



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

ESTRUCTURA GENÉTICA Y FILOGEOGRAFIA DE LAS
POBLACIONES DE DORADO
Coryphaena hippurus EN EL ATLANTICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(ORIENTACIÓN BIOLÓGICA EXPERIMENTAL)

PRESENTA:

JORGE ALBERTO CRUZ BASTIDA

DIRECTOR DE TESIS
DR. PINDARO DÍAZ JAIMES

MÉXICO, D.F.

SEPTIEMBRE 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a:

-Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por haberme aceptado e instruído en su programa.

-CONACyT por su apoyo económico sin el cual no se hubiera llevado a cabo el presente proyecto.

-Comité tutorial: Dr. Pindaro Diaz Jaimes (director), Dr. Manuel Uribe Alcocer y Dr. Juan Nuñez Farfán.

-Dr. Edson Sandoval Castellanos y Dr. Luis Angel Maldonado, revisores.

- M. en C. Alejandro Monsalvo Reyes, por su empeño en el proceso de secuenciación.

- Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por el préstamo de sus instalaciones y equipos.

- Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (IPN) por todas sus enseñanzas que fueron fundamentales para terminar este proyecto.

-Todos mis maestros.

RESUMEN

Se analizó la estructura genética del dorado (*Coryphaena hippurus*) con muestras provenientes varias localidades del Atlántico: el Caribe, el Golfo de México, el Mediterráneo, y Senegal utilizando secuencias un fragmento de DNA mitocondrial (Citocromo B) de 558pb. La población del Mediterráneo resultó significativamente distinta mientras que el resto de las poblaciones no lo fueron. Las diferencias encontradas en el Mediterráneo con el resto del Atlántico se atribuyeron a las condiciones geologico-históricas características de la región. Las similitudes entre las poblaciones del Golfo de México con las del Caribe, y las del Golfo de México con las del Senegal (Atlántico Oriental), fueron analizadas y se explicaron por el transporte de migrantes propiciado por factores como el patrón de corrientes. A través del análisis de la distribución de diferencias así como de los índices de demografía histórica se evidenciaron eventos de reducción-expansiones recientes. En los análisis filogenéticos se encontró que la mayoría de las localidades contienen haplotipos con probable origen en el Caribe. Se argumenta la importancia de la capacidad de dispersión y de las reducciones poblacionales históricas en la conformación genética de las poblaciones estudiadas.

ABSTRACT

It was analyzed genetic structure of dolphinfish (*Corypaena hippurus*) with samples from some points in the Atlantic Ocean: Caribbean Sea, Gulf of Mexico, Mediterranean Sea and Senegal. We used mitochondrial DNA sequence fragments (Cytochrome B) of 558 bp. The Mediterranean population was significantly distinct whereas the rest were not. Differences found in the Mediterranean with the rest of the samples was attributed to the particular historical and geological characteristics of this region. Similarity between Gulf of Mexico with Caribbean, and Gulf of Mexico with Senegal were analyzed and explained by movements of migrants promoted by means like oceanic surface currents patterns. Analyzing mismatch distributions and historic demography indexes we advised recent reduction-expansion episodes. In the phylogenetic tree we found that most of the localities shows haplotypes with probable Caribbean origin. It was argued the importance of dispersal capabilities and historic population reductions in the building of the studied population's genetic structure.

概括

我分析了 *Coryphaena hippurus* L. 鱼群的遗传构造。我用了四个大西洋的样本，加勒比海，墨西哥海湾，地中海和塞内加尔海。我用了 558bp mtDNA 系列的碎块。虽然地中海群样本不相同，但是加勒比海样本，墨西哥海湾样本和塞内加尔海样本很相同。地中海鱼群样本不相同因为地中海孤立和地质的历史。加勒比海样本跟墨西哥海湾样本相同，塞内加尔海样本跟墨西哥海湾样本相同，因为鱼苗移居。鱼群历史分析了新的鱼群减少事件。地域血亲分析了地域的遗传构造有很多加勒比海遗传分子。我论述了疏散跟鱼群减少产生大西洋鱼群的遗传的构造。

| ÍNDICE | |
|--|---------------|
| | Página |
| INTRODUCCIÓN | 8 |
| La genética de poblaciones y el manejo de pesquerías | 10 |
| Fuentes de divergencia en peces marinos | 11 |
| La biogeografía | 13 |
| Uso del DNA mitocondrial como marcador molecular | 14 |
| El Dorado | 15 |
| Estudios de genética de poblaciones del dorado | 23 |
| Zona de estudio | 25 |
| JUSTIFICACION | 35 |
| HIPÓTESIS | 36 |
| OBJETIVOS | 37 |
| METODOLOGÍA | 38 |
| Colecta del material biológico | 38 |
| Extracción del DNA | 38 |
| Amplificación del mtDNA (CitB) | 39 |
| Secuenciación | 39 |
| Alineamiento | 40 |
| Elección del modelo de sustitución de nucleótidos | 41 |
| Diversidad haplotípica | 42 |
| Diversidad nucleotídica | 43 |
| Análisis Molecular de Varianza (AMOVA) | 43 |
| Demografía histórica | 45 |
| Distribución de diferencias | 46 |

| | |
|--|-----------|
| Red de distancias mínimas | 46 |
| Árbol filogenético | 46 |
| RESULTADOS | 48 |
| Diversidad genética | 48 |
| Estructura genética | 49 |
| Análisis filogenético | 50 |
| Demografía histórica | 55 |
| DISCUSION | 57 |
| Patrones de variación de la región CitB de mtDNA | 57 |
| Estructura poblacional | 58 |
| Análisis filogenético | 66 |
| CONCLUSIONES | 72 |
| REFERENCIAS | 74 |

INTRODUCCIÓN

Los peces son el recurso alimenticio humano más importante de toda la biota en el ambiente acuático y constituyen la principal fuente de proteína para algunas culturas. Las pesquerías no sólo proveen de alimento, también son importantes factores de la economía como mercancía, como generadores de empleos y de oportunidades de inversión (Çiftci y Okumus, 2002). La pesca de poblaciones, así como otras actividades humanas, pueden alterar la abundancia, estructura de tallas, y el comportamiento de especies que juegan papeles clave en la estabilidad de la estructura de las comunidades marinas (Guidetti, 2007). Los datos existentes acerca de la pesca global indican un pico de biomasa capturada en los todos los océanos del mundo a finales de la década de los 1980's (Pauly, 1998). Desde entonces, la producción global proveniente de la captura de peces ha declinado cerca de 500,000 toneladas/año. La sobreexplotación de las pesquerías marinas y sus consecuencias ecológicas son temas de suma importancia en los cuales una intervención oportuna depende de la comprensión de los factores biológicos y no biológicos involucrados ya que, además de los fenómenos biológicos, el desarrollo económico, la urbanización, y la dinámica de la población humana afectan las estructuras tróficas de las pesquerías. Por lo tanto, también es necesario tomar en cuenta el contexto social de las organizaciones e instituciones económicas que intervienen en la explotación marina (Clausen,2008).

La explotación de las poblaciones de peces puede inducir respuestas evolutivas en ellas. El incremento en la captura de las poblaciones silvestres de peces durante la segunda mitad del siglo XX, además de los declinamientos poblacionales, ha observado cambios fenotípicos en muchos stocks. De esta forma, la pesca representa una importante fuente de presiones selectivas artificiales que pueden favorecer algunas características

específicas de la historias de vida de las especies, como sus caracteres morfológicos y comportamientos particulares. Por ejemplo, la captura enfocada a los individuos de mayor talla en muchas pesquerías genera una presión de selección que a la larga puede provocar la maduración sexual a edades más tempranas y/o tallas más cortas, por medio de la reducción de la proporción de individuos adultos de tallas mayores en la población desovante (Kuparinen y Merilä, 2007). Si las diferencias fenotípicas individuales en los rasgos que están bajo selección son heredables (aprox. entre 20-30%), entonces la selección inducida por la pesca pueden desembocar en cambios evolutivos de las poblaciones explotadas (Kuparinen y Merilä, 2007). De la misma forma, la captura reduce la densidad de la población, con lo cual se incrementa la cantidad de recursos disponibles *per capita* y reduce la competencia entre individuos (Kuparinen y Merilä, 2007). Estos cambios pueden incrementar las tasas de crecimiento individual y provocar una maduración prematura, propiciando eventualmente que ocurra a tallas menores. Es importante para las poblaciones bajo explotación establecer políticas de manejo de las, si los cambios son inducidos por respuestas plásticas o bien, si tienen una repercusión genética en cuanto a favorecer cambios en las frecuencias de los genotipos, incluso con la pérdida de diversidad genética. Los efectos plásticos son sólo temporales, por lo que son relativamente reversibles, en cambio las respuestas evolutivas que alteran las frecuencias genotípicas en una población pueden conllevar la pérdida de la variabilidad; y el reestablecimiento de esta pérdida suele ser sumamente lento e incluso irreversible (Kuparinen y Merilä, 2007).

La genética de poblaciones y el manejo de pesquerías

Los objetivos centrales de la genética de poblaciones son el estudio de la variación genética y de sus cambios a través del tiempo y el espacio. La variación genética es un reservorio de las especies y poblaciones, la cual les permite adaptarse a los eventuales cambios del ambiente. La variación genética se enriquece tanto por las mutaciones como por la inmigración de individuos de poblaciones genéticamente diferentes.

Cuando se conoce la estructura genética de las especies, el número y la distribución de las subpoblaciones, puede ser estimada. La regulación de las capturas en poblaciones vulnerables se puede establecer considerando cada subpoblación como una unidad de pesca independiente (Çiftci y Okumus, 2002). Un problema fundamental de la biología pesquera es la identificación de subpoblaciones dentro de una especie, lo que ha llevado al trazo del concepto de “stock” como unidad de manejo. En el ámbito del manejo pesquero, la unidad stock está confinada normalmente a un grupo de peces explotados en un área específica o por un método específico (Carvalho y Hauser, 1995). El concepto “stock” tiene dos argumentos centrales: las especies están subdivididas en poblaciones locales, y las poblaciones locales pueden tener diferencias genéticas potencialmente adaptativas. Para incorporar las consideraciones genéticas en el manejo pesquero es necesaria la información de las diferencias biológicas entre los grupos discretos locales y entender los procesos genéticos y ecológicos que tienen influencia en su delineamiento (Palumbi, 1996; Ward y Grewe, 1995).

El estudio de la estructura genética de las poblaciones silvestres dependen de la disponibilidad de marcadores moleculares polimórficos neutrales. En el pasado la electroforesis de proteínas (aloenzimas) fué ampliamente usada para evaluar la variación genética de la poblaciones, actualmente los marcadores moleculares basados

en el estudio del DNA permiten obtener información acerca del flujo de genes, frecuencias alélicas (marcadores diplóides) o haplotípicas (marcadores haploides) etc.

Importantes características biológicas de las poblaciones, como el tamaño y la eficiencia productiva, están determinadas por características genéticas históricamente moldeadas por su interacción con el ambiente. Por lo tanto el estudio de la genética de poblaciones resulta de importancia prioritaria en el desarrollo de las estrategias efectivas de manejo y explotación de las pesquerías. Tales estrategias deberán enfocarse al mantenimiento de la salud (en términos conservacionistas) de las poblaciones que, a su vez, permita la obtención de la mayor ganancia económica posible.

Existen principalmente tres modelos de estructura poblacional, que pueden influir en el patrón de diferenciación genética entre diferentes localidades geográficas (Çiftci y Okumus, 2002): a) el panmítico: en el que toda la población constituye una sola unidad; b) el de islas: en el que la población está conformada por una serie de pequeñas subpoblaciones, sin intercambio entre poblaciones. c) aislamiento por distancia: en el que una población continua presenta un intercambio de genes con las poblaciones de zonas muy cercanas que disminuye con la distancia.

El flujo génico entre subpoblaciones como una característica de la población, es analizada también en los estudios de genética poblacional. Conforme se incrementa el flujo de genes entre dos poblaciones, la similitud entre éstas se va incrementando. Algunas veces la movilidad de individuos entre áreas no implica necesariamente el flujo génico debido a que puede estar condicionado por factores de temporalidad.

Fuentes de divergencia genética en peces marinos

La alta dispersión de las especies marinas está asociada con diferencias genéticas someras, aunque existen otros mecanismos de acumulación de diferencias genéticas

además del simple aislamiento por distancia (divergencia peripatrica) o por barreras geográficas (divergencia alopatica). La diversidad genética dentro de las poblaciones también puede ser favorecida por factores como la asincronía en el desove, la selección sexual, e incluso la compatibilidad de gametos que puede ser producida por pequeños cambios en las proteínas de reconocimiento, o en el número de genes (divergencia simpatica). En el océano, un factor importante para el aislamiento (al menos parcial) que potencialmente puede generar diferencias genéticas son las barreras físicas que limitan la deriva de larvas. Además del aislamiento por distancia, que en especies de mucha movilidad tendrían que ser en escalas geográficas grandes, diferencias conductuales en las subpoblaciones, selección, y por factores históricos delimitan discrepancias genéticas (como en poblaciones que, a pesar de no estar evidentemente aisladas, presentan divergencias por haber estado aisladas en el pasado) (Palumbi,1994). A pesar del supuesto general que la escasa diferenciación en especies de alta dispersión, y en especial en peces pelágicos (debido al potencial intercambio de migrantes y a la relativa escasez de barreras físicas en el ambiente pelágico, en comparación con sistemas arrecifales o de agua dulce), se han observado casos de divergencia genética en distancias relativamente cortas; lo que se ha explicado como resultado de la selección natural, aunque esto no quiere decir que la selección esté actuando directamente sobre el locus en observación. El ligamiento con otros loci, cuando alguno está siendo influenciado por la selección, puede generar nuevos patrones en la variación de frecuencias alélicas o genotípicas en el locus observado (Hilbish,1996).

La biogeografía

La información histórica es esencial para ubicar a las especies y a sus poblaciones en un contexto evolutivo, principalmente cuando se le ubica en un marco geográfico; el establecimiento de una especie, población o comunidad en estos contextos se conoce como biogeografía histórica. La única evidencia directa de la composición de las comunidades del pasado es el registro fósil, pero debido a su escasez en muchos taxa, la información filogenética y el desarrollo de los métodos filogenéticos han incrementado su importancia (Cunningham y Collins, 1998). La biogeografía tiene dos propósitos (Patterson, 1983): 1) usar la distribución de los organismos como guía de la historia planetaria buscando patrones de evolución y distribución y 2) interpretar estos patrones conjuntando la teoría evolutiva y las diferentes hipótesis de la historia geológica.

El primer intento sistemático para inferir la historia biológica a partir de información filogenética y geográfica fue la biogeografía vicariante (Croizat *et al.*, 1974). Esta argumenta que las distribuciones actuales de los organismos pueden estar reflejando la fragmentación (vicarianza) de grandes ámbitos de distribución ancestrales; a su vez reconoce que en ausencia de dispersión o extinción, el orden en el cual estas áreas se fragmentaron va a estar reflejada en la filogenia de los taxa correspondientes.

En la biogeografía los patrones se han explicado básicamente por dos procesos: dispersión-colonización, y fragmentación (vicarianza). Ambos deben ser considerados en un análisis, aunque el peso relativo de cada uno de ellos dependerá de las capacidades de dispersión del taxa en cuestión y de la historia geológica del sitio estudiado (Buskirk, 1985).

En la biogeografía vicariante, el enfoque tradicional que busca solamente determinar relaciones de área, puede obscurecer la existencia de aspectos biológicos más

complejos; incluso en el caso de áreas hermanas vecinas, la aparición o desaparición de una barrera pueden provocar complejos patrones de vicarianza e intercambio. Según la biogeografía vicariante, los patrones históricos incongruentes son considerados como ruido, que debe ser desechado (Cunningham y Collins, 1998).

Uso del DNA mitocondrial como marcador molecular

La reciente posibilidad generalizada de caracterizar genomas, parcial o totalmente, y el conocimiento de las bases moleculares de la variación genética han sido recursos importantes para el desarrollo de marcadores y el establecimiento de modelos evolutivos a nivel intra e interespecíficos (Li,1997). En las últimas décadas se han encontrado numerosos marcadores moleculares; algunos de los cuales se derivan de diferencias en las secuencias del DNA mitocondrial y de loci microsatelitales.

El DNA mitocondrial animal es una molécula circular compuesta de 37 genes que codifican 13 proteínas, 22 RNA de transferencia (tRNAs), y 2 RNA ribosomales (rRNAs). También posee una región no codificante conocida como región control, encargada de la regulación de la transcripción y replicación del genoma mitocondrial (Wolstenholme, 1992). Aunque el genoma mitocondrial se ha considerado como muy conservado, el orden en el cual se organizan los genes en la molécula de mtDNA es más variable de lo que se suponía, especialmente para los genes de los tRNAs (Dowling *et al.*1996). La tasa de mutación es alta comparada con la de los genes nucleares, aunque también es variable de una región a otra, de manera que es posible seleccionar un región apropiada para análisis evolutivos a diferentes escalas (Vawter y Brown,1986).

Para los animales superiores, la vía matrilineal es la ruta de transmisión primaria del DNA mitocondrial. Debido a la relativa rapidez de su tasa de evolución, su relativa neutralidad y la ausencia de recombinación, el mtDNA se ha convertido en una

herramienta muy empleada para análisis filogeográficos al nivel intraespecífico, por lo que las relaciones evolutivas entre los linajes maternos se pueden enriquecer con el estudio en un contexto geográfico (Avice, 1994). La variación genética molecular del mtDNA, tanto la alélica (haplotípica) como la nucleotídica proporciona una descripción fundamental de variación genética en los organismos

La filogenia de genes y la demografía de poblaciones están íntimamente relacionadas, de manera que las variables demográficas son factores que modulan los patrones demográficos de la genealogías (Avice, 2000). Es importante mencionar que los estudios filogeográficos se han realizado casi en su totalidad con DNA citoplásmico (de mitocondria o cloroplasto) aunque últimamente se ha promovido el uso de marcadores nucleares con el objetivo de evaluar modelos más sofisticados mediante el uso de marcadores complementarios que permitan descifrar una historia más completa de los patrones genealógicos de las poblaciones naturales (Carbone y Kohn 2001).

