



# UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA

## FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

Caracterización genética del caracol  
Astraea undosa (Mollusca: Gasteropoda)  
de la costa oeste de la península  
de Baja California, México



**TESIS**  
que para obtener el grado de  
**MAESTRO EN CIENCIAS**  
presenta

**Oc. JUAN ANTONIO FERNANDEZ APANGO**

Ensenada, B.C., Febrero de 1992

## RESUMEN

Se caracterizó genéticamente al caracol Astraea undosa, utilizándose cuatro poblaciones de la región del infralitoral, ( Punta Banda, El Rosario, Bahía Tortugas y San Ignacio), y una del mesolitoral (Rincón de Ballenas), de la península de Baja California. Todas las poblaciones, excepto la de El Rosario, mostraron deficiencias significativas de heterocigosis en más de un locus. Se encontró que la población de Bahía Tortugas presentó un alto nivel de variabilidad genética respecto a las otras poblaciones estudiadas. Tal variabilidad posiblemente es causada por la confluencia migratoria de larvas de diversas subpoblaciones aledañas por efecto de las corrientes, y la ubican como una población con posibilidad de exportar semilla para repoblar en caso de que, con la explotación, haya una disminución de los niveles de variabilidad en las otras poblaciones.

Los principales loci causantes de la variación entre poblaciones fueron, a nivel macrogeográfico LAP-2 e IDH-1, y a nivel microgeográfico el locus MDH-2.

Con excepción de El Rosario, la estructura génica de las poblaciones es bastante homogénea, con valores de identidad génica entre 0.912 y 0.976, y de distancia génica entre 2.4 y 9.5 % sustituciones alélicas. Los valores de variabilidad genética y la distribución de frecuencias alélicas sugieren que El Rosario ha sufrido deriva genética por reducción del tamaño poblacional.

Caracterización genética del caracol  
Astraea undosa (Mollusca: Gasteropoda),  
de la costa oeste de la península de  
Baja California, México.

TESIS DE MAESTRIA

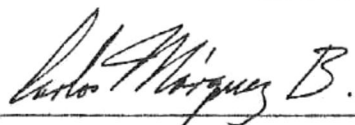
QUE PRESENTA

Oc. JUAN ANTONIO FERNANDEZ APANGO

APROBADA POR :



PRESIDENTE DEL JURADO.  
Dr. Jorge de la Rosa Velez.



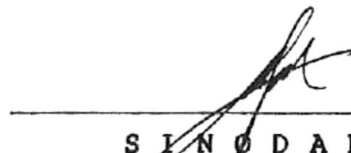
S I N O D A L  
M.C. Carlos Márquez Becerra.



S I N O D A L  
M.C. René Pinet Plasencia.



S I N O D A L  
M.C. Guillermo Villareal Chávez.



S I N O D A L  
M.C. Ramón Cajal Medrano.

ENSENADA, B.C., FEBRERO DE 1992.

El presente trabajo fué financiado en parte por los convenios DGICSA - SEP CB7-01-0136 y CB8-01-0077.

El autor contó con beca CONACYT (Número 54870), durante el período de 1988 - 1989, para realizar sus estudios de Maestría en Ciencias en Oceanografía Biológica.

## DEDICATORIAS

A *Nerva y Paco*, pues gracias a ellos conocí todo esto.

...a *Nerva* porque, aún en la distancia, la sigo queriendo...

...a *Paco*, que no importa donde, ni cuando, pero nos volveremos a ver...

... es un hecho,  
... y una promesa.

A *Erika*...

...por ser mi mejor excusa,

... mi mejor razón,  
para darle gracias a Dios  
... y a la Vida.

"Feliz el hombre que se dedica a la sabiduría y que se hace preguntas hasta que tenga respuestas; que interioriza los caminos de la sabiduría y reflexiona en sus secretos; que la persigue como el cazador, acecha sus pasos, atisba por sus ventanas y escucha a sus puertas; acampa junto a su casa, fijando sus estacadas en sus murallas.

En las manos de la sabiduría colocó su carpas: ya aloja en el lugar de la felicidad. Pone a sus hijos bajo su protección y halla abrigo bajo su ramaje. Bajo su sombra se protege del calor y acampa en su gloria."

"Comprueben ahora que no he trabajado para mí solo, sino para todos los que buscan la sabiduría."

Eclesiástico 14:20 - 27; 24:34

## AGRADECIMIENTOS

Es imposible agradecer a todas las personas que de manera directa o indirecta colaboraron en la realización de este trabajo, si en el intento omito a alguno espero me disculpe.

Antes que nada, quiero agradecer al **Dr. Jorge de la Rosa Vélez** por su paciencia, su tiempo, y su dedicación. Sin él, este trabajo no hubiera sido posible. Espero que hayamos sembrado más que conocimiento, amistad.

Quiero agradecer a los señores miembros del sinodo **M.C. Ramón Cajal, M.C. René Pinet, M.C. Guillermo Villarreal** y en especial al **M.C. Carlos Márquez**, el haberse mostrado siempre tan abiertos y con disposición de ánimo para vencer mi ignorancia.

También gracias a los señores :**Oc. Manuel Mancillas, Oc. Roberto Flores, Oc. Eliseo Almanza (Cheo grande), Oc. Eliseo Almanza (Cheo chico), Oc. Raul Aguilar** y **M.C. Guillermo Torres**, por sus observaciones, las cuales me fueron de gran ayuda para realizar este trabajo.

Gracias infinitas a **Aracéli, Laura, Guillermo, Ernesto y Carlos**, por ser la base de esto, que despues de tanto... por fin termina.

Es imperativo dar las gracias y hacer un público reconocimiento a la **directiva de la Facultad de Ciencias Marinas**, en especial a **Sra. Directora Oc. Guadalupe García de Ballesteros**. Todos han mostrado para conmigo una especial atención y auxilio en momentos de extrema necesidad, permitiendo que junto con la docencia haya podido llevar a cabo la investigación de ésta Tesis.

Quiero agradecer a todos mis alumnos su paciencia cuando en mas de una ocasión tuvieron que perdonar que diera una clase apresurada o de difícil entendimiento por andar "a las carreras".

Gracias a **Enrique**, el "Güero" que siempre nos ayudó de una u otra manera en lo que el pudiera.

En el plano personal...quiero agradecer a mi tía, la **Dra. Ana M<sup>te</sup> Apango González**, por su apoyo incondicional y por tratarme como a un hijo.

Quiero dar gracias sinceras a mi "nana", la **Sra. Ana M<sup>te</sup> González Vda. de Apango**, por recibirme en su casa y hacerme uno más del clan "Apango" de Ensenada.

Quiero agradecer a mis tíos **Anny y Daniel** el ofrecerme siempre el abrazo sincero y la charla en torno a un café, que más que eso ha sido siempre el sembrar un árbol grande y frondoso llamado amistad.

Gracias a **Teresita** y a **Edgarín** por tantas tardes tan padres que nos pasamos hechos "chipote".

Quiero agradecer a "mi nueva" familia, la **Familia Fuentes Caballero**, el apoyo incondicional en estos últimos años, años en los que he tratado de robármelos y meterlos en un saquito que llevo en el pecho.

No es posible no dar las gracias a mis hermanos, Nerva, Susana, Daniel y Victor, por estar siempre a mi lado, y por estar siempre pendientes de "como va Johny". Por su estímulo y ejemplo, así como por ser los mejores hermanos... gracias.

Gracias a mis grandes amigos Luis, Maggie, Paty y Cubby..

Y por último, a quién reservé para el final para cerrar con broche de oro...

...gracias a tí, Dios, porque andando a mi lado, haz hecho posible que bien o mal, llegáramos al final.

## INDICE

	NUMERO DE PAGINA.
RESUMEN	I
INDICE	II
INDICE DE TABLAS	III
INDICE DE FIGURAS	V
1).- INTRODUCCION	1
a).- ASPECTOS GENERALES	3
b).- ASPECTOS BIOLOGICOS	8
2).- OBJETIVO	10
3).- AREA DE ESTUDIO	11
4).- MATERIALES Y METODOS	14
4.1.- TRATAMIENTO DE LA MUESTRA	14
4.1.a.- Conservación de la muestra	15
4.1.b.- Obtención de los extractos proteínicos	17
4.1.c.- Ensayo electroforético	17
4.2.- INTERPRETACION DE LOS ZI-- MOGRAMAS	22
4.3.- DETERMINACION DEL POLIMOR- FISMO Y LA HETEROCIGOSIDAD	23
RESULTADOS	27
DISCUSIONES	43
CONCLUSIONES	71
LITERATURA CITADA	72
APENDICE	79

## INDICE DE TABLAS

Tabla I.- Localidades, número de organismos, intervalo de tallas así como fechas de muestreo para las poblaciones utilizadas en este estudio.....	16
Tabla II.- Fórmulas para la preparación de los sistemas reveladores utilizados en el análisis electroforético del caracol <u>Astraea undosa</u> .....	18
Tabla III.-Fórmulas para la preparación de soluciones amortiguadoras, por tejido empleado, para la resolución de los sistemas enzimáticos ensayados.....	21
Tabla IV.- Variación genética en las cinco poblaciones del caracol <u>Astraea undosa</u> estudiadas.....	28
Tabla V.- Resultados de los análisis de regresión y significancia del coeficiente de regresión....	31
Tabla VI.- Resumen de las medidas de variabilidad consideradas para las cinco poblaciones de <u>Astraea undosa</u> .....	32
Tabla VII.-Resumen de los loci fuera del equilibrio para cada una de las poblaciones de <u>Astraea undosa</u> consideradas para este estudio.....	35
Tabla VIII.-Coeficientes de distancia e identidad genética para las poblaciones de <u>Astraea undosa</u> .....	37
Tabla IX.- Valores de $H_T$ , $\bar{H}_S$ y $G_{ST}$ , por locus, para las cuatro poblaciones de <u>Astraea undosa</u> del infralitoral.....	39

- Tabla X.- Valores de  $H_T$ ,  $\bar{H}_E$  y  $G_{BT}$ , por locus, para las poblaciones de Astraea undosa de Punta Banda y Rincón de Ballenas.....41
- Tabla XI.- Comparación de los valores de  $H_e$  y  $H_o$  encontrados para Astraea undosa con los reportados en referencias.....45

## INDICE DE FIGURAS

- Figura 1.- Ubicación de las áreas de colecta del caracol Astraea undosa.....13
- Figura 2.- Gráfica de la frecuencia alélica contra la latitud, de los alelos representados en las poblaciones del infralitoral, de Astraea undosa estudiadas.....29
- Figura 3.- Patrón de corrientes en la zona aledaña a Bahía Sebastián Vizcaino, B.C.S., México...53
- Figura 4.- Curvas de crecimiento de Von Bertalanffy para las poblaciones del infralitoral.....68

## 1.- INTRODUCCION.

La oceanografía biológica, como la ciencia que estudia los procesos biológicos que se desarrollan en los océanos, así como las características que presentan los organismos para adecuarse a la vida en el mar (Cifuentes-Lemus et al., 1986), representa el marco científico adecuado para la elaboración de programas que permitan obtener un conocimiento íntegro y profundo de las características específicas, relaciones ecológicas, ciclo de vida, así como de los parámetros físicos y químicos que limitan o afectan la distribución de los recursos pesqueros. El conocimiento de tales factores asegura el manejo adecuado de las especies en relación al ambiente que ocupan.

