estudio mostró homogeneidad genética temporal y espacial entre las muestras.

Por otro lado, Rocha-Olivares *et al.* (2006) utilizaron patrones de restricción (RFLPs) del gen mitocondrial NADH1 entre peces de localidades del Pacífico oriental y central. Encontraron valores altamente significativos de estructura genética poblacional entre el Pacífico central (Hawai) y las localidades del Pacífico oriental.

Lo anterior resalta la importancia de realizar estudios sobre la genética poblacional utilizando marcadores moleculares que tengan mayor resolución para discernir las características poblacionales de la especie.

A pesar de que el gen del citocromo *b* del mtDNA ha sido ampliamente utilizado para evaluar el nivel de estructura genética poblacional de varias especies de peces marinos, no se ha reportado ningún trabajo en poblaciones de *C. hippurus*. En un estudio de marcaje realizado por Herzig (1990) se secuenció un fragmento de 201 pares de bases de dicho gen. El análisis mostró que existen diferencias genéticas entre peces que fueron capturados en Hawai con respecto a los provenientes de Taiwán; a pesar de que este trabajo no fue encaminado a un estudio de la genética poblacional del dorado, los resultados dan pauta para evaluar la posible diferenciación genética en el Pacífico utilizando el gen del citocromo *b* como marcador molecular.

Área de estudio

La captura del dorado en la cuenca del Pacífico se ve favorecida por la geología del fondo marino. El límite convergente entre la placa del Pacífico y la placa de Cocos provoca que la plataforma continental sea reducida, generando que profundidades cercanas a los 200 metros se localicen muy cerca de la costa (Badan, 1997). Lo anterior favorece que peces de hábitos pelágicos, como el dorado, se encuentren cerca del litoral reduciendo el esfuerzo pesquero por captura.

El Pacífico oriental es una zona donde confluyen masas de agua cálida y fría (Wyrcki, 1966). El Pacífico mexicano se encuentra bajo la influencia de las corrientes marinas de California, la corriente Norecuatorial y la corriente costera de Costa Rica principalmente (Badan, 1997). Se ha explorado la influencia de estas corrientes en la zona del Golfo de California, observándose que varía en el tiempo de acuerdo a la estacionalidad y a la ocurrencia de años extraordinariamente fríos o cálidos (Fiedler, 1992). Estas fluctuaciones pueden interrumpir la conectividad de las poblaciones que ahí habitan en función de los cambios en la temperatura superficial y subsuperficial del agua, lo cual puede reflejarse en la composición genética de la población.

La zona del Golfo de California tiene un régimen climático-oceanográfico subtropical. La temperatura superficial del agua presenta variaciones estacionales siendo éstas más notorias en la parte norte (14-30°C) que en la parte sur (24-30°C). Es una zona influida por fuertes vientos provenientes del noreste. Este fenómeno provoca la presencia de surgencias costeras. Lo anterior, aunado a las incursiones de la Corriente de California, genera un incremento en la productividad primaria, particularmente elevada en la boca del Golfo (Bernal *et al.*, 2001). Datos micropaleontológicos y sedimentológicos muestran que desde su formación (aproximadamente 5 millones de años), el régimen climático de la zona ha sido el mismo; sin embargo, los procesos de surgencias no se establecieron sino hasta el

Pleistoceno temprano (Molina-Cruz, 1984). Las diferencias observadas en las variaciones en la temperatura y productividad primaria en la zona norte del Golfo, con respecto a la zona sur, pueden representar una barrera oceanográfica en ciertas épocas del año para las especies que ahí habitan.

Por lo descrito previamente es importante generar la información necesaria sobre el estado de la población de *C. hippurus* en el Pacífico oriental y determinar si existe homogeneidad poblacional a lo largo de su distribución con el fin de que dicha información sea útil para el planteamiento de estrategias de manejo de este recurso a largo plazo.

HIPÓTESIS

La heterogeneidad en los parámetros oceanográficos que tienen lugar en el Pacífico oriental, debido a las fluctuaciones en la influencia de las corrientes oceánicas, puede generar la presencia de barreras oceanográficas que limiten el desplazamiento de los individuos de *C. hippurus*. Lo anterior puede restringir el flujo genético entre localidades geográficamente distantes, permitiendo la divergencia genética poblacional y favoreciendo la presencia de un patrón filogeográfico a lo largo de la distribución de la especie.

OBJETIVOS

1. Evaluar la diversidad y diferenciación genética poblacional de *C. hippurus* y determinar si existe un patrón filogeográfico de la especie en el Pacífico oriental mediante secuencias del citocromo *b*.
2. Contribuir al conocimiento de las poblaciones de *C. hippurus* y generar información útil para la planificación de programas de manejo de la pesquería.

MÉTODO

Muestreo

Se analizaron un total de 144 muestras de *C. hippurus* que fueron colectadas en cinco distintas localidades de la costa del Pacífico oriental. En la costa del Pacífico mexicano se colectaron 3 localidades distribuyéndose de la siguiente manera: 17 corresponden a Bahía Magdalena en Baja California Sur y son del año 2008 (BM 08), 33 son de Guaymas, Sonora y corresponden al año 2003 (Gy 03) y 36 son de Mazatlán, Sinaloa y fueron colectadas en el 2003 (Mz 03). Las localidades restantes provenientes del hemisferio sur fueron Perú en el 2006 con 25 muestras (Pe 06) y Ecuador en el mismo año (Ec 06) con 34 muestras (Figura 4).

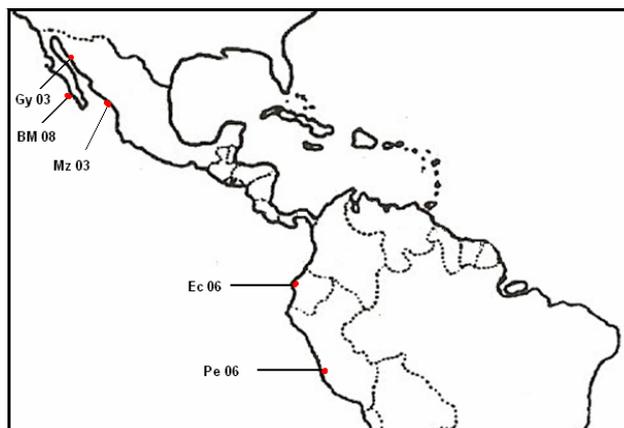


Figura 4. Localización de los cinco muestreos de *C. hippurus* en el Pacífico oriental. Guaymas, Sonora (Gy 03), Bahía Magdalena, Baja California Sur (BM 08), Mazatlán, Sinaloa (Mz 03), Ecuador (Ec 06) y Perú (Pe 06).

Las muestras consistieron de tejido muscular y se obtuvieron de individuos provenientes de la captura comercial de la especie por lo que en la mayoría de los casos sus tamaños corresponden a tallas de madurez sexual. El tejido se almacenó en tubos de colecta de 2ml

en alcohol etílico o en *buffer* DMSO (0.25M EDTA pH 8.0, 20% DMSO, sat. NaCl) y se refrigeraron hasta su procesamiento en el laboratorio.

Extracción de DNA, amplificación por PCR y secuenciación

En todas las muestras se extrajo el DNA genómico utilizando el protocolo estándar de extracción de *buffer Cris-lysis* (1M Tris-HCl, 0.5M EDTA, 10% SDS, 5M NaCl; pH 8.5) y Proteinasa K (Sigma-Aldrich, Cat. 39450-01-6). Se utilizó un trozo de aproximadamente 10 mg de tejido que se maceró con bisturí evitando la contaminación con otras muestras. Se colocó en un tubo de 1.5 ml con 500 µl de *buffer Chris-lysis* y 15 µl de proteinasa K y se incubaron toda la noche a 37° C con agitación constante para la lisis de las membranas celulares, degradación de tejido y proteínas. Después de la incubación, se corroboró que el tejido de la muestra estuviera completamente desintegrado y, de no ser así, se prolongó el tiempo de incubación. Posteriormente, los tubos con el tejido se centrifugaron 10 minutos a 8000 rpm para precipitar los residuos y se vació el sobrenadante en tubos de microcentrífuga estériles. A cada tubo se agregó 500 µl de isopropanol y se centrifugaron 5 minutos a 8000 rpm para precipitar los ácidos nucleicos. Finalmente, se decantó el sobrenadante que contiene los residuos y se hizo una última precipitación selectiva del DNA con 150 µl de etanol absoluto y una centrifugación de 5 minutos a 8000 rpm. Se decantó el residuo y se conservaron los *pellets*. Las muestras se sometieron a una última centrifugación al vacío para evaporar el etanol y por último se agregaron de 50 a 100 µl de *buffer* TE (10 mM tris-HCl, 1 mM EDTA; pH 8.0) para hidratar el DNA y mantenerlo en las condiciones adecuadas para evitar su desnaturalización.

Se estimó la cantidad y calidad del DNA extraído mediante la separación electroforética de una alícuota en un gel de agarosa al 1% teñido con bromuro de etidio y visualizado mediante un transiluminador con luz ultravioleta tomando como referencia un *ladder* de 1000 bases. El DNA extraído se almacenó a una temperatura aproximada de 4°C.

Los oligonucleótidos utilizados para la amplificación de la región del mtDNA correspondiente al segmento del citocromo *b* analizado fueron: Glu-5 (5'-TGA CTT GAA RAA CCA YCG TTG) y revThrRF (5'TCC GAC ATC TGG ATT ACA A 3') (Rocha-Olivares *et al.*, 1999) reportados en Hyde *et al.* (2005) para amplificar un fragmento de 607 pares de bases.

El fragmento de DNA analizado fue amplificado por medio de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) con los oligonucleótidos específicos. Inicialmente, se realizaron pruebas en un volumen de 15µl de reacción corroborándose por medio de electroforesis en geles de agarosa al 1%. Una vez que se confirmó el éxito de cada amplificación, las reacciones de secuenciación se repitieron en un volumen de 50µl de reacción conteniendo de 10 a 100 ng de DNA, en 10 mM de Tris-HCl (pH 8.4), 50 mM de KCl, 1.5 mM de MgCl₂, 0.2 mM de cada dNTP, 0.1 mM de cada oligonucleótido y 2.5 U de polimerasa de DNA *platinum Taq* (Invitrogen, Cat. 10966-030). La amplificación consistió de 35 ciclos de 1 minuto a 95°C para la desnaturalización del DNA, 1 minuto a 52°C para la alineación y 3 minutos a 65°C para la extensión final. En todos los experimentos se incluyeron controles negativos para verificar la ausencia de contaminación.

