



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
BIOLOGÍA

**Estructura genética poblacional
de *Lutjanus peru* en el Pacífico mexicano**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Biólogo

PRESENTA:

JOSUÉ BARRANCO ROJAS

**DIRECTOR DE TESIS:
DR. PÍNDARO DÍAZ JAIMES**

**ASESOR INTERO:
M. EN C. JORGE ANTONIO VALDIVIA ANISTRO**



MÉXICO, D.F.

Enero 2015



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

A mi madre y hermana, a quienes amo y son mi familia, por su apoyo incondicional.

A la vida, asombroso fenómeno.

A mi facultad, FES Zaragoza y a la Universidad Nacional Autónoma de México, mi segunda casa.

Al Laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, donde tuve el gusto de conocer buenos compañerxs y amigxs: Nadia, Natalia, Linda, Silvia, Nataly, Erika, Carolina, Xóchitl, Gaby, Cristóbal, Elena, Gerardo, Ángeles, Paola, Andrea, Valentina, Esteban y Jose, y donde incluyo también al Dr. Manuel Uribe Alcocer, quien con gran amabilidad me brindó su apoyo.

A mi tutor y director de tesis, el Dr. Píndaro Díaz Jaimes.
Así como a mi asesor interno, el M. en C. Jorge Antonio Valdivia Anistro.

Gracias también a mis sinodales:
Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte.
Biól. José Luis Guzman Santiago.
Dr. Juan José Rodríguez Mercado.
Por sus aportaciones para lograr mi grado.

Y al programa de apoyo a proyectos de investigación e innovación tecnológica (PAPIIT) de la UNAM que aportó financiación al proyecto IN223206

GLOSARIO DE TÉRMINOS

alelo Una de las formas alternativas que puede tener un mismo gen.

bioinformática Aplicación de tecnología computacional para la gestión y análisis de datos biológicos. Es un campo interdisciplinario entre la matemática aplicada, estadística, computación, química, bioquímica, con las que se suele simular sistemas o mecanismos todos ellos de índole biológica.

deriva génica Es un efecto estocástico, consecuente del muestreo aleatorio en la reproducción y por la pérdida de alelos por azar y no por selección natural.

ecología molecular Rama de la Ecología que emplea herramientas moleculares para resolver problemas clásicos de la dinámica poblacional.

endogamia La reproducción de individuos que están estrechamente relacionados genéticamente.

evolución Área que trata del estudio de los mecanismos evolutivos.

flujo génico Es la transferencia de alelos de genes de una población a otra.

frecuencias alélicas El porcentaje de alelos presentes en una población. Es la proporción de un alelo específico, respecto al conjunto de los que pueden ocupar un locus determinado en la población.

frecuencias génicas Porcentaje de genes presentes en una población.

gen Unidad de la herencia que es transmitida de padres a su descendencia.

genética de la conservación Área que usa la teoría genética y sus técnicas en las problemáticas de la conservación.

genoma mitocondrial Es el material genético de las mitocondrias, los orgánulos que generan energía para la célula.

genotipificación Genotipado o caracterización genética, es el proceso de determinación de contenido genómico específico de un organismo (de las bases nucleotídicas, alelos, ó genes en sus loci específicos).

haplotipo Es una combinación de alelos de diferentes loci, que son transmitidos juntos. Puede ser un locus, varios loci. También puede verse como un conjunto de polimorfismo de un solo nucleótido.

kb (kilobase) 10^3 nucleotidos.

ladder Es una solución que se usa como marcador de peso molecular de ADN en una electroforesis, contiene fragmentos de tamaños bien definidos, diferentes por cierto intervalo de kilobases.

locus (loci) Lugar particular del genoma donde reside un gen.

marcador molecular Es un segmento de ADN con una ubicación física identificable (locus) y cuya herencia es rastreable.

mb (megabase) 10^6 nucleotidos.

metapoblación Un conjunto de poblaciones de una especie, distribuidas en parches y aisladas de tal forma que se mantiene un equilibrio entre su intercomunicación e independencia

mutación Alteración o cambio en la información genética (pares de bases nucleotídicas).

parche (de un metapoblacion). Agrupaciones o subconjuntos de individuos, localizados en un tiempo y lugar específicos de hábitat, donde existe gran actividad migratoria y dichas áreas están sujetas a un importante proceso de extinción y colonización.

PCR De sus siglas en inglés “Reacción en Cadena de la Polimerasa”, es una técnica molecular capaz de simular una reacción celular de síntesis de ADN. Sintetiza muchas veces un fragmento de ADN, utilizando una polimerasa termoestable capaz de trabajar a altas temperaturas.

primer (cebador o iniciador). Oligonucleótidos, necesarios para que se inicie la transcripción del material genético.

stock (en pesquerías). Término proveniente del inglés que se refiere a una “*Unidad Evolutiva Significativa (UES)*”. Un subconjunto de una especie bien delimitado, pudiendo establecer límites geográficos, que se mezcla poco con los grupos adyacentes y por lo tanto posee un acervo común de genes y que es suficientemente singular como para que pueda considerarse un sistema con integridad temporal y espacial que se autoperpetúa. Este término es usual en el contexto de las pesquerías.

tamaño efectivo poblacional. Tamaño poblacional asociado al número de individuos reproductivos, los que contribuyen a la generación siguiente en términos genéticos. El tamaño reproductivo necesario para mantener la variación genética que permita la conservación de la población.

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

- Figura 1.** Fotografía esquemática de *Lutjanus peru*
- Figura 2.** Mapa de distribución de en el Pacífico Oriental Tropical
- Figura 3.** Etapas de desarrollo de *L. campechanus*
- Figura 4.** Etapas de desarrollo de *Lutjanus peru*
- Figura 5.** Serie histórica de peso desembarcado de huachinangos en ambos litorales (Atlántico y Pacífico) de 1940-2011
- Figura 6.** Variacións histórica de peso vivo en capturas de huachinangos en el Pacífico mexicano de 1993-2011
- Figura 7.** Ecorregiones marinas nivel I
- Figura 8.** Ecorregiones marinas nivel II
- Figura 9.** Ecorregiones marinas nivel II
- Figura 10.** Provincias biogeográficas
- Figura 11.** Esquema general de corrientes que afectan al Pacífico Oriental Tropical
- Figura 12.** Esquema de diferencias de corrientes entre el invierno y verano en el Pacífico Oriental Tropical
- Figura 13.** Mapa de localización de los sitios de muestreo
- Figura 14.** Árbol filogenético de haplotipos
- Figura 15.** Red de haplotipos
- Figura 16.** Distribución de mismatches, demografía histórica (a y b).
-
- Tabla 1.** Datos de producción de huachinango de 1993-2003 por litoral y estado
- Tabla 2.** Serie histórica nacional de peso vivo capturado de 1993-2011 del Pacífico y por entidad federativa de huachinangos
- Tabla 3.** Variabilidad genética de *Lutjanus peru*
- Tabla 4.** Comparación entre F_{st} entre pares de poblaciones
- Tabla 5.** Divergencia genética, valores de AMOVA
- Tabla 6.** Divergencia, valores SAMOVA
- Tabla 7.** Parámetros para el modelo de expansión demográfica y prueba de neutralidad

INDICE

| | |
|---|----|
| Resumen | 1 |
| 1. Introducción | 2 |
| 2. Antecedentes | |
| 2.1 <i>Posición taxonómica y características morfológica</i> | 7 |
| 2.2 <i>Hábitat y distribución</i> | 9 |
| 2.3 <i>Edad, crecimiento y reproducción</i> | 11 |
| 2.4 <i>Alimentación</i> | 14 |
| 2.5 <i>Pesquería</i> | 15 |
| 2.6 <i>Stocks, poblaciones locales y Lutjanus peru</i> | 21 |
| 2.7 <i>Área de estudio</i> | 24 |
| 2.8 <i>Corrientes marinas en el área de estudio</i> | 28 |
| 3. Obetivo General | 33 |
| 3.1 <i>Objetivos específicos</i> | 33 |
| 4. Hipótesis | 33 |
| 5. Material y métodos | |
| 5.1 <i>Muestras de tejido</i> | 34 |
| 5.2 <i>Extracción, amplificación y secuenciación del ADN</i> | 35 |
| 5.3 <i>Análisis de las secuencias</i> | 36 |
| 5.3.1 <i>Diversidad y divergencia genética</i> | 37 |
| 5.3.2 <i>Análisis filogenético</i> | 38 |
| 5.3.3 <i>Demografía histórica</i> | 38 |
| 6. Resultados | |
| 6.1 <i>Diversidad genética de la región control de ADNmt</i> | 40 |
| 6.2 <i>Divergencia o estrucura genética según la región control de ADNmt</i> | 41 |
| 6.3 <i>Filogenia intraespecífica y red de haplotipos la región control de ADNmt</i> | 43 |
| 6.4 <i>Demografía histórica</i> | 46 |
| 7. Discusión | |
| 7.1 <i>Diversidad genética</i> | 49 |
| 7.2 <i>Divergencia genética y filogeografía</i> | 51 |
| 7.3 <i>Demografía histórica</i> | 60 |
| 8. Conclusiones | 62 |
| 9. Referencias | 64 |

Resumen

Mediante el análisis de las secuencias de la región control del ADN mitocondrial de *Lutjanus peru*, se estimó la variación genética de diferentes localidades en el Pacífico Oriental Tropical mexicano. Se evaluó el grado de divergencia genética entre localidades, y se obtuvieron parámetros referentes a su historia demográfica y filogenia intraespecífica. Los niveles de diversidad haplotípica mostraron valores altos ($h = 0.9998$) y los de diversidad nucleotídica valores bajos ($\pi = 0.0216$), mismos que resultaron a su vez en la ausencia de diferenciación genética entre pares de poblaciones y mediante un AMOVA, tanto a nivel de localidades, como entre las agrupaciones en zonas. De manera similar, no se encontró patrón geográfico alguno en la filogenia de los linajes mitocondriales. El análisis demográfico histórico reveló procesos de expansión poblacional relacionados con los ciclos glaciales-interglaciales del Pleistoceno, ocurridos aproximadamente hace 169,500 a 220,350 años. En general no se revelaron diferencias poblacionales, a pesar de las condiciones oceanográficas y biogeográficas. Por lo que se puede concluir que la población mexicana de *Lutjanus peru* está conformada por un solo *stock* panmítico y de gran tamaño efectivo. Sin embargo no podemos hacer esta afirmación a lo largo de toda su distribución, pues no se incluyen localidades ajenas a México, y tampoco de manera contundente, pues se requiere del análisis de otras regiones genómicas tanto mitocondriales como nucleares, ya que las presiones más contemporáneas, podrían estar ejerciendo importantes cambios sobre la dinámica poblacional de esta especie. Aunado a esto, se requiere de un mayor conocimiento biológico, tanto de su comportamiento, como de su historia de vida; cuantificar su rango y tasa de dispersión y hacer una mejor caracterización de su hábitat, dado que su modelo organizativo podría ser el metapoblacional.

1.- INTRODUCCIÓN

El estado mundial de la pesca y acuicultura, da a conocer la creciente tendencia al alza de los altos porcentajes de poblaciones sobre-explotadas, agotadas y en recuperación, así como la tendencia a la baja de las poblaciones infra-explotadas y moderadamente explotadas, por lo que, además de planes de manejo, se necesitan planes de reconstrucción para las diferentes pesquerías (FAO, 2010).

En México, la actividad pesquera sigue lejos de ser regulada de manera óptima, muchas especies siguen siendo gestionadas como una sola, y otras más no son siquiera contempladas en algún programa de manejo o en la carta nacional pesquera. Una de las razones es que al ser recursos renovables muy dinámicos y diversos; su uso responsable representa grandes retos para la investigación y administración. Tal es el caso del huachinango del Pacífico *Lutjanus peru*, una especie importante en contexto alimentario y económico que al igual que muchos pargos, está considerado como parte de la pesca artesanal multiespecífica, o simplemente de escama, cuya pesquería tiene importancia a nivel mundial por su amplia distribución, y que en México se encuentra declarada como explotada al máximo (Carta nacional pesquera, 2012; Conapesca 2002-2012).

Actualmente se sabe, que las estrategias de manejo pesquero requieren la inclusión de criterios genéticos. Por lo tanto un paso importante hacia la correcta administración de un recurso vivo, debe incluir un monitoreo o seguimiento, de los niveles de diversidad genética (Ryman, 1991; Utter, 1986 y 1991; Ward, 2000; Waples et al., 2009).

Para concebir esto, es importante entender que la variabilidad, diversidad ó variación genética, es en sentido amplio, el componente más básico de la biodiversidad. Esta se puede definir como las variaciones heredables que ocurren en cada organismo, entre los individuos de una población y entre las poblaciones dentro de una especie. El resto de la biodiversidad, se deriva de los procesos evolutivos que operan sobre estas variaciones. De ahí que su conocimiento y comprensión sea vital tanto para la conservación, como para el avance de la genética evolutiva (Piñero et al., 2008).

Así, esta variación se puede considerar materia prima para la evolución, ya que al ser heredable, va documentando los cambios genéticos que sufren las especies a través de sus poblaciones, ya sea por algún fenómeno natural, o como consecuencia de una sobreexplotación o reducción de su hábitat. Estos últimos, producen cambios genéticos negativos, relacionados con la disminución de la viabilidad poblacional, y que se caracterizan principalmente por poner en declive los tamaños efectivos (Godoy, 2009; Waples y Naish, 2009; Kochzius en Beamish y Rothschild, 2009).

Con el estudio de la variación genética, surgió la Genética de Poblaciones, una disciplina que se relaciona estrechamente con la Ecología Molecular, la Genética de la Conservación, y la Evolución. Su base es cuantitativa y predictiva; al tratar los efectos que tienen las fuerzas evolutivas en la variación genética de las poblaciones, y por tanto en el proceso de adaptación, estudiando sus patrones y sus causas (Núñez y Eguiarte, 1999; Piñero et al., 2008; Hedrick, 2011).

Un concepto básico para la Genética Poblacional, es el principio de Hardy-Weinberg, que parte de bases mendelianas y neodarwinianas. Dicho principio permite describir la variación de una población considerando sólo las frecuencias de n alelos en un locus, en lugar de requerir las frecuencias de los diferentes genotipos formados por un mayor número de alelos ($>n$, pudiendo ser muy grande), este principio ha demostrado ser escalable en complejidad con los modelos naturales (Hedrick, 2011). Así, el estudio de el cambio en las frecuencias alélicas de las poblaciones a través del tiempo o evolución (Dobshanzky, 1979), apoyado en conocimiento de otras disciplinas de la biología, puede ser indicativo de diversos fenómenos ecológicos, lo que ha hecho posible la caracterización la intensidad de la mutación, selección, deriva génica, flujo génico y endogamia (Hedrick, 2011).

La variación genética, al estar dada por la medida de cambios en las bases nucleotídicas, requiere de la aplicación de técnicas moleculares, como la secuenciación y el uso de marcadores moleculares, que permiten analizar las diversas regiones de ADN, para identificar sitios polimórficos y poder determinar las frecuencias alélicas. Un ejemplo está en el uso de primers, también conocidos como cebadores o iniciadores, una herramienta fundamental para llevar a cabo la reacción en cadena de la polimerasa o PCR, estos permiten replicar masivamente un fragmento de ADN para su posterior secuenciación o genotipificación. Después de obtener fragmentos homólogos de los individuos de cada conjunto, se pueden

comparar y así cuantificar la variación genética del conjunto o población en estudio, mediante índices de diversidad (Avise, 2004; Hedrick, 2011).

El ADNmt (mitocondrial) es idóneo para análisis filogeográficos o de estructura genética intraespecífica, por su alta tasa de mutación, una baja y/o nula recombinación, gran variación intraespecífica y herencia matrilineal (Avise et al., 1987). Además, posee un fragmento cercano a las 1000 pares de bases (pb) que se conoce en vertebrados y equinodermos como región control. Dicha región, se encarga de controlar la replicación y transcripción en la molécula, y posee de una tasa excepcionalmente alta de sustitución y polimorfismo (Eguiarte et al., 2007; Lunt et al., 1998). Por esta razón, ha tenido un importante lugar en el estudio de la variación genética, sobre todo en especies con prioridad de manejo y conservación, dado que la filogenia de genes y la demografía de poblaciones están íntimamente relacionadas (Avise, 2000).

Además, la variación del ADNmt puede servir como un archivo evolutivo para dar a conocer procesos de demografía histórica, debido a que puede registrar cambios que van desde miles a cientos de miles de años, lo que también hace posible inferir la influencia de los factores climáticos o geológicos involucrados en la formación y distribución de sus linajes genéticos (Templeton et al., 1995).

Junto a los datos genéticos, el conocimiento de las características biológicas de la especie es vital, pues en interacción con las diferentes fuerzas evolutivas y el ambiente, generan patrones que afectan la supervivencia y reproducción de una especie por medio de sus poblaciones, constituyendo su historia de vida. Algunos componentes de la historia de vida de un organismo son la edad y, la tasa de crecimiento, el tamaño de maduración reproductiva, cuántas veces intenta reproducirse, cómo reparte la energía que está a su disposición entre la reproducción, el crecimiento y el mantenimiento corporal y el tamaño o talla máxima que ésta puede alcanzar, por mencionar algunos (Stearns, 1992).

Estos aspectos son vitales para lograr interpretar la variación en un contexto ecológico, poder hacer inferencias sobre su evolución, ayudar a determinar la viabilidad de las poblaciones, y a su vez; diseñar estrategias eficaces para un manejo adecuado (Godoy, 2009; Waples y Naish, 2009; Beamish y Rothschild, 2009).

La capacidad de dispersión, toma un papel protagónico al relacionarse directamente con el flujo génico, y actuando con el tamaño efectivo poblacional, pueden ser capaces de contrarrestar o regular los efectos de la deriva génica y/o selección natural. (Graves, 1998; Ely et al., 2005).

El flujo génico puede verse afectado por el ambiente (Schäfer, 1997; Brown y Lomolino, 1998). La coincidencia de uno o más factores climáticos, topográficos, geológicos, históricos y bióticos, puede conformar discontinuidades que limiten total o parcialmente la distribución de una población, y cuando estos límites coinciden para un gran número de especies, entonces representan fronteras de provincias, subregiones o regiones biogeográficas. Las poblaciones marinas, de manera similar a las terrestres, pueden estar influenciadas por la presencia barreras biogeográficas (Rapoport, 1975, 1982; Müller, 1977, 1981; Kohlmann et al., 1988; Blondel, 1995; Brown y Lomolino, 1998; Krebs, 2001; Rapoport y Monjeau, 2001).

El presente estudio trata sobre *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy, 1992), un pargo que se distribuye desde costas de Baja California Sur, en México; hasta las costas del norte de Perú. Su hábitat y distribución guardan una estrecha relación con la dinámica del Pacífico oriental tropical y sus corrientes, ya que su principal dispersión se genera por deriva larvaria, y dichas corrientes pueden actuar como un efecto homogenizador; promoviendo el flujo génico, o como un factor limitante y estructurante. (Allen, 1985 y 1995; Castro, 1999; Allen et al., 2006).

En el área de estudio, se distingue la presencia de dos grandes discontinuidades en el tipo de fondo, la brecha de Sinaloa y la brecha Centroamericana, que definen tres provincias biogeográficas en el Pacífico oriental tropical: 1) provincia de Cortéz, 2) provincia mexicana y 3) provincia panámica. Estas discontinuidades podrían haber promovido una divergencia intraespecífica en dos o más stocks. (Hastings, 2000; Pondella et al., 2003; Anderson, W.D., Jr., 2003; Ponce et al., 2005; Szedlmayer, 1997; Patterson et al. 2001).

Sin embargo, un caso frecuente en especies marinas, se da cuando las poblaciones son capaces de mantener altos niveles de variación, y una aparente homogeneidad genética a lo largo de una amplia distribución. Por lo que resulta más difícil detectar heterogeneidad o divergencia genética (Rocha y Sandoval, 2003; Zhang et al., 2006; Vasconcellos et al. 2008; Saillant et al., 2010). Esto, además de estar estrechamente relacionado con grandes tamaños

efectivos y una gran capacidad de dispersión, podría explicarse con un modelo metapoblacional, el cual explica la existencia de un número variable de parches, de tamaños igualmente variables, cuyos subconjuntos dan forma a las poblaciones locales y a la metapoblación total (Gilpin y Hanski, 1991; Hanski y Gilpin, 1997; Grimm et al., 2003).

Los parches pueden funcionar como pequeñas poblaciones más o menos independientes, que para existir dependen no sólo de la agrupación de individuos, sino de la disponibilidad espacial y temporal del hábitat, y la relación de este con el nicho de la especie.

Estos parches, pueden encontrarse a distancias variables, pero permitiendo la permanencia de una fuerte conexión por migración, por lo que suelen estar conformados por individuos provenientes de un gran número de localidades, cercanas o no; según la capacidad de dispersión de la especie. Al mismo tiempo, pueden existir parches más importantes que otros, que por su tamaño y ubicación, funcionan como fuentes principales de migrantes. Por esta razón una metapoblación se ha explicado como una población de poblaciones que mantiene su identidad gracias a la integración de todos sus componentes (Gilpin y Hanski, 1991; Hanski y Gilpin, 1997).

Sin embargo, para afirmar un modelo así, es necesario compilar conocimientos biológicos más puntuales acerca de *Lutjanus peru*, como las tasas y rangos de migración, una caracterización del hábitat más fina, analizar genéticamente muestreos más sistemáticos; junto con la identificación de un mayor número de regiones genómicas (Grimm et al., 2003; Kritzer et al., 2006).

Este estudio se enfocó en obtener y analizar la variación genética de la región control completa del ADN mitocondrial, del huachinango del Pacífico *Lutjanus peru*, en algunas localidades del Pacífico mexicano. Para ello, se usaron estimadores tradicionales en la caracterización de la variación genética en las zonas muestreadas y con el fin de determinar si existe una diferenciación entre estas, así como para averiguar sobre la demografía histórica contenida en la secuencias mitocondriales.

2. ANTECEDENTES

2.1 Posición taxonómica y características morfológicas

El Huachinango *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy 1922), pertenece a la familia Lutjanidae.

Phylum Chordata

Sub-phylum Vertebrata

Superclase Gnathostomata

Clase Osteichthyes

Subclase Actinopterygii

Infraclase Teleostei

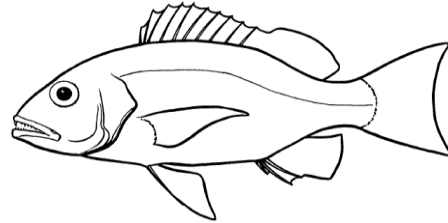
Orden Perciformes

Suborden Percoidei

Familia Lutjanidae

Subfamilia Lutjaninae

Género *Lutjanus*



Los lutjánidos son una de las familias que tienen mayor riqueza específica en los mares tropicales de todo el mundo (Castro, et al 1999). Presenta 17 géneros con 105 especies reconocidas en cuatro subfamilias (Anderson, 2003).

- a) Etelinae: Con cinco géneros *Aphareus*, *Aprion*, *Etelis*, *Pristipomoides*, y *Randallichthys*, con 19 especies.
- b) Apsilinae: Presenta cuatro géneros *Apsilus*, *Lipocheilus*, *Paracaesio*, y *Parapristipomoides*, con 12 especies.
- c) Paradichthyinae: Con dos géneros monotípicos, *Symphorichtys* y *Symphorus*.
- d) Lutjaninae: Con seis géneros, *Hoplopagrus*, *Lutjanus*, *Macolor*, *Ocyurus*, *Pinjalo*, y *Rhomboplites*, con alrededor de 72 especies (el género *Lutjanus*, con aproximadamente 64 especies).

Los miembros de la familia presentan una aleta dorsal continua o con una muesca poco profunda, con 9 a 12 espinas y de 9 a 18 radios blandos; una aleta anal con 3 espinas y de 7 a 11 radios blandos; aletas pélvicas insertadas justo detrás de la base pectoral; la boca presenta una posición terminal de moderada a grande, con dientes caninos que se extienden sobre la mandíbula, dientes pequeños sobre palatinos y el vómer que se encuentran, por lo general, en el maxilar; se forma una inclinación con la boca cerrada por debajo del preorbital; supramaxila ausente; poseen 7 radios branquióstegos; la aleta caudal se encuentra truncada a profundamente ahorquillada; presenta 24 vértebras (10 a 14). Pueden alcanzar una longitud máxima de hasta 1 m (Figura 1) (Nelson J.S. 2006).

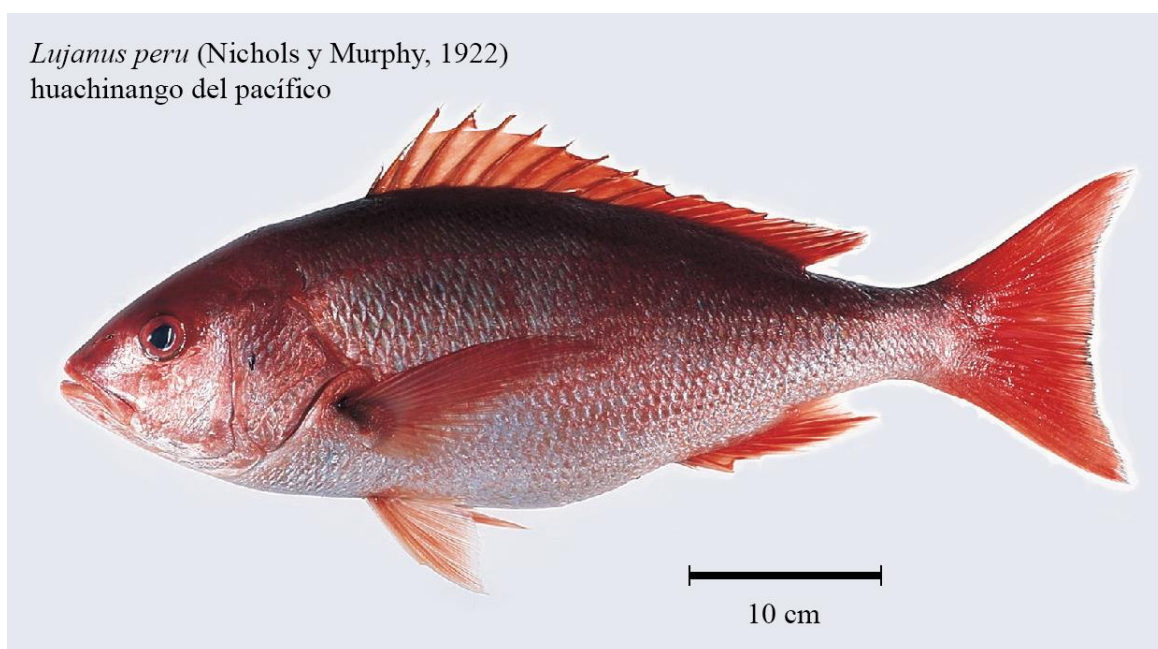


Figura. 1.- Imagen adaptada de la Regulatory Fish Encyclopedia (RFE) publicada por la Food and Drug Administration (FDA) del Departamento de Salud y Servicios Sociales de los E.U. (FDA, 2014).