Dentro de tales estudios la biología pesquera juega un papel destacado puesto que, apoyada en datos de estructura poblacional, edad, reproducción, etc., determina la época, talla mínima y cantidad de organismos que pueden ser capturados sin afectar el tamaño del stock.

Para dar validez a los modelos de explotación de los recursos, planteados por la biología pesquera, es importante determinar si a lo largo de la zona de explotación, éste se constituye como una sola población o se encuentra subdividido en poblaciones locales. La respuesta a tal interrogante puede ser encontrada

efectuando estudios de caracterización genética de la especie que se trate en la región en estudio.

La caracterización de la estructura genética de las poblaciones de una especie en el ámbito geográfico de su distribución, establece los niveles de variabilidad genética específicos, y permite hacer inferencias, en relación a sus aspectos biológicos básicos, de los aspectos evolutivos de la especie en términos de selección, flujo y deriva génica.

Desde el punto de vista genético podemos definir a la especie como un conjunto de organismos, relacionados entre sí, que comparten un reservorio genético común. La variabilidad aparente a nivel fenotípico, cuya base se encuentra en la genética de los organismos y se relaciona estrechamente con la variación ambiental del habitat que ocupa, posee una importancia evolutiva intraespecífica, que se resume en el teorema fundamental de la selección natural: "la tasa de aumento de la eficacia biológica de una población en cualquier momento es igual a su varianza genética en eficacia biológica en ese momento" (Fischer 1930, citado por Dobzhansky et al., 1977), es decir, la cantidad de variación genética con respecto a la eficacia se correlaciona directamente con la tasa evolutiva determinada por la selección natural.

La variabilidad genética se estima mediante la

detección y enumeración de las variantes alélicas en genes sencillos a partir de una muestra al azar del genoma. Con la metodología mendeliana tradicional la tipificación de un gen requiere estudiar su segregación, por apareamiento, en distintas generaciones de individuos, pudiendo ser demostrados sólo aquellos genes con variación alélica, razón por la cual no es posible tomar una muestra al azar con respecto a la variación, además, sólo pueden estudiarse genes sencillos individuales, asignados a clases discretas y distinguibles del fenotipo. (Lewontin, 1974)

#### a).- Aspectos Generales.

Para la determinación de las variantes alélicas en poblaciones naturales Lewontin y Hubby (1966), Harris (1966) y Johnson et al., (1966) introdujeron el análisis electroforético de homogenados tisulares individuales. Esto permitió enumerar proteínas que para una misma función presentan diferentes estructuras. La utilización de tinciones histoquímicas para revelar específicamente enzimas, a partir del corrimiento electroforético de un homogenado de tejidos u órganos, permite el desarrollo de zimogramas, identificando en él los fenotipos enzimáticos, que pueden ser igualados a genotipos basándose en el hecho de que las proteínas son el producto de la traducción del genoma.

Las proteínas, constituidas por unidades

estructurales que tienen carga eléctrica, a pH fisiológico, poseen sólo cuatro aminoácidos con carga neta : ácido aspártico, ácido glutámico, lisina y arginina (Lehninger, 1984). La presencia de estos aminoácidos cargados en la estructura de una proteína, permite su desplazamiento diferencial en un campo eléctrico. Esto, junto con el uso de tinciones histoquímicas específicas de las proteínas, permite distinguir la variación en la movilidad de éstas (Hunter y Markert, 1957). Asumiendo que estas variantes proteínicas provienen de las variantes génicas, al analizar una muestra al azar de una población podemos hacer inferencias sobre la estructura genética de ésta, así como de los procesos que la afectan (Ayala y Kiger, 1984).

El uso del zimograma presenta varias ventajas sobre la metodología de la genética mendeliana, y sobre las técnicas de determinación de la secuencia de aminoácidos de las proteínas, siendo las principales su economía, tanto en costo como en tiempo, y su versatilidad, al permitir manejar un número grande de organismos, los cuales pueden provenir de poblaciones naturales. Sin embargo, su desventaja radica en que sólo los cuatro aminoácidos mencionados poseen carga, de modo que las sustituciones de aminoácidos neutros, o bien de aminoácidos por otros de igual carga, son

detectadas sólo por la acción de tamiz que posee el tamaño de poro del gel. En ese sentido, la separación de electromorfos es limitada. Otra desventaja es que menos del 10 % del DNA de organismos eucarióticos implica genes que son transcritos y traducidos en enzimas funcionales y otras proteínas (Selander, 1980). Lo anterior resulta en una subvaluación de la variabilidad genética. Cálculos teóricos sugieren que el nivel de variabilidad de las poblaciones naturales es un 30 % superior al encontrado por experimentos electroforéticos (Marshall y Brown, 1975, citados por Ayala, 1983). Aún con eso, su uso como herramienta en los estudios de genética de poblaciones es el más práctico por las razones enunciadas.

Si consideramos a una población como un grupo de entrecruzamiento (Falconer, 1981), o mejor aún, como una línea de descendencia de padres a hijos (Mettler y Gregg, 1972), podemos suponer que compartirán los niveles de variabilidad que posee la población, lo que hace posible determinar, por desviaciones del nivel de variabilidad, si la población ha sufrido la acción de factores como son presión selectiva del medio, migración o mutación, y permite distinguir entre poblaciones de diferentes localidades que presenten distintas respuestas al medio, así como determinar el tiempo aproximado en que dos poblaciones descienden de una ancestral.

Una respuesta de los organismos a la presión del medio es presentar diferentes alelos para un locus dado, lo cual se observa en los zimogramas como la presencia de varias formas enzimáticas que presumiblemente están codificadas en un mismo locus, distinguibles entre sí por sus diferentes movilidades en un campo eléctrico.

El cambio de las frecuencias alélicas entre las poblaciones puede darse de forma gradual o brusca. Cuando el cambio es gradual se le ha designado como "clina génica", y ha sido postulada como el reflejo de la adaptación de los organismos al medio (Burocker, 1979). Las ventajas de los organismos de poseer varios tipos de enzimas para una misma función ha sido demostrada en algunos casos, como por ejemplo en el locus de la lactato deshidrogenasa (Ldh) en los peces de agua dulce, en los que la temperatura del agua parece seleccionar al alelo presente. Otro ejemplo está dado en los loci del alfa-glicerolfosfato deshidrogenasa ( $\alpha$ -Gpd), que en las poblaciones de zona templada de Drosophila son generalmente más polimórficos que en las poblaciones tropicales. Si bien en algunos casos se ha encontrado que la variación se correlaciona con el medio, no se ha podido establecer, de manera determinística, una relación causa - efecto.

Los loci cuyas enzimas utilizan substratos

procedentes del medio externo tienden a ser mucho más polimórficos que los loci cuyas enzimas utilizan metabolitos internos. Ello sugiere que el polimorfismo genético refleja una respuesta fisiológica frente a la variación ambiental (Johnson, 1980).

Un gran número de estudios de genética de poblaciones se ha efectuado en especies de organismos marinos considerando que, al ser el medio marino más estable que el terrestre, se reducen así los intervalos de variación que afectan una población.

Los objetivos de los estudios de genética de poblaciones en organismos marinos han sido muy diversos, entre los cuales se cuentan demostrar la ventaja o neutralidad del polimorfismo enzimático, y por ende de la variabilidad genética (Ayala et al., 1973; Ayala y Valentine, 1974); estimar los niveles de variabilidad entre poblaciones sujetas a distintas presiones ambientales, y su adaptación (Murphy, 1976); estimar los niveles de variabilidad y probar su relación con los nichos ecológicos (Somero y Soulé, 1974); indicar la relación entre la estructura poblacional de algunas especies y los niveles de variabilidad (Tracey et al., 1975a; Tracey et al., 1975b; Shaklee y Salini, 1985; Woodruff et al., 1986; Salini, 1987); estimar los niveles de variabilidad intraespecíficos (Buroker et al., 1979; Omel'chenko,

1986; Bakalirev y Manchenko, 1986); determinar la relación de los niveles de variabilidad con distintos aspectos ecológicos como son amplitud de nicho, diferenciación y determinación de la distancia genética y flujo génico (Kohen et al., 1976; Levinton y Suchanek, 1978; Burocker, 1979 y 1984;), entre otros.

#### b).- Aspectos Biológicos

El caracol Astraea undosa posee una distribución que abarca la costa del Pacífico Nororiental, desde Ventura, California, en E.U.A. hasta Bahía Magdalena, en Baja California Sur, México. (Morris, 1974). Su tipo de habitat es predominantemente de sustratos rocosos, desde la zona del intermareal hasta profundidades de 25 m , no obstante, las mayores densidades se encuentran entre los 6 primeros metros. (Becerril-Bobadilla, 1988).

Si bien las cooperativas langosteras de la zona han utilizado a A. undosa como carnada (Chenaut, 1985; citado por Suárez-Vázquez, 1989), actualmente se plantea su utilización como una alternativa para las cooperativas que se dedican a la pesquería del abulón, representando una opción para aliviar la presión sobre la agotada pesquería del abulón, así como una entrada de divisas al venderse no sólo enlatado y fresco en el mercado regional, sino fresco-congelado a países del oriente como Corea. El interés despertado por el

caracol es tal, que la Secretaría de Pesca prohibió su empleo como carnada destinando su utilización exclusivamente para consumo humano (Almanza-Heredia<sup>1</sup>, comunicación personal, 1991).

Un estudio integral del caracol A. undosa es requerido y se plantea como una necesidad que surge de la reciente comercialización a la que se ha visto sujeto el recurso. Es en el marco de un estudio integral que la importancia de efectuar estudios de caracterización genética de las poblaciones de A. undosa se pone de manifiesto.