Los productos de PCR fueron purificados para su secuenciación con el kit de perlas magnéticas (Invitrogen, Cat. CS12000) siguiendo el protocolo sugerido por el proveedor. La secuenciación de las muestras de Pe 06 se llevó a cabo en un secuenciador automático

(modelo ABI 3730 xl Applied Biosystems) en Macrogen Inc. en Seúl, Corea y mediante el *primer* interno CyBChi-R (5'-GTG GAG GAA TAA GAG GTG CAC) diseñado para dicho fin. Las muestras de Ec 06, Gy 03, Mz 03 y BM 08 se secuenciaron en secuenciador automático en el Instituto de Biología, UNAM.

Análisis poblacional

Las secuencias fueron analizadas inicialmente en el programa *Bio-Edit Sequence Alignment Editor* (Hall, 1999) para determinar las secuencias de inicio y de término coincidentes para todos los individuos y se corroboró visualmente la confiabilidad de las mismas con base en el respectivo electroferograma. Como resultado de la estandarización de las secuencias de todas las localidades estudiadas, el segmento del gen de citocromo *b* a analizar quedó con un total de 507 pares de bases. Para comprobar si las secuencias obtenidas corresponden al gen en cuestión, se realizó una alineación entre algunas de las secuencias mejor definidas y la secuencia del gen completo del citocromo *b* de *C. hippurus* obtenido de *Genbank* (EF439513) (BLAST) que consta de 1141 pares de bases, mostrando que el fragmento amplificado se encuentra entre los 340 y 850 pares de bases.

La alineación múltiple de las 144 secuencias obtenidas se llevó a cabo en el programa *Clustal X 2.0* (Thompson *et al.*, 1997). La identificación del modelo evolutivo más adecuado para el conjunto de secuencias se realizó por medio del programa *Modeltest 3.06* (Posada y Crandall, 1998) obteniéndose que el más adecuado en este caso es el de Tamura-Nei (1993). Para llevar a cabo el análisis se establecieron dos regiones: la región norte que incluyó a las localidades de BM 08, Gy 03 y MZ 03; y la región sur donde su incluyeron a Ec 06 y a Pe 06.

La diversidad haplotípica (h ; Nei, 1987) y nucleotídica (π ; Nei, 1987) fue calculada en el programa *Arlequin 3.1* (Schneider *et al.*, 1997) y en *DNAsp 4.0* (Rozas *et al.*, 2003). Se calcularon los índices de fijación entre las regiones mediante el estimador Φ_{ST} análogo a la F_{ST} (Excoffier *et al.*, 1992). Los valores de significancia fueron calculados mediante 10,000 permutaciones bajo el modelo Tamura-Nei corregido con el parámetro $gamma$ ($G = 0.609$). La variación genética entre poblaciones se obtuvo utilizando el análisis jerárquico de varianza molecular, AMOVA (Excoffier *et al.*, 1992), para estimar la variación genética molecular explicada por distintos niveles jerárquicos de organización (entre grupos, entre poblaciones dentro del grupo, dentro de las poblaciones) también producido por *Arlequin 3.1*. Se utilizó también el estadístico N_{ST} (Lynch y Crease, 1990) similar al F_{ST} pero que emplea un modelo *Jukes-Cantor* para cambios múltiples en los sitios nucleotídicos. Además se calculó el estadístico S_m (Husdon, 2000) como estimador adicional para detectar diferenciación genética entre las distintas localidades; estos dos estadísticos se calcularon con el programa *DNAsp 4.0*.

Para detectar la presencia de una señal filogeográfica en la población estudiada se probó la hipótesis de que $N_{ST} > F_{ST}$ (Pons & Petit, 1996) utilizando el programa *SPAGeDi* (Hardy y Vekemans, 2002) utilizando 1,000 permutaciones y al menos el 95% de confianza para aceptar la hipótesis.

Los parámetros de la demografía histórica (τ , θ_0 y θ_1) se obtuvieron con el programa *Arlequin 3.1*, utilizando la distribución de frecuencias del número de diferencias nucleotídicas entre pares de secuencias, *mismatch* (Slatkin y Hudson, 1991; Rogers y Harpending, 1992). El modelo supone que una población estacionaria en equilibrio pasó por τ generaciones de un tamaño efectivo poblacional N_0 a un tamaño N_1 . La fórmula que se

utiliza para obtener los valores de los parámetros de expansión demográfica es: $\tau = 2\mu T$, donde μ es la tasa de sustitución de 1.3% por millón de años del citocromo *b* para teleósteos (Martin y Palumbi, 1993) y T es el tiempo en años desde la expansión, $\theta_0 = 2\mu N_0$ antes de la expansión y $\theta_1 = 2\mu N_1$ después de la expansión. N es el tamaño efectivo poblacional de hembras para una población inicial N_0 que se supone crece a un valor N_1 bajo el modelo de Rogers y Harpending (1992) y considerando un tiempo generacional de 1.5 años para *C. hippurus* (Mahon y Oxenford, 1999). Para validar las estimaciones de la expansión súbita poblacional se utilizó como prueba estadística la desviación de la suma de cuadrados (S.S.D.) de las diferencias entre los valores de *mismatch* esperados y observados (Rogers, 1995) en el mismo programa.

Para detectar posibles desviaciones de la neutralidad debidas a recientes expansiones poblacionales o al efecto de la selección se calcularon los estadísticos F_S (Fu, 1997) y D (Tajima, 1989) ambos obtenidos con el programa *Arlequin 3.1* utilizando 10,000 simulaciones para cada caso.

La expansión espacial se deriva de los valores de *mismatch* esperados (Excoffier, 2004). Bajo el modelo de continente-isla se considera una población dividida en un número infinito de subpoblaciones, cada una de tamaño N , que intercambiarían una fracción m de migrantes por generación. En el programa *Arlequin 3.1* se calculó el valor de los parámetros de expansión espacial τ , θ_N , M , asumiendo que $N = N_f$ y que $M = 2Nm$. También se obtuvo el valor T que es el tiempo en años en el pasado en el cual la población se reduce a una sola subpoblación de tamaño N_0 . Con base en esto N_0 se obtuvo con la fórmula $N_f = \theta / 2\mu$ y $m = M/2N_f$.

Análisis filogenético

Con el total de haplotipos se reconstruyó una red de mínima expansión (*MST*) (Kruskal, 1956; Prim, 1957) obtenida en *Arlequin 3.1* y visualizada en el programa *FigTree 1.2.1* (Rambaut, 2006). La frecuencia de haplotipos se graficó en relación con las distancias en número de mutaciones que separan a cada haplotipo con el fin de obtener una mejor representación gráfica del *MST*.

Se reconstruyó un árbol filogenético mediante el algoritmo *Neighbor-Joining* (Saitou y Nei, 1987) con las distancias de Tamura y Nei agregando el parámetro *G* y con 1,000 permutaciones utilizando el programa *MEGA 4.0* (Tamura *et al.*, 2007). Los porcentajes de los árboles réplica donde los haplotipos fueron asociados en las pruebas de *bootstrap* se muestran a un lado de las ramas. El árbol se presenta a escala, con la longitud de las ramas en las mismas unidades evolutivas utilizadas para inferir el árbol. El grupo externo del árbol se estableció con dos secuencias del gen completo del citocromo *b* de *C. equiselis*, especie hermana de *C. hippurus*, obtenidas de *Genbank* (EF439195, EF439194). Se realizó una alineación en *Clustal X* entre las secuencias de ambas especies para encontrar el fragmento de *C. equiselis* correspondiente al utilizado en el análisis. Las dos secuencias fueron utilizadas como grupo de referencia en la reconstrucción filogenética.

RESULTADOS

Diversidad molecular

Se analizó un total de 144 secuencias de un fragmento de 507 pares de bases (pb) del citocromo *b* del mtDNA de individuos de *C. hippurus* de cinco diferentes localidades (Perú, Ecuador, Mazatlán, Guaymas y Bahía Magdalena). Se encontró un total de 60 sitios variables (83.17 % de transiciones y 16.83% de transversiones) y se identificó un total de 46 haplotipos. La diversidad haplotípica total fue de $h = 0.8697$ y la diversidad nucleotídica total de $\pi = 0.00456$ entre el total de las muestras.

De los 46 haplotipos encontrados entre las 144 secuencias analizadas, 11 se presentaron en Pe 06, 15 en Ec 06, 14 en Gy 03, 19 en Mz 03 y 8 en BM 08. El haplotipo más frecuente se encuentra en el 29% de los individuos y es el más dominante tanto en la localidad de Ec 06 (12 individuos) como en la de Mz 03 (11 individuos). Se encontró un total de 36 haplotipos únicos. Mz 03 es la localidad que presenta el mayor número, con un total de 13, seguido por Ec 06 y Gy 03 con 7 cada una, Pe 06 presenta 5 y BM 08 presenta sólo 3 (Tabla 1).

Los valores de diversidad genética para cada localidad y para el total se presentan en la Tabla 1. En general, se observó que para todas las localidades la diversidad nucleotídica no presenta valores más elevados de 0.5% mientras que la diversidad haplotípica está por arriba del 80%. Mz 03 es la localidad con la mayor diversidad haplotípica ($h = 0.89$) mientras que BM 08 es la que presenta el valor más bajo ($h = 0.84$). En cuanto a la diversidad nucleotídica, los valores más altos se encontraron en Ec 06, Gy 03 y Mz03 ($\pi = 0.005$) y los más bajos ($\pi = 0.003$) para Pe 06 y BM 08 (Tabla 1).

Los valores obtenidos del estadístico F_S son negativos y altamente significativos para todas las localidades indicando desviaciones de la neutralidad. Similarmente, los valores obtenidos para el estadístico D resultaron negativos y significativos corroborando los resultados obtenidos con el F_S (Tabla 1).

Tabla 1. Variabilidad genética del gen del citocromo b del mtDNA de muestras de *C. hippurus* del Pacífico oriental.

Localidad	n	n_h	n_{hs}	h	π	S	Ts	Tv	F_S	D
Pe 06	24	11	6	0.884	0.0050	20	18	2	-26.60*	-1.90**
Ec 06	34	15	7	0.862	0.0037	16	15	1	-27.16*	-1.72**
Gy 03	33	14	13	0.865	0.0038	18	17	2	-27.11*	-1.91**
Mz 03	36	20	7	0.893	0.0053	32	24	9	-26.49*	-2.29**
BM 08	17	8	3	0.845	0.0056	19	15	4	-20.51*	-1.94**
Total	144	46	36	0.869	0.0045	21	17.8	3.6	-29.99*	-2.43**

Tamaño de muestra (n), número de haplotipos (n_h), número de haplotipos únicos (n_{hs}), diversidad haplotípica (h), diversidad nucleotídica (π), número de sitios polimórficos (S), número de transiciones encontradas en el total de haplotipos para cada localidad (Ts) y número de tranversiones (Tv) encontradas para el total de haplotipos de cada localidad. * $P < 0.001$ y ** $P < 0.05$.