Como caracteres distintivos *Lutjanus peru* presenta: un hueso preorbitado muy ancho en adultos; ejemplares grandes con un surco desde el borde anterior de los ojos hasta los orificios nasales, y otro en la parte superior del preopérculo con escotadura y tubérculo poco acentuados; placa de dientes vomerinos de forma aproximadamente romboidal, con o sin extensión posterior mediana; lengua con una o más áreas de dientes granulares. Aleta dorsal con 10 espinas y 13 o 14 radios blandos, su perfil anterior redondeado; aleta anal en “v” con 3 espinas y 8 radios blandos, su perfil posterior puntiagudo; aleta caudal truncada a levemente emarginada. Series de escamas oblicuas por encima de la línea lateral. Su coloración

predominantemente roja con reflejos plateados y aletas rojizas. Además de una talla máxima aproximada de 95cm según Fischer et al. (1995), aunque se han registrado casos poco comunes de hasta 110 cm (Anderson, 2003; Santamaría y Chávez, 1999).

La característica más importante de las larvas es el desarrollo de la espina en la cabeza, las espinas pelvianas y dorsales largas. (Figuras 3 y 4 en apartado 2.3) (Allen et al., 2006).

2.2 Hábitat y distribución

El género se circunscribe a las zonas costeras con ambientes rocosos o coralinos del océano tropical mundial. La mayoría, en estado adulto, habitan áreas profundas de la plataforma continental y en ocasiones en el talud, sin embargo, durante la etapa juvenil obligadamente penetran, de manera temporal u ocasional hacia las aguas continentales inclusive zonas limnéticas u oligohalinas, donde permanecen un tiempo que varía según la especie de que se trate (Castro, 1999).

Lutjanus peru es una de las 10 especies de lutjánidos encontradas en el Pacífico Oriental Tropical, se distribuye desde costas Mexicanas de Baja California Sur (este del Pacífico mexicano en bahía Magdalena y golfo medio de California) hasta la costa norte de Perú (Figura 2), siendo nativo en México, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador y Perú (Figura 2) (Allen, 1995).

Es un pez predominantemente sedentario y geográficamente restringido a zonas de arrecifes costeros, con hábitat de fondo duro o rocoso, que pueden ir desde los 20 hasta 150 metros de profundidad, aunque las hembras y juveniles, tienden a preferir los fondos blandos cercanos a rocosos (Anderson, Jr., 2003; Ponce et al., 2005).

Como todas las especies del género, muestra cierta tendencia a penetrar en ambientes mixohalinos en la etapa juvenil (Castro, 1999).



Figura 2. Distribución de *Lutjanus peru* a lo largo del Pacífico Oriental tropical, adaptada de Allen (1995).

Mientras los adultos se encuentran próximos a los arrecifes y prefieren los fondos duros-rocosos relativamente profundos, se ha encontrado que los juveniles se mantienen en zonas de 20 a 40 m y más relacionados a fondos blandos, presentando una distribución batimétrica del tipo agregada según tallas, además de presentar una correlación directa entre densidad en número y temperatura (Saucedo et al., 1998). Santamaría (2003) afirma que las hembras prefieren la zona costera y que eso posiblemente les ayuda a mantener una mayor supervivencia. Acero y Garzón (1985), mencionan que los lutjánidos están estrechamente ligados a los fondos de la plataforma continental, en los que se refugian y usualmente obtienen su alimento, por lo cual se les incluye dentro de los peces demersales. Van der Heiden (1985) menciona que muchas de las especies que se encuentran sobre la plataforma continental la mayor parte de su vida, utilizan las aguas costeras para desovar y como áreas de crianza. A pesar de no haber estudios específicos, en otras especies como en *L. campechanus*, se ha podido demostrar que los adultos en general, son sedentarios y exhiben gran fidelidad a los

sitios donde se establecen después de juveniles (Fable, 1980; Szedlmayer y Shipp 1994; Szedlmayer, 1997; Patterson et al., 2001).

Es aceptada la hipótesis de que el origen de los pargos tuvo lugar en la región del Indo-Pacífico, donde se encuentran la mayor cantidad de géneros, diversidad de especies y endémicos (Druzhinin, 1970).

2.3 Edad, crecimiento y reproducción

El huachinango es una especie gonocórica y sin dimorfismo sexual; su maduración varía según la zona. Las hembras alcanzan la madurez sexual en alrededor del 50 % de la longitud máxima promedio, en Guerrero a partir de los 29.5 cm (Santamaría et al., 2003), en Colima a los 22 cm (Cruz-Romero et al., 1991), en Baja California Sur 25-30 cm (Rocha y Muñoz, 1993).

Son especies de larga vida con relativamente bajas tasas de mortalidad natural y por consiguiente con una considerable vulnerabilidad a la sobrepesca (Anderson 2002). Cruz-Romero et al. (1996) estiman una longevidad de 15 a 19 años, aunque Santamaría y Chávez (1999) afirman una longevidad estimada de 21 años y se considera que los peces maduran hasta la edad de 3 a 3.4 años, cuando alcanzan la tallas de entre 33 a 40 cm (Santamaría et al., 2003; Diaz-Uribe et al., 2004).

Una tendencia encontrada por Manickhand (1987) en el pargo *L. synagris*, es que existen diferencias en las tasas de crecimiento e incremento en la edad de madurez sexual según al aumentar la latitud, lo que apoya la idea de una gran plasticidad fenotípica para el grupo. Este también es el caso en *Lutjanus peru* no sólo a lo largo de las costas mexicanas, ya que Gutierrez (1990) calcula una mayor tasa de crecimiento, reportando que la especie se encuentra totalmente reclutada a los 36 cm y alcanza los 30 cm antes de los seis meses de edad en Costa Rica.

La proporción sexual general es ligeramente dominada por los machos según estudios de Rocha-Olivares y Gómez Muñoz (1993) en la bahía de La Paz (1:0.84, M:H); Ruiz-Luna et al. (1985) en el Pacífico mexicano (1:0.82), y Cruz-Romero et al (1991) en Colima (1:0.94). Esto es un fenómeno frecuentemente observado en los lutjánidos (Grimes, 1987). Sin

embargo, Santamaría et al. (2003) encontraron en costas de Guerrero; un dominio por parte de las hembras que podría deberse a diferencias de distribución y hábitat entre ambos sexos ya que las hembras prefieren la zona costera. Sus resultados coinciden con los reportados para otros lutjánidos que podría ser explicado al menos en parte como una mayor supervivencia de las hembras (Thresher, 1984; Claro, 1994; Rojas, 1997).

Los lutjánidos se reproducen en grupos con grandes hembras productoras de un gran número de huevos fértiles y que, generalmente, desovan varias veces en la misma estación reproductiva (con desove directamente proporcional a la talla) y de dos a tres veces al año, esto gracias a su desarrollo gonádico asincrónico (Reyna-Trujillo, 1994; Santamaría et al., 2003; Lucano y Ruiz, 2006) de manera que se pueden encontrar distintas fases de desarrollo de ovocitos en una misma gónada; esta asincronía en el proceso vitelogénico es la clave para los desoves fraccionados (Claro, 1994; Rojas, 1997), que aparentemente se llevan a cabo durante la noche y por un estímulo más relacionado con las lluvias que con las temperaturas (Cruz Romero et al., 1991; Santamaría et al., 2003), aunque en la mayoría de los lutjánidos, el desove está positivamente relacionado con la temperatura del agua y con el fotoperíodo. Grimes (1987) puntualiza que los lutjánidos que viven en la plataforma continental, como es el caso de *Lutjanus peru*, exhiben largos períodos de desove en verano e invierno, en general, el periodo de desove en peces tropicales es más prolongado y se extiende a una temporada más amplia, comparativo a peces de aguas templadas (Cushing, 1975).

Los desoves ocurren de dos a tres veces al año y el reclutamiento en el Pacífico es coincidente en estudios de Costa Rica, y Baja California Sur, presentando dos períodos máximos de desove: uno en mayo mucho más intenso y otro en septiembre-octubre (Gutiérrez, 1990; Rocha y Gómez, 1993). Aunque según Santamaría et al. (2003) en Guerrero, durante 1993 se produjo la mayor incidencia de ovarios inmaduros de octubre a diciembre y tanto gónadas maduras como las que se encontraron en desove se presentaron en febrero, marzo, junio, agosto y septiembre; con los meses de marzo y agosto como máximos. Mientras que en 1994, el ciclo reproductivo resultó aparentemente más complejo, presentándose gónadas inmaduras durante todo el año con picos en febrero, julio y octubre al tiempo que las maduras fueron más abundantes en noviembre, abril y marzo; aunque presentándose también durante todo el año. Las gónadas en desove durante abril, mayo, julio, agosto y noviembre, con su valor máximo en noviembre.

Estos hechos, describen una dinámica de reproducción cambiante incluso de un año a otro, quedando quizá supeditado factores climáticos como lluvia, temperatura y por tanto dinámicas de corrientes. Ya que en ambos años los picos de desove fueron coincidentes con los máximos de precipitación (Cruz Romero et al., 1991; Santamaría et al., 2003).

En cuanto a su desarrollo, existen pocos estudios y la mayoría se refieren a los estadios tempranos del desarrollo larvario, debido a su relación con la acuicultura. Las larvas poseen un crecimiento similar al de muchos teleósteos de ontogenia indirecta caracterizada por cinco periodos, 1) embrionario, 2) larvario, 3) juvenil, 4) adulto y 5) senectud. A diferencia de la ontogenia directa que carece de un período larvario, donde al eclosionar el organismo ya presenta todas las características de un juvenil. (Zavala et al., 2013 a y b).

La duración de su la larva pelágica podría ser muy similar a la de su congénere del Atlántico *L. campechanus*, aproximada a los 34 días a partir de la eclosión, cuando pierde sus espinas dorsal y ventral alargadas para ser un juvenil a los 26.3 mm (Drass et al., 2000). Watson y Brogan (1986) determinaron que cuando *Lutjanus peru* alcanza tallas de entre 14.8 y 18.8 mm ocurre la misma transformación de larva a juvenil, para lo que Leis (1987) establece una duración del estado larvario de 25 a 47 días, sin embargo no existe una descripción de su ciclo de vida completo.

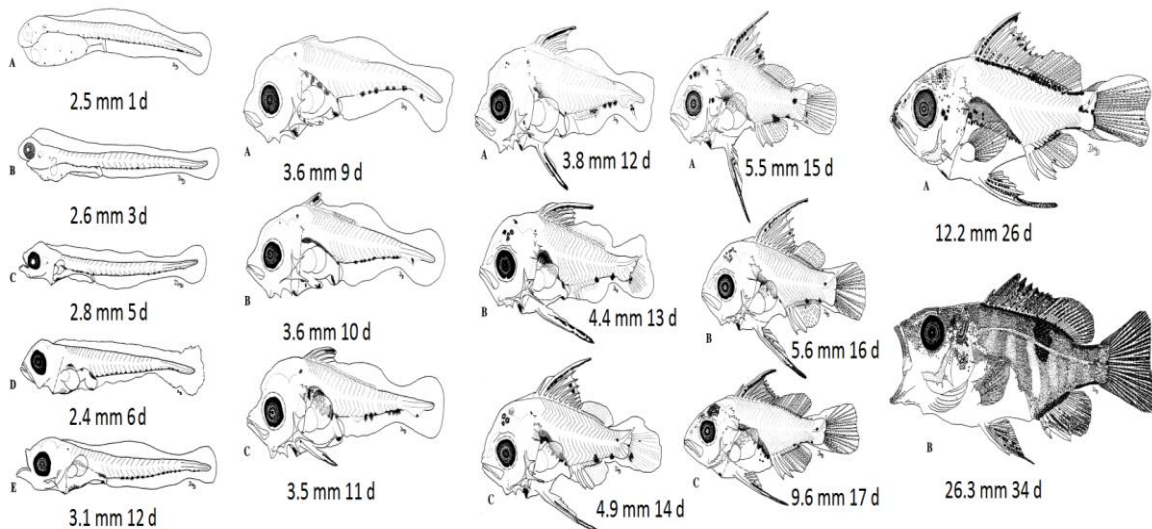


Figura 3.- Desarrollo de *L. campechanus* con longitud (mm) y edad d (días). Esquema adaptado de Drass et. al, 2000.

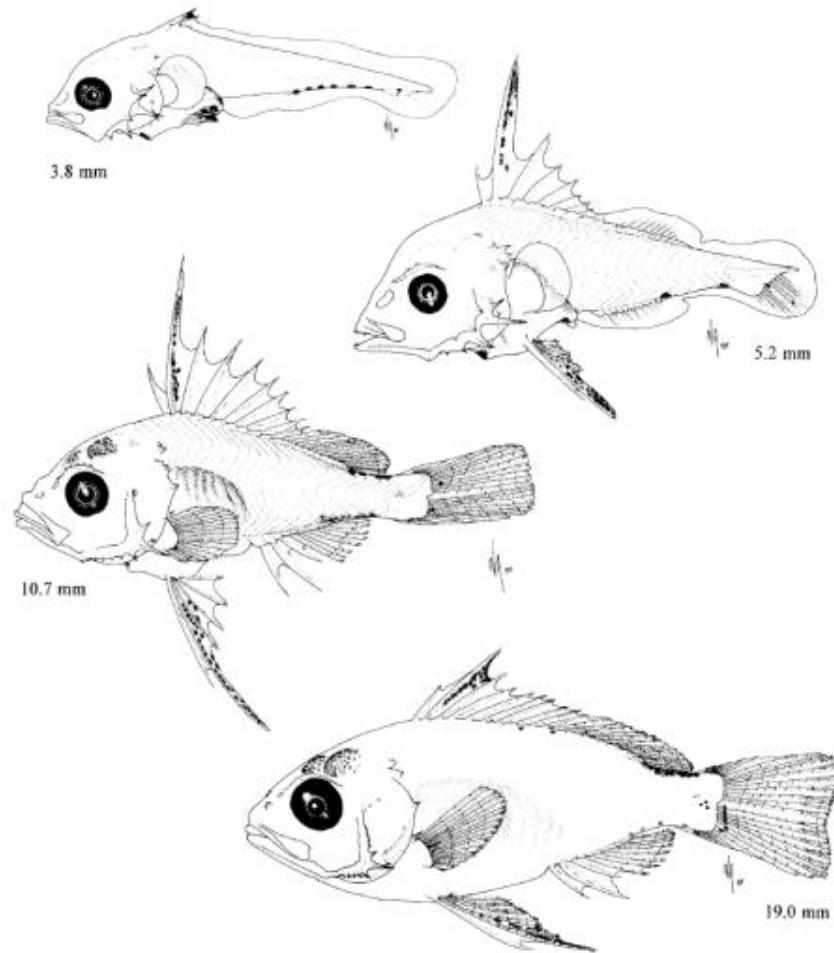


Figura 4.- Desarrollo de *Lutjanus peru* con longitud (mm) y edad d (días). Esquema adaptado a partir de de Drass et al., (2000) y Watson y Brogan (1986).

2.4 Alimentación

El comportamiento alimentario es característico de cada especie y se determina durante su evolución (Prejs y Colomine, 1981; Nikolsky, 1963). *Lutjanus peru* es una especie depredadora generalista más activa durante la noche, y el crepúsculo (Anderson, 1987; Allen, 1995), capaz de ingerir un amplio espectro de especies principalmente demersales. Dicho espectro es variable y depende de la disponibilidad de las presas en cada región a lo largo del año y de la talla; que a su vez está relacionada con la distribución vertical. Especialistas, han determinado que el huachinango, en las costas de Guerrero basa su dieta en peces, crustáceos, moluscos y anélidos (Santamaría y Garay, 1994 y 2003; Santamaría, 1998; Rojas, 2004). De manera muy similar a Saucedo (2000) en Jalisco y Colima, quien enlista dichos taxa mayores

que varían en especie según la disponibilidad y la zona. Díaz Uribe (1994) particularmente encontró que en la Bahía de La Paz su alimentación está fundamentalmente compuesta por organismos planctónicos como las salpas. Los pescadores de Baja California Sur, durante una plática de campo comentaron que en temporada de “agua-mala” (una especie de medusas pequeñas), los huachinangos se alimentan exhaustivamente de estas, al grado de que no muerden los anzuelos y si llegan a “picar”, al abrirlos, sus estómagos están repletos de dichas medusas, este fenómeno no está registrado en ningún análisis alimenticio de la especie.

2.5 Pesquería

En México la pesquería de pargos o huachinangos se basa en 13 especies; 6 en el litoral del golfo de México, de las 14 totales que habitan en el Atlántico; y 7 de las 10 existentes en el Pacífico (Ponce et al., 2005).

El huachinango no es una especie que sea de principal interés para las pesquerías comerciales industriales, pero es un componente importante dentro de la captura artesanal local a lo largo de su distribución geográfica; siendo uno de los objetivos primordiales de la pesca ribereña junto con otras especies de pargos (Conapesca, 2002-2011).

Debido a sus hábitos solitarios y a su comportamiento territorial, los mayores tamaños no se capturan en grandes cantidades y la captura se realiza en una franja costera de 15 millas de la costa sobre bajos rocosos, dentro de bahías principalmente (Ponce et al., 2005).

La pesca ribereña es multiespecífica, por consecuencia se tiene una alta diversidad de artes de pesca, las cuales se pueden resumir en siete tipos con diferente poder de pesca: trasmallos o redes agalleras, atarrayas, cimbras o palangres, cuerdas o líneas de mano, trampas y pesca por buceo autónomo, libre o con compresor. En cada sistema de captura existen variantes de acuerdo a la especie objetivo, a su temporalidad y la localidad; lo que promueve al pescador a realizar adaptaciones particulares a su sistema de captura (Santamaría y Chávez, 1999; Ponce et al 2005; Conapesca, 2011). Un factor muy importante, asociado a su pesquería multiespecífica, es que los datos de pesca no se desglosan por especie; dificultando una administración adecuada del recurso. Por ello también es relevante el estudio, pues dar a

conocer los niveles de diversidad de la especie, implica un esfuerzo para inducir el inicio de una administración específica.

En México, la actividad se lleva a cabo durante todo el año, en un período aproximado de 200 a 250 días laborables por pescadores que forman en su mayoría Sociedades Cooperativas de Producción Pesquera (SCPP) y Uniones de pescadores (UP) pero además hay miles de pescadores libres (INAPESCA, 2006).

Basándonos en datos existentes a partir de 1940, es en la década de los 60's cuando se logra un primer crecimiento de la pesquería, pero es hasta 1980 cuando la pesca de huachinango llega a los niveles de una pesquería establecida. Las estadísticas obtenidas de los anuarios de pesca muestran que la mayoría de los estados mantienen estable su captura, aunque con fluctuaciones (Conapesca, 2002-2011; INAPESCA, 2006).

A nivel de volumen, el huachinango se encuentra en el lugar 26° de la producción nacional pesquera. Aunque la tasa de crecimiento anual de producción, del 2002 al 2011, fue de - 0.15% (Conapesca, 2011).

El estado de su pesquería es diferencial a lo largo del país; desde moderadamente explotada en Baja California Sur (Díaz-Uribe et. al. 2004) y Oaxaca (Ramos-Cruz, 2001); a sobre explotada en Guerrero (Santamaría y Chávez, 1999).

En el 2001, Espino y colaboradores, con datos de 16 años procedentes del estado de Colima, analizaron la longitud estándar promedio mensual y concluyeron que a pesar de la pesca continua, hasta ese entonces, no había afectación en la composición de tallas.

De manera general, el estatus de su pesquería, se declara como explotado al máximo, actualmente no existe ninguna medida regulatoria dirigida a las especies que son objetivo de la captura ribereña, sólo se requiere de un permiso de pesca de escama. El tipo de modelo para su evaluación y manejo es de producción excedente, tendencia de la Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE) y de diferencia de retraso (determinístico) (Inapesca, 2006).

Como se puede apreciar en la información de la Tabla 1, las localidades que dominaron la producción en el periodo de 1993 al 2003, han sido: Baja California Sur, Jalisco, Nayarit, Guerrero y Oaxaca con valores máximos de 1047, 925, 808, 1076 y 1196 toneladas anuales, respectivamente. El estado de Guerrero se vio desplazado los últimos cinco años de dicha

década; teniendo valores máximos de 1,076 a 994 toneladas anuales en el periodo 1993-1997 para pasar a valores de 459-205 toneladas anuales, saliendo de los principales productores durante 1998-2003. Mientras que Baja California Sur se conservó durante todo el periodo 1993-2011 como un principal estado productor con valores de 1,047 a 432 toneladas anuales. Y el estado de Oaxaca tuvo con un máximo de 1,196 en el 2003 (Conapesca, 2011).

Durante los siete años siguientes (de 2004-2011), los estados de Baja California Sur, Oaxaca y Jalisco fueron los principales productores. En el 2011 las principales entidades productoras de huachinango fueron Baja California Sur con 826, Guerrero con 656 y Oaxaca con 640 toneladas anuales (Conapesca, 2011).

Sin embargo, dejando de lado a los primeros productores, el huachinango es el principal componente de la pesca de los estados de: Guerrero, donde ocupa el 2° lugar en importancia; Jalisco, 3er lugar; Michoacán, 5° lugar; Nayarit, 7° lugar y Oaxaca, donde el huachinango es el 4° producto más importante (Conapesca, 2011).

Remarcando que los datos oficiales de la Conapesca y de otras instituciones sobre el volumen de la producción pesquera, a partir de 1940 (Figura 5), muestran una parte del aprovechamiento histórico, pero no pertenecen exclusivamente a *Lutjanus peru*, sino a un conjunto total de diversos pargos, esto gracias al estatus multiespecífico de su pesca.

Los datos oficiales de la producción exclusiva del Pacífico, sólo están disponibles a partir de 1993 (Tabla 1). Basándonos en estos y posteriores Anuarios Estadísticos de Acuicultura y Pesca (2003 al 2011), se pudo describir la variación histórica exclusiva del Pacífico en peso vivo de 1993 al 2011. Resaltando que son datos multiespecíficos y no exclusivos del huachinango *Lutjanus peru*, ya que son nombrados como “guachinangos” (ó huachinangos), diversas especies de pargos rojizos, incluyendo a los del Pacífico: *Lutjanus peru* (huachinango del pacífico, especie en la que nos enfocamos), *L. campechanus* (huachinango del golfo), *L. aratus*, *L. colorado* y *L. guttatus*. Y a los pargos del del Golfo de México como: *L. purpureous*, *L. synagris*, *L. bucanella*, *L. vivanus* y *Rhomboplites aurorubens* entre otros posibles. Por lo que todo registro sólo es ilustrativo de los pargos en general y no particularmente de *Lutjanus peru*.

