



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
BIOLOGÍA MARINA

FILOGEOGRAFÍA COMPARADA DEL PEZ DORADO (*Coryphaena hippurus*) Y DEL ATÚN ALETA AMARILLA (*Thunnus albacares*) EN EL OCÉANO PACÍFICO

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:

ETNA SÁNCHEZ IZQUIERDO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: **DR. PÍNDARO DÍAZ JAIMES**
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

COMITÉ TUTORAL: **DR. MANUEL URIBE ALCOCER**
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
DR. MANUEL GALLARDO CABELLO
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DRA. SOFÍA ORTEGA GARCÍA
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MÉXICO, D. F., SEPTIEMBRE 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Píndaro Díaz por su apoyo constante, moral y académico. Por compartir conmigo su pasión por el mar y sus conocimientos, por su paciencia y comprensión, por confiar en mí y por su amistad. Muchas gracias.

Al Doc Manuel Uribe, al Dr. Daniel Piñero, a la Dra. Sofía Ortega y al Dr. Manuel Gallardo por su tiempo, por sus valiosas aportaciones a este trabajo y, sobre todo, por su gran amabilidad y disposición para concluirlo.

A la UNAM y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada durante mis estudios de posgrado.

A mis compañeros de laboratorio y de la maestría por los agradables momentos.

DEDICATORIAS

A Dany, aunque tu paso por este mundo fue muy breve, me dejaste valiosísimas lecciones de empatía, tolerancia, humildad, valentía... gracias por ayudarme a reencontrarme. Siempre estás conmigo.

A mi papá, por tu gran esfuerzo para brindarme las oportunidades para prepararme académicamente.

A mi mamá, por tu invaluable amistad.

A mi hermano, no puedo pensar en un mejor compañero y amigo con quien crecer.

A Tania y a Andrea, por todos los momentos playeros (y los no playeros también).

A mi tía Silvia, por mostrarme el verdadero significado del amor incondicional.

A mi tía Paty, por enseñarme que nunca es tarde para cumplir sueños.

A Lily, espero que siempre encuentres el valor para vivir una vida de la cual estés orgullosa.

A todos aquellos tíos, tías, primos, primas, sobrinos, sobrinas... que siempre tienen buenos y sinceros deseos para mí.

A todos los que ya no están pero que dejaron marcas imborrables en mi memoria.

A Pepe, a Mary, a Melissa, a Amira, a Lety, a Andrea, a Paty, a Ricky y a César, por hacer mi familia más grande.

Y a Carlos. Es imposible encontrar palabras suficientes... gracias por TODO. Este logro es de los dos.

ÍNDICE

I. Resumen	1
II. Introducción	2
III. Antecedentes	8
3.1 Ubicación taxonómica y descripción	8
3.1.1 <i>Coryphaena hippurus</i>	8
3.1.2 <i>Thunnus albacares</i>	10
3.2 Distribución y hábitat	12
3.2.1 <i>Coryphaena hippurus</i>	12
3.2.2 <i>Thunnus albacares</i>	13
3.3 Características biológicas	14
3.3.1 <i>Coryphaena hippurus</i>	14
3.3.2 <i>Thunnus albacares</i>	16
3.4 Dinámica poblacional	18
3.4.1 <i>Coryphaena hippurus</i>	18
3.4.2 <i>Thunnus albacares</i>	20
3.5 Pesquería	21
3.5.1 <i>Coryphaena hippurus</i>	21
3.5.2 <i>Thunnus albacares</i>	23
3.6 Genética de poblaciones y filogeografía	25
3.6.1 <i>Coryphaena hippurus</i>	25
3.6.2 <i>Thunnus albacares</i>	28
3.7 Área de estudio: el Océano Pacífico	30
3.7.1 Características oceanográficas del Océano Pacífico	30
3.7.2 Regiones biogeográficas del Océano Pacífico	33
IV. Hipótesis	37
V. Objetivos	37
5.1 Objetivo general	37
5.2 Objetivos particulares	38

VI. Método	39
6.1 Muestreo	39
6.2 Extracción de DNA, amplificación por PCR y secuenciación	41
6.3 Análisis de secuencias y de diversidad molecular	43
6.4 Análisis de estructura genética poblacional	44
6.5 Análisis de aislamiento por distancia	46
6.6 Análisis de demografía histórica	46
6.7 Análisis filogenético	48
VII. Resultados	49
7.1 Diversidad molecular	49
7.1.1 <i>Coryphaena hippurus</i>	49
7.1.2 <i>Thunnus albacares</i>	51
7.2 Estructura genética poblacional	52
7.2.1 <i>Coryphaena hippurus</i>	52
7.2.2 <i>Thunnus albacares</i>	55
7.3 Aislamiento por distancia	58
7.4 Parámetros de demografía histórica	59
7.4.1 <i>Coryphaena hippurus</i>	59
7.4.2 <i>Thunnus albacares</i>	65
7.5 Análisis filogenético	71
7.5.1 <i>Coryphaena hippurus</i>	71
7.5.2 <i>Thunnus albacares</i>	75
VIII. Discusión	78
8.1 Diversidad genética	78
8.2 Estructura genética poblacional	79
8.3 Demografía histórica	90
8.4 Filogenia	93
8.5 Comparación entre la filogeografía de <i>C. hippurus</i> y la de <i>T. albacares</i>	95
8.6 Valoración del uso del gen del citocromo <i>b</i> en estudios de filogeografía	98
IX. Conclusiones	99
X. Referencias	101

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Localidades muestreadas de <i>C. hippurus</i> y <i>T. albacares</i> en el Océano Pacífico	40
Tabla 2. Variabilidad genética del gen del citocromo <i>b</i> del mtDNA de muestras de <i>C. hippurus</i> del Océano Pacífico.	50
Tabla 3. Variabilidad genética del gen del citocromo <i>b</i> del mtDNA de muestras de <i>T. albacares</i> del Océano Pacífico.	52
Tabla 4. Análisis de Varianza Molecular de secuencias del gen del citocromo <i>b</i> del mtDNA de <i>C. hippurus</i> entre regiones biogeográficas del Océano Pacífico y el Golfo de México.	53
Tabla 5. Estimaciones de diferenciación genética (F_{st}) entre pares de localidades del Océano Pacífico y el Golfo de México de <i>C. hippurus</i> .	54
Tabla 6. Grupos de SAMOVA obtenidos para <i>C. hippurus</i>	55
Tabla 7. Análisis de Varianza Molecular de secuencias del gen del citocromo <i>b</i> del mtDNA de <i>T. albacares</i> entre regiones biogeográficas del Océano Pacífico y el Golfo de México.	56
Tabla 8. Estimaciones de diferenciación genética (F_{st}) entre pares de localidades del Océano Pacífico y el Golfo de México de <i>T. albacares</i> .	57
Tabla 9. Grupos de SAMOVA formados para <i>T. albacares</i> .	58
Tabla 10. Parámetros de demografía histórica calculados bajo un modelo de expansión demográfica (τ , θ_o y θ_i) de <i>C. hippurus</i> .	60
Tabla 11. Parámetros de demografía histórica calculados bajo el modelo de expansión espacial (τ , θ_N y m) de <i>C. hippurus</i> .	61
Tabla 12. Parámetros de demografía histórica calculados bajo un modelo de expansión demográfica (τ , θ_o y θ_i) de <i>T. albacares</i> .	66
Tabla 13. Parámetros de demografía histórica calculados bajo el modelo de expansión espacial (τ , θ_N y m) de <i>T. albacares</i> .	67

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Características fisonómicas de <i>C. hippurus</i> .	10
Figura 2. Características fisonómicas de <i>T. albacares</i> .	12
Figura 3. Mapa de la distribución global de <i>C. hippurus</i> . (FAO, 2002).	13
Figura 4. Mapa de la distribución global de <i>T. albacares</i> (FAO, 2002).	14
Figura 5. Captura total reportada por la FAO para <i>C. hippurus</i> de 1950 a 2007.	22
Figura 6. Captura total reportada por la FAO para <i>T. albacares</i> de 1950 a 2008.	24
Figura 7. Mapa de la circulación de las corrientes superficiales del Océano Pacífico.	32
Figura 8. Ubicación de las localidades muestreadas de <i>C. hippurus</i> y <i>T. albacares</i> .	41
Figura 9. Distribuciones <i>mismatch</i> para las localidades de <i>C. hippurus</i> bajo un modelo de expansión demográfica.	63
Figura 10. Distribuciones <i>mismatch</i> para las localidades de <i>T. albacares</i> bajo un modelo de expansión demográfica.	69
Figura 11. Red de expansión mínima (MST) de los 87 haplotipos del fragmento del gen del citocromo <i>b</i> del mtDNA de <i>C. hippurus</i> .	72
Figura 12. Árbol <i>Neighbor-joining</i> linearizado de los haplotipos de <i>C. hippurus</i> .	74
Figura 13. Red de expansión mínima (MST) de los 56 haplotipos del fragmento del gen del citocromo <i>b</i> del mtDNA de <i>T. albacares</i> .	76
Figura 14. Árbol <i>Neighbor-joining</i> linearizado de los haplotipos de <i>T. albacares</i> .	77
Figura 15. Ejemplo simulado de la influencia del flujo génico y el tamaño efectivo poblacional en la diferenciación genética (F_{ST}) de un marcador neutral a través de 3000 generaciones.	85

I. RESUMEN

El dorado (*Coryphaena hippurus*) y el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) son peces pelágicos de importancia pesquera que comparten varias características biológicas y una distribución cosmopolita tropical-subtropical, por lo que es probable que tengan una historia evolutiva similar.

Estudios anteriores han explorado la presencia de estructura poblacional en ambas especies, sin embargo, aún no se corrobora la presencia o ausencia de diferentes poblaciones en el océano Pacífico, lo cual es fundamental para generar una estrategia para el manejo adecuado de estos recursos pesqueros.

En el presente estudio se evaluaron aspectos de la filogeografía de ambas especies analizando un segmento del gen citocromo *b* de 507 pb en 326 individuos de *C. hippurus* y de 740 pb en 265 individuos de *T. albacares* en diez y siete localidades de la cuenca del Pacífico, respectivamente, y una del Golfo de México. El análisis de las secuencias mostró en ambas especies una alta diversidad haplotípica y una baja diversidad nucleotídica ($h = 0.87$, $\pi = 0.004$ para *C. hippurus* y $h = 0.9$, $\pi = 0.003$ para *T. albacares*). Los resultados muestran que no existen niveles significativos de estructuración genética en la población ($\Phi_{ST} = 0.003$, $P = 0.19$ para *C. hippurus* y $\Phi_{ST} = -0.004$, $P = 0.86$ para *T. albacares*), no obstante, se detectaron señales de diferenciación entre algunas localidades del Pacífico en el caso de *C. hippurus*; y del Golfo de México con respecto a algunas del Pacífico en *T. albacares*. Los parámetros de la demografía histórica mostraron eventos de expansión poblacional para todas las localidades del Pacífico (con excepción de las muestras oceánicas de la zona económica exclusiva de México de *C. hippurus*) coincidentes con los periodos glaciares-interglaciares del Pleistoceno tardío. La distribución aleatoria de los haplotipos evidenció la falta de un patrón filogeográfico en ambas especies.

La ausencia de niveles significativos de estructura genética poblacional y la homogeneidad en la distribución de los haplotipos entre las localidades, se relaciona con un alto nivel de flujo genético y con el gran tamaño efectivo de sus poblaciones.

III. INTRODUCCIÓN

La filogeografía es una disciplina relativamente reciente que se encuentra dentro del área de la ecología molecular y surgió de observar que las especies pueden presentar una diferenciación genética asociada a la presencia de barreras geográficas en su ámbito de distribución. Este campo de estudio interdisciplinario tiene como finalidad establecer patrones de distribución de linajes genéticos en espacio y tiempo, permitiendo evaluar el impacto que han tenido los eventos históricos en sus trayectorias evolutivas (Avise, 1984). De esta manera, es posible hacer una reconstrucción de procesos demográficos históricos como el lugar de origen y la dispersión de las poblaciones, aislamiento, flujo génico, tamaño efectivo poblacional y fluctuaciones importantes en el mismo que explican la distribución actual de las especies. También es útil para reconocer eventos de especiación, evaluar el nivel de estructura genético-poblacional en relación con aspectos geográficos y ecológicos, así como estimar la variabilidad genética con el fin de la identificar unidades (especies o poblaciones) con valor de conservación (Avise *et al.*, 1987; Avise, 2000).

Los estudios filogeográficos generan información básica para identificar unidades básicas de manejo por debajo del nivel de especie que reflejan la importancia evolutiva de los linajes genéticos (Avise, 2004). En el contexto filogeográfico estas unidades se denominan Unidades Evolutivas Significativas (ESUs por sus siglas en inglés) y se definen como un grupo de organismos que han atravesado por un evento de aislamiento respecto de otros grupos, en un tiempo suficiente como para alcanzar la divergencia genética a nivel poblacional, subespecífico o específico (Ryder, 1986; Moritz 1994, 2002). En especies marinas los ejemplos más extensos de la aplicación de los estudios filogeográficos en conservación han sido desarrollados en peces

arrecifales (e.g. Smith-Kenue y van Oppen, 2006; Rocha *et al.*, 2002, 2005) al identificarse linajes únicos (especies crípticas) y poblaciones aisladas que han sido reconocidas como unidades independientes de manejo.

En la mayoría de los estudios filogeográficos se explora la presencia de patrones de distribución geográfica de linajes genéticos de una sola especie. Sin embargo, la inclusión de dos o más especies incrementa la capacidad resolutive de evaluar las asociaciones entre procesos poblacionales de especies que han evolucionado de manera independiente. Por lo tanto, la filogeografía comparada permite evaluar la concordancia de patrones filogeográficos en diferentes *taxa* codistribuidos e identificar la influencia de factores geológicos, ecológicos y evolutivos comunes que han afectado la distribución actual de las especies de un área en particular (Arbogast y Kenagy, 2001; Zink, 2002; Lanteri y Confalonieri, 2003).

De manera general, el estudio comparado de los patrones filogeográficos ha resultado ser un método eficiente para comprender el papel que los eventos históricos y los procesos demográficos han tenido en la distribución de la diversidad genética en áreas determinadas. El enfoque multiespecífico permite obtener conclusiones más robustas que aquellas generadas de estudios específicos o subespecíficos (Avise, 2008).

En la actualidad, los estudios de filogeografía utilizan marcadores moleculares neutrales que son aquellos que no se ven afectados por la selección natural, sino en los que las frecuencias de sus variantes se deben a procesos aleatorios o direccionales como la migración y la deriva génica (Vázquez-Domínguez, 2007). Particularmente en vertebrados, el análisis de secuencias de DNA mitocondrial (mtDNA) es ampliamente utilizado en estudios filogeográficos debido a que su tasa de sustitución es alta y constante, no es recombinante, posee un alto polimorfismo intraespecífico y se hereda casi exclusivamente por vía materna. Estas son características del

genoma mitocondrial que lo hacen adecuado para realizar inferencias sobre la historia evolutiva de las poblaciones así como evaluaciones de los niveles de estructura genética poblacional (Avice *et al.*, 1987; Moritz *et al.*, 1987; Avice, 2000).

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

Los haplotipos también pueden utilizarse para hacer una reconstrucción filogenética bajo un modelo de coalescencia. La teoría de coalescencia se refiere a que, bajo neutralidad y a través de las generaciones, en las poblaciones surgen de manera permanente nuevos alelos por mutación y se pierden otros por deriva génica, de tal forma que todos los alelos de un gen en una generación provienen de un único alelo ancestral (Vázquez-Domínguez, 2007).

La comparación del número de diferencias a nivel nucleotídico en las secuencias del mtDNA también permite hacer estimaciones del tiempo de divergencia entre pares de éstas con base en qué tanto difieren. Esto se hace bajo el supuesto de que secuencias similares tienen un tiempo de divergencia más reciente, mientras que secuencias muy diferentes habrán sido independientes, evolutivamente hablando, por un tiempo más largo (Vázquez-Domínguez *et al.*, 2009). La tasa de evolución constante del mtDNA permite estimar directamente el tiempo de divergencia entre secuencias a manera de reloj molecular (Harding, 1996). La tasa aproximada de sustitución del mtDNA es de 2% de divergencia en las secuencias por cada millón de años (Brown *et al.*, 1979). Sin embargo, los distintos genes y regiones del genoma mitocondrial presentan diferentes tasas de evolución.

Dentro de los 37 genes contenidos en el genoma mitocondrial se encuentra el que codifica para el citocromo *b*, proteína transmembranal encontrada en el complejo III del sistema de fosforilación oxidativa y que es la única transcrita por el mtDNA (Howell y Gilbert, 1988). Debido a que se trata de una molécula sumamente importante en la producción de energía para las células eucariontes, es altamente conservada en términos de su funcionalidad (Irwin *et al.*, 1991). La tasa de sustitución para este gen en peces está entre 1.5% y 2.5% por millón de años (Bowen y Grant, 1997).

Este marcador molecular ha sido ampliamente utilizado para el estudio de la variabilidad genética, filogenia, filogeografía, demografía y evolución de numerosas especies. En el caso de los peces, ha permitido reconocer los procesos evolutivos de especies marinas y la relación que tienen con los factores oceanográficos y geográficos (Muss *et al.*, 2001). También ha tenido éxito en la resolución de patrones de divergencia poblacional cuando se utiliza su tasa de evolución para estimar el tiempo en que ocurrieron los procesos de expansión y diferenciación (Bowen *et al.*, 2001). Además, ha sido aplicado con éxito en la reconstrucción filogenética de especies pelágicas y en la identificación de patrones geográficos en su distribución (Strecker, 2004).

En el presente estudio se evalúan aspectos de la filogeografía tales como la estructura genética poblacional, la variabilidad genética y la demografía histórica del pez dorado (*Coryphæna hippurus*) y del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) en el Océano Pacífico utilizando el gen del citocromo *b* como marcador molecular. Ambas especies comparten la mayor parte de su distribución así como diversas características biológicas y son de importancia pesquera en todas las cuencas oceánicas del mundo.

Si bien la explotación de los recursos marinos es una actividad que ha estado ligada al desarrollo de las civilizaciones humanas desde sus inicios, en las últimas décadas, con el advenimiento de avances tecnológicos que permiten disminuir el esfuerzo pesquero y la creciente demanda de dichos recursos a nivel mundial, las poblaciones de numerosas especies marinas se encuentran totalmente explotadas o sobreexplotadas (Halpern *et al.*, 2008).

Se han documentado varios casos en que las poblaciones de peces han llegado a colapsar debido a una regulación inadecuada y a la presión constante de la pesca (Mullon *et al.*, 2005). En 2005, la FAO realizó una revisión de 1519 bases de datos de las capturas de los principales recursos pesqueros durante los últimos 50 años encontrando que al menos en este periodo ocurrieron 366 colapsos en las poblaciones lo que representa casi un cuarto del total. Considerando que el manejo de pesquerías requiere de la integración de los aspectos socio-económicos del recurso así como del conocimiento de su biología y ecología de tal manera que el ordenamiento pesquero cubra tanto los factores que afectan a las especies como las políticas del mercado (Seijo *et al.*, 1998); el objetivo de este campo multidisciplinario es contar con los fundamentos necesarios para tomar decisiones que fomenten el desarrollo sustentable de la actividad.

Dentro de las repercusiones biológicas que tiene la sobreexplotación de los recursos pesqueros encontramos la reducción del tamaño efectivo poblacional (N_e). Este concepto, de naturaleza evolutiva, se refiere al número de individuos potencialmente reproductivos que contribuyen a la siguiente generación tanto en términos demográficos como genéticos (Wright, 1969, Hedrick, 2000). Por lo tanto, una reducción en el tamaño efectivo de la población tiene como consecuencia una disminución en la variabilidad genética de las especies que son objeto de la pesca (e.g. Hauser *et al.*, 2002). La variabilidad de genes es considerada como la base de la

evolución de las poblaciones por lo que la pérdida de ésta compromete la capacidad de respuesta de los organismos marinos a las presiones de pesca y a los cambios ambientales (Worm *et al.*, 2006).

Aunado a esto, la variabilidad genética también, bajo determinadas circunstancias (aislamiento, por ejemplo), puede manifestarse de forma diferencial en el ámbito de distribución de las especies. La presencia de corrientes, frentes y masas de agua que generan una gran variación en las características físicas, químicas y biológicas del ecosistema marino pueden limitar el flujo genético entre individuos de distintas regiones y generar divergencia de las mismas.

Actualmente, los estudios de genética de poblaciones en especies de importancia pesquera han adquirido un papel importante en la delimitación de las unidades de administración pesquera denominadas *stocks* (Kenchington *et al.*, 2003). La incorporación de la información proveniente de estudios de genética y evolución ha mostrado ser resolutive en la definición de *stocks* de pesca al permitir detectar señales de divergencia que comúnmente no son percibidas cuando se toman en consideración sólo parámetros biológicos o datos de abundancia y/o captura (Waples, 1998; Ward, 2000). El análisis de la información genética nos permite explorar eventos relativamente contemporáneos pero también, aquellos relacionados con la historia evolutiva de las especies. Esta información tiene implicaciones importantes en el manejo sustentable de los recursos ya que refuerza el conocimiento y la comprensión de los procesos que originan la diversidad genética de las poblaciones y su perpetuación, lo que eventualmente podría contribuir al diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad marina (Wang *et al.*, 1999; Faulks *et al.*, 2008).

El Océano Pacífico es una fuente importante de producción pesquera, actualmente las poblaciones del pez dorado y del atún aleta amarilla están sujetas a explotación deportiva y comercial en la zona. La definición de la estructura y de la variabilidad genética en las poblaciones de ambas especies podrá contribuir a sentar las bases necesarias para establecer los lineamientos de su administración.

El estudio comparativo de la filogeografía de dos especies con similar historia de vida en la región, proveerá de un contexto evolutivo y geográfico de las comunidades que allí habitan, permitiendo determinar la influencia que los factores espaciales e históricos han tenido en la riqueza de especies en la zona. De igual manera, comprender la capacidad de respuesta de las especies en un contexto histórico ante los cambios en el ambiente y la identificación de áreas que han tenido una historia evolutiva particular, complementará el conocimiento requerido para establecer estrategias de conservación o de manejo de los recursos pesqueros en el área de estudio al facilitar la identificación de centros de origen o zonas de alta diversidad genética de las poblaciones.

III. ANTECEDENTES

3.1. Ubicación taxonómica y descripción

3.1.1. *Coryphaena hippurus*

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

Reino: Animalia

Phylum: Chordata

Subphylum: Vertebrata

Superclase: Gnathostomata

Clase: Teleostomi

Subclase: Actinopterygii

Orden: Perciformes

Suborden: Percoidei

Familia: Coryphaenidae

Género: *Coryphaena*

Especie: *hippurus*

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

La coloración típica de esta especie incluye tonos dorados, azules y verdes en la parte lateral y amarillos en la zona ventral y dorsal. Tienen la cabeza y el cuerpo comprimidos lateralmente (Figura 1). Los machos adultos se distinguen de las hembras por la presencia de una cresta prominente en la zona más anterior de la cabeza (Collette, 1995). Son peces grandes, las tallas comunes de captura van de los 50 a los 100 centímetros, pero se han reportado tallas de hasta 2 metros y 28 kg de peso.

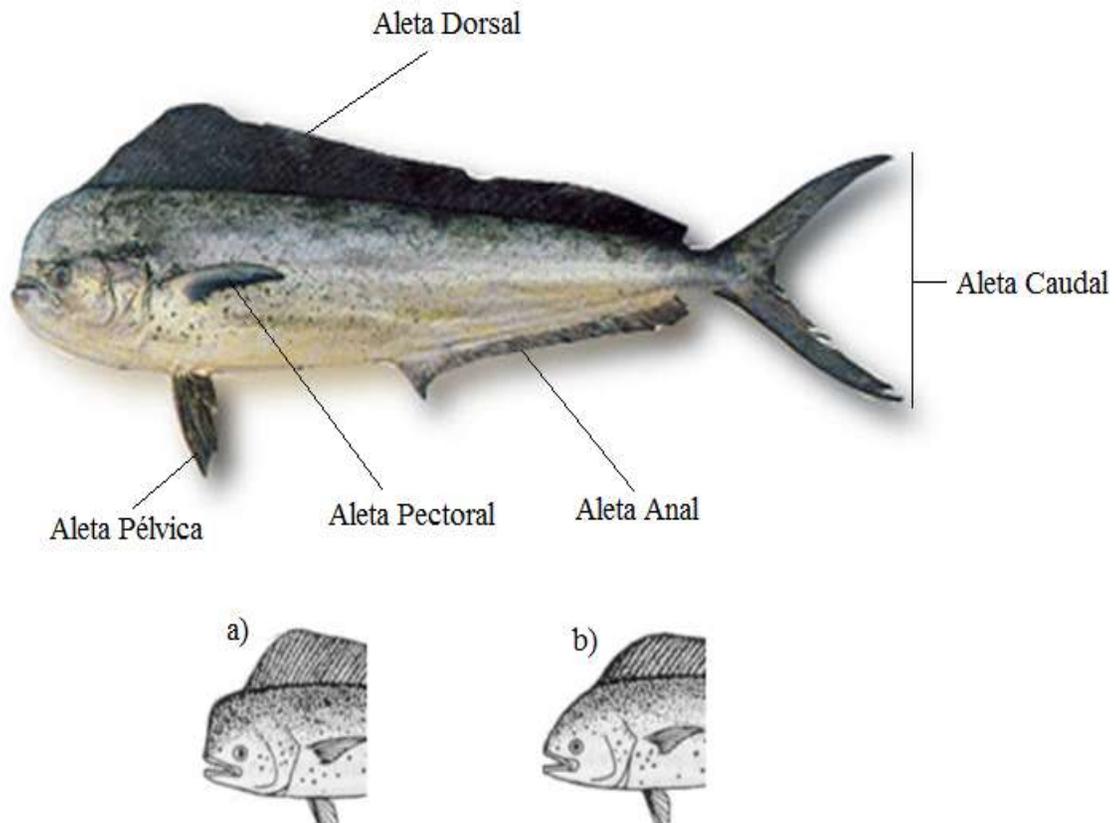


Figura 1. Características fisonómicas de *C. hippurus*. a) Representación de un macho adulto y b) de una hembra adulta.

3.1.2. *Thunnus albacares*

La familia *Scombridae* incluye a 55 especies en 15 géneros, dentro del género *Thunnus* hay 7 especies de atunes en la que encontramos al atún aleta amarilla cuya clasificación taxonómica completa de acuerdo con Lindberg (1971) es:

Reino: Animalia

Phylum: Chordata

Subphylum: Vertebrata

Superclase: Gnathostomata

Clase: Teleostomi

Subclase: Actinopterygii

Orden: Perciformes

Suborden: Scombroidei

Familia: Scombridae

Género: *Thunnus*

Especie: *albacares*

El atún aleta amarilla, *Thunnus albacares* (Bonaterre, 1788), se distingue por presentar de 11 a 14 espinas en la primera aleta dorsal y de 12 a 16 rayos suaves en la segunda aleta dorsal. Las aletas anales y segundas dorsales son muy largas y constituyen aproximadamente del 20% de la longitud furcal. Usualmente la aleta pectoral es moderadamente larga y termina a la altura donde comienza la segunda aleta dorsal, la aleta pélvica se encuentra justo debajo de la base de la primera aleta dorsal y la aleta caudal se encuentra fijada a una peduncular caudal (FAO, 2000). La coloración característica de la especie es negro metálico y azul oscuro con tonos de amarillos a plateados en la zona ventral (Figura 2). La aleta dorsal y la anal son de color amarillo brillante (FAO, 2000).

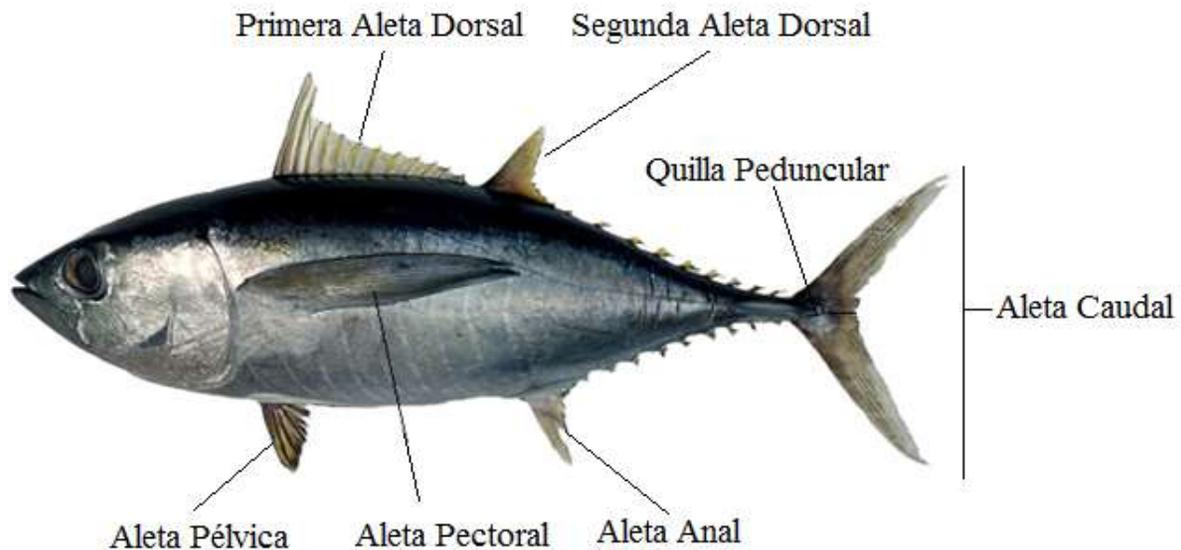


Figura 2. Características fisonómicas de *T. albacares*.