Distintos aspectos de la biología, ecología y dinámica poblacional de A. undosa han sido estudiados como son, distribución y abundancia (Becerril-Bobadilla, 1988; Chavez-Morales, 1988); depredación (Robledo-Ramírez, 1988), aspectos de edad y crecimiento (Cupul-Magaña, 1991; Torrero-Macías, 1991); fisiología (Ramade-Villanueva, 1989); biología reproductiva (Belmar-Pérez, 1988; Chulini-Olivares, 1990; Del Angel-Meza, 1990); dinámica poblacional (Schwalm, 1973); y estudios de su dieta (Aguilar-Rosas *et al.*, 1991).

Los estudios realizados indican que A. undosa es un organismo con alta fecundidad y desoves masivos (Rosa-Velez, 1991), con larvas planctónicas, que en

1.- Almanza-Heredia, José Antonio Eliseo. Facultad de Ciencias Marinas. Km 103. Carretera Tijuana-Ensenada. Ensenada, Baja California.

condiciones de laboratorio pueden llegar a vivir entre siete y nueve días (Salas-Garza y Searcy-Bernal, 1989).

Dadas esas características, así como por su amplia distribución geográfica a lo largo de la costa oeste de la península de Baja California, podemos suponer que Astraea undosa se distribuye de manera homogénea en cuanto a estructura genética se refiere, constituyéndose como una población cuyos valores de variabilidad genética deben ser muy homogéneos. Estos, por similitud con otros arqueogasterópodos con respecto a su biología e historia de vida, podemos suponer que sean relativamente altos.

## 2.- OBJETIVO.

El presente trabajo tiene como objetivo el caracterizar genéticamente las poblaciones de Astraea undosa de la costa oeste de la península de Baja California.

### 3.- AREA DE ESTUDIO

Se eligieron cuatro zonas de colecta, bajo los criterios de relativa abundancia del recurso, facilidad de acceso a la zona, o bien, por la posibilidad de colaboración por parte de las sociedades cooperativas de la localidad en cuestión, de proporcionar los organismos constituyentes de la muestra. Esto último en un intento de vincular la investigación al sector pesquero con objeto de proporcionar datos que ayudarán a crear un banco de información sobre los recursos genéticos de las especies actualmente en explotación o con potencial económico.

Las áreas así elegidas fueron :

- Punta Banda (31°43' N., 116°41' O.),
- El Rosario (30°2' N., 115°47' O.),
- Bahía Tortugas (27°41' N., 114°51' O.),
- y - San Ignacio (26°50' N., 113°14' O.).

Durante el tratamiento de los organismos de la localidad de Punta Banda, población con la que se estandarizó la metodología electroforética, un conjunto de organismos murió en los tanques de manutención. Este conjunto de organismos intentó ser repuesto con otro colectado en la localidad de Rincón de Ballenas.

Esta localidad dista tan sólo un kilómetro de la localidad original. Sin embargo resultó que los estados de madurez gonadal y la estructura poblacional por

tallas diferían entre ambas localidades (Mendoza-Aguirre, 1989), dada la existencia de éstas diferencias se optó por efectuar su estudio electroforético para poder discernir si se trataba de poblaciones genéticamente distintas.

La ubicación de esta localidad es :

- Rincón de Ballenas (31°43.5'N, y 116°40' O).

Las cinco zonas de colecta, así como la zona de distribución de A. undosa en México se presentan en la Fig 1.

Las características físicas e hidrológicas de las zonas de colecta son muy similares entre sí; en estas zonas el sustrato es rocoso y la influencia de las corrientes, así como de los eventos de surgencia son casi permanentes (Mancilla<sup>2</sup>, comunicación personal ).

La Bahía de Todos Santos puede servir de modelo explicativo; con eventos de surgencia durante las estaciones de primavera - verano, la bahía presenta temperaturas cuyo intervalo de variación oscila entre once grados centígrados en el fondo hasta 17 grados en superficie. En otoño se presenta una expansión de una onda térmica con dirección de propagación de superficie a fondo, con el consiguiente aumento de las temperaturas en este. En invierno no hay estratificación de la columna de agua sino predomina

2.- Mancillas-Peraza, Manuel. Secretaría de Marina. Estación de Investigación Oceanográfica. Vicente Guerrero 133. Fracc. Buenaventura. Ensenada, B. Cfa.

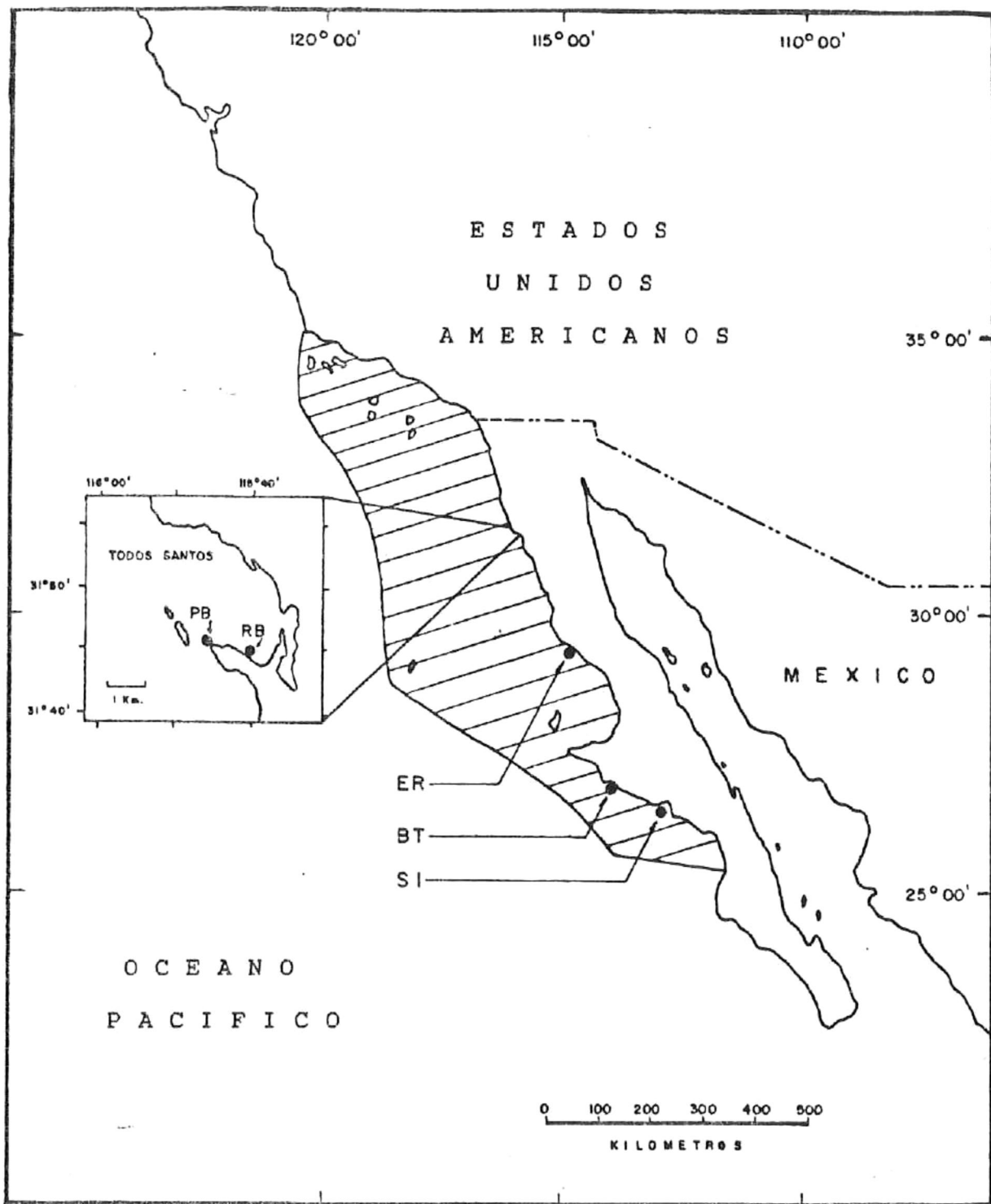


Fig 1.- Distribución y ubicación de las áreas de colecta utilizadas en este estudio, del caracol *Astraea undosa*. (área sombreada = área de distribución del caracol *A. undosa*).

una columna de agua homogénea, que comienza a estratificarse a finales de invierno o principios de primavera. Las surgencias son masas de agua del fondo que afloran a la superficie, y tienen su génesis por vientos dominantes que corren paralelos a la costa cuyo efecto, debido a la espiral de Ekman, es un transporte neto de masas de agua superficiales en dirección perpendicular a la costa. Cuando estas surgencias ocurren, afloran a la superficie, o se acercan a ésta, masas de agua con salinidad más bien oceánica, de baja temperatura y poca concentración de oxígeno disuelto. (Mancillas, op. cit.)

Este patrón de comportamiento se sugiere constante a lo largo de la costa de Baja California con la diferencia de presentar un desfase en el tiempo conforme se avanza hacia el sur, con la presencia de las surgencias aproximadamente un mes más tarde en cuerpos de agua como la Bahía San Sebastián Vizcaino. El calentamiento de las aguas de fondo también se ha encontrado desfasado (Mancillas, op. cit.).

#### 4.- MATERIALES Y METODOS.

##### 4.1).- Tratamiento de la muestra.

Los muestreos fueron efectuados mediante buceo autónomo, extrayendo los organismos del infralitoral, a profundidades entre 3 y 10 metros. La muestra de Rincón de Ballenas se colectó manualmente del mesolitoral durante la marea baja.

Dada la naturaleza del proyecto (Evaluación Integral de Recursos con Potencial Económico), y para homogenizar criterios con las cooperativas, fueron capturados exclusivamente organismos adultos. El número de organismos analizados electroforéticamente, así como su intervalo de tallas, organizados por localidad se presenta en la tabla I.

Es importante mencionar que la mayoría de los corrimientos de electroforesis fueron realizados en colaboración con estudiantes de la licenciatura en Oceanología, de la Facultad de Ciencias Marinas, como parte de su investigación de Tesis. Los datos presentes en esta tesis son resultado del manejo y homogenización de los datos reportados preliminarmente es los trabajos efectuados con las siguientes poblaciones : población Punta Banda (Suárez-Vásquez, 1989); población Bahía Tortugas (Romero-Romero, 1989); población Rincón de Ballenas (Mendoza-Aguirre, 1989); población El Rosario (Urbina-Sánchez, 1990) y población San Ignacio (Carrillo-Barco, 1990).