Diferenciación genética

El Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) mostró que no existe variación espacial entre ninguno de los tres niveles analizados: a) entre el total de las localidades comparadas con los diferentes grupos analizados (norte y sur), b) entre las poblaciones dentro de los grupos y c) al interior de las poblaciones. No se encontraron niveles significativos de estructuración genética en las poblaciones entre grupos. (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de Varianza Molecular de la variación espacial de secuencias del gen del citocromo *b* del mtDNA de *C. hippurus* del total de localidades muestreadas en el Pacífico oriental.

Fuente de variación	Índice de fijación	% de variación	Estadístico <i>F</i>	<i>P</i>
Entre grupos	F_{CT}	-0.52	-0.00523	0.79
Entre poblaciones dentro del grupo	F_{SC}	0.02	0.00023	0.43
Dentro de poblaciones	F_{ST}	100	-0.00500	0.63

De igual manera, la estimación de los valores de F_{ST} entre pares de muestras no mostró valores significativos de diferenciación entre ninguna de las comparaciones realizadas lo cual es congruente con los valores no significativos de N_{ST} obtenidos para las comparaciones entre pares de poblaciones (Tabla 3).

El valor de N_{ST} obtenido para el análisis global de las localidades fue, al igual que el de F_{ST} , no significativo ($N_{ST} = -0.0058$; $P > 0.05$). Al probar la hipótesis $N_{ST} > F_{ST}$ se obtuvo un resultado no significativo ($P > 0.05$) por lo que la hipótesis se rechaza indicando que no existe una señal filogeográfica en la población.

Tabla 3. Estimaciones de diferenciación genética de un fragmento del gen del citocromo *b* del mtDNA de *C. hippurus* entre pares de localidades muestreadas en el Pacífico oriental. Sobre la diagonal se muestran los valores de F_{ST} y bajo la diagonal los valores obtenidos para el estadístico N_{ST} . Para todos los casos $P > 0.05$

	Pe 06	Ec 06	Gy 03	Mz 03	BM 08
Pe 06	*	0.00722	-0.01102	0.00388	-0.02971
Ec 06	0.00939	*	0.00447	-0.00819	-0.00215
Gy 03	-0.0095	0.00448	*	-0.00009	-0.01433
Mz 03	0.00354	-0.00846	-0.00055	*	-0.00845
BM 08	-0.02898	0.00443	-0.00902	-0.00743	*

Los valores obtenidos para el estadístico S_{nn} también muestran que no existe diferenciación genética entre las localidades analizadas (Tabla 4) conforme con los valores no significativos encontrados con los otros dos estadísticos calculados (Tabla 3).

Tabla 4. Estimaciones de diferenciación genética (S_{nn}) de un fragmento del gen del citocromo b del mtDNA de *C. hippurus* entre pares de localidades muestreadas en el Pacífico oriental. Bajo la diagonal los valores obtenidos para el estadístico y sobre la diagonal se muestran los valores de P .

	Pe 06	Ec 06	Gy 03	Mz 03	BM 08
Pe 06	*	0.0943	0.6548	0.0883	0.7388
Ec 06	0.5542	*	0.1036	0.3363	0.5080
Gy 03	0.48679	0.53615	*	0.3356	0.6236
Mz 03	0.56699	0.50987	0.51103	*	0.5181
BM 08	0.47058	0.54135	0.53010	0.55210	*

Expansión demográfica y espacial

La distribución de *mismatches* fue de tipo unimodal para cada localidad analizada (Figura 5) las cuales fueron consistentes con el modelo de expansión poblacional ($S.S.D.= 0.0076$ con un intervalo de 0.0011-0.0172).

Las estimaciones de τ fueron similares entre localidades y coincidentes con un evento de expansión poblacional súbita (Tabla 5). El estimador τ para el global de las localidades fue de $\tau = 1.925$ indicando que la expansión poblacional comenzó hace aproximadamente 98,998 años. La localidad de Bahía Magdalena muestra la expansión más reciente, ocurrida aproximadamente hace 38,000 años mientras que el resto de las localidades presenta intervalos de 100,000 a 150,000 años (Tabla 5).

Para todas las localidades encontramos que los valores de Θ_0 con respecto a Θ_1 presentan grandes diferencias, lo que sugiere expansiones poblacionales rápidas siendo más

notorias en las localidades de Perú, Ecuador y Guaymas. Los valores de θ_0 sugieren estimaciones relativamente grandes en el número efectivo inicial de hembras con capacidad reproductiva para las localidades de Mz 03 y BM 08 ($N_0 \sim 116,000$ y $N_0 \sim 65,000$, respectivamente). Pe 06 y Ec 06 presentan valores efectivos poblacionales de $N_0 = 0$ lo cual es concordante con una rápida expansión poblacional posterior a un efecto fundador. El valor encontrado para Gy 03 ($N_0 \sim 354$) es muy bajo coincidente con una rápida expansión y sugiere un evento de cuello de botella severo. Las grandes diferencias encontradas entre los valores de tamaño efectivo poblacional antes de la expansión (N_0) con respecto a los valores de tamaño efectivo poblacional después de la expansión ($N_1 \sim 7,700,000$) reafirman la consistencia de los datos con un modelo de expansión súbita poblacional.

Tabla 5. Parámetros calculados de expansión demográfica (Rogers y Harpending, 1992) encontrados para las secuencias de un fragmento del gen citocromo *b* del mtDNA de *C. hippurus* de localidades del Pacífico oriental.

Localidad	τ	T	θ_0	N_0	θ_1	N_1	S.S.D
Pe 06	1.746	132,453	0	0	99,999	5.57×10^7	0.0151
Ec 06	1.922	145,804	0	0	99,999	5.57×10^7	0.0011
Gy 03	1.764	133,818	0.007	354	99,999	5.57×10^7	0.0033
Mz 03	1.352	102,564	1.285	64,987	99,999	5.57×10^7	0.0014
BM 08	0.504	38,233	2.288	115,713	99,999	5.57×10^7	0.0172
Global	1.925	98,998	0	0	217.18	1.98×10^6	0.0076

$\tau = 2\mu T$, donde μ es la tasa de mutación de 1.3% estimada para el gen del citocromo *b* del mtDNA en teleósteos (Martin y Palumbi, 1993) y T es el tiempo desde la expansión poblacional. $\theta_0 = 2\mu N_0$ antes de la expansión, N es el tamaño efectivo de la población a partir de una población inicial N_0 , que se supone crece a un tamaño N_1 bajo el modelo de expansión súbita de Rogers y considerando un tamaño generacional de 1.5 años (Mahon y Oxenford, 1999).

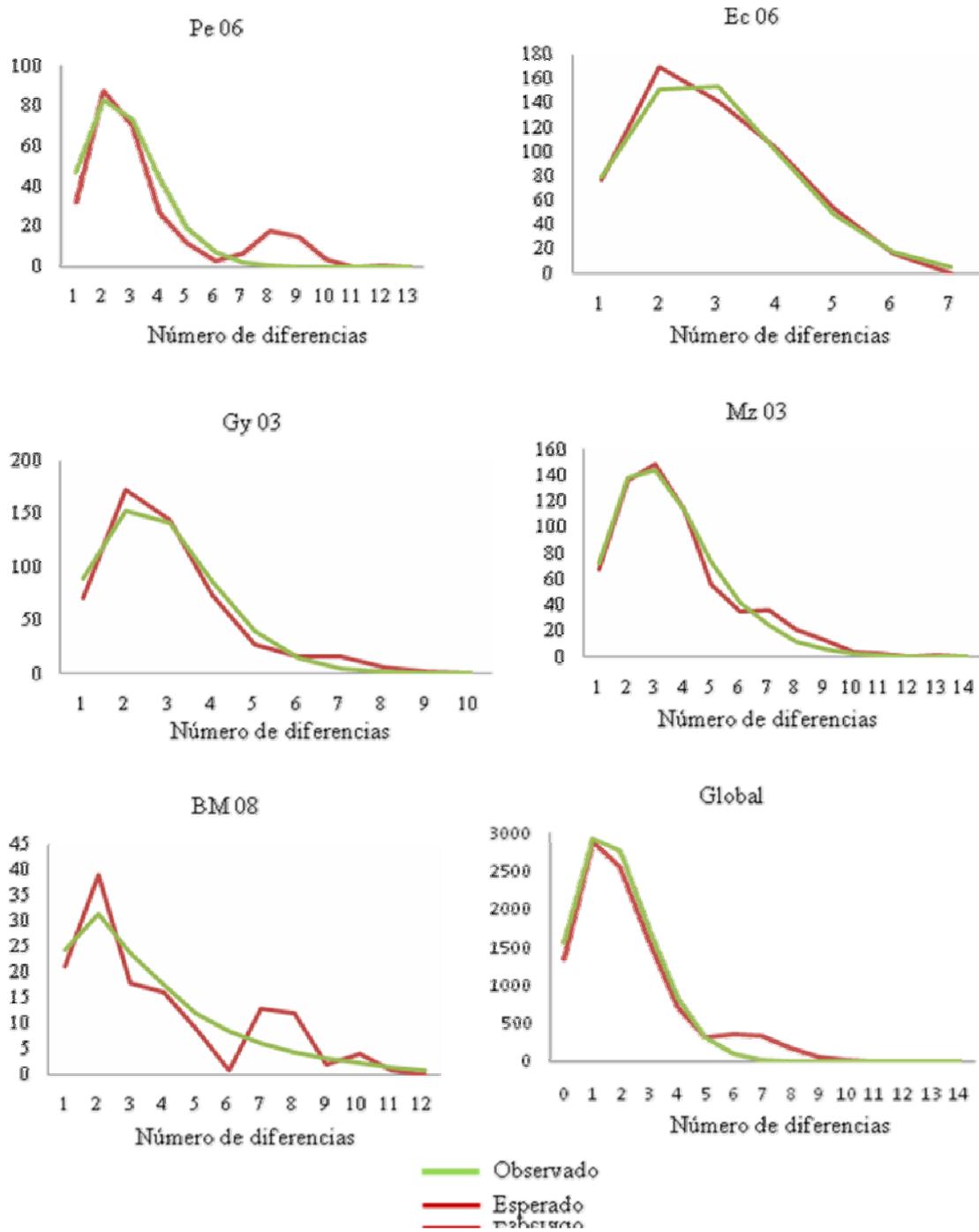


Figura 5. Valor del estadístico de F_u (F_S) y su probabilidad (P). Distribuciones *mismatch* y su ajuste a los valores esperados de acuerdo al modelo de expansión poblacional de Rogers para cada localidad.