Hay que mencionar que aunque el mtDNA ha sido tratado como un marcador ideal debido a su capacidad para reconstruir filogenias e para inferir la historia de las poblaciones; la suposición de su neutralidad selectiva es incierta tomando en cuenta que la variación en los genes que codifican proteínas que participan en la fosforilación oxidativa (fuente del 95% de la energía de los eucariotes) puede influir en el desempeño metabólico (Da Fonseca *et al.*, 2008)

El Dorado

El dorado (*Coryphaena hippurus*) fue descrito por Lineo en la edición de 1758 de *Sistema Naturae*, sin ejemplar tipo y reportando la localidad tipo como “mar abierto”. *Choryphaena* es el único género de la familia Choryphaenidae, y se compone de dos especies: *C.hippurus* y *C. equiselis*.

La ubicación taxonómica supragenérica de la especie se desglosa de la siguiente manera:

Phylum *Chordata*

Subphylum *Vertebrata*

Superclase *Gnathostomata*

Clase *Osteichthyes*

Subclase *Actinopterygii*

Orden *Perciformes*

Suborden *Percodei*

Familia *Choryphaenidae*

Los Coryphaenidos son peces elongados y comprimidos con pequeñas escamas cicloideas. Su boca es alargada y muestra numerosas bandas de finos dientes; la línea lateral se curva por encima de la aleta pectoral. La aleta dorsal es muy larga, originándose en la base de la cabeza y extendiéndose casi hasta la cola, y está compuesta en los adultos de 52 a 66 radios. La aleta anal se origina en la parte media o anterior de la parte ventral y se extiende hasta la cola, y se compone de 23 a 30 radios. Las aletas pectorales tienen de 19 a 21 radios. La aleta caudal tiene una muesca central muy pronunciada, tiene 17 radios principales y de 10 a 14 radios caudales secundarios superiores e inferiores. Los machos maduros se caracterizan por poseer una cresta ósea prominente en la parte anterior de la cabeza. *In vivo* presentan una coloración muy llamativa, con la piel en tonos dorados combinados con el azul metálico y verdes en el lomo y los costados, y blanco y amarillo en las partes ventrales, también presentándose pequeños puntos negros en todo el cuerpo; en los ejemplares pequeños se presentan evidentes barras verticales en los costados del cuerpo.

En particular *C. hippurus* posee 58-66 radios en la aleta dorsal, 25-31 en la aleta anal, y 31 vértebras. La aleta anal es convexa y la pectoral tiene la mitad de la longitud de la cabeza. En la lengua existe un parche de dentículos pequeños y ovals .(Palko,*et al.* 1982)



Fig. 1.1 *Choryphaena hippurus* arriba:macho, abajo:hembra.

Distribución

Los dorados son peces principalmente oceánicos, con gran capacidad de dispersión activa, distribuidos en todas las aguas tropicales y subtropicales del mundo. Es muy raro que se encuentren por encima de la latitud 41° N y se encuentran generalmente restringidos por la isoterma de 20°C. En el Atlántico, son abundantes en el Golfo de México, en la corriente de Florida y en las costas atlánticas de Centro y Sudamérica. En el Atlántico occidental se han registrado desde Georges Bank (Nova Scotia) en el norte, hasta Río de Janeiro, Brasil, en el sur.

En el Atlántico oriental se han hecho registros desde la bahía de Vizcaya hasta el extremo sur de África. El dorado habita también el Mediterráneo y se encuentra

comúnmente en las islas Baleáricas, las Azores y Madeira, encontrándose también muy frecuentemente en la isla de Malta, en donde constituye un importante recurso pesquero. En el Pacífico oriental se ha registrado mar adentro a la altura de Oregon, de California, alrededor de las islas Galápagos, a lo largo de las costas de Perú y en la bahía de Panamá. En el Pacífico Occidental, el dorado se encuentra distribuido entre las latitudes 46°N y 38°S; se ha reportado en las islas Filipinas, así como a lo largo de la isoterma de 18°-19° C en el Mar de Japón , en aguas adyacentes al este de Taiwán , la parte norte de las islas Batan, y el Mar de Okhotsk. También ha sido colectado en las aguas de Tanganyika y Kenia, y al norte y centro del Océano Índico (Palko *et al.* 1982). Shcherbachev (1973) reportó la presencia del dorado a los alrededores de la punta sur de África, aún debajo de la latitud 35°S.

Distribución diferencial

Las larvas del dorado habitan las regiones tropicales de todos los océanos. En el Atlántico se han encontrado ejemplares jóvenes en la corriente de Florida durante todas las estaciones del año, presentando un pico de abundancia a principios de verano.

En el Golfo de México, el dorado es capturado casi exclusivamente durante los meses de verano, con capturas muy notables durante el mes de agosto. Este pico en la captura puede ser indicativo de migraciones que ocasiona una particular abundancia de estos peces en cortos períodos durante los cuales se realizan torneos de pesca de dorados.

Galea (1961) encontró que el dorado puede estar ampliamente distribuido en el Mediterráneo y que es capturado en cantidades significativas de agosto a noviembre.

En el Mar de Japón Kojima (1960) encontró que durante la temporada de pesca de junio a octubre, la presencia de peces de talla mayor se redujo progresivamente conforme avanzaba la temporada; señaló que la variación en la talla a través de la temporada

podía deberse a diferencias ecológicas entre los cardúmenes en desove (adultos) y los cardúmenes en desarrollo (jóvenes).

En África del este, el dorado es capturado de noviembre a junio, siendo principalmente pescado de enero a junio, con una mayor abundancia en el periodo de marzo a mayo. (Williams y Newell, 1957)

Factores determinantes de cambios de distribución

La temperatura parece ser el principal factor que determina la distribución del Dorado. En el Atlántico, Gibbs y Collette (1959) establecen la isoterma 20°C como la frontera natural de la distribución en el Hemisferio Norte; por su parte, Beardsley (1964) encontró que el dorado es más numeroso a finales de primavera y en verano cuando la temperatura superficial del agua alcanza los 26°-28°C . Erdman (1956) reportó un pico de abundancia en las aguas oceánicas de San Juan, Puerto Rico, en febrero y marzo, cuando la temperatura superficial del agua oscila alrededor de los 25°C.

El dorado no aparece en el Atlántico tropical cuando las temperaturas superficiales están debajo de los 21°C (Mather, 1954). Se presenta en aguas Baleáricas durante julio, cuando la temperatura del agua va de los 25 °C a los 26°C, y desaparece en octubre-noviembre, cuando la temperatura del agua cae a los 18°-20°C (Cabo, 1961).

En el Pacífico Kojima (1955, 1964) encontró que los dorados se encuentran a lo largo del año dentro de las latitudes 30°N y 30°S , y señala que en los lugares donde son capturados la temperatura superficial tuvo un registro de los 21°C a los 30°C. Birman (1965) registró la presencia del dorado en el mar de Okhotsk (Rusia oriental) durante agosto, cuando la temperatura superficial del agua fue de 16.1°C, no obstante que es una temperatura inusual para la especie. Birman sostiene que esto puede deberse al fenómeno regular de que los peces se introducen a mar de Okhotsk desde el Mar de Japón a través del estrecho de Laperuz. Wang (1979) reportó que cerca del 70% de la

captura de dorado en la línea costera de Taiwán se registró donde las temperaturas superficiales del agua eran de 26°C-27°C.

En las aguas pelágicas del este de la costa de África, William y Nellew (1957) encontraron que de marzo a mayo ocurre el periodo de máxima concentración de dorado cuando la temperatura superficial del agua alcanza los 29°C y hay bajos niveles de salinidad. El periodo de migración se encuentra entre noviembre y principios de junio. También señalan que la presencia del dorado puede estar relacionada con la llegada de la temporada de florecimientos planctónicos, de modo que los períodos de presencia del dorado coinciden con el período de mayor fertilidad en las aguas pelágicas. Esta hipótesis se ve reforzada por Wheeler (1953) que notó un patrón de migración similar en las islas Seychelles.

Reproducción

Los dorados son heterosexuales. El dimorfismo sexual en los adultos se expresa en la forma y perfil de la cabeza, teniendo en los machos una frente de caída casi vertical, mientras que en las hembras la caída de la frente es mucho más suave. El macho comienza a desarrollar la forma característica de la cabeza a partir de alcanzar una FL (longitud furcal) aproximada de 400 mm. Ambos sexos alcanzan la madurez sexual en el primer año de vida.

La fertilización es externa. Soichi (1978) estableció que el dorado mantenido en acuario desova en pares, aunque a veces la pareja es acompañado de uno a tres individuos.

El dorado tiene una amplia temporada de desove y los desoves múltiples son comunes. Shchervachev (1973) estableció que los dorados tienen desoves intermitentes, que aparentemente suceden a lo largo del año, pero en la periferia de los rangos de distribución el desove está confinado a las temporadas cálidas del año.

La presencia continua de dorados jóvenes en la corriente de Florida también indica que el desove puede efectuarse en todo el año. Beardsley(1967) indica que la temporada de desove en la corriente de Florida se extiende durante nueve meses (noviembre-julio) con un pico en el periodo de enero a marzo; también sugiere que los peces producidos de los desoves al inicio de la temporada, para el final de la misma aún no han madurado sexualmente y podrían desovar hasta el invierno. Anderson *et al.* (1956) encontraron que en la corriente de Florida, muchos de los dorados capturados durante abril y mayo estaban próximos al desove, mientras que los capturados en julio y agosto no lo estaban. Johnson (1978) indica que el desove se produce probablemente en respuesta a la aparición de temperaturas superficiales cálidas del agua, y de esta forma los desoves se efectúan antes en el Caribe y que en la corriente de Florida o en la corriente del Golfo de México.

En el Pacífico, se ha reportado desoves en el sur de Japón (Okada 1955) durante julio y agosto. Basado en la presencia de huevos y larvas Mito (1960), considera que la temporada de desoves alrededor de Kyushu va de mayo a agosto.

Longevidad

El dorado crece rápidamente a lo largo de su vida y su tiempo de vida máximo por lo general es de cuatro años. Observaciones en cautiverio confirman que su tiempo de vida es menor a cinco años.

Alimentación

Los dorados son depredadores muy ágiles y capaces de capturar presas de mucha movilidad; también es conocida su asociación con basura y objetos flotantes; en la corriente de Florida y en la corriente del Golfo obtienen mucho alimento de fauna asociada a los bosques de *Sargassum spp.* (como moluscos y crustáceos). Los adultos comúnmente buscan pequeños peces localizados entre objetos flotantes; aunque Kojima

(1967) señala que los dorados pueden sentirse atraídos por objetos flotantes y por estímulos distintos a la comida. La visión y presumiblemente los órganos estatoacústicos de la línea lateral están involucrados en la búsqueda de alimento (Shcherbachev,1973).

Rose *et al.* (1974) encontraron que los contenidos estomacales de los machos contenían mayor cantidad de alimento que las hembras, con lo que suponen que los machos son consumidores mas activos; también sostienen que los machos al tener una mayor masa corporal, requieren de más alimento para sostener su actividad metabólica.

La dieta del dorado va cambiando en el curso de su crecimiento, en la fase larval consume principalmente crustáceos, la mayor parte copépodos de la familia *Pontellidae*. También se han encontrado larvas de peces en individuos de longitud estándar mayor a 20mm.

Rose *et al.* (1966, 1974) encontraron que el pez volador (*Exocoetidae*) conforma aproximadamente el 25% del peso consumido en los adultos de Carolina del Norte. Gibbs (1959) y Rose (1974) encontraron con frecuencia *Sargassum sp.* en los contenidos estomacales, sin embargo esto puede deberse principalmente a que es consumido incidentalmente en el momento del forrajeo de pequeños peces y crustáceos que crecen en las comunidades de *Sargassum sp.*

En el Mediterráneo, Bannister (1976) encontró en el contenido estomacal peces voladores, peces de la familia *Scombridae*, pequeños dorados, peces piloto (*Carangidae*), crustáceos y especies no identificadas de medusas. En el Pacífico Central, Rothschild (1964) encontró al pez volador como el componente principal de la dieta, así como una cantidad considerable de camarones gempilidos y peneidos.

Pesca del dorado en el Atlántico Central-Occidental

El dorado se ha capturado en el Atlántico central-occidental por medio de la pesca recreativa, de la pesca artesanal a pequeña escala, y de pequeñas embarcaciones comerciales; también son capturados como fauna de acompañamiento en grandes embarcaciones comerciales. De acuerdo con reportes de la FAO, el dorado ocupa el séptimo lugar por su importancia en la pesca de peces pelágicos de gran talla en el área (del período 1989-1993) . Existe un incremento en la captura del periodo 1970-1974 (1700 millones de toneladas) al periodo 1989-1993 (2800 millones de toneladas). Aunque se sabe que en la región se pesca de manera importante en al menos 34 países estos reportes provienen de sólo ocho, por lo que probablemente se encuentren subestimados. La importancia de su captura varía mucho de una región a otra, en las Antillas menores es el pez pelágico de gran talla más importante en términos de peso descargado. Los países del Caribe occidental no consideran al dorado como una especie significativa dentro de sus reportes nacionales de pesca. (Mahon, 1999).

Estudios de genética de poblaciones del dorado.

Los estudios genéticos en el dorado son escasos; Oxenford y Hunte (1986) plantearon la existencia de dos subpoblaciones de dorado en el Atlántico Occidental, con su frontera en las proximidades de Puerto Rico. Sin embargo, estudios recientes no han confirmado esta interpretación. Wingrove (2000) utilizó variaciones en el DNA mitocondrial y encontró que el dorado en el Atlántico Central-Occidental, incluyendo el Golfo de México, pertenece a una sola población. Rivera y Appeldoorn (2000) en su estudio de edad-crecimiento no encontraron diferencias de crecimiento en los alrededores de Puerto Rico como esperaban Oxenford y Hunte (1986). En las aguas oceánicas de Venezuela el pico de disponibilidad para la pesca del dorado tampoco concuerda con la

migración hacia el norte de las poblaciones sureñas propuestas por Oxenford y Hunte (1986). La población del Golfo de México es considerada como parte de la población del Atlántico central debido a la falta de evidencia de lo contrario (Prager, 2000).

En el Mediterráneo, Pla y Pujolar (1999) analizaron la variabilidad genética mediante aloenzimas en poblaciones de aguas interiores (Sicilia, Mar Ioniano y Tyreano) y exteriores (Mallorca y Canarias) del Mediterráneo y encontraron que, aunque los niveles de variabilidad en función de polimorfismo y heterozigocidad fueron moderadamente altos, no hay divergencia genética considerable entre las regiones.

Rocha-Olivares *et al.* (2006) efectuaron estudios de patrones de restricción (RFLP's) del gen mitocondrial NADH1 en el Pacífico central (Los Cabos, Punta Lobos, La Paz (BCS), Mazatlán (Sin.) y Ohahu (Hawaii). En sus resultados encontraron valores de divergencia altamente significativos entre el conjunto de Baja California Sur, Sinaloa y Hawaii, a pesar de la relativa cercanía (tomando en cuenta las características de dispersión de la especie) de los puntos de muestreo. En la misma zona Diaz-Jaimes *et al.* (2006), igualmente con NADH1, realizaron la evaluación mediante el análisis de secuencias pero con un muestreo diferente, en el que se incorporaron muestreos con repeticiones temporales; que incluyeron Sonora (2003), Baja California Sur (2002,2003) , Sinaloa (2003,2004) y Chiapas (2003,2004,2005) en los que se encontraron bajos niveles de diversidad nucleotídica, y sin diferencias temporales ni espaciales, en contraste a lo descrito por Rocha-Olivares *et al.* (2006); además se estimaron los parametros de expansión histórica encontrando que las poblaciones muestreadas sufrieron episodios de reducción-expansión congruentes con los períodos glaciares e interglaciares (~100,000 años atrás).

Zona de Estudio

Características generales del Océano Atlántico

Tiene una extensión cercana a los 80 millones de km², cubriendo aprox. el 20% de la superficie terrestre. La cordillera dorsal meso-atlántica (MAR) corre de Norte a Sur a lo largo de la parte central del Atlántico, desde Islandia en el norte hasta el sur en las islas Bouvet y Tristan da Cunha. Esta cordillera divide el Atlántico en dos depresiones elongadas, las depresiones de ambos lados están divididas en varias cuencas formadas por crestas transversales que a su vez se encuentran en los límites de cuatro placas tectónicas: Euroasiática, Norteamérica, Sudamericana y Africana.

La salinidad de las aguas superficiales en mar abierto varía de 33 a 37 partes por mil (ppm) y varía según la latitud y la estación. Las temperaturas superficiales, que varían también con la latitud, los sistemas de corrientes, las estaciones y reflejan la distribución de la radiación solar pueden variar de los -2°C a los 29°C. (Aiken, 2000)

El Mar Caribe

El Caribe es el mar adyacente más grande del Atlántico. Se caracteriza, entre otras cosas, por una rápida transición entre el máximo calentamiento (mediados de verano) y el máximo enfriamiento (mediados de otoño) asociado a la temporada de huracanes.

Se localiza entre las latitudes 8°N y 22°N, y las longitudes 60°W y 89°W, con longitudes aproximadas de 1500 km Sur-Norte, y 3000 Este-Oeste. Tiene una profundidad promedio de 4400m y cuenta con cinco cuencas principales: Granada (Antillas menores), orientada de Este a Oeste, se conecta con el Atlántico a través del Paso de los Vientos; Cuenca de Venezuela, Cuenca de Colombia, Trinchera de Caimán, y la Cuenca de Yucatán.

Las masas de agua del Atlántico penetran directamente a la Cuenca de Venezuela. La Cuenca de Venezuela y la Cuenca de Colombia están separadas por la Dorsal Beata, que es una cadena montañosa submarina. La Trinchera de Caimán es una cuenca alargada que tiene también un intercambio de masas de agua con la Cuenca de Colombia.

Uno de los aspectos más importantes del Mar Caribe es la barrera topográfica formada por el Arco Antillano, que sólo permite un limitado intercambio de masas de agua con el Atlántico.