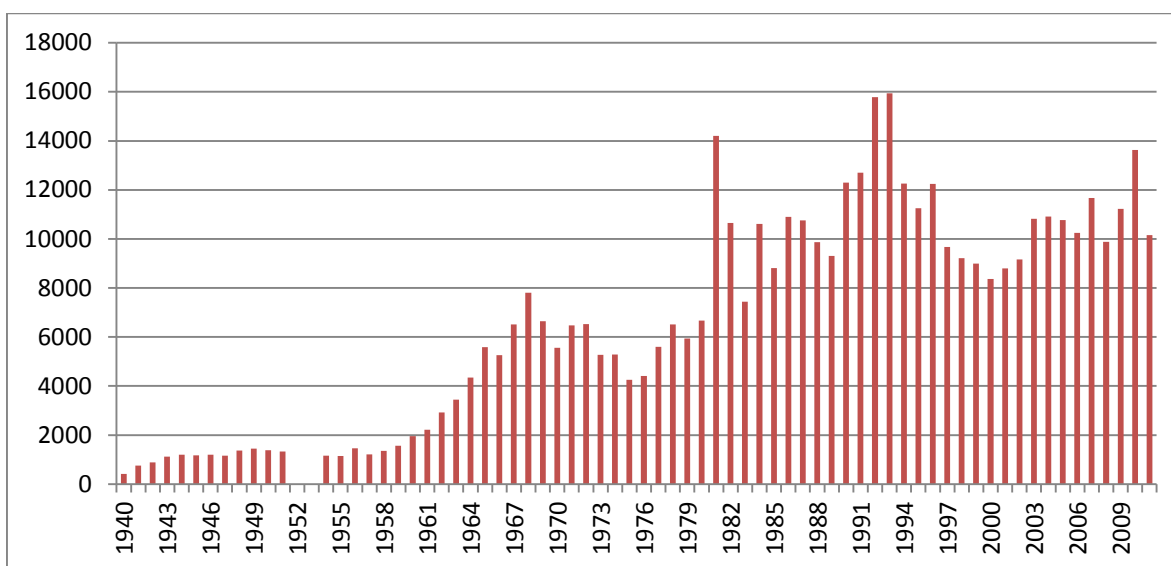


Figura 5.- Serie histórica (1940-2011) de peso desembarcado, capturas a nivel nacional que incluyen a diversos huachinangos además de *Lutjanus peru* a nivel nacional, construida a partir de datos del Anuario Estadístico de Acuicultura y pesca 2003 y posteriores. Eje x = años, y = toneladas

Tabla 1.- Datos de producción de huachinango 1993-2003 para el litoral Pacífico y por estado, tomados del anuario estadístico de acuicultura y pesca 2003.

| ENTIDAD | 1993 | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2003 |
|-----------------------------|---------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| BAJA CALIFORNIA | - | 41 | 10 | 9 | 13 | 1 | 2 | 4 | 2 | 3 | 2 |
| BAJA CALIFORNIA SUR | 432 | 719 | 655 | 880 | 624 | 789 | 633 | 1,047 | 931 | 930 | 720 |
| CHIAPAS | 290 | 298 | 198 | 321 | 108 | 85 | 84 | 4 | 1 | 4 | 16 |
| COLIMA | 430 | 336 | 282 | 297 | 162 | 198 | 157 | 243 | 153 | 130 | 138 |
| GUERRERO | 1,076 | 782 | 870 | 994 | 594 | 336 | 210 | 205 | 229 | 355 | 459 |
| JALISCO | 512 | 492 | 462 | 925 | 496 | 651 | 545 | 422 | 467 | 403 | 547 |
| MICHOACÁN | 191 | 215 | 268 | 330 | 278 | 263 | 208 | 265 | 287 | 289 | 242 |
| NAYARIT | 808 | 681 | 605 | 672 | 315 | 375 | 552 | 275 | 465 | 502 | 587 |
| OAXACA | 288 | 265 | 276 | 293 | 293 | 568 | 389 | 523 | 530 | 872 | 1,196 |
| SINALOA | 167 | 245 | 133 | 164 | 195 | 95 | 167 | 249 | 163 | 118 | 260 |
| SONORA | 218 | 91 | 51 | 32 | 45 | 29 | 47 | 163 | 158 | 127 | 146 |
| LITORAL DEL PACÍFICO | 4,412 | 4,165 | 3,810 | 4,917 | 3,123 | 3,390 | 2,994 | 3,399 | 3,388 | 3,733 | 4314 |
| TOTAL Pacífico+Golfo | 11,617 | 9,084 | 8,524 | 9,472 | 7,342 | 6,782 | 6,439 | 6,132 | 6,104 | 6,299 | 6966 |

Tabla 2.- Serie histórica nacional de peso vivo capturado de 1993-2011. Total nacional, desglosado en Pacífico y por entidad federativa. Es importante remarcar que incluye a diversos huachinangos además de *Lutjanus peru*. Los datos fueron colectados de los Anuarios estadísticos de la Conapesca de las fechas que se incluyen.

| Año | Total | Localidades | | | | | | | | | | | |
|------|--------|--------------|-------|-------|--------|---------|---------|---------|--------|-------|----------|--------|---------|
| | | PACÍFICO | B. C. | B.C.S | SONORA | SINALOA | NAYARIT | JALISCO | COLIMA | MICH. | GUERRERO | OAXACA | CHIAPAS |
| 1993 | 11,617 | 4,412 | - | 432 | 218 | 167 | 808 | 512 | 430 | 191 | 1,076 | 288 | 290 |
| 1994 | 9,084 | 4,165 | 41 | 719 | 91 | 245 | 681 | 492 | 336 | 215 | 768 | 265 | 298 |
| 1995 | 8,524 | 3,810 | 10 | 655 | 51 | 133 | 605 | 462 | 282 | 268 | 870 | 276 | 198 |
| 1996 | 9,472 | 4,917 | 9 | 880 | 32 | 164 | 672 | 925 | 297 | 330 | 994 | 293 | 321 |
| 1997 | 7,342 | 3,123 | 13 | 624 | 45 | 195 | 315 | 496 | 162 | 278 | 594 | 293 | 108 |
| 1998 | 6,782 | 3,390 | 1 | 789 | 29 | 95 | 375 | 651 | 198 | 263 | 336 | 568 | 85 |
| 1999 | 6,439 | 2,994 | 2 | 633 | 47 | 167 | 552 | 545 | 157 | 208 | 210 | 389 | 84 |
| 2000 | 6,132 | 3,399 | 4 | 1,047 | 163 | 249 | 275 | 422 | 243 | 265 | 205 | 523 | 4 |
| 2001 | 6,104 | 3,388 | 2 | 931 | 158 | 163 | 465 | 467 | 153 | 287 | 229 | 530 | 1 |
| 2002 | 6,299 | 3,733 | 3 | 930 | 127 | 118 | 502 | 403 | 130 | 289 | 355 | 872 | 4 |
| 2003 | 6,744 | 4,147 | 2 | 667 | 145 | 238 | 536 | 546 | 137 | 232 | 459 | 1,195 | 16 |
| 2004 | 7,405 | 4,487 | 3 | 634 | 181 | 378 | 573 | 826 | 162 | 302 | 399 | 1,023 | 6 |
| 2005 | 7,431 | 4,259 | 4 | 840 | 217 | 333 | 451 | 605 | 134 | 323 | 512 | 821 | 19 |
| 2006 | 7,032 | 4,406 | 2 | 871 | 282 | 430 | 298 | 724 | 111 | 285 | 581 | 802 | 21 |
| 2007 | 7,546 | 4,653 | 2 | 632 | 126 | 33 | 448 | 1,220 | 291 | 402 | 874 | 457 | 168 |
| 2008 | 6,114 | 3,540 | 0 | 561 | 80 | 236 | 334 | 680 | 71 | 396 | 609 | 533 | 40 |
| 2009 | 6,701 | 3,842 | 1 | 612 | 168 | 341 | 376 | 700 | 53 | 295 | 741 | 515 | 41 |
| 2010 | 8,175 | 4,603 | 1 | 1,014 | 229 | 366 | 599 | 803 | 121 | 199 | 478 | 756 | 38 |
| 2011 | 6,206 | 3,496 | 0 | 826 | 36 | 187 | 323 | 423 | 157 | 221 | 656 | 640 | 27 |

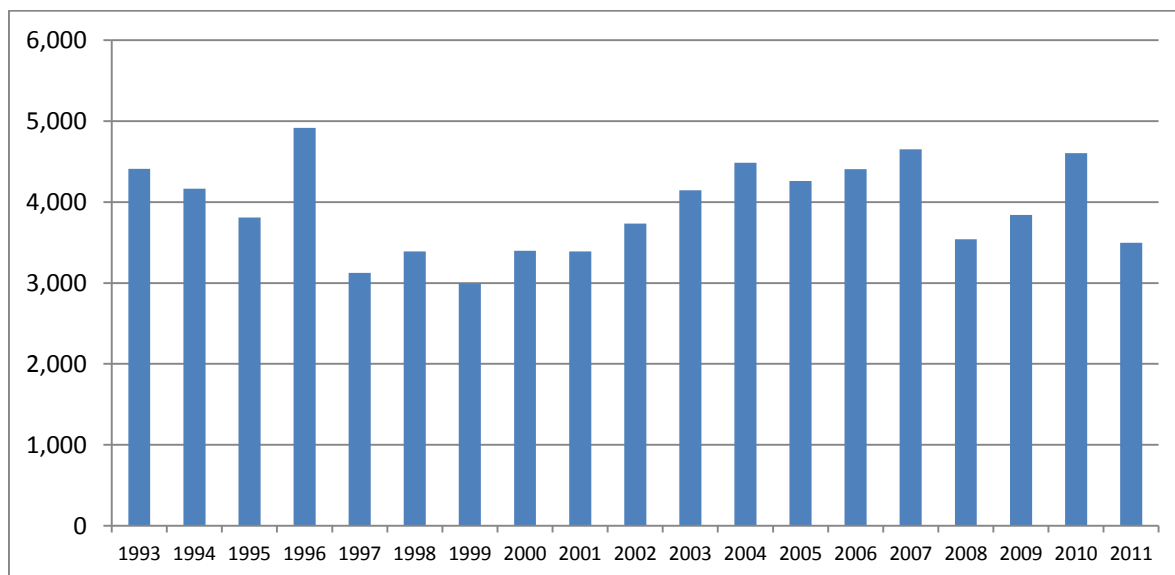


Figura 6.- Datos históricos de peso vivo en capturas de huachinangos (incluye a *L. peru*, pero no exclusivos de esta especie) sólo del litoral Pacífico de 1993-2011 construida a partir de datos de los Anuarios estadísticos de acuicultura y pesca. En el eje x = años, y = toneladas.

La estructura económica de la pesquería regional es influenciada por los mercados internacionales y se basa en una economía abierta de las especies tradicionalmente consumidas; se puede volver un artículo de comida caro, generando el incremento de su precio en el mercado internacional, asociado a la tasa de crecimiento demográfico (Ponce et al., 2005).

Aunque el volumen de la producción de huachinango está situada en el lugar 26° a nivel nacional, por su valor económico se sitúa en el lugar 11° en el contexto económico. A nivel nacional durante el 2011 significó un ingreso del orden de \$253 689 000.00 MN para 6 067 toneladas (valor a precio de playa o primera mano) y de \$135 984 000.00 MN, solo para la producción del Pacífico (de un total de 17 785 719.00 MN). Sin embargo, estos valores pueden variar según la época del año, ya que se manejan precios por demanda (Conapesca, 2011).

Según información recabada de pescadores y permisionarios, poco a poco se le asigna un mejor precio a la captura obtenida con anzuelo, ya que el producto se considera mejor que el capturado con red o el descargado de un barco camaronero, siendo este último el de más bajo valor comercial. En todos los estados, los peces denominados de “orden” o “platilleros” (tallas de 20 a 30 cm de longitud total) alcanzan el mayor valor debido a la demanda para la venta restaurantera (Inapesca, 2006).

Existe la necesidad de modificar las modalidades de aprovechamiento del recurso a fin de evitar efectos negativos graves sobre las poblaciones que sustentan esta pesquería. Se cree que la población actual está compuesta de peces relativamente más jóvenes y menos fecundos porque el esfuerzo de pesca ha menguado a los individuos más grandes y prolíficos. Como resultado, la biomasa del “*stock*” de desove y de los huevos totales ha disminuido (Ponce et al., 2005).

2.6 Stocks o poblaciones locales y *Lutjanus peru*

Para impulsar la conservación o el manejo adecuado de un recurso vivo, primero se tiene que definir a la población o conjunto a conservar, ya que la unidad mínima de evolución, no es la especie, sino la población, por ello es necesario definir una unidad de manejo (Ryder, 1986; Beamish et al., 2009). Un concepto funcional para este fin, que permite proponer unidades de manejo por debajo del nivel de especie con datos moleculares, es el de las ESU's por sus siglas en inglés, que significan **Unidades Evolutivas Significativas (UES)**, un término acuñado por Ryder (1986) y que cobró mayor importancia bajo dicho contexto, al poder identificar de manera precisa un conjunto de manejo que refleje la importancia evolutiva de los linajes dentro de las especies (Avise y Hamrick, 2000; Avise, 2000). Sin embargo este término ha sido usado a cualquier nivel taxonómico, ya sea de especie, subespecie, población o raza. Además, para organismos marinos, ha sido remplazado por el término **stock** (Ryder, 1986; Beamish et al., 2009).

A nivel mundial, desde que se reconoció que la mayoría de las especies se componen de múltiples poblaciones o stocks, los métodos genéticos se han vuelto indispensables para la correcta administración de las pesquerías. En especial mediante el uso de marcadores selectivamente neutros para dar seguimiento a los niveles de diversidad genética dentro de las poblaciones y así evaluar sus niveles de conectividad (Waples y Naish, 2009).

Una población se puede definir como un grupo de individuos de la misma especie, que comparten el mismo espacio y tiempo, que se reproducen entre sí, y son genéticamente similares- (Rabinovich, 1980; Krebs, 1985; MacMahon et al., 1978). Mientras que un stock se refiere a un subconjunto de una especie bien delimitado geográficamente, que se mezcla poco con los grupos adyacentes y, por lo tanto, posee un acervo común de genes y que es suficientemente singular, que lo diferencia de otros subconjuntos para que pueda considerarse un sistema con integridad temporal y espacial que se auto perpetúa (Cushing, 1968; Booke, 1981; Ihssen et al., 1981; Mac Lean y Evans, 1981).

La evaluación de stocks es sobre todo una cuestión operativa, importante para efectos de la ordenación pesquera pues busca aportar elementos para la explotación óptima de recursos acuáticos vivos, limitados pero renovables (Gulland, 1983).

En este sentido, la genética de poblaciones a través de la definición de stocks, puede aportar información vital que permita, por un lado, el rendimiento máximo de una pesquería de una manera adecuada, y por otro, atender los principios útiles que pudieran desembocar en la conservación (Sparre y Venema, 1997).

Sin embargo, la dinámica de muchas especies no encaja en un modelo de múltiples stocks. Tal es el caso de muchos de lutjánidos y otros teleostios, que tienden a estar conformados por una sola población panmíctica a lo largo de amplias distribuciones (Garber et al., 2004; Zhang et al., 2006; Vasconcelos et al., 2008; Saillant et al., 2010; Portnoy y Gold 2013). Para explicar esto podríamos recurrir a un modelo **metapoblacional**.

Una población puede verse como una unidad más cerrada, que está fuertemente asociadas con un área geográfica, donde los individuos que la conforman se ubican en un lugar y tiempo determinados, y cualquier otro individuo que esté fuera de ese espacio, tiende a no pertenecer a la población, debido a que no tiene la misma posibilidad de interacción que los demás. En un modelo así, la dinámica poblacional está determinada principalmente por la natalidad y la mortalidad, pues aunque la inmigración y la emigración estén implícitas son de poca importancia (Rabinovich, 1980; Krebs, 1985).

Sin embargo muchas poblaciones naturales no se apegan al esquema anterior, y su dinámica poblacional está primordialmente regulada por la migración (además de la natalidad y mortalidad), constituyendo grupos de individuos (o poblaciones) provenientes de más de una localidad. Esto es una metapoblación (más allá de la población), término acuñado por Levins en 1969 que se puede simplificar como población de poblaciones.

Así, algunas poblaciones, pudieran estar funcionando como grupos mucho más conectados por individuos migrantes, y por tanto conservar menos independencia (Hanski y Gilpin, 1991 y 1997; Hanski y Simberloff, 1997). En una población, el incremento en el número de individuos es el resultado directo de un mayor número de nacimientos, mientras que en una metapoblación, el incremento es resultado del número de poblaciones locales que la componen. Cuando en una población el número de individuos disminuye, se debe a una mayor mortalidad, mientras que en una metapoblación, el mismo efecto es resultado de la extinción de una o algunas de las poblaciones locales (Hanski y Gilpin, 1991 y 1997; Hanski y Simberloff, 1997; Harrison y Taylor, 1997).

Este concepto de metapoblación se adapta muy bien para explicar la dinámica de muchas especies marinas (Grimm et al., 2003; Kritzer y Sale, 2006), pues el panorama general de su variación tiende ser alto, con señales de divergencia débiles; que por lo común son congruentes con su capacidad de dispersión, la presencia de patrones filopátricos y con las características oceanográficas (Piñero et al., 2008).

Por ello, es tan importante la biología de la especie, ya que si esta posee una gran capacidad reproductiva y por lo general mantiene grandes tamaños efectivos, puede ser capaz de mantener altos niveles de variación génica, y si además posee una alta capacidad de dispersión, el flujo génico ayudará a homogenizar a las poblaciones, dependiendo también de la extensión del área en la que habita y si en esta existen obstáculos, como las barreras biogeográficas.

El primer estudio de variación genética en *Lutjanus peru* se hizo con un análisis de fragmentos de restricción (RFLP's) sobre la región control del ADNmt (Rocha O. A. y Sandoval-Castillo R. J., 2003). Se reportaron altos niveles de diversidad haplotípica y nucleotídica en 100 organismos analizados provenientes de las costas de Baja California Sur, Sinaloa y Jalisco. La mayor fracción de la variabilidad fue detectada sólo con una de las cinco enzimas de restricción utilizadas. El análisis de heterogeneidad de las frecuencias haplotípicas no fue significativo; al igual que los valores de índices de fijación de Wright y su análogo molecular Φ_{ST} . Y el análisis de variancia molecular (AMOVA) no encontró diferencias entre las poblaciones. Además no se detectó ningún patrón filogeográfico.

Dado que el estudio genético anterior era el único para el huachinango del Pacífico antes de esta tesis, como punto de partida, *Lutjanus peru* en México, podría estar conformado por un solo stock o una sola gran población panmíctica sin subdivisión o estructura genética. Para lo que se realiza este estudio con secuencias y entre localidades más alejadas.

2.7 Área de estudio

Los especialistas han definido las regiones ecológicas marinas de las aguas aledañas a norteamérica. En la publicación *Capital Natural de México vol. I*, se dan a conocer las ocho ecorregiones marinas en México, de estas, seis se encuentran en el Pacífico mexicano y se han clasificado de acuerdo a las zonas de vida, en pelágicos (asociados a las masas de agua) y bentónicos (asociados a fondos marinos). Ambas relacionadas con los biotipos (de fondos y litorales arenosos, rocosos, entre otros.) y con las biocenosis características (ecosistemas de arrecifes de coral, de maglares, entre otros.); y a su vez cada zona se diferencia en costera (nerítica) y oceánica o marina (Wilkinson et al., en prensa).

Así, han asignado tres niveles anidados que reflejan las condiciones particulares en el ámbito global, regional o local. En el nivel I (Figura 7), las clasificaciones se rigen por las diferencias de temperatura, corrientes y circulación de masas de agua. La distribución de *Lutjanus peru* en México abarca cinco: 16) *Pacífico centroamericano*, 17) *Pacífico transicional mexicano*, 18) *Golfo de California* y 19) *Pacífico sudcaliforniano* (Lara-Lara et al., 2008).

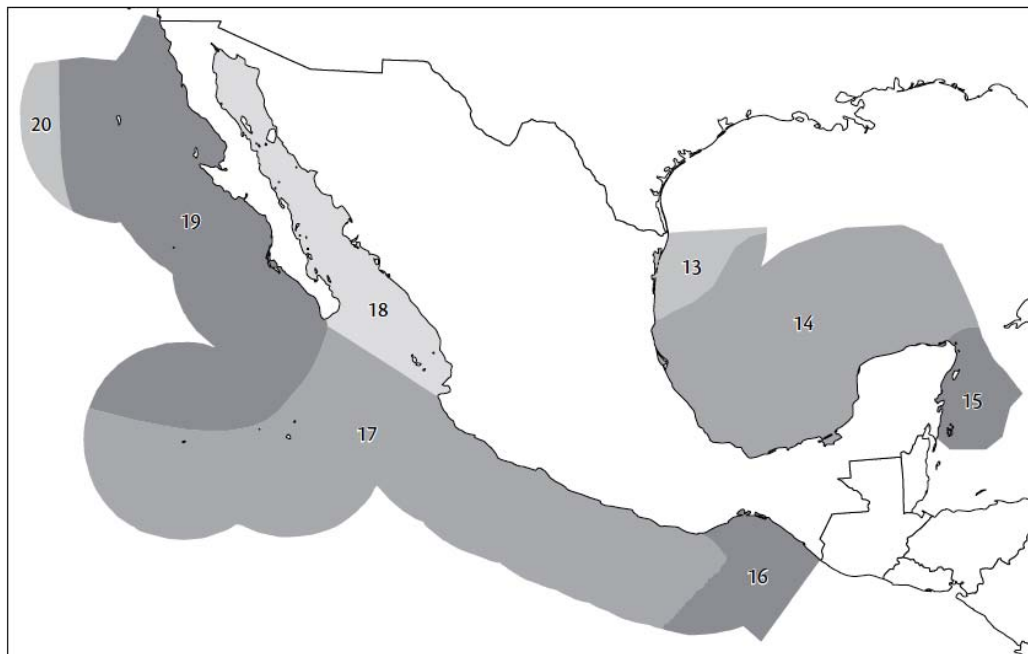
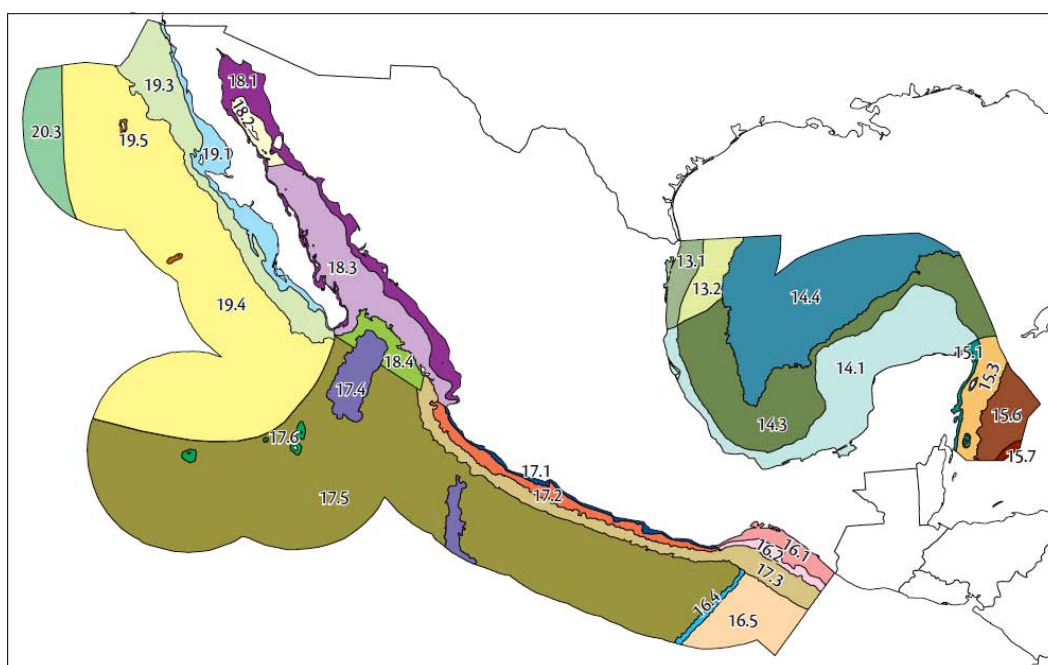


Figura 7.- Ecorregiones marinas nivel I. Tomada de Lara et al., 2008

En el nivel II, se refleja la distribución de los ambientes bentónicos e incluye las diferencias entre los ambientes bentónico-nerítico (sobre la plataforma continental hasta una profundidad aproximada de 200m.) y los pelágicos-oceánicos (zonas epipelágica, mesopelágica, batipelágica y abisopelágica). En este nivel, las morfoestructuras a gran escala, taludes continentales, planicies abisales, islas oceánicas, fosas y cadenas montañosas submarinas son utilizadas para caracterizar el fondo marino en su profundidad y topografía.

En este nivel los fondos de los mares mexicanos quedan comprendidos en 28 regiones, pero para la distribución de *Lutjanus peru*, los más importantes son los siguientes 16 (Figura 8) (Lara-Lara et al., 2008)



| | |
|--|--|
| 16.1 Plataforma del Golfo de Tehuantepec | 16.2 Talud del Golfo de Tehuantepec |
| 16.4 Cresta de Tehuantepec | 16.5 Cuenca de Guatemala |
| 17.1 Plataforma del Pacífico transicional mexicano | 17.2 Talud del Pacífico transicional mexicano |
| 17.3 Trincheras mesoamericanas | 17.4 Dorsal del Pacífico oriental |
| 17.5 Planicies y montañas marinas del Pacífico transicional mexicano | 17.6 Archipiélago oceánico Revillagigedo |
| 18.1 Plataforma coresiana | 18.3 Talud y depresiones del Golfo de California |
| 18.4 Planicies y montañas marinas del Golfo de California | 19.1 Plataforma sandieguina |
| 19.3 Margen continental de Baja California | 19.4 Planicies y montañas marinas del Pacífico sudcaliforniano |

Figura 8.- Ecorregiones marinas nivel II, ámbitos costeros y pelágicos (Lara et al., 2008).

Finalmente en el nivel III, se capturan variaciones localmente significativas para cada una de las 24 regiones en que se subdivide la plataforma continental mexicana y los ambientes estuarinos adyacentes. Estas regiones ecológicas, son las que concentran la mayor parte de las pesquerías, y dentro de la distribución del huachinango del pacífico, podemos distinguir ocho (Figura 9) (Lara-Lara et al., 2008).