Considerando que la distribución de *mismatches* es resultado de expansión espacial, se observó una fracción de intercambio de migrantes ($m = 0.868$) para el análisis global de las localidades analizadas. Existen grandes diferencias de estos valores entre las cinco localidades. El valor más alto lo registró Gy 03 ($m = 148.779$) seguido por las localidades Pe 06 y Ec 06 ($m = 6.59$ y 5.125 , respectivamente). Los valores más bajos corresponden a Mz 03 y BM 08 ($m = 0.513$ y 0.287 , respectivamente). Esto indica que los procesos de colonización en cada localidad fueron distintos. Los valores de Θ_N también presentaron diferencias importantes (Tabla 6) lo cual se refleja en los valores de tamaño inicial poblacional siendo muy evidentes los contrastes que se presentan entre Gy 03 ($N_f \sim 336$) y las localidades de BM 08 y Mz 03 ($N_f \sim 174,000$ y $97,500$, respectivamente).

Tabla 6. Parámetros calculados de expansión espacial (Ray *et al.*, 2003; Excoffier, 2004) encontrados para las secuencias de un fragmento del gen citocromo *b* del mtDNA de *C. hippurus* de localidades del Pacífico oriental.

Localidad	τ	T	Θ_N	N_f	M	m
Pe 06	1.739	131,922	0.1	7,586	99,999	6.590
Ec 06	1.901	144,211	0.126	9,587	99,999	5.215
Gy 03	1.765	133,894	0.004	336	99,999	148.779
Mz 03	1.352	102,564	1.284	97,463	99,999	0.513
BM 08	0.504	38,233	2.289	173,645	99,999	0.287
Global	1.305	98,998	0.759	57,578	99,999	0.868

Obtenidos a partir de los valores de expansión demográfica. El valor T , corresponde al número de años transcurridos desde que la población se redujo a una sola subpoblación de tamaño N_f . $M = 2N_fm$, donde N_f es el tamaño poblacional inicial y m es la fracción de intercambio de migrantes entre demes de la población.

Al comparar los valores obtenidos para el análisis global de las muestras con el análisis por cada localidad, se observa que en el análisis global el valor de θ_I es mucho menor que el encontrado para cada una de las localidades (Tabla 5). Sin embargo, este valor sigue siendo muy elevado. La diferencia entre θ_0 y θ_I sugiere una expansión súbita poblacional tanto para el análisis global como para el análisis por localidades ajustándose a una distribución unimodal (Figura 5). Para el caso de la expansión espacial se encontraron valores similares de τ , T , θ_N y M en ambos análisis.

Análisis filogenético

El diagrama de la red de expansión mínima de los haplotipos reveló un patrón filogeográfico indefinido congruente con la presencia de abundante flujo genético entre poblaciones. Los dos haplotipos más abundantes se encuentran separados entre sí por una mutación y ambos presentan distribuciones aleatorias en todas las localidades. Del haplotipo mejor representado se desprenden haplotipos de poca frecuencia que se agregan en cuatro grupos distinguibles separados por una o dos mutaciones, pero su frecuencia no es particularmente alta en ninguna localidad particular. De los haplotipos que se desprenden del segundo más abundante no se distingue ninguna agrupación, en su mayoría están separados por una sola mutación y tampoco se observó ningún patrón específico de agregación (Figura 6).

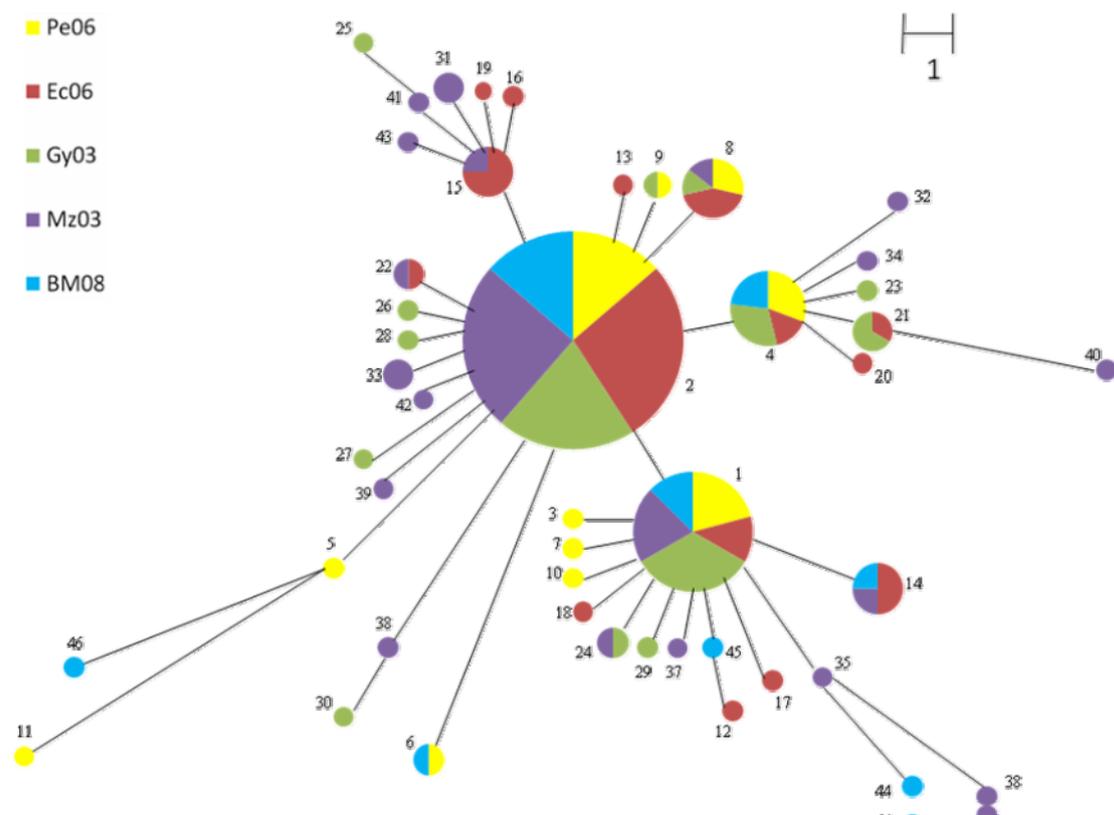


Figura 6. Red de expansión mínima (MST) de los haplotipos del fragmento del gen del citocromo *b* del mtDNA de *C. hippurus*. Los haplotipos están representados con círculos que muestran su frecuencia por localidad. El largo de las líneas está a escala y representa el número de sustituciones nucleotídicas entre haplotipos. Los números representan cada haplotipo.

El árbol filogenético obtenido con *Neighbor-Joining* no presenta ninguna distribución que pueda atribuirse a la diferenciación entre localidades del grupo norte y del grupo sur. Se observa que las secuencias de *C. equisetis* se diferencian en un clado bien definido con un valor alto de *bootstrap*. En cambio para la secuencias de *C. hippurus* no se distingue claramente la formación de clados y los valores de *bootstrap* son bajos (Figura 7). Lo anterior es consistente con los valores no significativos de diferenciación genética entre las localidades.

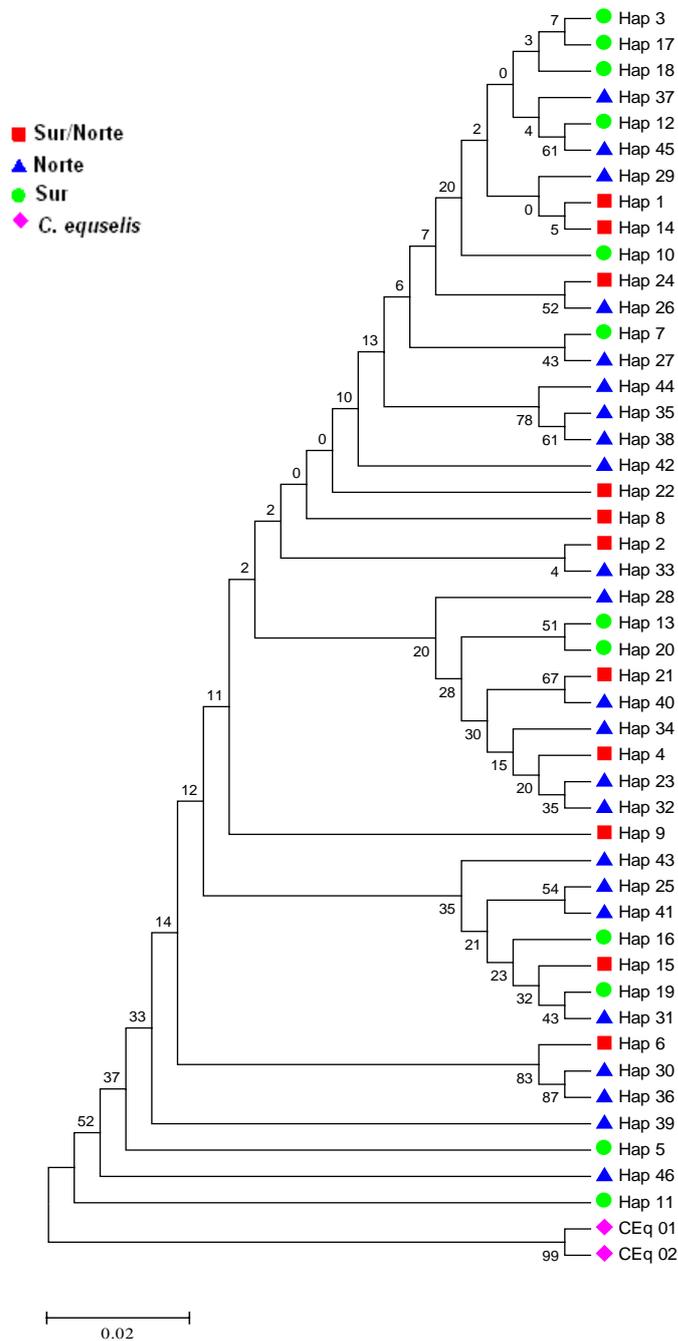


Figura 7. Árbol *Neighbor-Joining* de los haplotipos encontrados para *C. hippurus* en las localidades del Pacífico oriental. Modelo evolutivo: Tamura-Nei (1993). Los número representan los valores de remuestreo (*bootstrap*) inferido con 1000 réplicas.

DISCUSIÓN

Diversidad y diferenciación genética

Los análisis aplicados al segmento de 507 pares de bases del gen mitocondrial del citocromo *b* de *C. hippurus* mostraron que existe homogeneidad espacial entre las localidades colectadas en el Pacífico oriental. La distribución aleatoria de haplotipos entre las localidades y los valores no significativos de F_{ST} , N_{ST} y S_{nn} sugieren que ha existido y existe flujo genético importante entre las localidades analizadas. Como se mencionó previamente, es posible detectar un patrón filogeográfico con la comparación entre los valores de N_{ST} y F_{ST} . Cuando $N_{ST} > F_{ST}$ se detecta una señal filogeográfica tomando en cuenta que distintos haplotipos muestreados dentro de poblaciones son, en promedio, filogenéticamente más parecidos que haplotipos muestreados en diferentes poblaciones. En este caso encontramos que el valor global de N_{ST} no es significativamente mayor que F_{ST} lo cual es un indicativo de que no existe un patrón filogeográfico definido en las localidades estudiadas. Esto se confirma con el AMOVA así como con el análisis filogenético y la red de haplotipos reconstruida ya que no se observa la formación de haplogrupos o clados definidos en relación con la distribución espacial de las localidades.