3.2. Distribución y hábitat

3.2.1. *Coryphaena hippurus*

El dorado es un pez epipelágico que se distribuye en zonas tropicales y subtropicales de todas las cuencas oceánicas del mundo incluyendo el Mar Mediterráneo (Figura 3). Su distribución parece estar limitada por la isoterma de 20 °C y se le encuentra entre los 47° N y 38° S, 180° W y 180° E (Palko *et al.*, 1982; Gibbs y Collette, 1959). Sin embargo, se le ha encontrado en mar abierto hasta una latitud aproximada de 40° S lo que corresponde a la zona marítima de Chile (Shcherbachev, 1973).

Por lo general, se localiza cerca de la línea de costa en el intervalo de profundidad que va de 0 a 30 metros (Kojima, 1966). Pasa cerca del 43% del tiempo en la superficie (0-5 m) debido a que la mayor parte de sus presas se encuentran en las capas superiores a la termoclina. Puede realizar inmersiones de hasta 50 metros de profundidad pero, por lo general, evita la zona de

cambio de temperatura por debajo de la termoclina (Furukawa *et al.*, 2001) debido probablemente a que el intervalo óptimo de temperatura para la especie es de 25 °C a 28 °C (Gibbs y Collette, 1959), aunque se le encuentra generalmente en zonas donde la temperatura del agua es entre 21 °C y 32 °C (Oxenford y Hunte, 1999). Durante periodos cálidos, su presencia cerca de la costa es mayor y los cambios en la abundancia en esta zona se han atribuido a periodos climáticos cálidos como la presencia del Niño (Herrera *et al.*, 2008).

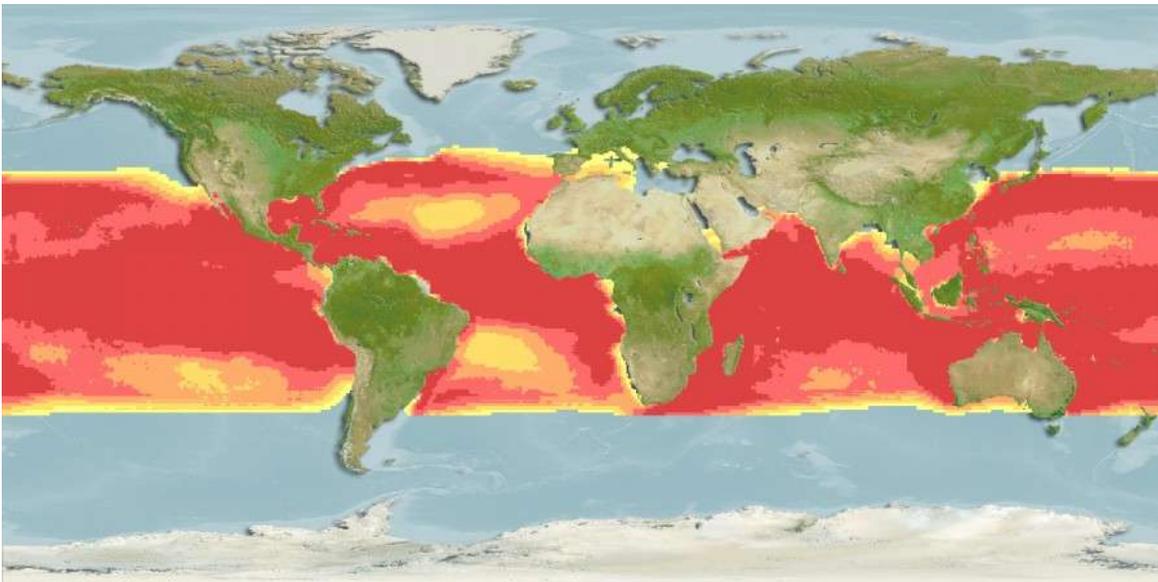


Figura 3. En rojo y amarillo se muestra la distribución global de *C. hippurus*. (FAO, 2002).

3.2.2. *Thunnus albacares*

El atún aleta amarilla también es un pez, epipelágico y, al igual que el dorado, se le encuentra en las zonas tropicales y subtropicales de todas las cuencas oceánicas entre los 45° N y 45 ° S, 180° W y 180° E (Collette y Nauen, 1983; Wild, 1994). Pero, a diferencia del dorado, su distribución no abarca el Mar Mediterráneo (Figura 4).

El intervalo de temperatura en el que se encuentra va de 15 a 31 °C y su óptimo se ha establecido de los 20 a los 28 °C (Laevatus y Rosa, 1963). Debido a esto y a su alto

requerimiento de oxígeno, su distribución vertical está limitada a la capa de mezcla (Carey y Olson, 1982). Un estudio utilizando telemetría ultrasónica mostró que los organismos adultos pasan del 60 al 80% del tiempo en el límite inferior de la termoclina. No obstante, se ha documentado que pueden llegar a profundidades de más de mil metros donde la temperatura es menor a los 5 °C (Schaefer *et al.*, 2011) debido, probablemente, a su capacidad de mantener temperaturas musculares elevadas y a su sistema de intercambio sanguíneo a contracorriente. Sin embargo, la permanencia en estas zonas es por intervalos de tiempo cortos debido a la poca cantidad de oxígeno disuelto presente en las zonas más profundas del océano (Brill, 1996; Brill *et al.*, 1999).

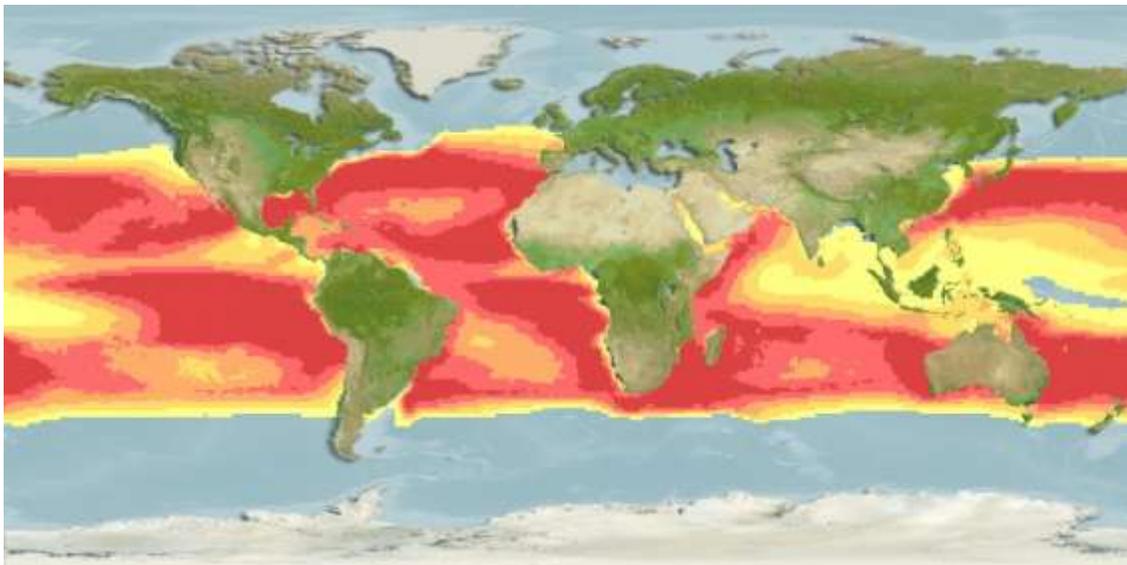


Figura 4. En rojo y amarillo se muestra la distribución global de *T. albacares* (FAO, 2002).

3.3. Características biológicas

3.3.1. *Coryphaena hippurus*

Como la mayoría de los peces pelágicos, *C. hippurus* presenta adaptaciones morfológicas y fisiológicas que le permiten nadar rápidamente y recorrer largas distancias (Brill, 1996). Un

estudio de marcaje y recaptura en la costa de Australia mostró que los individuos marcados registraron un recorrido de 440 km a una velocidad promedio de 20 km por día. No obstante, la mayoría de las recapturas se realizaron en zonas muy cercanas al punto donde se liberaron a los individuos inicialmente (Kingsford y Defries, 1999). En un estudio más reciente de marcaje y recaptura y de monitoreo satelital en la costa este de Estados Unidos, Merten *et al.* (2014) encontraron que los individuos marcados recorrieron en promedio 31.24 km/d y fueron recapturados, en su mayoría, en las zonas donde fueron marcados. La distancia máxima recorrida fue de 1,915 km en 51 días y la velocidad máxima registrada fue de 238.25 km/d, lo que destaca la alta capacidad migratoria de la especie.

El dorado es un depredador generalista, tiene hábitos de caza diurnos y generalmente se asocia con objetos flotantes para alimentarse. Su dieta es amplia, pero su principal componente son otros peces, cefalópodos, crustáceos y zooplancton (Oxenford y Hunte, 1999). Las presas encontradas en contenidos estomacales de individuos de *C. hippurus* han mostrado particular abundancia de organismos pelágicos. Sin embargo, también se ha documentado la presencia de presas mesopelágicas y demersales lo cual indica que el dorado también se desplaza a lo largo de la columna de agua para alimentarse (Herrera *et al.*, 2008). En un estudio reciente en la península de Baja California, Torres-Rojas *et al.* (2014) encontraron que el mayor porcentaje del contenido estomacal de los individuos analizados se compone por presas epipelágicas, con particular abundancia del cangrejo rojo. Los autores encontraron que la dieta es muy similar entre sexos, pero diferente entre individuos de distinto tamaño.

El ciclo de vida del dorado es corto, se ha registrado que no viven más de cuatro años, pero la mayoría de los individuos muere en los dos primeros años (Rose y Hassler, 1968). Su crecimiento es rápido y alcanzan la madurez sexual entre los cuatro y cinco meses de edad

(Beardsley, 1967; Massutí *et al.*, 1999). Presentan desove a lo largo de todo el año con picos reproductivos estacionales incluso más de uno por año. Los desoves tienen lugar en mar abierto y cerca de la costa cuando se registra un incremento en la temperatura superficial del agua (Collette, 1995; Kraul, 1999). Tienen una alta fecundidad, se ha registrado que pueden desovar una vez cada 48 (Nel, 1995) horas con una fecundidad estimada de entre 58 mil y 2.3 millones de huevos (Wu *et al.*, 2001)

Su rápido crecimiento y capacidad reproductiva han propiciado que la especie sea de importancia pesquera tanto en el aspecto comercial, mientras que sus atributos conductuales han resultado atractivos para la pesca deportiva.

3.3.2. *Thunnus albacares*

Al igual que el dorado, el atún aleta amarilla presenta adaptaciones que le permiten desplazarse a grandes velocidades y recorrer largas distancias (Leis, 1991). Sus cuerpos son muy musculosos, hidrodinámicos y elongados, además presentan ranuras y concavidades que le permiten plegar las aletas dorsales, anales y pectorales cuando nada rápidamente (FAO, 2000).

Pese a tener una alta capacidad migratoria, estudios de marcaje han mostrado que los patrones migratorios ocurren en cientos de kilómetros y en pocas ocasiones llegan a desplazarse miles de kilómetros (Hunter *et al.*, 1986). En el Pacífico oriental se encontró un patrón migratorio entre atunes del sur y del norte que ocurre durante primavera y verano a partir del ecuador y con muy bajo porcentaje de mezcla entre ambos hemisferios (Fink y Bayliff, 1970). Un estudio en el monte Espíritu Santo en el Golfo de California utilizando marcas ultrasónicas mostró que la mayoría de los atunes aleta amarilla marcados regresaron en varias ocasiones al monte en un intervalo de tiempo de entre un día a dos meses y medio durante los treinta meses

que duró el estudio, los autores proponen que este puede ser un sitio de alimentación al que los atunes recurren constantemente (Klimley *et al.*, 2003). Otro estudio realizado con marcas satelitales en la zona del Pacífico de Baja California sugiere que el atún aleta amarilla tiene filopatría a sitios de alimentación con patrones de migración horizontal cortos (Schaefer *et al.*, 2007). En un estudio de marcaje más reciente en la zona del Pacífico de la península de Baja California, Schaefer *et al.* (2011) encontraron que 95% de los individuos marcados se desplazaron dentro de 1,358 km alrededor de la zona donde fueron liberados, indicando movimientos horizontales limitados y reafirmando la filopatría de la especie a sitios de alimentación de alta productividad biológica. Este tipo de comportamiento puede generar un aislamiento entre individuos en el ámbito de distribución de la especie y promover la diferenciación genética de las poblaciones que posiblemente se vea reflejada en un patrón filogeográfico definido.

El atún aleta amarilla es un depredador que se alimenta principalmente de otros peces, crustáceos y calamares (Sharp, 1978). La talla promedio de captura de este pez es de 150 cm, pero pueden alcanzar tallas de hasta 239 cm en nueve años por lo que su crecimiento es acelerado alcanzando su talla de madurez sexual (70-80 cm) en los dos primeros años de vida (Susuki, *et al.*, 1978). El desove ocurre a lo largo de todo el año y es más común en agua cálida en zonas costeras o cercanas a archipiélagos (Leis, 1991) y, al igual que el dorado, tiene una alta fecundidad que se ha estimado entre 1 a 4 millones de huevos con una capacidad de desove de hasta una vez cada 1.5 días (Schaefer, 1956, 1998).

3.4. Dinámica poblacional

3.4.1. *Coryphaena hippurus*

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

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

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

En algunas poblaciones se ha reportado más de un pico reproductivo a lo largo del año. El desarrollo gonadal asincrónico en las hembras se relaciona con los cambios en la temperatura superficial del agua, lo cual puede estar relacionado con el patrón migratorio de la especie ya que les permite desovar en distintas regiones geográficas en un mismo año dependiendo de la variación estacional en la temperatura del agua. En el mar Mediterráneo, Massutí y Morales-Nin (1995) estudiaron la ocurrencia y explotación estacional de *C. hippurus* en la zona oeste del mar Mediterráneo encontrando un incremento en la abundancia de junio a octubre coincidente con el

periodo de reproducción de la especie en esta zona y observaron que de octubre a diciembre comienza nuevamente el desarrollo gonadal en las hembras que migran hacia aguas tropicales en el Atlántico donde ocurre un segundo periodo reproductivo correspondiente al invierno. Resultados similares se han encontrado en otras regiones del mundo, como en el Mar Caribe (Rivera y Appeldoorn, 2000), en el Atlántico occidental (Arocha *et al.*, 1999), en el Pacífico central (Kraul, 1999) y en el Pacífico oriental (Lasso y Zapata, 1999).

En México también se han detectado patrones de abundancia estacional. En el Golfo de Tehuantepec, se ha reportado la mayor abundancia del dorado durante el periodo de febrero a mayo (Mendizábal *et al.*, 1990). En el sur del Golfo de California el pico en la captura ocurre durante los meses de julio a septiembre (Zúñiga-Flores *et al.*, 2004), meses durante los cuales, ocurre la máxima actividad reproductiva coincidente con un incremento en la temperatura superficial del agua de 28-30 °C (Zúñiga-Flores *et al.*, 2011).

La clara estacionalidad del recurso sugiere la existencia de poblaciones distintas por lo que se ha estudiado la estructura poblacional de la especie considerando parámetros poblacionales tales como el crecimiento, la talla y la reproducción de la especie. En el Atlántico occidental se encontraron dos grupos de diferente talla que desovan en distinto tiempo (Arocha *et al.*, 1999). En el Pacífico mexicano se encontraron diferencias significativas en parámetros de crecimiento en zonas adyacentes al Golfo de California, proponiendo la existencia de una diferenciación poblacional (Madrid y Beltrán-Pimienta, 2001). Por otro lado, en el Pacífico occidental se encontró que la talla de los individuos capturados en las costas del Mar de Japón varía estacionalmente y se identificaron dos grupos principales bien definidos, los de tallas mayores que ocurren en el inicio de la temporada de pesca (junio) y que se asocian al pico de desove y los de tallas menores capturados hacia el final de la temporada (septiembre) asociados a

la búsqueda de alimento. Es posible que la diferencia temporal en los eventos de reproducción y alimentación relacionada con la talla de los individuos se traduzca en una segregación diferencial de los genotipos en los distintos grupos identificados, propiciando la presencia de estructura genética en la población.

3.4.2. *Thunnus albacares*

La captura del atún aleta amarilla también es estacional y está asociada a las condiciones climáticas debido a la relación que existe entre los picos reproductivos y el incremento en la temperatura superficial del agua. De acuerdo a estudios histológicos en el Pacífico Oriental, el mayor pico de desove ocurre en el verano, por lo que tiene lugar en diferentes temporadas en el hemisferio norte y el hemisferio sur (Schaefer, 1998). Además, los patrones de distribución de las larvas del género *Thunnus* indican que éstas tienen una mayor supervivencia en zonas donde la temperatura superficial del agua es mayor a 24 °C (Boehlert y Mundy, 1994) lo que sugiere una relación entre la abundancia del recurso y la estacionalidad de los parámetros ambientales.

Por otro lado, la recopilación de la información obtenida con análisis morfométricos, datos de captura y esfuerzo, frecuencia de tallas, marcado y desove de la especie, han mostrado evidencia de una posible estructura poblacional identificándose tres *stocks* independientes en el Océano Pacífico que corresponden a la región occidental, central y oriental (Susuki *et al.*, 1978). Dentro de estas regiones, el estudio morfométrico y merístico de individuos de las localidades de Japón, Australia, Hawai, Ecuador y México mostró que las diferencias no sólo ocurren entre las tres regiones del Pacífico sino que también se presentan latitudinalmente en el Pacífico oriental y el occidental (Schaefer, 1991).

Los estudios sobre la dinámica poblacional muestran que la especie presenta movimientos limitados a cientos más que a miles de kilómetros. En las costas de Australia, un estudio de marcaje y recaptura a lo largo de cinco años mostró que los individuos de *T. albacares* permanecieron cerca de la zona donde fueron marcados y sólo se desplazaron algunos cientos de kilómetros hacia el sur durante el verano cuando la temperatura del agua en esta zona incrementa (Lewis, 1992). Lo anterior también se relaciona con la mayor abundancia y captura del recurso en el suroriente de la zona de pesca australiana (Hampton y Gunn, 1998). Estas diferencias en los parámetros biológicos de *T. albacares* observadas en el Océano Pacífico podrían reflejar una distribución geográfica de linajes genéticos no aleatoria para la especie.

3.5. Pesquería

3.5.1. *Coryphaena hippurus*

El dorado es un pez con una gran importancia pesquera, tanto en el aspecto deportivo como en el comercial. En el centro y sur de América su importancia como recurso pesquero se ha incrementado debido a que es abundante y ha tenido una buena aceptación en el mercado. Las cifras estadísticas proporcionadas por la FAO (2007) correspondientes al periodo de la década de 1950 a la primera mitad de la década del 2000 muestran que la pesca comercial se ha incrementado a nivel mundial en las últimas décadas (Figura 5).

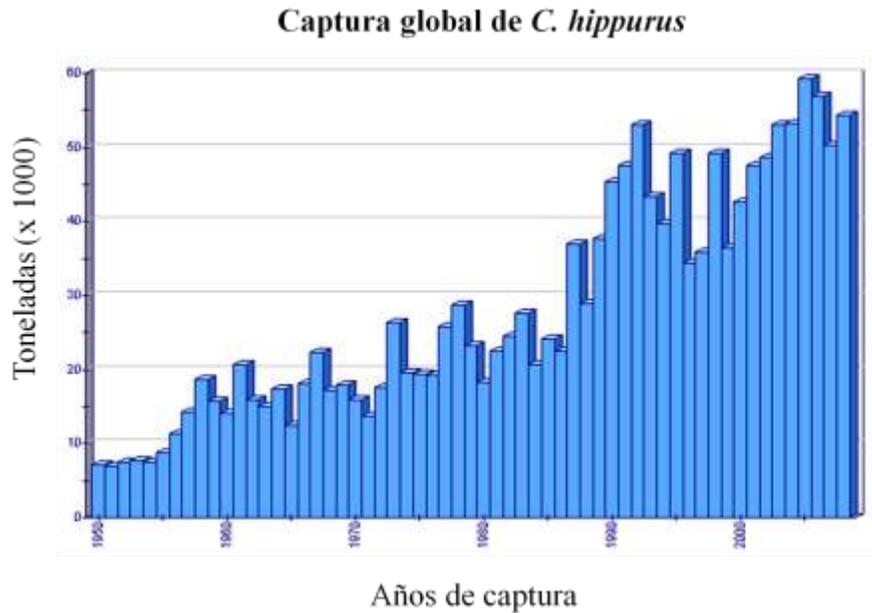


Figura 5. Captura total reportada por la FAO para *C. hippurus* de 1950 a 2007.

En las costas occidentales del Pacífico la especie es explotada a nivel comercial y recreativo. La mayor parte de las capturas son realizadas por flotas japonesas que lo explotan tanto en Japón como en la costa Australiana a lo largo de todo el año pero, cerca del 70% del total de la captura ocurre entre abril y junio (Sakamoto y Kojima, 1999; Kingsford y Defries, 1999).

En el Pacífico central en lo que corresponde a la zona económica de Hawái y los archipiélagos cercanos, el pez dorado no es una especie objetivo de las pesquerías de la región. Sin embargo, ocupa el segundo lugar en captura incidental de las flotas comerciales después del pez vela (Kraul, 1999).

En el Pacífico oriental, el dorado se explota particularmente en las costas de Ecuador donde las pesquería de esta especie se ha consolidado como la principal fuente de ingreso (Peralta, 2006). En Perú la pesca de esta especie es de tipo artesanal, reportándose capturas de 25,000 toneladas para la década de 2000 (Estrella y Swartzman, 2008).

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

No obstante que la pesca comercial en México es ilegal, se ha observado un incremento en la explotación del recurso en las costas de Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Nayarit y Jalisco por la pesca artesanal y palangrera que llegan a representar hasta el 55% del total de las obtenidas por la flota artesanal (Beltrán *et al.*, 1995).

3.5.2. *Thunnus albacares*

Las características biológicas de los atunes tales como tamaño, abundancia y reproducción a lo largo de todo el año lo hacen una especie sujeta a un gran esfuerzo pesquero (Figura 6). El incremento de la captura en toneladas de este recurso ha sido de 0.2 millones en la década de 1950 hasta un máximo de 4.5 millones en la década de 2000 (FAO, 2009). La mayor parte de estas capturas tiene lugar en la cuenca del Pacífico donde la captura anual aproximada de túnidos y similares va de 2.5 a 2.8 millones de toneladas donde el atún aleta amarilla y el barrilete contribuyen hasta en un 85% del total de la captura (FAO, 2009).

Captura global de *T. albacares*

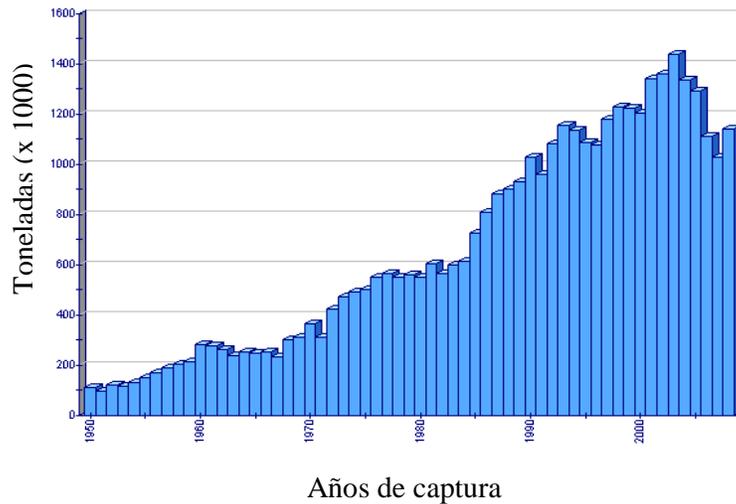


Figura 6. Captura total reportada por la FAO para *T. albacares* de 1950 a 2008.

En términos de peso, *T. albacares* es el segundo producto más representado en las pesquerías de túnidos y similares en el mundo llegando hasta el 25% del total de las capturas totales a nivel mundial (FAO, 2009).

En la actualidad se manejan cuatro *stocks* de pesca del atún aleta amarilla en el mundo: el del Océano Índico, el del Océano Atlántico, el del Océano Pacífico oriental y el Océano Pacífico central-occidental. Todos los *stocks* se encuentran completamente explotados lo que significa que la pesquería está cerca de su nivel máximo sin posibilidad de incremento sustentable en la captura. Datos recientes indican que el *stock* del Pacífico central-occidental se encuentra ya sobreexplotado, es decir, la pesquería se encuentra por encima del nivel sustentable con riesgo de agotamiento o colapso y sin posibilidad de incremento sustentable en la captura (Maijkowski, 2007).

En el Pacífico oriental, dentro del grupo de las especies de túnidos y similares, el atún aleta amarilla es la que registra los mayores volúmenes de captura y en años recientes ha sufrido

un declive en biomasa registrando niveles similares al mínimo histórico de 1984. México es el país que ocupa el primer lugar en extracción de atún aleta amarilla en el Pacífico oriental y el tercer lugar a nivel global (FAO, 2009). Una gran parte de esta producción se exporta generando un gran ingreso económico en el país y el resto es consumido por la población ocupando el tercer lugar de consumo directo entre todas las especies acuáticas que se explotan en México (CONAPESCA, 2006).

3.6. Genética de poblaciones y Filogeografía

3.6.1. *Coryphaena hippurus*

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

En el caso del *C. hippurus*, pocos son los estudios que se han hecho para evaluar si existe estructura genética entre sus poblaciones. Oxenford y Hunte (1986) estudiaron la población del dorado en el mar Caribe y encontraron niveles significativos de diferenciación aloenzimática entre las localidades analizadas. En el mar Mediterráneo, Cimmaruta *et al.* (1998) utilizaron aloenzimas para analizar la genética poblacional del dorado y encontraron que existen dos

subpoblaciones genéticamente diferenciadas de la especie. Sin embargo, un año más tarde Pla y Pujolar (1999) estudiaron la población de esta zona utilizando también aloenzimas, pero no pudieron corroborar los resultados anteriores al encontrar una sola población panmíctica. Rocha-Olivares *et al.* (2006) utilizaron patrones de restricción (RFLPs) del gen mitocondrial NADH1 entre individuos de *C. hippurus* de localidades del Pacífico oriental y central para evaluar la variabilidad genética y los niveles de estructuración entre regiones, encontrando valores significativos de estructura genética poblacional entre el Pacífico central (Hawái) y las localidades del Pacífico oriental, pero no lograron definir un patrón filogeográfico.

Analizando también el gen NADH pero utilizando secuencias de un fragmento de 751 pares de bases en cuatro localidades del Pacífico mexicano en años consecutivos, Díaz-Jaimes *et al.* (2006) encontraron homogeneidad genética temporal y espacial proponiendo que la señal de diferenciación puede no verse reflejada debido a un elevado flujo génico y la expansión demográfica de la población posterior a los periodos glaciales-interglaciares del Pleistoceno. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Sánchez-Izquierdo (2009) donde al utilizar secuencias de un fragmento de 507 pares de bases del gen del citocromo *b* de individuos provenientes de localidades del Pacífico mexicano, Ecuador y Perú no se encontraron niveles significativos de estructuración genética ni un patrón filogeográfico definido.

No obstante, en un estudio donde también se utilizaron secuencias del citocromo *b* pero, con muestras del Atlántico, el Mar Caribe, el Golfo de México y el Mar Mediterráneo se encontraron diferencias genéticas significativas entre los individuos procedentes del Mediterráneo con respecto al resto de las localidades debidas, probablemente, a eventos geológico e históricos (Cruz-Bastida, 2009).