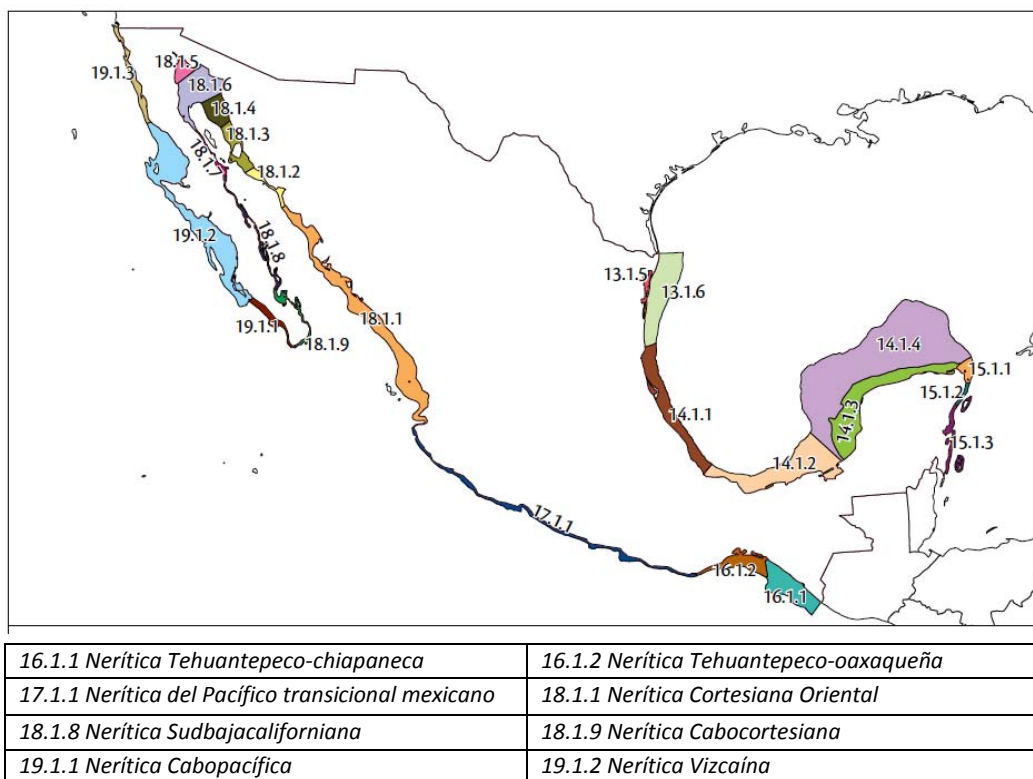


Figura 9.- Ecorregiones marinas nivel III, zonas costeras.

Esta información nos da una perspectiva de cuan variable puede ser el hábitat en el Pacífico Oriental tropical y de cuantas maneras diferentes puede clasificarse en distintas zonas. Sin embargo, los criterios más importantes, o que se pueden relacionar directamente con el huachinango *Lutjanus peru*, se refieren a las diferencias de fondo, duro, rocoso, coralino o blando. Así, sumadas a las diferencias entre las ecorregiones costeras; está la presencia de dos grandes discontinuidades de playa arenosa entre los largos tramos de costa rocosa predominantes.

El tramo de playa arenosa, del sur de Topolobampo a Mazatlán tiene 370 km de ancho, y compone la *brecha de Sinaloa*; mientras que del istmo de Tehuantepec al Golfo de Fonseca existe una discontinuidad de 1000 km también de playa arenosa, denominada como *brecha*

Centroamericana (Springer, 1959; Walker, 1960; Rosenblatt, 1967; Dawson, 1975; Hastings, 2000; Craig et al., 2006). Tales discontinuidades han desempeñado un papel importante en la especiación dentro de la región (Hastings, 2000; Pondella et al., 2003). Y han ayudado a dividir al Pacífico Oriental Tropical en tres provincias biogeográficas: 1) Provincia de Cortéz, 2) Provincia de México y 3) Provincia Panámica (Figura 10).

Por todo lo anterior, el Pacífico Oriental Tropical, es considerado como un sistema modelo para examinar la distribución de peces costeros que se ven afectados por las características del hábitat. Así como para probar la capacidad de especies costeras con estadios larvarios pelágicos, y evaluar el grado en que estas brechas desempeñan un papel en la conducción a la diferenciación (Springer, 1959; Rosenblat, 1967; Waples, 1987; Allen y Robertson, 1994; Hastings, 2000; Mora y Robertson, 2004; Craig et al., 2006). Lo que resulta fundamental para este estudio, pues podrían estar afectando la conectividad entre los huachinangos de las localidades más alejadas, representando barreras para el movimiento de los huachinangos juveniles, debido a la distancia que estos deben recorrer antes de encontrar su hábitat y establecerse.

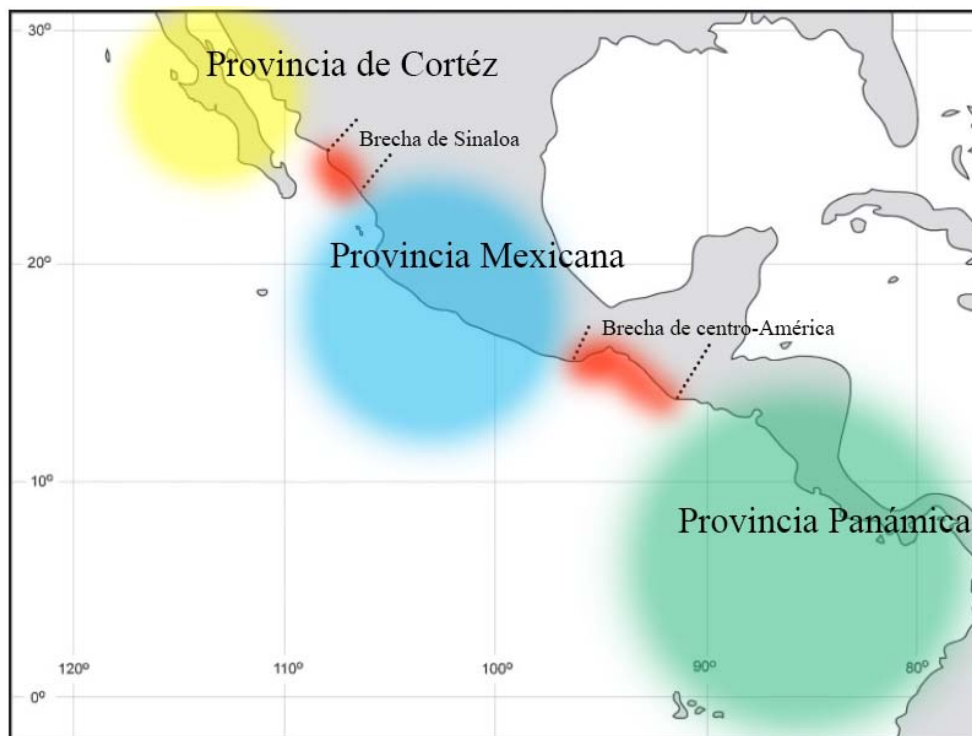


Figura 10.- Provincias Biogeográficas, adaptado de Craig et al., 2006.

2.8 Corrientes marinas en el área de estudio.

En los sistemas marinos, confluyen diferentes corrientes oceánicas, como en el Pacífico Oriental tropical, un área altamente dinámica interconectada por una red de corrientes superficiales y profundas (Lara-Lara et al., 2008).

Estas corrientes tienen mayor interacción desde México, hasta Perú, pasando por Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador, que es también donde se distribuye *Lutjanus peru*. Para este estudio, es necesario enfocarse en la región mexicana que va desde el Golfo de California (23°N), pasando por la alberca cálida mexicana (ACM o alberca cálida del Pacífico Oriental entre los 20°N y 15°N) y al sur del Golfo de Tehuantepec (14.5°N) (Trasviña et al., 2002 y 2008; Kessler, 2006).

Dentro de los ecosistemas de la plataforma, existen los denominados sistemas de surgencias costeras, que son totalmente diferenciables de otros tipos de ecosistemas marinos, debido a sus características de estructuración trófica y ciclos de los materiales. Aunque en el mundo estos sistemas representan solamente el 0.1% del área oceánica, contribuyen en el 50% del volumen de peces capturados, aproximadamente, por lo tanto están asociados a muchas pesquerías importantes, también, se relacionan con los centros de alta presión atmosférica, ya que los vientos que se dirigen al Ecuador son los que les dan origen (Ryther, 1968). Las surgencias más céntricas se dan gracias a los vientos provenientes del continente (Fiedler, 1992, Tomczak y Godfrey, 1994). En el Pacífico mexicano, además de las surgencias de la costa de Baja California, encontramos eventos de surgencias en el Golfo de California, el Cabo Corrientes y el Golfo de Tehuantepec (Lara-Lara et al., 2008).

Desde Cromwell (1958) y Wyrтки en (1965) se han mapeado las principales corrientes superficiales del Pacífico Oriental Tropical y sus cambios estacionales, y existen revisiones recientes, tales como las de Trasviña y Andrade (2002) o Kessler (2006) donde han ido mejorando los esquemas y explicaciones. Modelos visuales muy modernos han sido obtenidos por la NASA, como el Ocean Surface Current Analysis Real-time (“OSCAR”) (2008-2012), un análisis de corrientes oceánicas superficiales en tiempo real enfocado en las velocidades de las corrientes. Así mismo, están los mapas de corrientes y temperatura, logrados con el proyecto Estimating the Circulation and Climate of the Ocean, Phase II (“ECCO2”- 2011) donde utilizan datos mundiales actuales para hipotetizar futuros escenarios de cambio

climático (NASA, 2013). Lo cual demuestra que las corrientes poseen una dinámica bastante compleja.

En 2006, Kessler realizó un esquema general de las corrientes e identificó las regiones donde las interconexiones no son claras o son muy complejas. Este esquema es muy útil para resumir la dinámica de la zona para de estudio (Figura 11).

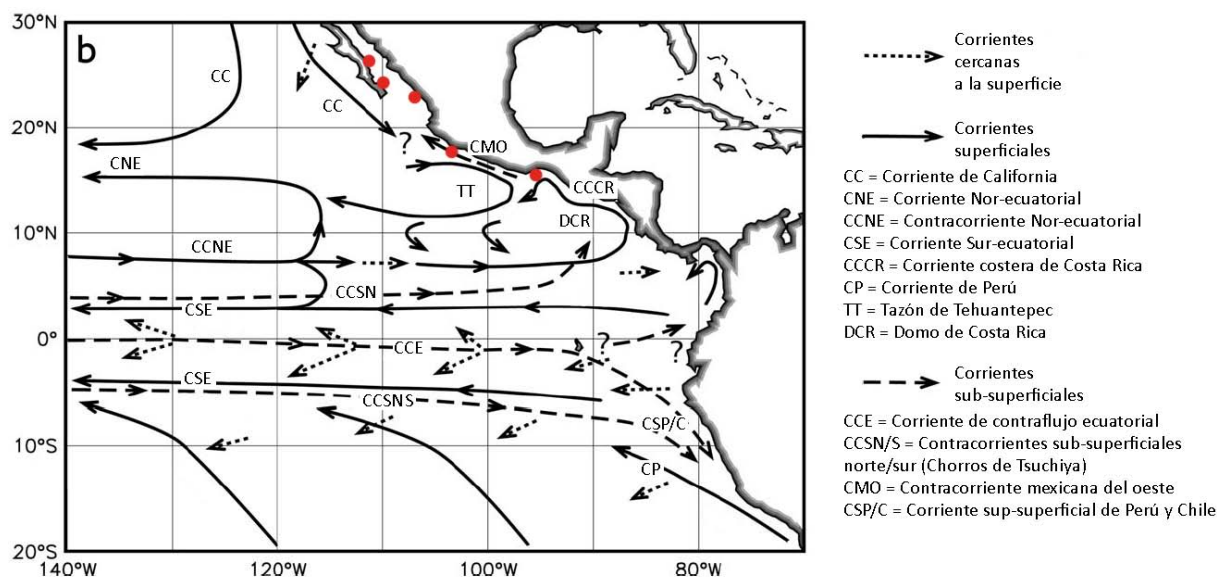


Figura 11.- Esquema general de corrientes del Pacífico Oriental Tropical. Modificado de Kessler 2006. Los signos de interrogación identifican las zonas donde las interacciones entre corrientes no son del todo claras o son muy complejas.

La boca del golfo de California es una región transicional donde confluyen masas de agua de diferentes orígenes y características, que al chocar generan remolinos de mesoescala (Farber et al., 2010 y Maske et al., 2010). Las tres principales masas, presentan propiedades contrastantes de salinidad y son las masas del golfo de California, las aguas tropicales o ecuatoriales superficiales y las aguas de la Corriente de California (CC); que arriban estacionalmente de mayo a junio con una mayor presencia superficial cuya firma distintiva es la salinidad más baja de la región. Existe variabilidad estacional de las corrientes de gran escala, modulada por la expresión superficial de la CC y por el arribo de las aguas tropicales que avanzan desde el sur en el verano (Figura 11).

La Alberca Cálida Mexicana (ACM) se localiza a lo largo de la costa de los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero y parte de Oaxaca. Su característica principal es la

temperatura superficial, siempre igual o mayor a los 28°C (Trasviña et al., 1999). En la región oceánica la circulación es débil ya que hay muy poca influencia de corrientes de gran escala (Niiler 2001). Strub y James (2002a) reportan direcciones de flujo hacia el sur durante el invierno y hacia el norte el resto del año. Existe además una variabilidad interanual debida al ENSO (siglas en inglés de El Niño – Oscilación del Sur), como ocurrió en 1997-1998, donde varios autores reportaron una intensificación de las corrientes (Grotsky y Carton, 2001 y Strub y James, 2002b y c).

El golfo de Tehuantepec consta de un solo cabo en su extremo occidental, su cabeza está en el Puerto de Salina Cruz, Oaxaca. La costa oriental se prolonga recta hacia Chiapas y la frontera con Guatemala y está bordeada por un talud continental abrupto que desciende hacia la Trinchera Mesoamericana a profundidades de 4 a 5 mil metros. Su circulación es la más intensa del Pacífico tropical mexicano debido a los vientos que cruzan el istmo y soplan sobre el golfo generando remolinos de mesoescala que se pueden observar la mayor parte del año, los eventos de invierno son los más intensos (Giese et al., 1994; Barton et al., 1993; Trasviña y Barton, 1997; Barton, 2008). Durante eventos del ENSO el número de remolinos es más variable, mientras que con *El Niño* (fase cálida) aumentan, y en *La Niña* (fase fría) disminuyen (Trasviña y Andrade 2002). A diferencia de las corrientes costeras de la ACM, en el Golfo de Tehuantepec no se ha observado un flujo costero dominante afuera de los remolinos (Trasviña y Barton 2008; García et al., 2009).

Durante el invierno, el flujo principal de la Corriente de California (CC) se aleja más de la costa occidental y alimenta casi directamente a la Corriente Nor-ecuatorial (CNE), lo que podría impedir el transporte larvario desde las costas occidentales de Baja California Sur hacia el resto de la zona tropical mexicana (Figura 12) (Trasviña y Andrade, 2002).

Dentro del golfo de California, los vientos del norte a lo largo de su eje, producen una circulación hacia el sur, esta continúa a lo largo de la costa hacia el golfo de Tehuantepec, donde generan grandes giros anticiclónicos que acarrean aguas costeras hacia el interior del Pacífico hasta 110° W, aproximadamente (Figura 12) (Trasviña y Andrade, 2002).

En el golfo de Papagayo (Costa Rica), también ocurren intensos eventos de viento y se generan grandes giros anticiclónicos capaces de acarrear aguas costeras hacia el interior del Pacífico. Su trayectoria de propagación los lleva a coincidir mar afuera, con los giros de

Tehuantepec. Así mismo, existen corrientes rápidas que comunican a los golfos de Tehuantepec, Papagayo y Panamá, y se observan como flujos angostos, bien definidos que circulan en la periferia de los giros con dirección sureste. Lejos de la costa, los giros que se generan en ambos golfos siguen una trayectoria clásica de autopropagación hacia el occidente, el interior del Pacífico (Nof, 1981).

Durante el verano la Corriente Surecuatorial (CSE), permanece más cercana al norte del Ecuador, hasta 4° N. En la confluencia de la Corriente del Perú con la Contra Corriente Nor-ecuatorial (CCNE) se forma una zona donde la convergencia del flujo horizontal sugiere la existencia de un intenso movimiento tridimensional de subducción, lo que es consistente con la presencia de la Corriente del Perú (CP) al norte del Ecuador (Trasviña y Andrade, 2002).

En el golfo de Tehuantepec los vientos perpendiculares a la costa forman dipolos (ciclón-anticiclón) y se observa una propagación del giro anticiclónico hacia el oeste, hasta 105° W, esto altera la circulación a lo largo de un corredor de remolinos similar al de invierno, aunque de menor longitud. En general, es claro que la circulación hacia el Polo a lo largo de la costa de México y Centroamérica ocurre en forma de corrientes de corto alcance, mientras que la CCNE se forma como un flujo intenso, pero su circulación no alcanza la costa de centro américa. (Figura 12) (Trasviña y Andrade, 2002).

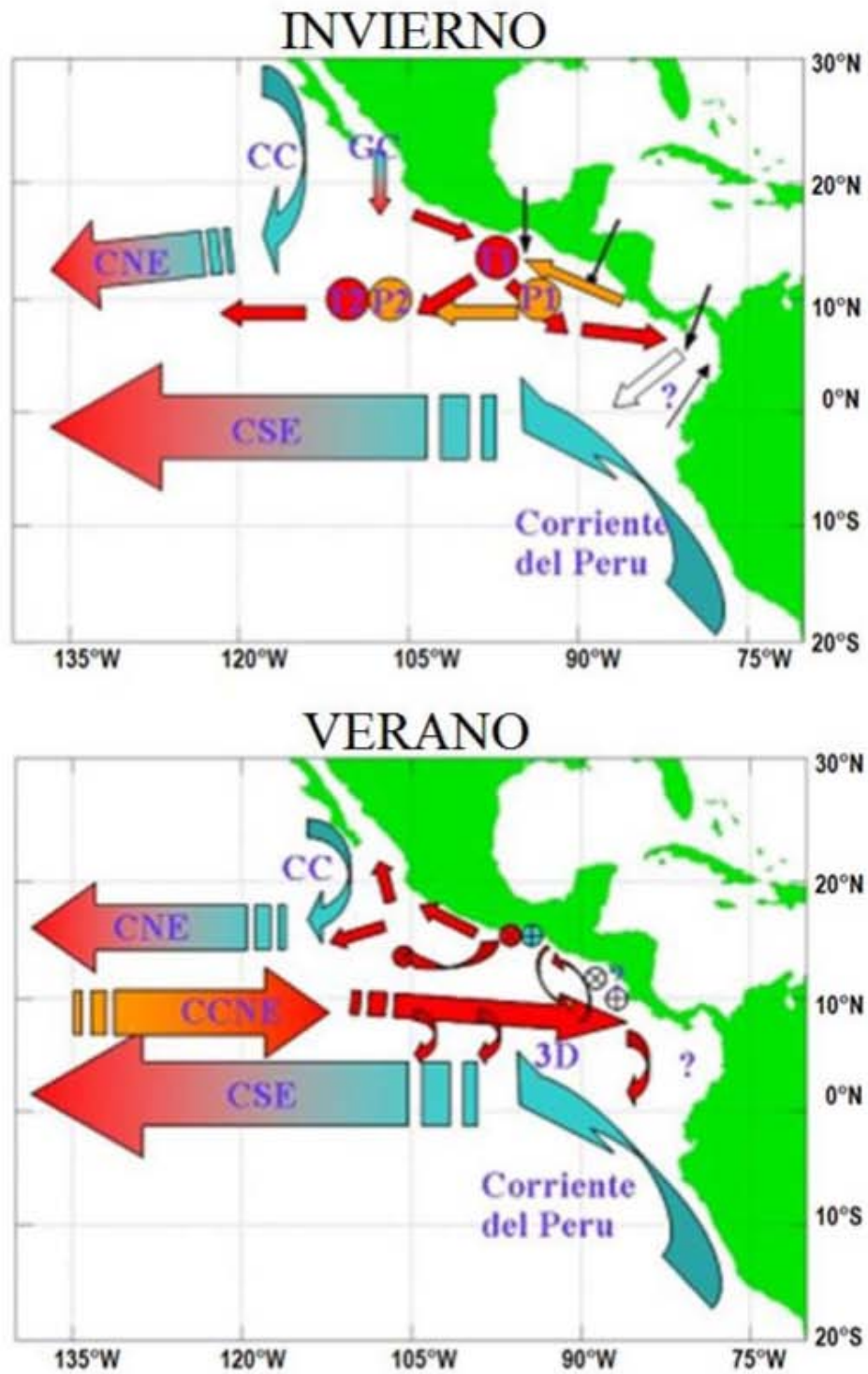


Figura 12.- Esquema de las principales diferencias de corrientes durante invierno y verano *TI- Golfo de Tehuantepec y P1-Golfo de Papagallo*. Según Trasviña y Andrade (2002).

3. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la variación de la región control del ADNmt de *Lutjanus peru* dentro del Pacífico mexicano con el propósito de conocer el grado de conectividad genética de las localidades muestreadas, así como analizar la distribución filogeográfica de los linajes presentes.

3.1 Objetivos específicos

- Determinar los valores de diversidad haplotípica (h) y nucleotídica (π), así como los índices de variabilidad genética de la región control del ADNmt.
- Determinar la estructura genética poblacional mediante estadísticos análogos a F_{st} (Φ_{ST}) entre pares de muestras y de manera jerárquica entre regiones (AMOVA y SAMOVA).
- Revelar si la información filogeográfica contenida, refleja un orden en los linajes como resultado de flujo génico limitado y si existe una divergencia significativa entre haplotipos de diferentes regiones.
- Estimar los parámetros de demografía histórica que revela el ADN mt con base en el modelo de expansión demográfica, averiguando si hay evidencia de procesos de expansión-reducción en la población.

4. HIPÓTESIS

Lutjanus peru es una especie que presenta baja movilidad en su etapa adulta y preferencia por los fondos duros, rocosos o coralinos, descrito como predominantemente sedentario, territorial y de hábitos solitarios. Por lo tanto, su capacidad de dispersión depende de la distancia que puedan alcanzar sus larvas pelágicas mediante deriva larvaria a causa de las corrientes.

Debido a las discontinuidades que se presentan a lo largo de su área de distribución, sobre todo en el tipo de fondo; se han establecido diferentes provincias biogeográficas, las que, junto con los cambios estacionales en las corrientes oceánicas, pueden significar barreras para el recambio o flujo génico entre las poblaciones más alejadas, donde las corrientes

podieran no establecer una conexión suficiente. Esto podría implicar en la existencia de una estructura poblacional conformada por stocks diferentes.

5. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Muestras de tejido

Se recolectaron un total de 132 muestras de tejido principalmente de aleta y una minoría muscular, provenientes de: La Paz (46 individuos), Loreto (15 ind.), Manzanillo (29 ind.), Mazatlán (13 ind.) y Oaxaca (29). Procedentes de la pesca comercial del Pacífico Oriental mexicano. Las muestras se almacenaron en pequeños tubos con DMSO (0.25M EDTA pH 8.0, 20% DMSO sat, NaCl) o etanol al 70% y a temperatura ambiente hasta su procesamiento.



Figura 13. Localización de los cinco sitios de muestreo de *L. peru* en el Pacífico Oriental mexicano. 1.- La Paz (46), 2.- Loreto (15), 3.- Manzanillo (29), 4.- Mazatlán (13) y 5.- Oaxaca (29).

5.2 Extracción, amplificación y secuenciación del ADN

A partir del tejido, se obtuvo ADN genómico siguiendo el protocolo de extracción Chris-Lysis descrito por Laird et al. (1991), que consta de maceración y digestión de aproximadamente 10 mg de tejido, y su posterior incubación en 500 μ L en una solución tampón de lisis (Chris-lysis: 100 mM Tris.HCl a pH 8.5, 5 mM EDTA, 0.2% SDS, 200 mM NaCl) adicionado con 15 μ L proteinasa K (Sigma-Aldrich, Cat.39450-01-6) a una temperatura de 36°C durante 12 horas. Posteriormente se separan los restos de tejido mediante una centrifugación, para después, hacer precipitar el ADN en presencia de 500 μ L de isopropanol, nuevamente se centrifuga y botón de ADN que se obtiene, se lava con 150 μ L de etanol absoluto y una última centrifugación adicional para finalmente desecar y rehidratar en solución de TE (10mM Tris.HCl, 0.1 mM EDTA a pH 7.5).

La cantidad y calidad del ADN extraído, se estimó mediante la separación electroforética de una alícuota en geles de agarosa al 1%, teñidos con GelRed y visualizados en un transiluminador de luz UV, tomando como referencia un ladder de 1000 pares de bases. El ADN extraído se almacenó a una temperatura aproximada de 4°C durante 12 horas para su correcta solubilización, después se mantuvo congelado a -20°C y para trabajar, se tomaron alícuotas concentradas y se diluyeron a concentraciones de 1:10, 1:50 (volumen:volumen), según su requerimiento para la amplificación.

Se utilizaron los marcadores universales diseñados por Lee et al. (1995) **A** (5'-ATTCCA CCTCT AACTC CCAAA GCTAG-3') y **G** (5'-CGTCG GATCC CATCT TCAGT GTTAT GCTT-3') para amplificar un fragmento de 840 pares de bases la región control del ADN mitocondrial de *L. peru* mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Fueron sintetizados por el Instituto de Biotecnología de la UNAM.

Después de algunas pruebas con diferentes diluciones de ADN (*stock*, 1:10 y 1:20) y de ensayar un gradiente de temperaturas de alineamiento para los cebadores (50-60°C), el ciclo de amplificación empleado fué: 94°C durante 5 min, seguido por 35 ciclos de 95°C x 1 min, 56°C x 90 seg y 72°C x 1 min; con una extensión final de 72°C durante 10 min, resultando en un ciclo total de 3 hrs aproximadamente.

La mezcla de reactivos se utilizó en concentraciones de 1x PCR de solución amortiguadora (buffer) (10 mM Tris-HCl 50 mM KCl, pH 8.3), 3 mM de MgCl₂, 0.2 mM de

cada dNTP, 0.1 mM de cada cebador, 1.25 unidades de Taq platinum DNA polimerasa (Invitrogen, Carlsbad, CA) y 0.30 μL de ADN (100-200 ng/ μL de los concentrados de extracción o con dilución 1:10) para obtener un volumen final de 15 μL ó 50 μL por reacción, según fuera necesario para la secuenciación.

Una vez amplificados los fragmentos, se visualizaron en geles de agarosa al 1% teñidos con GelRedTM (Biotum), en un transiluminador UV con el que se corroboró que cada muestra amplificada se presentara en bandas bien definidas.