Una posible explicación de esta homogeneidad está relacionada con la biología de *C. hippurus*, cuya alta capacidad migratoria y su alto potencial de dispersión (Kingsford y Defries, 1999) la hacen capaz de mantener un alto grado de flujo genético entre estas localidades. Además, su distribución en zonas tropicales y subtropicales, que no presenta cambios muy significativos a lo largo del año, puede favorecer el desplazamiento de *C. hippurus* a través de toda esta zona.

Otro aspecto de la biología de la especie relacionado con el posible flujo genético a lo largo de su distribución se relaciona con su ciclo de vida. Las larvas producidas por especies pelágicas durante las etapas tempranas son transportadas pasivamente por corrientes oceánicas; esta dispersión puede provocar una alta conectividad de la especie en grandes escalas espaciales (Bowen y Grant, 1997). Las características de la historia de vida temprana en los organismos marinos, como el tiempo de estancia meroplanctónica, tienen un papel importante en la dispersión y en la diferenciación genética de las poblaciones marinas. Se ha encontrado que peces con larvas que permanecen en el meroplancton por largos períodos (50 días o más) no presentan estructuración genética en comparación con especies de peces con estancias meroplanctónicas cortas, menores a los 18 días (Riginos y Victor, 2001). Considerando que *C. hippurus* alcanza su estado juvenil al medir 16.5 cm de longitud furcal, lo cual ocurre aproximadamente a los 50 días de vida (Massutí *et al.*, 1999), es factible suponer que su estancia meroplanctónica es suficientemente larga para permitir un amplio desplazamiento. La complejidad del patrón oceanográfico del Pacífico oriental puede tener un papel preponderante en el flujo genético de *C. hippurus* en la zona.

Aunado a esto, es importante considerar que, al igual que otros peces migratorios, *C. hippurus* presenta gran número de organismos desovantes (Massutí *et al.*, 1999) lo cual puede limitar la diferenciación genética al minimizar los efectos de la deriva génica (Jorgensen, *et al.*, 2005).

Las variaciones ambientales persistentes pueden producir fluctuaciones en la abundancia y distribución de las especies lo cual se ve reflejado en marcas genéticas distintivas (Slatkin y Hudson, 1991). En estudios filogeográficos recientes se ha observado que las glaciaciones y otros cambios climáticos tienen una influencia primordial en la diversidad genética y en la formación de nuevas especies (Hewitt, 1996; Avise, 2000).

De acuerdo con Lecomte *et al.* (2004), la homogeneidad o heterogeneidad genética de las poblaciones actuales de algunos peces marinos es el resultado de los procesos históricos que han modificado parámetros poblacionales tales como el tamaño de la población. Cambios climáticos que mermen las poblaciones de distintas especies pueden generar una pérdida importante de variabilidad genética ocasionando que en las poblaciones actuales no se vea reflejada la diferenciación genética que podría esperarse después de cierto tiempo evolutivo (Ely, *et al.*, 2005). En estos casos, el tiempo de expansión poblacional encontrado en las localidades analizadas coincide con glaciaciones globales ocurridas durante el Pleistoceno tardío (Lea, *et al.*, 2000). De acuerdo con la distribución actual (subtropical-tropical) de *C. hippurus*, podemos inferir que la disminución de la temperatura del agua oceánica afectó a la población reduciendo su tamaño y su distribución. Desde dichos episodios de glaciaciones recurrentes, el tiempo desde la expansión poblacional de *C. hippurus* en la zona de estudio puede no ser suficiente para que la población se haya diferenciado genéticamente. Lo anterior, aunado al gran tamaño de sus poblaciones reproductivas, puede afectar el tiempo de diversificación genética de los linajes explicando la homogeneidad genética encontrada.

Lo anterior se ve reflejado en los altos valores encontrados para la diversidad haplotípica total ($h > 0.5$) en contraste con los bajos valores de la diversidad nucleotídica total ($\pi < 0.01$) y a la mayor incidencia de mutaciones de tipo transición que indican que la población ha pasado por un evento de cuello de botella seguido por un crecimiento poblacional y la acumulación de mutaciones (Grant y Bowen, 1998). La variabilidad del genoma mitocondrial es muy sensible a fenómenos como cuellos de botella. Se ha encontrado que coinciden con etapas de crecimiento poblacional y con la acumulación de mutaciones (Grant y Bowen, 1998). La variabilidad del genoma mitocondrial es muy

sensible a los cuellos de botella debido a que, al disminuir la abundancia poblacional, el tamaño efectivo de la población decae y, por consiguiente, el decline en los linajes maternos es más acelerado. Las hembras que sobreviven al evento sólo representan una porción de los linajes que existían antes de la reducción y son los que transmiten a los nuevos individuos. Al aumentar la población, se presentan mutaciones que generan nuevos haplotipos. Debido a que cada haplotipo se distingue del resto, al menos por una sola mutación, en poblaciones con eventos de expansión recientes, el número de mutaciones acumulado es bajo. Lo anterior explica que en este tipo de poblaciones encontremos numerosos haplotipos separados por pocos cambios en las secuencias de nucleótidos teniendo una alta diversidad haplotípica y una baja diversidad nucleotídica (Awise *et al.*, 1984; Rogers y Harpending, 1992).

Este patrón se ha encontrado frecuentemente en peces que tienen distribuciones subtropicales-tropicales (Tabla 7) lo cual puede estar relacionado con las reducciones poblacionales que han ocurrido durante periodos de glaciaciones geológicamente recientes (Granado, 1996). En este caso, este hecho concuerda con la diferencia significativa encontrada para los valores de θ_0 y θ_1 (Tabla 5) que indican que los tamaños efectivos de la población difieren antes y después de la expansión por lo que la hipótesis de expansión súbita poblacional se reafirma.

Tabla 7. Diversidad genética de mtDNA encontrada para peces con distribuciones tropicales y subtropicales.. Número de bases secuenciadas (pb); número de individuos secuenciados en cada estudio (N); número total de haplotipos encontrados (H_T); diversidad haplotípica (h) y diversidad nucleotídica (π).

Especie	Región/ gen secuenciado	pb	N	H_T	h	π	Fuente
<i>Holocentrus ascensiois</i>	Citocromo b	769	101	59	0.974	0.006	Bowen <i>et al.</i> , 2006
<i>Myripristis jacobus</i>	Citocromo b	744	69	28	0.740	0.003	Bowen <i>et al.</i> ,

<i>Engraulix mordax</i>	Citocromo b	539	196	66	0.855	0.005	2006 Lecomte <i>et al.</i> , 2004
<i>Sardinops sagax</i>	Citocromo b	425	107	41	0.885	0.005	Lecomte <i>et al.</i> , 2004
<i>Acanthurus bahaiianus</i>	Citocromo b	608	112	41	0.81	0.0041	Rocha <i>et al.</i> , 2002
<i>Acanthurus chirurgus</i>	Citocromo b	603	48	30	0.98	0.0051	Rocha <i>et al.</i> , 2002
<i>Acanthurus coreuleus</i>	Citocromo b	584	82	20	0.85	0.0031	Rocha <i>et al.</i> , 2002
<i>Coryphaena hippurus</i>	NADH	751	177	87	0.926	0.0052	Díaz <i>et al.</i> , 2006
<i>Coryphaena hippurus</i>	NADH1	1400	157	20	0.611- 0.774	0.416- 0.7629	Rocha-Olivares <i>et al.</i> , 2006
<i>Thunnus alalunga</i>	HVR-1	366	174	166	0.998	0.065	Cho-Chen <i>et al.</i> , 2009
<i>Thunnus obsesus</i>	HVR-1	380	100	96	0.998- 1.00	0.038- 0.043	Hsin-Chieh <i>et al.</i> , 2006
<i>Scomberomorus cavalla</i>	Región control	380	64	14	0.704	0.005	Santa Brígida <i>et al.</i> , 2007
<i>Thunnus albacares</i>	Región control	333	148	130	0.997	0.035	Ely <i>et al.</i> , 2005
<i>Katsuwonus pelamis</i>	Región control	394	115	111	0.999	0.084	Ely <i>et al.</i> , 2005
<i>Thunnus thynnus thynnus</i>	Región control	868	74	59	0.984- 0.996	0.011- 0.020	Carlsson <i>et al.</i> , 2004
<i>Lutjanus peru</i>	Región control	1350	100	60	0.966	0.032	Rocha-Olivares y Sandoval- Castillo, 2002
<i>Sardinops ssp.</i>	Región control	500	81	78	0.998	0.051	Bowen y Grant, 1997
<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	Región control	375	34	33	0.998	n/a	Ovenden y Street, 2003
<i>Axoclinus nigricaudos</i>	Región control	408	105	86	0.994	n/a	Riginos y Nachman, 2001
<i>Paralabrax clathratus</i>	Región control	423	39	24	0.924	0.005	Luzier y Wilson, 2004

Además, los valores significativos y negativos para los estadísticos F_S y D , como los encontrados en este caso, son indicativos de desviaciones de la neutralidad debidas, probablemente, a una expansión poblacional congruente con lo encontrado con las estimaciones de parámetros de expansión poblacional.

Expansión demográfica y espacial

Los altos valores encontrados para los parámetros de expansión demográfica y expansión espacial, θ_1 y M , respectivamente, (Tablas 5 y 6) se pueden explicar por el bajo valor de π obtenido tanto para el análisis global como para el de cada localidad (Tabla 1). De acuerdo con Excoffier (2004), cuando los valores de π son muy cercanos a cero, los parámetros de expansión poblacional alcanzan valores asintóticos muy rápidamente en distribuciones simuladas. Los elevados valores de θ_1 y M y las grandes diferencias entre θ_0 y θ_1 son indicativos de expansiones poblacionales súbitas y característicos de poblaciones no subdivididas ajustándose a una distribución unimodal (Slatkin y Hudson, 1991; Rogers y Harpending, 1992). En estos casos, los valores de los genes intercambiados entre demes por generación son grandes y consistentes con el intercambio de una gran número de migrantes (Ray et al., 2003; Excoffier, 2004). Lo anterior concuerda con la homogeneidad genética encontrada para la población y sustenta la idea de la presencia de un nivel de flujo genético elevado entre individuos de las localidades analizadas.