En una investigación más reciente, con un muestreo más amplio que abarcó varios puntos de la distribución global de la especie y utilizando secuencias parciales del gen ND 1, Díaz-Jaimes *et al.* (2010) corroboraron la diferenciación de los individuos muestreados en el Mar Mediterráneo sin encontrarse diferencias a nivel interoceánico entre las localidades del Indo-Pacífico y el Atlántico oriental. La falta de niveles significativos de diferenciación genética entre el Indo-Pacífico y el Atlántico sugiere que características biológicas de la especie como tamaños efectivos poblacionales y aspectos evolutivos como dispersiones recientes, pueden minimizar el efecto de la deriva genética en peces de amplia distribución como el dorado.

Al analizar siete localidades al interior del Golfo de California y tres de la costa pacífica de la Península de Baja California con cinco *loci* de microsatélites, Tripp-Valdéz *et al.* (2010) encontraron niveles bajos pero significativos de diferenciación entre las localidades muestreadas temporal y espacialmente con el estadístico F_{ST} . Pero, al no detectar esta señal de diferenciación con las pruebas estadísticas bayesianas (Structure), concluyeron que en la zona de muestreo existe una sola población.

Un estudio más reciente que utilizó cinco *loci* de microsatélites de 720 individuos de varias localidades de toda la cuenca del Pacífico encontró un leve grado de estructuración genética congruente con las regiones biogeográficas del Pacífico al encontrarse diferencias pequeñas, pero significativas entre las provincias del Golfo de California, la Mexicana y la de Panamá en la Región Biogeográfica del Pacífico Tropical Oriental, el Pacífico central, noroccidental y suroccidental (Bayona-Vásquez, 2011).

El análisis de la cuenca del Pacífico utilizando un marcador mitocondrial como el citocromo *b* podrá evaluar si estas diferencias se deben sólo a eventos relativamente

contemporáneos o bien a sucesos históricos que han delineado la distribución actual de los linajes genéticos de *C. hippurus*.

3.6.2. *Thunnus albacares*

Dentro de los primeros estudios realizados con marcadores mitocondriales para explorar la variabilidad y estructura genética de las poblaciones de atún encontramos el de Scoles y Graves (1993) en donde se analizaron cinco muestras del Océano Pacífico y una del Atlántico con secuencias de mtDNA y RFLP's. Los resultados evidenciaron un alto nivel de variación genética y no mostraron diferencias significativas entre las comparaciones realizadas (entre océanos y entre el sur y el norte del Océano Pacífico oriental).

Analizando el locus GPI-F* Ward *et al.* (1994) encontraron una señal de diferenciación baja, pero significativa entre muestras del Océano Pacífico occidental, el central y el oriental. Posteriormente en un nuevo análisis se comprobaron estos resultados con aloenzimas y RFLP's de mtDNA donde un muestreo mayor mostró también la existencia de cuatro *stocks* bien diferenciados que corresponden al del Pacífico central-occidental, al del Pacífico oriental, al del Atlántico y al del Índico (Ward *et al.*, 1997).

En un estudio realizado con seis microsatélites dinucleótidos en seis localidades del Pacífico occidental y dos del oriental se encontró que sólo uno de los seis microsatélites mostró diferencias significativas entre las poblaciones occidentales, mientras que las dos muestras del oriental no mostraron ningún patrón de diferenciación (Appleyard *et al.*, 2001). Por otro lado, Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer (2003) en un estudio del Pacífico oriental realizado con aloenzimas y RAPD's en 10 localidades entre la isla Clipperton y el Golfo de California, obtuvieron

resultados que indican que la población del Golfo de California está genéticamente aislada de las del Pacífico.

Recientemente, en un estudio en el donde se utilizaron cinco *loci* de microsatélites tetranucleótidos y dos dinucleótidos se encontró una señal de diferenciación entre los individuos provenientes de las localidades Pacífico suroriental con respecto a los del Pacífico nororiental lo que puede estar relacionado con la diferencia temporal en el desove al norte y al sur ecuatorial (Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer, 2006). Lo anterior es concordante con lo encontrado por Morales-Villegas (2009) donde, al evaluar la estructura genética poblacional de 340 individuos del Pacífico oriental por medio de cuatro microsatélites, se encontraron diferencias entre las localidades del norte y del sur del ecuador así como algunas discrepancias a nivel temporal atribuidas a la presencia de eventos climáticos como la del fenómeno de El Niño.

En un estudio donde se analizan comparativamente aspectos filogeográficos del atún aleta amarilla y del barrilete utilizando secuencias de la región control del mtDNA en localidades del Atlántico, Índico y Pacífico, se encontraron diferencias en algunos parámetros demográficos. En el caso del atún aleta amarilla se encontró una leve diferenciación genética entre las muestras del Pacífico y las del Atlántico con el gen mitocondrial ATCO, así como evidencia de un evento de expansión poblacional en contraste con el barrilete que no presentó diferencias y no ha experimentado una expansión poblacional reciente sino que ha tenido un tamaño efectivo poblacional grande y estable por un largo tiempo. Los autores atribuyen las discrepancias entre las especies a la diferencia en sus tamaños poblacionales siendo los del barrilete considerablemente más grandes que los del atún aleta amarilla (Ely *et al.*, 2005).

3.7. Área de estudio: el Océano Pacífico

3.7.1. Características oceanográficas del Océano Pacífico

La cuenca del Pacífico es la más grande del planeta mide aproximadamente 15 mil km. latitudinalmente y 19 mil longitudinalmente. De acuerdo con el registro geológico es el océano más antiguo, las rocas sedimentarias encontradas en el centro de la cuenca datan de 200 millones de años. Se caracteriza por tener una elevada actividad volcánica y tectónica que generan que el relieve del fondo sea muy variado (Talley *et al.*, 2011).

La temperatura del agua del Pacífico tiene una variación latitudinal, siendo más cálida en la zona ecuatorial y más fría en las zonas polares. La salinidad también varía latitudinalmente, en zonas cercanas al ecuador la salinidad es menor respecto a las latitudes medias debido a la abundante precipitación que ocurre a lo largo del año (Libes, 2006).

El sistema de corrientes superficiales que observamos en la actualidad en este océano se formó hace aproximadamente cuatro millones de años cuando, por la subducción de la placa del Caribe, emergió la corteza oceánica de la región formando Centroamérica y uniendo la parte norte y sur del continente. Desde entonces las corrientes oceánicas superficiales del Océano Pacífico formaron dos sistemas principales llamados vórtices y que corresponde uno al hemisferio norte y otro al sur (Talley *et al.*, 2011).

El vórtice del Pacífico norte se localiza entre el ecuador y los 50° N ocupa un área aproximada de 20 millones de km². Éste tiene su origen en la corriente Norecuatorial que se desplaza de este a oeste transportando agua cálida. Esta corriente se impacta con el istmo de Panamá y regresa hacia la región occidental del océano donde a su vez, choca con los

archipiélagos asiáticos y forma la corriente de Japón y la del Pacífico Norte hacia el Hemisferio Norte (Reid, 1997; Norris, 2000).

La corriente de Japón se desplaza desde Taiwán en dirección noreste a lo largo del país que le da su nombre transportando el agua cálida del ecuador. Esta corriente tiene una bifurcación que forma la corriente de Tusushima que ingresa hacia el Mar de Japón y la corriente del Pacífico Norte que va de oeste a este entre los 40 y 50° N y al llegar cerca del continente americano se divide en la corriente de Alaska que va hacia el norte y la de California que va hacia el sur (Reid, 1997; Norris, 2000).

La corriente de California transporta agua fría y se desplaza hasta encontrarse con la corriente Norecuatorial cerrando así el vórtice. Esta corriente está asociada a la surgencia de California que se forma por la influencia de los vientos del noreste y trae a la superficie agua profunda rica en sedimentos y nutrientes (Talley *et al.*, 2011; Bernal *et al.*, 2001; Wyrтки, 1996).

El vórtice del Pacífico sur se localiza entre el ecuador, sudamérica y Australia. Se origina con la corriente Surecuatorial que fluye de este a oeste entre los 5° N y 20° S y que, al llegar a las costas australianas, se desplaza hacia el sur formando la corriente Este de Australia que es cálida y transporta agua ecuatorial hacia el sur bordeando Nueva Zelanda y pasando por toda la costa pacífica de Australia hasta toparse con la corriente Antártica de Deriva (Reid, 1997; Norris, 2000).

La corriente de Perú cierra el vórtice al desplazarse hacia el norte desde la corriente Antártica hasta encontrarse con la corriente Surecuatorial. La corriente de Perú o corriente de Humboldt transporta de 15 a 20 millones de metros cúbicos por segundo y tiene un ancho aproximado de 900 km. De manera general, está sostenida por los vientos que soplan del sur provocando la mayor zona de surgencia del globo donde, al igual que la surgencia de California,

el aporte de nutrientes se ve favorecido por la circulación termohalina generando una zona de gran productividad biológica que sustenta la pesquería más grande a nivel mundial (Lavín *et al*, 2006).

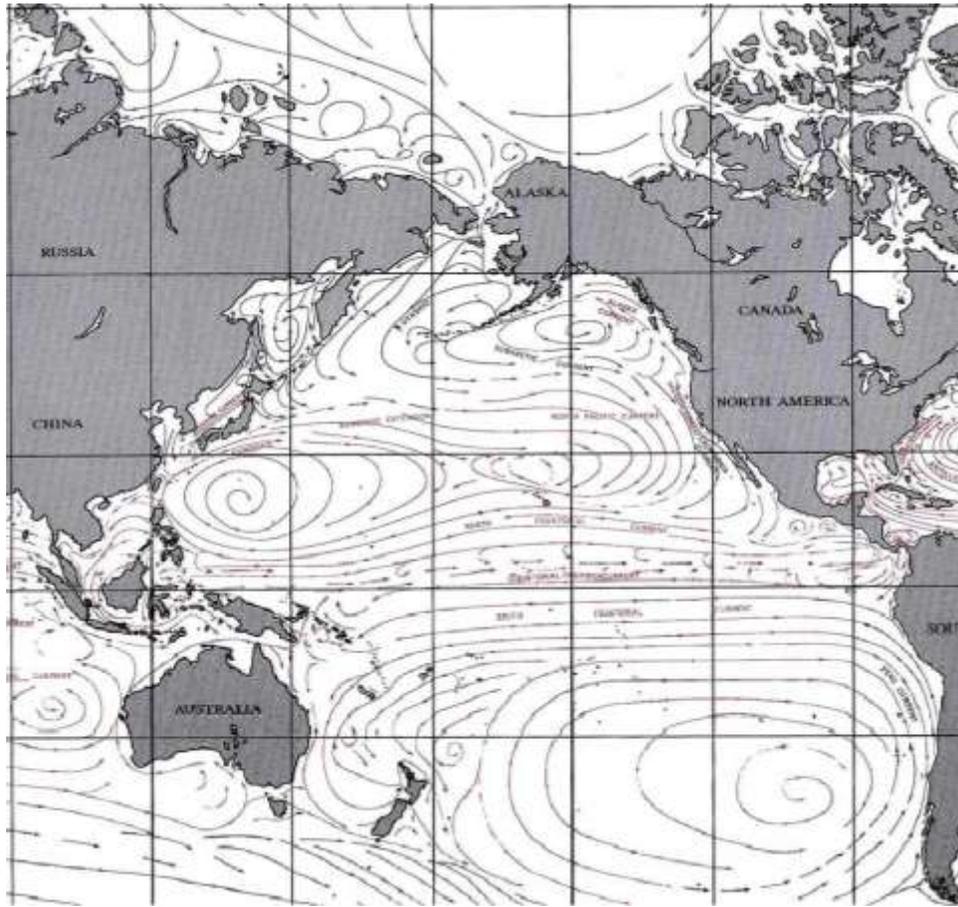


Figura 7. Circulación de las corrientes superficiales del Océano Pacífico. Modificado de Reid (1997).

Dentro del Océano Pacífico, el Golfo de California es de interés en el estudio de muchas especies marinas ya que es un sistema semicerrado que tiene características que lo distinguen del resto del Pacífico. A pesar de que tiene un régimen climático-oceanográfico subtropical, la temperatura superficial del agua presenta variaciones estacionales marcadas siendo éstas más notorias en la parte norte (14-30 °C) que en la parte sur (24-30 °C) debido en gran parte a la influencia estacional de las corrientes de Costa Rica y California (Fiedler, 1992).

La influencia de las corrientes oceánicas mantiene la temperatura superficial del océano y regula el clima en las zonas continentales adyacentes. Los patrones de corrientes presentan modificaciones estacionales que generan variaciones en la temperatura y productividad primaria en el océano (Badan, 1997). Lo anterior puede favorecer la presencia de barreras oceanográficas en ciertas épocas del año para las especies que ahí habitan.

Datos paleoceanográficos y cronoestratigráficos muestran que la temperatura, la salinidad, el sistema de corrientes, la productividad primaria y el nivel de mar de Pacífico presentaron grandes variaciones durante el Pleistoceno (hace 3 Ma a 10Ka) debido a la presencia de más de 20 periodos glaciares-interglaciares. El hemisferio norte fue el más afectado durante los periodos glaciares-interglaciares. Se ha calculado que, durante la glaciación más reciente (Wisconsiniana, hace 18,000 años) el volumen de la criósfera llegó a triplicarse por lo que el nivel del mar se redujo hasta 100 m con respecto al nivel actual (Dyke y Prest, 1987). Este acontecimiento provocó la contracción de la zona de distribución de muchas especies marinas, particularmente de aquellas con distribuciones templadas y subtropicales (e.g. Lecomte *et al.*, 2004; Bernatchez y Wilson, 1998).

3.7.2. Regiones biogeográficas del Océano Pacífico

La determinación de regiones biogeográficas es esencial para el desarrollo de estrategias de manejo y conservación de la biodiversidad en términos de genes, especies, patrones evolutivos y procesos ecológicos que sustentan dicha diversidad (Lourie y Vincent, 2004).

En las cuencas oceánicas del mundo se han identificado 10 regiones marinas: Ártico, Atlántico Norte Templado, Atlántico Tropical, Pacífico Norte Templado, Pacífico Oriental Tropical, Indo-

Pacífico Occidental, Sudamérica Templada, Sudáfrica Templada, Australasia Templada y Océano Sur. Estas regiones biogeográficas son definidas tomando en cuenta aspectos biológicos como abundancia y riqueza de especies, perfiles de clorofila, endemismos y asociaciones tróficas, así como aspectos oceanográficos como temperatura, batimetría, productividad y salinidad (Spalding *et al.*, 2007).

Las grandes regiones del océano Pacífico tropical abarcan el Indo-Pacífico occidental y el Pacífico Oriental Tropical. La región del Indo-Pacífico occidental abarca un área geográfica de gran extensión de aproximadamente 6, 570,000 km². La biota de esta región es muy rica, se ha estimado que supera el total de las otras regiones biogeográficas con más de 6,000 especies de moluscos, 800 de equinodermos, 500 de corales y 4,000 de peces (Briggs, 1955). Si bien la mayoría de las especies están ampliamente distribuidas en esta región del Pacífico, existen diferencias marcadas entre algunas partes de la región. Por ejemplo, la mayor diversidad de las especies tropicales están concentradas en un área en forma de triángulo formada por las intersecciones entre las Filipinas, la Península Malaya y Nueva Guinea, conforme aumenta la distancia a partir de esta zona la diversidad de especies disminuye. La evidencia paleobiológica apunta a que esta gran diversidad tiene su origen desde el Cretácico cuando se formó el Mar de Tetis (Bellwood, 1996) y desde entonces ha tenido importancia evolutiva ya que se considera el centro de origen de muchas especies tropicales, lo que ha generado un gradiente de diversidad en sentido oeste-este, una gran afinidad entre la flora y la fauna de los archipiélagos de la placa del Pacífico y un patrón de distribución en el que algunas especies presentes en la región del Indo-Pacífico no se encuentran en la región del Pacífico oriental (Briggs, 1998).

Con frecuencia, los archipiélagos que tienen su origen por la actividad tectónica y volcánica de la gran placa del Pacífico se consideran parte de la región biogeográfica marina del

Indo-Pacífico occidental debido a las similitudes en términos de biodiversidad. Sin embargo, el archipiélago de Hawái, las islas Marquesas y la isla de Pascua se consideran provincias marinas biogeográficas distintas ya que más del 10% de las especies que albergan son endémicas (Briggs, 1998).

La región biogeográfica del Pacífico Oriental Tropical está delimitada por gradientes térmicos abruptos hacia el sur y hacia el norte coincidentes con las regiones templadas, por la Barrera del Pacífico Oriental hacia el oeste y por el continente americano hacia el este. Dentro de esta región se han identificado cuatro provincias que están delimitadas por grandes extensiones de arena que pueden representar barreras geográficas para las especies marinas, principalmente invertebrados, al limitar la dispersión de adultos y larvas. Estas provincias son: la provincia de Cortés, la Provincia Mexicana, la Provincia de Panamá y la Provincia de las Galápagos (Hastings, 2000).

La Barrera del Pacífico Oriental (BPO) es la más grande en el ambiente marino al tener de 4,000 a 7,000 km de ancho de agua profunda entre la región de Pacífico Oriental Tropical y las islas más orientales del Indo-Pacífico Occidental (Hawai y el grupo de Islas de la Linea y Marquesas) y se considera que su actual posición no se ha modificado de manera importante desde hace 65 m.a. (Grigg y Hey, 1992). Pese a que esta barrera ha sido considerada como infranqueable, existen algunas especies que están presentes en ambos lados de la BPO que representan una incógnita sobre los procesos de especiación y vicarianza contra los de dispersión y establecimiento de patrones biogeográficos (Dana 1975; Leis, 1984; Robertson *et al.*, 2004).

Las barreras geográficas que delimitan las regiones marinas han limitado el intercambio genético en diversas especies. Se suele encontrar una estructura poblacional en aquellas especies cuyas características biológicas restringen su capacidad de dispersión ya sea porque permanecen

la mayor parte de su vida en el bentos, porque tienen hábitos costeros o porque están asociados a comunidades arrecifales (Planes y Fauvelot, 2007). En cambio, los organismos pelágicos ordinariamente no presentan estructura, lo cual es atribuido principalmente a su gran capacidad migratoria. Sin embargo, también existe evidencia de que algunas especies con hábitos pelágicos y de amplia distribución tienen poblaciones estructuradas en la cuenca del Pacífico como el marlín rayado y el marlín azul (Graves, 1998) y la sierra del Pacífico (Domínguez *et al.*, 2010). Aunado a esto, existe evidencia de diferenciación entre localidades de distintas regiones del Pacífico tanto para *C. hippurus* (Rocha-Olivares *et al.*, 2006; Bayona-Vásquez, 2009; Díaz-Jaimes *et al.*, 2010) como para *T. albacares* (Ward *et al.*, 1997; Ely *et al.*, 2005; Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer, 2003, 2006). Estos ejemplos sugieren que las características biológicas que pueden limitar la diferenciación genética poblacional de los peces pelágicos pueden no ser aplicables a todas las especies y que pueden existir factores a nivel de especie que favorezcan una estructuración poblacional (Graves, 1996; Rocha-Olivares *et al.*, 2006).

Analizar los procesos evolutivos de las especies transpacíficas permitirá determinar si sus poblaciones son relictos aislados de eventos antiguos de separación, producto de invasiones recientes a través de la barrera, poblaciones que han residido en ambos lados de la barrera por periodos de tiempo variado con flujo génico recurrente, o bien especies con gran capacidad de dispersión por sus características morfo-fisiológicas o por transporte larvario a través de las barreras por corrientes oceánicas (Lessios y Robertson, 2006).

IV. HIPÓTESIS

Considerando las características biológicas de *C. hippurus* y *T. albacares* tales como desplazamiento limitado y baja longevidad, así como las señales de diferenciación entre localidades de las distintas regiones biogeográficas del Pacífico detectadas en estudios previos de ambas especies, se espera encontrar una estructura genética poblacional relacionada con la presencia de barreras geográficas entre y dentro de las regiones del Indo-Pacífico Occidental y del Pacífico Oriental, así como con la amplia distancia que separa a las localidades de estas regiones.

Adicionalmente, dada la similitud del ámbito de distribución, la coincidencia en su intervalo óptimo de temperatura y la mayor abundancia relacionada con las fluctuaciones en la temperatura superficial del agua, se espera encontrar una coincidencia en la demografía histórica de las dos especies relacionada con las variaciones ambientales históricas que han tenido lugar en el Océano Pacífico.

V. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Evaluar la influencia de factores geográficos e históricos del Océano Pacífico en la filogeografía de *C. hippurus* y *T. albacares* mediante secuencias del gen del citocromo *b* del mtDNA y determinar si dichos factores han tenido un efecto similar en ambas especies.

5.2. Objetivos particulares

- Evaluar la variabilidad genética de *C. hippurus* y *T. albacares* en el Océano Pacífico.
- Definir si existen niveles significativos de diferenciación genética poblacional para ambas especies en el Pacífico.
- Obtener estimaciones del tamaño efectivo poblacional y flujo genético para ambas especies y para cada localidad.
- Determinar si existen patrones filogeográficos relacionados con la presencia de barreras oceanográficas o el aislamiento espacial de las poblaciones de ambas especies.
- Contribuir al conocimiento de las poblaciones de *C. hippurus* y *T. albacares* y generar información útil para la planificación de programas de manejo de la pesquería.
- Valorar la aplicación del gen del citocromo *b* del mtDNA mitocondrial como marcador genético adecuado para evaluar la estructura genética poblacional y la filogeografía de ambas especies en el Océano Pacífico.

VI. MÉTODO

6.1. Muestreo

Se analizaron en total 591 muestras de las cuales 326 correspondieron a *C. hippurus* y 265 a *T. albacares* que fueron colectadas en diez y siete distintas localidades del Océano Pacífico respectivamente. Se incluyeron también muestras de una localidad del Golfo de México para ambas especies como referencia de un nivel mayor de divergencia (Tabla 1). Las muestras consistieron de tejido muscular almacenado en tubos de colecta de 2 ml en alcohol etílico o en *buffer* DMSO (0.25M EDTA pH 8.0, 20% DMSO, sat. NaCl) y se refrigeraron hasta su procesamiento en el laboratorio. Los tejidos provienen de pesquerías comerciales y deportivas y en el caso del atún también de colectas apoyadas por el programa de observadores de la Comisión Interamericana del Atún Tropical.

Para el análisis de la localidad de Oaxaca del atún aleta amarilla se consideraron dos años consecutivos para explorar si es posible detectar la señal de diferenciación temporal que se ha detectado en otros estudios utilizando marcadores nucleares (Morales-Villegas, 2009).

Tabla 1. Localidades muestreadas de *C. hippurus* y *T. albacares* en el Océano Pacífico

Especie	Región	Sitio de colecta	N	Año	Abreviatura
<i>C. hippurus</i>		Guaymas, Son.	33	2003	Gy03
		Mazatlán, Sin.	36	2003	Mz03
	Pacífico	Cabo San Lucas, BCS	36	2003	CSL03
	Oriental	Bahía Magdalena, BCS	17	2008	BM08
		Ecuador	34	2006	Ec06
		Perú	24	2006	Pe06
		Oceánicas	33	2007	Oc07
	Pacífico Central	Hawái	33	2004	Hw04
	Pacífico	Japón	28	2005	Jp05
	Occidental	Nueva Caledonia	29	2005	NC05
<i>T. albacares</i>	Golfo de México	Tuxpan, Ver.	23	2005	Tx05
		Baja California	23	1996	BCS96
		Oaxaca	31	2004	Ox04
	Pacífico	Oaxaca	38	2005	Ox05
	oriental	Ecuador	37	2004	Ec04
		Perú	41	2005	Pe05
	Pacífico Central	Hawái	35	2008	Hw08
	Pacífico Occidental	Taiwán	34	2005	Tw05
	Golfo de México	Tuxpan, Ver.	26	2005	Tx05

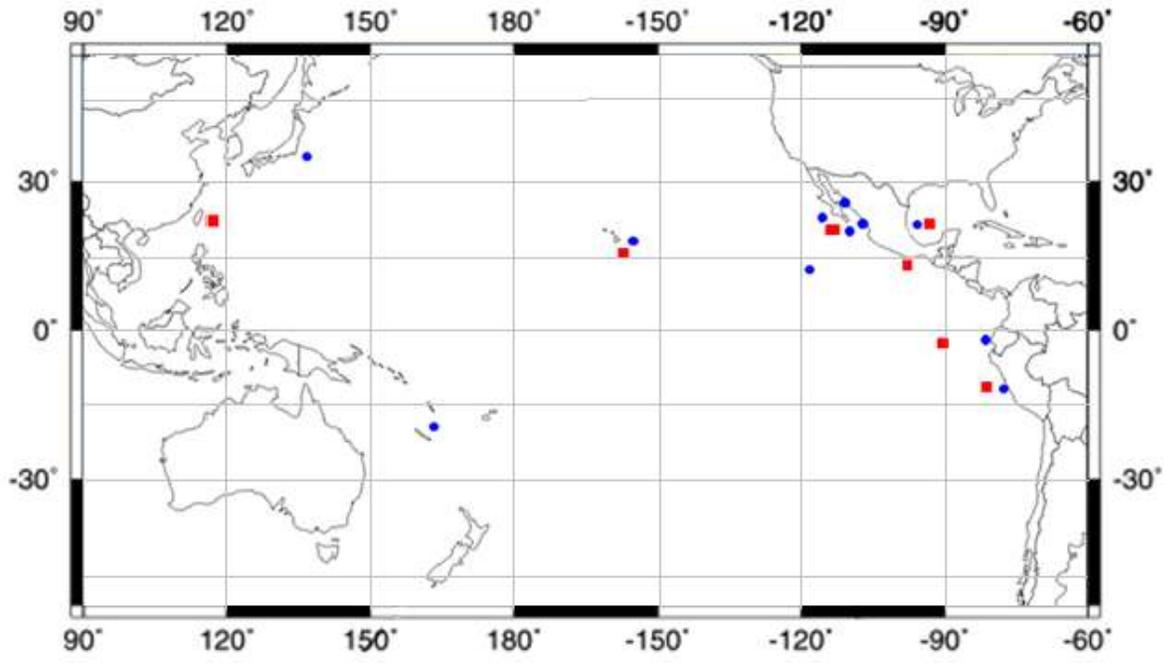


Figura 8. Ubicación de las localidades muestreadas de *C. hippurus* (círculos azules) y *T. albacares* (cuadros rojos).

6.2. Extracción de DNA, amplificación por PCR y secuenciación

En todas las muestras se extrajo el DNA genómico utilizando el protocolo estándar de extracción de lisis de las membranas celulares (Laird *et al.*, 1991) que consisten en macerar un trozo de tejido de aproximadamente 10 mg e incubarlo en 500 μ L de *buffer Cris-lysis* (1M Tris-HCl, 0.5M EDTA, 10% SDS, 5M NaCl; pH 8.5) y 15 μ L proteinasa *K* (Sigma-Aldrich, Cat. 39450-01-6) durante 4-5 hrs a 55 °C o bien durante 8 a 10 hrs a 37 °C. La precipitación de los ácidos nucleicos se realiza al agregar 500 μ l de isopropanol y centrifugar la muestra. La limpieza del DNA se logra al hacer una precipitación selectiva en 150 μ l de etanol absoluto y una centrifugación adicional. Las muestras se someten a una última centrifugación al vacío para evaporar los posibles residuos de etanol y por último se rehidratan con 50 a 100 μ l de *buffer TE* (10 mM tris-HCl, 1 mM EDTA; pH 8.0) que previene su desnaturalización.

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

Los oligonucleótidos utilizados para la amplificación de la región del mtDNA correspondiente al segmento del citocromo *b* en *C. hippurus* fueron: Glu-5 (5'TGA CTT GAA RAA CCA YCG TTG 3') y revThrRF (5'TCC GAC ATC TGG ATT ACA A 3') (Rocha-Olivares *et al.*, 1999) reportados en Hyde *et al.* (2005) para amplificar un fragmento de 607 pares de bases. Para el caso de *T. albacares* se diseñaron oligonucleótidos específicos: CybYFT-F (5'AAA ATC GCT AAC GAC GCA CT 3') y Cyb YFT-R (5' CAT ACC CCC GAT TCA GGT AA 3') con secuencias del gen encontradas en GeneBank.

El fragmento de DNA analizado fue amplificado por medio de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) con los oligonucleótidos específicos. Inicialmente, se realizaron pruebas en un volumen de 15µl de reacción corroborándose por medio de electroforesis en geles de agarosa al 1%. Una vez que se confirmó el éxito de cada amplificación, las reacciones de secuenciación se repitieron en un volumen de 50µl de reacción conteniendo de 10 a 100 ng de DNA, en 10 mM de Tris-HCl (pH 8.4), 50 mM de KCl, 1.5 mM de MgCl₂, 0.2 mM de cada dNTP, 0.1 mM de cada oligonucleótido y 2.5 U de polimerasa de DNA *Taq platinum* (Invitrogen, Cat. 10966-030). La amplificación consistió de 35 ciclos de 1 minuto a 95 °C para la desnaturalización del DNA, 1 minuto a 52 °C para la alineación y 3 minutos a 65 °C para la extensión final (para *C. hippurus*) y 56 °C (para *T. albacares*). En todas las pruebas se incluyeron controles negativos para verificar la ausencia de contaminación.