De las muestras con amplificación positiva, se repitió la PCR para volúmenes de 50 μL y los productos obtenidos se probaron nuevamente antes de ser enviados a para su purificación y secuenciación a las empresas *Macrogen* (<http://dna.macrogen.com/eng/>) o *High Throughput Genomics Center* (<http://www.htseq.org/>). Se inició secuenciando 5 individuos, cada uno con ambos cebadores (hacia delante y reverso). De las 10 secuencias obtenidas y de acuerdo a la calidad de los cromatogramas, se decidió usar el cebador A (hacia delante) para la secuenciación de todas las muestras restantes.

5.3 Análisis de las secuencias

Las secuencias, se revisaron con ayuda del programa *Bio-Edit Sequence Alignment Editor v7.1.3* (<http://www.mbio.ncsu.edu/bioedit/bioedit.html>) diseñado por Hall (1997). Así se corroboró la calidad de los electroferogramas y se definió el inicio y término del fragmento secuenciado, resultando con una longitud consenso de secuencia de 785 a 790 pb.

Para reconocer el origen de la secuencia se realizó una búsqueda comparativa mediante *BLAST* (Basic Local Alignment Search Tool) en la base de datos del *GenBank* (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Así se observó que las secuencias obtenidas de *L. peru* se ubican en un solo grupo mostrando alineamientos más significativos con especies del género *Lutjanus* (*L. campechanus* y *L. purpureus*) con un índice de similitud del 99% y 98% respectivamente.

Una vez editadas, el total de las secuencias fueron alineadas mediante la herramienta *ClustalW Multiple alignment* (Thompson et al., 1994) (incluida en el programa *Bioedit*), y revisadas manualmente, para después generar los archivos necesarios para otros análisis.

Con el programa *JModelTest 2* (Darriba et al., 2012) se determinó el modelo de sustitución nucleotídica con mayor probabilidad de explicar los cambios en las bases; con base en la estimación de los valores de máxima verosimilitud y aplicando el criterio de Akaike para su selección (Darriba et al., 2012).

5.3.1 Diversidad y divergencia genética

Con el programa *DNAsp v5.1* (Rasas et al., 2003), se obtuvo el *número de sitios polimórficos*, que se refiere al número de sitios en el conjunto de secuencias alineadas, donde se observa al menos una mutación. Así mismo el número de sitios informativos, transiciones y transversiones, fueron obtenidos también con ayuda del software *Arlequin v3.1*. Además la *diversidad haplotípica (h)*, (que se refiere a la probabilidad con que dos haplotipos elegidos aleatoriamente en la muestra sean diferentes). Con la fórmula $h = n/n-1 (1-\sum f_i^2)$, donde “*f*” es la frecuencia del haplotipo y “*n*” el tamaño de la muestra (Nei, 1987).

La *diversidad nucleotídica (π)*, que se define como la probabilidad de que dos nucleótidos homólogos elegidos aleatoriamente sean diferentes, $\pi_n = (\sum_{i=1}^k \sum_{j<1} p_i p_j dij)/L$, donde “*dij*” es la estimación del número de mutaciones ocurridas desde la divergencia de los haplotips “*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 que la secuencia es selectivamente neutra (Nei, 1987). También fue obtenida mediante *DNAsp v5.1* (Rosas et al., 2003).

De la misma forma con el software *Arlequin v3.1* y bajo el modelo de *Tamura y Nei* determinado mediante *JModelTest v2* (Darriba et al., 2012), y los valores de significancia estimados mediante 10 000 permutaciones, se estimó el *grado de divergencia poblacional entre pares de poblaciones* mediante el estimador Φ_{ST} análogo a la F_{ST} de Wright que es un índice de disimilitud o distancia genética (Excoffier et al., 1992).

La diversidad genética entre las regiones se evaluó con un análisis jerárquico de la varianza molecular *AMOVA* obtenido con el programa *Arlequin v3.1*, estimando la significancia de la variación molecular entre grupos, entre poblaciones y entre individuos (Excoffier et al., 1992).

Este análisis propone hacer una extensión del análisis de varianza de las frecuencias alélicas, pero usando las distancias genéticas entre pares de secuencias; que a su vez se basan en que una población subdividida puede tener tres niveles de complejidad: 1) organismos individuales, 2) subpoblaciones y 3) población total. Involucrando un análisis de correlación entre haplotipos mediante medidas de distancias genéticas; es decir de múltiples alelos provenientes de varios loci (Excoffier et al., 1995-2006).

Para el *AMOVA*, las muestras se agruparon en tres zonas que consideran las provincias biogeográficas: 1) Golfo de California (Loreto y La Paz), 2) Pacífico nororiental (Manzanillo y Mazatlán) y 3) Sur (Oaxaca). Además, con la finalidad de incorporar el criterio de la ubicación espacial de las zonas y los grupos, se utilizó el programa *SAMOVA v1.0*, que maximiza la proporción de la varianza total debida a diferencias entre grupos considerando la ubicación espacial de las localidades y las diferencias máximas entre éstas. La agrupación es inferida por el programa según el número de grupos que se asignan (Dupanloup et al., 2002).

5.3.2 Análisis filogenético

Se construyó un árbol filogenético aplicando el algoritmo *Neighbor-Joining* (Saitou y Nei, 1987) con el programa *MEGA v5.0* (Tamura et al., 2011) con las distancias de *Tamura-Nei* como modelo de sustitución nucleotídica y con corrección del parámetro $\gamma = 0.4$ obtenido por el antes mencionado *jModel Test v2*. Además se utilizaron como grupos externos dos secuencias de *L. guttatus* y una de *L. campechanus*. El soporte del árbol fue evaluado con reemuestreo (del inglés *bootstrap*) utilizando 1000 réplicas.

5.3.3 Demografía histórica

Con ayuda del programa *Arlequin v3.1*, partir de la *distribución del número de diferencias entre pares de secuencias (mismatches)*, para cada población se obtuvieron los parámetros de demografía histórica “ τ ”, “ Θ_0 y Θ_1 ” bajo el modelo de expansión demográfica. Este modelo asume que una población estacionaria y en equilibrio pasa en “ τ ” generaciones de un tamaño efectivo poblacional “ N_0 ” a uno “ N_1 ” después de una reducción significativa (Rogers y Harpending, 1992). Así, a partir de estos parámetros es factible estimar el tiempo

en años desde la expansión $\tau=2uT$ donde $u = 2\mu k$, k = número de nucleótidos y μ = la tasa de mutación de la región genómica, que en este caso es de 10-13% por cada millón de años para la región control (Brown et al., 1993; Zhang et al., 2006; Gomes et al. 2011).

De la misma forma es posible estimar el tamaño efectivo poblacional potencial de hembras antes y después de la expansión (θ_0 y θ_1) el cual se estima mediante $\theta=2\mu N$ con N_0 y N_1 respectivamente (Schneider y Excoffier's, 1999), considerando un tiempo generacional de 3 años para *L. peru* según Miranda y colaboradores (2003) que corresponde a la edad de primera madurez sexual en hembras.

Se obtuvieron también los índices de *desviación en la suma de cuadrados (SSD)* que funcionan como una prueba estadística al modelo de expansión demográfica ya que compara los valores observados y los esperados de la distribución de *mismatches* bajo un método de remuestreo “bootstrap”, así los valores altos y significativos podrían evidenciar un desajuste al modelo unimodal de expansión (Harpending, 1994; Excoffier et al., 2006).

De manera similar, y también con *Arlequin v3.1*, fué estimado el *índice de Raggedness*, el cual se basa en las diferencias máximas observadas en los haplotipos y los valores relativos entre pares de secuencias, y que toman significancia también bajo un remuestreo; donde valores altos corresponden a distribuciones que se desajustan a la expansión demográfica y pequeños para las que se encuentran en expansión (Harpending, 1994; Excoffier et al., 2006).

Adicionalmente se incluyó el estadístico de la *prueba de Fu* (Fu, 1997) y la *prueba de Tajima* (Tajima, 1989a), que se basan en el *modelo de sitios infinitos*, donde se evalúa la probabilidad de observar una muestra neutral al azar, con un número de alelos similares o menores que el valor observado según el *número de diferencias entre pares de secuencias*. Este resulta muy sensible a la expansión demográfica que generalmente produce valores muy negativos. Su probabilidad se basa en pruebas aleatorias utilizando un algoritmo de simulación coalescente adaptado de Hudson (1990) (Excoffier et al., 2006).

6. RESULTADOS

6.1 Diversidad genética de la región control de ADNmt

Se obtuvieron un *total de 132* secuencias de longitud variable entre 785 y 790 pb, con una *longitud consenso de 797 pb*. Donde se presentaron *203 mutaciones*, de las cuales *18* fueron *gaps (espacios vacíos)* y *192 sitios fueron polimórficos*; compuestos por *131 sitios informativos* (contienen al menos dos tipos de nucleótidos, y al menos dos de ellos se encuentran como mínimo en dos secuencias) y *61 no informativos* (mutaciones que aparecen solo una vez entre las secuencias), generando *130 haplotipos*.

La *diversidad haplotípica* para el conjunto de las localidades (*h*) fue de *0.9998 (±0.001)*, mientras que la *diversidad nucleotídica* se estimó en *0.02165 (±0.0006)* (Tabla 3).

El modelo evolutivo óptimo para el conjunto de secuencias de la región control, con base en la estimación de máxima verosimilitud para cada modelo y aplicando el criterio de Akaike (con el programa *jModelTest v2*) fue el de *TVM+I+G gamma=0.4*, sin embargo, dada la elevada variación y ausencia de diferenciación explorada mediante las diferencias entre pares de secuencias, se utilizó el modelo más complejo que contiene Arlequin, el de *Tamura y Nei* con factor *gamma=0.4*, para calcular las distancias genéticas tanto para AMOVA como para las comparaciones entre pares de poblaciones.

Tabla 3. Diversidad genética de Lutajus peru. Tamaño de muestra (N), número de haplotipos (nh), diversidad haplotípica (h), y nucleotídica (π), desviación estándar (SD).

| Localidad | <i>N</i> | <i>nh</i> | <i>h (SD)</i> | π (SD) |
|------------------|----------|-----------|---------------|--------------------|
| Loreto | 15 | 15 | 1.0 (±0.024) | 0.02109 (±0.00136) |
| Manzanillo | 29 | 29 | 1.0 (±0.009) | 0.02107 (±0.00135) |
| Mazatlan | 14 | 14 | 1.0 (±0.027) | 0.02233 (±0.00163) |
| Oaxaca | 29 | 28 | 0.998 (±0.01) | 0.02349 (±0.00141) |
| La Paz | 45 | 45 | 1.0 (±0.005) | 0.02328 (±0.00096) |

6.2 Divergencia o estructura poblacional de acuerdo a la región control de ADNmt

Los valores de *diferencias entre pares de poblaciones*, denotados por Φ_{ST} , resultaron bajos y no significativos (Tabla 4). De manera similar no se detectó estructura con la prueba de *AMOVA*, donde las localidades se agruparon en tres grupos, según su *provincia biogeográfica*: 1) La Paz y Loreto, 2) Manzanillo y Mazatlán y 3) Oaxaca (Tabla 5). Mientras que para el *SAMOVA*, la agrupación es inferida por el programa, donde se maximizan las diferencias de varianza y adicionalmente se utilizan las coordenadas de las zonas de muestreo. Por lo que el programa infiere el número de conjuntos y la agrupación de las localidades en estos, los resultados tampoco señalaron diferencias genéticas entre las localidades muestreadas (Tabla 6).

Tabla 4. Valores de Φ_{ST} (inferior izquierda) entre pares de poblaciones de *Lutjanus peru* y sus valores de P (superior derecha) con desviación estándar, ningún valor de P está marcado con * dado que no resultaron significantes.

| | Lo | Man | Maz | Oax | LP |
|------------|-----------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| Lo | - | 0.06712 ±0.0026 | 0.76903 ±0.0040 | 0.62103 ±0.0046 | 0.16286 ±0.0036 |
| Man | 0.02039 | - | 0.19176 ±0.0040 | 0.48649 ±0.0046 | 0.39570 ±0.0050 |
| Maz | - 0.01865 | 0.01042 | - | 0.77444 ±0.0041 | 0.34630 ±0.0046 |
| Oax | - 0.00691 | - 0.00117 | - 0.01187 | - | 0.23404 ±0.0037 |
| LP | 0.01065 | 0.00065 | 0.00253 | 0.00435 | - |

*significancia $p < 0.05$,

Tabla 5. Análisis Jerárquico de varianza molecular (AMOVA) de los haplotipos de la región control en *Lutjanus peru*. Los grupos mayores conformados como: 1) Golfo de California (Loreto y La Paz), 2) Pacífico Nor-Oriental (Manzanillo y Mazatlán) y 3) Sur (Oaxaca). Ningún valor resultó significativo.

| Tipo de variación | Varianza | % de variación | Estadístico de Φ | Valores de P |
|--|-----------------|-----------------------|---|-----------------------|
| Entre regiones | - 0.08623 | - 0.87 | $\Phi_{CT} = - 0.00867$ | 0.87356 ± 0.00339 |
| Entre localidades dentro de las regiones | 0.09549 | 0.96 | $\Phi_{SC} = 0.00952$ | 0.09683 ± 0.00315 |
| Dentro de las localidades | 9.93766 | 99.91 | $\Phi_{ST} = 0.00093$ | 0.29871 ± 0.00449 |

*significancia ($p < 0.01$)

Tabla 6. Análisis espacial de la varianza molecular entre 3 grupos inferidos por SAMOVA 1.0 según las varianzas y las coordenadas geográficas dentro del Pacífico Tropical mexicano: 1 (Loreto, Mazatlán y Oaxaca), 2 (Manzanillo) y 3 (La Paz). Ningún valor resultó significativo.

| Tipo de variación | % de variación | Estadístico de Φ | Valores de P |
|-------------------------------------|-----------------------|---|-----------------------|
| Entre regiones | 1.40 | $\Phi_{CT} = 0.01404$ | 0.35386 ± 0.01752 |
| Entre grupos dentro de las regiones | -1.05 | $\Phi_{SC} = - 0.01070$ | 0.24047 ± 0.01175 |
| Dentro de los grupos | 99.65 | $\Phi_{ST} = 0.00349$ | 0.35386 ± 0.01752 |

*significancia ($p < 0.01$)

6.3 Filogenia intraespecífica y red de haplotipos de la región control del ADNmt

Con base en la región control de ADNmt, y ayuda del programa MEGA v5.0, se construyó la filogenia intraespecífica de las localidades muestreadas, usando el algoritmo Neighbor-joining y 1000 réplicas de remuestreo (bootstrap). En general, los 128 haplotipos únicos, más los dos restantes con una sola repetición (132 en total), no guardaron relación con la distribución geográfica y mostraron un bajo soporte en un arreglo politómico, donde ningún grupo está caracterizado por la mayor abundancia de alguna localidad en particular. También se observó que la mayoría de los haplotipos están separados entre sí por ramas muy cortas, lo que indica que han divergido en un tiempo evolutivo relativamente reciente, a diferencia de la clara separación de los grupos externos, representados por dos haplotipos de *L. guttatus* y uno de *L. campechanus*, donde este último, al igual que en el BLAST, se ubica más cercano a *Lutjanus peru* (Figura 14).

De manera similar, la red de haplotipos mostró una topología de estrella, rodeada de haplotipos únicos, lo que es sugerencia típica de una expansión poblacional reciente (Lavery et al., 1996). En la red, los haplotipos están representados por círculos proporcionales a su frecuencia (128 con frecuencia de uno, al ser haplotipos únicos y los restantes dos, con una frecuencia de dos), y cada color representa una región. Como se muestra, no hubo correspondencia geográfica, y tampoco relación filogénica dentro de las localidades. Sólo dos haplotipos ocurrieron más de una vez (2 veces cada uno), el primero dos veces dentro de Oaxaca y el segundo una en Oaxaca y una en La Paz (Figura 15).

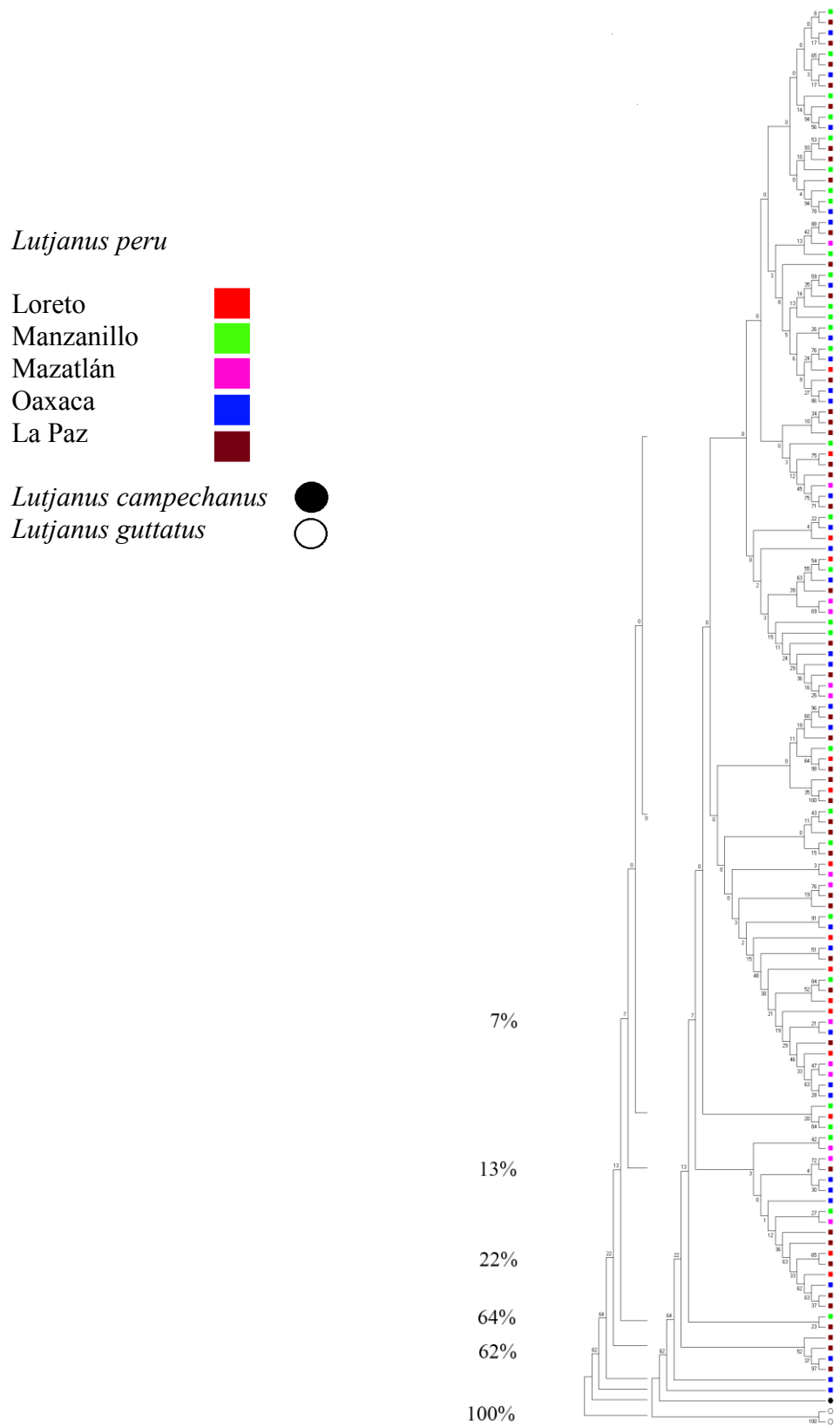


Figura 14.- Filogenia de haplotipos de la región control del ADNmt de *Lutjanus peru*, mediante Neighbor-joining, utilizando 1000 réplicas de muestreo.

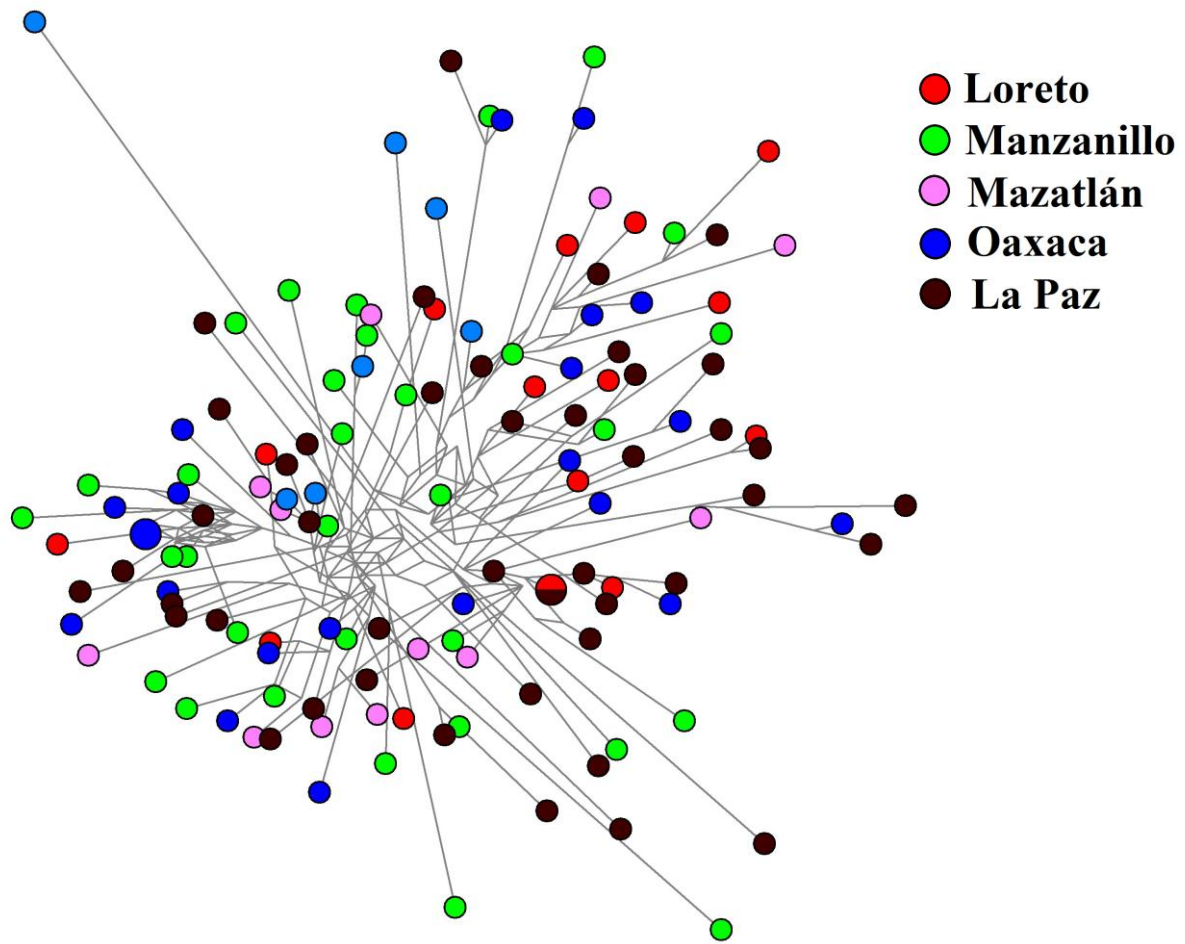


Figura 15. Red de haplotipos basada en las 132 secuencias de entre 785 y 790 pb., de los cuales 130 son haplotipos únicos. Calculada y dibujada con *Network v4.6*.

6.4 Demografía histórica

La distribución de la frecuencia en el número de diferencias entre pares de secuencias de las poblaciones de *Lutjanus peru* (distribución de mismatches), bajo el modelo de expansión demográfica mostró una curva unimodal para cada población y en la totalidad de las secuencias (Figuras 16a y 16b). La desviación de la suma de cuadrados (*SSD*) entre la distribución observada y esperada resultó en valores bajos y no significativos, al igual que los índices de Raggedness, lo que apoya el modelo de expansión demográfica. La prueba de neutralidad *F* de Fu (2000) arrojó valores negativos y altamente significativos en todas las localidades. Mientras que la *D* de Tajima no fue significativa, excepto para La Paz.

Considerando el modelo de expansión demográfica de Rogers y Harpending (1996) responsable del patrón observado en la distribución de mismatches, un tiempo generacional de 3 años (edad de primera madurez sexual en hembras) y una μ =tasa de mutación de 10% por millón de años (Brown et al., 1993; Zhang et al., 2006; Gomes et al., 2010), esta expansión debió haber ocurrido hace aproximadamente 220,350 años; para el grupo total, usando el promedio de *Tau* ($\tau=17.562$), ya que los valores de *Tau* máximo y mínimo fueron de Loreto=14.232 y Mazatlán = 19.734 de los que a su vez se obtiene un tiempo de expansión de 178,569 y de 247,603 respectivamente.