Desde el cierre de la comunicación marina en Panamá, hace 3.6 millones de años, la región experimentó cambios en su temperatura, lo que promovió la desaparición y migración de especies. Algunas especies lograron mantener nexos genéticos y conservan una amplia distribución regional, mientras que otras han experimentado divergencia como resultado del aislamiento y la deriva génica (Weinberg y Starczak, 1989)

El Mar Mediterráneo

El Mediterráneo es un mar intercontinental, que conforma un sistema marino semicerrado; se encuentra entre las latitudes 30° N y 46° N y las longitudes 5°50' W y 36° E. Intercambia masas de agua y calor con el norte del océano Atlántico. El extremo oeste conecta con el Atlántico por medio del estrecho de Gibraltar, de un ancho de aproximadamente 13 km. Está compuesto por varias cuencas, entre las que destacan la cuenca Egea, la cuenca Jonia, la cuenca Levantina, la cuenca Baleárica y la cuenca Alborana. Las cuencas del Mediterráneo son cuencas de evaporación, que se realimentan con agua del Atlántico. El agua proveniente del Atlántico incrementa la densidad del agua interior por efecto del exceso de evaporación en relación a la precipitación.

Existen cuatro aspectos que dominan la paleoceanografía del Mediterráneo: su geografía aislada, su conexión con el Atlántico (principal medio de colonización de biota), el régimen climático que tiene fuerte influencia en la salinidad y distribución de los organismos, y el nivel del mar que determina la conectividad hidráulica entre cuencas. La biodiversidad del Mediterráneo representa entre el 4% y 18% de la biodiversidad marina mundial y más de un cuarto de sus especies son endémicas (Tortonese,1985); esta alta biodiversidad puede deberse a la complicada historia geológica de la región. El Mediterráneo ha experimentado desde una desecación casi total hace aprox. 5.3 millones de años (conocida como la “crisis de salinidad del Mediano) hasta ciclos de glaciaciones seguidos por períodos interglaciares cálidos durante el Cuaternario (Partarnello *et al.* 2007). La historia geográfica sugiere que las comunidades contemporáneas de especies se componen de especies Atlántico-Mediterráneas, especies panoceánicas, especies endémicas (paleoendémicas (Mioceno), neoendémicas(Plioceno)), especies subtropicales Atlánticas (remanentes interglaciares), especies boreales Atlánticas (remanentes de los períodos glaciares); especies invasivas del Mar Rojo y del Atlántico Oriental (Partarnello *et al.* 2007).

El Golfo de México

El Golfo de México está situado en la zona subtropical entre las latitudes 18° N y 30° N Y las longitudes 82° W y 98° W. Es una cuenca semicerrada que se comunica con el océano Atlántico por el estrecho de Florida y con el mar Caribe por el canal de Yucatán. Las condiciones atmosféricas sobre el Golfo de México hacen que el intercambio de masas de aire frío y seco del continente y las masas de aire de origen marítimo y tropical provoquen frentes, principalmente en el periodo de octubre-abril. Durante el verano, esta región se ve afectada por tormentas tropicales, de las cuales el 60% tiene

intensidad de huracán. Su principal mecanismo de circulación está asociado a la entrada de aguas por el canal de Yucatán y su salida por el estrecho de Florida.

Principales corrientes superficiales del Atlántico en el área de distribución del Dorado

En el noreste del Atlántico las aguas relativamente salinas y cálidas provenientes de la Corriente del Golfo entra a la región en forma de dos corrientes: la Corriente Noratlántica (NAC) y la Corriente de Azores (AC), la NAC entra desde el Oeste a la altura de la latitud 53° N y la AC entra entre los 35° N y 36° N. La AC es derivado de un complejo de corrientes llamado Giro Subtropical Norte, que se ubica en el Noreste del Atlántico compuesto por la Corriente de Portugal (PC), la Corriente de las Canarias (CC), y la Corriente Norecuatorial (NEC) ubicada alrededor de los 15°N. En el sur, el principal circuito de corrientes es el Giro Sur Subtropical, formado por la Corriente Surecuatorial (SEC) (que se extiende a través del ecuador), la Corriente Brasileña (BC), la Corriente SurAtlántica (SAC) y la Corriente Benguela (BeC).

El sistema de corrientes en el ecuador esta dominado por la NEC y la SEC (3°N-15°S) que son una región ancha de flujo uniforme en sentido Este-Oeste. A su vez en la porción Este de la región la Contracorriente Surecuatorial (SECC) (7°S-9°S) se presenta como estacional, desapareciendo a principios de Febrero, y tiene su mayor fuerza durante el otoño boreal entre los 3°N y 9°N.

Al Sur de la Contracorriente Surecuatorial (SECC) llega un brazo de la Corriente Surecuatorial (SCE) que se origina de la BeC, este brazo se bifurca en la inmediaciones de los 10°S-12°S y alimenta principalmente en el Norte a la corriente Norbrasileña y en el sur a la Corriente Brasileña (BC) que corre a lo largo de la costa Sudamericana y

sirve como frontera en el Oeste del Giro Subtropical Suratlántico (Peterson y Stramma, 1991).

Corrientes del sistema Caribe-Golfo de México

Corriente Norbrasileña

Es una corriente de agua caliente que acarrea agua de origen Sur-Atlántico a lo largo de la costa de Brasil. Sus contraparte son la corriente Somalí del océano Índico y la corriente Costeña de Nueva Guinea en el Pacífico. Esta corriente juega dos funciones: primero cierra el giro de la corriente eólica ecuatorial alimentando el sistema local de corrientes; y además se convierte en un conducto transecuatorial de transporte de aguas superficiales (Jhons *et al.* 1998) . Existe una variación estacional significativa en la corriente Norbrasileña en el norte del ecuador; durante la primavera boreal la corriente Norecuatorial se ausenta e incluso cambia de rumbo , no se sabe de manera clara hacia donde se dirige la corriente Norbrasileña durante este periodo , se sospecha que parte de esta agua continúa su camino hacia el norte en una lámina subtermoclinar durante cortos lapsos durante este periodo (Bourles *et al.*,1999).

Corriente de las Antillas

La corriente de las Antillas fluye por el lado noreste de las Antillas para juntarse con la corriente de Florida pasando por fuera de las Bahamas (Gunn,1982)

Corriente del Caribe

La corriente del Caribe transporta cantidades significativas de agua hacia el Norte a través del Caribe y las introduce al Golfo de México, vía la Corriente de Yucatán. La fuente de agua de la corriente del Caribe proviene de las corrientes Norecuatorial, Norbrasileña, y Guyana (Hernandez-Guerra *et al.*, 2000). En la parte sur alcanza su mayor intensidad con velocidades de 70cm/s a lo largo de las costas de Venezuela y las

Antillas menores. La corriente se va compactando hacia el Oeste conforme atraviesa la Trinchera de Caimán y llega hasta la península de Yucatán (Fratantoni, 2001) .

Corriente de Yucatán

El paso que conecta el Mar Caribe y el Golfo de México es conocido como el canal de Yucatán o estrecho de Yucatán. A través de este pequeño paso fluye la corriente de Yucatán que es el principal flujo que provee de agua al Golfo de México, ya que el aporte de agua a través del estrecho de Florida es mínimo y episódico (Ochoa ,2001).

De acuerdo con Merino (1997) existen surgencias cíclicas estacionales en esta zona. Durante la primavera-verano, el agua que emerge desde el fondo forma una columna bilaminar sobre la placa de Yucatán, debido a la fuerte estratificación entre las aguas superficiales y las aguas de la surgencia, las dos masas de agua difícilmente se mezclan hasta que llega el invierno cuando viene el periodo de nortes.

Corriente Lazo

Es una corriente levógira que une la Corriente de Yucatán con la Corriente de Florida. Alcanza velocidades superficiales de 80cm/s. La posición de la corriente Lazo es variable, por un extremo tiene una vía casi directa con la Corriente de Florida, manteniendo una recirculación casi permanente conocida como el Remolino Cubano. (Hofmann *et al.*,1986)

Corriente de Florida

La corriente de Florida es considerada como el inicio de la Corriente del Golfo. La corriente de Florida recibe masas de agua de dos fuentes principales: la Corriente Lazo y la corriente de las Antillas. De estas dos la principal es la Corriente Lazo, por lo que esta corriente esta fuertemente nutrida por aguas del Golfo de México. (Fuglister, 1951)

Sistema de Corrientes del Golfo

La Corriente del Golfo se nutre de las corrientes que vienen del Caribe y pasan por el Golfo de México, saliendo como la corriente de Florida. Es precisamente después de la corriente de Florida que este sistema continúa su recorrido hacia el norte hasta llegar al Noratlántico (conocido como Corriente del Golfo), donde vira al este, por lo que este sistema juega un importante rol en el aporte de calor y modificación de la salinidad del polo, así como para transportar calor al subcontinente europeo. La Corriente del Golfo comienza formalmente en Cabo Haterras, donde la Corriente de Florida termina al chocar con tierra. La posición de la corriente conforme va dejando la costa cambia a través del año: en el otoño cambia hacia el Norte, y en el invierno y principios de primavera cambia hacia el Sur. (Frankignoul, 2001)

Corrientes en la frontera Atlántico-Mediterráneo

Corriente de Azores

La Corriente Azores se origina como un brazo de la Corriente del Golfo cerca de Grand Banks (40°N, 45°W) . Durante el invierno, el área de origen consiste en un flujo simple, mientras que en el verano el flujo se bifurca , la rama Norte se incorpora directamente a la corriente Azores, mientras que la rama Sur fluye al Suroeste y forma una horquilla ciclónica antes de mezclarse con la corriente de Azores. (Klein,1989). La corriente de Azores fluye al Sureste hasta que atraviesa la línea media del Atlántico aprox. 35°N 45°W, entonces viaja hacia el Este hasta las cercanías de la costa africana ; aquí la corriente se curva a través del Golfo de Cádiz, donde algo de esta agua se incorpora al flujo de salida del estrecho de Gibraltar. (Jonson,2000)

Corriente de las Canarias

La Corriente de las Canarias fluye a lo largo del Norte de la costa africana de Norte a Sur entre los 30°N y 10°N. Un brazo de la corriente de Azores acompaña la Corriente de las Canarias a lo largo del desnivel entre el archipiélago de las Canarias y la Meseta de Madeira (Zhou, 2000).

Sistema de corrientes de Portugal

El sistema comprende tres corrientes: la Corriente de Portugal, la Contracorriente costera de Portugal, y la Corriente costera de Portugal. El sistema de Corrientes de Portugal es alimentado por el Corriente Noratlántica y por la Corriente de Azores (Pérez et al. 2001).

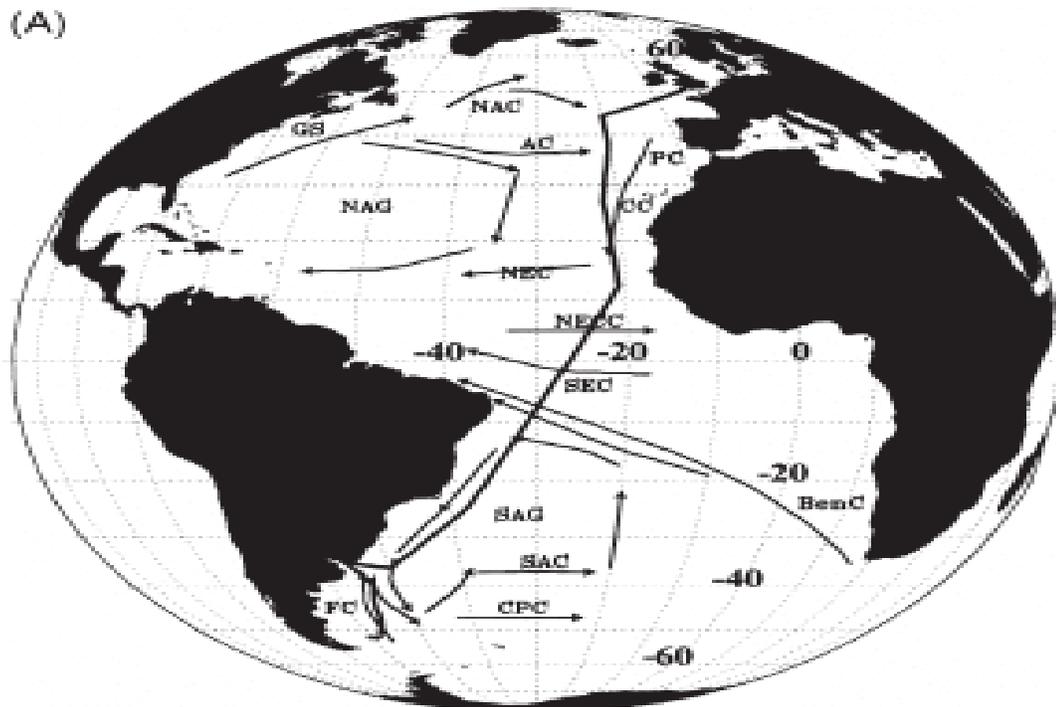


Fig.1.2 Algunas corrientes del Atlántico: Corriente del Golfo (GC) Corriente Nor-Ecuatorial (NEC), Corriente Sur Ecuatorial (SEC), Corriente de Azores (AC), Corriente de las Canarias (CC), Sistema de corrientes de Portugal (PC). Tomado de Aiken *et al.* (2000).

Principales masas de agua del Atlántico

Masa Noratlántica Occidental (WNAW)

Esta masa domina el Noratlántico y se encuentra en la cuenca de Norteamérica y la cuenca Norafricana , y la cuenca Europea y Labrador en el Sur. Es transportada por la Corriente del Golfo desde el Caribe y el Mar de los Sargasos a través del Atlántico norte para llegar hasta la corriente Noratlántica y Azores. Su extensión está limitada a la longitud 31° W aprox. por la cordillera Central Mesoatlántica (Aiken *et al.* 2000).

Masa Noratlántica Oriental (ENAW)

Se origina de la combinación de la Masa Noratlántica Occidental y la Masa Subsolar, y se cree que es formada durante el invierno en la superficie del Noratlántico Oriental. Una variante de origen subtropical (ENAWt), es formada en el norte de las orillas de la Corriente de Azores. Probablemente la ENAWt es resultado de la mezcla de aguas subtropicales y remanentes de la Masa Antártica Intermedia (Aiken *et al.* 2000).

Masa Central Súr-atlántica (SACW)

Fluye hacia el norte a través del ecuador en una zona de transición a una latitud aproximada de 15°N para mezclarse con la ENAW arrastrada por el límite Sur de la Corriente de las Canarias. Las corrientes provenientes del Este y el Oeste tienen mucha influencia en las propiedades de la superficie de la SACW en los trópicos. También tiene aporte de agua proveniente del Amazonas acarreada por la corriente Norecuatorial. La SACW es transportada al Oeste de la región Suratlántica por la Corriente de Brasil, que define su extensión hacia el Sur en los 44°S (Aiken *et al.* 2000).

Masa Superficial Subantártica (SASW)

Es acarreada hacia el Norte por la Corriente Falklan a lo largo del borde continental alcanzando los 36°S. Es transportada en los 500m superficiales y se caracteriza por su

relativamente alta temperatura y salinidad por debajo de la superficie, con una temperatura uniforme de 8-9°C (Aiken *et al.* 2000).

JUSTIFICACION

Dentro de las diversas actividades relacionadas con la explotación de los recursos marítimos, se encuentra la pesca deportivo-recreativa que tiene como objetivo primordial el esparcimiento, sin un fin comercial. La ley de pesca en México establece que las especies dedicadas a la pesca deportivo-recreativa no son susceptibles de explotación comercial, dentro de las cuales se encuentra el dorado.

Debido a su capacidad de reponer sus poblaciones y sus altas tasas de reproducción, altas tasas de crecimiento, el dorado es una especie susceptible a la explotación comercial. Aunque su captura aparentemente no representa ningún riesgo en la preservación de la especie, la explotación debe estar orientada a garantizar su disponibilidad como recurso a largo plazo.

La administración pesquera tradicionalmente se ha basado en datos demográficos básicos (tamaños poblacionales, tasas de reproducción, etc.). Sin embargo se requiere la incorporación de criterios a partir de datos genéticos, ya que la variación génica resulta un recurso de valor adaptativo ante las presiones ambientales. Estudios como el presente son por lo tanto de suma importancia si tomamos en cuenta la escasez de investigaciones similares y la amplitud de la zona que abarca, además de representar una contribución a la historia biogeográfica general del Atlántico.

HIPOTESIS

Debido a la alta capacidad de dispersión activa que tiene el dorado, es de esperarse uniformidad genética al menos en las poblaciones más cercanas; en la región del centro del Atlántico Occidental (región Caribe-Golfo) ya se ha reportado uniformidad genética para la especie (Wingrove, 2000, Rivera y Appeldoorn 2000). En el Mediterráneo, aunque el estudio de Pla y Pujolar (1999) muestra uniformidad genética entre el interior y el exterior de esta zona no podemos asumir que nuestros resultados serán similares, debido a otros estudios con peces pelágicos y otros organismos (Patarnello *et al.* 2007, Alvarado Bremen 1998) se ha observado que no hay un patrón generalizado para la estructura genética de las especies del Mediterráneo. Tomando en cuenta la baja longevidad del dorado y las posibles barreras entre el Atlántico Oriental y Occidental, se podrían esperar diferencias entre estas dos regiones.

La relación filogeográfica del Caribe con el Golfo de México ya ha sido reportada para diferentes grupos taxonómicos, así como su estrecha relación con el Pacífico por su contacto previo a la emersión del canal de Panamá (Weinberg *et al.*,1989). Las poblaciones del Mediterráneo según Patarnello *et al.* (2007) pueden tener origen en el Atlántico Oriental o en el Indo –Pacífico.

OBJETIVOS

Objetivos generales

- Determinar si existe divergencia genética entre las poblaciones de *C. hippurus* del Atlántico.
- Relacionar la filogeografía y la estructura genética poblacional con fenómenos ambientales y biológicos.

Objetivos particulares

- Obtener parámetros de la diversidad genética mediante un análisis del marcador de DNA mitocondrial Citocromo B.
- Evaluar si existe divergencia poblacional entre los diferentes niveles jerárquicos: entre las poblaciones de una región y entre las poblaciones de las diferentes regiones analizadas dentro de la cuenca.
- Realizar estimaciones de coalescencia entre haplotipos de la región de mtDNA y relacionarlas con procesos histórico-demográficos.