Los productos de PCR fueron purificados y secuenciados en MacroGen Inc. en Seúl, Corea y en el Instituto de Biología, UNAM.

6.3. Análisis de secuencias y de diversidad molecular

Las secuencias fueron analizadas inicialmente en el programa *Bio-Edit Sequence Alignment Editor* (Hall, 1999) para determinar las secuencias de inicio y de término coincidentes para todos los individuos y se corroboró visualmente la confiabilidad de las mismas con base en el respectivo electroferograma. Como resultado de la estandarización de las secuencias de todas las localidades estudiadas, el segmento del gen de citocromo *b* a analizar quedó con un total de 507 pares de bases para *C. hippurus* y de 740 para *T. albacares*.

La alineación múltiple de las secuencias obtenidas se llevó a cabo en el programa *Clustal X 2.0* (Thompson *et al.*, 1997). También se realizó una alineación entre las secuencias de ambas especies para corroborar que el fragmento del gen amplificado fuera coincidente.

La identificación del modelo evolutivo más adecuado para el conjunto de secuencias se realizó por medio del programa *Modeltest 3.06* (Posada y Crandall, 1998) obteniéndose que el más adecuado para ambos casos fue el de Tamura-Nei (1993).

Se calculó la diversidad haplotípica, h , que se refiere a la probabilidad de que dos haplotipos elegidos aleatoriamente en la muestra sean diferentes, $h = n/n-1 (1-\sum f_i^2)$, donde f es la frecuencia del haplotipo y n es el tamaño de muestra (Nei, 1987).

Se estimó también la diversidad nucleotídica, π , que se define como la probabilidad de que dos nucleótidos homólogos elegidos aleatoriamente sean diferentes, la fórmula para calcularla es: $\pi_n = (\sum_{i=1}^k \sum_{j<1} pipjdij)/L$, donde dij es la estimación del número de mutaciones

ocurridas desde la divergencia de los haplotipos i y j de frecuencia p_i y p_j respectivamente, k es el número de haplotipos y L es la longitud de la secuencia, esto bajo el supuesto de que no existe recombinación y de que la secuencia es selectivamente neutra (Nei, 1987). Los valores de estos estadísticos se obtuvieron en los programas *Arlequin 3.5* (Schneider *et al.*, 1997) y *DnaSp 5.1* (Rozas *et al.*, 2003).

6.4. Análisis de la estructura genética poblacional

Se realizó un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para detectar niveles de diferenciación genética en las poblaciones muestreadas y definir si la variación genética está distribuida entre las poblaciones o dentro de ellas. El análisis utiliza la suma de cuadrados de los componentes de la varianza de las diferencias entre haplotipos para calcular los estadísticos F en tres niveles de subdivisión jerárquica: entre los individuos que componen una población (F_{ST}), entre las poblaciones que integran un grupo (F_{SC}) y entre el total de los grupos (F_{CT}). En el caso de la información haploide se calcula el estadístico Φ análogo a la F que en lugar de utilizar la heterocigosis observada emplea la diversidad nucleotídica de los haplotipos (Wright, 1951; Excoffier *et al.*, 1992). También se realizaron comparaciones entre pares de localidades con el índice de fijación Φ_{ST} para detectar posibles diferencias en este nivel.

Los valores de significancia para el análisis fueron calculados mediante 10,000 permutaciones bajo el modelo Tamura-Nei corregido con el parámetro *gamma* ($G = 0.28$) para *C. hippurus* y ($G = 0.0169$) para *T. albacares* en el programa *Arlequin 3.5*.

Para llevar a cabo este análisis se definieron los grupos de las localidades de acuerdo a dos criterios. El primero fue un criterio biogeográfico en el que se consideraron las grandes

regiones marinas agrupándose en Pacífico Oriental Tropical, Indo-Pacífico Central, Indo-Pacífico Oriental y Atlántico Tropical que son las grandes regiones que abarca el muestreo del presente estudio, distinguiéndose por ser vastas regiones oceánicas cuya biota es coherente en niveles taxonómicos altos y que comparten una historia evolutiva particular. Los factores relacionados con el desarrollo de esa biota particular incluyen la temperatura del agua, la disponibilidad de nutrientes y el aislamiento histórico a gran escala de las especies que ahí habitan. En el caso de *C. hippurus*, también se diseñó un AMOVA considerando a las localidades del Golfo de California en un grupo separado. Lo anterior basado en el hecho de que la Península de Baja California se ha identificado como una barrera geográfica dentro del Pacífico Oriental Tropical formando la Provincia de Cortés. La existencia de esta masa continental, aunada a la presencia de grandes extensiones de arena que generan discontinuidades en el hábitat de los organismos que ahí habitan, la distinguen de la Provincia Mexicana y la Provincia de Panamá (Pe06 y Ec06) (Hatings, 2000).

El segundo criterio para definir los grupos de los AMOVAs fue geográfico en el que se definieron tres niveles para las localidades del Pacífico (sin Tx05): 1) longitudinal (Pacífico oriental, Pacífico central y Pacífico occidental; 2) latitudinal (Pacífico norte y Pacífico sur); y 3) longitudinal-latitudinal (Pacífico nororiental, Pacífico suroriental, Pacífico central, Pacífico noroccidental y Pacífico suroccidental).

Adicionalmente se realizó un Análisis Espacial de la Varianza Molecular (SAMOVA) que utiliza un AMOVA y la información geográfica del área de estudio para definir grupos maximizando la diferenciación entre poblaciones sin la necesidad de hacer una delimitación de grupos *a priori*. Utilizando el programa *SAMOVA 1.0* (Dupanloup *et al.*, 2002), se hicieron

pruebas de dos a diez grupos para *C. hippurus* y de dos a seis grupos para *T. albacares* con 10,000 permutaciones y un nivel de significancia del 95% para cada prueba.

6.5. Análisis de aislamiento por distancia

Se realizó una prueba de Mantel (1967) para explorar si existe una relación significativa entre la distancia geográfica y la distancia genética de las poblaciones. Este análisis se llevó a cabo en el programa *Arlequin 3.5* en donde inicialmente se obtiene una matriz de las distancias linearizadas de los estadísticos F_{ST} de acuerdo con Slatkin (1995) que considera un modelo en el que dos poblaciones han divergido de una población ancestral desde τ generaciones y que han estado aisladas desde entonces por lo que no han tenido flujo genético (Excoffier *et al.*, 2005).

La matriz de las distancias linearizadas se compara con una matriz de las distancias geográficas que se construyó con el programa *Google Earth* y que representa la distancia oceánica mínima (en km) que existe entre cada población. Los coeficientes (r^2) de correlación entre los elementos de cada matriz se obtuvieron utilizando 10,000 permutaciones y una significancia del 95%.

6.6. Análisis de demografía histórica

Los parámetros de la demografía histórica tales como tiempo de coalescencia y los índices de coalescencia antes y después de la expansión (τ , θ_0 y θ_1 respectivamente) se calcularon con el programa *Arlequin 3.5*, utilizando la distribución de frecuencias del número de diferencias nucleotídicas entre pares de secuencias, distribución *mismatch*, (Slatkin y Hudson, 1991; Rogers

y Harpending, 1992). El modelo supone que una población estacionaria en equilibrio pasó por τ generaciones de un tamaño efectivo poblacional N_0 a un tamaño N_1 . La fórmula que se utiliza para obtener los valores de los parámetros de expansión demográfica es: $\tau = 2\mu T$, donde μ es la tasa de sustitución de 1.5% por millón de años del citocromo b para teleósteos (Martin y Palumbi, 1993) y T es el tiempo en años desde la expansión. Es posible también obtener estimaciones del parámetro θ , $\theta_0 = 2\mu N_0$ antes de la expansión y $\theta_1 = 2\mu N_1$ después de la expansión, donde N es el tamaño efectivo poblacional de hembras para una población inicial N_0 que crece a un valor N_1 bajo el modelo de Rogers y Harpending (1992) y μ es la tasa de sustitución.

Las cuantificaciones de la expansión espacial se calculan bajo el modelo de continente-isla que considera una población dividida en un número infinito de subpoblaciones, cada una de tamaño N , que intercambiarían una fracción m de migrantes por generación. Supone que las poblaciones han intercambiado genes por un tiempo muy largo y que el patrón de variación dentro y entre las poblaciones se encuentra en equilibrio entre mutación, deriva génica y flujo génico. Se calculó el valor de los parámetros de expansión espacial τ , Θ_N , M , bajo el supuesto de que $N = N_f$ y que $M = 2Nm$. También se obtuvo el valor τ que es el tiempo de coalescencia en el cual la población se reduce a una sola subpoblación de tamaño N_0 . Con base en esto N_0 se obtuvo con la fórmula $N_f = \theta / 2\mu$ y $m = M / 2N_f$.

El tiempo en años en que ocurrieron estos eventos se estimó con una tasa de sustitución calibrada para cada especie considerando la tasa de mutación de 1.5% para el citocromo b en teleósteos (Martin y Palumbi, 1993), un tiempo generacional de 1.5 años para *C. hippurus* (Mahon y Oxenford, 1999) y 3.5 años para *T. albacares* (Ely, et al., 2005) así como el tamaño en pares de bases de la secuencia analizada, 507 para *C. hippurus* y 740 para *T. albacares*.

Para validar las estimaciones de la expansión poblacional súbita se utilizó como prueba estadística la desviación de la suma de cuadrados (*S.S.D.*) de las diferencias entre los valores de *mismatch* esperados y observados (Rogers, 1995).

También se calculó el estadístico *D* de Tajima (Tajima, 1989) con el fin de revelar desviaciones de la neutralidad debidas a posibles expansiones poblacionales. Esta prueba se basa en la detección de las diferencias entre los estimadores π y θ a partir de la siguiente expresión $D = \pi - \theta / (\sqrt{V(\pi - \theta)})$ y supone que la población ha estado en equilibrio mutación-deriva génica por un tiempo prolongado y toman como base el modelo de sitios infinitos que se refiere a que el número de sitios en la secuencia es suficientemente grande para que cada mutación ocurra en un sitio que no mutado con anterioridad.

6.7. Análisis filogenético

Para reconstruir las relaciones evolutivas entre los haplotipos se generó una filogenia utilizando el algoritmo *Neighbor-joining* que se basa en distancias genéticas y consiste en agrupar consecutivamente las secuencias que tengan el menor número de diferencias tratando de minimizar la longitud total del árbol (Saitou y Nei, 1987). El árbol se reconstruyó utilizando las distancias de Tamura-Nei, agregando el parámetro *G* y con 1,000 permutaciones en el programa MEGA 5 (Tamura *et al.*, 2011) y se linearizó utilizando la tasa de sustitución del citocromo *b* (1.5%) para representar el tiempo en el pasado en que divergieron las ramas del árbol. Como grupo externo se utilizó una secuencia del gen citocromo *b* de *C. equisetis* obtenida de *Genbank* (EF439195) para *C. hippurus* y una de *T. obesus* (EF392630) para *T. albacares*.

Así mismo se construyó una red de mínima expansión (*MST*) con el total de los haplotipos (Kruskal, 1956; Prim, 1957) obtenida en *Arlequin 3.1* y visualizada en el programa *FigTree 1.2.1* (Rambaut, 2006). El análisis se basa en la coalescencia y las conexiones entre los haplotipos están dadas por el mínimo número de mutaciones entre ellos de tal forma que genera un árbol con muchas bifurcaciones donde un único haplotipo puede dar origen a muchos otros (Templeton, *et al.*, 1992). La frecuencia de haplotipos en las diferentes localidades se graficó de acuerdo a su frecuencia en cada localidad y en relación con las distancias en número de mutaciones que separan a cada haplotipo con el fin de obtener una mejor representación gráfica del *MST*.

VII. RESULTADOS

7.1. Diversidad molecular

7.1.1. *Coryphaena hippurus*

Se analizaron un total de 326 secuencias de un fragmento de 507 pares de bases (pb) del gen del citocromo *b* del mtDNA en colectas de *C. hippurus* provenientes de once diferentes localidades. Se encontraron un total de 78 sitios polimórficos, 70 transversiones y 13 transiciones y un total de 87 haplotipos con 47 sitios informativos de parsimonia. La diversidad haplotípica total fue de $h = 0.879$ y la diversidad nucleotídica total fue de $\pi = 0.00453$.

En general, se observó que para todas las localidades la diversidad nucleotídica no presentó valores mayores de 0.6% mientras que la diversidad haplotípica estuvo por arriba del 80%. Mientras que Oc07 fue la localidad con la mayor diversidad haplotípica ($h = 0.941$),

BM08 es la que presentó el valor más bajo ($h = 0.846$). En cuanto a la diversidad nucleotídica, el valor más alto se encontró en BM08 ($\pi = 0.005$) y el más bajo ($\pi = 0.0037$) en Gy03. Los valores de diversidad genética para cada localidad se presentan en la Tabla 2.

La presencia de haplotipos en cada localidad varió de 8 en BM08 a 21 en Oc07 y se encontró un total de 64 haplotipos únicos, Mz03 es la localidad que presentó el mayor número con un total de 10, mientras que BM08 presentó sólo 2 (Tabla 2).

Tabla 2. Variabilidad genética del gen del citocromo *b* del mtDNA de muestras de *C. hippurus* del Océano Pacífico.

Localidad	<i>n</i>	<i>n_h</i>	<i>n_{hs}</i>	<i>h</i>	π	<i>S</i>	<i>T_s</i>	<i>T_v</i>
Pe06	24	11	4	0.884	0.0050	20	18	2
Ec06	34	15	5	0.863	0.0037	16	15	1
Gy03	33	14	6	0.866	0.0038	19	17	2
Mz03	36	20	10	0.899	0.0053	32	24	9
BM08	17	8	2	0.846	0.0056	19	15	4
CSL03	36	16	6	0.871	0.0044	21	19	3
Hw04	33	14	3	0.854	0.0046	16	14	2
Oc07	33	21	9	0.941	0.0040	23	22	1
Jp05	28	12	3	0.865	0.0042	15	12	3
NC05	29	16	8	0.889	0.0042	20	17	3
Tx05	23	11	6	0.897	0.0055	20	18	2
Total	326	87	64	0.879	0.0045	78	70	13

Tamaño de muestra (*n*), número de haplotipos (*n_h*), número de haplotipos únicos (*n_{hs}*), diversidad haplotípica (*h*), diversidad nucleotídica (π), número de sitios polimórficos (*S*), número de transiciones encontradas en el total de haplotipos para cada localidad (*T_s*) y número de transversiones encontradas para el total de haplotipos de cada localidad (*T_v*).

7.1.2. *Thunnus albacares*

En el caso de *T. albacares* el fragmento analizado fue de 724 pb del citocromo *b* el cual coincide en 460 pb con el fragmento de 507pb obtenido para *C. hippurus*. El total de muestras analizadas fue de 265 de ocho diferentes localidades. Se encontraron un total de 52 sitios polimórficos, 49 transversiones y 3 transiciones y un total de 56 haplotipos con 26 sitios informativos de parsimonia. La diversidad haplotípica total fue de $h = 0.901$ y la diversidad nucleotídica total fue de $\pi = 0.00304$.

Para todas las localidades los valores más altos de diversidad nucleotídica no sobrepasaron el 0.4% mientras que la diversidad haplotípica estuvo por arriba del 80%. El valor más alto de diversidad haplotípica se encontró en la localidad de Ox04 ($h = 0.940$) mientras que el más bajo en Hw08 ($h = 0.832$). En cuanto a la diversidad nucleotídica, el valor más alto correspondió a BCS96 ($\pi = 0.00386$) y el más bajo a Ox05 ($\pi = 0.00231$). Los valores de diversidad genética para cada localidad se presentan en la Tabla 3.

La distribución de los haplotipos en cada localidad varió de 12 en BCS96 a 23 en Pe05. Se encontró un total de 35 haplotipos únicos, siendo la localidad de Pe05 la de mayor representación al contar con 10 y Ox05 la de menor representación con 1 (Tabla 3).

Tabla 3. Variabilidad genética del gen del citocromo *b* del mtDNA de muestras de *T. albacares* del Océano Pacífico.

Localidad	<i>n</i>	<i>n_h</i>	<i>n_{hs}</i>	<i>h</i>	π	<i>S</i>	<i>T_s</i>	<i>T_v</i>
Pe05	41	23	10	0.940	0.0031	25	24	1
Ec05	37	14	2	0.889	0.0028	16	15	1
BCS96	23	12	3	0.909	0.0038	20	19	1
Ox04	31	17	5	0.932	0.0034	19	18	1
Ox05	38	14	1	0.849	0.0023	15	15	0
Hw08	35	15	3	0.832	0.0026	14	13	1
Tw05	34	19	6	0.913	0.0031	23	22	1
Tx05	26	15	5	0.923	0.0035	16	14	2
Total	265	56	35	0.900	0.0030	52	49	3

Tamaño de muestra (*n*), número de haplotipos (*n_h*), número de haplotipos únicos (*n_{hs}*), diversidad haplotípica (*h*), diversidad nucleotídica (π), número de sitios polimórficos (*S*), número de transiciones encontradas en el total de haplotipos para cada localidad (*T_s*) y número de transversiones (*T_v*) encontradas para el total de haplotipos de cada localidad.

7.2. Estructura genética poblacional

7.2.1. *Coryphaena hippurus*

Los AMOVAs mostraron que en ninguno de los tres niveles analizados existen diferencias en la variación genética relacionadas a la ubicación de las localidades de acuerdo a la definición de los grupos que se hizo con base en las regiones biogeográficas y en su ubicación geográfica.

En los diferentes análisis se observó que la mayor parte de la variación (> 99%) corresponde a las diferencias entre individuos dentro de las poblaciones y la menor fracción a diferencias entre los grupos probados indicando que no hay niveles significativos de estructuración genética (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de Varianza Molecular de secuencias del gen del citocromo *b* del mtDNA de *C. hippurus* entre regiones biogeográficas del Océano Pacífico y el Golfo de México.

Fuente de variación	Índice de fijación	% de variación	Estadístico <i>F</i>	<i>P</i>
Entre regiones biogeográficas	Φ_{CT}	0.19	0.0017	0.35
Entre poblaciones dentro de las regiones biogeográficas	Φ_{SC}	0.23	0.0024	0.38
Dentro de poblaciones	Φ_{ST}	99.58	0.0037	0.17

En el AMOVA realizado bajo el criterio biogeográfico en el que se separaron las localidades de la Provincia de Cortés para formar un grupo independiente, tampoco se encontraron diferencias significativas ($\Phi_{CT} = 0.0038$ y $P = 0.19$).

Para las agrupaciones realizadas bajo el criterio geográfico en el Pacífico se encontraron niveles muy similares del porcentaje de variación, indicando que más del 99% ocurre entre los individuos dentro de las poblaciones. En el caso 1) Pacífico norte y Pacífico sur, no se puede rechazar la hipótesis de homogeneidad al encontrarse un valor de $\Phi_{CT} = 0.0024$ ($P = 0.38$). En el caso 2) Pacífico oriental, Pacífico central y Pacífico occidental tampoco se encontraron diferencias significativas entre grupos $\Phi_{CT} = 0.0019$ ($P = 0.31$). En el caso 3) Pacífico nororiental, Pacífico suroriental, Pacífico central, Pacífico noroccidental y Pacífico suroccidental también se encontró que no existe heterogeneidad genética entre los grupos $\Phi_{CT} = 0.0016$ ($P = 0.33$).

Sin embargo, la estimación de los valores de Φ_{ST} entre pares de muestras mostró valores bajos pero, significativos de diferenciación en las comparaciones realizadas entre las localidades de Pe06 y Jp05; Ec06 y Hw04; Gy03 y Jp05; y entre Gy03 y Tx05. Para el resto de las comparaciones entre pares de localidades no se encontraron diferencias significativas (Tabla 5).

Estas diferencias se mantuvieron bajo los diferentes criterios empleados para los AMOVAs. En las comparaciones entre pares resalta el hecho de que Jp es la localidad que presentó más diferencias.

Tabla 5. Estimaciones de diferenciación genética (F_{ST}) entre pares de localidades del Océano Pacífico y el Golfo de México de *C. hippurus*.

	Pe 06	Ec 06	Gy 03	Mz 03	BM 08	CSL 03	Hw 04	Oc 07	Jp05	NC05	Tx05
Pe06	*										
Ec06	0.009	*									
Gy03	-0.008	0.004	*								
Mz03	0.004	-0.008	-0.002	*							
BM08	-0.029	0.005	-0.008	-0.006	*						
CSL03	0.013	0.001	0.014	0.001	0.007	*					
Hw04	-0.006	0.029	0.009	0.010	-0.016	0.024	*				
Oc07	-0.010	-0.003	-0.010	-0.007	-0.013	0.005	0.004	*			
Jp05	0.037	0.016	0.040	0.008	0.020	-0.015	0.034	0.025	*		
NC05	-0.009	-0.009	-0.007	-0.009	-0.017	-0.015	0.013	-0.010	0.001	*	
Tx05	-0.004	0.016	0.028	0.008	-0.019	-0.004	0.009	0.011	0.002	-0.001	*

En negrita se muestran los valores con significancia estadística de 0.05.

Al comparar de los datos genéticos y los geográficos con el programa SAMOVA para las localidades del Pacífico (sin incluir Tx05), el valor del estadístico F_{CT} resultó maximizado cuando se probaron tres grupos y fue significativo ($k = 3$, $F_{CT} = 0.01928$, $P = 0.031$). No obstante, resalta el hecho de que esta agrupación no corresponde a un patrón biogeográfico definido (Tabla 6) y que aunque el valor de F_{CT} es significativo, es muy bajo, indicando que existe muy poca estructura en la población.

Cuando se hizo el mismo análisis, pero incluyendo la localidad Tx05, el número de grupos que maximizó el valor de F_{CT} fue de seis (Tabla 6) y fue significativo. En los grupos conformados, tampoco se observó una agrupación delimitada por regiones biogeográficas y el

valor de F_{CT} también fue muy bajo ($k = 6$, $F_{CT} = 0.01914$, $P = 0.009$). Para esta especie, los valores de F_{CT} fueron bajos en todos los escenarios analizados, tuvieron poca fluctuación ($k = 2$; $F_{CT} = 0.0156$ y $k = 10$; $\Phi_{CT} = 0.0203$) y en todos los casos fueron significativos ($P < 0.05$) aún cuando todas las localidades forman grupos independientes ($k = 10$) con excepción de BM08 y Hw04 que conformaron un solo grupo.

Tabla 6. Grupos de SAMOVA formados para *C. hippurus*

Región	Valor de F_{CT}	Conformación de los grupos
Océano Pacífico	0.01928	Grupo 1: Pe06, Ec06, Gy03, Mz03, BM08, Oc07 y NC05 Grupo 2: Hw04 Grupo 3: CSL03 y Jp05
Océano Pacífico y Golfo de México	0.01914	Grupo 1: Pe06, Gy03, BM08, Oc07 y NC05 Grupo 2: Hw04 Grupo3: Mz03 Grupo 4: Ec06 Grupo5: CSL03 y Jp05 Grupo 6: Tx05

En negrita están los valores con significancia estadística de 0.05.

7.2.2. *Thunnus albacares*

En el caso del atún aleta amarilla, los AMOVAs también mostraron que no existen diferencias en la variación genética relacionadas con las regiones biogeográficas. Al igual que en el dorado encontramos que la mayor parte de la variación se encontró entre los individuos dentro de las poblaciones y la menor parte entre los grupos (Tabla 7).

Tabla 7. Análisis de Varianza Molecular de secuencias del gen del citocromo *b* del mtDNA de *T. albacares* entre regiones biogeográficas del Océano Pacífico y el Golfo de México.

Fuente de variación	Índice de fijación	% de variación	Estadístico <i>F</i>	P
Entre regiones biogeográficas	Φ_{CT}	0.97	0.0097	0.08
Entre poblaciones dentro de las regiones biogeográficas.	Φ_{SC}	-1.47	-0.0148	0.99
Dentro de poblaciones	Φ_{ST}	100	-0.0049	0.86

Para las agrupaciones realizadas bajo el criterio geográfico en el Pacífico se encontraron niveles muy similares del porcentaje de variación, indicando que más del 99% ocurre entre los individuos dentro de las poblaciones. En ningún caso fue posible rechazar la hipótesis de homogeneidad genética al encontrar valores de Φ_{CT} negativos y no significativos. En el caso 1) Pacífico norte y Pacífico sur $\Phi_{CT} = -0.0032$ ($P = 0.82$). En el caso 2) Pacífico oriental, Pacífico central y Pacífico occidental $\Phi_{CT} = -0.0017$ ($P = 0.54$). En el caso 3) Pacífico nororiental, Pacífico suroriental, Pacífico central, Pacífico noroccidental y Pacífico suroccidental $\Phi_{CT} = -0.0086$ ($P = 0.43$).

No obstante, para *T. albacares* también se encontró que la estimación de los valores de Φ_{ST} entre pares de muestras reveló valores significativos de diferenciación en las comparaciones realizadas entre la localidad Tx05 y Ox05; y entre Tx05 y Hw08 que presentaron valores bajos pero significativos (Tabla 8). Para el resto de los pares de comparaciones no se encontraron valores significativos.

Tabla 8. Estimaciones de diferenciación genética (F_{ST}) entre pares de localidades del Océano Pacífico y el Golfo de México de *T. albacares*.

	Pe05	Ec04	BCS96	Ox 04	Ox 05	Hw 08	Tw 05	Tx05
Pe 05	*							
Ec 04	-0.014	*						
BCS96	-0.012	-0.017	*					
Ox 04	-0.009	-0.013	-0.028	*				
Ox 05	-0.014	-0.017	-0.009	-0.009	*			
Hw 08	-0.010	-0.011	-0.009	-0.006	-0.008	*		
Tw 05	-0.016	-0.020	-0.015	-0.010	-0.015	-0.008	*	
Tx05	0.023	0.011	-0.011	0.001	0.037	0.037	0.014	*

En negrita están los valores con significancia estadística de 0.05.

En el caso del atún aleta amarilla, las pruebas realizadas con el programa SAMOVA para las localidades del Pacífico (sin incluir Tx05), el componente de la varianza fue máximo cuando todas las localidades se encuentran separadas entre sí formando grupos independientes ($k = 5$) con excepción de BCS96 y Ox que se mantuvieron agrupadas (Tabla 9), por lo que, al igual que en el dorado, no se encontró una agrupación concordante con las regiones biogeográficas del Pacífico. Los análisis que incluyeron la localidad Tx05, indicaron que esta localidad también se separa del resto desde la conformación de dos grupos ($k = 2$), y se mantiene separada cuando se contemplan hasta seis grupos ($k = 6$). El componente de la varianza resultó maximizado en el agrupamiento $k = 2$ (Tabla 9) y disminuyó conforme se incrementó el número de grupos.

En todas las pruebas, los valores de Φ_{CT} fueron muy similares y no significativos ($k = 2$; $\Phi_{CT} = 0.1316$ y $k = 5$; $\Phi_{CT} = 0.1378$), indicando que no existen diferencias entre las diferentes agrupaciones, contrario a los resultados obtenidos con pruebas del dorado. Resultados similares

se encontraron para los análisis en los que se consideró la localidad Tx05 ($k = 2$; $\Phi_{CT} = 0.1374$ y $k = 6$; $\Phi_{CT} = 0.1422$) y no significativos ($P > 0.05$).

Tabla 9. Grupos de SAMOVA formados para *T. albacares*.

Región	Valor de F_{CT}	Conformación de los grupos
Océano Pacífico	0.1378	Grupo 1: Pe05, Ec04, Hw08 y Tw05
		Grupo 2: Ec04
		Grupo3: Hw08
		Grupo 4: Tw05
		Grupo5: BCS96 y Ox
Océano Pacífico y Golfo de México	0.1374	Grupo 1: Pe05, Ec04, Hw08, Tw05, BCS96 y Ox Grupo 2: Tx05

7.3. Análisis de aislamiento por distancia

Se realizó una prueba de Mantel para conocer el grado de correlación que existe entre las matrices de distancias genéticas y geográficas entre pares de muestras. Los resultados obtenidos muestran que la correlación entre ambas matrices fue positiva y significativa para *C. hippurus* en ambos escenarios: considerando sólo las localidades del Pacífico ($r = 0.47$, $P = 0.034$) y tomando en cuenta el total de localidades, incluyendo Tx05, ($r = 0.83$, $P = 0.027$). Estos resultados son congruentes con la señal de diferenciación genética encontrada con el SAMOVA, evidenciando un posible proceso de aislamiento por distancia en las localidades evaluadas.