#### 4.1.a).- Conservación de la muestra.

La muestra se transportó al laboratorio donde fue mantenida viva en acuarios hasta el momento de su sacrificio. Cuando un organismo moría antes de la obtención de los extractos crudos era preservado en congelación a  $-20^{\circ}$  C para evitar la autólisis.

TABLA I.- Localidades, número de organismos, intervalo de tallas así como fechas de muestreo, para las poblaciones utilizadas en este estudio.

LOCALIDAD	N	INTERVALO DE TALLAS DEL DIAMETRO MAYOR DE LA BASE ( mm ).			FECHA DE COLECTA DE LA MUESTRA
Bahía Todos Santos	65	30.7	---	87.1	Junio de 1988
Bahía Tortugas	100	59.5	---	121.5	sept. de 1988
Bahía San Ignacio	95	51.7	---	91.0	nov. de 1988
El Rosario	69	63.9	---	107.9	oct. de 1988
Rincón de Ballenas	89	41.3	---	69.7	marzo de 1989

#### 4.1.b).- Obtención de los extractos proteínicos.

La muestra empleada para el procesamiento genético constó exclusivamente de organismos adultos, lo cual fue constatado por la presencia de gónadas maduras.

Para la toma de datos del sexo y de la madurez gonadal, así como para la obtención de los extractos proteínicos se desconcharon los organismos mediante golpes de martillo en la base de la espiral. Posteriormente se disecó el organismo para obtener la branquia y el hepatopáncreas, de acuerdo a lo sugerido por Suárez-Vásquez (1989).

Para la preparación de los extractos proteínicos, la branquia y el hepatopáncreas fueron homogenizados por separado, en frío, con 2 o 3 gotas de solución de Tris-HCl, 0.01 M pH 7.0, y sometidos a centrifugación a 3,000 rpm por 15 min. Se recuperó el sobrenadante individualmente en un tubo limpio, se etiquetó y guardó en congelación hasta el momento de su análisis.

#### 4.1.c ).- Ensayo electroforético.

La metodología empleada para el procesamiento electroforético de los sistemas proteínicos analizados fue la estandarizada por Suárez-Vásquez (1989). La elección de éstos fue hecha en función de la disponibilidad de reactivos y la resolución de los electroforegramas. Las fórmulas para la preparación de los sistemas reveladores se presentan en la tabla II.

Tabla II.- Fórmulas para la preparación de los sistemas electroforético del caracol *Astraea undosa*. reveladores utilizados en el análisis

1).- Aspartato aminotransferasa. (AAT)

a).- Solución sustrato, pH 7.4

0.146 g de ácido  $\alpha$ -cetoglutárico

0.532 g de ácido L-aspartico

2.000 g de polivinil pirrolidona

0.200 g de  $\text{Na}_2\text{EDTA}$

5.680 g de  $\text{Na}_2\text{HPD}_4$

200 ml de agua

b).- Tinción.

0.250 g de azul rápido de BB

50 ml de solución sustrato

50 ml de agua

Incubar a 37° C. hasta la aparición de manchas azules sobre fondo rosa, aprox. a los 15 min. Lavar con agua destilada y fijar.

2).- Esterasas. (EST)

a).- Humedecer el gel en solución de ácido bórico 0.5 M. por una hora. Descartar la solución.

b).- Solución sustrato.

50 ml de acetona

50 ml de agua

1 g de  $\alpha$ -naftil acetato

1 g de  $\beta$ -naftil acetato

c).- Tinción.

0.100 g de azul rapido BB

87 ml de agua destilada

10 ml de solución Tris-HCl 0.5 M a pH 7.1

3 ml de solución sustrato

Incubar a temperatura ambiente, en oscuridad, hasta la aparición de bandas de color café. Lavar con agua destilada y fijar.

3).- Glutamato deshidrogenasa. (GDH)

a).- Solución sustrato, pH 7

4.25 g de glutamato de sodio

100 ml de sol. amortiguadora de fosfatos 0.5 M pH 7

b).- Tinción

0.050 g de  $\text{NAD}^+$

0.030 g de NBT

0.002 g de PMS

5 ml de solución sustrato

25 ml de sol. amortiguadora de fosfatos 0.5 M pH 7

70 ml de agua destilada

c).- Incubar a 37°C hasta la aparición de bandas azules.

Lavar con agua destilada y fijar.

4).- Isocitrato deshidrogenasa. (IDH)

a).- Tinción

0.135 g de isocitrato de sodio

0.030 g de  $\text{NADP}^+$

0.020 g de NBT

0.002 g de PMS

0.030 g de  $\text{MgCl}_2$

90 ml de solución Tris-HCl 0.1 M a pH 8

b).- Incubar a 37°C hasta la aparición de bandas azules

Lavar y fijar

5).- Lactato deshidrogenasa. (LDH)

a).- Solución sustrato, pH 7

10.6 ml de ácido D,L-láctico al 85 %

49 ml de  $\text{Na}_2\text{CO}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$  1 M

40.4 ml de agua destilada

(Esta mezcla debe prepararse en frio)

b).- Tinción

0.050 g de  $\text{NAD}^+$

0.030 g de NBT

0.002 g de PMS

10 ml de solución sustrato

15 ml de solución Tris-HCl 0.5 M a pH 7.1

5 ml de NaCN 0.1 M

70 ml de agua destilada

Incubar a 37°C hasta la aparición de bandas oscuras

Lavar y fijar.

6).- Leucin aminopeptidasa. (LAP)

a).- Incubar el gel durante 30 min en sol. de ácido bórico 0.5 M

b).- Tinción

0.050 g de sal negro K

0.020 g de L-leucil- $\beta$ -naftilamida HCl

50 ml de solución Tris-malato 0.2 M a pH 6

50 ml de agua destilada

Incubar a 37°C hasta la aparición de bandas oscuras Lavar y fijar.

7).- Superoxido dismutasa. (SOD)

a).- Tinción

0.025 g de  $\text{NAD}^+$

0.020 g de NBT

0.005 g de PMS

50 ml de sol. de Tris-HCl 0.1 M pH 8.4

50 ml de agua destilada

b).- Incubar a 37° C a la luz hasta la aparición de

bandas blancas sobre fondo ligeramente azul.

Lavar y fijar.

Tabla II.- ( Continuación )

## 8).- Malato deshidrogenasa. (MDH)

## a).- Solución sustrato, pH 7

13.4 g de ácido L-málico

51 ml de agua destilada

Disolver.

Con agitación en frío agregar lentamente :

49 ml de  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  2 M

## b).- Tinción

0.050 g de  $\text{NAD}^+$ 

10 ml de solución sustrato

0.030 g de NBT

0.002 g de PMS

10 ml de sol. Tris-HCl 0.1 M a pH 7

80 ml de agua destilada

Incubar a 37°C hasta la aparición de bandas azules.

Lavar y fijar.

## 9).- Enzima málica. (EM)

## a).- Solución sustrato, pH 7

13.4 g de ácido L-málico

51 ml de agua destilada

Disolver.

Con agitación en frío agregar lentamente :

40 ml de sol. de  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ 

## b).- Tinción

0.020 g de  $\text{NADP}^+$ 

0.020 g de NBT

0.010 g de PMS

20 ml de sol. de Tris-HCl 0.1 M pH 8.4

75 ml de agua destilada

5 ml de solución sustrato

1 ml de solución de  $\text{MgCl}_2$  al 10 %

Incubar a 37° C hasta la aparición de bandas azules

Lavar y fijar.

## Solución Fijadora.-

150 ml de  $\text{CH}_3\text{OH}$ 50 ml de  $\text{CH}_3\text{COOH}$ 300 ml de  $\text{H}_2\text{O}$ 

## Lista de abreviaturas.-

 $\text{NAD}^+$  = Nicotin-adenin-dinucleótido. $\text{NADP}^+$  = Nicotin-adenin-dinucleótido fosfato.

NBT = Nitroazul de tetrazolio.

 $\text{Na}_2\text{EDTA}$  = Etilen-diamin-tricloroacetato de sodio.

PMS = Metasulfato de fenazina.

Los corrimientos electroforéticos se efectuaron en geles de almidón, preparado al 12 % en sistemas amortiguadores que variaron dependiendo de la naturaleza de las proteínas a revelar. Las fórmulas de preparación de las soluciones amortiguadoras y los tejidos empleados para la resolución de cada sistema enzimático se presentan en la tabla III. Las dimensiones de los geles para la electroforesis fueron de 20 x 20 cm y su altura varió entre 6 y 10 mm, la cual se fijó según el número de sistemas proteínicos a revelar.

Para el corrimiento electroforético se impregnaron recortes de papel Whatman número 3 de 0.5 x 1.0 cm con los extractos enzimáticos y se insertaron en una incisión practicada a 5 cm del extremo catódico del gel. El corrimiento electroforético se inició aplicando una corriente de 50 mA por 15 o 20 min, para permitir la incorporación de las proteínas al gel. Se retiraron los recortes de papel y se envolvió el gel en papel autoadherente para evitar su deshidratación y agrietamiento. Se reanudó el proceso manteniendo la corriente constante hasta su término.

Para mantener fríos los geles durante los corrimientos, se aplicó hielo envuelto en plástico autoadherente sobre su superficie; esto con el fin de que durante el proceso electroforético, la generación de calor no desnaturalizara las proteínas.

Tabla III.- Fórmulas para la preparación de soluciones amortiguadoras, por tejido empleado, para la resolución de los sistemas enzimáticos ensayados.

Constitución de los sistemas amortiguadores.

<u>Amortiguador</u>	<u>Electrodo</u>	<u>Gel</u>
A	Tris-HCl 27 g Acido cítrico 18.1 g Agua destilada 1 l ajustar a pH 5.8	36.4 ml de solución del electrodo en un litro de agua destilada. Ajustar a pH 5.8.
B	Acido bórico 18.2 g NaOH 2.4 g Agua destilada 1 l ajustar a pH 8.1	Acido cítrico 0.961 g Tris-HCl 9.21 g Agua 1 l ajustar a pH 8.65
C	Tris-HCl 10.54 g Acido bórico 0.54 g Na <sub>2</sub> EDTA 0.42 g Agua destilada 1 l ajustar a pH 9.1	El mismo del electrodo.
D	Tris-HCl 60.57 g Acido bórico 39.85 g Na <sub>2</sub> EDTA 6.66 g Agua destilada 1 l ajustar a pH 8	Tris-HCl 6.057 g Acido bórico 6 g Na <sub>2</sub> EDTA 0.67 g Agua destilada 1 l ajustar a pH 8

Sistemas enzimáticos a revelar con cada amortiguador.