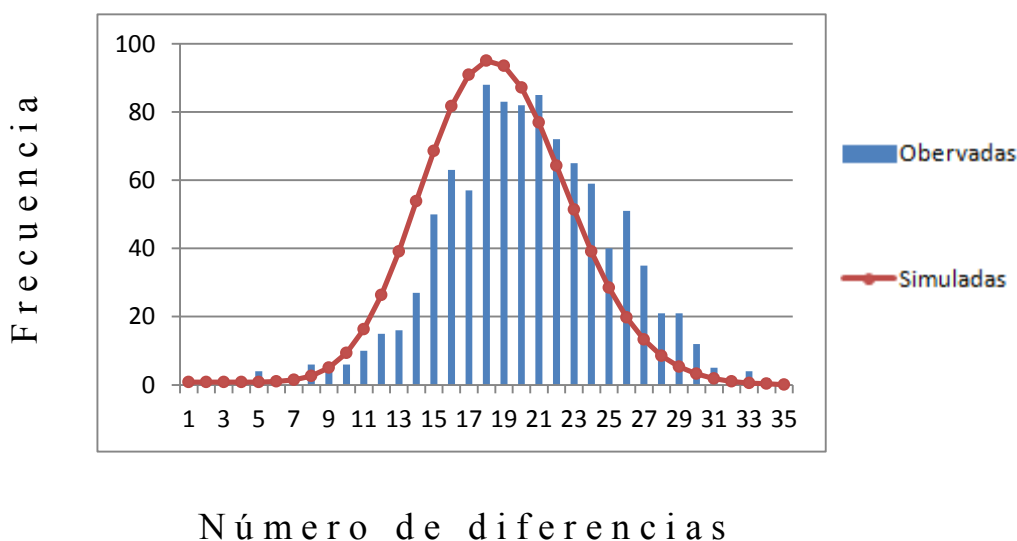
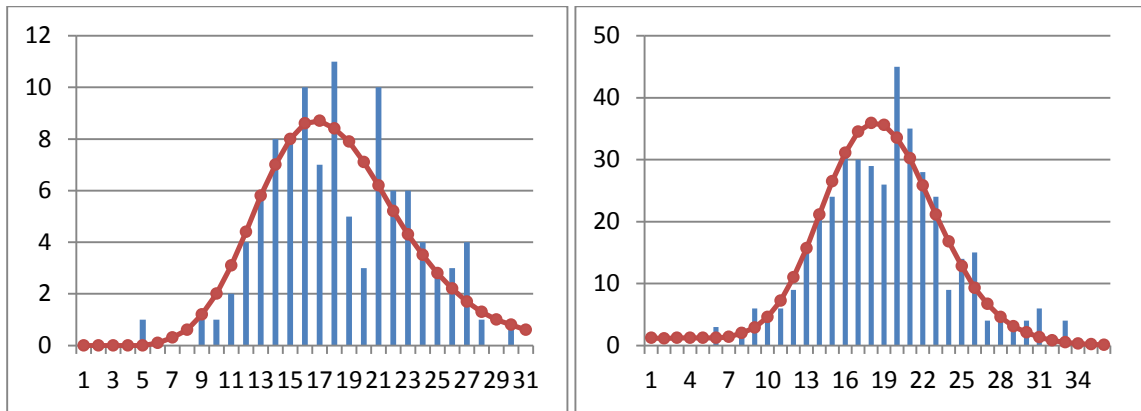
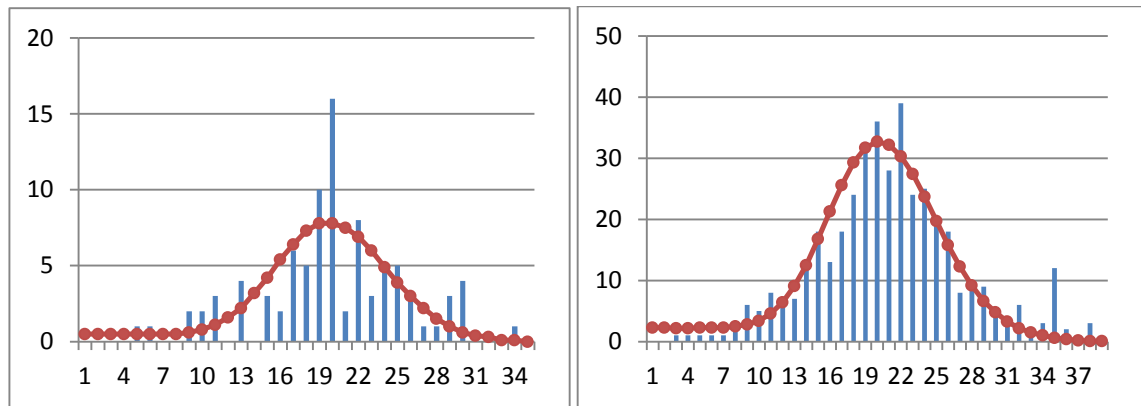


Figura 16a.- Distribución de *mismatches* para el conjunto de localidades (132 secuencias).



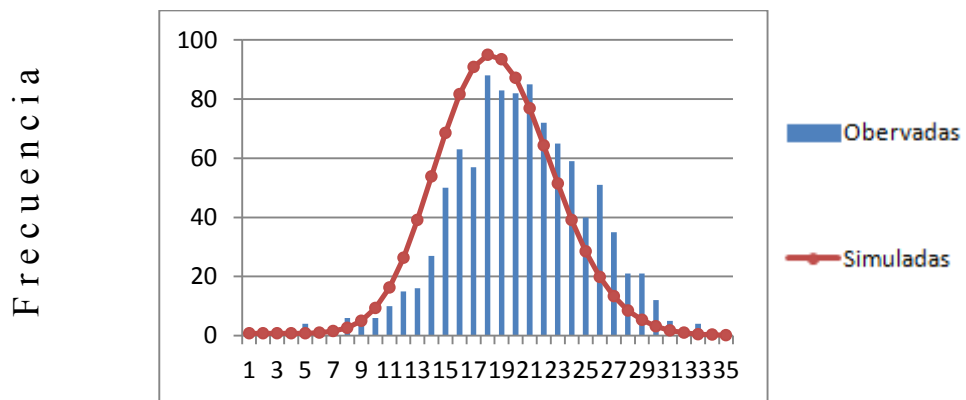
Loreto

Manzanillo



Mazatlán

Oaxaca



La Paz

Número de diferencias

Figura 16b.- Distribución de frecuencias del número de diferencias entre pares de secuencias (*mismatches*), para *Lutjanus peru*, para cada una de las localidades muestreadas.

Tabla 9.- Parámetros para el modelo de expansión demográfica

N= tamaño de la muestra, τ =generaciones para el tiempo de expansión, media y varianza de las diferencias entre pares de poblaciones (mismatches), T= tiempo en años desde la expansión, SSD= suma del cuadrado de las desviaciones estándar y su valor de p, Raggedness= índice de expansión demográfica que resulta alto para distribuciones multimodales. Fs= Prueba de Fu muy sensible a la expansión demográfica y en negritas las significativas al 5% si su $p < 0.02^*$. D= de Tajima sensible a expansión demográfica, cuellos de botella o heterogeneidad en las tasa de mutación, si $p < 0.05^*$

| Localidad | N | τ | T | Θ_0 | Θ_1 | media | varianza | SSD | p | Raggedness | p | Fs | D |
|------------|-----|--------|-----------|------------|------------|--------|----------|---------|--------|------------|---------|---------|---------|
| Lo | 15 | 14.232 | 178569.64 | 3.56 | 99999 | 17.39 | 22.51 | 0.00595 | 0.7772 | 0.01524 | 0.6802 | -4.823 | -0.989 |
| Man | 29 | 16.886 | 211869.51 | 1.543 | 347.5 | 18.212 | 25.802 | 0.00282 | 0.5389 | 0.00698 | 0.4978 | -15.493 | -1.398 |
| Maz | 14 | 19.734 | 247979.92 | 0.00176 | 182.197 | 18.989 | 31.322 | 0.02083 | 0.1621 | 0.05168 | 0.0753 | -3.922 | -0.77 |
| Oax | 29 | 18.855 | 236574.65 | 1.61543 | 177.988 | 20.086 | 38.03 | 0.0028 | 0.6634 | 0.00648 | 0.6052 | -14.411 | -1.262 |
| LP | 45 | 18.105 | 227164.37 | 0 | 1297.5 | 19.322 | 23.567 | 0.00416 | 0.1034 | 0.00336 | 0.7252 | -24.188 | -1.617* |
| Todos | 132 | 17.562 | 220356.34 | 1.344 | 20400.837 | 18.699 | 28.246 | 0.00731 | 0.449 | 0.01675 | 0.51674 | -12.568 | -1.207 |

7. DISCUSIÓN

7.1 Diversidad genética

Los altos niveles de diversidad haplotípica y los bajos niveles de diversidad nucleotídica de la región control del ADN mitocondrial, resultaron congruentes con los de otras especies de lutjánidos. Tales son los casos de *Lutjanus campechanus* ($h=0.946$; $\pi=0.021$; Garber et al 2004), *L. purpureus* ($h=0.999$; $\pi=0.026$; Gomes et al 2012), *L. erythropterus* ($h=0.997$; $\pi=0.03$; Zhang et al 2006) entre otros, y el estudio realizado previamente en *L. peru* que obtuvo índices similares mediante RFLP's ($h=0.966$; $\pi=0.032$; Rocha y Sandoval-Castillo 2003) para la misma región.

Esto se debe en principio a la alta tasa mutacional de la región, que por lo general se acumula en los extremos (Farber et al., 1998) o que consiste en bloques de partes conservadas y segmentos variables (Lee et al., 1995) Por estar razón, la tasa de mutación es un componente esencial que determina los niveles de variabilidad que se mantienen en las poblaciones (Brown et al., 1993; Zhang et al., 2006; Gomes et al., 2011).

Por lo que, podríamos afirmar que la tasa mutacional para esta región de 10 a 13% por millón de años para lutjánidos, puede considerarse alta, si se compara con un 3.6% calculado para robalos por Donaldson y Wilson (1999). Algo que también estaría apoyando la diversidad aquí encontrada.

Estos segmentos altamente variables difieren en su ubicación (inicio, intermedio o final de la secuencia) entre especies, como en los casos de el pez espada *Xiphias gladius* (Rosell y Block, 1996) y en el mújol (catándromo tropical) *Mugil cephalus* (Garber, 1999) que se encuentra cercana al final 5' de la región control, o como en salmonidos anándromos del Pacífico *Oncorhynchus*, el salmón del Atlántico *Salmo salar* y el *Thymallus articus* (Shedlock et al., 1992) donde se identifica al final 3' al igual que en *L. campechanus* (Garber et al., 2004).

En este caso, se observaron dos bloques o regiones hipervariables, ambas de aproximadamente 130 pb. Una ubicada al inicio a partir del sitio 90-220 más cercano al extremo 5' y la otra casi al final de la secuencia entre las bases 480-610 cerca del extremo 3'.

La alta variación en marcadores neutrales, es comúnmente encontrada en muchas poblaciones naturales y se remarca en las especies marinas, principalmente debido a sus grandes tamaños poblacionales (Diaz et al., 2010; Hedrick, 2011; Dominguez et al., 2013). Así mismo la baja diversidad nucleotídica puede ser indicativa de una reciente expansión poblacional a partir de un cuello de botella, lo que repercute en una acumulación de mutaciones que da origen a nuevos haplotipos pero que son poco divergentes, es decir de reciente diferenciación en tiempos evolutivos (Avise, 2000; Gran y Bowen, 1998).

El origen de la variación, en general se debe a que la herencia no es un proceso conservador en términos absolutos, pues ocasionalmente ocurren cambios en la replicación, a lo que llamamos mutación; ésta, al ser insuficiente para perturbar o dirigir por si misma a las poblaciones, requiere ser impulsada por las otras fuerzas evolutivas (Hedrick 2011). Así, a lo largo de cada generación, se da una reproducción diferencial de esas variantes, ya sea por deriva génica o por selección, y estos a su vez, pueden ser contrarrestados por la capacidad de dispersión (y en consecuencia el flujo génico), y el tamaño efectivo de las poblaciones (Graves, 1998; Ely et al., 2005).

Por ello, el amplio espectro de variación de una especie, es principalmente resultado de la demografía, lo que a su vez involucra tiempos generacionales y capacidades reproductivas de la especie (Hedrick, 2011). Así, los altos niveles de variación están asociados con tamaños efectivos grandes, y por tanto, bajos niveles de divergencia (Graves 1998, Diaz et al., 2010). La gran capacidad reproductiva de los huachinangos, junto con su abundante hábitat y alimentación generalista, parecen dotar fuertemente a esta especie con la capacidad para mantener un gran tamaño efectivo, incluso de manera histórica.

Haría falta seguir analizando otros sitios genómicos, con el fin de averiguar si tal variación se mantiene con la misma magnitud, lo que respaldaría la permanencia de un tamaño efectivo grande. O por otro lado, evidenciar una disminución, en cuyo caso sería importante poder ubicar el sitio genómico en un lapso temporal, ya que podría deberse, o a cambios demográficos más recientes, posiblemente relacionados con una sobreexplotación, algo que pondría en riesgo a su población, dado que la variación puede ser fundamental en el mantenimiento de su integridad poblacional total, que posiblemente es mantenida por una dinámica metapoblacional.

7.2 Divergencia genética y filogeográfica

En el ambiente marino, los procesos que rigen la divergencia entre poblaciones son contrarrestados, por los efectos homogeneizadores del transporte de las larvas pelágicas principalmente (Craig et al., 2006). Sin embargo, en algún momento puede existir una diferenciación cuando menos sutil, característica de poblaciones que se encuentran en un estado temprano de especiación. Aunque estas características pueden surgir antes de completar la clasificación de un linaje y la recíproca monofilia en loci neutrales, lo cual ha sido denominado como “especiación incipiente” (Bowen, 1998). Estos tenues esbozos de diferenciación, podrían considerarse como la formación de stocks.

Se ha registrado que, peces marinos que poseen un estado pelágico, y libres de barreras geográficas físicas, por lo general exhiben una distribución continua, relacionada con altos niveles de dispersión. Por tanto, se espera que exista suficiente flujo génico que impida una estructura genética limitada (Avise et al., 1987; Garber et al., 2003).

Además se sabe que la estructura local o regional, en especies como ésta, depende básicamente de sus estados pelágicos larvales (Leis, 1991), y por lo general, especies marinas que carecen de estructura filogeográfica tienen un alto potencial de dispersión larval (Palumbi, 1994; Hellberg et al., 2002). Las excepciones son a causa de factores biológicos, la dinámica de las corrientes, y/o eventos históricos (Shulman y Bermingham, 1995; Shulman, 1998; Barber et al., 2000; Nelson et al., 2000).

Por esta razón, dentro de la biogeografía marina, ha existido polémica sobre el papel de la presencia y duración de la etapa larval pelágica en la conformación de la distribución de las especies y el grado de conectividad entre poblaciones (Ekman, 1953; Hedecock, 1986; Bohomme y Planes, 2000, Craig et al., 2006)). La teoría sugiere que los organismos poseedores de larvas pelágicas de larga vida, deberían mostrar relativamente, mayores rangos de dispersión en comparación con las especies con periodos larvales más cortos (Scheltema, 1968). Bajo este mismo razonamiento, tales organismos deberían experimentar alto flujo génico entre sus poblaciones, mostrando poca estructuración genética relativa a la geografía (Avise, 2000).

Un análisis hecho por Riginios y Victor (2001), con especies de duración larvaria de 18 hasta 50 días, y con distintos hábitos de desove (cerca de la costa y en mar abierto), mostró

que la variación de la región control de ADNmt presenta menor diferenciación entre localidades cuando la etapa larvaria dura más tiempo y el desove se hace en zonas de mar abierto. Sin embargo, dados los resultados, esto no se cumple para *Lutjanus peru*, al que se le estima una duración larval pelágica cercana de entre 17 a 34 días a partir de la eclosión, pues es cuando esta especie pierde sus espinas alargadas (dorsal y ventral), y se transforma a juvenil durante su talla de 14.8 a 18.8mm, y que además desova más cerca a la costa (Drass et al., 2000; Watson y Brogan, 1986).

Otros estudios demuestran que son un conjunto de factores biogeográficos y características como el tamaño, grado de actividad, y agrupamientos en el desplazamiento, los que repercuten mayormente en la distribución de las especies y su grado de conectividad entre poblaciones (Zapata et al., 2002; Ruttenberg et al., 2005; Mora et al., 2011). Es el caso de las corrientes marinas, que mantienen patrones estacionales verano/invierno, modificados durante el ENSO tanto en la fase cálida como en la fría, lo que pudiera intensificar o reducir la dispersión larvaria (Trasviña et al., 1999). En este caso, según lo observado, podrían funcionar más como un vehículo promotor de las larvas que como una barrera, ayudando incluso a librar las discontinuidades en el tipo de fondo y entre ecorregiones.

Cabe mencionar que la diferencia entre una alta dispersión y un amplio rango de dispersión, está dada porque el *rango* se refiere al alcance de dispersión de las larvas en un área determinada; mientras que alta o baja dispersión corresponde a una *tasa*, es decir, al número de larvas o individuos que pueden cubrir una cierta área (Zapata et al. 2002; Craig et al., 2006). Para *Lutjanus peru*, no se ha establecido ninguna de las dos, sin embargo podríamos inferir un alto rango y elevada tasa, gracias a las corrientes, lo que podría estar manteniendo fuertes conexiones, al menos en la zona mexicana.

Ni el AMOVA, ni el SAMOVA, bajo criterios biogeográficos, latitudinales y longitudinales, ni las *Fst*'s entre pares de poblaciones resultaron en divergencia, lo que indica generalmente la presencia de una elevada conectividad entre las zonas muestreadas (Palumbi, 1994). Si estos datos se ven respaldados por estudios posteriores que incluyan variación de otros sitios genéticos, tanto mitocondriales como nucleares, podría permanecer la conclusión de la presencia de una sola gran población panmíctica de *Lutjanus peru*.

Pese a que la situación de su pesquería se ha declarado como aprovechada al máximo y a la disminución relativa de la captura a lo largo del tiempo; los resultados revelan la existencia de un gran tamaño efectivo.

Sin dejar de tener en cuenta que, la ausencia de estructura genética en la región control del ADNmt, no significa una negativa hacia la posible existencia de una estructura genética más contemporánea; pues este marcador puede estar dejando pasar desapercibidas, presiones más recientes, sobre todo dada su naturaleza neutral, ya que es a partir de la década de los 80's, cuando esta especie comenzó a ser más explotada y los probables cambios que pudieran haber ocurrido sobre las poblaciones locales podrían ser investigados dentro de otras regiones genómicas.

Basándonos en los resultados obtenidos, la población de *Lutjanus peru*, se ha comportado como una sola población panmíctica desde tiempos históricos a partir de su expansión demográfica (220 00 años, aproximadamente). Entonces, los estatus diferenciales reportados a lo largo del país, en índices de crecimiento, abundancia de pesca, y temporadas reproductivas, se pueden atribuir a la plasticidad fenotípica de la especie; por lo que, se requieren estudios que ayuden a revelar el funcionamiento de ésta, lo que hace necesario incorporar más información sobre la especie, proveniente de otras disciplinas como la fisiología, y la genética cuantitativa entre otras (Stearns, 1992).

Portnoy y Gold (2013), en un análisis similar, argumentan que el uso de marcadores neutrales para la identificación de stocks en especies marinas con alta capacidad de dispersión y alta variación genética, es problemático, pues la homogeneidad en estos marcadores no necesariamente indica homogeneidad en genes que pudieran estar afectando la sobrevivencia, por lo que para abordar la diferenciación en estas especies, se requiere de una mayor atención, e incluso enfoques secundarios basados el carácter descriptivo, así como muestreos mucho más amplios y sistemáticos, ya que la falta de significancia de los estadísticos F ó análogos; podría estar relacionada con el gran tamaño censal (deducido a partir del gran tamaño efectivo de hembras), lo que involucraría una divergencia muy lenta y menos visible con marcadores selectivamente neutros (Portnoy y Gold, 2003).

A pesar de que se esperaba una fragmentación más contundente ocurrida en el pasado gracias a los eventos de glaciación, provocando sesgos oceanográficos que repercutieran en

la divergencia geográfica de los linajes mitocondriales, en cuyo caso quedaría registrado en la distribución de haplotipos (Avise, 2000). Al analizar esto con la filogeografía, tampoco se describió estructura filogeográfica alguna, lo que apoya la idea de que esta especie ha presentado un alto grado de flujo génico históricamente, ya que los linajes mitocondriales no se ven agrupados en las zonas o regiones. Por lo que, es muy probable que desde su expansión geográfica, haya permanecido una dinámica que permite grandes tamaños efectivos, con alto flujo génico.

La ausencia de divergencia genética en *Lutjanus peru*, resulta coincidente con otros estudios en lutjánidos:

- Rocha y Sandoval (2003), en *Lutjanus peru*, usaron fragmentos de restricción (*RFLP's*) en 100 individuos provenientes de costas de Baja California Sur, Sinaloa y Jalisco. Encontraron altos niveles de diversidad haplotípica ($h=0.966$) y nucleotídica ($\pi=3.23\%$). Y no detectaron diferenciación, usando los índices F , al igual que con el *AMOVA*. Por lo que consideraron que la diversidad genética es mayor a la observada en otros peces, excepcionalmente alta y comparable a valores obtenidos a partir de secuenciación directa de toda la región.
- Con el pargo *Lutjanus erythropterus* en el este de Asia, Zhang y colaboradores en 2006, obtuvieron una alta variación, sin clara relación filogeográfica también para la región control ADNmt. De 272 individuos, obtuvieron 75 haplotipos, diversidades haplotípicas altas $h = 0.942 - 0.975$ y nucleotídicas bajas $\pi = 0.022 - 0.039$. Los valores de Φ_{ST} entre pares de poblaciones, revelaron señales bajas de divergencia. El *AMOVA*, corroboró la diferenciación, también con una señal débil pero significativa de $\Phi_{CT} = 0.08564$, $p < 0.01$. Esto es importante porque darían un parámetro para la intensidad de diferenciación, con estos estadísticos. Pudiendo identificar un flujo génico restringido, entre la región oriental y meridional de China, agrupando a *L. erythropterus* en dos stocks.

Un factor muy importante a tomar en cuenta aquí, es el de la biogeografía de la zona, pues las grandes islas como Taiwan, las Philipinas, Malasia y todo el gran conjunto de islas menores, generan mayores obstáculos para la dispersión

larvaria, ya que las corrientes están mucho más sesgadas, a diferencia del Pacífico Oriental Tropical.

- En 2008, Vasconcelos y colaboradores, estudiaron al *Ocyurus chrysurus* (Lutjanidae), mediante un estudio morfométrico y genético a lo largo del Atlántico Oeste, (Belice y Brasil). Con aloenzimas y secuencias de la región control del ADNmt. Las secuencias de 663 pb resultaron en promedio en $h = 0.9614$ y $\pi = 0.0185$, con valores de hasta $h = 1.00$ y $\pi = 0.02378$. No encontraron diferencias entre las poblaciones Brasileñas, y las Φ_{ST} entre pares de poblaciones fueron significativas sólo al comparar Brasil vs Belice, sin embargo; con valores de cero. El *AMOVA* tampoco señaló diferenciación dentro de Brasil, por lo que concluyeron en la presencia de una población panmíctica a lo largo de los 2380 km de la costa Brasileña, así mismo, no encontraron estructura filogeográfica, aunque los linajes de Belize se encontraron claramente separados en un árbol construido por *neighbor-joining*.
- En el huachinango del Atlántico *Lutjanus campechanus*, especie hermana para *Lutjanus peru* y con la que más se relaciona genéticamente. Existe un mayor número de estudios, mientras estudios de Gold (1997 y 2001), Garber (2005), Pruet (2005) y Saillant y Gold, (2006), indicaron homogeneidad en la distribución de la variación mitocondrial y nuclear. Estudios de Woods (2003), Fischer (2004) y Saillan y Gold (2006) indicaron diferencias en historia de vida y tamaño efectivo a lo largo de su distribución. Saillant en el 2010, hipotetiza que podrían existir subgrupos; pero a una escala espacial más fina, y que las condiciones de no equilibrio relacionadas con la explotación y las fluctuaciones en el tamaño censal, podrían estar ocultando señales de divergencia genética en toda la región. Para evaluar esta posibilidad, muestrearon peces de edad cero en múltiples localidades de cinco subregiones cada dos años, en Texas, Louisiana y Mississippi/Alabama, a partir de múltiples arrastres, los tamaños para cada cohorte y sub-región fueron de 102-110 peces.

Los genotipos de 18 microsatélites no mostraron diferencias espaciales ni temporales en el *AMOVA*. Sin embargo, el componente de varianza molecular entre arrastres dentro de las subregiones, fué altamente significativo en un cohorte, y mayor que el valor entre subregiones en otro cohorte. Sus resultados,

enfocados en los denominados coeficientes de relación espacial (Smoise y Peakall, 1999), fueron consistentes con una hipótesis de estructura a pequeñas escalas geográficas, y apoya la idea del autor de que el reclutamiento en estas especies puede ser esencialmente local (dentro de unos 50 a 150 km de rango). Basados en ello, remarcaron la importancia de mantener saludables a las poblaciones de desove locales en todas las regiones, y relacionan a *Lutjanus campechanus* con un modelo metapoblacional que posee subestructuras genéticas parcialmente conectadas. Así mismo, al igual que Portnoy y Gold (2013), subrayan que el uso de marcadores neutrales para la identificación de *stocks* en especies marinas con alta capacidad de dispersión y alta variación genética es problemático.

- Por último, Gomez y colaboradores en 2011, al comparar organismos considerados como especies distintas, no detectaron estructura. Con 239 individuos de *Lutjanus purpureus* de localidades de Brasil y 175 de *Lutjanus campechanus* de diferentes localidades dentro del Golfo de México. Usando también la secuencia completa de la región control del ADMmt, con secuencias de 810 pb, en 239 individuos, obtuvieron 220 haplotipos, una $h = 0.999 \pm 0.0006$ y $\pi = 0.026 \pm 0.013$, y valores muy similares al usar sólo los fragmentos hipervariables de 299 pb ($h = 0.995 \pm 0.001$ y $\pi = 0.031 \pm 0.016$). Los valores de Φ_{st} entre pares de poblaciones de ambas especies *L. purpureus* vs *L. campechanus*, fueron en su mayoría significativos exceptuando uno, obtuvieron valores de entre 0.324 a 0.117, lo que pondría un parámetro para valores de diferenciación altos, ya que se trata de dos especies distintas, generando expectativas de valores más bajos entre pares de poblaciones cuando se trata de una comparación intraespecífica. En el *AMOVA*, que incluyó a ambas especies, los valores de Φ_{SC} entre localidades componentes de la costa de Brasil y entre las localidades componentes del Golfo de México no fueron significativos y obtuvieron valores muy bajos. Sin embargo, sí hubo diferenciación a nivel de grupos (zonas, Brasil vs Golfo de México, es decir *L. purpureus* VS *L. campechanus*) con los Φ_{CT} y los Φ_{ST} .