METODOLOGÍA

Colecta del material biológico

Para los análisis se utilizaron muestras de tejido muscular de individuos colectados durante la descarga de barcos de pesca de peces pelágicos (principalmente atuneros) como parte de su pesca incidental o bien de individuos provenientes de botes de pesca deportiva. Las muestras fueron resguardadas dentro de tubos de plástico utilizando amortiguador DMSO como conservador.

Tabla 1. Relación de muestras obtenidas y localidades.

| Población | Num. de muestras | Localidad | Num. Muestras por localidad |
|--------------------|------------------|------------------|-----------------------------|
| Caribe | 35 | Playa del Carmen | 35 |
| Golfo de México | 27 | Tuxpan/Tampico | 23/4 |
| Atlántico Oriental | 30 | Senegal | 30 |
| Mediterráneo | 34 | Tunisia | 34 |

Extracción del DNA

La extracción de DNA total se realizó mediante el protocolo Chrys-Lysis, y Proteinasa K (Laird et al., 1991). Aproximadamente 20 mg de tejido fueron incubados en amortiguador Tris-EDTA-SDS-NaCl por 24 horas a 37°C. Transcurrido ese lapso de tiempo los tubos fueron centrifugados a 10,000 r.p.m. durante 10 minutos. El sobrenadante fue recuperado en un tubo limpio al cual se le adicionaron 500 microlitros de isopropanol y centrifugados durante 5 minutos. El sobrenadante fue desechado, el DNA precipitado con etanol y centrifugado por 5 minutos adicionales. El DNA

precipitado fue resuspendido en amortiguador TE (10mM Tris 1 mM EDTA) y almacenado a -20°C hasta su utilización.

Amplificación de la región Citocromo B del DNAmitocondrial

Los oligonucleótidos utilizados para la amplificación de un fragmento de la región Citocromo B del DNA mitocondrial fueron Glu-5 (5'-TGACTTGAARAACCAAYCGTTG) (reportado en Hyde et al. (2005)) y CytBChR (5'-ATTCGTCTTCATTGGCCAAG). Las reacciones de PCR consistieron en una mezcla de reacción en 15 microlitros conteniendo 10-100 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 de polimerasa de DNA *platinum Taq* (Invitrogen, Cat. 10966-030). La amplificación consistió en 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. Los fragmentos amplificados fueron separados en geles de agarosa al 1% y teñidos con bromuro de etidio. Los fragmentos fueron visualizados en un transiluminador con luz ultravioleta y fotografiados para su posterior análisis.

Secuenciación

Una vez confirmada la amplificación del fragmento en cuestión, se realizaron amplificaciones en reacciones de 50 microlitros mismas que fueron posteriormente purificadas mediante un kit de columnas de purificación de membrana sílica (QIAGEN, No. de catálogo 28183), siguiendo el protocolo sugerido por el proveedor. Los productos purificados fueron secuenciados con el primer Glu-5 mediante un equipo ABI3100 de 16 capilares utilizando el método Big Dye Terminator fluorescent based

sequencing. El procedimiento de secuenciación se realizó en el laboratorio de Bioquímica Molecular de la UBIPRO.

El fragmento de trabajo se obtuvo del análisis visual del electroferograma, recortando las secuencias en el fragmento más amplio posible con una señal limpia. Las posiciones no definidas fueron determinadas bajo un criterio conservador (insertando el nucleótido homólogo más frecuente observado en el resto de las secuencias) y las posibles sustituciones fueron confirmadas y aceptadas sólo cuando se obtuvo una señal clara en el electroferograma.

Alineamiento

Se realizó un alineamiento múltiple con el programa ClustalX. Un alineamiento múltiple es el alineamiento de tres o más secuencias para alcanzar la máxima similitud entre ellas. El propósito es colocar las bases nucleotídicas homólogas en columnas. El resultado de este proceso es un modelo hipotético de homología posicional entre residuos. La construcción del alineamiento se efectúa en base al método de alineamiento progresivo; la idea básica es generar un árbol filogenético inicial por medio de una serie de alineamientos por pares y entonces seguir el orden del árbol filogenético para construir el alineamiento múltiple. El método de alineamiento progresivo consta de tres fases:

Construcción de matriz de similitudes entre pares de secuencias

Los índices de la matriz son calculados como el número de apareamientos múltiples (k) en el mejor alineamiento entre dos secuencias menos una sanción fija para cada gap (base faltante). Los índices son calculados como el número de identidades en el mejor alineamiento dividido entre el número de residuos comparados excluyendo los gaps.

Ambos índices se registran como porcentajes de identidad y se convierten en distancias dividiendo entre 100 y restándolo a 1.0.

Construcción del árbol guía

Los árboles guía se construyen con la matriz de similitudes del paso anterior con el método *Neighbour-Joining*. Se producen árboles sin raíz con longitudes de ramas proporcionales a la estimación de divergencia de cada brazo. La raíz es colocada con el método del punto medio, en una posición donde el promedio de las longitudes de los brazos de cada lado son iguales. Estos árboles también se utilizan para asignar un peso para cada secuencia. Los pesos dependen de la distancia del brazo desde la raíz.

Alineamiento progresivo

El procedimiento básico es usar una serie de alineamientos por pares para alinear grupos de secuencias más largas siguiendo el orden de ramificación del árbol guía. Para cada paso se utiliza un algoritmo con una matriz de pesos de residuos y penalidades para los gaps de apertura y extensión. Cada paso consiste en alinear dos alineamientos existentes o secuencias. Los gaps resultantes de alineamientos anteriores permanecen, de acuerdo al logaritmo básico empleado, se introducen nuevos gaps en cada etapa con sus penalidades.

Elección del modelo de sustitución de nucleótidos

La reconstrucción filogenético puede verse como un problema de inferencia estadística, por lo que requiere un modelo de evolución molecular de las secuencias. Los modelos de sustitución de nucleótidos en secuencias son utilizados para determinar las probabilidades con las que suceden los eventos de sustitución de nucleótidos.

La selección del modelo de sustitución de nucleótidos se realizó con el programa MODELTEST (Posada 1998), diseñado para comparar diferentes modelos de sustitución de nucleótidos. Calcula la prueba estadística de proporción de verosimilitud, que es una prueba utilizada para determinar si los datos admiten un modelo de mayor verosimilitud con respecto a uno de menor verosimilitud. El de mayor verosimilitud es aceptado como el mejor cuando la proporción de verosimilitud $(-\log(\text{verosimilitud del modelo de menor verosimilitud}) / -\log(\text{verosimilitud del modelo de mayor verosimilitud}))$ es suficientemente amplia como para considerar que la diferencia no se produjo por efecto del azar. La fórmula completa es:

$$LRT = -2 \{ \ln[L(\theta_p | y)] - \ln[L(\theta_{p+q} | y)] \} \approx \chi_q^2$$

Donde: n = tamaño de muestra, p = cuenta de parámetros libres q = parámetros adicionales del modelo de mayor verosimilitud $L(\theta_p | y)$ = verosimilitud de los parámetros de los modelos; $\ln[L(\theta_p | y)] = -n/2 \ln(RSS/n)$, RSS = suma residual de cuadrados para un modelo lineal.

El uso de modelos que se ajusten mejor a los datos obtenidos representa la obtención de aproximaciones filogenéticas más confiables.

Diversidad haplotípica

Se cuantifica como la probabilidad de que dos haplotipos elegidos al azar sean diferentes en la muestra calculado con la fórmula

$$h = \frac{n}{n-1} (1 - \sum f_i^2)$$

Donde " f " es la frecuencia del haplotipo, n es el tamaño de la muestra.

Diversidad nucleotídica

Es la probabilidad de que dos nucleótidos homólogos elegidos al azar sean diferentes.

$$\pi_n = \frac{\sum_{i=1}^K \sum_{j<i} p_i p_j d_{ij}}{L}$$

Donde d_{ij} es la estimación del número de mutaciones ocurrida desde la divergencia de los haplotipos i y j , k es el número de haplotipos y p_i es la frecuencia del haplotipo i , y L es el largo de la secuencia, el modelo asume la ausencia de recombinación y que la secuencia es selectivamente neutra.

Análisis Molecular de Varianza (AMOVA)

El AMOVA es un método para estimar diferenciación poblacional a partir de datos moleculares. El AMOVA procesa cualquier tipo de datos moleculares brutos como una matriz, indicando ausencia y presencia respectivamente, de un marcador (base nucleotídica, fragmento de restricción, evento mutacional). Luego se calculan las distancias Euclidianas entre pares de haplotipos, como la resta de un vector en el otro, de acuerdo a la fórmula $(p_i - p_k)$. Así se obtiene una matriz de distancias para todos los pares de vectores, y es dividida en submatrices que representan las subdivisiones de la población. Las matrices se arreglan de manera que las submatrices en la diagonal de la matriz más grande son pares de individuos en la misma población mientras aquellas por fuera de la diagonal representa los pares de individuos de diferentes poblaciones, la suma de diagonales en las matrices y submatrices produce sumas de cuadrados para varios niveles jerárquicos de la población.

Estas sumas de cuadrados se analizan por un análisis anidado de varianza. En un análisis de varianza (ANOVA) anidado los datos se ordenan jerárquicamente y los

promedios cuadrados se computan para los grupos en todos los niveles de jerarquía. Los componentes de varianza se pueden usar para calcular una serie de estadísticos llamados estadísticos Φ utilizados para haplotipos, que resumen el grado de diferenciación entre subdivisiones jerárquicas del conjunto de datos y son análogos a los estadísticos F .

Los índices de fijación se determinan de manera jerárquica a diferentes niveles de la estructura poblacional para indicar la diferenciación entre subpoblaciones de una población (F_{SG}), entre demes dentro de los grupos (F_{GT}), y entre demes de toda la población (F_{ST}).

Los estadísticos pueden ser tratados como hipótesis de diferenciación, p.e. F_{ST} que puede ser tratado como una hipótesis de diferenciación entre la población y las subpoblaciones que la componen. Estas hipótesis se pueden probar usando la distribución nula de la varianza de la población; si la varianza de las subpoblaciones no difieren significativamente de la distribución nula de la varianza de la población, la hipótesis de que estas subpoblaciones son diferentes de la población completa es rechazada partiendo del principio de que cuando una población se divide en subpoblaciones aisladas se reduce su heterocigocis (en marcadores nucleares) por efecto de la deriva génica. Asimismo presionará para una fijación más rápida que en una población indiferenciada.

Los estadísticos Φ , empleados como análogos de los F para haplotipos (por lo cual son los utilizados en el presente estudio), la diferencia entre ambos índices es que, al no poder utilizarse la heterocigosis observadas en marcadores mitocondriales, se emplea la diversidad nucleotídica de los haplotipos.

Prueba de F pareada

El declinamiento de la heterocigocidad (en marcadores nucleares) por subdivisión se cuantifica con el estadístico F de Wright (o índice de fijación). El estadístico F mide la diferencia entre la heterocigocidad promedio entre las diferentes subdivisiones de la población, y la frecuencia potencial de heterocigocidad en el caso hipotético de que los miembros de la población se mezclen de manera libre.

Las pruebas de AMOVA se computaron con el programa Arlequín 2.000 (Schneider *et al.* 2000).

Demografía histórica

Los parámetros de la demografía histórica τ (tiempo de coalescencia), θ_0 y θ_1 (índices de coalescencia antes y después de la última expansión, respectivamente) se obtuvieron con el programa Arlequin 2.000 (Schneider *et al.* 2000), utilizando la distribución de frecuencias del número de diferencias nucleotídicas entre pares de secuencias (mismatch) (Rogers y Harpending, 1992). El modelo asume 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 mutación de 1.3% del citocromo B para teleósteos (Martín y Palumbi, 1993) y T es el tiempo en años desde la expansión, $\theta_0 = 2\mu N_0$ antes de la expansión, $\theta_1 = 2\mu N_1$ después de la expansión, N es el tamaño efectivo poblacional de hembras para una población inicial N_0 , que se asume 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).

Distribución de diferencias

Es la distribución del número observado de diferencias entre pares de haplotipos. Asumiendo una población haploide en equilibrio que crece en tamaño súbitamente de N_0 a N_1 pasadas τ generaciones, la probabilidad de observar S diferencias entre dos haplotipos elegidos al azar esta dada por:

$$F_s(\tau, \theta_0, \theta_1) = F_s(\theta_1) + \exp\left(-\tau \frac{\theta_1 + 1}{\theta_1}\right) \sum_{j=0}^s \frac{\tau^j}{j!} [F_{s-j}(\theta_0) - F_{s-j}(\theta_1)]$$

donde $F_s(\theta) = \frac{\theta^s}{(\theta+1)^{s+1}}$ es la probabilidad de observar dos haplotipos elegidos al azar con s diferencias en una población estacionaria (Watterson, 1975).

Se puede usar la suma de desviaciones al cuadrado (SSD) entre las diferencias observadas y esperadas como una prueba estadística.

Red de distancias mínimas

Con el total de haplotipos se reconstruyó una red de mínima expansión (MSN) (Kruskal, 1956; Prim, 1957) obtenido en Arlequin 2.000 y visualizado 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 de la MSN.

Árbol filogenético

Se reconstruyó un árbol filogenético mediante el el método de máxima parsimonia con una prueba de bootstrap con 100 repeticiones, utilizando el programa MEGA 4.0 (Tamura *et al.*, 2001). El grupo externo del árbol se estableció con una secuencia del gen completo del Citocromo B de *Coryphaena equiselis*, especie hermana de *C. hippurus*, obtenidas de *Genbank* (EF439195). Se realizó un alineamiento en Clustal X

entre las secuencias de ambas especies para encontrar el fragmento homólogo de *C. equisetis* correspondiente al utilizado en el análisis.

La máxima parsimonia es un método de inferencia filogenética basado en minimizar el número de pasos evolutivos requeridos para explicar un conjunto de datos homólogos tratados como caracteres. La parsimonia implica que las hipótesis más simples son preferidas sobre las complejas. Con frecuencia se usa un conjunto de datos con estados de carácter binarios (0,1) donde 0 es el carácter ancestral (plesiomórfico, asumido como el estado de carácter del grupo externo), y 1 el carácter derivado (apomórfico) aunque se pueden codificar más estados de carácter si existieran. En la parsimonia aplicada a secuencias nucleotídicas, cada columna (conjunto de nucleótidos homólogos) se trata como un carácter, y cada sustitución es un cambio en el estado de carácter. El método de máxima parsimonia busca entre todas las topologías de árbol posibles el árbol óptimo (mínimo).

RESULTADOS

Diversidad genética

Se analizó un fragmento de 558 pares de bases del gen Citocromo B de DNA mitocondrial de un total de 126 individuos. Se encontraron un total de 47 sitios polimórficos, 78 transiciones y 7 transversiones, que produjeron 46 haplotipos con 27 sitios informativos de parsimonia. Las medidas de diversidad haplotípica y nucleotídica están en la Tabla 2.1. En lo que se refiere a número de haplotipos y diversidad haplotípica, el Mediterraneo presenta índices visiblemente menores que el resto ($h=0.5312$, $nh=8$), esto puede ser reflejo de bajo intercambio con las demás poblaciones y de tamaño poblacional efectivo comparativamente menor, lo que es visible en el parámetro $N_1=71000$.

Tabla 2.1 Variabilidad de las secuencias de Citocromo B obtenidas de las muestras del Atlántico y parámetros de expansión. GLMEX-Golfo de México, CARB-Caribe, MEDIT-Mediterráneo, ATORI- Atlántico Oriental. n – tamaño de muestra nh - número de haplotipos en la muestra h -diversidad haplotípica π -diversidad nucleotídica. $\tau=2\mu T$ donde μ es la tasa de mutación para CitB en teleósteos y T es el tiempo de expansión poblacional, $\theta_0=2\mu N_0$ antes de la expansión; $\theta_1=2\mu N_1$ después de la expansión, N es el tamaño efectivo poblacional de las hembras para una población inicial N_0 que se supone crece hasta N_1 bajo el modelo de expansión súbita de Roger considerando un tiempo generacional de 3 años para el dorado.

| | n | nh | h | π | τ | T | θ_0 | N_0 | θ_1 | N_1 | <i>S.D.D.</i> |
|--------------|-----|------|--------|----------|--------|--------|------------|-------|------------|------------|---------------|
| GLMEX | 27 | 13 | 0.9174 | 0.005181 | 2.066 | 154271 | 0.0 | 0.0 | 99999.00 | 4978000000 | 0.91204 |
| CARB | 35 | 21 | 0.9445 | 0.004327 | 2.516 | 187873 | 0.0 | 0.0 | 99999.00 | 4978000000 | 0.92627 |
| MEDIT | 34 | 8 | 0.5312 | 0.004339 | 6.543 | 488575 | 0.0 | 0.0 | 1.42 | 71000 | 0.91626 |
| ATORI | 30 | 20 | 0.9586 | 0.007163 | 1.627 | 121490 | 0.0 | 0.0 | 99999.00 | 4978000000 | 0.90587 |

Estructura genética

En el AMOVA se obtuvieron los parámetros Φ_{SC} , Φ_{ST} , Φ_{CT} , con los siguientes resultados:

Tabla 2.2 Resultados de la prueba de AMOVA.

| Fuente de variación | Índice de fijación | Variación% | estadístico F | P |
|----------------------------------|--------------------|------------|---------------|---------|
| Entre grupos | FCT | 5.04 | 0.05042 | 0.0000 |
| Dentro poblaciones en los grupos | FSC | 15.87 | 0.16718 | 0.0000 |
| Entre poblaciones | FST | 79.08 | 0.20917 | 0.34311 |

Los porcentajes de la varianza molecular derivados de la comparación de los valores entre grupos (Φ_{CT}) y entre poblaciones dentro de los grupos (Φ_{SC}), fue de 5.04% y 15.87% ($P=0$ para ambos casos) respectivamente, y sugieren que la diferencia en estructura genética dentro de los grupos (entre los grupos que están en las regiones Atlántico Oriental con los que habitan el Atlántico Occidental), por lo que no se puede hablar de una regionalización en el área de estudio indicando un alto flujo génico entre el Oriente (Mediterráneo-Senegal) y el Occidente (Caribe –Golfo de México) del Atlántico. El porcentaje de variación entre las poblaciones de los grupos es mayor que el obtenido entre grupos por efecto de la diferenciación de la población del Mediterráneo (verificable con los valores de P en la Φ_{ST} pareada) con respecto a la del Atlántico Oriental (Senegal) y también por el grado de similitud entre la población del Caribe y la del Golfo que aunque no es suficiente para considerarlas poblaciones diferentes, esta muy cerca de serlo ($P= 0.06642$).