A pesar de que no se encontró una diferenciación genética entre las distintas localidades es importante tratar de discernir la historia evolutiva de la población con base en la información genética de cada localidad. Reconocer diferencias en los procesos demográficos históricos y relacionarlos con las características propias de cada zona geográfica permiten identificar la influencia que los factores ambientales han tenido y tienen en la distribución y abundancia de la especie, siendo esto fundamental para el planteamiento de estrategias de manejo de las pesquerías.

La diferencia encontrada entre los valores iniciales de tamaño efectivo poblacional antes y después de la expansión de la localidad de Mazatlán con respecto a los de Guaymas, Ecuador y Perú pueden explicarse si tomamos en cuenta el patrón oceanográfico de la zona. Las glaciaciones del Pleistoceno tardío han sido seguidas por periodos interglaciales donde

la temperatura superficial del agua aumenta en algunos casos de manera extrema (Lea *et al.*, 2002). Durante estas oscilaciones, las poblaciones marinas y en este caso, las poblaciones de *C. hippurus*, experimentan contracciones y expansiones tanto en sus tamaños poblacionales como en sus áreas de distribución. La boca del Golfo de California se caracteriza por ser una zona de confluencia de varias corrientes marinas, la corriente de California, la corriente Norecuatorial y la corriente costera de Costa Rica modifican estacionalmente las condiciones del interior del Golfo y de las zonas cercanas. La corriente de California llega hasta el sur de Sinaloa durante la primavera y se mantiene hasta el verano y, al ser una corriente de agua fría, su influencia promueve un incremento en la productividad primaria de la zona. La corriente Costera de Costa Rica entra durante todo el año al sur del Golfo de California cuya fisiografía genera la circulación de agua cálida proveniente de esta corriente hacia el interior del Golfo de California, minimizando las fluctuaciones en la temperatura superficial del agua al actuar como un sistema semicerrado, siendo este efecto más evidente en la boca del Golfo (Baugmarker y Christensen, 1985, Badan 1997). Esta zona corresponde a la posición geográfica de Mazatlán y Guaymas por lo que puede relacionarse con el hecho de que en estas localidades encontramos menores diferencias entre los valores de θ_0 y θ_1 (particularmente en Mazatlán) lo cual nos indica que se trata de una expansión donde hubo un mayor número de sobrevivientes al cuello de botella que tuvo lugar en la zona. Durante estos periodos glaciales-interglaciales, la región sur del Golfo de California pudo representar un refugio para *C. hippurus*. En este caso, la expansión geográfica de la región pudo darse a partir de la colonización de los individuos sobrevivientes de los alrededores del sur del Golfo hacia las zonas adyacentes. Esto se reafirma con el hecho de que la especie se reproduce en zonas donde la temperatura superficial del agua es mayor a 23°C (Collette, 1995) y que el régimen climático del Golfo

de California es subtropical-tropical el cual se ha mantenido, desde su formación, con intervalos de temperatura en la zona sur que van de los 24 a los 30°C (Bernal *et al.*, 2001).

Además, la convergencia de agua fría y cálida y la influencia de vientos nororientales generan surgencias en las zonas adyacentes a la boca del Golfo siendo la zona más beneficiada la que se encuentra inmediatamente al sur de ésta (Xie y Hsieh, 1995; Bernal *et al.*, 2001). Mazatlán y Guaymas se ubican en esta zona, por lo que la mayor abundancia de alimento en este lugar puede explicar que hayan existido más sobrevivientes al cuello de botella que en otras localidades, particularmente en Mazatlán, que se localiza en la boca del Golfo de California donde existe un ambiente más favorable para *C. hippurus*.

Si consideramos que debido a sus características oceanográficas, el Golfo de California representó un refugio durante los periodos glaciares del Pleistoceno por sus características climáticas, entonces es posible asumir que la fracción de migrantes intercambiados en esta zona es baja. Este parámetro es una estimación del número de individuos potencialmente reproductivos que dejan una zona. La migración puede responder a varios factores como eventos reproductivos, disponibilidad de alimento y la capacidad de carga de un sistema (Joseph *et al.*, 1999). En este caso encontramos que la localidad de Mazatlán presenta una tasa de migración baja, lo que coincide con condiciones muy favorables para la reproducción y alimentación de las poblaciones de *C. hippurus* presentes en la boca del Golfo de California. No obstante, la localidad de Guaymas tiene un intercambio de migrantes mayor que Mazatlán (Tabla 6) lo que se puede explicar por las condiciones ambientales en el Golfo de California, que son más variables hacia el norte. Guaymas se encuentra más hacia el norte en el Golfo por lo que los individuos de esta localidad podrían migrar hacia zonas sureñas más favorables en ciertas épocas del año o en

años con variaciones climáticas extraordinarias. La alta tasa de migración encontrada en la localidad de Guaymas también es una evidencia del alto grado de flujo genético que tiene lugar en esta zona lo cual influye en la homogeneidad genética encontrada.

Por otro lado, la zona marítima de la Península de Baja California Sur que se encuentra al exterior del Golfo de California también se ve influida por corrientes oceánicas que varían en el tiempo. Cuando disminuye la temperatura superficial del agua, la corriente Costera de Costa Rica se retrae y su influencia cálida en la costa del Pacífico de la península de Baja California se interrumpe. A partir de Los Cabos, la región queda separada oceanográficamente de la Boca del Golfo durante los inviernos y los años particularmente fríos (Fiedler, 1992). Por lo anterior, es posible establecer la hipótesis de que el proceso de expansión poblacional y espacial de esta zona fue distinto al ocurrido en la boca y en el interior del Golfo de California, al interrumpirse constantemente la conectividad de la población. Esto se observa por la pequeña fracción de migrantes intercambiados para la localidad de Bahía Magdalena y las menores diferencias encontradas para los valores de θ_0 y θ_1 .

Por otra parte, la localidad de Ecuador, por su posición geográfica, también es una zona donde, durante las glaciaciones, la temperatura del agua se mantiene más cálida que en el resto del Pacífico (Stanley, 1984). Sin embargo, los resultados para esta localidad muestran que ocurrió un efecto fundador ($\theta_0 = 0$) seguido de una rápida expansión. Lo anterior se puede explicar si consideramos que, durante los periodos interglaciales, donde episodios ENSO tuvieron lugar (Lea, *et al.*, 2002), la zona ecuatorial presentó una elevación importante de temperatura y una disminución en la productividad primaria de la región, por lo que pudo representar un ambiente adverso para depredadores como *C. hippurus*.

En cuanto a la localidad de Perú, al igual que en Ecuador, encontramos un efecto fundador seguido de una rápida expansión poblacional (Tabla 5). Lo anterior muestra que, en general, las localidades correspondientes al norte de México (BM08, Mz03 y Gy03) que se encuentran dentro y cerca del Golfo de California pudieron presentar, durante los periodos de cambios climáticos, condiciones más favorables para la supervivencia de individuos colonizadores con respecto a las localidades del centro y sur del Pacífico oriental.

A pesar de que los valores de diferenciación genética entre las localidades no muestran diferencias significativas y de que los valores de diversidad haplotípica son similares para todos los casos, la frecuencia de haplotipos y la presencia diferencial de haplotipos únicos en las distintas localidades nos provee de información importante sobre el flujo génico de las especies. Wilson *et al.* (1997) sugirieron que la fracción de haplotipos únicos con respecto a los haplotipos totales encontrados en una población se relaciona con la mortalidad natural y la dispersión de los peces en estados juveniles. En este caso, encontramos que la localidad de Mazatlán es la que presenta una mayor proporción de haplotipos únicos. Lo anterior se explica considerando que en una zona donde convergen corrientes marinas provenientes del norte y del sur que corresponden a distintas temperaturas, como es el caso de la Boca del Golfo de California, convergen también organismos de las zonas de donde provienen dichas corrientes. Lo anterior, aunado al hecho de que esta zona presenta características oceanográficas estables para *C. hippurus*, genera una mayor probabilidad para la ocurrencia de flujo génico en esta localidad, reflejándose en una mayor diversidad haplotípica y en el aporte de nuevos haplotipos por parte de los migrantes.

Con base en lo descrito previamente y al hecho de que la conducta migratoria y la abundancia de *C. hippurus* está relacionada con la reproducción estacional y los cambios en la temperatura de agua, es posible proponer que la zona de Mazatlán se trata de un lugar donde convergen individuos de la especie para reproducirse. Esto coincide con el hecho de que los organismos capturados durante el muestreo Mz03 son en su mayoría hembras con longitudes furcales correspondientes a tallas de madurez sexual y a que la colecta se realizó en el mes de julio, coincidente con los picos de abundancia del recurso en la zona. Además de que los individuos colectados provienen de la pesca artesanal por lo que son capturados en la zona costera, lo cual coincide con el área de desove de la especie en estaciones donde la temperatura del agua se incrementa (Collette, 1995).

Análisis filogenético

En el árbol *Neighbor-Joining* (Figura 7) reconstruido para los haplotipos encontrados en las localidades no se observa el agrupamiento de los mismos de acuerdo a las zonas geográficas delimitadas (norte y sur). En esta reconstrucción se observan que los valores de *bootstrap* son en general, bajos. Esto puede deberse a los altos valores encontrados para la diversidad haplotípica y a los bajos valores de diversidad nucleotídica (Tabla 1) lo que nos indica que los haplotipos se diferencian entre sí por uno o pocos cambios en la secuencia de nucleótidos. Esta variabilidad entre las secuencias complica la determinación de las relaciones entre los haplotipos provocando que los valores de *bootstrap* para varios de los nodos sean bajos (Felsenstein, 1985).

La distribución aleatoria de los linajes mitocondriales que se observa en la reconstrucción de la red de haplotipos (Figura 6) refleja la homogeneidad genética

encontrada entre las localidades estudiadas. La red de haplotipos presenta forma de estrella donde dos haplotipos son los más ampliamente representados y el resto son únicos o se encuentran representados por pocos individuos. Lo anterior es congruente con la baja diversidad nucleotídica y la alta diversidad haplotípica encontrada en todas las localidades ya que indica la mayor frecuencia de uno o pocos haplotipos y la menor abundancia de haplotipos que se distinguen por una o pocas mutaciones. Este patrón ha sido observado en otros peces pelágicos, donde la baja diversidad nucleotídica y este tipo de genealogías han sido asociadas con anteriores reducciones geográficas y con cuellos de botella poblacionales causados por cambios climáticos globales (Grant y Bowen, 1998).

A pesar de que la red de haplotipos no presenta un patrón filogeográfico definido, provee de información útil para inferir la evolución de la población con base en las localidades analizadas. La presencia de dos haplotipos abundantes cercanamente relacionados y rodeados de haplotipos de baja frecuencia es una señal de expansión espacial ocurrida tras un periodo donde el tamaño poblacional fue menor al actual (Bowen, 1997). En estudios sobre la diversidad mitocondrial de peces marinos con amplia distribución se han detectado patrones recurrentes donde sólo uno o dos haplotipos prevalecen y el resto son haplotipos raros que se diferencian de los haplotipos comunes por una o dos mutaciones.