Sus resultados, también incluyeron un análisis filogeográfico donde, no hubo separación entre las dos especies, resultando un árbol de haplotipos sin soporte,

con tantas ramas como haplotipos únicos, y una red de haplotipos con forma de estrella y sin señales claras. Así mismo, utilizan los parámetros de demografía histórica para indicar una señal de expansión ocurrida hace 220,000 a 286,000 años atrás para *L. purpureus*.

A pesar de la señal de diferenciación entre ambas especies, con las Φ_{st} de diferencias entre pares de poblaciones, dado que el AMOVA y el análisis filogeográfico no obtuvo una diferenciación de los linajes mitocondriales con la geografía, los autores discuten que puede tratarse de una sola especie en un solo *stock* para todo el Atlántico apoyándose en la monofilia del análisis, afirmando que podría tratarse de un proceso de divergencia aún incompleto, por la presencia de un flujo génico modesto (hubo haplotipos compartidos entre ambas especies). Datos similares fueron obtenidos por Shulzitski et al., (2009) entre algunas localidades de Puerto Rico, Los Cabos de Florida, Belize y Honduras.

Con base en lo anterior, podemos afirmar que las discontinuidades costeras en el Pacífico mexicano, a pesar de jugar un papel importante como barreras para otras especies (Allen y Robertson, 1994; Hastings, 2000; Mora y Robertson, 2004; Craig et al., 2006), no afectan de manera contundente el flujo en *Lutjanus peru*, incluso entre las zonas más alejadas, y afectadas por corrientes diferentes, esto quizá gracias a los cambios de circulación estacionales entre invierno y verano, junto con los que se generan en la alberca cálida mexicana (ACM) como consecuencia del fenómeno del ESNO (el niño) (Trasviña et al. 1999).

Aunque no queda completamente claro el cómo *Lutjanus peru* ha logrado librar el aislamiento por distancia, que se caracteriza por la probabilidad decreciente de dispersión gamética a medida que aumenta la distancia, provocando fragmentación, o si en realidad existe un flujo tan alto sostenido principalmente por la deriva larvaria a través de su amplia distribución. De ser así, no sólo su capacidad de dispersión larvaria, estaría soportando su dinámica poblacional, sino todo el conjunto de sus hábitos como alimentación generalista, su alta tasa reproductiva y rápido crecimiento, para permitirle mantener una sola población panmíctica de gran tamaño efectivo. Por lo que habría que realizar más estudios acerca de su historia de vida y contrastar estos datos con estudios de otras regiones genómicas, pues de existir pérdida de variación bajo selección, consecuente de una presión como la sobrepesca,

podría significar la reducción del potencial adaptativo al que se han adaptado estas poblaciones con la capacidad de mantener grandes tamaños efectivos como estrategia de supervivencia. Esto, teniendo en cuenta que la presión sobre las tallas puede repercutir incluso en cambios para la edad reproductiva y otras características de la historia de vida de la especie, reduciendo su potencial de respuesta en el ambiente (Marteinsdóttir y Pardoe, 2008; Sinclair et al., 2002; Ricker, 1981; Conover y Munch, 2002).

Un modelo que podría ser útil para explicar los resultados observados, podría ser el de metapoblación, ya que se caracteriza por una distribución en parches de diversos tamaños, aislados en cierta medida, pero que mantienen fuertes conexiones entre las poblaciones locales; mediante un proceso de migración muy activo. Este proceso puede llegar a componer grupos de individuos provenientes de los demás parches o poblaciones locales, por lo que una metapoblación, puede ser vista como una población de poblaciones (Gilpin y Hanski, 1991; Hanski y Gilpin, 1997).

Esto parece viable, porque justificaría la gran variación dentro de cada una de las localidades analizadas; al ser estas, una especie de parches constituidos por individuos provenientes de la mayoría de las poblaciones locales, y por tanto no guardarían una identidad propia, como fue el caso.

Para que esto ocurra, la migración es vital, pues la organización metapoblacional se basa en la integración de todos sus componentes para de mantener su identidad, y donde las extinciones locales y las colonizaciones tienen un papel muy importante. Ya que, si las extinciones locales rebasan la capacidad de colonización, éstas pueden causar un desequilibrio que paulatinamente tienda la extinción. Lo que remarca la importancia de combatir la sobrepesca y la fragmentación del hábitat que se produce por la actividad humana, pues la dinámica de conexión entre una metapoblación, está fuertemente sostenida por las áreas o “parches” que conectan a las zonas más alejadas (Hanski y Simberloff, 1997; Virolainen et al., 1998; MaCarthy y Lindenmayer, 1999).

Sin embargo para comprobar la idea de *Lutjanus peru* funciona como una metapoblación, aún sería necesario poder definir las poblaciones locales y dejar claro el funcionamiento de su rango migratorio y tasas de migración, además de una mejor caracterización de su hábitat a lo largo de su distribución. Para lo que se requerirían aún

mayores esfuerzos y diversos enfoques, no sólo genéticos (Grimm et al. 2003; Kritzer y Sale, 2006).

Sin dejar de tener en cuenta que, por sus características y debido a las presiones antropocéntricas, podría estar sucediendo una fragmentación más contemporánea, obstaculizando el flujo génico histórico que, según los análisis de demografía histórica ha permanecido en esta especie desde las últimas glaciaciones.

Esto se podría analizar mejor, al complementar este estudio con otros que utilicen distintos marcadores e incluyendo regiones de ADN nuclear, ya que los resultados obtenidos aquí tienen ciertas limitantes dada la naturaleza de la región control mitocondrial (neutral y uniparental), que refleja procesos principalmente históricos; que no permiten determinar con claridad los procesos más actuales o que podrían estar sujetos en mayor medida a la selección. Incluso es necesaria la implementación de métodos genómicos que puedan comparar numerosas regiones al mismo tiempo para identificar la variación más informativa, y poder analizar con mayor profundidad casos como este.

Por lo que, este estudio podría servir como un punto de partida, que retrata los niveles de variación que han perdurado para esta especie en México, desde su última gran expansión demográfica durante los últimos periodos interglaciales. Podemos concluir que el patrón general de variación mitocondrial en lutjánidos, se expresa como la ausencia de diferenciación de los linajes, mediante índices tradicionales, incluso a lo largo de grandes áreas. Y gracias a la revisión y comparación con los casos de especies hermanas, podríamos sospechar que la diferenciación de los linajes mitocondriales, se encuentra quizá, en un estado muy temprano. Dejando en claro la necesidad de aumentar los análisis para estas especies, pues bien, al mostrarse como especies capaces de mantener tanta variación, aún frente a la presión pesquera, podrían servir como modelo, incluso quizá para el estudio de la dinámica metapoblacional.

7.3 Demografía histórica

Se sabe que la estructura genética de una población, se puede utilizar para examinar el componente espacial de los linajes filogeográficos y para explicar el proceso evolutivo de las poblaciones geográficamente relacionadas (Avice, 2000; Emerson, 2002). Sin embargo, en este estudio no se reveló algún patrón filogeográfico para *Lutjanus peru* entre las localidades muestreadas, incluso entre las partes más alejadas, pertenecientes a provincias biogeográficas distintas. Así mismo ningún haplotipo resultó frecuente y menos aún de manera localizada, tal que pudiera ser candidato basal para lograr señalar una mayor antigüedad poblacional en alguna zona.

La distribución de *mismatches* fue unimodal, indicativa de una expansión reciente para la población del huachinango del pacífico, en principio por el contraste entre una alta diversidad haplotípica con una baja diversidad nucleotídica, lo que significa la presencia de muchos haplotipos que difieren por pocas bases nucleotídicas (Harpending, 1994). Por tanto sería posible afirmar, que la población actual se generó a partir de un evento de cuello de botella, seguido de una expansión (Avice, 2000). Apoyados también en los estadísticos de neutralidad F de Fu (1997), índice más robusto que la D de Tajima y menos sensible al tamaño muestral, que arrojaron valores negativos y altamente significativos para todas las localidades (excepto para a Mazatlán), apoyando esta hipótesis dado que, al igual que la D de Tajima (1996), se basa en un modelo de sitios infinitos sin recombinación, se relaciona con la probabilidad de observar que una muestra neutral tomada al azar, tenga un número de alelos similares o menores que los observados, dado el número de diferencias entre pares de secuencias, por lo que al tratarse de una región que cumple los supuestos, la desviación indica una expansión reciente (Excoffier, 1995-2006).

Aunque, para las muestras de Loreto y Mazatlán, la distribución de mismatches se mostró ligeramente inconsistente con la distribución unimodal, lo que bien podría deberse al tamaño muestral. Para la prueba de Fu, Loreto obtuvo el valor más bajo, mientras que para Mazatlán no fue significativo, esto también está relacionado con el nivel de variación, pues ambas presentaron el menor número de sitios polimórficos 72 y 74 respectivamente, comparados con los otros que van de 111 a 151, lo que también depende del tamaño muestral.

Usando el valor promedio de Tau , para todas las localidades como conjunto, se obtuvo un valor de $\tau = 17.5624$ y $T = 220356.34$. Este tiempo de expansión, estaría relacionado con los eventos climático/geológicos ocurridos en los últimos 500,000 años en el Pacífico Oriental (Lea et al., 2000), específicamente durante el periodo interglacial Yarmouth, ocurrido aproximadamente hace 300,000 – 265,000 años después de la glaciación de Kansas (Levin, 2003). Ya que durante este tiempo, la temperatura superficial del agua fue de 3 a 5 °C más fría que la actual, aproximadamente, generando la disminución y posterior aumento en número de individuos de *Lutjanus peru*.

Considerando que los máximos valores de Tau “ τ ” y los tiempos desde a expansión “ T ” se registraron en Mazatlán ($\tau = 19.734$ y $T=247979.92$), y los mínimos en Loreto ($\tau = 14.232$ y $T=178569.64$), se señalaría a Mazatlán como el grupo más antiguo, lo que es consistente con los resultados de la prueba de Fu donde fue el único para el que no tomó un valor significativo desviado de la neutralidad, y por otro lado, se podría señalar a Loreto como el grupo más reciente desde la expansión demográfica encontrada. Sin embargo, el hecho de que la variación no se haya distribuido diferencialmente entre las localidades, no permite hacer dicha inferencia de manera concluyente.

Estudios basados en estratos de sedimentos oceánicos (radiolarios y foraminíferos) han sido utilizados para reconstruir condiciones del pasado, mostrando fluctuaciones importantes en los niveles de productividad primaria, lo que a su vez pudo desencadenar fluctuaciones importantes en muchas poblaciones marinas, dada la consecuente fluctuación de alimento (Le et al., 1995; Cannariato y Ravelo, 1997; Piasias y Mix, 1997; Spero et al., 2003).

En la historia del planeta ha habido cambios climáticos que contribuyeron a eventos de expansión y de contracción de las especies (Marko et al., 2010). El Pleistoceno, se ha caracterizado por la presencia de dichos cambios, desde el Gelasense hasta la última glaciación (entre 2.5-0.01 millones de años), teniendo un rol determinante en la distribución de muchas especies tropicales y templadas en el hemisferio norte (Hewit 1996, 2000, 2004). Estos cambios, han influenciado la distribución de las especies, y han quedado registrados en la variación genética del ADN mitocondrial; por lo que que es un marcador adecuado para describir la demografía histórica tanto de las especies y sus linajes maternos (Templeton et al., 1995). En este sentido, se infiere que la población de *Lutjanus peru*, disminuyó considerablemente su tamaño poblacional, dada la gran diferencia entre los valores de θ_0 y θ_1 .

Por tanto, dichas fluctuaciones durante los periodos inter-glaciales, pudieron haber causado reducciones drásticas en las poblaciones del huachinango mientras que las condiciones posteriores promovieron su crecimiento súbito y consecuente recuperación. Estos ciclos de reducción y expansión poblacional representan un acontecimiento importante para la variación genética del huachinango, así como de otras especies en el Pacífico Oriental, pues así mismo, pudieron haber promovido su colonización hacia las principales áreas de abundancia, resultando en los límites su distribución específica, como lo han hecho con otras especies (Hewitt, 1996; Roy et al, 1996; Lopez et al., 2010; Dominguez et al., 2013).

Cabe mencionar que todo esto está basado en *Tau* “ τ ” y que a su vez, dicho valor está sostenido por la moda en el número de diferencias entre pares de secuencias, que junto con las teorías coalescentes, trata de aproximar la variación presente hacia una proyección temporal, y aunque dichas proyecciones sean muy usuales en las inferencias demográficas históricas, se pueden considerar como insuficientes por sí mismas, pues se requieren estudios más desarrollados para lograr puntualizar una historia más explicativa.

8. CONCLUSIONES Y COMENTARIOS

- La alta diversidad genética encontrada en la región control del ADN mitocondrial de *Lutjanus peru*, concuerda de manera general con lo reportado dentro de algunos congéneres a nivel mundial, como *L. erythropterus* y *L. campechanus*. Siendo congruente con el hecho de que las poblaciones de especies como ésta, se caracterizan por poseer grandes tamaños efectivos y aparentemente, una alta tasa de migración.
- El análisis no detectó diferencias significativas en la distribución de la variación de la región mitocondrial, para ninguna de las localidades analizadas. Por lo que este análisis respaldaría que *Lutjanus peru* está conformado por una sola población panmíctica, con un fuerte flujo génico capaz de librar las discontinuidades entre provincias biogeográficas, y con un gran tamaño efectivo, que permite mantener altos niveles de variación genética. Todo esto debido a una elevada tasa de reproducción,

rápido desarrollo y maduración, junto con una gran capacidad de dispersión que larvaria. Junto a la posibilidad de una dinámica “metapoblacional” con gran capacidad de recambio, capaz de mantener su identidad, gracias a la integración de todos sus componentes, a través de diversos grupos denominados parches, que pueden estar en un constante proceso de extinción y recolonización local.

- Teniendo en cuenta la naturaleza del marcador molecular utilizado, la región control del ADN mitocondrial, el no haber logrado identificar stocks, no significa una completa negativa a una distribución diferencial de la variación a lo largo del Pacífico tropical, pues casos similares han logrado detectar diferenciación local con base en otros enfoques (Saillant et al., 2010). O bien, podrían existir presiones más recientes, visibles en la variación de otras regiones genómicas importantes.
- La historia evolutiva que pudo ser revelada, se encuentra asociada a eventos de expansión poblacional precedidos por reducciones originadas durante los ciclos glaciales-interglaciales del Ionense en el Pleistoceno medio; relacionadas con el periodo interglacial conocido como Yarmouth, ocurrido aproximadamente hace 300,000 – 265,000 años después de la glaciación de Kansas.
- Existe la necesidad de desarrollar estrategias más multidisciplinarias, para hacer frente al reto de monitorear especies marinas en general, pero en especial de aquellas que como *Lutjanus peru*, poseen una alta variación. Esto nos acercaría a comprender de mejor manera los mecanismos ecológicos en los procesos de supervivencia de estos grupos con alta diversidad específica, importante en contextos evolutivos y para las pesquerías.

9. REFERENCIAS

Acero, P. A. y J. Garzón F. 1985. Los pargos (Pices: Perciformes: Lutjanidae) del Caribe Colombiano. *Actualidades Biológicas*. 14(53): 89-99.

Adams D. K, Dennis J. McGillicuddy Jr., Luis Zamudio, Andreas M. Thurnherr, Xinfeng Liang, Olivier Rouxel, Christopher R. German, Lauren S. Mullineaux. 2011. Surface Generated Mesoscale Eddies Transport Deep Sea Products from Hydrothermal Vents. *Science* 332 (6029): 580-583

Allen G. R. 1995. Lutjanidos (Peces óseos). En Fischer, W., I. Krupp, W. Schueider, C. Somer, K. E. Carpenter and V. H. Niem (Eds), *Guía FAO para la identificación de peces Pacífico Centro Oriental*. Vol. III, Vertebrados parte 2: 1231-1244.

Allen G. R. 1985. *FAO species catalogue. Snappers of the world*. Vol. 6 Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome 6: 208.

Allen L. G., Pondella II D. J. y Horn M. H. 2006. *Ecology of marine fishes: California and adjacent wáter*. University of California Press. Berkeley and Los Angeles, California. p309.

Allen, G.R. y Robertson, D.R. 1994. *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. University of Hawaii Press, Honolulu.

Anderson W. D, 1987. Systematics of the fishes of the family Lutjanidae (Perciformes: Percodei) the snappers. En J.J. Polovina and S. Ralston (Eds.), *Tropical snappers and grupers. Biology and Fisheries manangement*: 1:1-32. Westview Press/Boulder and London.

Anderson W. D. in: Carpenter, K.E (ed). 2002. *The living marine resources of the Western Central Atlantic*. Volume 3, *FAO Species identification guide for fishery purposes and american society of ichthyologists and herpetologists*. Special publication No. 5. Rome, FAO. 1479p.

Anderson, W. D., Jr. 2003 (dated 2002). Symphysanodontidae (1304-1307). In K. E. Carpenter (Ed.). The living marine resources of the western central Atlantic, FAO species identification guide for fishery purposes. Vol. 2. FAO. And Vol. 3, part 2 Rome.

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

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

Barber, P. H., Palumbi, S. R., Erdmann, M. V., and Moosa, M. K. 2000. A marine Wallace's line Nature, 406: 692-693.

Barton E.D., M. Lavín, A. Trasviña, 2008. Coastal circulation and hydrography in the Gulf of Tehuantepec, Mexico, during winter. Continental Shelf Research 29(2): 485-500.

Barton, E.D., M.L. Argote, J. Brown, P.M. Kosro, M. Lavin, J.M. Robles, R.L. Smith, A. Trasviña, H.S. Vélez. 1993. "Supersquirt: Dynamics of The Gulf of Tehuantepec, Mexico", OCEANOGRAPHY, Vol. 6, No. 1, pp. 23-30.

Beamish, R.J. and Rothschild, B.J. (eds.). 2009. The Future of Fisheries Science in North America, Fish y Fisheries Series, Springer Science + Business Media B.V.. Chapter 23 Genetic and Evolutionary Considerations in Fishery Management: Research Needs for the Future y Chapter 24 Trends in Fishery Genetics.

Booke, H.E. 1981. The conundrum of the *stock* concept are nature and nurture definable in fishery science? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 38(12): 1479-1480.

Bonhomme, F. y Planes, S. 2000. Some evolutionary arguments about what maintains the pelagic interval in reef fishes. Environmental Biology of Fishes, 5, 365-383.

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

Brusca, R.C. y Wallerstein, B.R. (1979) Zoogeographic pattern of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow water zoogeography of the area. *Bulletin of the Biological Society of Washington*, 3, 67–105.

Cannariato, K.G., and Ravelo, A.C. 1997. Pliocene-Pleistocene evolution of eastern tropical Pacific surface water circulation and thermocline depth. *Paleoceanography*, 12:805-820.

Carson E.W., Saillant E., Renshaw M.A., Cummings N.J., Gold J.R. 2011. Population structure, long term connectivity, and effective size of mutton snapper (*Lutjanus analis*) in the Caribbean Sea and Florida Keys. *Fishery Bulletin* 109: 416–428.

Castro Aguirre, J.L., H. Espinoza Pérez y J.J. Schmitter Soto. 1999. Ictiofauna estuarino lagunar y vicaria de México. Limusa, México. 623 p.

Cervigón F. 1993. Los peces marinhos de Venezuela. 2a edição, Vol. II. Caracas, Venezuela, Fundacion Científica Los Roques, 498 p.

Chapin III, S.F., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek et al. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405 : 234 242.

Claro, R. 1994. Ecología de los peces marinos de Cuba. CIQRO, México. 525 p.

Conapesca. 2002-2011. Anuarios Estadísticos de Acuicultura y Pesca de los años 2002 al 2011. SAGARPA <http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx>

Cowen, R.K., G. Gawarkiewicz, J. Pineda, S.R. Thorrold, y F.E. Werner. 2007. Population connectivity in marine systems: an overview. *Oceanography* 20(3): 14-21.

Craig, MT, Hastings PA, Pondella DJ, Robertson DR, Rosales Casian JA. 2006. Phylogeography of the flag cabrilla *Epinephelus labriformis* (Serranidae): implications for the biogeography of the Tropical Eastern Pacific and the early stages of speciation in a marine shore fish. *Journal of Biogeography*. 33:969-979.

Cromwell, T. 1958. Thermocline topography, horizontal currents, and “ridging” in the eastern tropical Pacific. *Bull. Inter American Tropical Tuna Commission* 111:135-164.

Cruz Romero, M. Espino Bar, J. Mimbela López, A. García Boa, L. Obregón Alcaraz y E. Girón Botello. 1991. Biología reproductiva de tres especies de Lutjánidos en Colima. Rep. Téc. C.R.I.P. Manzanillo, Colima. I.N.P., México. 118 p.

Cruz Romero, M., E. A. Chávez, E. Espino y A. García. 1996. *Stock* assessment of a snapper complex (*Lutjanus* spp.) of the eastern tropical Pacific. In Biology, fisheries and culture of tropical groupers and snappers. ICLARM Conf. Proc. No. 48: 330-336.

Cushing D.H., 1968. Fisheries biology: a study in population dynamics. Madison, University of Wisconsin Press, 200 pp.

Cushing, D.H. 1975. Marine Ecology and Fisheries. Cambridge University, Gran Bretaña. 278.

Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. Nature Methods 9(8), 772.

Dawson, C.E. (1975) Studies on the eastern Pacific sand stargazers (Pisces: Dactyloscopidae) 2. Genus *Dactyloscopus*, with descriptions of new species and subspecies. Natural History Museum of Los Angeles County Scientific Bulletin 22, 1–61.

Diaz Uribe J.G., Chávez E.A. y Elorduy Garay J.F. 2004. Evaluación de la pesquería del huachinango (*Lutjanus peru*) en el suroeste del Golfo de California. Ciencias Marinas. 30(4): 561-574.

Domeier M.L. y Clarke M.E. 1992. A laboratory produced hybrid between *Lutjanus synagris* and *Ocyurus chrysurus* and a probable hybrid between *L. griseus* and *O. chrysurus* (Perciformes: Lutjanidae). B Mar Sci 50(3): 501-507.

Drass, Denice, M.; Bootes, Kevin, L.; Lyczkowski Shultz, Joanne; Comyns, Bruce, H.; Holt, G. Joan; Riley, Cecilia, M.; Phelps, Ronald, P. 2000. Larval development of red snapper, *Lutjanus campechanus*, and comparisons with co occurring snapper species. Fishery Bulletin (Washington D C) 98(3): 507-527

Druzhinin, A. D. 1970. The distribution and biology of fish of the Lutjanidae family. Vopr. Ickthyol., 10(6):958 981.

Dupanloup I., Schneider S., Excoffier L. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* 11 (12):2571-81.

Ekman, S. (1953) *Zoogeography of the sea*. Sidgwick y Jackson, London.

Ely, B., Viñas, J., Alvarado Bremer, J., Black, D., Lucas, L., Covello, K., Labrie, A.V., Thelen, E., 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 (*Katsuwonis pelamis*). *BMC Evol. Biol.* 5: 19.

Espino Barr E., M. Cruz Romero y A. García Boa. 2001. Tendencia de la talla del huachinango *Lutjanus peru* en Colima, México, de noviembre de 1982 a diciembre de 1997. INP. SAGARPA. México. Ciencia Pesquera No. 15

Excoffier, L., Lischer, H. 1995-2006. Arlequin ver. 3.1: An integrated software for population genetic data analysis. Computational and Molecular Population Genetics Lab, Institute of Zoology, University of Berne, Switzerland.

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

Fable WA (1980) Tagging studies of red snapper (*Lutjanus campechanus*) and vermilion snapper (*Rhomboplites aurorubens*) off the south Texas coast. *Contrib Mar Sci* 23:115–121.

FAO. 2010. El estado mundial de la pesca y acuicultura. Departamento de pesca y acuicultura de la FAO.

Färber Lorda J., A. Trasviña and P. Cortés Verdín, 2010. ‘Summer Distribution of Euphausiids in the Entrance of the Sea of Cortés in relation to hydrography’. *Deep Sea Res. Part II*, 57, 631-641.

FDA. 2014. Sitio Web del departamento de Administración de alimentos y medicamentos de E.U. <http://www.fda.gov/Food/FoodScienceResearch>

Fiedler P.C. (1992). Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Tech. Rep. 109: 1-65.

Gaither MR, Toonen RJ, Robertson DR, Planes S, Bowen BW. 2010. Genetic evaluation of marine biogeographical barriers; perspectives from two widespread Indo Pacific snappers (*Lutjanus kasmira* and *Lutjanus fulvus*). *J Biogeogr* 37: 133-147.

Garber Amber F., Tringali Michael D. y Stuck Kenneth. 2003. Population Structure and Variation in Red Snapper (*Lutjanus campechanus*) from the Gulf of Mexico and Atlantic Coast of Florida as Determined from mitochondrial DNA Control Region Sequence. *Marine Biotechnology* 6, 175-185.

García Nava, H, F. J. Ocampo Torres, P. Osuna and M. A. Donelan. 2009. Wind stress in the presence of swell under moderate to strong wind conditions. *JOURNAL OF GEOPHYSICAL RESEARCH*, VOL. 114, C12008, doi:10.1029/2009JC005389.

Giese, B., Carton, J., Holl, L., 1994. Sea level variability in the eastern tropical Pacific as observed by TOPEX and Tropical Ocean–Global Atmosphere Tropical Atmosphere–Ocean experiment. *Journal of Geophysical Research* 99 (C12).

Godínez, V.M., E. Beier, M. F. Lavín, and J. A. Kurczyn. 2010. Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observations. *JOURNAL OF GEOPHYSICAL RESEARCH*, VOL. 115, C04007, doi:10.1029/2009JC005705.

Godoy J. A., 2009. La genética, los marcadores moleculares y la conservación de especies. *Ecosistemas* 18 (1), 23-33.