<u>Amortiguador</u>	<u>Tejido empleado</u>	<u>Sistema enzimático</u>
A	Hepatopáncreas	Isocitrato deshidrogenasa. (IDH)
B	Hepatopáncreas	Enzima málica. (EM)
	Hepatopáncreas	Lactato deshidrogenasa. (LDH)
	Hepatopáncreas	Superoxidodismutasa. (SOD)
C	Branquia	Aspartato aminotransferasa. (AAT)
	Branquia	Esterasas. (EST)
	Branquia	Glutamato deshidrogenasa. (GDH)
	Branquia	Malato deshidrogenasa (MDH)
D	Hepatopáncreas y branquia	Leucín aminopeptidasa (LAP)

La indicación del fin de la electroforesis fue dado por el arribo hacia el extremo anódico de la banda del colorante azul de bromofenol, que se aplicó sistemáticamente en uno de los extremos del gel de manera similar a los extractos crudos.

Se utilizaron cubas electroforéticas de acrílico con electrodos de platino y dimensiones de 20 X 20 cm. Tales dimensiones permitieron correr un promedio de 20 organismos por cuba.

Los geles fueron cortados para obtener rebanadas de 0.2 mm de espesor. Estas fueron revelados de acuerdo a las tinciones histoquímicas de la tabla II. El número total de enzimas ensayadas fue de nueve.

#### 4.2).-INTERPRETACION DE LOS ZIMOGRAMAS

La interpretación de los zimogramas se efectuó identificando cada banda con una literal, en relación inversa a su movilidad. Esto es al alelo de mayor movilidad se le asignó el caracter A, al alelo de segunda mayor movilidad el caracter B, y así sucesivamente. Se supuso que cada banda correspondía a una alelozima diferente, y que, por el teorema fundamental de la Biología Molecular, éstos correspondían a un alelo distinto.

Para homogenizar la nomenclatura de los alelos presentes en las poblaciones se efectuó un paso de depuración de los resultados primarios obtenidos de los

corrimientos electroforéticos de los tesisistas de licenciatura, con base en interpretación fotográfica.

#### 4.3).- DETERMINACION DEL POLIMORFISMO Y LA HETEROCIGOSIDAD.

Se efectuó una prueba estadística "t" de Student entre machos y hembras para determinar si los resultados podían ser considerados como producto de una sola población estadística, es decir, si no había diferencia significativa entre los valores de  $H_o$  obtenida de los machos y la  $H_o$  obtenida de las hembras, y así considerar una  $H_o$  promedio para ambos sexos.

Los cálculos de determinación de frecuencias alélicas, cálculos de " $\chi^2$ " para la determinación del equilibrio de Hardy-Weinberg y la estimación de los coeficientes de identidad y distancia genética de Nei (1972, 1978) fueron efectuados mediante el programa de computadora Biosys - I (Swofford y Selander, 1989), instalado para microcomputadora.

Se emplearon como criterios básicos para estimar la variabilidad genética el polimorfismo y la heterocigosis. El polimorfismo (P) se definió como la proporción de loci polimórficos respecto al total de los loci analizados, considerando que un locus es polimórfico cuando el alelo más común posee una frecuencia relativa menor o igual al 95 %. La heterocigosis (H), se definió como la frecuencia

promedio de individuos heterocigotos por locus. Se calculó obteniendo la frecuencia de los individuos heterocigotos por locus y calculando el promedio de estas frecuencias para todos los loci.

Para evaluar si los loci estudiados se encontraban en el equilibrio teórico de Hardy - Weinberg, se aplicó una prueba de "  $\chi^2$  " entre las frecuencias de heterocigotos observados y las esperadas, calculadas mediante la fórmula :

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^n f_i^2$$

donde  $H_e$  es la heterocigosis esperada y  $f$  es la frecuencia del alelo "i-ésimo". Los grados de libertad fueron calculados como el número de genotipos menos el número de alelos (g.l. =  $G - A$ ) (Crow y Kimura, 1970). De acuerdo a lo sugerido por Cochran (1954; citado por Zar, 1984), de que ningún valor de las frecuencias en las tablas de contingencia para " $\chi^2$ " debe de ser menor a uno, ni más del 20 % de los valores debe de poseer una frecuencia menor a cinco, el cálculo de " $\chi^2$ " se efectuó de dos maneras : sin agrupar los datos, esto es, con los datos de frecuencia de genotipos como se encontraron; y agrupándolos en tres categorías, las cuales fueron 1) homocigotos para el alelo más común, 2) heterocigotos para el alelo más común, y 3) todos

los otros genotipos. Se consideraron los resultados de la prueba de "  $\chi^2$  " agrupados cuando las frecuencias esperadas de algún genotipo era menor a uno, o bien, cuando el 20 % de las frecuencias esperadas era menor a cinco, de manera que se pudiera evitar sesgo en las tablas de contingencia.

Con los valores de  $H_o$  y  $H_e$  se determinó si había deficiencia o exceso de heterocigotos. Se definió deficiencia de heterocigotos cuando  $H_e > H_o$ , y exceso de heterocigotos cuando  $H_o > H_e$ . Se determinó la significancia de estas diferencias con una prueba " $\chi^2$ ".

A partir de los datos de frecuencias génicas se determinaron los coeficientes de identidad y distancia genética de Nei ( 1972, 1978 ), entre las cinco poblaciones. El índice de identidad estima la proporción de genes que poseen una estructura en las dos poblaciones y el programa lo calculó de acuerdo a la siguiente ecuación :

$$I_{K} = \frac{\sum a_i b_i}{(\sum a_i^2 \sum b_i^2)^{-1/2}}$$

donde  $a_i$  y  $b_i$  son las frecuencias de los alelos "i-ésimos" en las poblaciones "a" y "b". Esta fórmula estima la probabilidad normalizada de que dos alelos, uno tomado de cada población, sean idénticos.

El índice de distancia genética se utiliza para

estimar la diferenciación genética entre poblaciones y se calculó mediante la fórmula :

$$D = - \ln I$$

que nos da una estimación de las sustituciones alélicas que han ocurrido en cada locus estudiado. Se considera que una sustitución alélica ha ocurrido cuando un alelo es sustituido por otro. (Nei, 1987; Ayala y Kiger, 1984).

Se calculó el estadístico  $G_{ST}$ , el cual es una medida del grado de divergencia genética de la población entre sus subpoblaciones, su cálculo se efectuó de acuerdo a la ecuación siguiente :

$$G_{ST} = \frac{H_T - \bar{H}_B}{H_T}$$

donde los valores de  $H_T$ , (heterocigosis en la población total), están dados por la fórmula  $H_T = 1 - \sum P_i^2$ , y de  $\bar{H}_B$ , (heterocigosis promedio en la subpoblación), por la fórmula  $\bar{H}_B = 1 - \sum P_{iB}^2$ .

La presencia de clinas génicas fue investigada primero por graficado de la frecuencia alélica contra la latitud, aunque se corroboró su inexistencia efectuando pruebas de regresión lineal y estimando la significancia del coeficiente " r ".

## 5.- RESULTADOS

Los nueve sistemas enzimáticos estudiados en cinco poblaciones del caracol Astraea undosa de la costa oeste de la península de Baja California, revelaron 17 loci génicos. Los sistemas enzimáticos que fueron ensayados, y dieron resultados consistentes, se presentan en la tabla II.

De los 17 loci estudiados, ocho resultaron monomórficos, es decir presentaron una sola banda de actividad enzimática. Los loci monomórficos fueron : AAT - 1, EST - 4, GDH - 1, LAP - 1, LDH - 1, EM - 1, SOD - 1 y SOD - 3. Los loci polimórficos, que presentaron más de una banda de actividad enzimática, se presentan en la tabla IV, la cuál muestra además la variación alélica.

Al observar los resultados de los loci polimórficos se aprecia que sólo cuatro de ellos se tiñeron de manera consistente en las cinco poblaciones. Estos fueron : AAT -2, EST -2, y MDH - 2, polimórficos en todas las poblaciones, y LAP - 2, polimórfico en cuatro de las cinco poblaciones.

El patrón de frecuencias alélicas no presentó una tendencia consistente, como lo demuestra la figura 2, a pesar de ello, de acuerdo con lo sugerido por Burocker (1979), para encontrar algún indicio de clinas génicas, se efectuaron análisis de regresión entre las

Tabla IV.- Variación genética en las cinco poblaciones del caracol *Astraea undosa* estudiadas.  
 N = número de genes analizados, Ho y He = He  
 - - = no reveló .

LOCUS	ALELO	PUNTA BANDA	EL ROSARIO	BAHIA TORTUGAS	SAN IGNACIO	RINCON DE BALLENAS	LOCUS	ALELO	PUNTA BANDA	EL ROSARIO	BAHIA TORTUGAS	SAN IGNACIO	RINCON DE BALLENAS
AAT - 2	A	0.058	0.215	0.091	0.231	0.433	LAP - 2	A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.006
	B	0.275	0.000	0.000	0.231	0.433		B	0.000	1.000	0.011	0.075	0.183
	C	0.667	0.631	0.807	0.487	0.133		C	0.977	0.000	0.818	0.877	0.750
	D	0.000	0.154	0.057	0.051	0.000		D	0.023	0.000	0.159	0.048	0.061
	E	0.000	0.000	0.045	0.000	0.000		E	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000
	N	120	130	176	78	56		N	130	130	88	146	180
	Ho	0.508	0.462	0.310	0.974	0.586		Ho	0.047	0.000	0.093	0.250	0.420
	He	0.485	0.536	0.332	0.663	0.453		He	0.046	0.000	0.314	0.228	0.403
EST - 1	A	0.911	--	--	--	1.000	MDH - 1	A	0.083	0.000	--	--	--
	B	0.089	--	--	--	0.000		B	0.917	1.000	--	--	--
	N	28	--	--	--	82		N	12	46	--	--	--
	Ho	0.037	--	--	--	0.000		Ho	0.167	0.000	--	--	--
	He	0.171	--	--	--	0.000		He	0.167	0.000	--	--	--
EST - 2	A	0.000	0.000	0.000	0.068	0.061	MDH - 2	A	0.031	0.000	0.111	0.083	0.792
	B	0.950	0.433	0.653	0.864	0.939		B	0.9698	0.664	0.611	0.847	0.079
	C	0.000	0.167	0.327	0.023	0.000		C	0.000	0.000	0.127	0.042	0.079
	D	0.050	0.133	0.010	0.045	0.000		D	0.000	0.336	0.151	0.028	0.129
	E	0.000	0.267	0.010	0.000	0.000		N	32	134	126	72	178
	N	60	30	98	44	82		Ho	0.063	0.582	0.581	0.250	0.425
	Ho	0.100	0.400	0.042	0.182	0.125		He	0.063	0.449	0.579	0.277	0.358
	He	0.097	0.720	0.477	0.253	0.119		SDD - 2	A	0.000	0.000	--	--
EST - 3	A	0.000	--	0.016	0.000	0.000	B		0.000	0.000	--	--	0.031
	B	0.000	--	0.000	0.000	0.025	C		0.000	0.000	--	--	0.023
	C	0.034	--	0.074	0.000	0.115	D		1.000	1.000	--	--	0.885
	D	0.659	--	0.598	0.329	0.762	E		0.000	0.000	--	--	0.046
	E	0.102	--	0.115	0.671	0.074	N		100	100	--	--	130
	F	0.205	--	0.123	0.000	0.025	Ho		0.000	0.000	--	--	0.159
	G	0.000	--	0.016	0.000	0.000	He		0.000	0.000	--	--	0.222
	H	0.000	--	0.057	0.000	0.000							
N	44	--	122	82	122								
Ho	0.302	--	0.217	0.073	0.424								
He	0.526	--	0.617	0.447	0.413								
IDH - 1	A	0.000	0.000	0.006	1.000	--							
	B	0.185	1.000	0.214	0.000	--							
	C	0.380	0.000	0.539	0.000	--							
	D	0.000	0.000	0.149	0.000	--							
	E	0.000	0.000	0.058	0.000	--							
	F	0.435	0.000	0.032	0.000	--							
	N	100	46	88	190	--							
	Ho	0.132	0.000	0.474	0.000	--							
He	0.641	0.000	0.646	0.000	--								