En las comparaciones de Φ_{ST} entre pares de poblaciones tomando en cuenta un valor de significancia $P= 0.05$ encontramos a la muestra del Mediterráneo (Tunisia) como una población divergente en relación a las restantes, así como una diferencia significativa entre el Caribe y el Atlántico oriental (Senegal) ($P= 0.01943$); sin encontrarse una

diferencia significativa entre el Golfo de México y el Caribe ($P= 0.06642$) ni en la estimación de Φ_{ST} entre el Golfo de México y el Atlántico Oriental (Senegal) ($P= 0.68626$). En la siguiente tabla se muestran los valores de P obtenidos para cada par de poblaciones:

Tabla 2.3. Valores de P de Φ_{ST} entre pares de poblaciones.

| | ATORI | MEDITRR | GLMEX | CARB |
|----------|----------------------|----------|--------------------|------|
| ATORI | | + | - | + |
| MEDITERR | 0 (+/- 0) | | + | + |
| GLMEX | 0.68626 (+/- 0.0032) | 0 (+/-0) | | - |
| CARB | 0.01943 (+/-0.0010) | 0 (+/-0) | 0.06642(+/-0.0017) | |

Análisis filogenético

La red de distancias mínimas (MSN) (Fig 2.1) muestra la presencia de dos haplotipos de mayor frecuencia alrededor de los cuales se concentran el resto de los haplotipos mostrando dos clados. Partiendo de esto asumimos que el haplotipo ancestral podría estar entre estos dos haplotipos. Asimismo se observa un tercer haplotipo de notable abundancia conformando un tercer clado que consiste principalmente de haplotipos de la población del Mediterráneo.

En la topología de la red de mínima expansión (MSN) (Figura 2.3), se observa que para ambos clados existe un haplotipo abundante alrededor del cual se arreglan una serie de haplotipos, generalmente escasos, aún en algunas ramificaciones que derivan de estos dos haplotipos puede verse esta conformación “estrellada” el cual se le relaciona con poblaciones en procesos de expansión de acuerdo al modelo de Rogers (1992). La mayoría de los haplotipos derivados que se agrupan alrededor de los haplotipos centrales tienen frecuencias muy bajas, e incluso muchos de éstos sólo se presentaron

una vez, igualmente el número de diferencias con respecto a los haplotipos de origen son mínimas (aún entre los dos haplotipos centrales) lo que indica que los procesos de divergencia son relativamente recientes. Asimismo se observa que el haplotipo dominante del Mediterráneo se deriva de uno de los haplotipos de baja presencia que es exclusivo del Caribe. También es recurrente la derivación de haplotipos del Atlántico Oriental y el Golfo de México a partir del Caribe, lo que nos sugiere que esta zona puede ser centro de origen de haplotipos para la zona de estudio. Además se puede observar una serie en donde se relacionan algunos haplotipos (de los menos abundantes) del Mediterráneo con el Atlántico Oriental, teniendo origen toda esta rama en un haplotipo del Golfo de México, ratificando la importancia de la región Caribe-Golfo como origen de haplotipos y fuente de genes aún para las localidades del Atlántico Oriental.

En el árbol filogenético de máxima parsimonia se observan dos grupos primarios, uno conformado por haplotipos característicos de Atlántico Oriental (Hap 45-43-44-45), y otro formado por haplotipos de diferentes localidades ubicadas en los subclados. Dentro de este segundo grupo se puede observar de manera frecuente el parentesco en mayor o menor grado, entre los haplotipos que forman los subclados del Golfo de México y el Caribe (Hap 34-39-37-38) (Hap 35-36), y también se observan subclados integrados por algunos haplotipos del Mediterráneo (Hap3-Hap4) (Hap17) con haplotipos del Caribe (Hap5) (Hap24), y clados que relacionan al Caribe con el Atlántico Oriental (Hap 21-22-28-25-26-27) (Hap15-13-14-12-6-8-7-9-10-11). La conformación de clados con localidades múltiples nos señala una influencia importante de la dispersión en la biogeografía de las poblaciones. Estas topologías son consistentes con lo encontrado en el diagrama de Minimum Spanning Network. Sin embargo estas topologías deben tomarse con cierta cautela pues los porcentajes de la prueba de bootstrap son bajos, por

lo que es necesaria la construcción de árboles con mas métodos para ratificar la filogenia.

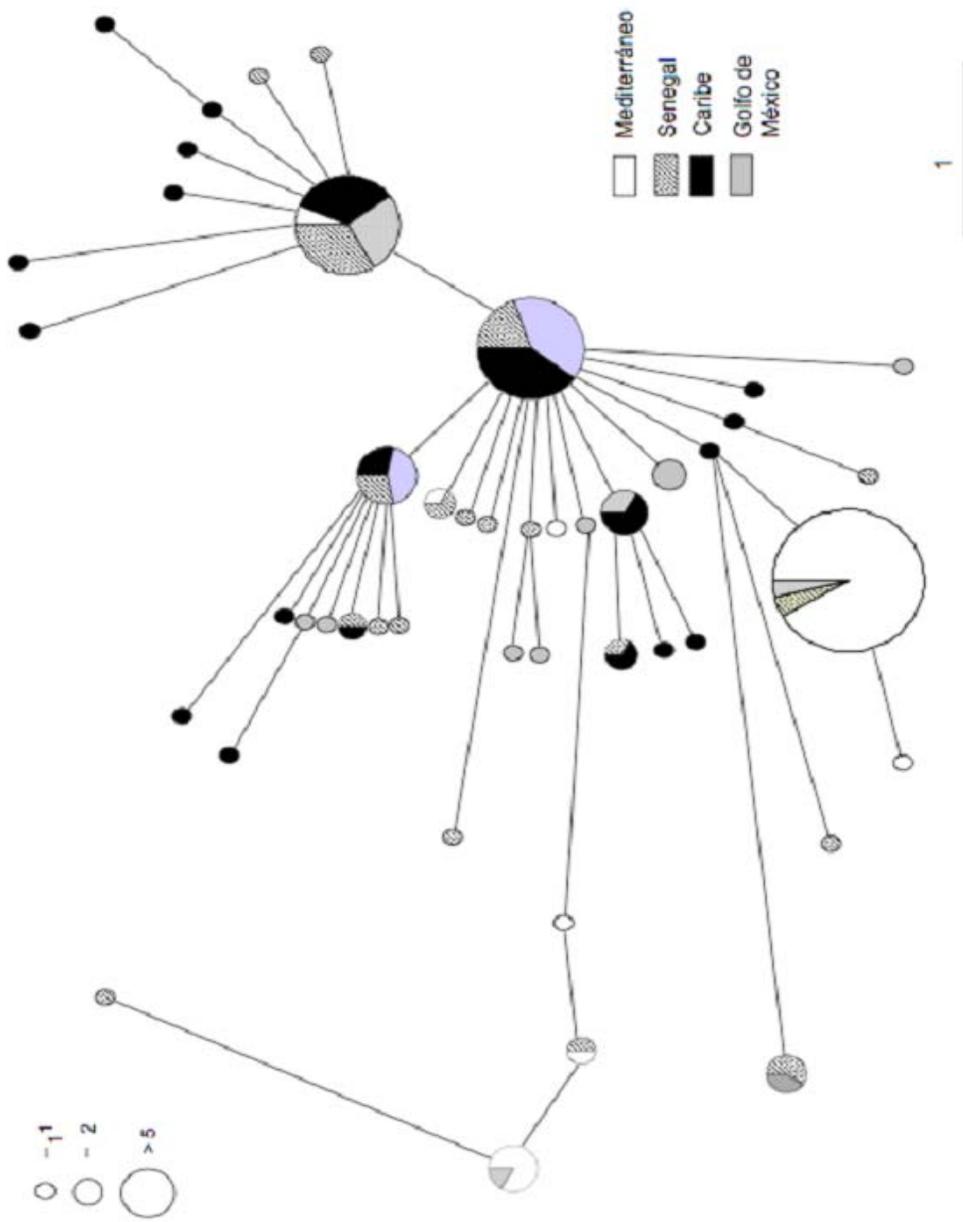


Fig.2.1 Red de distancias mínimas MSN de Citocromo B del dorado en el Atlántico.

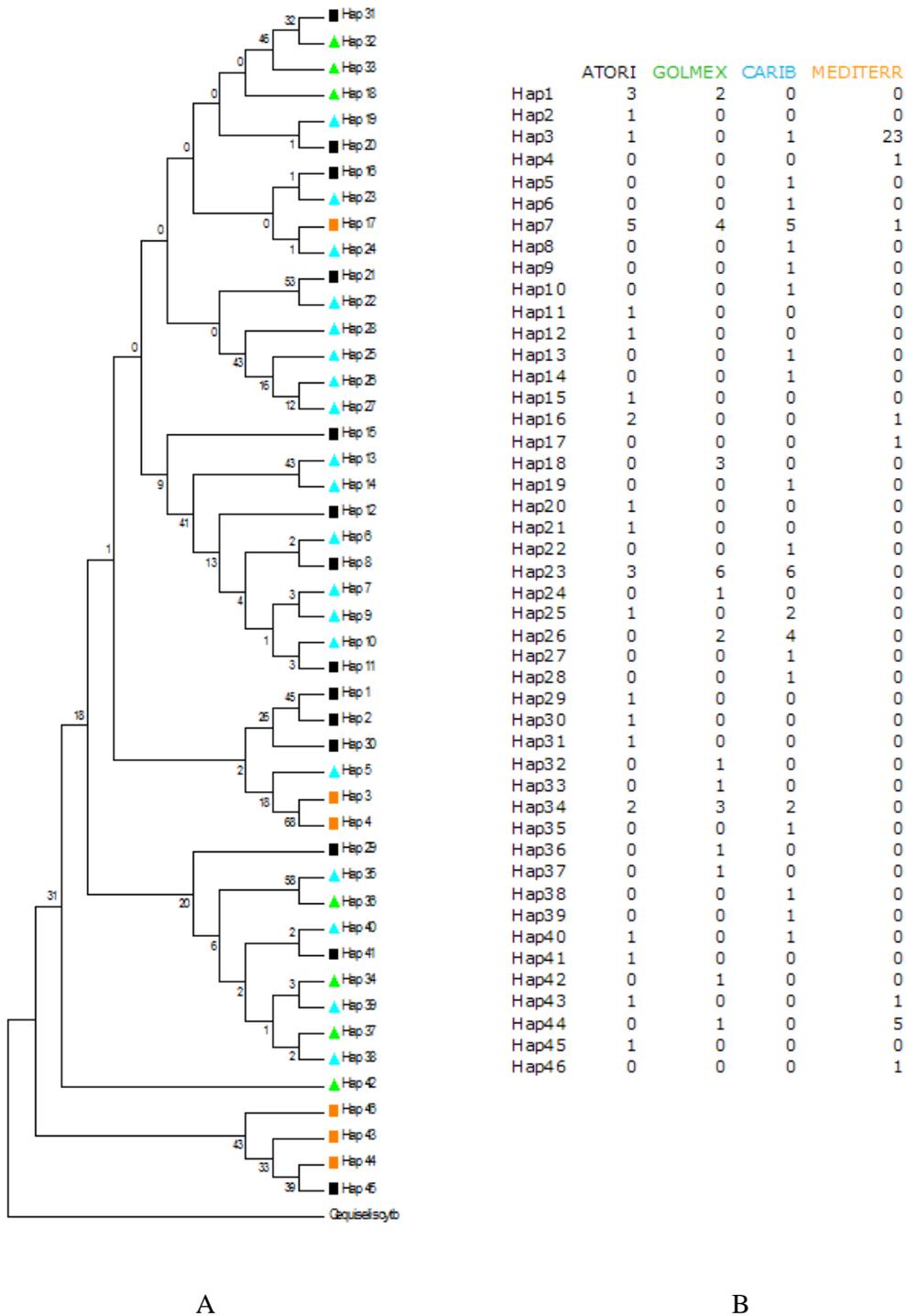


Fig.2.3 Árbol filogenético obtenido por el método de máxima parsimonia A-árbol consenso (Bootstrap=100 repeticiones) B- correspondencia de poblaciones y frecuencia de haplotipos entre las poblaciones del Atlántico Oriental (ATORI), Golfo de México (GOLMEX), Caribe (CARB) y Mediterráneo (MEDITERR).

Demografía histórica

La distribución del número de diferencias observadas entre los pares de secuencias de cada localidad fue graficada junto con las frecuencias obtenidas mediante simulación, con el fin de verificar si la curva de distribución resulta similar a la del modelo de expansión demográfica de Rogers y Harpending (1992). Las poblaciones muestran patrones de distribución unimodal en el Caribe o bimodal (en el Golfo de México, el Mediterráneo y el Atlántico Oriental). Estos patrones de distribución pueden ser indicativos de poblaciones en expansión o poblaciones que experimentaron recientemente un cuello de botella que ocasionó una drástica reducción poblacional, seguida por una expansión súbita. La distribución bimodal nos podrían indicar dos eventos recientes de este tipo. De estos datos (distribución de diferencias) se derivaron los valores de coalescencia mostrados en la Tabla 2.1 junto con los valores de diversidad haplotípica y nucleotídica.

El índice $N_0=0$ para todas las poblaciones indica que éstas han sido sometidas al menos a una drástica reducción poblacional (como también lo confirman la distribución de desigualdades y la red de mínima expansión (MSN)) seguida de una expansión ya sea espacial o demográfica. En el Mediterráneo la expansión tuvo lugar hace aproximadamente 490,000 años (parámetro T), mientras que en el resto de las poblaciones las reducciones datan de entre los 120,000 y los 190,000 años. La hipotética expansión poblacional fue menor en la población del Mediterráneo en el que alcanzó un número efectivo de ($N_I=71,000$) que en el resto de las poblaciones fue de ($N_I=4,978,000,000$). Esto refleja de nueva cuenta al Mediterráneo como una población diferente, y a la historia de la dinámica poblacional como posible delineadora de esta diferencia. Igualmente en el Mediterráneo se presenta una diversidad haplotípica menor ($h = 0.5312$) en comparación del resto de las poblaciones analizadas ($h = 0.9-0.96$).

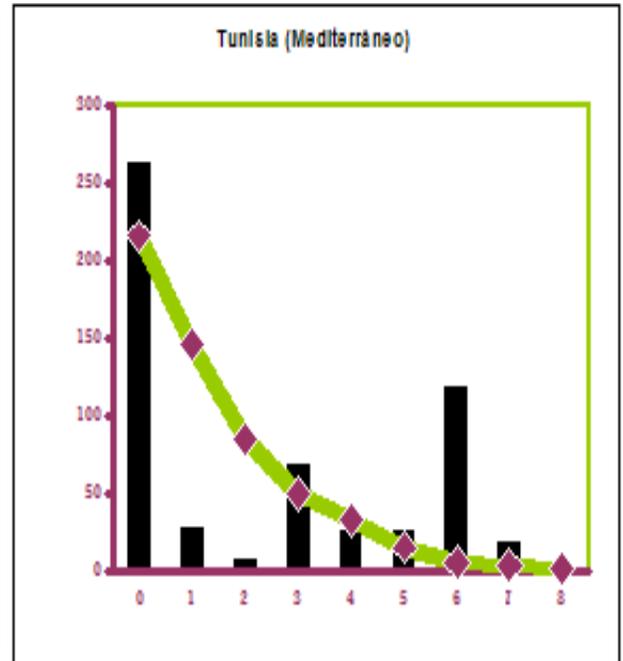
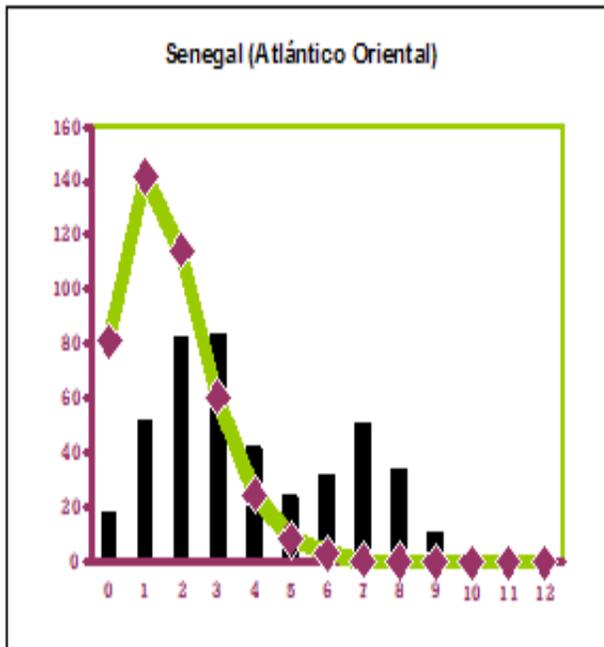
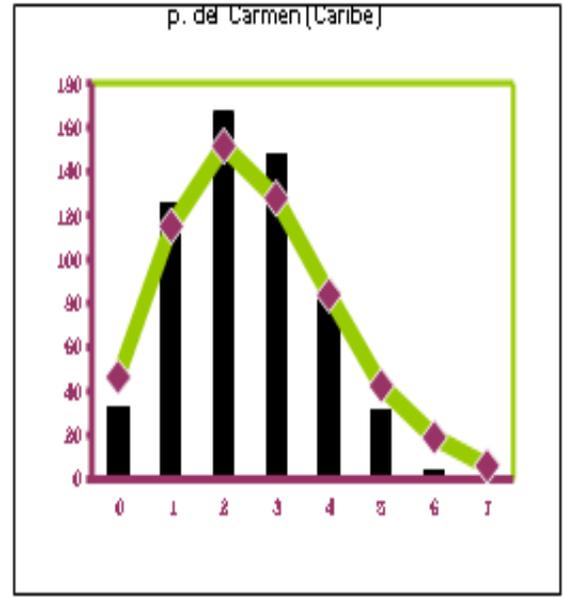
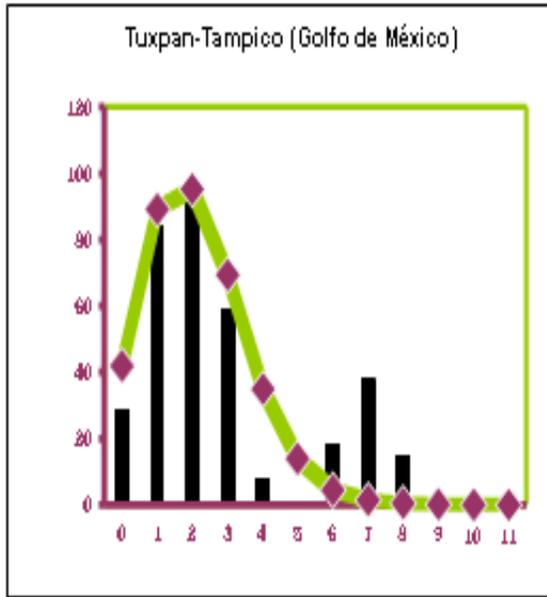


Fig.2.2 Distribución de diferencias, barras (negro): observada , línea (verde): simulada. Eje horizontal: número de diferencias, eje vertical: frecuencia.