Por otro lado, el mismo análisis realizado para *T. albacares* mostró que para esta especie los índices de correlación presentaron valores bajos y no significativos en los dos escenarios evaluados: para el total de las localidades ($r = 0.17$, $P = 0.21$) y para las localidades de océano Pacífico ($r = 0.03$, $P = 0.36$). En este caso, los datos obtenidos con el SAMOVA también son

congruentes con la prueba de aislamiento por distancia, al no encontrarse una señal de diferenciación genética en ninguna de las pruebas realizadas.

7.4. Parámetros de demografía histórica

7.4.1. *Coryphaena hippurus*

El análisis de demografía histórica mostró amplias fluctuaciones en el tamaño poblacional en el pasado. Para todas las localidades encontramos que los valores de Θ_0 y N_0 con respecto a Θ_1 y N_1 para la expansión demográfica y Θ_N y N_f para la expansión espacial presentan grandes diferencias, lo que sugiere reducciones en el número de hembras reproductivas muy drásticas seguidas de rápidas expansiones para todas las localidades.

Para seis de las localidades los valores Θ_0 y $N_0 = 0$ lo que es un indicio de un efecto fundador seguido de una rápida expansión poblacional ya que para todas las localidades el tamaño efectivo de hembras después de la expansión es de $N_1 = 4.4 \times 10^9$. Las localidades Gy03, Jp05 y NC05 presentaron un valor de tamaño efectivo poblacional muy bajo antes de la expansión ($N_0 = 308$; 231 y 462, respectivamente) lo que sugiere un cuello de botella severo seguido por una expansión poblacional. Por otro lado, las localidades BM08 y Mz03 son las que presentaron los valores de tamaños efectivos más elevados antes de la expansión más ($N_0 = 100,305$; 231 y 56,320, respectivamente) lo que es un indicativo de que en estas localidades las condiciones antes de la expansión fueron más favorables.

El tiempo en el pasado en que ocurrió la expansión poblacional fue de $\approx 123,400$ según el análisis global de las muestras y se ubicó en el intervalo de $\approx 136,900$ (Ec06) a $\approx 33,200$ (BM08)

tanto para la expansión demográfica como la espacial, tiempos que son coincidentes con los periodos glaciales del Pleistoceno Tardío (Tabla 10 y 11).

Tabla 10. Parámetros de demografía histórica calculados bajo un modelo de expansión demográfica (τ , θ_0 y θ_1) de *C. hippurus*.

Localidad	τ	T	θ_0	N_0	θ_1	N_1
Pe06	1.74	114.8	0	0	99,999	4.4×10^9
Ec06	2.07	136.9	0	0	99,999	4.4×10^9
Gy03	1.76	116.1	0.007	308	99,999	4.4×10^9
Mz03	1.35	89.8	1.284	56,320	99,999	4.4×10^9
BM08	0.50	33.2	2.288	100,305	99,999	4.4×10^9
CSL03	1.75	115.1	0	0	99,999	4.4×10^9
Hw04	1.62	106.7	0	0	99,999	4.4×10^9
Oc07	1.96	126.4	0	0	99,999	4.4×10^9
Jp05	1.66	109.5	0.005	231	99,999	4.4×10^9
NC05	2.03	133.5	0	0	99,999	4.4×10^9
Tx05	1.78	117.7	0.010	462	99,999	4.4×10^9
Total	1.87	123.4	1.326	14,330	99,999	4.4×10^9

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

Por otro lado, en el análisis de los parámetros de expansión espacial los valores de migrantes por generación (m) variaron ampliamente de una localidad a otra encontrándose un intervalo que va de $m = 0$ en la localidad BM08 hasta $m = 1,056$ migrantes en la localidad Oc07. Estos datos indican que existe flujo de individuos entre las localidades analizadas, no obstante, el que no sea igual para todas es un indicio de que existen condiciones más favorables en ciertas localidades

que propician el aporte de migrantes. El flujo de migrantes es un factor que puede estar relacionado con la falta de estructuración genética en las poblaciones ya que puede contrarrestar la diferenciación genética debida a deriva génica (Wright, 1951).

Tabla 11. Parámetros de demografía histórica calculados bajo el modelo de expansión espacial (τ , θ_N y m) de *C. hippurus*.

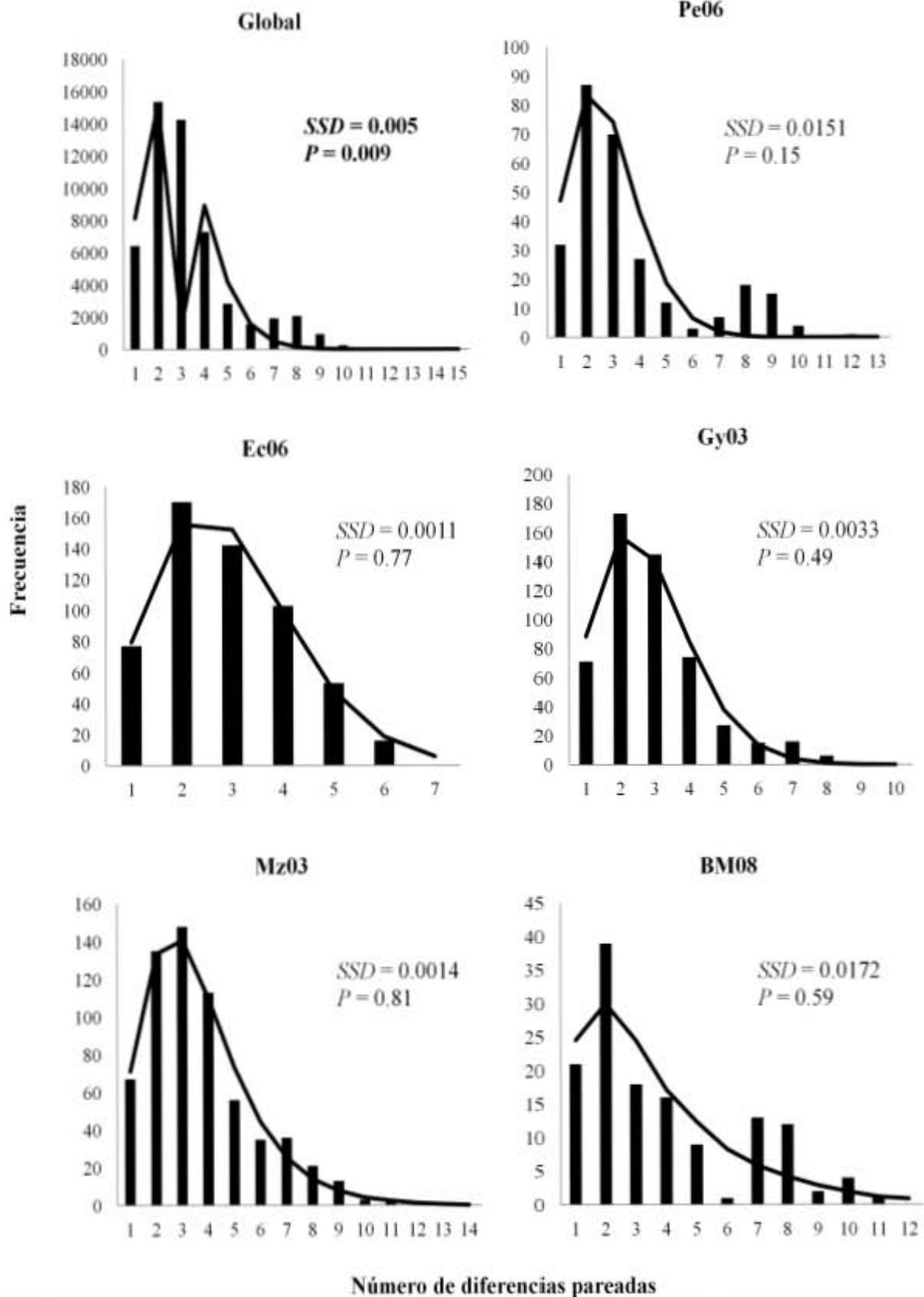
Localidad	τ	T	θ_N	M	N_f	m
Pe06	1.73	114	0.011	99,999	778	64
Ec06	2.06	136	0.039	99,999	2,609	19
Gy03	1.76	116	0.004	99,999	291	172
Mz03	1.35	88.9	1.285	99,999	84,503	1
BM08	0.54	35.6	2.289	99,999	150,477	0
CSL03	1.57	104.8	0.185	99,999	12,211	4
Hw04	1.61	106.6	0.013	99,999	891	56
Oc07	1.88	124	0	99,999	47	1,056
Jp05	1.66	110.6	0.002	99,999	146	341
NC05	1.77	117.4	0.289	99,999	10,961	3
Tx05	1.31	87.2	0.950	99,999	62,506	1
Total	1.83	120.4	0.041	99,999	2,695	18

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

A pesar de que en todas las localidades se encontraron valores del estadístico D de Tajima negativos y altamente significativos indicando desviaciones de la neutralidad debidas probablemente a las expansiones poblacionales, no todas las distribuciones de *mismatch* se ajustaron al tipo unimodal. Este fue el caso para la población global ($SSD = 0.005$, $P = 0.009$) y

para las localidades Oc07 ($SSD = 0.026$, $P = 0.011$) y Tx05 ($SSD = 0.036$, $P = 0.026$) que presentaron desviaciones significativas al modelo de expansión poblacional. Los valores de SSD obtenidos para la expansión demográfica y la expansión espacial fueron prácticamente iguales para el resto de las localidades. La representación gráfica de las comparaciones entre los valores esperados y observados de la distribución *mismatch*, así como los valores de las desviaciones de las sumas de cuadrados (SSD) con sus respectivas probabilidades se muestran en la Figura 9.

Al observar las gráficas para cada una de las localidades, destaca el hecho de que algunas localidades como Pe06, Hw04, CSL06, BM08 y Jp05 tienen dos grupos de haplotipos, uno con 1 a 4 diferencias y otro con diferencias que abarcan de 6 a 9. Esto es particularmente notable en la localidad Tx05 y es indicativo de algún proceso evolutivo distinto a la expansión poblacional que se observa en el resto de las localidades.



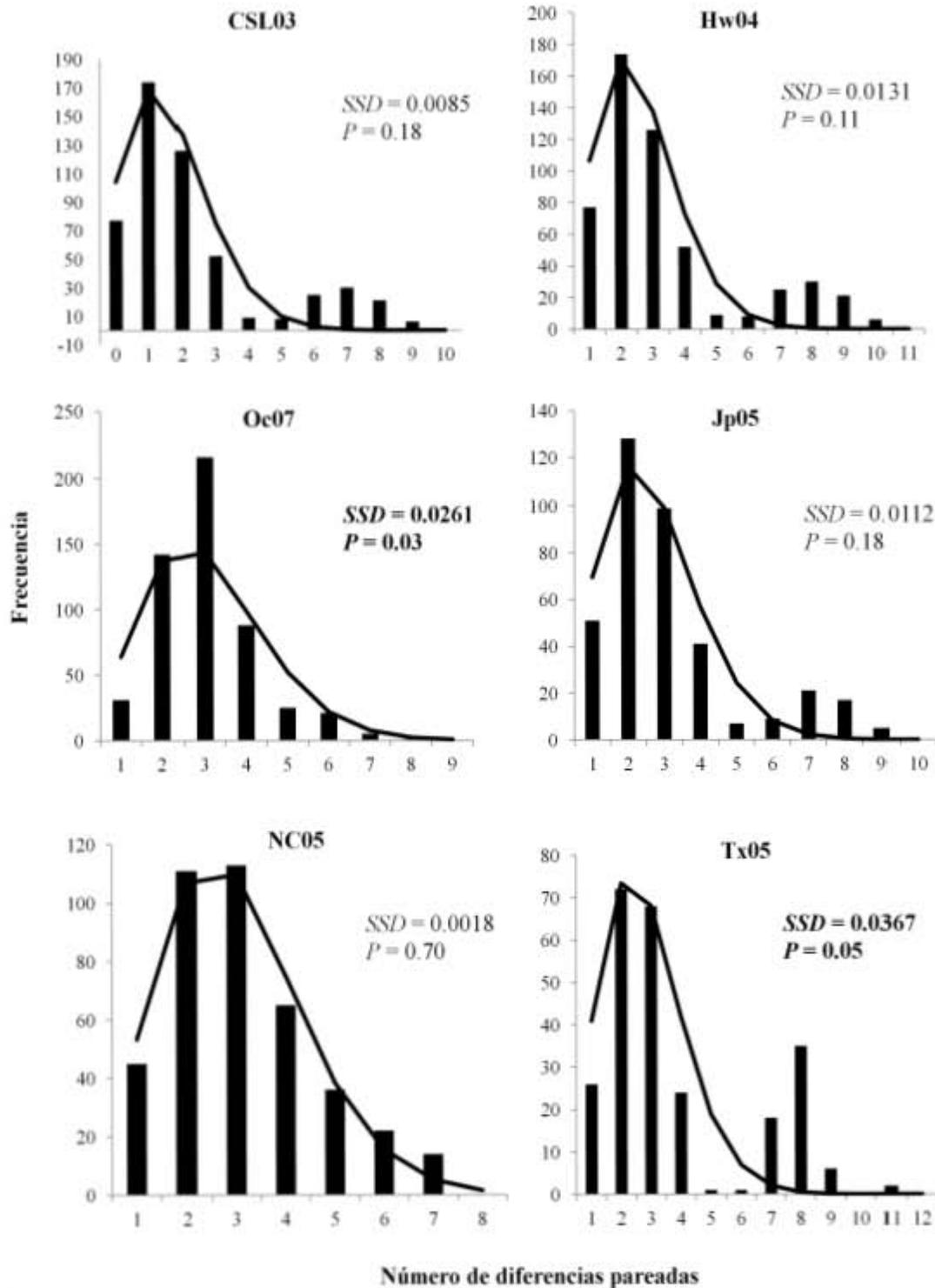


Figura 9. Distribuciones *mismatch* para las localidades de *C. hippurus*. Las barras representan los valores observados y las líneas los valores esperados bajo un modelo de expansión demográfica. Los valores en negrita indican las desviaciones significativas al modelo de expansión poblacional.

7.4.2. *Thunnus albacares*

Al igual que para *C. hippurus* las estimaciones del tamaño poblacional presentaron amplias variaciones entre los valores iniciales (Θ_0 y N_0) y en los finales (Θ_1 y N_1) tanto en el aspecto demográfico como en el espacial indicando una reducción poblacional seguida de una expansión (Tablas 12 y 13).

En el caso de *T. albacares* cinco de las ocho localidades analizadas (Pe05, Ox04, Ox05, Hw08 y Tw05) presentaron valores de Θ_0 y $N_0 = 0$ indicándonos un efecto fundador seguido de una rápida expansión poblacional ya que, también para esta especie, los tamaños efectivos de hembras después de la expansión fueron muy grandes abarcando un intervalo $N_I = 1.2 \times 10^6$ (BCS96) y $N_I = 3.0 \times 10^9$ para la mayoría de las localidades.

El resto de las localidades (Ec04, BCS96 y Tw05) presentaron un valor de tamaño efectivo poblacional muy bajo ($N_0 = 53$; 264 y 53, respectivamente) lo que es un indicativo de que, de manera general, la población de *T. albacares* pasó por un cuello de botella más severo que la de *C. hippurus*. De acuerdo con las estimaciones del reloj molecular, el tiempo en el pasado en que ocurrieron estas reducciones poblacionales también es coincidente con los periodos glaciales-interglaciares del Pleistoceno estimándose un tiempo de hace $\approx 103,800$ años de acuerdo al análisis del total de las muestras y un intervalo que va de $\approx 143,700$ años en la estimación de la localidad Tx05 a $\approx 78,100$ años en Ox05. Al comparar el tiempo en que ocurrieron los eventos de expansión en ambas especies encontramos que en las localidades muestreadas para *T. albacares* no presentan un intervalo tan amplio como el encontrado en *C. hippurus*.

Tabla 12. Parámetros de demografía histórica calculados bajo un modelo de expansión demográfica (τ , θ_0 y θ_1) de *T. albacares*.

Localidad	τ	T	θ_0	N_0	θ_1	N_1
Pe05	2.36	106.3	0	0	99,999	3.0×10^9
Ec04	2.74	123.7	0.0017	53	99,999	3.0×10^9
BCS96	2.16	97.8	0.0087	264	42,571	1.2×10^6
Ox04	2.71	122.4	0	0	99,999	3.0×10^9
Ox05	1.74	78.7	0	0	99,999	3.0×10^9
Hw08	2.30	104.7	0	0	12,421	3.7×10^5
Tw05	2.33	105.2	0.0017	53	99,999	3.0×10^9
Tx05	3.18	143.7	0	0	99,999	3.0×10^9
Total	2.29	103.8	0.0052	158	75,006	2.2×10^9

$\tau = 2\mu T$, donde μ es la tasa de mutación de 1.5% estimada para el gen del citocromo *b* en teleósteos y T es el tiempo desde la expansión poblacional en miles de años. $\theta_0 = 2\mu N_0$ antes de la expansión, N es el tamaño efectivo de la población a partir de una población inicial N_0 , que se supone crece a un tamaño N_1 bajo el modelo de expansión súbita de Rogers y considerando un tiempo generacional de 3.5 años.

El número de migrantes por generación también presentó amplias variaciones entre las diferentes localidades encontrándose un intervalo que va de $m = 0$ en Hw08 hasta $m = 1,734$ en Tx05, indicando un aporte de migrantes desigual para las localidades analizadas (Tabla 13).

Tabla 13. Parámetros de demografía histórica calculados bajo el modelo de expansión espacial (τ , θ_N y m) de *T. albacares*.

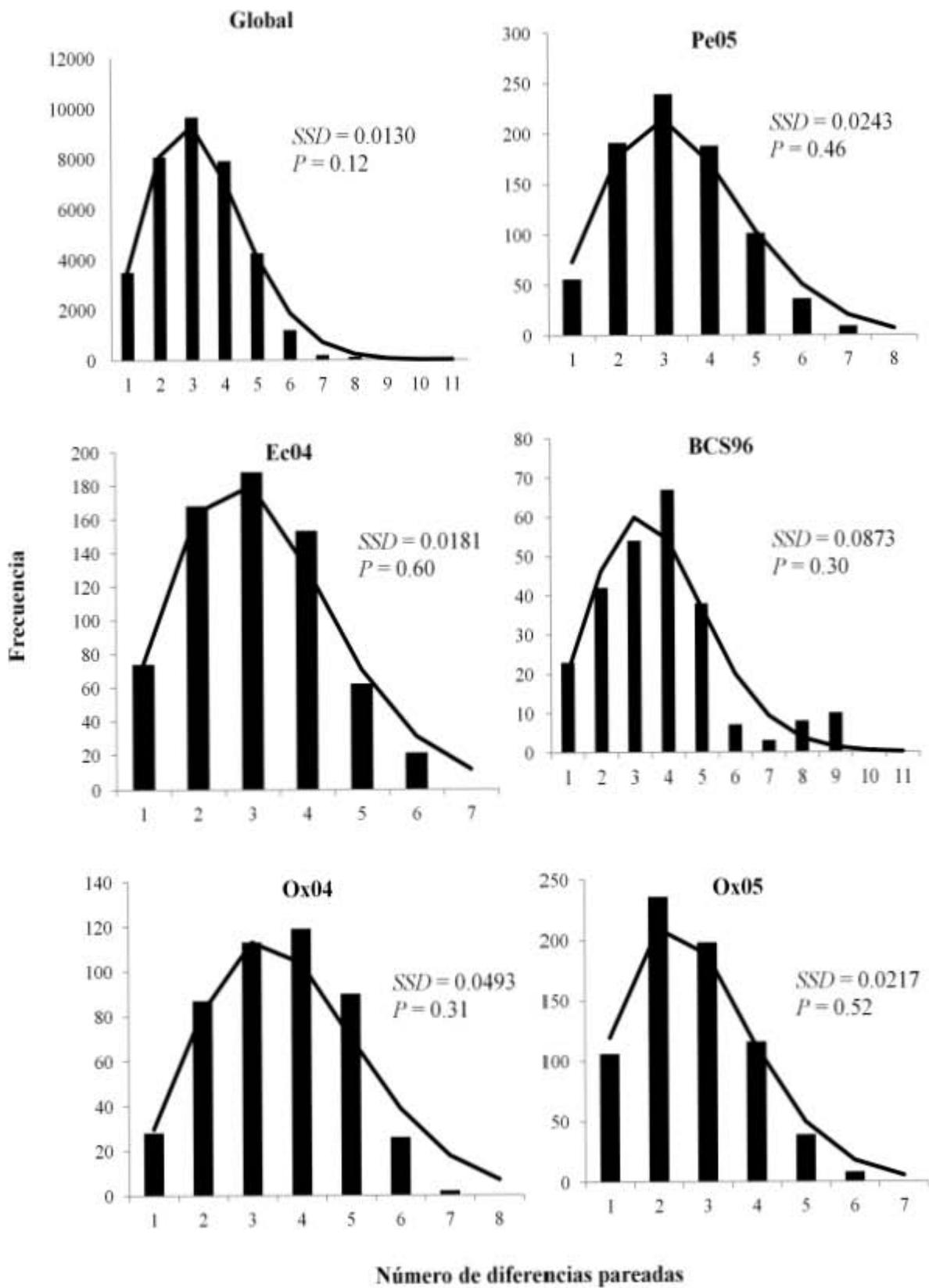
Localidad	τ	T	θ_N	M	N_f	m
Pe05	2.35	106.2	0.0062	99,999	283	176
Ec04	2.72	122.6	0.0025	99,999	116	430
BCS96	2.14	97.1	0.0007	35,728	32	1
Ox04	2.72	122.5	0.0025	99,999	116	430
Ox05	1.74	78.4	0.0081	99,999	367	136
Hw08	2.21	99.7	0.0007	16.4	32	0
Tw05	2.33	105.3	0.0008	99,999	37	1,337
Tx05	3.18	143.6	0.0006	99,999	29	1,734
Total	2.28	102.8	0.0081	75,005	367	136

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

La prueba de desviación de la neutralidad en el atún aleta amarilla, no fue significativa para la localidad de Tx05 ($D = -1.19$; $P = 0.10$) mientras que el resto de las localidades mostraron también valores negativos pero significativos. En este caso, los valores de los estadísticos de *mismatch* fueron congruentes con la prueba de neutralidad, al encontrarse que la localidad de Tx05 no se ajustó a una distribución unimodal ($SSD = 0.0264$, $P = 0.019$) mientras que el resto de si se ajustó al modelo de expansión poblacional.

A diferencia del dorado, cuando observamos las gráficas notamos que todas las localidades (con excepción de Tx05) sí presentaron una clara distribución unimodal con un solo grupo de haplotipos que tienen diferencias en el intervalo de 1 a 5 sitios nucleotídicos. Un aspecto que resalta es la similitud que existe entre la distribución *mismatch* de la localidad de Tx05 en ambas especies, en *T. albacares* también encontramos dos grupos de haplotipos con diferencias que van de 1 a 3 y de 4 a 6 indicándonos la posible presencia de dos clados en esta localidad en cada una de las especies.

La representación gráfica de las comparaciones entre los valores esperados y observados de la distribución *mismatch* para *T. albacares* así como los valores de las desviaciones de las sumas de cuadrados (*SSD*) con sus respectivas probabilidades para cada localidad se muestran en la Figura 10.



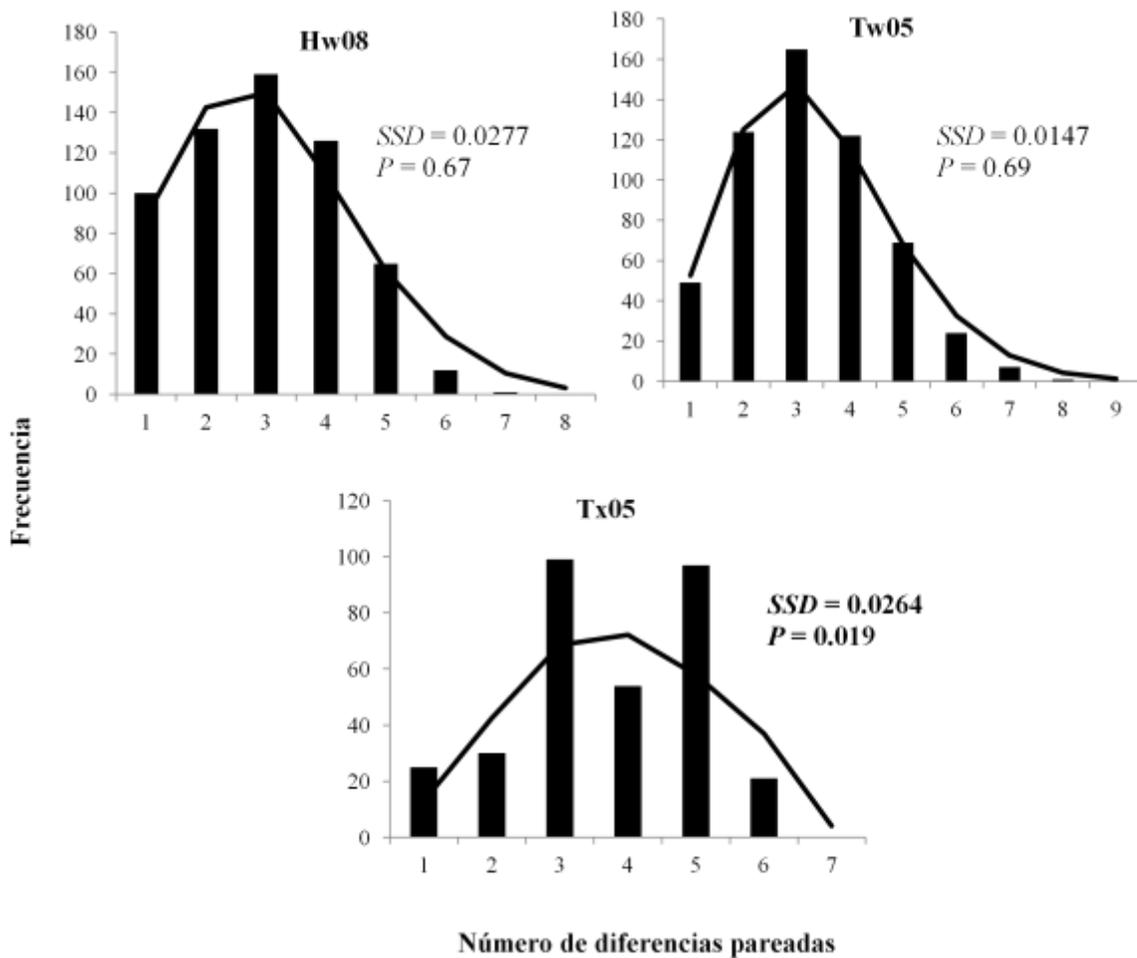


Figura 10. Distribuciones *mismatch* para las localidades de *T. albares*. Las barras representan los valores observados y las líneas los valores esperados bajo un modelo de expansión demográfica. Los valores en negrita indican las desviaciones significativas al modelo de expansión poblacional.

7.5. Análisis filogenético

7.5.1. *Coryphaena hippurus*

El diagrama de la red de expansión mínima de los haplotipos no reveló un patrón filogeográfico definido. Se observaron cuatro filogrupos principales representados por los haplotipos más abundantes separados entre sí por una sola mutación que en todos los casos corresponde a una transición (Figura 11). Los haplotipos *Ch 2* y *Ch 1* se destacaron por ser los más abundantes y se observa que tienen una distribución muy similar en las regiones analizadas: en la región del Pacífico oriental (25.5% y 23.6%), en el Golfo de California (40.4% y 38.1%), en la región del Pacífico central (8.5% y 18%), en el Pacífico occidental (19.1% y 12.7%) y en el Golfo de México (6.3% y 7.2%).

En el filogrupo que se desprende del haplotipo *Ch 15* también se observó una distribución aleatoria de los haplotipos en todas las regiones. Destaca el hecho de que el grupo monofilético que se desprende del haplotipo *Ch 4* no se encuentra representada la región del Golfo de México.