Golenberg Edward M. 1987. Estimation of Gene Flow and Genetic Neighborhood Size by Indirect Methods in a Selfing Annual, *Triticum dicoccoides*. *Evolution* Vol. 41, No. 6 (Nov., 1987), pp. 1326-1334.

Gomes Grazielle, Sampaio Iracilda y Schneider Horacio. 2012. Population Structure of *Lutjanus purpureus* (Lutjanidae – Perciformes) on the Brazilian coast: further existence evidence of a single species of red snapper in the western Atlantic. *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Anales de la Academia Brasileña de Ciencias)* 84(4): 979-999.

Grant WS y Bowen BW. 1998. Shallow population history in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *J Hered* 89: 425-426.

Grant, W.S., Garcia Marin, J.L. and Utter, F.M. 1999. Defining population boundaries for fishery management. S. Mustafa (Ed.), *Genetics in Sustainable Fisheries Management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 27-72.

Graves, J.E., 1998. Molecular insights into the population structures of cosmopolitan marine fishes. *J. Hered.* 89, 427-437.

Grimes, C. 1987. Reproductive biology of the Lutjanidae: a review, pp. 239-294. In J.J. Polovina y S. Ralston (eds) *Tropical Snapper and Grouper: Biology and Fisheries Management*. Westview, Boulder, U.S.A. 659 p.

Grimm Volker, Reise Karsten and Strasser Mathias. 2003. Marine metapopulations: a useful concept. *Helgol Mar Res* 56: 222-228

Grodsky, S. A. and J. A. Carton. 2001. Intense surface currents in the Tropical Pacific during 1996-1998. *J. Geophys. Res.*, 106, 16,673-16,684.

Gulland J. A. 1983. *Fish stock assesment: a manual of basic methods*. Chichester, U.K., Wiley Interscience, FAO/Wiley series on food and agriculture, Vol. 1:223 pp.

Gutiérrez Vargas Ricardo. 1990. Tasas de crecimiento, mortalidad, reclutamiento, rendimiento y biomasa relativos por reclua de *Lutjanus peru* (Persiformes: Lutjanidae) en el Pacífico Noroeste de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 38 (2B): 441-447.

Hanski, I. y M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:3-16.

Hanski, I. y M. Gilpin. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. Academic Press, London, UK.

Hanski, I. y Simberloff. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation*. Academic Press, London, UK. p. 5-26.

Harrison, S. y A.M. Hasting. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology and Evolution*, 3:180-183.

Harrison, S. y A. Taylor. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *Empirical evidence for metapopulation dynamics*. Academic Press, London, UK. p. 27-68.

Harpending, R. C.. 1994 Signature of ancient population growth in a low resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Hum. Biol.* 66: 591-600.

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

Hedgecock, D. (1986). Is gene flow from larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates? *Bulletin of Marine Science*, 39, 550–564.

Hedrick, Philip W. 2011. *Genetics of Populations* 4th ed., Jones and Bartlett publishers, USA, 675 pp.

Hellberg, M. E., R. S. Burton, J. E. Neigel, and S. R. Palumbi. 2002. Genetic assessment of connectivity among marine populations. *Bull. Mar. Sci.* 70(1) Suppl.: 273-290.

Heupel M.R, Carlson J.K. Simpfendorfer C.A. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Mar Ecol Prog Ser* 337: 287-297.

Hewitt, G. 2004. The structure of biodiversity insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology*, 1(4); 1 16.

Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of the ice ages, and their role on divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58:248 276. Hey, H. 2010. Isolation with Migration Models for More Than Two Populations. *Mol. Biol. Evol.*, 27:905- 920.

Hewitt, G.M. 2000. The genetic recolonization of European biota. *Biol J. Linn. Soc.* 68: 87–112.

Hudson, R. R., 1990 Gene genealogies and the coalescent proces, pp. 1 44 in *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, edited by Futuyama, and J. D. Antonovics. Oxford University Press, New York.

Ihsen P.E., H.E. Booke, J.M. Casselman, J.M. McGlade, N.R. Payne and F.M. Utter. 1981. *Stock* identification: materials and methods. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 38:1838-1855.

INAPESCA. 2006. Libro rojo. Sustentabilidad y pesca responsable en México. Evaluación y Manejo. SAGARPA. 101-127 pp.

Kessler, W.S. 2006. The Circulation of the Eastern Tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, 69, 2 4, 181, 217 pp.

Krebs, C.J. 1985. *Ecología*. (2ª. ed.) Harla. México. 753 pp.

Kitzer Jacob P. y Sale Peter F. 2006. *Marine Metapopulations*. Elsevier Academic Press.

Laird, P.W., Zijderveld, A., Linders, K., Rudnicki, M.A., Jaenisch, R., Berns, A.. 1991. Simplified mammalian DNA isolation procedure. *Nucleic acids research* 19, 4293.

Lara Lara, J.R., et al. 2008. Los ecosistemas marinos, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 135-159.

Le, J., Mix, A.C., and Shackleton, N.J. 1995. Late quaternary paleoceanography in the eastern equatorial Pacific Ocean from planktonic foraminifers: a high-resolution record from site 846. In *Proc. ODP, Sci. Results 138*. Edited by Pisias NG, Maeyer LA, Janecek TR, Palmer-Julson A, van Alden TH. College Station, TX (Ocean Drilling Program), 675-693.

Lee Woo Jai, Conroy Janet, Howell H. W. y Kocher T. D..1995. Structure and Evolution of Teleost Mitochondrial Control Regions. *Journal of Molecular Evolution* 41:54-66.

Leis, J. M. 1987. Review for the early life history of tropical groupers (Serranidae) and snappers (Lutjanidae). 189-237 En: Polovina J.J. y Ralston S.. *Tropical snappers and groupers: biology and fisheries management*. Westview Press. Inc. Boulder, Colorado.

Leis, J.M. y Carson Ewart, B.M. (2000) In situ swimming speeds of the late pelagic larvae of some Indo Pacific coralreef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 159, 165–174.

Levins, R. 1969. Some genetic and demographic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15:237-240.

Librado P. y Rozas J. 2009. A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451- 1452.

López et al., Phylogeography and historical demography of the Pacific Sierra mackerel (*Scomberomorus sierra*) in the Eastern Pacific *BMC Genetics* 2010, 11:34.

Lucano Ramírez, G. y Rui Ramírez. S. 2006. Características reproductivas de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae), recolectados con dos artes de pesca en la costa sur de Jalisco, México. en "Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán. SAGARPA, INAPESCA, CRIT Manzanillo. María del Carmen Jiménez Quiroz y Elaine Espino Barr (editoras).

Lunt, D.H., L.E. Whipple y B.C. Hyman. 1998. Mitochondrial DNA variable number tandem repeats (VNTRs): utility and problems in molecular ecology. *Molecular Ecology* 7:1441-1455.

Loftus W.F. 1992. *Lutjanus ambiguus* (Poey), a natural intergeneric hybrid of *Ocyurus chrysurus* and *Lutjanus synagris* (Linnaeus). *B Mar Sci* 50: 489-500.

Mac Lean J.A. y D.O. Evans, 1981. The *stock* concept, discreteness of fish *stocks* and fisheries management. *Can. J. Fish, Aquat. Sci.*, 38:1889-1898.

Manickchand, D.S. 1987. Reproduction, age and growth of the lane snapper, *Lutjanus synagris* (Linnaeus) in Trinidad, West Indies. *Bull. Mar. Sci.* 40(1): 22-28.

Marko, P. B., Hoffman, J. M., Emme, S. A., McGovern, T. M., Keever, C., y L. N. Cox. 2010. The expansion contraction model of Pleistocene demography: rocky shores suffer a sea change? *Molecular Ecology* 19:141-169.

Mascarenhas A. S. Jr., Ruben Castro, Curtis A. Collins and Reginaldo Durazo. 2004. Seasonal variation of geostrophic velocity and heat flux at the entrance to the Gulf of California, Mexico. *J. Geophys. Res.*, 109, C07008, doi: 10.1029/2003JC002124.

Maske, Helmut, Ramón Cajal Medrano, Armando Trasviña Castro, Alejandrina Jiménez Mercado, Cesar O. Almeda Jauregui, Gilberto Gaxiola Castro, and José Ochoa. 2010. Inorganic carbon and biological oceanography above a shallow oxygen minimum in the entrance to the Gulf of California in the Mexican Pacific. *Limnol. Oceanography.* 55(2), 2010.

May, R.M., y J.H. Lawton. 1995. Assessing extinction rates, en J.H. Lawton y R.M. May (eds.), Extinction rates. Oxford University Press, Oxford, pp. 1-24.

Mora, C. y Robertson, D.R. (2004) Factors shaping the range– size frequency distribution of the endemic fish fauna of the Tropical Eastern Pacific. *Journal of Biogeography*, 32, 277–286.

Mora C., Treml E. A., Roberts J., Crosby K., Roy D. y Tittensor D. P. 2011. High connectivity among habitats precludes the relationship between dispersal and range size in tropical reef fishes. *Ecography* 35(1):89-96.

Nance, A.H., Kimley, P., Galván.Magaña, F., Martínez Ortiz, J., and Marko, P.B. 2011. Demographic Processes Underlying Subtle Patterns of Population Structure in the Scalloped Hammerhead Shark, *Sphyrna lewini*. *PLoS ONE*, 6(7): e21459.doi:10.1371/journal.pone.0021459.

NASA 2013 <http://svs.gsfc.nasa.gov/>. OSCAR <http://www.oscar.noaa.gov/index.html>. ECCO2 <http://ecco2.org/>.

Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia Univ. Press, New York.

Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the World*. Pág 366.

Nelson, T. S., Hoddell, R. J., Chou, L. M., Chan, W. K., and Phang, V. P. E. 2000. Phylogeographic structure of false clownfish, *Amphiprion ocellaris*, explained by sea level changes on the Sunda shelf. *Marine Biology*, 137: 727-736.

Nielsen, R., Wakeley, J., 2001. Distinguishing migration from isolation: a Markov chain Monte Carlo approach. *Genetics*, 158, 885-896.

Niiler, P. 2001. The world ocean surface circulation. *Ocean Circulation and Climate*, G. Siedler, J. Church, and J. Gould, eds., Academic Press, volume 77 of International Geophysics Series, 193–204.

Nikolsky, G. 1963. *The Ecology of Fishes*. Academic Press. London. 352 p.

Nirchio M., Oliveira C., Ferreira D.C., Rondon R., Pérez J.E., Hett A.K., Rossi A.R. and Sola L. 2009. Cytogenetic characterization of *Rhomboplites aurorubens* and *Ocyurus*

chrysurus, two monotypic genera of Lutjaninae from Cubagua Island, Venezuela, with a review of the cytogenetics of Lutjanidae (Teleostei: Perciformes). *Neotrop Ichthyol* 7(4): 587-594.

Nirchio M., Rondón R., Oliveira C., Ferreira I.A., Martins C., Pérez J., Sola L. y Rossi A.R. 2008. Cytogenetic studies in three species of *Lutjanus* (Perciformes: Lutjanidae: Lutjaninae) from the Isla Margarita, Venezuela. *Neotrop Ichthyol* 6(1): 101-108.

Núñez Farfán J y Eguiarte L. E. (compiladores). 1999. *Evolución Biológica*. Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología, Conabio y UNAM. México. 457 pp.

Palacios, D.M., Bograd, S.J., 2005. A census of Tehuantepec and Papagayo eddies in the northeastern tropical Pacific. *Geophysical Research Letters* 32, L23606.

Pauly, D., V. Christensen, S. Guénette, T. J. Pitcher, U. R. Sumaila, C. J. Walters, R. Watson, D. Zeller. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418: 689-695.

Palumbi, S. R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25: 547–572.

Patterson WF, Watterson JC, Shipp RL, Cowan JH Jr. 2001. Movement of tagged red snapper in the northern Gulf of Mexico. *Trans Am Fish Soc* 130:533–545.

Piñero D. et al. 2008. *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Capítulo 14 La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México y Capítulo 15 La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas. Conabio, México, pp. 415 494

Piñero D. et al. 2008. *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Capítulo 14 La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México y Capítulo 15 La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas. Conabio, México, pp. 415 494

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

Ponce Palafox J.T., Pérez González R. y Melo García M. 2005. Programa maestro para el comité estatal del sistema producto huachinango. SAGARPA CONAPESCA. UAEM UAG. Acapulco, Gro. México. 350 pp.

Pondella, D.J., II, Craig, M.T. y Franck, J.P.C. (2003). The phylogeny of Paralabrax (Perciformes: Serranidae) and allied taxa inferred from 16S and 12S mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29, 176–184.

Portnoy David S. y Gold John R. 2013. Finding Geographic Population Structure in Marine Fish Species with High Gene Flow. *Proceedings of the 65th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. Colombia. 65: 384-389.

Pruett Christin L., Saillant Eric y Gold John R. 2005. Historical population demography of red snapper (*Lutjanus ampechanus*) from the northern Gulf of Mexico based on analysis of sequences of mitochondrial DNA. *Marine Biology* 145: 593-602.

Rabinovich, J.E. 1980. *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. (3ª. ed.) CECSA. México. 313 pp.

Ramos Cruz Sebastián. 2001. Evaluación de la pesquería de huachinango *Lutjanus peru* en la zona costera de Salina Cruz, Oaxaca, México, durante 1995. INP. SAGARPA. *Ciencias pesqueras* No. 15.

Reyna Trujillo, M.M. 1994. Desarrollo gonádico y época de desove del “huachinango” (*Lutjanus peru*) Nichols y Murphy 1922 (Pisces: Lutjanidae) en la bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de licenciatura, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco. 73 p.

Riginios, C. y B.C. Victor. 2001. Larval spatial distributions and early life-history characteristics predict differentiation in eastern Pacific blennioid fishes. *Proc. R. Soc. Lond B* 268: 1931-1926.

Rocha E. C. y Molina W.F. 2008. Cytogenetic analysis in western Atlantic snappers (Perciformes, Lutjanidae). *Genet Mol Biol* 31/2: 461-467.

Rocha O. A. y Sandoval Castillo R. J., 2003. Diversidad mitocondrial y estructura genética en poblaciones alopátricas del huachinango del Pacífico *Lutjanus peru*. Ciencias Marinas, junio, Vol. 29, núm. 002, 197-209 pp.

Rocha Olivares, A y V.M. Gómez Muñoz. 1993. Validación del uso de otolitos para determinar la edad del huachinango del Pacífico *Lutjanus peru*, (Perciformes: Lutjanidae), en la bahía de La Paz y aguas adyacentes, B.C.S., México. Ciencias Marinas 19(3) 321-331.

Rodríguez de la Cruz, M. C. 1988. Los recursos pesqueros de México y sus pesquerías. Secretaría de pesca, México, D. F. 237 p.

Rogers AR, Harpending H. 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.

Rojas, M.J.R. 1997. Fecundidad y épocas de reproducción del “pargo mancha” *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) Golfo de Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 44/45 (1): 477-478.

Rojas Herrera A. A., Mascaró M. y Chiapa Carrara X. 2004. Hábitos alimentarios de los peces *Lutjanus peru* y *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en Guerrero, México. Rev. Biol. Trop. Vol. 52 no. 4 San José, diciembre.

Rosenblatt, R.H. (1967) .The zoogeographic relationships of the marine shore fishes of tropical America. Studies in Tropical Oceanography, 5, 579–592.

Roy, K., Valentine, J.W., Jablonski, D., Kidwell, S. 1996. Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. TREE, 11:458-463.

Ruiz Luna. A., B.E. Girón, V.J. Madrid y B.A. Gonzáles. 1985. Determinación de edad, crecimiento y algunas constantes biológicas del huachinango del Pacífico *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy, 1922). Mem. VII Congr. Nal. Zool.

Ryman, N. 1991. Conservation genetics considerations in fishery management. *J.Fish Biol.* 39 (Suplement A): 211-224.

Ryther, J.H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science.* 166:72-76.

Saillant, E. and J.R. Gold. 2006. Population structure and variance effective size of red snapper (*Lutjanus campechanus*) in the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin US* 104: 136-148.

Saillant, E., S.C. Bradfield, and J.R. Gold. 2010. Genetic variation and spatial autocorrelation among young-of-the-year red snapper (*Lutjanus campechanus*) in the northern Gulf of Mexico. *ICES Journal of Marine Science* 67(6): 1240-1250.

Saillant, E., M.A. Renshaw, N.J. Cummings, and J.R. Gold. 2012. Conservation genetics and management of yellowtail snapper (*Ocyurus chrysurus*) in the U.S. Caribbean and South Florida.

Fisheries Management and Ecology 19(4): 301-312.

Santamaría M.A, Chávez E.A. 1999. Evaluación de la pesquería de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) de Guerrero, México. *Rev. Biol. Trop.* vol.47 n3.

Santamaría, M. A., Elorduy G. J. F., Villalejo F. M. y Rojas H. A. 2003. Desarrollo gonadal y ciclo reproductivo de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) en Guerrero, México. *Rev. Biol. Trop.* 51(2): 489-502.

Santamaría Miranda, A. y A.A. Rojas Herrera. 1994. Análisis de la variación morfofisiológica del huachinango, *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy, 1922) de la costa chica del estado de Guerrero, México. Periodo 1993-1994. Mem. IV Congr. Nal. Ictiología, Morelia, Michoacán. 250 p.

Santamaría Miranda, A. 1998. Hábitos alimenticios y ciclo reproductivo del huachinango, *Lutjanus peru*, (Nichols y Murphy, 1922) Pisces: Lutjanidae en Guerrero, México. Tesis de Maestría, CICIMAR, México.

Saucedo L. M et al. 1998. Distribución y densidad de juveniles de *Lutjanus peru* (pisces: lutjanidae) en la costa de Jalisco y Colima, México.

Saucedo Lozano M. 2000. Alimentación Natural de Juveniles de *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy, 1922) y *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) (Lutjanidae: Perciformes) en la costa de Jalisco y Colima, México. Tesis de Maestría, Posgrado de Ciencias Pecuarias, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad de Colima. México.

Scheltema, R.S. (1968) Dispersal of larvae by equatorial ocean currents and its importance to the zoogeography of shoalwater tropical species. *Nature*, 217, 1159–1162.

Shulman, M. J. 1998. What can population genetics tell us about dispersal and biogeographic history of coral reef fishes? *Australian Journal of Ecology*, 23: 21-225.

Shulman, M. J., and E. Bermingham. 1995. Early life histories, ocean currents, and the population genetics of Caribbean reef fishes. *Evolution* 49:897-910.

Sparre, P. y S.C. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca. ?. 306.1 Rev. 2: 420 pp.

Spero, H.J., Koreen, M.M., Kalve, E.M., and Lea, D.W. 2003. Mutispecies approach to reconstructing eastern Pacific thermocline hydrography during the past 360 kyr. *Paleoceanography*, 18:1022.

Springer, V.G. (1959) Systematics and zoogeography of the clinid fishes of the subtribe Labrisomini Hubbs. Institute of Marine Science Publications, 5, 417–492.

Strub, P.T. and C. James, 2002a. Altimeter derived surface circulation in the large-scale NE Pacific Gyres. Part 1. Seasonal variability. *Progress in Oceanography*, 53, 163-183.

Strub, P.T. and C. James, 2002b. Altimeter derived surface circulation in the large-scale NE Pacific Gyres. Part 2. 1997–1998 El Niño anomalies. *Progress in Oceanography*, 53, 185-214.

Strub, P.T. and C. James, 2002c. The 1997 1998 oceanic El Niño signal along the southeast and northeast Pacific boundaries, an altimetric view. *Progress in Oceanography*, 54, 439-458.

Szedlmayer ST (1997) Ultrasonic telemetry of red snapper, *Lutjanus campechanus*, at artificial reef sites in the northeast Gulf of Mexico. *Copeia* 1997:846–850.

Szedlmayer ST, Shipp RL (1994) Movement and growth of red snapper, *Lutjanus campechanus*, from an artificial reef area in the northeastern Gulf of Mexico. *Bull Mar Sci* 55:887–896.

Tajima, F. 1989a. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123:585–595.

Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., and Kumar, S. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* (submitted).

Templeton A. R., Routman E., Phillips C. A. 1995. Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Genetics* 140, 767–782.

Thompson, J.D., Higgins, D.G. y Gibson, T.J. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through, sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, submitted, June 1994.

Thresher, R.E. 1984. Reproduction in reef fishes. T.H.F., EE.UU. 398 p.

Tomczak M. y JS. Godfrey. 1994. *Regional Oceanography: an Introduction*. 2da ed. Daya publishing House. Nueva Dheli, India. Pp. 390.

Trasviña A. y C. A. Andrade. 2002. Circulación oceánica y climatología tropical en México y Colombia. *Diálogo entre Pares 1*, Consejo Nacional de Acreditación Ministerio de Educación, Corcas Editores, 9-37. Bogotá, Colombia.

Trasviña A. y E.D. Barton, 2008. Summer circulation in the Mexican tropical Pacific. *Deep Sea Research I*, 55 (2008) 587–607.

Trasviña A. y E.D. Barton. 1997. ‘Nortes’ del Golfo de Tehuantepec: dinámica del océano costero. Contribución a la Monografía No. 3 de la Unión Geofísica Mexicana, “La Oceanografía Física en México”.

Trasviña A., D. Lluch Cota, A.E. Filonov y A. Gallegos. 1999. Oceanografía y El Niño. Capítulo 3 de Los Impactos del Niño en México. Editado por V. Magaña (UNAM), 1999.

Utter, F. M.1991. Biochemical genetics and fishery management. : an historical persepective. J. Fish Biol. 39 (Suplement A): 1-20.

Utter, F.M. 1986. Validity of Electrophoresis in Identifying Fish Populations Structures. In: D. Hedgecock (editor). Workshop on Identifying Fish Subpopulations. p. 14 19. Calif. Sea Grant Coll. Program Publ. T CSGCD 013.

Van der Heiden, A.M. 1985. Taxonomía Biología y evaluación de la ictiofauna demersal del Golfo de California, Cap. 4:149 200. En: Yañez Arancibia, A. (Eds.). Recursos pesqueros potenciales de México: La pesca acompañante del Camarón. Progr. Univ. De Alimentos, Inst. Ciencias del Mar y Limnología., Inst. Nal. De Pesca. UNAM, México D.F., 748 p.

Vargas R.G. 1990. Tasas de crecimiento, mortalidad, reclutamiento, rendimiento y biomasa relativos por recluta de *Lutjanus peru* (Persiformes: Lutjanidae) en el Pacífico Noroeste de Costa Rica. Rev. Bio. Trop. 38(2B): 441-447.

Walker, B.W. (1960) .The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. Systematic Zoology, 9, 123–133.

Wang, C. And Fiedler, P.C. 2006. ENSO variability and the Eastern Tropical Pacific: a review. Progress in Oceanography, 69, 2 4, 29 266 pp.

Waples, R.S. (1987) A multispecies approach to the analysis of gene flow in marine shore fishes. Evolution, 41, 385–400.

Waples R. S. 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. J Hered 89: 438 450.

Waples, Robin y Naish, Kerry A. 2009. Genetic and Evolutionary Considerations in Fishery Management: Research Needs for the Future. Publications, Agencies and Staff of the U.S. Department of Commerce. Paper 457.

Waples, Robin y Naish, Kerry A. 2009. Genetic and Evolutionary Considerations in Fishery Management: Research Needs for the Future. Publications, Agencies and Staff of the U.S. Department of Commerce. Paper 457.

Ward, R.D. 2000. Genetics in fisheries management. *Hydrobiologia*, 420, 191-201.

Watson W. Y Brogan M.W. 1996. Lutjanidae: Snappers. En: Moser, H.G. (edi). The early stages of fishes in the California Current region. CALCOFI Atlas No. 33. 1505 p.

Wirtky, K., 1965. Surface currents of the Eastern Tropical Pacific Ocean. Inter American Tropical Tuna Commission, Bulletin IX, No.5, 63-97.

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, R. Watson. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787-790.

Wilkinson, T., J. Bezaury-Creel, F. Gutiérrez, T. Hourigan, L. Janishevski, C. Madden, M. Padilla y E. Wiken (en prensa). Marine spaces: North America's Marine Ecological Regions, Commission for Environmental Cooperation, Montreal.

Zamudio, L., A. P. Leonardi, S. D. Meyers, and J. J. O'Brien. 2001. ENSO and eddies on the southwest coast of Mexico, *Geophys. Res. Lett.*, 28(1), 13-16, doi: 10.1029/2000GL011814.

Zamudio, L., Hurlburt, H.E., Metzger, E.J., Morey, S.L., O'Brien, J.J., Tilburg, C., Zavala Hidalgo, J. 2006. Interannual variability of Tehuantepec eddies. *Journal of Geophysical Research* 111, C05001.

Zapata, F.A. y Herron, P.A. 2002. Pelagic larval duration and geographic distribution of tropical eastern Pacific snappers (Pisces: Lutjanidae). *Marine Ecology Progress Series*, 230, 295-300.

Zavala Leal, I., Dumas, S., López Villegas, E. O., Peña, R., Contreras Olguín, M., Flores Montijo, L. and De La Cruz Agüero, J. 2013. Structural development of Pacific red snapper *Lutjanus peru* from hatching to the onset of first feeding. *Aquaculture Research*. doi: 10.1111/are.12272

Zavala Leal, I., Dumas, S., Peña, R., Contreras Olguín, M. and Hernández Ceballos, D. 2013. Effects of culture conditions on feeding response of larval Pacific red snapper (*Lutjanus peru*, Nichols y Murphy) at first feeding. *Aquaculture Research*, 44: 1399–1406. doi: 10.1111/j.1365-2109.2012.03144.x

Zhang Junbin, Cai Zeping y Huang Liangmin. 2006. Population genetic structure of crimson snapper *Lutjanus erythropterus* in East Asia, revealed by analysis of the mitochondrial control region. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 693-704.