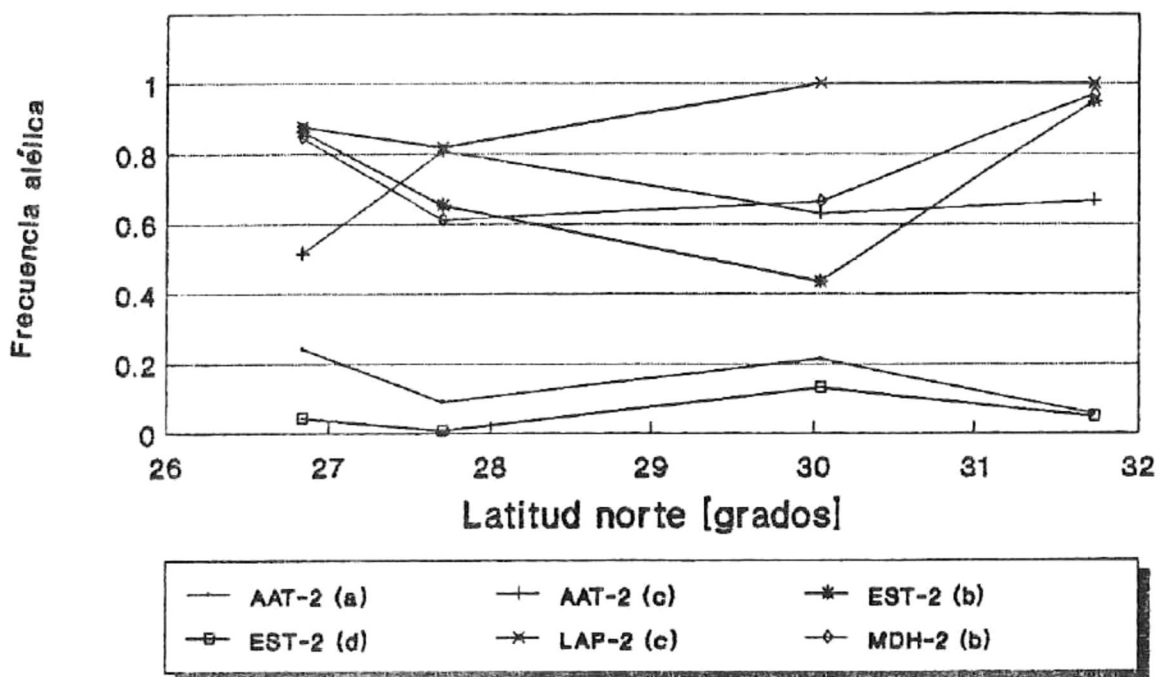


Figura 2.- Gráfica de la frecuencia alélica contra la latitud, de los alelos representados en las poblaciones del infralitoral, de Astraea undosa estudiadas.

frecuencias alélicas y la latitud, así como pruebas de la significancia de los valores de " r " para aquellos loci cuyos alelos revelaron consistentemente en las cuatro poblaciones del infralitoral. Los resultados indican la no existencia de una correlación significativa, aún para el loci LAP-2 que posee un valor de r de 0.8639. La tabla V presenta, por locus, los valores de r, su probabilidad y su significancia.

Los loci polimórficos EST - 1, EST - 2, MDH - 1 y SOD - 2 mostraron un patrón semejante de presencia del alelo más común en todas las poblaciones que los revelaron, los loci AAT - 2, EST - 3 y MDH - 2 mostraron una distribución con un alelo más común en cuatro de las cinco poblaciones, y los loci IDH - 1 y LAP - 2 resultaron variables de una población a otra.

Se aprecia una diferencia en la distribución de los alelos entre las poblaciones de Punta Banda y Rincón de Ballenas, aparentemente más pronunciada que entre las otras poblaciones en los loci AAT - 2, MDH - 2 y SOD - 2.

La tabla VI presenta un resumen de la variación genética encontrada para Astraea undosa. El número de loci analizados fue de 13.6 en promedio, con un intervalo de 11 a 17 loci analizados por población. El número promedio de genes analizados por locus fue de 110.

Tabla V.- Resultados de los análisis de regresión  
y significancia del coeficiente de regresión.

LOCUS	r	P	SIGNIFICATIVO
AAT-2 (a)	0.5052	0.4947	No
AAT-2 (c)	0.1427	0.8573	No
EST-2 (b)	0.0673	0.9327	No
EST-2 (d)	0.4172	0.5858	No
LAP-2 (c)	0.8639	0.1361	No
MDH-2 (b)	0.4269	0.5731	No

TABLA VI.- Resumen de las medidas de variabilidad consideradas para las cinco poblaciones de Astraea undosa.

	P O B L A C I O N				
CARACTERISTICA	1	2	3	4	5
NUMERO DE LOCI ANALIZADOS	17	15	11	12	13
NUMERO DE ALELOS PROMEDIO POR LOCUS	1.71 ( $\pm 0.22$ )	1.40 ( $\pm 0.24$ )	3.09 ( $\pm 0.67$ )	2.0 ( $\pm 0.39$ )	2.23 ( $\pm 0.44$ )
PROMEDIO DE GENES ANALIZADOS POR LOCUS	81.53 ( $\pm 9.17$ )	104.27 ( $\pm 10.27$ )	104.27 ( $\pm 10.98$ )	127 ( $\pm 15.85$ )	135 ( $\pm 12.85$ )
POLIMORFISMO AL 95 %	35.29	20.00	20.00	41.67	46.15
HETEROCIGOSIS $\bar{x}$ POR LOCUS					
- OBSERVADA	0.080 ( $\pm 0.033$ )	0.096 ( $\pm 0.052$ )	0.156 ( $\pm 0.064$ )	0.144 ( $\pm 0.081$ )	0.165 ( $\pm 0.060$ )
- ESPERADA	0.129 ( $\pm 0.051$ )	0.114 ( $\pm 0.062$ )	0.270 ( $\pm 0.084$ )	0.156 ( $\pm 0.064$ )	0.151 ( $\pm 0.053$ )
SIGNIFICADO DE LA DIFERENCIA	No significativa	No significativa	significativa.	No significativa	No significativa

CLAVE :  
 1 - Población Punta Banda.  
 2 - Población El Rosario.  
 3 - Población Bahía Tortugas.  
 4 - Población San Ignacio.  
 5 - Población Rincón de Ballenas.

El polimorfismo varió entre 20 % para las poblaciones de Bahía Tortugas y El Rosario, hasta 46.15 % para la población de Rincón de Ballenas.

La  $H_o$  promedio por locus se presentó con un intervalo de 0.080 para la población de Punta Banda, a 0.165, para Rincón de Ballenas, siendo éstas las poblaciones más cercanas, cuya distancia de ubicación es de solamente un kilómetro. Si bien la muestra de Punta Banda consistió en organismos del infralitoral en tanto la de Rincón de Ballenas de organismos del mesolitoral. La  $H_e$  promedio por locus se presentó con una variación desde 0.114 para la población de El Rosario, hasta 0.270 para Bahía Tortugas.

En todas las poblaciones se encontró una aparente deficiencia de heterocigosis a excepción de Rincón de Ballenas, donde  $H_o$  (0.165) resultó mayor que  $H_e$  (0.151). Con el objeto de determinar si tales diferencias entre  $H_o$  y  $H_e$  eran significativas se efectuaron pruebas "t" con los datos de cada población, encontrándose que sólo para la población de Bahía Tortugas la diferencia era significativa ( $t = -12.132$ , g.l. = 20,  $P \leq 0.001$ ). En esta población  $H_o$  resultó de 0.156 mientras que  $H_e$  fue de 0.270.

El valor promedio de heterocigosis observada para las cuatro poblaciones del infralitoral fue  $H_o=0.1138$  ( $\pm 0.0058$ ), calculada por individuo. Considerando a las

cinco poblaciones, el valor estimado fue  $H_o = 0.1218$  ( $\pm 0.0052$ ), también calculado por individuo.

La tabla VII presenta a los loci que se desviaron significativamente del equilibrio teórico de Hardy-Weinberg, con base en los resultados de la prueba de " $\chi^2$ ". Se marcan con un asterisco aquellos resultados que provienen del análisis efectuado con agrupación. También presenta los valores de probabilidad (P) de que las diferencias sean debidas al azar; y los del estadígrafo D, que es una estimación del sentido y magnitud de la desviación, pero no de su significancia; calculado mediante la fórmula :

$$D = (H_o - H_e)/H_e.$$

Al observar los resultados ahí resumidos se aprecia que la población de El Rosario presentó todos los loci estudiados en equilibrio H-W .

El análisis de la tabla VII de acuerdo al estadígrafo D permite apreciar que los loci de la población de Punta Banda mostraron una deficiencia de heterocigosis en los loci EST - 1, EST - 3 e IDH - 1, de manera semejante, la población de Bahía Tortugas presenta deficiencia de heterocigotos en EST - 2 , EST - 3 y LAP - 2. Las poblaciones de San Ignacio y Rincón de Ballenas presentaron deficiencia de heterocigosis en un locus y exceso de heterocigosis en otro, siendo AAT - 2 el locus con exceso de

TABLA VII.- Resumen de los loci fuera del equilibrio para cada una de las poblaciones de Astraea undosa consideradas para este estudio.