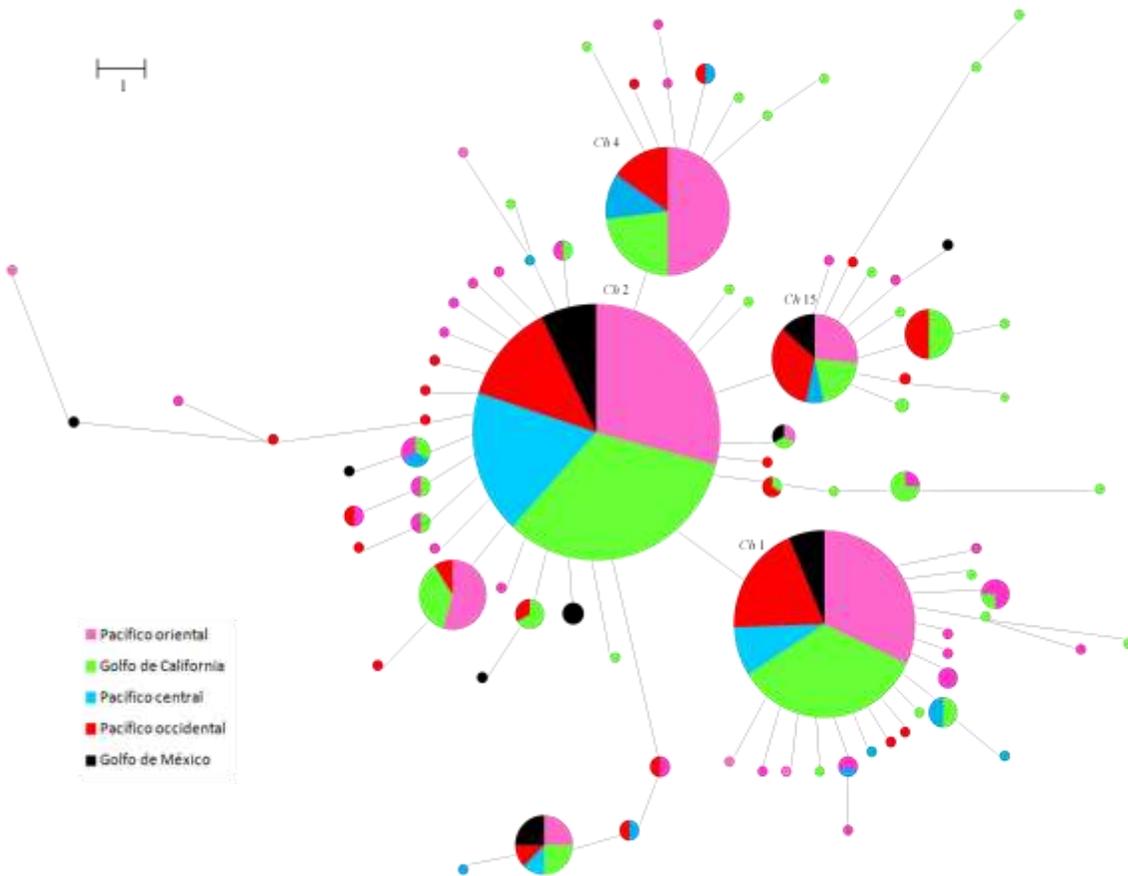


Figura 11. Red de expansión mínima (*MST*) de los 87 haplotipos del fragmento del gen del citocromo *b* del mtDNA de *C. hippurus*. El largo de las líneas indica el número de sustituciones nucleotídicas entre cada haplotipo de acuerdo con la escala. Los haplotipos están representados con gráficas y su frecuencia en cada región se muestra con los colores de la leyenda.

La reconstrucción del árbol con el algoritmo *Neighbor-joining* linearizado no mostró un patrón filogeográfico evidente, con ausencia de agrupamientos de haplotipos definidos (Figura 12). El árbol presentó un arreglo politómico en donde ningún grupo está representado por la mayor abundancia de alguna localidad en particular, sino que está caracterizado por la distribución aleatoria de los haplotipos. La mayoría de las ramas de la parte basal están soportadas por

valores de *bootstrap* que van del 85% al 45% estos porcentajes van disminuyendo en las ramas superiores donde la mayoría se acercan al 10%, resultando en un árbol con bajo soporte.

Se observó que la mayoría de los haplotipos están separados entre sí por ramas muy cortas lo que en la escala de tiempo indica que han divergido en un tiempo evolutivo relativamente reciente, a diferencia de la separación muy clara que existe entre el haplotipo externo representado por *C. equiselis* con respecto de los de *C. hippurus* que llega a un tiempo de divergencia de hasta ≈ 3 Ma.



Figura 12. Árbol *Neighbor-joining* linearizado de los haplotipos de *C. hippurus*. Los cuadros de colores representan a cada localidad de acuerdo con la leyenda.

7.5.2. *Thunnus albacares*

En el caso de *T. albacares* en la red de expansión mínima se encontraron dos haplotipos principales que son los de mayor frecuencia (*Ta* 1 y *Ta* 10) y están separados entre sí por una sola mutación que es de tipo transición (Figura 13). El más abundante (*Ta* 1) se distribuye en las regiones muestreadas de la siguiente manera: 66% en el Pacífico oriental, 23% en el Pacífico central, 8.3% en el Pacífico occidental, y 1.6% en el Golfo de México. De este haplotipo se desprenden tres filogrupos de haplotipos abundantes (*Ta* 7, *Ta* 17 y *Ta* 5) y varios haplotipos de baja frecuencia y del segundo (*Ta* 10) un filogrupo (*Ta* 6) y varios haplotipos de baja frecuencia.

Al igual que en el caso de *C. hippurus*, la red de haplotipos tampoco reveló un patrón filogeográfico definido al mostrar una distribución aleatoria de éstos en las diferentes regiones. El arreglo también es en forma de estrella sugiriendo un evento de expansión.

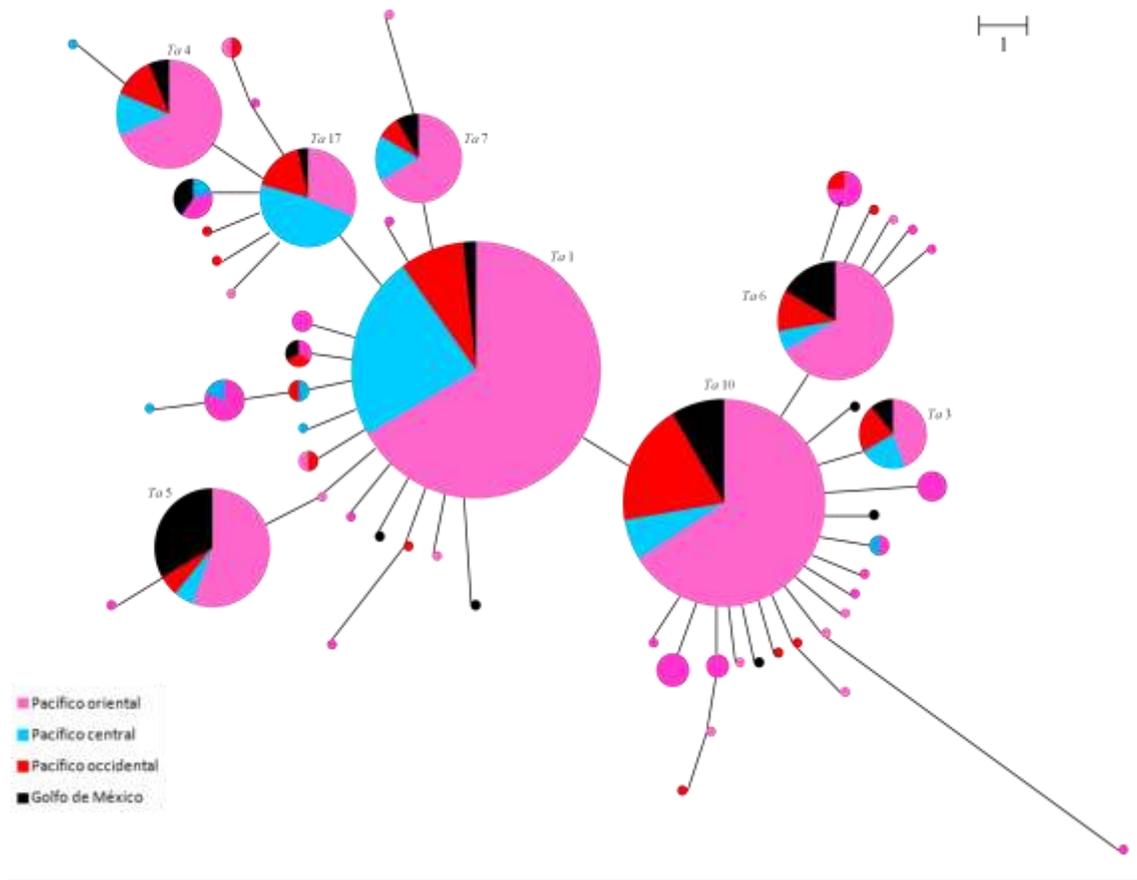


Figura 13. Red de expansión mínima (*MST*) de los 56 haplotipos del fragmento del gen del citocromo *b* del mtDNA de *T. albacares*. El largo de las líneas indica el número de sustituciones nucleotídicas entre cada haplotipo de acuerdo con la escala. Los haplotipos están representados con gráficas y su frecuencia en cada región se muestra con los colores de la leyenda.

Al igual que para *C. hippurus*, la reconstrucción del árbol con el algoritmo *Neighbor-joining* linearizado no mostró ningún agrupamiento de los haplotipos, sino que se encontraron distribuidos aleatoriamente en una politomía. Las ramas de la parte basal están soportadas por valores de *bootstrap* que van del 76% al 56% estos porcentajes van disminuyendo en las ramas superiores donde van del 53% al 22% teniendo un bajo nivel de soporte (Figura 14).

También se observó que la mayoría de los haplotipos están separados entre sí por ramas muy cortas que en la escala temporal no sobrepasan los 500,000 años. En cambio, el haplotipo externo de *T. obesus* se separó del primer grupo por un tiempo de ≈ 3.5 millones de años.

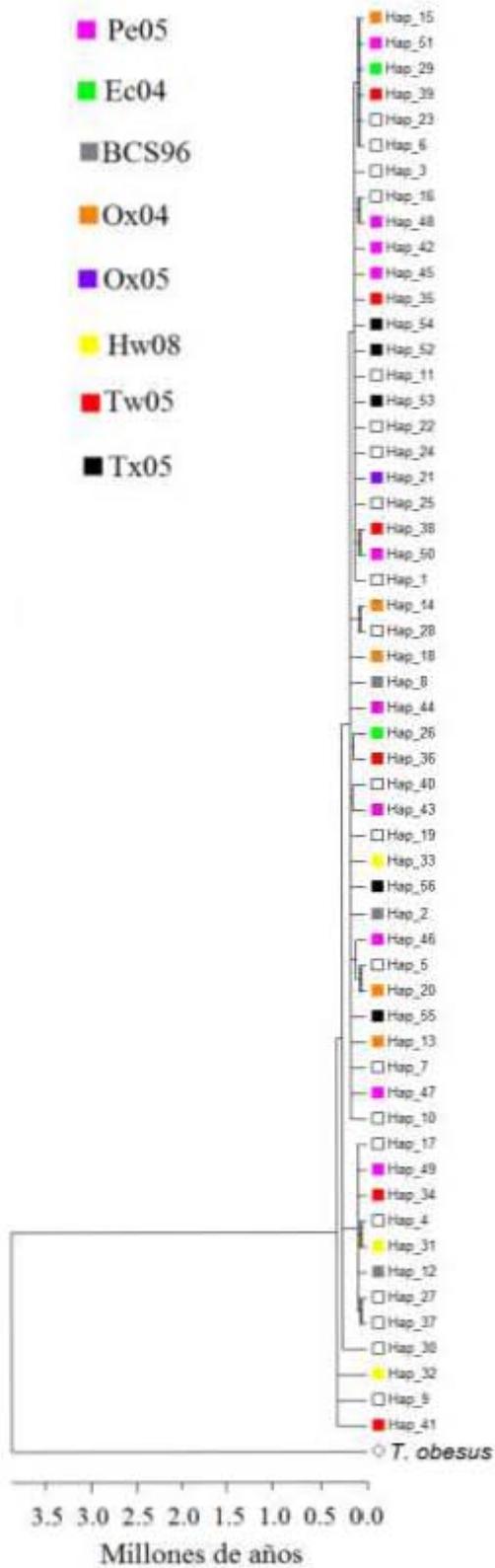


Figura 14. Árbol *Neighbor-joining* linearizado de los haplotipos de *T. albacares*. Los cuadros de colores representan a cada localidad de acuerdo con la leyenda.

VIII. DISCUSIÓN

8.1. Diversidad genética

Del total de secuencias analizadas para el caso de *C. hippurus*, el fragmento del citocromo *b* de 507 pb reveló un total de 78 sitios polimórficos, 47 sitios informativos de parsimonia, 70 transiciones y 13 transversiones que generaron 87 haplotipos. Por otro lado, el fragmento de 724 pb de *T. albacares*, presentó 52 sitios polimórficos, 26 sitios informativos de parsimonia, 49 transiciones y 3 transversiones, y 56 haplotipos.

En ambas especies se encontraron altos niveles de diversidad genética en términos de haplotipos, *C. hippurus* ($h = 0.829$) y *T. albacares* ($h = 0.9$). Los altos valores de diversidad haplotípica son comunes en peces pelágicos de amplia distribución y han sido reportados en varias especies, incluyendo el dorado (Rocha-Olivares *et al.*, 2006; Díaz-Jaimes *et al.*, 2006 y 2010) y el atún aleta amarilla (Ely *et al.*, 2005). Esta elevada variabilidad se puede explicar considerando que la alta diversidad de un locus neutral en una población está relacionada con grandes tamaños poblacionales así como eventos de expansiones poblacionales (Hedrick, 2000). La baja diversidad nucleotídica encontrada para las dos especies ($\pi = 0.00453$, *C. hippurus*; $\pi = 0.00386$, *T. albacares*), así como la mayor frecuencia de mutaciones de tipo transición encontradas en ambas es un indicativo de una disminución importante en sus tamaños poblacionales, seguidas de una expansión poblacional y la consiguiente acumulación de mutaciones que originaron nuevos haplotipos poco divergentes (Avise, 2000; Grant y Bowen, 1998).

Considerando que la frecuencia de haplotipos y la presencia diferencial de haplotipos únicos en las distintas localidades proveen información importante sobre el flujo génico de las

especies (Wilson *et al.*, 1997), destaca el hecho de que en *C. hippurus* la localidad que presenta la mayor diversidad haplotípica ($h = 0.941$) y el mayor número de haplotipos (62%) es Oc07. Debido a su posición intermedia entre las costas del Pacífico oriental y las del Pacífico central (Hawái), esta zona podría ser un punto de intercambio genético entre los individuos de dichas regiones resultando en el valor más elevado de variabilidad genética y que, además, es congruente con el elevado número de migrantes por generación que se encontró para esta localidad ($m = 1,056$).

En el caso de *T. albacares* Pe05 es la localidad que presenta la mayor diversidad haplotípica ($h = 0.94$) y un número de haplotipos que representa el 56% del total del muestreo de la localidad. Sin embargo, estos valores no están muy alejados del comportamiento de la mayoría de las localidades analizadas por lo que no destaca como una posible zona de intercambio genético.

8.2. Estructura genética poblacional

En el análisis jerárquico AMOVA no se encontraron valores significativos de diferenciación en ninguna de las pruebas realizadas bajo los criterios biogeográfico, longitudinal y latitudinal para ambas especies. Comúnmente, las especies marinas con alta capacidad migratoria y alto potencial de dispersión presentan bajos valores de F_{ST} , lo que generalmente es interpretado como una elevada conectividad entre las poblaciones aún cuando éstas tengan una distribución muy amplia y los puntos de muestreo se encuentren muy alejados entre sí (Palumbi, 2003).

Tanto *C. hippurus* como *T. albacares* son especies con adaptaciones morfológicas y fisiológicas favorables para recorrer amplias distancias. Poseen cuerpos muy hidrodinámicos,

elongados y robustos lo que les permite nadar rápidamente en la zona pelágica y sostener altas velocidades debido a su gran capacidad de oxigenación y recuperación (Brill, 1996; Bannister *et al.*, 1976). Estas características favorecen el flujo genético en el ámbito de distribución de las especies, aunque los estudios de marcaje y recaptura, indican que el desplazamiento de ambas ocurre dentro de las regiones biogeográficas del océano y no entre ellas. En el caso del dorado, el estudio de marcaje y recaptura realizado por Kingsford y Defries (1999) reveló que el mayor porcentaje de las recapturas se realizaron en la misma área donde los individuos habían sido liberados, aún 360 días después de haber sido marcados, con recorridos no mayores a los 400 km. Si bien el estudio más reciente de Merten *et al.* (2014) reveló desplazamientos de hasta 1,915 km, éstos son poco frecuentes y no son lo suficientemente extensos para abarcar todo el ámbito de distribución de la especie. Por otro lado, los estudios de marcaje del atún aleta amarilla también han mostrado migraciones en su mayoría de cientos de kilómetros y sólo en algunos casos se registraron desplazamientos en la escala de miles de kilómetros, por lo que se propone que los patrones migratorios ocurren en escalas espaciales reducidas (Hunter *et al.* 1986). De acuerdo con Schaefer *et al.* (2011) estos desplazamientos no superan los 1,358 km por lo que, de manera similar al dorado, el atún aleta amarilla se desplaza dentro de las regiones oceánicas. Adicionalmente, la filopatría a sitios de alimentación de *T. albacares* (Klimley *et al.*, 2003; Schaefer *et al.*, 2007; Schaefer *et al.*, 2011), limita el movimiento entre regiones.

Una alternativa que podría facilitar el flujo génico entre poblaciones lejanas es la dispersión pasiva durante el estado larvario. Resulta difícil esclarecer cuál es la relación que existe entre las características de las larvas y la capacidad de dispersión pasiva (Leis, 1984). Estudios en el Atlántico y el Pacífico oriental con peces arrecifales muestran que frecuentemente la biología y la ecología de la especie, el comportamiento de las larvas y los cambios ambientales

son aspectos que limitan la dispersión larvaria en el ambiente marino (Bay *et al.*, 2006; Bowen *et al.*, 2006; Choat, 2006; Victor y Wellington, 2000). No obstante, también existe evidencia de que el tiempo de estancia meroplanctónica de huevos y larvas así como su distribución tiene un papel importante en la dispersión y la diferenciación genética de las poblaciones. Riginios y Victor (2001) analizaron la región control del mtDNA de tres especies de peces con diferentes tiempos de duración de la vida larvaria (de 18 hasta 50 días) y con distintos hábitos de desove (cerca de la costa y en mar abierto), sus resultados muestran que la señal de diferenciación entre las poblaciones es menor cuando la etapa larvaria dura más tiempo y el desove se hace en zonas de mar abierto. Tanto el dorado como el atún aleta amarilla tienen etapas larvarias que duran más de 50 días (Massutí *et al.*, 1999; Schaefer y Craig, 1956, Schaefer, 1998), desovan en aguas abiertas y la distribución de sus larvas es continua en el océano Pacífico lo que podría favorecer el flujo genético.

Uno de los aspectos fundamentales para la dispersión larvaria es el sistema de circulación de corrientes oceánicas y, particularmente en peces pelágicos, el de las corrientes superficiales. Este patrón de circulación varía estacionalmente, pero se ve modificado drásticamente durante fenómenos meteorológicos como El Niño que, de manera general, provoca una intensificación de las corrientes del Pacífico en sentido este (Robertson *et al.*, 2004; NOAA, 2014). La Contracorriente Ecuatorial del Norte, al ser la más rápida y cálida, se considera el principal medio de dispersión larvaria en sentido longitudinal en el océano Pacífico. En condiciones normales, esta corriente se desplaza a una velocidad de 60 cm/seg, pero se ha calculado que durante el fenómeno de El Niño su velocidad puede duplicarse (Firing y Lukas, 1983; Leis, 1991). En días, esto se traduce en que, bajo condiciones normales, tomaría de 100 a 150 días para que las larvas fueran transportadas a través de la Barrera del Pacífico Oriental (Richmond,

1990) que es la mayor extensión de agua profunda ininterrumpida entre el Pacífico central y el oriental ($\approx 5,400$ km) y constituye un obstáculo para muchos organismos marinos (McCartney *et al.*, 2000; Colborn *et al.*, 2001; Lessios *et al.*, 2001, Collin, 2003). Pero, en años Niño, el tiempo de transporte puede disminuir de 50 a 81 días (Firing y Lukas, 1983; Richmond, 1990). Estudios en peces arrecifales y en erizos, utilizando mtDNA como marcador molecular, muestran que ha existido flujo genético reciente entre localidades del Pacífico central y el Pacífico oriental y proponen que la conectividad entre poblaciones se debe a la permeabilidad de la Barrera del Pacífico Oriental durante los eventos de El Niño (Lessios y Robertson, 2010 y Lessios *et al.*, 1998, respectivamente).

Las características biológicas de las especies del presente estudio así como los resultados obtenidos, apuntan a que puede existir una dispersión de individuos tanto de forma activa como pasiva por la naturaleza pelágica y duración del estado larvario. El hecho de no encontrar una estructuración genética clara en los AMOVAs puede ser producto de dicha dispersión que puede verse intensificada por la permeabilidad esporádica de las barreras geográficas durante eventos de El Niño que permita el intercambio de individuos y, por lo tanto, de haplotipos entre localidades distantes que disminuyan o enmascaren la señal de diferenciación. Esto es factible si consideramos que la amplia distribución (transpacífica) de estas especies y sus grandes tamaños poblacionales permiten que el flujo genético sea exitoso debido a que es más probable que los migrantes encuentren una pareja con la cual aparearse y así homogeneizar la variabilidad genética (Lessios y Robertson, 2010).

Lo anteriormente explicado, también es congruente con los resultados obtenidos al considerar los datos genéticos y geográficos (SAMOVA). Cuando el componente de la varianza se maximiza nos indica que la diferencia entre los grupos es mayor. En el caso del dorado, se

encontró que la agrupación que maximiza la varianza para las localidades del Pacífico ocurre cuando se forman tres grupos (Tabla 6), sin embargo, este agrupamiento no refleja una relación clara entre las diferencias genéticas y su distribución entre las regiones biogeográficas con su ubicación geográfica (latitudinal ni longitudinal), con excepción de la localidad Hw04 que resulta ser independiente al resto de las localidades del Pacífico oriental y el occidental. En el caso del atún aleta amarilla, el componente de la varianza se maximizó cuando se formaron cinco grupos, es decir, cuando todas las localidades formaron grupos independientes, con excepción de BCS96 y Ox, por lo que tampoco se observó una agrupación relacionada con la localización de las muestras entre regiones biogeográficas ni un patrón longitudinal o latitudinal.

Por otro lado, es importante considerar que ambas especies presentan desove durante todo el año con picos estacionales, tienen rápido crecimiento y alcanzan la madurez sexual entre los 4 y 5 meses de edad, en el caso del dorado (FAO, 2000; Sánchez, 2008) y entre los dos primeros años de vida en el caso del atún aleta amarilla (Schaefer, 1998; Leiss, 1991) Particularmente, en el caso del dorado se ha estimado una fecundidad de 58,000 a 2,3 millones de huevos (Oxenford, 1999; Wu *et al.*, 2001) y una capacidad de desove de una vez cada 48 horas (Nel, 1995); mientras que para el atún aleta amarilla se ha registrado una frecuencia de desove de hasta una vez cada 1.5 días con un promedio de un desove cada 3 días y una fecundidad de 1 a 4 millones de huevos durante los picos reproductivos (Schaefer, 1998; Schaefer y Craig, 1956; Leiss, 1991).

Estas características reproductivas generan que ambas especies tengan poblaciones muy grandes. La reducción del tamaño poblacional está relacionado con la disminución de la diversidad genética de tal forma que la variabilidad genética se pierde más rápido en poblaciones con tamaños efectivos pequeños por el efecto de la deriva génica; mientras que en poblaciones muy grandes, la diversidad genética será mayor debido a que es más probable que la información

genética esté representada en la siguiente generación. Esto es congruente con los resultados obtenidos en las estimaciones de tamaño efectivo poblacional tanto para el dorado como para el atún aleta amarilla (Tablas 10 y 12) que se relacionan con los elevados valores de diversidad haplotípica encontrados para ambas especies (Tablas 2 y 3). Lo anteriormente explicado puede limitar la diferenciación genética en espacio y tiempo (e.g. DeWoody y Avise, 2000; Jorgensen, *et al.*, 2005) tal como se ha observado en otros estudios de peces pelágicos y de *C. hippurus* y *T. albacares* en particular (Díaz-Jaimes *et al.*, 2010; Tripp-Valdéz *et al.*, 2010 y Ely *et al.*, 2005 respectivamente) que concuerdan en que no existe una señal de diferenciación, o bien, es baja en las poblaciones del océano Pacífico debido, probablemente, a la gran capacidad reproductiva de ambas especies y el mantenimiento de grandes tamaños poblacionales, así como a su alta capacidad migratoria.

En una simulación empleando varios tamaños poblacionales y distintas tasas de migración se observó que los valores de F_{ST} permanecieron bajos aún en ausencia de migrantes (Cano *et al.*, 2008) concluyendo que es posible obtener un bajo nivel de diferenciación genética incluso con la falta de flujo génico si los valores de N_e son grandes (Figura 14).

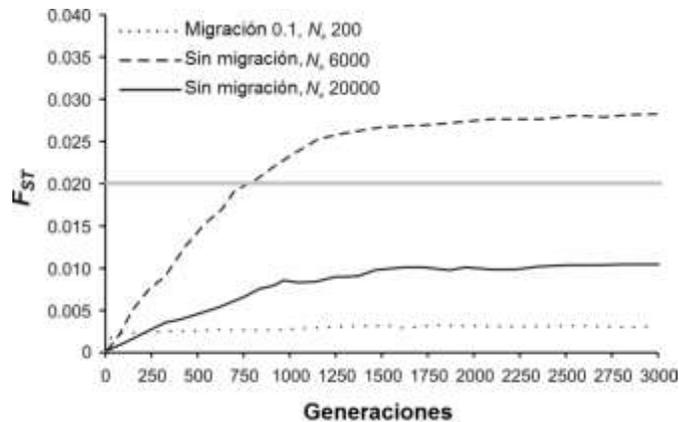


Figura 15. Ejemplo simulado de la influencia del flujo génico y el tamaño efectivo poblacional en la diferenciación genética (F_{ST}) de un marcador neutral a través de 3000 generaciones. Cada línea representa el promedio de 1000 simulaciones basado en siete *loci* altamente polimórficos. La línea gris es el valor promedio de F_{ST} para poblaciones de peces marinos. Modificado de Cano *et al.*, 2008.

Lo anterior se debe a que, en ausencia de flujo génico, los cambios aleatorios en la variación genética neutral causados por deriva génica son contrarrestados por el tamaño efectivo poblacional provocando que no se alcance el equilibrio migración-deriva génica. En este caso las estimaciones del tamaño efectivo poblacional (la población de hembras) para el total de las localidades analizadas fueron de 4.4×10^9 para *C. hippurus* y 2.2×10^9 para *T. albacares* por lo que es muy probable que las posibles diferencias entre las localidades muestreadas se vean opacadas por sus tamaños poblacionales.

Por otro lado, es importante destacar que, pese a que de manera general no se encontró un patrón filogeográfico definido para ninguna de las dos especies, en el presente estudio se observaron valores significativos en la estimación de F_{ST} , en algunas comparaciones pareadas entre localidades de las regiones oriental y occidental, así como central y oriental del Pacífico (entre Pe06 y Jp05, entre Ec06 y Hw04 y entre Gy03 y Jp05 para el caso del *C. hippurus*) y entre algunas localidades del Pacífico y el Golfo de México (entre Gy03 y Tx05 para *C. hippurus*; y entre Tx05 y Ox05 y entre Tx05 y Hw08 para *T. albacares*). Este patrón de diferenciación entre

localidades permite considerar la existencia de poblaciones distintas de *C. hippurus* en regiones distantes del Pacífico.

En el caso de *C. hippurus*, la divergencia encontrada entre las localidades Jp05 y Pe06; y Jp05 y Gy03 puede ser atribuida a un aislamiento por distancia al tratarse de localidades que se encuentran en los extremos de la distribución de la especie en el Océano Pacífico a aproximadamente 16,000 y 11,000 km de distancia oceánica mínima, respectivamente. Por otro lado, las diferencias encontradas entre Ec06 y Hw04 involucran la presencia de la Barrera del Pacífico Oriental que separa a estas localidades. El hecho de no encontrar diferenciación con respecto del resto de las localidades del Pacífico Oriental puede deberse a que el resto de las localidades de esta región presentan valores más recientes de expansión poblacional que tienen una diferencia de entre $\approx 3,400$ (Oc07) hasta $\approx 103,700$ (BM08) años con respecto a Ec06 por lo que podrían no haber alcanzado aún el tiempo evolutivo requerido para presentar valores de divergencia. Lo anterior es factible si consideramos que el tiempo generacional de la especie es de 1.5 años lo que representa de $\approx 2,266$ a $\approx 69,133$ generaciones de diferencia.