DISCUSION

Patrones de variación de la región Cit B de mtDNA

El número de haplotipos encontrados es moderadamente alto en comparación con las poblaciones de dorado del Pacífico Oriental en donde Rocha-Olivares *et al.* (2006) encontraron sólo 20 en el gen mitocondrial ND1 con RFLP, sobre todo en las localidades del Caribe y el Atlántico Oriental. Dentro del patrón observado en la composición y diversidad de cada uno de los puntos de muestreo, es muy notable la baja diversidad de la localidad del Mediterráneo. Esta población presentó tan sólo 8 haplotipos en comparación con el resto de las poblaciones que presentaron 18 haplotipos en promedio. Cabe destacar que su baja diversidad es aún más notable si tomamos en cuenta que un sólo haplotipo (Hap3) se presenta en el 67% de los individuos muestreados. Esto representa un indicio para considerar al Mediterráneo, como una localidad genéticamente diferente del resto y suponer que dada su baja diversidad haplotípica ($h= 0.5312$) posee un número efectivo poblacional de hembras menor al de las demás localidades. La baja diversidad de un locus neutral en una población puede ser atribuible a bajos tamaños poblacionales y al escaso intercambio de individuos con otras poblaciones (Hedrick, 2000). Sin embargo en los niveles de diversidad nucleotídica encontrada ($\pi= 0.004339$) se registra un índice equiparable al del Caribe ($\pi= 0.004327$) y al del Golfo de México ($\pi= 0.00518$); en este rubro el mayor índice lo presenta el Atlántico oriental ($\pi= 0.007163$). No obstante y, dado que la diversidad de nucleótidos es un estimador del número promedio de sitios diferentes entre pares de secuencias como resultado de la historia evolutiva de las poblaciones, la similitud de dicha estimación refleja el pasado común de las mismas.

Estructura Poblacional

En el AMOVA se puede observar que la mayor fuente de variación está entre poblaciones ($\Phi_{ST}=0.20917$), mientras existen bajos niveles de variación para Φ_{CT} (0.05042) y Φ_{SC} (0.16718). Estos índices ponen en evidencia la baja fragmentación en escalas cortas de espacio entre poblaciones de la misma región, principalmente en la región del Atlántico Occidental, obedeciendo principalmente a la naturaleza pelágica de la especie, la cual permite la homogeneidad de las poblaciones por medios pasivos y activos. Así podemos decir que el conjunto de poblaciones estudiadas no presentan una regionalización clara, no obstante que hayan sido detectadas diferencias genéticas en las comparaciones entre poblaciones del Atlántico este (Senegal y Mediterráneo), respecto de la población del Caribe. Entre los factores determinantes de la configuración de la estructura genética en poblaciones de peces pelágicos migratorios están los grandes números efectivos poblacionales que amortiguan los efectos de la deriva génica, una menor cantidad de barreras geográficas que impidan de manera determinante los movimientos migratorios (Jorgensen *et al.* 2005); lo que aunado a su capacidad de dispersión a través del transporte de larvas y de migraciones de los adultos posibilitan el flujo genético entre poblaciones distantes. Las características fisiológicas que tienen los peces pelágicos migratorios les permiten sostener velocidades de nado relativamente grandes y altas tasas de recuperación ante los esfuerzos exhaustivos (Brill,1996; Bannister *et al.*,1976).

Las diferencias entre localidades se pueden ver de manera más detallada en los resultados obtenidos de la prueba de Φ_{ST} pareada, en las cuales lo primero que destaca es la diferenciación de la población del Mediterráneo como una población aislada del resto, hecho que es consistente con el patrón de diversidad haplotípica. Uno de los factores preponderantes para esta diferenciación es la aparente dificultad de intercambio

de individuos con el resto del Atlántico ocasionada principalmente por la barrera física que representa el estrecho de Gibraltar. Las diferencias en la estructura genética de las poblaciones de peces pelágicos que habitan en el interior del Mediterráneo con respecto al resto del Atlántico es observada en un buen número de estudios de marcadores moleculares en varias especies de peces como *Dentex dentex* (D-loop)(Bargelloni *et al.* 2003), *Dicentrarchus labrax* (Citocromo B) (Lemaire *et al.*, 2003), *Diplodus puntazzo* (D-loop)(Bargelloni *et al.* 2005), *Engraulis encrasicolus* (mtDNA)(Magoulas *et al.*, 2006), *Lophious budegassa* (D-loop)(Charrier *et al.* 2006), *Xiphias gladius* (D-loop) (Chow *et al.*2000), *Scomber scombrus* (D-loop) (Zardoya *et al.* 2004), *Sardinella aurita* (Chikhi *et al.* 1998) entre otros, por lo que no es inusual que en el presente estudio se haya encontrado que la población del Mediterráneo sea genéticamente distinta. Incluso en *Engraulis encrasicolus* se encontraron amplias divergencias entre clados entre las diferentes cuencas dentro del Mediterráneo que son atribuidas a el aislamiento geográfico producido en los ciclos climáticos a finales de Plioceno y durante el Pleistoceno (Magoulas *et al.* 1996; 2006). Sin embargo aunque ésta es la tendencia predominante en la estructura genética de las poblaciones de la zona, no es un hecho generalizado, también se ha observado en estudios con algunos peces pelágicos como *Diplodus sargus* (Domingues *et al.* 2007; Bargelloni *et al.*,2005; Summerer *et al.*2001) que no existen diferencias genéticas apreciables entre las poblaciones del Mediterráneo y el Atlántico (localidades como Azores y Madeira). Además de la posible barrera física, un factor que es determinante en la estructura genética del dorado en el Mediterráneo, es la reducción histórica poblacional registrada por el valor $\theta_0=0$, que data de hace aproximadamente 400,000 años (de acuerdo al la estimación de T) (ver tabla2.1). Esta reducción podría ser suficiente para pensar que la deriva génica provocó la baja diversidad observada contrastando con lo observado en estudios con *D. sargus*

(Domingues *et al.* 2007; Bargelloni *et al.*, 2005; Summerer *et al.* 2001). En estudios en la misma región con las especies bálticas *Chromis limbata* (Domingues *et al.* 2006) y *Tripterygion delasi* (Domínguez *et al.* 2007) se presenta un patrón distinto donde, a pesar de haber existido las reducciones poblacionales históricas no se encontraron diferencias significativas en las poblaciones debido probablemente a recolonizaciones postglaciares a partir de individuos provenientes de las islas Azores y Madeira, que a su vez tienen estrecha relación con las poblaciones de la costa oeste de África. De la misma forma se ha registrado una mezcla entre poblaciones del Noratlántico y el Mediterráneo de atún aleta azul (*Thunnus thynnus*) en estudios de marcaje usando tanto métodos convencionales como marcaje satelital (Block *et al.* 1998,2001; Lutcavage *et al.* 1999), lo cual podría tener consecuencias en su estructura genética ya que no se han encontrado diferencias relevantes entre estas dos poblaciones (Alvarado *et al.* 2005). Este último estudio nos puede ayudar a entender la condición de la estructura genética del dorado en el Mediterráneo ya que se comparan poblaciones del Noratlántico con el Mediterráneo en dos especies pelágicas: *Thunnus thynnus* y *Xiphias gladius* (pez espada) en el cual, como ya se mencionó, no se encuentran diferencias en la estructura genética entre las poblaciones de *T.thynnus*, en contraste *X.gladius* que las presenta entre las poblaciones del Noratlántico y el Mediterráneo y una muy baja variabilidad en el interior del Mediterráneo, patrón parecido al mostrado por el dorado en nuestros datos. Las diferencias son explicadas por el hecho de que, a pesar de que se ha registrado intercambio entre las dos poblaciones entre el Noratlántico y el Mediterráneo, las migraciones suelen ser estacionales y se encuentran limitadas a las inmediaciones del estrecho de Gibraltar (Alvarado *et al.*, 2005; Alvarado *et al.*, 1999, Kotulas *et al.*1995). Probablemente el dorado presenta una situación similar. En los últimos años se han realizado muchos estudios en organismos marinos (peces, invertebrados, plantas,

mamíferos) sobre la funcionalidad del estrecho Gibraltar como una barrera que represente una ruptura biogeográfica; la separación biogeográfica entre las biotas del Atlántico y del Mediterráneo es una controversia vigente con datos discordantes. En general en el Mediterráneo se pueden encontrar tres patrones de estructura genética poblacional: 1) sin estructura genético-poblacional, 2) con estructura pero sin diferencias significativas entre el Atlántico y el Mediterráneo y 3) con diferencias significativas en la estructura poblacional del Atlántico y el Mediterráneo. Patarnello *et al.* (2007) realizaron un estudio donde recopilaron y reanalizaron los datos de 70 investigaciones, encontrando que no existen relaciones obvias entre las capacidades de dispersión o historias de vida, y los patrones observados de aislamiento genético parcial o total entre el Atlántico y el Mediterráneo; compararon especies muy relacionadas, tanto por su filogenia como por sus características biológicas, encontrando que la similitud en la estructura genética de algunas especies (como *D.sargus*, *Pagrus pagrus*, *Pagellus boragaveo*) sugiere la existencia de un alto intercambio génico entre las dos regiones; contrastando con especies que presentan diferencias genéticas entre el Mediterráneo y el Atlántico (*Dicentrarchus labrax*, *Dentex dentex*, *Lithognathus mormyrus*, *Spondylosoma cantharus*, *Sepia officinalis*).

En estudios de poblaciones a pequeña escala en la zona de transición parece ser que más que el estrecho de Gibraltar, la barrera que podría estar influyendo en la conformación de diferencias genéticas es el frente de Almería-Oran (AOF); éste es un frente oceanográfico con una pronunciada temperatura y salinidad (1°C/ 2ppt) en una corriente que va de la costa de España a la del norte de África (Tintore *et al.* 1988), que de hecho ha sido reconocido como barrera de flujo génico en varios estudios como Bargelloni *et al.* (2003 y 2005) y Pérez Lozada *et al.* (2002) en la familia *Sparidae* y *Sepia officinalis* respectivamente. Probablemente la influencia de esta barrera se esté reflejando en lo

descrito por Alvarado *et al.*, 2005 con respecto al intercambio de poblaciones de *X. gladius*. Aunado a las posibles barreras físicas en la región, la historia de la población, y más específicamente, los cambios demográficos que ha sufrido a través del tiempo, pueden ser factores determinantes en el patrón de la estructura genética del dorado observada en el Mediterráneo. Patarnello *et al.* (2007) atribuyen la aparente incongruencia en los patrones biogeográficos de las estructuras genéticas de las poblaciones del área a las diferencias en las historias demográficas específicas. Entonces la estructura genética poblacional en el Mediterráneo parece estar muy influenciada por la reducción poblacional seguida de una expansión de la población sobreviviente y un escaso contacto con el exterior del Mediterráneo produciéndose un efecto fundador que ocasionó una estructura significativamente diferente al resto de las poblaciones. Además de las barreras físicas, algunos factores intervienen en el establecimiento en una zona de alta competencia, como la depredación, nuevas enfermedades y competencia intraespecífica que pueden estar contribuyendo a acentuar los efectos de la deriva génica y dificultar el flujo génico, obstruyendo la incorporación de individuos de otras poblaciones (en nuestro caso de poblaciones del exterior del Mediterráneo) (Harding, 1960; Briggs, 1995; Stachowicz *et al.*, 1999; Stachowicz *et al.*, 2002).

La similitud observada entre las poblaciones del Golfo de México y las del Caribe, no es inusual y ha sido reportada frecuentemente, incluso se ha señalado que en realidad ambas localidades pertenecen a una misma población (Wingrove, 2000; Prager, 2000). El aporte de migrantes, sobre todo del Caribe al Golfo de México, es permitido por varias corrientes que pasan por el interior del Caribe en dirección del Golfo de México, como la Corriente del Caribe y la Corriente de Yucatán principalmente (Ochoa 2001; Fratantoni, 2001) , y se han reportado flujos masivos cíclicos de migrantes durante el

verano, época en la cual se realiza la pesca del dorado en el Golfo de México por su abundancia (Galea,1961). Hay que destacar que estas migraciones son principalmente de hembras (lo que podría tener implicaciones directas en los análisis del DNAmít) (Gibbs y Collette, 1959). Las poblaciones del Atlántico Oriental tienen una similitud en su composición genética con las del Golfo de México, pero no con las del Caribe; esto se puede deber al aporte directo de migrantes desde el Golfo de México. El enriquecimiento del Atlántico Oriental (Senegal) por medio de migrantes provenientes de un supuesto clado originado en el Indo-Pacífico (Díaz-Jaimes *et al.*, com. pers.). El transporte de migrantes desde el Golfo de México hacia el Atlántico Oriental puede ser ocasionado por un conjunto de corrientes que forman el giro Nor-Atlántico, como la Corriente de Florida, la corriente del Golfo y la Corriente de Azores, trayectoria que concuerda con los informes de la presencia continua de juveniles en las aguas de la corriente de Florida (Anderson *et.al*, 1956; Beardsley 1967), además Hassler y Hoggart (1975) han capturado juveniles durante el verano en la Corriente del Golfo (a 20 millas de Cabo Haterras, Carolina del Norte). El mar de los Sargasos puede estar jugando un papel importante en la migración de individuos desde el Golfo al Atlántico Oriental, y quizá es este el factor por la cual el Golfo de México tiene similitud en su composición con el Atlántico Oriental a diferencia del Caribe; pues bien se podría pensar que a través de corrientes como la Corriente Norecuatorial, Surecuatorial, y la corrientes brasileñas se facilitarían las migraciones en sentido Atlántico Oriental- Caribe, pero lo que nos muestran los resultados es que este contacto no es lo suficientemente intenso para uniformizar estas poblaciones. La diferencia podría ser el reservorio de abundante alimento y protección que constituye el Mar de los Sargasos para los juveniles migrantes provenientes del Golfo de México, arrastrados por la corriente del Golfo (Hassler y Hoggart, 1977; Butler *et al.* 1983, Coston-Clements *et al.*, 1991). Williams y

Newell (1957) creen que existe una conexión entre la presencia del dorado y el periodo de máxima acumulación de *Sargassum*. Además son los juveniles los que debido a la expectativa de vida, tienen mayores posibilidades de llegar hasta el otro lado del Atlántico en plenitud reproductiva; este comportamiento se pone de manifiesto con el estudio de Beardsley (1967) en el cual establece que se han reportado grandes grupos de juveniles siguiendo concentraciones de *Sargassum spp.* en dirección Norte desde el Sur de Florida Keys a Palm Beach, recorriendo una distancia de 370 km. Por su parte, Rose y Hassler (1974) notaron una tendencia a la formación de cardúmenes a edades tempranas asociadas a la presencia de aglomeraciones de *Sargassum spp.*, lo que también tiene implicaciones en la tasa de sobrevivencia ante la depredación a la que son susceptibles (Zheng *et al.*, 2005), sobre todo tomando en cuenta que constituyen parte de la dieta de otros peces pelágicos como diferentes especies de atunes (Murphy, 1914; Matthews *et al.* Penrith, 1963; Dragovich y Pottoff (1972), de marlín (Farrington 1949; Takahashi y Mori 1973) y del pez vela (Takahashi y Mori, 1973), además del canibalismo (Kojima,1961).

En el sentido inverso (Atlántico Oriental-Caribe), la migración exitosa de los jóvenes se podría dificultar debido a que en esta región no existe aparentemente un reservorio masivo que provea de protección y del tipo de presas que consumen los juveniles. Por otra parte, aunque la eventual migración de adultos es mas probable debido a que su alimentación se compone mayormente de peces, su relativamente corta longevidad hace que su efectividad en la población a la que pueda arribar se vea disminuida tanto por los pocos eventos reproductivos en los que participen como por la degradación del estado de salud del individuo. Esta tendencia es lo que se podría estar observando en los esquemas de distribución por tallas que presenta Shcherbachev (1973) donde no se reportan registros de dorados juveniles en el área comprendida entre la porción sur del

Atlántico (aprox. entre latitudes 10°N y 10°S; y alrededor de la longitud 30°-35°W), mientras que para los adultos en esta misma área si existen 2 registros de una longitud estándar mayor de 35mm. Como ya habíamos mencionado, además existe un factor que promueve la diferenciación de la población del Atlántico Oriental, que es posiblemente la llegada de migrantes del Indo-Pacífico a través de la Costa de Marfil, en donde se han reportado registros por Barnard (1927) y Shchervachev (1973) Por su parte, Williams y Newell (1957) señalan un periodo de migración en dirección Norte-Sur en la costa Este de África entre noviembre y junio. Este patrón de flujo génico del Indopacífico al Atlántico ha sido reportado en varios peces pelágicos (Alvarado *et al.*, 1998; Chow *et al.*, 2000; Finnetry y Block,1992; Graves, 1998; Graves y McDowell, 1995). Otra posibilidad por la cual las diferencias entre la muestra del Caribe y la del Atlántico Oriental nos resultan significativas, es que la localidad del muestreo se ubica en el Noroeste del Caribe (península de Yucatán) y es posible que la región del Sur (alrededores de las costas de Venezuela y Colombia) sea la localidad donde se están estableciendo los migrantes provenientes del Atlántico Oriental pasando por la costa de Brasil, por lo que hipotéticamente estas últimas localidades serían genéticamente similares al Sur del Caribe; estudios en peces como *Chromis multilineata* (Rocha *et al.*, 2008) han mostrado este patrón, aunque hay que mencionar que se trata de un pez estrechamente asociado a los arrecifes de coral, por lo que las barreras biogeográficas tienen presumiblemente mayor efecto sobre la estructura genética de lo que se espera en un pez pelágico como el dorado. Sin embargo, como ya hemos mencionado, hasta ahora se considera al Caribe como una sola población para el dorado (Wingrove, 2000; Prager, 2000), aunque se requieren estudios más detallados para confirmarlo.