POBLACION	LOCUS (G.L.)	D	X <sup>2</sup>	P
PUNTA BANDA	EST - 1	-0.784	11.301	0.010
	<sup>(1)</sup>			
	* EST - 3	-0.425	9.156	0.020
	<sup>(1)</sup>			
	* IDH - 1	-0.794	26.744	<0.001
RINCON DE BALLENAS	<sup>(1)</sup>			
	* MDH - 2	0.187	4.892	0.027
	<sup>(1)</sup>			
	* SOD - 2	-0.284	4.432	0.035
	<sup>(1)</sup>			
EL ROSARIO	-----	-----	-----	-----
BAHIA TORTUGAS	* EST - 2	-0.065	37.685	<0.001
	<sup>(1)</sup>			
	* EST - 3	-0.649	27.112	<0.001
	<sup>(1)</sup>			
	* LAP - 2	-0.704	18.140	<0.001
	<sup>(1)</sup>			
SAN IGNACIO	* AAT - 2	0.469	30.500	<0.001
	<sup>(1)</sup>			
	* EST - 3	-0.836	26.656	<0.001
	<sup>(1)</sup>			

--- TODAS LAS POBLACIONES RESULTARON EN EQUILIBRIO DE HARDY - WEINBERG.

\* CALCULOS EFECTUADOS CON LAS FRECUENCIAS AGRUPADAS. (Ver texto para explicación).

heterocigosis en San Ignacio, y EST - 3 el que presentó deficiencia. En Rincón de Ballenas el locus con exceso de heterocigosis es MDH - 2, en tanto que SOD - 2 es el locus que presentó deficiencia.

Excluyendo del análisis a la población de El Rosario, todas las poblaciones presentaron al menos un locus cuyas enzimas utilizan sustratos provenientes del medio, como son esterases y leucinaminopeptidasa, que resultaron con deficiencia de heterocigosis.

La tabla VIII muestra los resultados de la estimación de la identidad y distancia genética de Nei (1978), de las cinco poblaciones. De primera instancia se aprecia que los valores de identidad se encuentran en un intervalo que va desde 0.795 para la comparación entre las poblaciones de El Rosario con Rincón de Ballenas, a 0.976 para las comparaciones entre Punta Banda con Bahía Tortugas y Punta Banda con Rincón de Ballenas. Los valores de distancia genética presentaron un intervalo que osciló entre 0.024 para las comparaciones entre Punta Banda y Rincón de Ballenas y 0.229 para las comparaciones efectuadas entre Rosario y Rincón de Ballenas.

Los resultados de la estimación de los coeficientes de Nei de distancia e identidad genética permiten, en conjunto, ubicar a las poblaciones de nuestro estudio como poblaciones geográficas. La

Tabla VIII.- Coeficientes de distancia e identidad genética para las poblaciones de Astraea undosa.

(Sobre la diagonal, los valores de identidad genética; debajo de la diagonal los valores de distancia genética.)

POBLACION	1	2	3	4	5
1	***	0.835	0.976	0.962	0.976
2	0.180	***	0.845	0.801	0.795
3	0.025	0.169	***	0.964	0.943
4	0.039	0.221	0.037	***	0.912
5	0.024	0.229	0.059	0.092	***

CLAVE :  
 1 - Población Punta Banda.  
 2 - Población El Rosario.  
 3 - Población Bahía Tortugas.  
 4 - Población San Ignacio.  
 5 - Población Rincón de Ballenas.

población de El Rosario es la excepción, con baja identidad genética aún con Bahía Tortugas, que por ser la población más cercana debiera de tener mayor similitud. Los resultados de la tabla VIII ubican a las poblaciones de Punta Banda y Rincón de Ballenas como poblaciones distantes de la de El Rosario. De la contrastación de tales valores con los reportados en bibliografía es importante señalar que Ayala y Kiger (1975; citados por Ayala y Kiger en 1984) encontraron para varias poblaciones del grupo de Drosophila willistoni que especies con valores de distancia e identidad genética de  $0.226 \pm 0.033$  y  $0.798 \pm 0.026$ , respectivamente, pueden ser ubicadas como especies incipientes, y valores de  $D = 0.230 \pm 0.016$  e  $I = 0.795 \pm 0.013$  como subespecies.

Los resultados del cálculo del coeficiente  $G_{ST}$  efectuado para las cuatro poblaciones del infralitoral se resumen en la tabla IX, su análisis indica que el 9.6 % de la variación genética se encuentra dentro de las subpoblaciones. En ellas el locus LAP - 2 es el que aporta una mayor heterogeneidad, 45.05 % del total de la variación encontrada. Si analizamos este locus en la tabla IV, encontramos la causa de tal variación: en tanto que la población del Rosario resultó monomórfica para este locus en particular, las poblaciones de Punta Banda, Bahía Tortugas y San Ignacio presentaron dos,

Tabla IX.- Valores de  $H_T$ ,  $\bar{H}_E$ , y  $G_{ST}$ , por locus, para las cuatro poblaciones de Astraea undosa del infralitoral.

LOCUS	$H_T$	$\bar{H}_E$	$G_{ST}$
AAT - 2	0.538	0.504	0.063
EST - 2	0.448	0.387	0.136
EST - 3	0.620	0.530	0.145
IDH - 1	0.535	0.322	0.398
LAP - 2	0.477	0.147	0.692
MDH - 1	0.080	0.080	0.000
MDH - 2	0.381	0.342	0.102
SOD - 2	0.000	0.000	0.000
PROMEDIO	0.192 ( $\pm$ 0.063)	0.145 ( $\pm$ 0.050)	0.096 ( $\pm$ 0.048)

tres y cuatro alelos respectivamente. El patrón de frecuencia del alelo más común se mantiene en las tres últimas poblaciones mencionadas en tanto que El Rosario presentó como único alelo, uno que en las otras poblaciones está ausente o bien en baja frecuencia. El locus IDH - 1 aportó el 25.91 % de la variación encontrada, y los demás loci menos del 10 % cada uno.

El análisis comparativo de las poblaciones de Punta Banda y Rincón de Ballenas, con base en los resultados de las tablas anteriormente discutidas, sugiere que si bien se trata de poblaciones con estructuras genéticas similares (tabla VIII), poseen una estrategia adaptativa distinta, como se observa de los distintos valores de frecuencia alélica y loci polimórficos (tablas IV, VI y VII). Esto, más el hecho de que una pertenezca al infralitoral y la otra al mesolitoral, condujo a analizar si se trataba de poblaciones con divergencia evolutiva, efectuando una estimación del coeficiente  $G_{ST}$  para estas dos poblaciones. De este se desprende que el 6.5 % de la variación se explica por las diferencias entre poblaciones. (tabla X). Aquí el locus que aporta una mayor variación es MDH - 2, con un 62.98 % del total de la variación encontrada. De nuevo, si analizamos la tabla III, podemos encontrar el origen de tal variación: en tanto que la población de Punta Banda

Tabla X.- Valores de  $H_T$ ,  $\bar{H}_B$  y  $G_{BT}$ , por locus, para las poblaciones de Astraea undosa de Punta Banda y Rincón de Ballenas.

LOCUS	$H_T$	$\bar{H}_B$	$G_{BT}$
AAT - 2	0.655	0.469	0.284
EST - 1	0.085	0.085	0.000
EST - 2	0.106	0.106	0.000
EST - 3	0.469	0.469	0.000
LAP - 2	0.244	0.225	0.078
MDH - 2	0.550	0.211	0.616
SOD - 2	0.111	0.111	0.000
PROMEDIO	0.148 ( $\pm$ 0.058)	0.112 ( $\pm$ 0.042)	0.065 ( $\pm$ 0.044)

presenta, para ese locus, sólo dos alelos, la población de Rincón de Ballenas presenta cuatro, además de no compartir el patrón de distribución del alelo más común. El locus AAT - 2 aporta un 29.039 % del total de la variación entre estas dos poblaciones, y LAP - 2 aporta tan sólo el 7.9 % .

La comparación de ambas tablas indica que existe una mayor diferencia entre las poblaciones del infralitoral que entre las poblaciones de Punta Banda y Rincón de Ballenas. Este resultado es lógico ya que entre las poblaciones del infralitoral la distancia geográfica es mayor, constituyendo un obstáculo a vencer para la homogeneidad de toda la población. Es factible que las localidades de Punta Banda y Rincón de Ballenas constituyan una sola población genética o bien, que compartan un reservorio genético común, a pesar de las diferencias ambientales que presentan las dos zonas costeras.

## 6.- DISCUSIONES

Los estudios genéticos comenzaron a efectuarse a nivel fenotípico, sin embargo al llevarse a cabo a nivel molecular con los trabajos de Lewontin y Hubby (1966), se hizo evidente una gran cantidad de variación que anteriormente permanecía oculta. A partir de los conocimientos que surgieron por los estudios electroforéticos, y de decodificación del ADN y ARN por la biología molecular surgió la pregunta : ¿Cuál es el significado de tales niveles de variabilidad ? En el intento de hallar una respuesta han surgido dos tendencias : la seleccionista y la neutralista (Kimura, 1979).

La teoría seleccionista sugiere que el polimorfismo es una adaptación a las condiciones ambientales, sin embargo ha admitido la existencia de altos valores de variabilidad que pueden significar un lastre genético en la población. El neutralismo sugiere que la existencia de altos valores de polimorfismo no necesariamente poseen relación con el medio, y que su proporción puede ser explicada en función del número de organismos en la población y de la tasa de mutación específica (Kimura, 1979; Ayala y Kiger, 1984; de Garay, 1988). De esta manera se supera el problema del lastre genético, pero se resta importancia a la selección natural.

La falta de evidencia de selección natural debido a la inexistencia de clinas génicas y genotípicas, y el patrón azaroso de distribución de las frecuencias alélicas en A. undosa, sugiere la acumulación de variabilidad genética por vía fortuita y en concordancia con la hipótesis neutralista, es decir, en función de la tasa de mutación y el tamaño efectivo de población. No obstante otro tipo de evidencia permite sugerir un cierto grado de respuesta al ambiente en el ámbito de distribución estudiado como a continuación se discute.