Si nos encontramos en un momento donde es posible observar las primeras evidencias de un proceso de diferenciación detectables con un marcador mitocondrial, es factible proponer que estas localidades al encontrarse tan distantes entre sí hayan experimentado un flujo génico bajo lo que actualmente esté favoreciendo su divergencia. Para los pares de localidades que presentaron diferencias los valores de F_{ST} son bajos lo que puede indicar que, en efecto, existen distintos linajes cuyo tiempo de divergencia es reciente (Waples, 1998; Palumbi, 2003). Lo anterior es congruente con el tiempo en el pasado en que ocurrieron los eventos de reducción-expansión poblacional coincidentes con periodos glaciares-interglaciares del Pleistoceno.

Estos datos son coincidentes con los resultados obtenidos en la prueba de Mantel para las localidades del Pacífico de *C. hippurus* que muestran que existe una correlación entre las distancias genéticas y las distancias geográficas ($r = 0.47$, $P = 0.034$). Esta es una evidencia de que es posible que las diferentes regiones biogeográficas estén aisladas por la distancia que existe entre ellas. Bajo este modelo (Wright, 1969) los apareamientos al azar están limitados por la distancia, de tal manera que resulta más probable que los individuos se apareen con aquellos con los que comparten el vecindario que con los más lejanos, generando una discontinuidad genética entre los vecindarios más distantes.

Evidencias de diferenciación entre localidades de distintas regiones del océano Pacífico han sido reportadas en estudios anteriores de *C. hippurus*. Rocha-Olivares y colaboradores (2006) utilizaron patrones de restricción del gen mitocondrial NADH1 y encontraron diferencias significativas entre localidades de la región oriental del Pacífico (Pacífico mexicano) y la región central (Hawái). Al comparar los resultados obtenidos con los reportados por Bayona-Vásquez (2011) destaca que las diferencias observadas entre pares de localidades utilizando marcadores nucleares coinciden con algunas de las encontradas en el presente estudio entre localidades del Pacífico central y oriental (Ec06 y Hw04) y entre localidades del Pacífico occidental y oriental (Jp05 y Pe06).

Por otra parte, la influencia del fenómeno de El Niño ya ha sido detectada en estudios previos que han explorado la estructura genética poblacional de *T. albacares*. Morales (2009) en su estudio con microsatélites plantea que dicho fenómeno pudo generar diferencias genéticas significativas entre dos años de muestreo consecutivos para la localidad de Oaxaca. El aporte de agua sudamericana durante estos episodios meteorológicos y el ascenso en la temperatura superficial del agua y el consecuente desplazamiento de la termoclina, pudo generar que los

individuos muestreados provengan de cardúmenes con distintos linajes genéticos provocando la discrepancia encontrada entre los parámetros analizados. A pesar de que con el gen del citocromo *b* no se logró detectar la diferencia entre Ox04 y Ox05 encontrada con microsátélites, destaca el hecho de que las estimaciones en los parámetros demográficos del presente estudio varían mucho entre este par de localidades (Tablas 12 y 13). Estos resultados resaltan la importancia de considerar los cambios temporales en las características ambientales al realizar el diseño de muestreo y como una variable que influye en la evaluación de los parámetros poblacionales al interpretar los resultados.

Aunque para *T. albacares* no se detectaron diferencias entre las localidades del Pacífico, en ambas especies sí se evidenciaron diferencias entre el Pacífico y el Golfo de México, específicamente entre Tx05 y Ox05 y entre Tx05 y Hw08 para el atún aleta amarilla y entre Gy03 y Tx05 para el dorado. Estas diferencias resultan muy evidentes si consideramos que desde la formación del istmo de Panamá (hace \approx 3.5 millones de años) el posible contacto entre las poblaciones del Pacífico y del Atlántico está limitada a el paso por la zona más al sur del continente africano lo que se considera que ha generado una diferenciación entre las poblaciones de estas cuencas oceánicas. Las especies de pelágicos que presentan diferencias significativas entre el Pacífico y el Atlántico incluyen a túnidos como el patudo *T. obesus* (Alvarado-Bremer *et al.*, 1998), el bonito *T. alalunga* (Chow y Ushiyama, 1995) y en otras especies como el marlín *Makaira nigricans* (Finnerty y Block, 1992) y el pez espada *Xiphias gladius* (Rosel y Block, 1996).

No obstante, no fue posible detectar estas diferencias para el conjunto de localidades a nivel regional con los AMOVAs para ninguna de las dos especies. Lo cual es coincidente con lo encontrado por Ely y colaboradores (2005) donde no se apreciaron niveles de diferenciación

entre localidades del Atlántico y del Pacífico de *T. albacares* con secuencias del gen citocromo *b* (pero sí encontraron diferencias bajas, pero significativas con patrones de restricción del gen ATCO), así como lo reportado por Díaz-Jaimes y colaboradores (2010) donde con el análisis del gen ND 1 tampoco fue posible definir una diferenciación significativa entre localidades del Pacífico y del Atlántico para el dorado.

Si bien se encontraron algunas señales de diferenciación genética entre las localidades analizadas, particularmente para *C. hippurus*, es importante tomar estas premisas con cautela por diversas razones. La primera es que no se encontró un patrón filogeográfico definido para ninguna de las dos especies analizadas con las pruebas filogenéticas y de diferenciación. La segunda recae en el hecho de que los estadísticos F_{ST} que resultaron significativos para algunos pares de localidades, así como el valor F_{CT} significativo encontrado con el SAMOVA para *C. hippurus* son muy bajos. Cuando estos estadísticos presentan valores de 0-0.05 indican que la diferencia existente es muy poca para apoyar la existencia de estructura poblacional y concluir que no existe una distribución aleatoria de las variantes genéticas (Hartl y Clark, 1997; Alvarado Bremer *et al.*, 2006). De acuerdo con Waples (1998) las pruebas estadísticas de diferenciación pueden estar sujetas a errores de muestreo, de baja representatividad de las muestras o a un muestreo no aleatorio que pueden resultar en que las diferencias encontradas estadísticamente no sean necesariamente diferencias biológicas. Es importante destacar que en el presente estudio el número de muestras analizadas para las diferentes regiones biogeográficas no es equitativo, ya que el esfuerzo de muestreo es mayor en la región del Pacífico oriental con respecto a la central y a la occidental (Tabla 1) lo que puede generar un sesgo en los resultados al momento de explorar las diferencias entre regiones. Adicionalmente, las muestras de ambas especies provienen principalmente de las capturas comerciales y deportivas lo que puede dar lugar a un muestreo no

aleatorio al enfocarse en individuos de un intervalo específico de talla que representan sólo a una parte de la población o bien a individuos más susceptibles a la pesca que compartan características heredables (Hutchings y Reynolds, 2004). Lo explicado anteriormente enfatiza la importancia de elaborar un muestreo tomando en consideración las características biológicas y la historia de vida de las especies de estudio. De esta manera, los resultados podrán ser lo suficientemente robustos y confiables para la toma de decisiones de manejo de los recursos y que sean congruentes, al mismo tiempo, con las diferencias biológicas relevantes y con el contexto económico, social y político de la sociedad (Waples, 1998).

8.3. Expansión demográfica y espacial

Para ambas especies y para todas las localidades el análisis de la demografía histórica tanto en la escala temporal como en la espacial encontramos evidencia de fluctuaciones en el tamaño efectivo poblacional con un tiempo para el total de la población de 123,400 años para *C. hippurus* y de 103,800 para *T. albacares*. En estos casos, el tiempo de reducción y expansión poblacional encontrado en las localidades analizadas coincide con los periodos glaciares-interglaciares del Pleistoceno Tardío (Lea, *et al.*, 2000; 2002). De acuerdo con estudio Paleoclimatológico, esta datación es coincidente con el penúltimo periodo glacial de Illinois (hace \approx 200,000 años) donde al disminuir la temperatura superficial del agua (Pisias y Mix, 1997) las poblaciones se redujeron en forma drástica y, posteriormente, en el periodo interglacial de Riss-Würm (hace \approx 140,000 años) al encontrar condiciones más favorables pudo ocurrir la expansión, ya sea demográfica al recuperar zonas de distribución previa o espacial al colonizar

nuevos espacios generados por las condiciones más favorables originadas en los periodos interglaciales.

Los ciclos glaciales-interglaciales del Pleistoceno han ocurrido desde hace 2.5 millones de años hasta la última glaciación de hace 10,000 años. Las diferencias en las estimaciones del tiempo en el pasado en que ocurrieron las expansiones poblacionales en ambas especies se deben a que los parámetros *mismatch* registran el último evento de expansión en cada localidad. Esto pone en evidencia que las glaciaciones a lo largo del Pleistoceno no tuvieron el mismo efecto en distintos puntos del ámbito de distribución de las especies.

Para el caso de *C. hippurus* encontramos que las de manera general las localidades que están más hacia norte de su distribución registran los eventos en un tiempo más reciente que las que se encuentran en el sur, en particular la Mz03 (89,800 años) y BM08 (33,200 años). Esto es congruente con datos paleoestratigráficos que indican que el hemisferio norte ha sido el más afectado durante las glaciaciones (Lea, 2000). Aunque en *T. albacares* no se puede apreciar este patrón tan claramente, también es evidente que BCS96 (97,800 años) y Ox05 (78,700 años) son las que tienen un registro más reciente del evento de expansión.

La evidencia de reducciones-expansiones poblacionales en las localidades muestreadas para ambas especies no sólo se encuentra en las grandes diferencias entre θ_0 y θ_1 . Los altos valores encontrados para la diversidad haplotípica total ($h > 0.5$) en conjunto con los bajos valores de la diversidad nucleotídica total ($\pi < 0.01$) y a la mayor incidencia de mutaciones de tipo transición también son indicativos de que la población ha pasado por un evento de este tipo (Grant y Bowen, 1998; Excoffier, 2004). Adicionalmente, la prueba de neutralidad de Tajima fue negativa y altamente significativa para todas las localidades (excepto para Tx05 de *T. albacares*)

lo que indica que la desviación de la neutralidad se debe a un proceso de expansión y no a selección positiva (Tajima, 1983).

Aunque en el caso de *C. hippurus* todas las localidades mostraron una desviación de la neutralidad, no todas se ajustaron estadísticamente a una distribución *mismatch* unimodal (Hw04 y Tx05) y pese a que el resto de las localidades sí se ajustó a una distribución unimodal, al observar las gráficas es notorio que las localidades Pe06, CSL03, BM08 y Jp05 presentan una tendencia a la distribución bimodal (Figura 8) lo que hace suponer que la desviación de la neutralidad se debe a procesos diferentes a la expansión poblacional. Las distribuciones *mismatch* multimodales pueden relacionarse con poblaciones muy grandes con tamaños constantes en el tiempo (Slatkin y Hudson, 1991; Rogers y Harpending, 1992). En estudios anteriores de *C. hippurus* ya se han encontrado este tipo de distribuciones utilizando el gen del citocromo *b* para las localidades del Atlántico Oriental, Golfo de México y Mar Mediterráneo Cruz-Bastida (2009), así como para las localidades de Sinaloa, Hawái, Golfo de México, Senegal, Islas Reunión y Tailandia con el gen de ND 1 en el análisis global de las poblaciones de *C. hippurus* (Díaz-Jaimes *et al.*, 2010). Esta información puede ser una evidencia más de que las poblaciones de *C. hippurus* se encuentran en un momento histórico en el que comienzan a estabilizarse después de la expansión poblacional con indicios de divergencia entre los linajes maternos, lo cual es congruente con las señales de diferenciación encontradas para algunos pares de localidades distantes. Una alternativa es que se trate de una mezcla de poblaciones de distinto origen, las distribuciones multimodales también pueden ser el resultado de contacto secundario (Liebers *et al.*, 2001). La evidencia de expansiones poblacionales recientes para varias localidades (Figura 8) puede estar generando contacto secundario entre distintas localidades en el ámbito de distribución de la especie. Esto también puede relacionarse con la propuesta de que las

barreiras geográficas presentan permeabilidad esporádica generando contacto secundario entre las localidades de los extremos, dando origen a una distribución en donde observamos dos clados no diferenciados. Es importante destacar que si bien obtener los parámetros poblacionales del conjunto de localidades no proporciona un panorama de los procesos por lo que ha pasado toda la población, el desajuste a la distribución unimodal para el total de la población de *C. hippurus* puede deberse a que cuando se tiene más de un clado en algunas localidades y uno solo en otras, la falta de ajuste puede deberse al efecto de sumarlas en una sola localidad.

En el caso de *T. albacares* las desviaciones de la neutralidad son concordantes con el ajuste al modelo de expansión para el total de la población y para cada una de las localidades con excepción de Tx05 que tuvo un valor negativo no significativo para la prueba de Tajima y que, al igual que en *C. hippurus*, no se ajustó a la distribución unimodal. Los resultados globales confirman lo encontrado por Ely *et al.* (2005) en que el análisis global de las localidades estudiadas puso de manifiesto una expansión poblacional en las poblaciones del Pacífico y del Atlántico.

8.4. Filogenia

Para ambas especies las redes de haplotipos reconstruidas mostraron una distribución aleatoria entre las localidades analizadas por lo que no es posible definir un patrón filogeográfico relacionado con la divergencia entre las regiones del Pacífico, esto es congruente con los valores no significativos de diferenciación genética entre poblaciones.

En ambas redes observamos dos haplotipos de mayor frecuencia de los cuales se desprenden haplotipos únicos o de poca frecuencia separados entre sí por pocos pasos

mutacionales indicando una posible expansión poblacional (Bowen y Grant, 1997). La reducción de las poblaciones en número y espacio por los eventos glaciares del Pleistoceno pudo generar una pérdida de variación genética y que los pocos haplotipos remanentes hayan dado lugar a los nuevos haplotipos que se originaron conforme las condiciones climáticas fueron más favorables y la población fue colonizado nuevos espacios y teniendo un mayor éxito reproductivo hasta alcanzar la distribución geográfica actual. Este tipo de asociación de los haplotipos es común en peces pelágicos de amplia distribución (Shields y Gust, 1995, Grant y Bowen, 1998).

Bajo este contexto, los haplotipos más abundantes podrían ser considerados los ancestrales; así en ambas especies observamos que existen dos haplotipos que se destacan por su mayor frecuencia. En *C. hippurus* ambos presentan un porcentaje de representación muy similar para todas las localidades (Figura 10) pero, en *T. albacares* se observa que en el haplotipo más abundante (*Ta* 1) la representación de la región del Golfo de México es muy baja (1.6%) con respecto al resto de las localidades (Figura 12). Esto puede indicar que ese haplotipo se ha fijado de manera diferencial en las poblaciones del Pacífico con respecto a las del Atlántico debido probablemente a la interrupción del flujo genético entre estas regiones lo cual es coincidente con las diferencias detectadas en las comparaciones entre pares de localidades.

La reconstrucción de las filogenias con el algoritmo *Neighbor-Joining* (Figuras 11 y 13) tampoco mostraron un claro arreglo de los haplotipos de acuerdo a la ubicación espacial de las localidades analizadas en ambas especies proporcionando una evidencia más de la falta de niveles significativos de diferenciación genética.

En los árboles se observa que la mayoría de los haplotipos están organizados en una politomía por lo que se considera que no están completamente definidos. Esta falta de resolución se relaciona con un nivel de diferencias que es mínimo o nulo, lo que es congruente con los

resultados obtenidos al explorar la diferenciación genética de las distintas localidades para ambas especies.

Los resultados obtenidos acerca del tiempo en el pasado en que ocurrió la expansión espacial, así como el tiempo de separación de los haplotipos observados en los árboles linearizados sustentan la hipótesis de que es posible que el tiempo desde la expansión poblacional de ambas especies en la zona de estudio no sea suficiente para que se pueda establecer su filogenia. Lo anterior con base en el hecho de que en estudios previos de *C. hippurus* el único patrón de diferenciación que se ha visto reflejado en las filogenias de haplotipos ha sido el del Mediterráneo que para el caso del gen NADH 1 se ha calculado un tiempo de divergencia de al menos 340,000 años; mientras que en el caso particular del citocromo *b* el tiempo estimado es de 490,000 años. Al observar los resultados obtenidos, el tiempo aproximado en el que se encuentran la separación de los haplotipos en ambas especies no supera los 300,000 años, en los más antiguos.

8.5. Comparación entre la filogeografía de *C. hippurus* y la de *T. albacares*

En ninguna de las dos especies analizadas en el presente estudio se encontró un patrón filogeográfico definido. No existe una señal de diferenciación clara que haga suponer que existe una distribución no aleatoria de los haplotipos, lo cual derivó en una filogenia no definida. Estos resultados son atribuibles a las características biológicas que comparten ambas especies. Tienen adaptaciones morfológicas y fisiológicas similares que les confieren una alta capacidad migratoria en el estado adulto, así como características durante su estado larvario que pueden facilitar la dispersión pasiva por corrientes oceánicas. De igual manera el no tener zonas de

desove definidas y que el desove se haga en aguas abiertas genera una distribución continua de larvas en el Pacífico, lo que da lugar a una mayor conectividad genética en esta cuenca oceánica. Adicionalmente comparten características reproductivas tales como desove constante a lo largo del año con picos estacionales en donde se produce una gran cantidad huevos en intervalos menores a tres días, lo que genera grandes tamaños poblacionales que pueden limitar el efecto de la deriva génica y la diferenciación genética poblacional.

En ambas especies se encontró evidencia de que las poblaciones del Pacífico se encuentran en una expansión que ha tenido lugar después de las reducciones poblacionales ocurridas en distintos periodos glaciares del Pleistoceno Tardío. No obstante que los eventos evolutivos analizados para las dos especies son coincidentes en tiempo, los resultados indican que sus poblaciones no se han comportado de la misma manera desde entonces. En el caso de *T. albacares* encontramos que todas las localidades analizadas en el océano Pacífico presentan desviaciones de la neutralidad, lo que es consistente con el ajuste a una distribución *mismatch* unimodal y con los valores elevados de diversidad haplotípica en contraste con los bajos valores de diversidad nucleotídica, características que son indicativas de expansiones poblacionales. Por otro lado, si bien para *C. hippurus* todas las localidades analizadas en el Pacífico también presentaron valores significativos de desviación de la neutralidad, la localidad Oc07 y la población total no se ajustaron a una distribución *mismatch* unimodal y las localidades de Pe06, Hw04, CSL06, BM08 y Jp05 mostraron distribuciones con tendencia bimodal. Esto nos habla de que para esta especie existen distintos procesos evolutivos que se pueden atribuir a que la población comienza a estabilizarse tras el evento de expansión, o bien a que ha existido contacto secundario entre diferentes poblaciones ya sea por la expansión en el espacio o por flujo genético entre localidades distantes.

Otro aspecto relevante que difiere entre los resultados es que para *C. hippurus* se encontraron diferencias genéticas entre pares de localidades del Pacífico (Jp05 y Pe06; Jp05 y Gy03; y Hw04 y Ec06) que contrasta con el hecho de que en *T. albacares* ninguna de las diferencias encontradas involucraron a las comparaciones entre pares de localidades muestreadas en este océano. Esto puede deberse a posibles diferencias en sus tamaños efectivos poblacionales, si bien en el presente estudio las estimaciones de estos parámetros se encontraron en un orden de magnitud similar para ambas especies (Tablas 10 y 12) las estimaciones de la abundancia de los recursos pequeros basadas en la producción y el tamaño medio de captura (en peso) varían notablemente entre *C. hippurus* y *T. albacares*. En el caso del atún aleta amarilla se calculó una captura anual de 130 millones de individuos para el año 2012 (FAO, 2012), mientras que para el dorado fue de 11 millones de individuos. La disponibilidad del recurso puede ser un indicativo del tamaño de las poblaciones (Ely *et al.*, 2005) por lo que en este caso es evidente que el tamaño de la población de *T. albacares* es un orden mayor que el de *C. hippurus* lo que, como ya se discutió anteriormente, puede disminuir la señal de diferenciación de la población.

Por otro lado, resulta interesante la similitud encontrada en la localidad Tx05 en ambas especies que en ambos casos mostró diferencias con algunas localidades del Pacífico (con la localidad Ox05 y Hw08 en el caso del atún y con la localidad Gy03 en el caso del dorado), una distribución *mismatch* bimodal y, particularmente para el caso de *T. albacares*, no se encontró evidencia de una desviación de la neutralidad para esta localidad. Un estudio filogeográfico que abarque más localidades del Atlántico sería necesario para explorar una posible diferenciación entre estos océanos que sea detectable con el citocromo *b* como marcador molecular.

8.6. Valoración del uso del gen del citocromo *b* en estudios de filogeografía

El presente estudio representa una aportación en la exploración de los aspectos de la filogeografía de las especies analizadas. Pese a que mediante el uso del citocromo *b* como marcador molecular no se detectaron niveles significativos de estructuración genética en el océano Pacífico encontrados con otros marcadores moleculares como microsatélites en *C. hippurus* (Bayona-Vásquez, 2010) y en *T. albacares* (Díaz-Jaimes y Uribe Alcocer, 2006; Morales Villegas, 2009) este marcador permitió dilucidar la historia evolutiva de ambas especies y detectar indicios de diferenciación en la población de *C. hippurus*. Dado que los microsatélites son marcadores nucleares que tienen la ventaja de ser altamente polimórficos y una elevada tasa de mutación pueden presentar un poder de discriminación más alto que el obtenido al analizar el mtDNA y resultar más adecuados para identificar procesos contemporáneos de diferenciación genética (Jarne y Lagoda, 1996). Sin embargo, las características del mtDNA como su herencia materna y que en general sólo existe un haplotipo mitocondrial para cada individuo, lo hacen más adecuado para inferir procesos históricos de las poblaciones (Avise *et al.*, 1987; Avise, 2000, 2008). Las afirmaciones anteriores destacan la importancia de utilizar diferentes tipos de marcadores como una estrategia para dilucidar la distribución de las variantes genéticas en las poblaciones marinas (Waples, 1998).

Para el caso de *C. hippurus* se encontró evidencia de que las poblaciones comienzan estabilizarse tras un evento de expansión, así como indicios de diferenciación a tal grado de poder detectarlo a nivel de mtDNA y con el citocromo *b* en particular. Debido a que la tasa de mutación del mtDNA es diferencial en las distintas regiones que lo componen es probable que otros marcadores moleculares con mayor tasa evolutiva tengan una mejor resolución para

esclarecer la evolución de ambas especies. En otros peces marinos de amplia distribución, tamaños poblacionales grandes y alta capacidad de dispersión se ha logrado resolver la historia evolutiva de sus linajes genéticos, incluso en áreas de muestreo más reducidas, empleando otros marcadores con una tasa de mutación elevada como la región control del mtDNA (e.g. Domínguez, 2010).

Considerando que en teleósteos el gen del citocromo *b* tiene una tasa de evolución de 1.5 % por millón de años y la de la región control es de 3.6% es factible que este último sea más adecuado para confirmar las sospechas de diferenciación y estabilidad poblacional encontradas en esta investigación.

Por otro lado, se debe tomar en consideración que el esfuerzo de muestreo también es un factor fundamental para poder definir la filogeografía de una especie (Waples, 1998). Esto se pone en evidencia al comparar los resultados obtenidos en un estudio previo (Sánchez-Izquierdo, 2009) y el actual donde el uso del mismo marcador molecular pero, con un incremento sustancial en el muestreo permitió revelar una tendencia diferente en el comportamiento de la población total de *C. hippurus*.

IX. CONCLUSIONES

El análisis de las secuencias del gen del citocromo *b* mostró que las dos especies analizadas presentan similitud en los valores de variabilidad genética. No se encontraron niveles significativos de estructuración genética relacionados con la regiones biogeográficas del océano Pacífico ni en la escala latitudinal y longitudinal para las poblaciones de *C. hippurus* y de *T. albacares*. La detección de homogeneidad genética puede deberse a la capacidad de dispersión

ocasionada por el patrón de corrientes superficiales, o bien, a que sus grandes tamaños poblacionales disminuyen la acción de la deriva génica.

Se encontraron algunas señales de diferenciación en el océano Pacífico en la población de *C. hippurus* mediante las comparaciones entre pares de localidades que revelaron diferencias significativas entre Japón con respecto a Perú y Guaymas, Méx. y entre Ecuador y Hawái atribuibles a la distancia geográfica entre estos pares de localidades y a la presencia de barreras geográficas. En el Pacífico no fue posible detectar ninguna señal de diferenciación en la población de *T. albacares* debido, probablemente, a que sus poblaciones son de mayor tamaño que las de *C. hippurus*.

Los parámetros de demografía histórica evidenciaron un evento de expansión poblacional en el océano Pacífico que, en ambas especies, es coincidente con los periodos glaciales-interglaciares del Pleistoceno tardío. La localidad conformada por muestras oceánicas de la zona económica exclusiva de México presentó un desajuste al modelo de expansión poblacional y se encontraron indicios de estabilidad poblacional para las localidades de Perú, Hawái, Japón y en las localidades del Pacífico mexicano Cabo San Lucas y Bahía Magdalena. Este tipo de evidencia no se encontró en ninguna de las localidades de Pacífico para *T. albacares* lo cual es un indicativo de que diferentes procesos evolutivos han tenido lugar entre ambas especies.

Las reconstrucciones filogenéticas mostraron una distribución aleatoria de los haplotipos por lo que no es posible esclarecer un patrón filogeográfico en ninguna de las dos especies analizadas.

Se recomienda extender esta investigación con un mayor número de muestras y marcadores moleculares, particularmente mitocondriales, para corroborar la expansión

poblacional de *T. albacares* y ahondar en la posible estabilidad y los indicios de divergencia poblacional de *C. hippurus* en la cuenca del Pacífico.

X. REFERENCIAS

Alvarado-Bremer, J., B. Stéquert, N.W. Robertson y B. Ely. 1998. Genetic evidence for inter-oceanic subdivision of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) populations. *Marine Biology*. 132(4): 547-557.

Appleyard, S.A., P.M. Grewe, B.H. Innes y R.D. Ward. 2001. Population structure of yellowfin tuna (*Thunnus albacores*) inferred from microsatellites loci. *Mar. Biol.* 139: 383-393.

Arbogast, B.S. y G.J. Kenagy. 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography*. 28:819-825.

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

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

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

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

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

Avise, J.C. 2008. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*. 36: 3-15.

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

Bannister J.V., W.H. Bannister, P. Ascenzi, A. Focesi y M. Brunori. 1976. Oxygen and carbon monoxide binding to myoglobin from the dolphinfish *Coryphaena hippurus* L. *FEBS (Fed. Eur. Biochem. Soc.) Lett.* 65:361-364.

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

- Bay, L.K., R.H. Crozier y M.J. Caley. 2006. The relationship between population genetic structure and the pelagic larval duration in coral reef fishes on the Great Barrier Reef. *Mar. Biol.* 149: 1247-1256.
- Bay, L., Caley, J., and Crozier, R. 2008. Meta-population structure in a coral reef fish demonstrated by genetic data on patterns of migration, extinction and re-colonisation. *BMC Evolutionary Biology* 8:248
- Bayona Vásquez, N.J. 2011. Caracterización genética del pez Dorado *Coryphaena hippurus* en el Océano Pacífico mediante marcadores microsatelitales. Tesis de Maestría. UNAM.
- Beardsley, G. 1967. Age, growth and reproduction of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the Straits of Florida. *Copeia*. 2: 441-451.
- Begg, G., K. Friedland y J. Pearce. 1999. Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: an overview. *Fisheries Research* 43:1-8
- Bellwood, D.R. 1996. The Eocene fishes of Monte Bolca: the earliest coral reef fish assemblage. *Coral Reefs* 15:11-19.
- Beltrán, P.R. 1995. Análisis sobre las capturas de dorado en Mazatlán, Sinaloa. Informe técnico. Int. Nac. Pesca, CRIP-Mazatlán, Sinaloa, 14p.
- Bernal, G., P. Ripa y J.C. Herguera. 2001. Variabilidad oceanográfica y climática en el Bajo Golfo de California, México. *Ciencias Marinas* 27(4): 595-617.
- Bernatchez, L., J.J. Dodson y S. Boivin. 1989. Population bottlenecks: influence on mitochondrial DNA diversity and its effect in coregonine stock discrimination. *J. Fish Biol.* 35: 233–244.
- Bernatchez, L. y C.C. Wilson. 1998. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes. *Mol. Ecol.* 7:431-452.
- Bohelert, G.W. y B.C. Mundy. 1994. Vertical and onshore-offshore distributional patterns of tuna larvae in relation to physical habitat features. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 107: 1-13.
- Bowen, B.W. y W.S. Grant. 1997. Phylogeography of the sardines (*Sardinops* spp.): Assessing biogeographic models and population histories in temperate upwelling zones. *Evolution* 51(5): 1601–1610.
- Bowen, B.W., A.L. Bass, L.A. Rocha, W.S Grant y D.R. Robertson. 2001. Phylogeography of the trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evolution* 55 (5): 1029-1039.
- Bowen, B.W., A. L. Bass, A. Muss, J. Carlin y D. R. Robertson. 2006. Phylogeography of two Atlantic squirrelfishes (Family Holocentridae): exploring links between pelagic larval duration and population connectivity. *Marine Biology*. 149: 899-913.
- Brill, R.W. 1996. Selective advantages conferred by the high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphin fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 113(1): 3–15.