Las variaciones en el éxito reproductivo de la población generan la propagación de uno o pocos haplotipos que se encuentran bien representados en la población y numerosos haplotipos separados por pocos pasos mutacionales (Shields y Gust, 1995). La reducción en el tamaño poblacional de *C. hippurus*, debida a los cambios climáticos del Pleistoceno, pudo provocar fluctuaciones en la tasa reproductiva de la población lo cual se ve representado en la red de haplotipos reconstruida.

Con base en esto, es posible proponer que los individuos que trascendieron a los cambios climáticos que mermaron a la población se expandieron demográficamente y colonizaron paulatinamente los espacios encontrados en la periferia de su distribución, alcanzando así la distribución geográfica que observamos en la actualidad y siendo los haplotipos de dichos individuos fundadores los más representados en la población. Actualmente podría observarse un momento en la historia de la población en el que otros factores, como el aislamiento por distancia, pudieran estar influyendo en la diferenciación genética de la población. Sin embargo, como ya se mencionó previamente, el tiempo desde que comenzó la expansión de la población puede no ser suficientemente largo para que este tipos de procesos evolutivos se vean representados. Es importante considerar que la distribución de *C. hippurus* es muy extensa, por lo que ampliar el muestreo y considerar el mayor número de localidades y de individuos posibles es fundamental para poder validar esta hipótesis y comprender los procesos evolutivos e históricos de la especie.

CONCLUSIONES

El análisis de las secuencias del gen del citocromo *b* reveló que no existen diferencias significativas entre los individuos de *C. hippurus* de las localidades analizadas en el Pacífico oriental. La homogeneidad poblacional puede deberse a un alto nivel de flujo genético congruente con las características biológicas de la especie.

Los resultados obtenidos evidencian que los procesos demográficos en la historia de la población han afectado la variabilidad genética del mtDNA, encontrándose altos niveles de diversidad haplotípica y bajos niveles de diversidad nucleotídica. Las distribuciones *mismatch* y los parámetros de expansión poblacional mostraron fluctuaciones significativas en los tamaños poblacionales indicando una expansión súbita poblacional coincidente con los periodos glaciales del Pleistoceno tardío.

La reconstrucción de los árboles filogenéticos muestran una distribución aleatoria de los haplotipos por lo que no se distinguió ningún patrón filogeográfico definido.

Los resultados obtenidos para la localidad de Mazatlán muestran que es posible que la zona sur del Golfo de California se trate de una importante zona reproductiva de la especie y que haya representado un refugio durante las fluctuaciones ambientales del Pleistoceno.

La homogeneidad genética de *C. hippurus* en el Pacífico oriental muestra que la población se compone de un solo *stock*. Sin embargo, se recomienda emprender nuevos estudios que abarquen un mayor número de muestras y la mayor cantidad de localidades posibles para confirmar la presente evaluación y para generar planes de manejo de este importante recurso a largo plazo y con un mayor soporte científico.

REFERENCIAS

Arocha, F., L.A. Marciano, A. Larez, D. Altuve y J. Alio. 1999. The fishery, demographic size structure and oocyte development of dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in Venezuela and adjacent waters. *Sci. Mar.* 63(3–4): 401–409.

Avise, J.C., J.E. Neigel y J. Arnold. 1984. Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations. *J. Mol. Evol.* 20: 99-105.

Avise, J.C., J. Arnold, R.M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J.E. Neigel, C.A. Reeb y N.C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522.

Avise, J.C. 2000. *Phylogeography, the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, EUA.

Avise, J.C. 2004. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Segunda edición. Sinauer Associates, Inc. EUA. 684p.

Badan, A. 1997. La corriente costera de Costa Rica en el Pacífico Mexicano. In F.M. Lavin (ed). *Contribuciones a la oceanografía Física en México*. CONACYT, México, D.F. p. 99-113.

Baumgartner, R.T. y N. Christensen Jr. 1985. Coupling of the Gulf of California to large scale interannual climatic variability. *J. Mar. Res.* 43: 825-848.

Beardsley, G. 1967. Age, growth and reproduction of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the Straits of Florida. *Copeia*. 2: 441-451.

Begg, G., K. Fieldland y J. Pearce. 1999. Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: an overview. *Fisheries Research* 43:1-8

Beltrán, P.R. 1995. Análisis sobre las capturas de dorado en Mazatlán, Sinaloa. Informe técnico. Int. Nac. Pesca, CRIP-Mazatlán, Sinaloa, 14p.

Bernal, G., P. Ripa y J.C. Herguera. 2001. Variabilidad oceanográfica y climática en el Bajo Golfo de California, México. *Ciencias Marinas* 27(4): 595-617.

Bernatchez, L., J.J. Dodson y S. Boivin. 1989. Population bottlenecks: influence on mitochondrial DNA diversity and its effect in coregonine stock discrimination. *J. Fish Biol.* 35: 233–244.

Bowen, B.W. y W.S. Grant. 1997. Phylogeography of the sardines (*Sardinops* spp.): Assessing biogeographic models and population histories in temperate upwelling zones. *Evolution* 51(5): 1601– 1610.

Bowen, B.W., A. L. Bass, A. Muss, J. Carlin y D. R. Robertson. 2006. Phylogeography of two Atlantic squirrelfishes (Family Holocentridae): exploring links between pelagic larval duration and population connectivity. *Marine Biology*. 149: 899-913.

Bowen, B.W., A.L. Bass, L.A. Rocha, W.S Grant y D.R. Robertson. 2001. Phylogeography of the trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evolution* 55 (5): 1029-1039.

Brill, R.W. 1996. Selective advantages conferred by the high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphin fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 113(1): 3–15.

Brown, W.M. 1985. The mitochondrial genome of animals. En: R.J. MacIntyre (ed.). *Molecular evolutionary genetics*. Plenum, Nueva York, EUA. pp. 95-130.

Carlsson, J., J.R. McDowell, P. Díaz-Jaimes, J.E.L. Carlsson, S.B. Boles, J.R. Gold y J.E. Graves. 2004. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) population structure in the Mediterranean Sea. *Molecular Ecology* 13: 3345-3356.

Carvalho, G.R y L. Hauser. 1994. Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 4: 326-350.

Cho-Chen Wu, G., C. Hsin-Chieh, C. Kuo-Shu, H. Chien-Chung y Y. Hsi-Yuan. 2009. Population structure of albacore (*Thunnus alalunga*) in the Northwestern Pacific Ocean inferred from mitochondrial DNA. *Fisheries Research*. 95: 125-131.

Cimmaruta, R., M. Iaconelli, G. Nascetti y L. Bullini. 1998. Genetic diversity in Mediterranean large pelagic fish populations. *Biol. Mar. Mediterr.* 5(3): 300–310.

Cochrane, K.L. 2000. Reconciling sustainability, economic efficiency and equity in fisheries: the one that got away? *Fish and Fisheries* 1: 3-21.

Cochrane, K.L. 2002. A fishery manager's guide book. FAO Fisheries Technical Papers-T424: 231p.

Collette, B.B. 1995. Coryphaenidae, Dorados. p. 1036-1038. In W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter and V. Niem (eds.) Guía FAO para Identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacifico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.

CONAPESCA. 2004. Carta Nacional Pesquera. Segunda sección. Litoral del Pacífico. Dorado (pesca deportiva).

Díaz-Jaimes, P., M. Uribe-Alcocer, S. Ortega-García y J.D. Durand. 2006. Spatial and temporal mitochondrial DNA genetic homogeneity of dolphinfish populations (*Coryphaena hippurus*) in the eastern central Pacific. *Fisheries Research* 80: 333-338.

Ely, B., J. Viñas, J.R Alvarado-Bremer, D. Black, L. Lucas, K. Covello, A.V. Labrie y E. Thelen. 2005. Consequences of the historical demography on the global population structure of two highly migratory cosmopolitan marine fishes: the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). *BMC Evol. Biol.* 5(19): doi: 10.1186/1471-2148-1185-1119.

Excoffier, L., P.E. Smouse y J.M Quattro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application of human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479–491.

Excoffier, L. 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model. *Mol. Ecol.* 13: 853–864.

FAO. 2007. Species identification sheets for fishery purposes. FAO. Rome. Vol. 1-6: pag. var.

Faulks, L.K., D.M. Gilligan y L.B. Beheregaray. 2008. Phylogeography of a threatened freshwater fish (*Mogurnda adspersa*) in eastern Australia: conservation implications. *Marine and Freshwater Research* 59: 89-96.

Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution.* 39: 783-791.

Fiedler, C.P. 1992. Seasonal climatologies and variability of Eastern Tropical Pacific surface waters. *NOAA Tech. Rep. NMFS* 108. 65 p.

Fu, Y.-X. 1997. Statistical tests of neutrality against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147: 915–925.

Futuyma, D. 2005. *Evolution*. Sinauer Associates, Inc. EUA. 603p.

Gibbs, R. H. Jr. y B. B. Collette. 1959. On the identification, distribution and biology of the dolphins *Coryphaena hippurus* and *C. equiselis*. *Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribe*. 9: 117-152.

Granado, C. 1996. *Ecología de peces*. Universidad de Sevilla, Secretariado de publicaciones, 353p.

Grant, W.S. y B.W. Bowen. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *J. Hered.* 89(5): 415–425.

Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41:95-98.

Hardy, O.J. y X. Vekemans. 2002. SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*. 2: 618–620.

Herrera, M., D. Coello, M. Peralta, J. Cajas, R. Castro y J. Chavarria. 2008. Pesca exploratoria del recurso dorado *Coryphaena hippurus* frente a la costa ecuatoriana durante marzo de 2008. Instituto Nacional de Pesca. Documento interno. Ecuador. 26 p.

Herzig CE. 1990. Mitochondrial DNA used to track the dispersal of a preferred menu item in Waikiki restaurants: Mahi mahi as an example of genetic tagging with mtDNA. *Pac. Sci.* 44(2): 186–187.

Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biology Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.

Hsin-Chieh, C., H. Chien-Chung, L. Hung-Du, M. Gwo Chin, C. Tzen-Yuh y Y. Hsi-Yuan. 2006. Population structure of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the South China Sea,

Philippine Sea and western Pacific Ocean inferred from mitochondrial DNA. *Fisheries Research*. 79: 219-216.

Howell, N. y K. Gilbert. 1988. Mutational analysis of the mouse mitochondrial cytochrome *b* gene. *J. Mol. Biol.* 203: 607-18.

Hyde, J.R., E. Lynn, R. Humphreys, M. Musyl, A. P. West y R. Vetter. 2005. Shipboard identification of fish eggs and larvae by multiplex PCR, and description of fertilized eggs of blue marlin, shortbill spearfish, and wahoo. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 286: 269-277.