Análisis filogenético

La red de distancias mínimas nos muestra un patrón de dos clados en expansión. Este patrón de expansiones pueden estar producidos por efecto de las reducciones poblacionales debido a las glaciaciones, situación que está sustentada en los datos obtenidos de $N_0=0$ en todos los casos; y de $T= 488,575$ (Pleistoceno medio) en el caso de las poblaciones del Mediterráneo, y en los casos restantes las reducciones se registran entre los 120,000 y los 190,000 años (Pleistoceno tardío). Como ya se mencionó, los patrones encontrados en la red de distancias mínimas y en el árbol filogenético muestran concordancia en cuanto a que muchos de los haplotipos divergen de la zona Caribe-Golfo de México. De acuerdo a lo encontrado podemos considerar a la zona Caribe-Golfo de México como una área de alta diversidad de haplotipos y que esta zona podría estar dando origen a haplotipos que contribuyen a la estructura genética del resto de las poblaciones, aunque considerarla como centro y origen de alta diversidad es complejo, como se ha documentado a diferentes niveles taxonómicos en el Archipiélago Indo-Malayo en el Pacífico Sur (Briggs 1995) y en el mismo Caribe (Rocha *et al.*, 2008). Los estudios señalan que en la formación de centros de alta diversidad pueden estar involucrados 2 procesos: elevadas tasas de especiación (mutación *in situ*, hipótesis del centro de origen) y una acumulación exagerada de especies producidas en diferentes sitios al exterior producida por diferentes circunstancias ambientales que convergen en el centro de alta diversidad (hipótesis del centro de acumulación) (Rocha *et al.*, 2008 ; Briggs, 1995). En el Caribe Rocha *et al.* (2008) evaluaron la importancia del origen y de la dispersión en la formación de la diversidad analizando la biogeografía de peces arrecifales, entre ellos *Chromis multillineata* que, a pesar de estar asociado a los arrecifes, se distribuye a ambos lados del Atlántico, al igual que el dorado, encontrando una topología similar en su

reconstrucción filogenética mediante el Citocromo B, la cual es atribuida a la combinación de la producción de haplotipos al interior del Caribe y a la acumulación de haplotipos provenientes de islas del Atlántico medio y de las cercanías con África que incluso tendrían haplotipos generados en el Caribe como haplotipos de origen, aunque para las poblaciones del dorado, el flujo del Atlántico Oriental hacia el Caribe es algo eventual o un evento histórico. Los flujos de genes estarían ocasionados por las corrientes que forman los giros Nor y Sur Atlánticos, dada la naturaleza pelágica del dorado y a la probable migración pasiva de sus larvas que, aunque no está bien documentada, es posible, gracias a las corrientes superficiales. De acuerdo a lo observado, la red de distancias mínimas indica que el fenómeno predominante en la conformación de haplotipos en la zona Caribe- Golfo de México es la diversificación de haplotipos, que a su vez originan los haplotipos que componen las poblaciones del Mediterráneo y Atlántico Oriental. Sin embargo, también los episodios de extinción-colonización pueden estar contribuyendo a la conformación de la genealogía, y por lo que se advierte en el MSN además de los valores del parámetro $\theta_0=0$ en todos los casos, estos episodios en nuestra área son posibles. La formación de clados parafiléticos (en términos biogeográficos) hipotéticamente se realiza cuando en dos áreas de poblaciones separadas por alguna barrera hay un evento de extinción (o una reducción poblacional muy aguda) en una de ellas, luego la barrera desaparece y se recoloniza la población con individuos de la población sobreviviente (Cunninham y Collins,1998). Ya se ha mencionado la influencia que puede tener la dispersión desde el Atlántico Occidental en la estructura genética del Atlántico Oriental; este flujo, combinado con las reducciones poblacionales registradas en nuestros valores de N_0 nos resulta en un situación en la que se pueden llevar a cabo el mecanismo propuesto por Cunninham y Collins (1998).

En los dos grandes clados que se observan en el árbol filogenético, uno está compuesto por haplotipos del Mediterráneo (Hap43, Hap44, Hap46) y del Atlántico Oriental (Hap46). Esta topología se puede interpretar como el resultado de dos procesos de divergencia independientes; particularmente el del segundo clado que, de acuerdo a su abundancia relativa, contendría los haplotipos relictos de la divergencia entre las poblaciones de origen africano que no se dispersaron en el Atlántico Occidental. De esta forma podemos sugerir que la población del Mediterráneo estaría compuesto por dos linajes: uno de origen africano y otro de origen caribeño, que es el predominante en su abundancia). El linaje africano del Mediterráneo provendría de las islas cercanas como Madeira y de la costa occidental africana, como se encuentra en las especies hermanas que se distribuyen respectivamente dentro del Mediterráneo y en la costa Africana, como en el caso de *Parablennius parvicornis* y *P.sanguinolentus* (Almada *et al.*, 2005), *Chromis limbata* y *C. chromis* (Domingues *et al.* 2006), y de diferentes formas de *Trypterigeon delasi* de poblaciones del Mediterráneo y de las islas oceánicas (Domingues *et al.* 2007). Otro indicio podrían ser los estudios de Domingues *et al.* (2007) en las poblaciones de *Diplodus sargus* en donde concluye que las poblaciones de la costa Africana y sus islas asociadas tienen contacto con las poblaciones del interior del Mediterráneo mediante larvas o huevos planctónicos.

La relación existente entre las poblaciones estudiadas y las poblaciones del Pacífico; constituye una cuestión interesante. Aunque no se cuenta con datos directos porque no es la zona del presente estudio, en la filogeografía global del dorado mediante secuencias del gen mitocondrial ND1 (Díaz-Jaimes *et al.*, en proceso), se ha encontrado que las poblaciones del Atlántico pueden tener relaciones con las del Pacífico. Aparentemente existirían 2 posibles vías de colonización: a través del Atlántico Oriental y por medio del intercambio previo a la emergencia del istmo Centroamericano. La

provincia faunística caribeña del Terciario incluía al Caribe y al Pacífico Oriental queestaban incorporados en el mar de Tetis, de acuerdo a un proceso que se ha documentado en los corales arrecifales del Caribe conocido como la hipótesis de Heck y McCoy (1978) que parte de una comunidad pan-Tética ampliamente distribuida que fue modificada por eventos tectónicos, especiaciones, y extinciones; de manera que nuestras poblaciones caribeñas son originarias de la fragmentación de una población del Pacífico Oriental. Esta relación ha sido recurrentemente documentada, no sólo en estudios genéticos, p.e. los de Ekman (1953) que consideró las costas del Caribe y el Pacífico Oriental como parte de una misma provincia debido a la similitud de algunos grupos marinos encontrados. Otra vía de contacto con el Pacífico, podría ser a través de el estrecho de Costa de Marfil , aunque no hay evidencias claras de actividad migratoria del dorado, los estudios de Barnard (1927) ,Shchervachev (1973),Williams y Newell (1957) invitan a realizar más estudios en esta zona para analizar esta posibilidad.

El cierre del canal de Panamá también pudo ser factor en el flujo génico entre el Golfo de México y el Atlántico Oriental, estimulando la intensificación de la Corriente del Golfo hace 3.8 mda como consecuencia del cambio en la circulación del océano resultado del cierre del corredor marino Centroamericano (Kaneps,1979; Keller,1983).

Las posibles barreras y vías de comunicación entre poblaciones ya las tratamos en el análisis de diferencias en estructuras genéticas poblacionales. De acuerdo al estudio de Rocha *et al.* (2008), la relación Caribe-Atlántico oriental podría existir (como lo muestran los análisis filogenéticos), sin embargo esta relación sólo tiene efectos en términos de las relaciones de ancestrías sin que sea lo suficiente intensa (en cuestión al contacto entre poblaciones) como para que sean uniformes en cuanto a su estructura genética sobre todo si tomamos en cuenta los altos números efectivos poblacionales ($N_1=4978000000$) que provocan que los efectos de los migrantes sobre la estructura

genética de la población huésped se vean disminuidos, con respecto a los números poblacionales obtenidos ($N_e=4978000000$); debemos mencionar que no hay que tomar estas cifras como tal, sino interpretarlas como la existencia de números efectivos poblacionales muy grandes que saturan las capacidades de cálculo del programa.

De acuerdo con Avise (2000), en los árboles de genes mitocondriales se pueden encontrar tres hipótesis filogeográficas: I) especies cuyas poblaciones geográficas cuyos miembros ocupan ramas matrilineales reconocibles de un linaje intraespecífico extendido II) las especies con poblaciones de una estructura filogeográfica limitada o superficial tienen historias de vida dirigidas a la dispersión y han ocupado rangos sin impedimentos significativos al flujo génico III) grupos monofiléticos intraespecíficos distinguidos por amplios huecos genealógicos generalmente producidos por barreras extrínsecas al flujo génico a largo plazo. Tomando en cuenta lo anterior, nuestros datos se acercan más a la hipótesis II, ya conocemos la capacidad de dispersión del dorado, además, tal como describe Avise, las poblaciones tienen altos números efectivos poblacionales y alto flujo génico. Estos factores impiden la formación de linajes alopatricos, tal como podemos observar en nuestro árbol, en el cual no existen linajes profundamente diferenciados compuestos (al menos en su mayoría) por elementos de una localidad en particular. Según Avise (2000), la divergencia de linajes en este tipo de patrones es predominantemente por simpatria.

En resumen la capacidad de dispersión de la especie es un factor de suma importancia en la configuración de la estructura genética y determina la similitud entre las poblaciones del Golfo de México y del Atlántico Oriental, así como la similitud del Caribe con el Golfo de México. La población del Mediterráneo tiene una estructura genética que diverge mucho del resto de las poblaciones analizadas debido a que se trata de una zona aislada con características singulares. Otro factor que influye en la

estructura genética de los dorados en la región de estudio son los episodios recientes de reducción-expansión, que promueven la divergencia de haplotipos. Con respecto al origen de la diversidad haplotípica se sugiere que es resultado de dos procesos de dispersión independientes: uno proveniente del Caribe, del cual provienen la mayoría de los haplotipos, y otro proveniente de Atlántico Oriental.

CONCLUSIONES

- La capacidad de dispersión de la especie, auxiliada por factores ambientales como el patrón de corrientes superficiales, así como la disponibilidad de alimento y protección cuya fuente podría ser el mar de los Sargazos, permitirían la migración exitosa de un mayor número de migrantes entre el Golfo de México y el Atlántico Oriental. La asociación de las poblaciones del Caribe con las del Golfo de México se debe principalmente a las corrientes que comunican ambas zonas y a la migración Caribe-Golfo durante el verano. La población del Mediterráneo presenta una estructura genética interna diferente debido a fenómenos demográficos y de aislamiento generadas por la historia particular de la zona.
- Aunque la composición haplotípica en el Mediterráneo es diferente no se detectó diferenciación regional ya que la mayor divergencia encontrada proviene de las comparaciones entre poblaciones ($\Phi_{ST}=0.05042$, $P=0.34311$, porcentaje de variación=79.08).
- La divergencia entre haplotipos pudo haberse acentuado por episodios de reducción-expansión en las poblaciones presumiblemente durante las glaciaciones Pleistocénicas), como se puede ver reflejado en las distribuciones de diferencias y en el diagrama de distancias mínimas (MSN).
- Del Caribe se derivan la mayor parte de los haplotipos que conforman la estructura del resto de las poblaciones. Alternativamente se sugiere que

algunos haplotipos se generaron en el Atlántico Oriental y el Mediterráneo, y por un proceso de dispersión a través de la costa occidental africana; aunque sería un proceso de menor influencia debido a la baja frecuencia que presentan estos haplotipos.

- La configuración de los grupos en el árbol de máxima parsimonia, donde la mayoría de los clados contienen más de una localidad, sostiene la importancia de la dispersión en la conformación de la constitución genética de la región.

REFERENCIAS

- Aiken J.**, Rees N., Hooker S., Holligan P., Bale A., Robins D., Moore G., Harris R., Pilgrim D. 2000. The Atlantic Meridional Transect: overview and synthesis of data. *Progress in Oceanography*. 45:257-312.
- Almada F.**, Almada V.C., Domínguez V. S., Brito A., Santos R.S. 2005. Molecular validation of the specific status of *Parablennius sanguinolentus* and *Parablennius parvicornis* (Pices:Bleniidae). *Sci. Mar.* 69(4), 519-523.
- Alvarado** –Bremer J.R., Stequert B., Robinson N.W. 1998. Genetic Evidence for inter-oceanic subdivision of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) populations. *Mar.Biol.* 132: 547-557.
- Alvarado-Bremer J.R.**, Viñas J., Mejuto J., Bert E., Pla C. 2005. Comparative phylogeography of Atlantic bluefin tuna and swordfish: the combined effects of vicariance, secondary contact, introgression and population expansion on the regional phylogenies of two highly migratory pelagic fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36:169-187.
- Anderson W.W.** , Gehringer J.W., Cohen E. 1956. Physical oceanographic, biological and chemical data, South Atlantic coast of United States Theodore N. Gill cruise 2. U.S. Dep. Inter., Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish. 198, 270p.
- Avise J.C.** 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman and Hall, NY.
- Avise J. C.** 1995. Mitochondrial DNA Polymorphism and a Connection Between Genetics and Demography of Relevance to Conservation. *Conservation Biology*. Vol.9 3:686-690.
- Avise J.C.** 2000. Phylogeography, the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Bannister J.V.**, Bannister W.H., Ascenzi P., Focesi A., Brunori M. 1976. Oxygen and carbon monoxide binding to myoglobin from the dolphinfish *Coryphaena hippurus* L. *FEBS (Fed. Eur. Biochem. Soc.) Lett.* 65:361-364.
- Bargelloni L.**, Alarcón J.A. , Álvarez M.C. 2003. Discord in the family *Sparidae* (Teleostei): divergent phylogeographical patterns across the Atlantic-Mediterranean divide. *J. Evol. Biol.* 16:1149-1158.
- Bargelloni L.**, Alarcón J.A. , Álvarez M.C. 2005. The Atlantic-Mediterranean transition: discordant genetic patterns in two seabream species *Diplodus puntazzo* (Cetti) and *Diplodus sargus* (L.). *Mol. Phylogenet. Evol.* 36:523-535
- Barnard K.H.** 1927. A monograph of the marine fishes of South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.* Part II. 21:419-1065.
- Beardsley G.L.** 1964. Contribution to the biology of dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in the straits of Florida. M.S. Thesis. Univ. Miami, Miami, Fla. 79p.
- Beardsley G.L.** 1967. Age, growth and reproduction of the dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in the straits of Florida. *Copeia* 1967:441-451.
- Birman I.B.** 1965. Occurrence of *Coryphaena hippurus* L. in the Okhotsk Sea. *Vopr. Ikhtiol.* 36:557-558.
- Block B.A.**, Dewar H., Blackwell S.B., Williams T.D., Prince E.D., Farwell C.J. Boustany A., Teo S.L., Seitz A., Wally A., Fudge D. 2001. Migratory movements, depth preferences and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science*. 293:1310-1314.