- Brill, R.W., B.A. Block, C.H. Boggs, K.A. Bigelow, E. V. Freund y D.J. Marcinek. 1999. Horizontal movements and depth distributions of large adult yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) near the Hawaiian Islands, recorded using ultrasonic telemetry: implications for the physiological ecology of pelagic fishes. *Marine Biology* 133: 395-408.
- Briggs, J.C. 1995. *Global Biogeography*. Elsevier. Amsterdam
- Briggs, J.C. 1999. Coincident Biogeographic Patterns: Indo-West Pacific Ocean. *Evolution* 53(2) 326-335.
- Brown, W.M., M. George Jr, y A.C. Wilson. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 76: 1967-1971.
- Brown, W.M. 1985. The mitochondrial genome of animals. En: R.J. MacIntyre (ed.). *Molecular evolutionary genetics*. Plenum, EUA. pp. 95-130.
- Cano, J.M., T. Shikano, A. Kuparinen y J. Merilä. 2008. Genetic differentiation, effective population size and gene flow in marine fishes: implications for stock management. *JIFS*. 5: 1-10.
- Carey, F.G. y R.J. Olson. 1982. Sonic tracking experiments with tunas. *Int. Comm. Cons. Atlantic Tunas Collect. Sci. Papers*.
- Carlsson, J., J.R. McDowell, P. Díaz-Jaimes, J.E.L. Carlsson, S.B. Boles, J.R. Gold y J.E. Graves. 2004. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) population structure in the Mediterranean Sea. *Molecular Ecology* 13: 3345-3356.
- Carvalho, G.R y L. Hauser. 1994. Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 4: 326-350.
- Choat, H. 2006. Phylogeography and reef fishes: bringing ecology back into the argument. *J. Biogeogr.* 33: 967-968.
- Cho-Chen Wu, G., C. Hsin-Chieh, C. Kuo-Shu, H. Chien-Chung y Y. Hsi-Yuan. 2009. Population structure of albacore (*Thunnus alalunga*) in the Northwestern Pacific Ocean inferred from mitochondrial DNA. *Fisheries Research*. 95: 125-131.
- Chow, S., Ushiyama, H., 1995. Global population structure of albacore (*Thunnus alalunga*) inferred by RFLP analysis of the mitochondrial ATPase gene. *Mar. Biol.* 123: 39-45.
- Cimmaruta, R., M. Iaconelli, G. Nascetti y L. Bullini. 1998. Genetic diversity in Mediterranean large pelagic fish populations. *Biol. Mar. Mediterr.* 5(3): 300-310.
- Cochrane, K.L. 2000. Reconciling sustainability, economic efficiency and equity in fisheries: the one that got away? *Fish and Fisheries* 1: 3-21.
- Cochrane, K.L. 2002. A fishery manager's guide book. FAO Fisheries Technical Papers-T424: 231p.

Colborn, J., R.E. Crabtree, J.B. Shaklee, E. Pfeiler y B.W. Bowen. 2001. The evolutionary enigma of bonefishes (*Albula* spp.): cryptic species and ancient separations in a globally distributed shorefish. *Evolution* 55: 807–820.

Collette, B.B. y C.E. Nauen. 1983. FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. FAO Fish. Synop. 125, Vol. 2: 137 pp.

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

Collin, R. 2003. Phylogenetic relationships among calyptraeid gastropods and their implications for the biogeography of marine speciation. *Syst. Biol.* 52: 618–640

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

CONAPESCA. 2006. Anuario estadístico de acuicultura y pesca.

Cruz Bastida, J.A. 2009. Estructura genética y filogeografía de las poblaciones del dorado *Coryphaena hippurus* en el Atlántico. Tesis de Maestría. UNAM.

Dana, T.F. 1975. Development of contemporary Eastern Pacific coral reefs. *Mar. Biol.* 33: 355-374.

DeWoody, J.A. y J.C. Avise. 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals. *J. Fish Biol.* 56: 461-473.

Díaz-Jaimes, P. y M. Uribe-Alcocer. 2003. Allozyme and RAPD variation in the Eastern Pacific yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Fish Bull.* 101: 769-777.

Díaz-Jaimes, P. y M. Uribe-Alcocer. 2006. Spatial differentiation in the eastern Pacific yellowfin tuna revealed by microsatellite variation. *Fisheries Science.* 72: 590-596.

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

Díaz-Jaimes, P., M. Uribe-Alcocer, A. Rocha-Olivares, F. García de León, P. Nortmoon y J.D. Durand. 2010. Global phylogeography of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*): The influence of large effective population size and recent dispersal on divergence of marine pelagic cosmopolitan species. *Mol. Phylogenetics and Evolution.* 57 (3): 1209-1218.

Domínguez-López, M., M. Uribe-Alcocer y P. Díaz-Jaimes. 2010. Phylogeography and historical demography of the Pacific Sierra mackerel (*Scomberomorus sierra*) in the Eastern Pacific. *BMC Genetics.* 11 (34): 1-12.

Dupanloup, I., S. Schneider y L. Excoffier. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Mol. Ecol.*, 11: 2571-2581.

Dyke, A.S. y V.K. Prest. 1987. Late Wisconsinian and Holocene history of the Laurentide Ice Sheet. *Geographie Physique et Quaternaire*. 41: 237-263.

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

Estrella, C. y G. Swartzman. 2008. The Peruvian artisanal fishery: Changes in patterns and distribution over time. *Fish. Res.*

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

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

FAO. 2000. Tuna and tuna like species group. En: www.fao.org/fishery/topic/16082/en

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

FAO. 2009. Fishery Statistical Collections. Global Tuna Catches by Stock. En: www.fao.org/fishery/statistics/tuna-catches/en.

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

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

Fiedler, C.P. 1992. Seasonal climatologies and variability of Eastern Tropical Pacific surface waters. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv. Tech. Report*. 109: 1-65.

Fink, B.D. y W.H. Bayliff. 1970. Migrations of yellowfin tuna and skipjack tuna in the eastern Pacific Oceans as determined by tagging experiments, 1952-64. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* 15: 1-277.

Finnerty, J.R y B.A. Block. 1995.. Evolution of cytochrome b in the *Scombroidei* (Teleostei): molecular insights into billfish (*Istiophoridae* and *Xiphiidae*) relationships. *Fish. Bull.* 93: 78-96.

Firing, E. y R. Lukas. 1983. El Niño at the equator and 159° W. *Tropical Ocean-atmosphere Newsletter*. 21: 9-11.

Furukawa, S., R. Kawabe, K. Fujioka, G.N. Nishihara, Y. Tsuda, T. Aoshima, H. Kanehara, H. Nakata. Vertical movement of dolphinfish *Coryphaena hippurus* as recorded by acceleration data-loggers in the northern East China Sea. *Environmental Biology of Fishes* 92: 89-99

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

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

Graves, J.E., 1998. Molecular insights into the population structures of cosmopolitan marine fishes. *The Journal of Heredity.* 89(5): 427-437.

Grigg, R. W. y R. Hey. 1992. Paleooceanography of the tropical eastern Pacific Ocean. *Science.* 255: 172-178.

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

Halpern, B.S., K.A. Selkoe, C.V. Kappel, F. Micheli, C. D'Agrosa, J.F. Bruno, K.S. Casey, C. Ebert, H.E. Fox, R. Fujita, D. Heinemann, H.S. Lenihan, E.M.P. Madin, M.T. Perry, E.R. Selig, M. Spalding, R. Steneck y R. Watson. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science.* 319: 948-952.

Hampton, J. y J. Gunn. 1998. Exploitation and movements of yellowfin tuna (*Thunnus albacores*) and bigeye tuna (*Thunnus obesus*) tagged in the north-western Coral Sea. *Marine and Freshwater Research.* 49 (6): 475-489.

Harding, R. M. 1996. New phylogenies: an introductory look at the coalescent. En: P.H. Harey, A.J. Leigh Brown, J. Maynard Smith y S. Nee (Eds.). *New uses for new phylogenies.* Oxford University Press. E.U.A. pp 15-22.

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

Hartl, D. L., and Clark, A.G. 1997. *Principles of population genetics.* Editorial Sinauer Associates Publishers.

Hastings, P.A. 2000. Biogeography of the Tropical Eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society,* 128: 319-335.

Hauser, L., G.J. Adock, P.J. Smith, J.H. Bernal-Ramírez y G.R. Carvalho. 2002. Loss of microsatellite diversity and low effective population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 99: 11742-11747.

Hedrick, P.W. 2000. *Genetics of populations.* Jones & Barlett Publishers. E.U.A.

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

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

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

Hsin-Chieh, C., H. Chien-Chung, L. Hung-Du, M. Gwo Chin, C. Tzen-Yuh y Y. Hsi-Yuan. 2006. Population structure of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the South China Sea, Philippine Sea and western Pacific Ocean inferred from mitochondrial DNA. *Fisheries Research*. 79: 219-216.

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

Hunter, J.R., A.W. Argue, W.H. Bayliff, A.E. Dizon, A. Fonteneau, D. Goodman y G.R. Seckel. 1986. The dynamics of tuna movements: an evaluation of past and future research. FAO *Fisheries Technical Paper*. 277. New York.

Hutchings J.A. y J.D. Reynolds. 2004. Marine fish population collapses: consequences for recovery and extinction risk. *BioScience*. 54: 297–309.

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

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

Jarne, P. y P. Lagoda. 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *TREE*. 11:424-429.

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

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

Kenchington, E., M. Heino y E.E. Nielsen. 2003. Managing marine genetic diversity: time for action? *ICES J. Mar. Sci.* 60:1172-1176.

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

Klimley, A. P., S.J. Jorgensen, A. Muhlia-Melo y S.C. Beavers. 2003. The occurrence of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at Espiritu Santo Seamount in the Gulf of California. *Fish. Bull.* 101: 684-692.

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

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

Kojima, S. 1996. Studies on fishing conditions of the dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the western regions of the Sea of Japan- XII. The size of a dolphin school. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 32 (8): 652-654.

Laevatus, T. y Rosa, H. 1963. Distribution and relative abundance of tunas in relation to their environment. *FAO Fish. Rep.* 6(3): 183.

Laird, P.W., A. Zijdervel, K. Linders, M.A. Rudnicki, R. Jaenisch y A. Berns. 1991. Simplified mammalian DNA isolation procedure. *Nucl. Ac. Res.* 19: 4293.

Lanteri, A. y V. Confalonieri. 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos. En: Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía: 185-194. (J.J. Morrone y J. Llorente, Eds.) CONABIO, México.

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

Lavín, M.F., J.A. Fielder, J.A. Amador, L.T. Ballance, J. Färber-Lorda y A.M. Mestas-Núñez. 2006. A review of Eastern tropical Pacific Oceanography: Summary. *Progress in Oceanography.* 69: 391-398.

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

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

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

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

Leis, J.M. 1984. Larval fish dispersal and the East Pacific Barrier. *Oceanogr. Trop.* 19: 181-192.

Leis, J.M., T. Trnski, M. Harmelin-Vivien, J.P. Renon, V. Dufour, M.K. El Moundi y R. Galzin. 1991. High concentrations of tuna larvae (*Pisces: Scombridae*) in near-reef waters of French Polynesia (Society and Taumotu islands). *Bull. Mar. Sci.* 48 (1): 150-158.

- Lessios, H. A., B.D. Kessing y J.S. Pearse. 2001. Population structure and speciation in tropical seas: global phylogeography of the sea urchin *Diadema*. *Evolution* 55: 955–975.
- Lessios, H.A. y D.R. Robertson. 2010. Crossing the impassable: genetic connections in 20 reef fishes across the eastern Pacific Barrier. *Proc. R. Soc. B.* 273: 2201-2208.
- Lessios, H. A., B.D. Kessing y D.R. Robertson. 1998. Massive gene flow across the World's most potent marine biogeographic barrier. *Proc. R. Soc. B.* 265: 583–588.
- Lewis, A.D. 1992. Stock structure of Pacific yellowfin –a review. W. Pacific Yellowfin tuna Res. Group Work-shop, Hawai. 7: 13p.
- Libes, S.M. 2006. *An introduction to Marine Biochemistry*. John Wiley & Sons, Inc. E.U.A. 733 p.
- Liebers, D., A. J. Helbig & P. de Knijff. 2001. Genetic differentiation and phylogeography of gulls in the *Larus cachinnans-fuscus* group (Aves: Charadriiformes). *Molecular Ecology* 10: 2447–2462.
- Lourie, S.A. y A.C.J. Vincent. 2004. Using biogeography to help set priorities in marine conservation. *Conservation Biology*. 18: 1004-1020.
- Luzier, C.W., R.R. Jr. Wilson. 2004. Analysis of mtDNA haplotypes of kelp bass tests for sibling-dominated recruitment near marine protected areas of the California Channel Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 277: 221–230.
- Madrid, J.V. y R. Beltrán-Pimienta. 2001. Longitud y sexo del dorado *Coryphaena hippurus* (Perciformes: Coryphaenidae), del litoral de Sinaloa, Nayarit y Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop.* 49(3-4): 931-938.
- Mahon, R. Y H.A. Oxenford. 1999. Precautionary assessment and management of dolphinfish in the Caribbean. *Sci. Mar.* 63: 429–438.
- Majkowski, J. 2007. Global fishery resources of tuna and tuna-like species. *FAO Fisheries Technical Paper*. 483 p. 54. Roma.
- Martin, A.P. y S.R. Palumbi. 1993. Protein evolution in different cellular environments: Cytochrome *b* in sharks and Mammals. *Molecular and Biological Evolution* 10(4): 873-891.
- Martínez, M. 2007. Reconstrucción de la historia de cambio de los caracteres. En: *Ecología Molecular*. 441-495 (E. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre, Compiladores). SEMARNAT, INE, UNAM, CONABIO, México.
- Massutí, E. y B. Morales-Nin. 1995. Seasonality and reproduction of dolphin-fish (*Coryphaena hippurus*) in the western Mediterranean. *Sci. Mar.* 59(3–4): 357–364.
- Massutí, E., B. Morales-Nin y J. Moranta. 1999. Otolith microstructure, age, and growth patterns of dolphin, *Coryphaena hippurus*, in the western Mediterranean. *Fish. Bull.* 97(4): 891–899.

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

Merten, W., R. Appeldoorn y D. Hammond. 2014. Movements of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) along the U.S. east coast determined through mark and recapture data. *Fisheries Research*. 151: 114-121.

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

Morales-Villegas, Hernán. Estructura genética del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) en el Océano Pacífico oriental, obtenida mediante microsatélites. Tesis de licenciatura en Biología. UNAM.

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

Moritz, C. 1994. Defining “evolutionarily significant units” for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 9: 373-375.

Moritz, C. 2002. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic Biology*. 51: 238-254.

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

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

Nel, S. 1995. Commercialization of mahi mahi. *Australasia Aquaculture.*, 9(6): 51- 53.

NOAA. 2014. <http://oscar.noaa.gov>

Norris, R. 2000. Pelagic Species diversity, biogeography, and evolution. *Paleobiology.*, 26(4): 236-258.

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

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

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

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

Palumbi, S.R. 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the designs of marine reserves. *Ecol. Appl.* 13: 146-158.

Peralta, M. 2006. Aspectos biológicos y pesqueros del recurso dorado (*Coryphaena hippurus*) en aguas ecuatorianas. Instituto Nacional de Pesca. Investigación de los recursos bioacuáticos y su ambiente. p. 1-26.

Pisias, N.G. y A.C. Mix. 1997. Spatial and Temporal Oceanographic Variability of the Eastern Equatorial Pacific During the Late Pleistocene: Evidence from Radiolaria Microfossil. *Paleoceanography*. 12:381-393.

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

Planes, S. y C. Fauvelot. 2007. Isolation by distance and vicariance drive genetic structure of coral reef fish in the Pacific ocean. *Evolution* 56(2): 378-399.

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

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

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

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

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

Reid, J.L. 1997. On the total geostrophic circulation of the Pacific Ocean: flow patterns, tracers, and transports. *Prog. Océanog.* 39: 263-352

Richmond, R.H. 1990. The effects of the El Niño/Southern oscillation on the dispersal of corals and other marine organisms. *Global ecological consequences of the 1982-83 El niño-Southern oscilation*, 127-140. Elsevier, Amsterdam.

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

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

- Robertson, D.R., J.S. Grove y J.E. McCosker. 2004. Tropical transpacific shore fishes. *Pac. Sci.* 58: 507-565.
- Rocha, L.A., A.L. Bass, D.R. Robertson y B.W. Bowen. 2002. Adult habitat preferences, larval dispersal, and the comparative phylogeography of three Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae). *Molecular Ecology* 11: 243-252.
- Rocha, L.A., D.R. Robertson, J. Roman y B.W. Bowen. 2005. Ecological speciation in tropical reef fishes. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 272: 573-579.
- Rocha-Olivares, A., R.H. Rosenblatt y R.D. Vetter. 1999. Molecular evolution, systematics, and zoogeography of the rockfish subgenus *Sebastomus* (*Sebastes*, Scorpaenidae) based on mitochondrial cytochrome *b* and control region sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 11(3): 441-458.
- Rocha-Olivares, A. y J. R. Sandoval-Castillo. 2003. Diversidad mitocondrial y estructura genética en poblaciones alopátricas del huachinango del Pacífico *Lutjans peru*. *Ciencias Marinas.* 29 (2): 197-209.
- Rocha-Olivares, A., M. Bobadilla-Jiménez, S. Ortega-García., N. Saavedra-Sotelo y J.R. Sandoval-Castillo. 2006. Variabilidad mitocondrial del dorado *Coryphaena hippurus* en poblaciones del Pacífico. *Ciencias Marinas* 32(3): 569-578.
- Rogers, A.R. y H. Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol. Biol. Evol.* 9: 552-569.
- Rogers, A. 1995. Genetic evidence for a Pleistocene population explosion. *Evolution* 49: 608-615.
- Rose, C.D. y W.W. Hassler. 1968. Age and growth of the dolphin *Coryphaena hippurus* (Linnaeus), in North Carolina waters. *Trans. Am. Fish. Soc.* 97, 271-276. Rozas, J., J.C
- Rosel, P. E. y B. A. Block. 1996. Mitochondrial control region variability and global population structure in the swordfish, *Xiphias gladius*. *Marine Biology.* 125:11-22.
- Rozas, J., J.C Sánchez-Delbarrio, X. Messeguer y R. Rozas. 2003. DnaSP: DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics.* 19(18): 2496-2497.
- Ryder, O.A. 1986. Species conservation and systematic: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution.* 1: 9-10.
- Saitou, N. y M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4(4): 406-425.
- Sánchez-Izquierdo, Etna. Filogeografía del pez dorado (*Coryphaena hippurus*) en el Pacífico por medio de secuencias del citocromo *b* del ADN mitocondrial. Tesis de Licenciatura. UNAM.
- Sánchez Reyes, Norma Alejandra. 2008. Distribución de las larvas de Dorado *Coryphaena hippurus* y *Coryphaena equiselis* en el Pacífico Oriental Mexicano. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias - CICIMAR- IPN.

- Scoles, D.R. y J.E. Graves. 1993. Genetic analysis of the population structure of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from the Pacific Ocean. *Fish Bull.* 91: 690-698.
- Sakamoto, R. y S. Kojima. 1999. Review of dolphinfish biological and fishing data in Japanese waters. *Sci. Mar.* 63 (3-4): 375-385.
- Slatkin, M. y R.R. Hudson. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial-DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129(2): 555-562.
- Santa Brígida, E.L., D.B. Cunha, P.S. Rego., I. Sampaio, H. Schneider y M. Vallinoto. 2007. Population analysis of *Scomberomorus cavalla* (Cuvier, 1829) (Perciformes, Scombridae) from Northern and Northeastern coast of Brazil. *Braz. J. Biol.* 67 (4): 919-924.
- Spalding, M.D., H. E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M. Finlayson, B. S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S. A. Louri, K. D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C. A. Recchia, J. Robertson. 2007. Marine ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience.* 57 (7): 573-583.
- Schaefer, K.M., B. Milner B. y C.J. Orange. 1956. Studies of the sexual development and spawning of yellowfin tuna, *Neothunnus macropterus*, and skipjack, *Katsuwonus pelamis*, in three areas of the Eastern Pacific Ocean, by examination of gonads. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin.* 1(6): 281-349.
- Schaefer, K.M. 1991. Geographic variation in morphometric characters and grill raker counts of yellowfin tuna, *Thunnus albacores*, from the Pacific Ocean. *U.S. Nat. Fish. Serv., Fish Bull.* 82(2): 289-297.
- Schaefer, K.M. 1998. Reproductive biology of yellowfin tuna (*Thunnus albacores*) in the Eastern Pacific Ocean. *Interamerican tropical tuna commission Bulletin.* 21 (5): 205-272.
- Schaefer, K.M., D.W. Fuller y B.A. Block. 2007. Movements, behavior, and habitat utilization of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the northeastern Pacific Ocean, ascertained through archival tag data. *Mar. Biol.* 152: 503-525.
- Schaefer, K.M., D.W. Fuller y B.A. Block. 2011. Movements, behavior, and habitat utilization of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the Pacific Ocean off Baja California, Mexico, determined from archival tag data analyses, including unscented Kalman filtering. *Fisheries Research.* 112: 22-37.
- Schneider, S., J.M. Kueffer, D. Roessli, y L. Excoffier. 1997. Arlequin ver 3.1: a software for population genetic data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- Seijo, J.C., O. Defeo y S. Salas. 1998. Fisheries bioeconomics: theory, modeling and management. FAO Fish. Tech. Pap. 368. Roma.
- Sharp, G.D. 1978. *Thunnus albacares*. p. 397-449. En: G.D. Sharp y A.E. Dizon (Eds.). *The physiological ecology of tunas*. E.U.A.

- Shcherbachev, Y.N. 1973. The biology and distribution of the dolphins (Pisces Coryphaenidae). *J. Ichthyol.* 13: 182-191.
- Shields, G.F. y J.R. Gust. 1995. Lack of geographic structure in mitochondrial DNA sequences of Bering Sea walleye Pollock. *Theragra chalcogramma. Mol. Mar. Biol. Biotech.* 4: 69-82.
- Schneider, S., J.M. Kueffer, D. Roessli, y L. Excoffier. 1997. Arlequin ver 3.1: a software for population genetic data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- Slatkin, M. y R.R. Hudson. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial-DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129(2): 555-562.
- Smith, P.J. 1996. La diversidad genética de los recursos pesqueros marinos: posibles repercusiones en la pesca. *FAO, Documento Técnico de Pesca. No. 344.* Roma. 59 p.
- Smith-Kenue, C. y M.J.H. van Oppen. 2006. Genetic structure of a reef-building coral from thermally distinct environments on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs.* 25: 493-502.
- Stanley, S.M. 1984. Temperature and biotic crises in the marine realm. *Geology.* 12(4): 205-208.
- Strecker, U., V.H. Faúndez y H. Wilkens. 2004. Phylogeography of surface and cave *Astyanax* (Teleostei) from Central and North America based on cytochrome *b* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33(2): 469-481.
- Susuki, Z., P.K. Tomilson y M. Honma, 1978. Population structure of Pacific yellowfin tuna. *Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm.* 17: 273-441.
- Talley, L.D., G.L. Pickard, W.J. Emery y J.H. Swift. 2011. *Descriptive Physical Oceanography.* Academic Press. E.U.A. pp 545.
- Tajima, F. 1983. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123(3): 585-595.
- Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei y S. Kumar. 2011. MEGA 5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution.* doi: 10.1093/molbev/msr121.
- Tamura, K. y M. Nei. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution.* 10: 512-526.
- Templeton A.R., K.A. Crandall, C.F. Sing. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics.* 132: 619-633.
- Thompson, J.D., T.J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin y D.G. Higgins. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research.* 25: 4876-4882.

- Torres-Rojas, Y.E, A. Hernández-Herrera, S. Ortega-García y M.F. Soto Jiménez. 2014. Feeding Habits Variability and Trophic Position of Dolphinfish in Waters South of the Baja California Peninsula, Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society*. 143: 528-442.
- Tripp-Valdéz, M.A., F.J. García de León, S. Ortega-García, D. Lluch-Cota, J. López-Martínez y P. Cruz. 2010. Population genetic structure of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the Gulf of California, using microsatellite loci. *Fish. Res.* 105 (3): 172-177.
- Vázquez-Domínguez, E. 2007. Filogeografía y vertebrados. En: *Ecología Molecular*. 441-495 (E. Eguiarte, V. Souza y X. Aguirre, Compiladores). SEMARNAT, INE, UNAM, CONABIO, México.
- Vázquez-Domínguez, E., S. Castañeda-Rico, T. Garrido-Garduño y T. A. Gutiérrez-García. 2009. Avances metodológicos para el estudio conjunto de la información genética, genealógica y geográfica en análisis evolutivos y de distribución. *Revista Chilena de Historia Natural*. 82: 277-297.
- Víctor, B.C. y G.M. Wellington. 2000. Endemism and the pelagic larval duration on reef fishes in the eastern Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 205: 241-248.
- Wang, T., C. Tzeng y S. Shen. 1999. Conservation and Phylogeography of Taiwan Paradise Fish, *Macropodus opercularis* Linnaeus. *Acta Zoologica Taiwanica* 10(2): 121-134.
- Waples, R.S. 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *J. Hered.* 89: 438-450.
- Ward, R.D., N.G. Elliot, P.M. Grewe y A.J. Smolenski. 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater and anadromous fishes. *J. Fish. Biol.* 44: 213-232.
- Ward, R.D., N.G. Elliot, B.H. Innes P.M. Grewe y A.J. Smolenski. 1997. Global population structure of yellowfin tuna, *T. albacares*, inferred from allozyme and mitochondrial DNA variation. *Fish Bull.* 95 (3): 566-575.
- Ward, R.D. 2000. Genetics in fisheries management. *Hydrobiology*. 420 (1): 191-201.
- Wild, A. 1994. A review of the biology and fisheries for yellowfin tuna, *Thunnus albacores*, in the Eastern Pacific Ocean. En: *Interactions of Pacific Tuna Fisheries*. FAO. Fish. Tech. Pap. 336/2. Roma.
- Wilson. Jr R.R., K.A. Donaldson, M.E. Frischer y T.B. Young. 1997. Mitochondrial DNA control region of common snook and its proposed use as a genetic tag. *Trans. Am. Fish. Soc.* 126: 594-606.
- Wirgin, I., J.R. Waldman, J. Rosko, R. Gross, M.R. Collins, S.G. Rogers y J. Stabile. 2000. Genetic structure of Atlantic sturgeon populations based on mitochondrial DNA control region sequences. *Trans. Am. Fish. Soc.* 129: 476-486.
- Worm, B., E.B. Barbier, N. Beaumont, J.E. Duffy, C. Folke, B.S. Halpern, J.B.C. Jackson, H. K. Lotze, F. Micheli, S.R. Palumbi, E. Sala, K.A. Selkoe, J.J. Stachowicz y R. Watson. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*. 314: 787-790.

- Wright, S. The genetical structure of populations. En: *Annals of Eugenics* 15(1951):323-354.
- Wright, S. 1969. *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 2: The theory of gene frequencies. University of Chicago Press. E.U.A.
- Wu, CH., W. Su, y T. Kawasaki. 2001. Reproductive biology of the dolphin fish *Coryphaena hippurus* on the east coast of Taiwan. *Fish. Sci.*, 67: 784-793.
- Wyrski, K. 1966. Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Oceanograph. Mar. Biol. Ann. Rev.* 4: 33-68.
- Zúñiga-Flores, M.S. 2004. Variación estacional e inter-anual de las tasas de captura de dorado (*Coryphaena hippurus*), en Cabo San Lucas B.C.S. México. Tesis Maestría en Ciencias, CICIMAR-IPN. México. 69 p.
- Zúñiga-Flores, M.S, S. Ortega-García y A. Klett-Trauslen. 2004. Interannual and seasonal variation of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) catch rates in the southern Gulf of California, México. *Fisheries Research*. 94: 13-17.
- Zúñiga-Flores, M.S, S. Ortega-García, M. C. Rodríguez-Jaramillo y J. López-Martínez. 2011. Reproductive dynamics of the common dolphinfish *Coryphaena hippurus* in the southern Gulf of California. *Marine Biology Research*. 7: 677-689.