Irwin, D.M., T.D. Kocher y A.C. Wilson. 1991. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution* 32: 128-144.

Joseph, L., P. Lessa y L. Christidis. 1999. Phylogeny and biogeography in the evolution of migration: shorebirds of the Charadrius complex. *Journal of biogeography* 26(2): 329-342.

Jorgensen, H.B., M.M. Hansen, D. Bekkevold, D.E. Ruzzante y V. Loeschcke. 2005. Marine landscapes and population genetic structure of herring (*Clupea harengus* L.) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology* 14(10): 3219–3234.

Kingsford, M.J. y A. Defries. 1999. The ecology of and fishery for *Coryphaena* spp. in the waters around Australia and New Zealand. *Sci. Mar.* 63(3–4): 267–275.

Kraul, S. 1999. Seasonal abundance of the dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in Hawaii and the Tropical Pacific Ocean. *Sci. Mar.* 63(3–4): 261–266.

Kruskal, J. B. 1956. On the shortest spanning subtree of a graph and the travelling salesman problem. *Proc. Amer. Math. Soc.* 7: 48-50.

Lasso, J. y L. Zapata. 1999. Fisheries and biology of *Coryphaena hippurus* (Pisces: Coryphaenidae) in the Pacific coast of Colombia and Panama. *Sci. Mar.* 63(3–4): 387–399.

Lea, D.W., K.D. Pak y H.J. Spero. 2000. Climate impact of late quaternary equatorial Pacific sea surface temperature variations. *Science* 289: 1719–1724.

Lea, D.W., K.D. Pak y H.J. Spero. 2002. The glacial tropical Pacific, not just a west side story. *Science* 297: 202–203.

Lecomte, F., W.S. Grant, J.J. Dodson, R. Rodríguez-Sánchez y B.W. Bowen. 2004. Living with uncertainty: genetic imprints of climate shifts in East Pacific anchovy (*Engraulis mordax*) and sardine (*Sardinops sagax*). *Mol. Ecol.* 13: 2169–2182.

Lee, C.S. y A.C. Ostrowski. 2001. Current status of marine finfish larviculture in the United States. *Aquaculture*. 200(1–2): 89–109.

Luzier, C.W., R.R. Jr. Wilson. 2004. Analysis of mtDNA haplotypes of kelp bass tests for sibling-dominated recruitment near marine protected areas of the California Channel Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 277: 221–230.

Madrid, J.V. y R. Beltrán-Pimienta. 2001. Longitud y sexo del dorado *Coryphaena hippurus* (Perciformes: Coryphaenidae), del litoral de Sinaloa, Nayarit y Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop.* 49(3-4): 931-938.

Mahon, R. Y H.A. Oxenford. 1999. Precautionary assessment and management of dolphinfish in the Caribbean. *Sci. Mar.* 63: 429–438.

Martin, A.P. y S.R. Palumbi. 1993. Protein evolution in different cellular environments: Cytochrome *b* in sharks and Mammals. *Molecular and biological Evolution* 10(4): 873-891.

Massutí, E. y B. Morales-Nin. 1995. Seasonality and reproduction of dolphin-fish (*Coryphaena hippurus*) in the western Mediterranean. *Sci. Mar.* 59(3–4): 357–364.

Massutí, E., B. Morales-Nin y J. Moranta. 1999. Otolith microstructure, age, and growth patterns of dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the western Mediterranean. *Fish. Bull.* 97(4): 891–899.

Mendizabal, O.D., Vélez, R., Valdez, F. 1990. Relación de la captura con la temperatura y la profundidad de la termoclina durante la pesca comercial de picudos, tiburones y dorados en la zona oceánica del Pacífico central mexicano. In: Dailey, M., Berths, H. (Eds.), *Proceedings of the Mem. VIII Symposium on Marine Biology*, pp. 127–144.

Molina-Cruz, A. 1984. Evolución oceanográfica de la boca del Golfo de California. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Auton. México* 13(2): 95-120.

Moritz, C., T.E. Dowling y W.M. Brown. 1987. Evolution of animal mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematic. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 18: 269-292.

Muss, A., D.R. Robertson, C.A. Stepien, P. Wirtz y B.W. Bowen. 2001. Phylogeography of *Ophioblennius*: The role of ocean currents and geography in reef fish evolution. *Evolution* 55(3): 561-572.

Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, NY, EUA.

Ovenden, J.R. y R. Street. 2003. Genetic population structure of mangrove jack, *Lutjanus argentimaculatus* (Forsskal). *Mar. Freshw. Res.* 54: 127–137.

Oxenford, H.A y W. Hunte. 1986. A preliminary investigation of the stock structure of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the western central Atlantic. *Fish. Bull.* 84(2): 451–460.

Oxenford, H.A. y W. Hunte. 1999. Feeding habits of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Caribbean. *Sci. Mar.* 63(3–4): 303–315.

Palko, B.J., G.L. Beardsley y W.J. Richards. 1982. Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Coryphaena equiselis* Linnaeus. FAO Fish. Synop. (130); NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. (443).

Pla, C. y J.M. Pujolar. 1999. Genetic homogeneity of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western Mediterranean and the eastern Atlantic. *Sci. Mar.* 63(3–4): 337–341.

Pons, O. y R.J. Petit. 1996. Measuring and testing genetic differentiation with ordered versus unordered alleles. *Genetics.* 144: 1237–1245.

Posada, D. y K.A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817–818.

Prim, R. C. 1957. Shortest connection networks and some generalizations. *Bell Syst. Tech. J.* 36: 1389–1401.

Rambaut, A. 2006. Tree Figure Drawing Tool. Institute of Evolutionary Biology, University of Edimburgh.

Ray, N., M. Currat y L. Excoffier. 2003. Intra-Deme Molecular Diversity in Spatially Expanding Populations. *Mol. Biol. Evol.* 20 (1): 76–86.

Riginos, C. y B.C. Victor. 2001. Larval spatial distributions and early life-history characteristics predict genetic differentiation in eastern Pacific blennioid fishes. *Proc. R. Soc. Lond B* 268: 1931–1936.

Rivera, G.A. y R.S. Appeldoorn. 2000. Age and growth of dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, off Puerto Rico. *Fish. Bull.* 98(2): 345–352.

Rocha, L.A., A.L. Bass, D.R. Robertson y B.W. Bowen. 2002. Adult habitat preferences, larval dispersal, and the comparative phylogeography of three Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae). *Molecular Ecology* 11: 243-252.

Rocha-Olivares, A., R.H. Rosenblatt y R.D. Vetter. 1999. Molecular evolution, systematics, and zoogeography of the rockfish subgenus *Sebastomus* (*Sebastes*, Scorpaenidae) based on mitochondrial cytochrome *b* and control region sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 11(3): 441–458.

Rocha-Olivares, A. y J. R. Sandoval-Castillo. 2003. Diversidad mitocondrial y estructura genética en poblaciones alopátricas del huachinango del Pacífico *Lutjans peru*. *Ciencias Marinas*. 29 (2): 197-209.

Rocha-Olivares, A., M. Bobadilla-Jiménez, S. Ortega-García., N. Saavedra-Sotelo y J.R. Sandoval-Castillo. 2006. Variabilidad mitocondrial del dorado *Coryphaena hippurus* en poblaciones del Pacífico. *Ciencias Marinas* 32(3): 569-578.

Rogers, A.R. y H. Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol. Biol. Evol.* 9: 552–569.

Rogers, A. 1995. Genetic evidence for a Pleistocene population explosion. *Evolution* 49: 608–615.

Rozas, J., J.C Sánchez-Delbarrio, X. Messeguer y R. Rozas. 2003. DnaSP: DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*. 19(18): 2496-2497.

Saitou, N. y M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4(4): 406-425.

Santa Brígida, E.L., D.B. Cunha, P.S. Rego., I. Sampaio, H. Schneider y M. Vallinoto. 2007. Population analysis of *Scomberomorus cavalla* (Cuvier, 1829) (Perciformes, Scombridae) from Northern and Northeastern coast of Brazil. *Braz. J. Biol.* 67 (4): 919-924.

Shcherbachev, Y.N. 1973. The biology and distribution of the dolphins (Pisces Coryphaenidae). *J. Ichthyol.* 13: 182-191.

Shields, G.F.y J.R. Gust. 1995. Lack of geographic structure in mitochondrial DNA sequences of Bering Sea walleye Pollock. *Theragra chalcogramma. Mol. Mar. Biol. Biotech.* 4: 69-82.

Schneider, S., J.M. Kueffer, D. Roessli, y L. Excoffier. 1997. Arlequin ver 3.1: a software for population genetic data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.

Slatkin, M. y R.R Hudson. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial-DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129(2): 555-562.

Smith, P.J. 1996. La diversidad genética de los recursos pesqueros marinos: posibles repercusiones en la pesca. FAO, Documento Técnico de Pesca. No. 344. Roma. 59 p.

Stanley, S.M. 1984. Temperature and biotic crises in the marine realm. *Geology.* 12(4): 205-208.

Strecker, U., V.H. Faúndez y H. Wilkens. 2004. Phylogeography af suface end cave *Astyanax* (Teleostei) from Central and North America bases on cytochrome *b* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33(2): 469-481.

Tamura, K., J. Dudley, M. Nei y S. Kumar. 2004. Mega4: Integrated Software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and Sequence Alignment. *Bioinformatics* 5(2): 150-163.

Tamura, K. y M. Nei. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*. 10: 512-526.

Thompson, J.D., T.J Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin y D.G. Higgins. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 25: 4876-4882.

Wang, T., C. Tzeng y S. Shen. 1999. Conservation and Phylogeography of Taiwan Paradise Fish, *Macropodus opercularis* Linnaeus. *Acta Zoologica Taiwanica* 10(2): 121-134.

Wilson. Jr R.R., K.A. Donaldson, M.E. Frischer y T.B. Young. 1997. Mitochondrial DNA control region of common snook and its proposed use as a genetic tag. *Trans. Am. Fish. Soc.* 126: 594-606.

Wirgin, I., J.R. Waldman, J. Rosko, R. Gross, M.R. Collins, S.G. Rogers y J. Stabile. 2000. Genetic structure of Atlantic sturgeon populations based on mitochondrial DNA control region sequences. *Trans. Am. Fish. Soc.* 129: 476-486.

Wyrtki, K. 1966. Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Oceanograph. Mar. Biol. Ann. Rev.* 4: 33-68.

Xie, L. y W.W. Hsieh. 1995. The global distribution of wind-induced upwelling. *Fish. Ocean.* 4: 52-67.

Zúñiga-Flores, M.S. 2004. Variación estacional e inter-anual de las tasas de captura de dorado (*Coryphaena hippurus*), en Cabo San Lucas B.C.S. México. Tesis Maestría en Ciencias, CICIMAR-IPN. México. 69 p.