- Block B.A.**, Dewar H., Farwell C. , Prince E.D. . 1998. A new satellite technology for tracking the movements of Atlantic bluefin tuna. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 95:9384-9389.
- Bourles B.**, Gouriou Y., Chuchoa R. 1999. On the circulation and upper layer of the western equatorial Atlantic. Journal of Geophysical Research, 104(C9), pp. 21151-21170.
- Briggs J.C.**1995. A marine center of origin: reality and conservation. Frontiers in Biogeography:New Directions in the Geography of Nature. Editors: Lomolino M.V., Heaney L.R. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland Massachusetts.
- Brill R.W.** 1996. Selective Advantages Conferred by the High Performance Physiology of Tunas, Billfishes, and Dolphin Fish. Comp. Biochem. Physiol. Vol.113A, 1: 3-15.
- Butler J.N.**, Morris B.F., Cadwallader J. , Stoner A.W. 1983. Studies of Sargassum and the Sargassum Community. Special Publication No.22. Bermuda Biological Station for Research.
- Buskirk R.E.** 1985. Zoogeographic patterns and tectonic history of Jamaica and the northern Caribbean. Journal of Biogeography. 12:445-461.
- Cabo D.F.L.** 1961. Biometría, biología y pesca de la lampuga (*Coryphaena hippurus* L.) de las islas Baleares. Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Madrid, Series de Ciencias Naturales. Tomo XXI, 93p.
- Carbone I.**, Kohn L.M. 2001. A microbial population-species interface: nested cladistics and coalescent inference with multilocus data. Molecular Ecology. 12:947-964.
- Carvalho G.R.** , Hausler L. 1995. Molecular genetics and the stock concept in fisheries. Molecular Genetics in Fisheries. London: Chapman & Hall:55-80.
- Charrier G.**, Chenel T., Durand J.D. 2006. Discrepancies of phylogeographical patterns of two European anglerfishes (*Lophius budegassa* and *Lophius piscatorius*). Molecular Phylogenetics and Evolution. 38:742-754.
- Chikhi L.**, Bonhomme F., Agnese J.F.1998. Low genetic variability in a widely distributed and abundant clupeid species, *Sardinella aurita*. New empirical results and interpretations. Journal of Fish Biology. 52:861-878.
- Chow S.**, Okamoto H., Miyabe N., Hiramatsu K., Barut M. 2000. Genetic divergence between Atlantic and Indo-Pacific stocks of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) and admixture around South Africa. Mol. Ecol. 9:221-227.
- Çiftçi Y.** , Okumus I. 2002. Fish Population Genetics and Applications of Molecular Markers to Fisheries and Aquaculture: I-Basic Principles of Fish Populations Genetics. Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 2:145-155.
- Clausen R.** , York R.2008. Economic Growth and Marine Biodiversity: Influence of Human Social Structure on Decline of Marine Trophic Levels. Conservation Biology Vol. 22, 2: 458-466.
- Coston-Clements, L.**, Settle L.R., Hoss D.E. , Cross F.A. 1991. Utilization of *Sargassum* Habitat by marine Invertebrates and Vertebrates-A Review . National Marine Fisheries Service, NOAA, Southeast Fisheries Science Center, Beaufort Laboratory. Beaufort, NC. 32p.
- Croizat L.**, Nelson G, Rosen D.E. 1974. Centres of origin and related concepts. Systematic Zoology. 23(2):265-287.
- Cunningham C.W.**, Collins T.M. 1998. Beyond area relationships: Extinction and recolonization in molecular marine biogeography. Molecular Approaches to Ecology and Evolution.
- Da Fonseca R.R.**, Jonson W.E, O'Brien S.J., Ramos M.J., Antunes.2008. The adaptative evolution of mammalian mitochondrial genome. BMC Genomics. 9:119

- Díaz-Jaimes P.**, Uribe-Alcocer M., Ortega-García S., Durand J. 2006. Spatial and temporal mitochondrial DNA genetic homogeneity of dolphinfish populations (*Coryphaena hippurus*) in the eastern central Pacific. *Fisheries Research* 80:333-338.
- Domingues V.S.**, Santos R.S., Brito A., Almada V.C. 2006. Historical population dynamics and demography of the eastern Atlantic pomacentrid *Chromis limbata* (Valenciennes, 1833). *Mol. Phylogenet. Evol.* 40: 139-147.
- Domingues V.S.**, Almada V.C., Santos R.S., Brito A., Bernandi G. 2007. Phylogeography and evolution of the triple fin *Tripterygion delasi* (Pices: Blennioidei). *Marine Biology*. 150:509-519.
- Domingues V.S.**, Santos R.S., Brito A., Alexandrou M., Almada V.C. 2007. Mitochondrial and nuclear markers reveal isolations by distance and effects of Pleistocene glaciations in the northeastern Atlantic and Mediterranean populations of the white seabream (*Diplodus sargus* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 346:102-113.
- Dowling T.E.**, Mortiz C., Palmer J.D. Reiseberg L.H. 1996. Chapter 8: análisis of fragments and restriction sites. *Molecular Systematics* 2nd ed. Sinauer Associates. pp. 249-320.
- Dragovich A.**, Potthoff T. 1972. Comparative study of food of skipjack and yellowfin tunas off the coast of West Africa. *Fish. Bull.*, U.S. 70:1087-1110.
- Erdman D.S.**, 1956. Recent fish records from Puerto Rico. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 6:315-349.
- Farrington S.K.** 1979. Fishing the Atlantic offshore and on. Coward-McCann, Inc., N.Y., 312p.
- Finnerty J.R.**, Block B.A. 1992. Direct sequencing of mitochondrial DNA detects highly divergent haplotypes in blue marlin (*Makaira nigricans*). *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 1:206-214.
- Frankignoul, C.**, de Coetlogon G, Joyce T.M., Dong, S.F. 2001. Gulf Stream variability and ocean-atmosphere interactions. *Journal of Physical Oceanography*, 31: 3516-3529.
- Fratantoni, D.M.** 2001. North Atlantic surface circulation during the 1990's observed with satellite-tracked drifters. *Journal of Geophysical Research*. 106, 22067-22093.
- Fuglister, F.G.**, 1951. Multiple currents in the Gulf Stream System. *Tellus*, 3, 230-233.
- Frenzel.** 1973. Climatic Fluctuations of the Ice Age. The Press of Case Western Reserve University, Cleveland Ohio. 306p.
- Galea J.A.** 1961. The "Kannizzati" fishery. *Proc. Gen. Fish. Council. Mediterr. Tech. Pap.* 6:85-91.
- Gibbs R.H.**, Collette B.B. 1959. On the identification, distribution, and biology of the dolphins *Coryphaena hippurus* and *C. equiselis*. *Bull. Mar. Sci. Gula Caribb.* 9:117-152.
- Graves J.E.**, Mc Dowell J. R. 1995. Inter-ocean genetic-divergence of istiophorid billfishes. *Mar. Biol.* 122:193-103.
- Graves J.E.** 1998. Molecular insights into the population structures of cosmopolitan marine fishes. *J. Hered.* 89:427-437.
- Guidetti P.** 2007. Potential of Marine Reserves to Cause Community-Wide Changes beyond Their Boundaries. *Conservation Biology*. Vol. 21, 2:540-545.
- Gunn, J.T.** Watt D.R., 1982. On the currents and water masses north of the Antilles/Bahamas Arc. *Journal of Marine Research*. 40, 1-48.
- Harding G.** 1960. The competitive exclusion principle. *Science*. 131:1292-1297.
- Hassler W.W.**, Hoogart W.T. 1977. The growth and culture of dolphin *Coryphaena hippurus*, in North Carolina. *Aquaculture*. 12:115-122.
- Hedrick.** 2000. Genetics of populations. 2000. 2nd ed. Jones and Bartlett Publishers. 552p.

- Heck K.L., McCoy E.D.** 1978. Long distance dispersal and the reef building corals on the Eastern Pacific. *Marine Biology* 48:349-356.
- Hernandez-Guerra, A., Joyce T.M.** 2000. Water masses and circulation in the surface layers of the Caribbean at 66°W. *Geophysical Research Letters*. 27, 3497-3500.
- Hilbish T.J.** 1996. Population genetics of marine species: the interaction of natural selection and historically differentiated populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 200:67-83.
- Hofmann E.E., Worley S.J.** 1986. An investigation of the circulation of the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research*. 91(C12), 14221-14236 .
- Johns W. E., Lee T.N., Beardsley R.C., Candela J., Limeburner R., Castro B.** 1998. Annual cycle and variability of the North Brazil Current. *Journal of Physical Oceanography*, 28(1), pp. 103-128.
- Johnson, G.D.** 1978. Development of fishes of the Mid-Atlantic Bight. An atlas of egg, larval, and juvenile stages. Vol. IV Carangidae through Ephippidae. U.S. Dep. Inter., Fish. Wildl. Serv., Biol. Serv. Prog. FWS/OBS-78/12, Jan. 1978.123-128.
- Johnson, J., Stevens I.**, 2000. A fine resolution model of the eastern North Atlantic between the Azores, the Canary Islands and the Gibraltar Strait. *Deep-Sea Research*, 47, 875-899
- Jorgensen H.B.H., Hansen M.M., Bekkevold D., Ruzzante D.E., Loeschcke V.** 2005. Marine landscape and population genetic structure of herring (*Clupea harengus* L.) in the Baltic Sea. *Mol. Ecol.* 14(10):3219-3234.
- Kaneps A.G.** 1979. Gulf Stream: velocity fluctuations during late Cenozoic. *Science*. 204:297-301.
- Keller G., Barron J.A.** 1983. Paleooceanographic implications of Miocene deep-sea hiatuses. *Geological Society of America Bulletin*. 97:590-613.
- Klein, B., Siedler G.**, 1989. On the origin of the Azores Current. *Journal of Geophysical Research*. 94:6159-6168.
- Kojima S.** 1955. Studies on dolphin fishing conditions in the western Sea of Japan-I. *Bull. Jpn. Soc.Sci.Fish.* 20:1044-1049.
- Kojima S.** 1960. Studies on dolphin fishing conditions in the western Sea of Japan-V. On the species of fish attracted to "Tsuke" rafts. *Bull. Jpn. Soc.Sci.Fish.* 26:379-382.
- Kojima S.** 1961. Studies on dolphin fishing conditions in the western Sea of Japan-III. On the stomach contents of dolphins. *Bull. Jpn. Soc.Sci.Fish.* 27:625-629.
- Kojima S.** 1964. On the distribution of the dolphin, *Coryphaena hippurus* L. , in the Pacific Ocean and in the Indian Ocean *Bull. Jpn. Soc.Sci.Fish.* 30:472-477.
- Kojima S.** 1967. Studies on fishing conditions of the dolphin, *Coryphaena hippurus* L. In the western regions of the sea of Japan XIII- "Tsukegi" as source of food for dolphins. *Bull. Jpn. Soc.Sci.Fish.* 33:320-324.
- Kotoulas G., Magoulas A., Tsimenides N., Zouros E.** 1995. Marked mitochondrial DNA differences between Mediterranean and atlantic populations of the swordfish *Xiphias gladius* *Mol.Ecol.* 4: 473-481.
- Kuparinen A., Merilä J.** 2007. Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 22:652-659.
- Lemaire C., Versini J.J., Bonhomme F.** 2005. Maintenance of genetic differentiation across a transition zone in the sea: discordance between nuclear and cytoplasmic markers. *Journal of Evolutionary Biology*. 18:70-80.
- Li W.** 1997. *Molecular Evolution*. Sinauer Associates Inc. Sunderland Massachusetts.
- Lutcavage M.E., Brill R.W., Skomal G.B., Chase B.C., Howey P.W.** 1999. Results of pop-up satellite tagging of spanning size class fish in the Gulf of Maine: do North Atlantic bluefin tuna spawn in the mid-Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56:173-177.

- Magoulas** A., Castillo R., Caetano S., Marcato S., Patarnello T. 2006. Mitochondrial DNA reveals a mosaic pattern of phylogeographical structure in Atlantic and Mediterranean populations of anchovy *Engraulis encrasicolus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 39:734-746.
- Magoulas** A., Taimenides N., Zouros E., 1996. Mitochondrial DNA phylogeny and the reconstruction of the population history of a species: the case of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) *Mol.Biol.Evol.* 13:178-190.
- Mahon** R. 1999. Dolphinfish fisheries in the Caribbean region. *Scientia Marina*. 63(3-4):411-420.
- Mather** F.J.1954. Northerly occurrences of warm water fishes in the western Atlantic. *Copeia*.1954:292-293.
- Matthews** F.D., Damkaer D.M. Knapp L.W., Collette B.B. 1977. Food of western north Atlantic tunas and lancetfishes (*Alepisaurus*). US. Dep.Commer., NOAA Technical Report . NMFS SSRF-706. 19p
- Merino**, M., 1997: Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *Journal of Marine Systems*, 13:101-121.
- Mito**, S. 1960. Egg development and hatched larvae of the common dolphin-fish *Coryphaena hippurus* Linné. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 26:223-226.
- Murphy** R.C. 1914. Notes on pelagic fishes. *Copeia* 6:1-2.
- Okada**, Y. 1955. Fishes of Japan . Maruzen Co., Ltd., Tokyo, 462p.
- Oxenforf** H.A., Hunte W. 1986. A preliminary investigation of the stock structure of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the eastern Caribbean. *Sci. Mar.* 63 (3-4) : 303-315.
- Palko** B.J., Beardsley G.L., Richards W.J. 1982. Synopsis of the Biological Data on Dolphin Fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Choryphaena equiselis* Linnaeus. NOAA Technical Report NMFS Circular 443. FAO Fisheries Sinopsis No.130.
- Palumbi** S.R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 25:547-572.
- Palumbi** S.R. 1996. Nucleic Acids II: The Polymerase Chain Reaction. *Molecular Systematics* 2nd edition. Massachussets. Sinauer Associates.
- Patarnello** T., Volckaert F.A.M.J., Castillo R. 2007. Pillars of Hercules: is the Atlantic-Mediterranean transition a phylogeographical break?. *Molecular Ecology*. 16:4426-4444.
- Patterson** C. 1983. Aims and methods in Biogeography. *Evolution, Time and Space: The Emergence of the Biosphere.* Sys. Ass. Sp. Vol 23. Academic, London.
- Pauly** D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R., Torres F. 1998. Fishing Down Marine Food Webs. *Science*. 279(6):860-863.
- Penrith** M.J. 1963. The systematics and biology of the South African tunas. M.S. Thesis. Univ. Cape Town, Cape Town, Union, S. Africa. 216 p.
- Perez**, F.F., Castro C.G., Alvarez-Salgado X.A., Rios A.F. 2001. Coupling between the Iberian basin-scale circulation and the Portugal boundary current system: a chemical study, *Deep-Sea Research I*, 48, 1519-1533.
- Pérez-Lozada** M., Guerra A., Carvalho G.R., Sanjuan A., Shaw P.W. 2002. Extensive population subdivision of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Mollusca:Cephalopoda) around the Iberian Peninsula indicated by microsatellite DNA variation. *Heredity* 89:417-424.
- Peterson** R.G., Strama L.1991. Upper level circulation in the South Atlantic ocean. *Progress in Oceanography*, 26, 1-73.

- Pla C.**, Pujolar J.M. 1999. Genetic homogeneity of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the western Mediterranean and the eastern Atlantic. *Scientia Marina*. 63 (3-4) :337-341.
- Posada D.**, Crandall K.A. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14(9):817-818.
- Prager M.H.** 2000. Exploratory Assessment of Dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, based on U.S. landings from the Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. NMFS, SEFSC 18p.
- Rivera G.A.**, Appeldoorn R.S. 2000. Age and growth of dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, off Puerto Rico. *Fisheries Bulletin*. 98(2): 345-352.
- Rocha L.A.**, Rocha C.R., Robertson D.R., Bowen B. 2008. Comparative phylogeography of Atlantic reef fishes indicates both origin and accumulation of diversity in the Caribbean. *BMC Evolutionary Biology*. 8:157.
- Rocha-Olivares A.**, Bobadilla Jiménez M., Ortega-García S., Saavedra-Sotelo N., Sandoval-Castillo JR. 2006. Variabilidad mitocondrial del dorado *Coryphaena hippurus* en poblaciones del Pacífico. *Ciencias Marinas*. 32(3):569-578.
- Rogers A.R.**, Harpending H.C. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution*. 9:5
- Rose, C.D.** 1966. The biology and catch distribution of the dolphin *Choryphaena hippurus* (Linnaeus) in North Carolina waters. Ph.D. thesis. North Carolina State University at Raleigh, 153p.
- Rose, C.D.** Hassler W.W. 1974. Food habits and sex ratios of dolphin *Choryphaena hippurus* captured in the western Atlantic Ocean off Aterras, North Carolina. *Trans. Am. Fish. Soc.* 103:94-100.
- Rothschild B.J.** 1964. Observations on dolphins (*Coryphaena spp.*) in the central Pacific Ocean. *Copeia*. 445-447.
- Schneider S.**, Roessli D., Excoffier L. 2000. Arlequin ver. 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- Shcherbachev Y.N.** 1973. The biology and distribution of the dolphins (Pises, Coryphaenidae). *Vopr. Ikhtiol.* 13:219-230.
- Soichi M.** 1978. Spawning behavior, *Coryphaena hippurus* in the aquarium and its eggs and larvae. *Jpn. J. Ichtyol.* 24:290-294.
- Stachowicz J.J.**, Fried H., Osman R.W., Whitlatch R.B. 2002. Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem functions reconciling pattern and process. *Ecology*. 83:2575-2590.
- Stachowicz J.J.**, Whitlatch R.B., Osman R.W. 1999. Species diversity and invasion resistance in marine ecosystem. *Science*. 286:1577-1579.
- Summerer M.**, Hanel R., Sturmbauer C. 2001. Mitochondrial phylogeny and biogeographic affinities of sea bream of the genus *Diplodus* (Sparidae). *Journal of Fish Biology*. 59: 1639-1652.
- Takahashi M.**, Mori K. 1973. Studies on relative growth in body parts compared in *Coryphaena hippurus* and *C. equiselis* and notes on gonadal maturation in the latter species. *Bull. Far. Seas Fish. Res. Lab.* 8:79-113.
- Tamura K.**, Dudley J, Nei M & Kumar S .2007. *MEGA4*: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24:1596-1599.
- Tintore J.**, Violette P.E., Blade I., Cruzado A. 1988. A study of an intense density front in the eastern alboran sea: the Almeria-Oran front. *Journal of Physical Oceanography*. 18:1384-1397.

- Tortonese**. 1985. Distribution and Ecology of Endemic Elements in the Mediterranean Fauna (Fishes and Echinoderms). Plenum Press, New York.
- Vawter L.**, Brown.1986. Nuclear and Mitochondrial DNA comparisons reveal extreme rate variation in the molecular clock. *Science* 234, 194-196.
- Wang C.H.** 1979. A study of population dynamics of dolphin fish (*Coryphaena hippurus*) in waters adjacent to eastern Taiwan. *Acta Oceanog. Taiwan.* 10:233-251.
- Ward R.D.**, Grewe M. 1995. Appraisal of molecular genetic techniques in fisheries. *Molecular Genetics in Fisheries*. London: Chapman & Hall:55-80.
- Weinberg J.R.**, Starczak V.R. 1989. Morphological evidence of Eastern Pacific and Caribbean isopods: effect of a land barrier and the Panama canal. *Mar. Biol.*103: 143-152.
- Wheeler J.F.G.**, Ommanney F.D.1953. Report on the Mauritius-Sheychelles fisheries survey, 1948/9. *Colon.Off. Fish.Publ.* 8,68p.
- Williams F.**, Newell B.S. 1957. Notes on the biology of the dorade or dolphin-fish (*Coryphaena hippurus*) in East African waters. *E. Afr. Agric.J.* 1957.113-118.
- Wingrove R.S.** 2000. The population structure of dolphin, *Coryphaena hippurus* L. 1758, in the western central Atlantic, Gulf of Mexico and eastern Caribbean Sea inferred from mitochondrial DNA variation. M. Sc. thesis. Department of Biology, College of Charleston.
- Wolstenholme D.R.** 1992. Animal mitochondrial DNA: structure and evolution. *Mitochondrial Genomes*. Academic Press, San Diego. pp. 173-216.
- Zardolla R.**, Castilho R. Grande C. 2004. Differential population structuring of two closely related fish species, the mackerel (*Scomber scombrus*) and the chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the Mediterranean Sea. *Molecular Ecology*.13: 1785-1798.
- Zheng M.**, Kashimori Y., Hoshino O. Fujita K., Kambara T. 2005. Behavior (innate action) of individuals in fish schools generating efficient collective evasion from predation. *Journal of Theoretical Biology*. 235:153-167.
- Zhou M.**, PaduanJ.D., Niiler P.P. 2000. Surface currents in the Canary Basin from drifter observations. *Journal of Geophysical Research*, 105, 21893-21911.