Los valores de variabilidad genética obtenidos para las cuatro poblaciones del infralitoral, se comparan con valores encontrados en referencias en la tabla XI. En ella se observa que los valores de variabilidad,  $H_e$  y  $H_o$ , encontrados para A. undosa, permiten ubicarlo dentro del intervalo típico de los invertebrados. Los valores de  $H_e$  resultaron ser muy cercanos a los valores encontrados en la bibliografía para invertebrados en general, si bien hay que notar que los valores reportados, en este caso por Selander y Kaufman (1973; citados por Tracey et al., 1975) son muy antiguos. Llevé a cabo una recopilación de los valores de  $H_e$  y  $H_o$  reportados de 76 especies. Comparando el valor promedio para invertebrados marinos que se obtiene de la recopilación, con el encontrado para A. undosa, resulta que posee un valor alto de  $H_e$ .

Tabla XI.- Comparación de los valores de He y Ho encontrados para Astraea undosa con los reportados en referencias.

H	Valor	Encontrado para	Referencia
He	0.145 ( $\pm$ 0.050)	Astraea undosa	Este trabajo. Poblaciones del infralitoral.
	0.119	Invertebrados marinos	Apéndice.
	0.150	Invertebrados	Selander y Kaufman; citados por Tracey et al., 1975.
Ho	0.119 ( $\pm$ 0.0575)	<u>Astraea undosa</u>	Este trabajo. Poblaciones del infralitoral.
	0.107	Invertebrados marinos	Apéndice.
	0.147	Invertebrados marinos	Selander (1980)
	0.124	Invertebrados marinos	Ayala y Kiger (1984)
	0.148	Moluscos	Nevo et al., cit. por Woodruff et al., 1986.
	0.150	Gasterópodos terrestres	Powell, 1975; citado por Selander, 1980. Selander, 1980.
	0.083	Gasterópodos marinos	Selander, 1980.

Al comparar con moluscos y gasterópodos, tanto marinos como terrestres (esta comparación sólo pudo efectuarse en términos de  $H_o$ ), resultó que el valor de  $H_o$  se ubica dentro del intervalo de valores reportado para invertebrados, y al comparar con los valores de moluscos y de gasterópodos terrestres, A. undosa posee valores más bajos que los reportados. Esta comparación debe efectuarse con gasterópodos marinos; así, A. undosa posee valores de  $H_o$  mayores que los reportados por otros autores.

¿Cuál es la posible explicación a los niveles altos de variabilidad de A. undosa? Una podría estar de acuerdo con Soulé (1972), quien establece que las especies de linajes más antiguos deben de poseer más altos valores de polimorfismo proteínico por ir acumulando variables enzimáticas, que se traducirían en mayores niveles de variabilidad. A. undosa es un molusco arqueogasterópodo, por lo cual se esperaría que, en función de su linaje, sus niveles de variabilidad fuesen altos.

Aún cuando los valores medios de  $H_e$  y  $H_o$  para A. undosa son típicos para invertebrados y concuerdan con los valores reportados para gasterópodos marinos,  $H_e$  y  $H_o$  se encontraron con un intervalo que va desde 0.080 hasta 0.165 para  $H_o$ , y de 0.114 a 0.270 para  $H_e$ . (Ver tabla IV). ¿Cómo se puede explicar este intervalo

en los valores de variabilidad para las poblaciones de Astraea undosa?

La distribución de los valores de heterocigosis presenta un aumento no gradual, en las poblaciones del sur con respecto a las del norte, coincidiendo con las zonas biogeográficas que Soulé reportó (1960) respecto a la distribución y abundancia de briozoarios. Este autor plantea una frontera biogeográfica a la altura del paralelo 28, coincidiendo aproximadamente en su ubicación con una marcada diferencia en los niveles de variabilidad de las poblaciones de A. undosa. El origen de la coincidencia no es fácil de distinguir pero puede deberse a las estrategias de vida de ambos organismos en su etapa larvaria, o a un cambio en las condiciones ambientales que determine qué especies de organismos se presenten, o, como en el caso de A. undosa, diferencias en los niveles de variabilidad entre las diferentes localidades.

Para la mayoría de las poblaciones estudiadas, los valores de variabilidad parecen ser explicados de acuerdo a la hipótesis de estabilidad de los recursos tróficos (Valentine, 1980), que habla de las estrategias adaptativas de las especies en términos de percepción del medio, esto es, cuando el grano temporal de los recursos tróficos se percibe como grueso, entonces el grano espacial tiende a ser percibido como

fino. Dicho de otro modo, en zonas donde hay variantes en el suministro alimenticio, las condiciones ambientales tienden a no ser un factor limitante de la distribución de las especies con esta estrategia adaptativa. De acuerdo a esto, la variación de la disponibilidad y tipo de alimento en el tiempo, impide la especialización tanto respecto a materias alimenticias como respecto al habitat. De manera similar, en ambientes que son temporalmente de grano grueso respecto a los recursos tróficos, las especies siguen una estrategia espacial de grano fino (Valentine, op cit.).

Para la población de Punta Banda el número promedio de alelos por locus es 1.71, con un valor de polimorfismo (P) de 35.29 %, y  $H_e = 0.129$ . El número de loci polimórficos en relación a las demás poblaciones es intermedio, sin embargo los valores de heterocigosis son de los más bajos entre las poblaciones. Según Costa y Bisol (1978), los valores de P son mantenidos por selección ejercida por factores ambientales o bióticos. Levinton (1983) sugiere que el número de alelos puede correlacionarse de una manera gruesa con el número de estados alternativos del medio ambiente, o bien con el intervalo de variación de algún factor que enfrenta la población.

La localidad de Punta Banda, sitio geográfico de

donde se colectaron los individuos que se denominan como Punta Banda, es una zona estable, con ocurrencia de eventos de surgencias, las cuales ocurren principalmente en primavera-verano, aunque se han reportado condiciones de surgencias en invierno (Chavez-De Ochoa, 1975). La dirección del tren de olas que la bañan se puede distinguir como causado por dos tipos de oleaje, uno proveniente del sur y otros proveniente del norte, que penetran a la bahía y se refractan en dos patrones predominantes la mayor parte del año (Martínez-Díaz de León, comunicación personal), confiriendo a la localidad características de estabilidad y relativa predictibilidad de eventos. Lo anterior lleva a pensar que la población de A. undosa de Punta Banda, de acuerdo a lo propuesto por Costa y Bisol (1978) y Levinton (1983), presente un número relativamente bajo de alelos por locus. Sin embargo, su alto nivel de polimorfismo puede relacionarse con algún factor de presión biótica. Este factor de presión biótica puede estar representado por la variedad y la disponibilidad del alimento.

Se ha encontrado que en condiciones de laboratorio A. undosa posee preferencia sobre Macrocystis pyrifera (Leighton, 1966; citado por Aguilar-Rosas et al., 1990), sin embargo hay evidencias de que en su habitat natural, A. undosa se alimenta de una gran variedad de

especies incluyendo algas coralinas, esto puede ser atribuido a condiciones limitantes de alimento (Aguilar-Rosas et al., op cit).

Siguiendo con este esquema podemos explicar los niveles de variabilidad encontrados en la población de San Ignacio. La presencia de un alto nivel de polimorfismo, que se puede explicar o bien por su relación con el medio o por presiones bióticas, y un nivel relativamente alto de heterocigosis que se correlacionaría con alguna variante cuyo origen estuviese en el medio. Carrillo-Barco (1990) menciona que la laguna San Ignacio se ubica como una zona de transición entre aguas cálidas y templadas, lo cual confiere a la zona un ambiente variable, esto explicaría los altos niveles de variabilidad de A. undosa en esa localidad.

Un factor que puede ser causante de estrés fisiológico, en la población de San Ignacio, es la existencia en esa zona de un pequeño bivalvo, Lithophaqa plumula, que habita dentro y sobre A.undosa, causándole un debilitamiento de la concha (Carrillo-Barco, 1990). Pensando en un desgaste energético por parte de Astraea undosa, al tener que sobrevivir con un epibionte que le causa una enfermedad, así como la necesidad de tener que hacer frente a un medio variable, es posible que la presencia

de variantes alélicas le confiera la capacidad de explotar el medio en el que se encuentra, subsanando, al menos de una manera parcial, el desgaste fisiológico, al poder alimentarse de gran variedad de algas del medio. Según Paine (1969; citado por Valentine, 1980) la depredación es un factor que estimula la diversidad génica, aseveración que aquí parece ser corroborada.

Bahía Tortugas es una localidad con presencia de surgencias en invierno-primavera. Comparando con Bahía Todos Santos, la temperatura de sus aguas es baja, las surgencias declinan en verano, dejándose sentir la influencia del clima desértico de la Península. La diversidad algal es menor, reflejándose en el número de especies, siendo éste menor que el de Punta Banda (Dawson, 1951). Si el medio es estable y la diversidad trófica es baja ¿Cómo se explica el alto nivel de heterocigosis, de hecho el más alto de las poblaciones estudiadas?

El bajo nivel de P es reflejo de una localidad estable, donde los factores bióticos o ambientales ejercen poca o ninguna presión, siendo entonces percibidos por la población como de grano fino. El alto número de variantes alélicas puede, como en el caso de Punta Banda ser explicado por la pobreza trófica, obligando a A. undosa a ser no selectivo, alimentándose de casi cualquier recurso algal.

Un punto importante a mencionar es que ésta localidad fue la única que mostró una deficiencia de heterocigosis. La causa de esta puede ser la el aporte de larvas provenientes de poblaciones aledañas cuyas frecuencias alélicas difieren entre sí, causando el llamado "Efecto de Wahlund". Dawson (1952) reporta el patrón de corrientes de Bahía Sebastián Vizcaino como una entrada de agua hacia el interior de la Bahía con presencia de un giro ciclónico, y con salida de este volumen de agua por la parte norte de la Isla San Benito, así como una entrada de agua por la zona de los canales de Kellet y de Dewey, cuyas masas de agua provienen de zonas localizadas más hacia el sur (Figura 3). El agua que entra por la zona de los canales debe provenir de alguna parte, de hecho hay evidencia de que en cierta época del año, como es en invierno y principios de primavera, las aguas de la zona de Bahía Tortugas son transportada hacia el norte por acción de una contracorriente, y que el agua de Bahía Sebastián Vizcaino después de alejarse de la costa, llega a Bahía Tortugas en forma de una surgencia cuya profundidad máxima alcanzada es de aproximadamente cien metros (Mancillas<sup>3</sup>, comunicación personal).

Es factible que las larvas de A. undosa sean

3.- Mancillas-Peraza, Manuel. Secretaría de Marina. Estación de Investigación Oceanográfica. Vicente Guerrero 133. Fracc. Buenaventura, Ensenada, B. C.

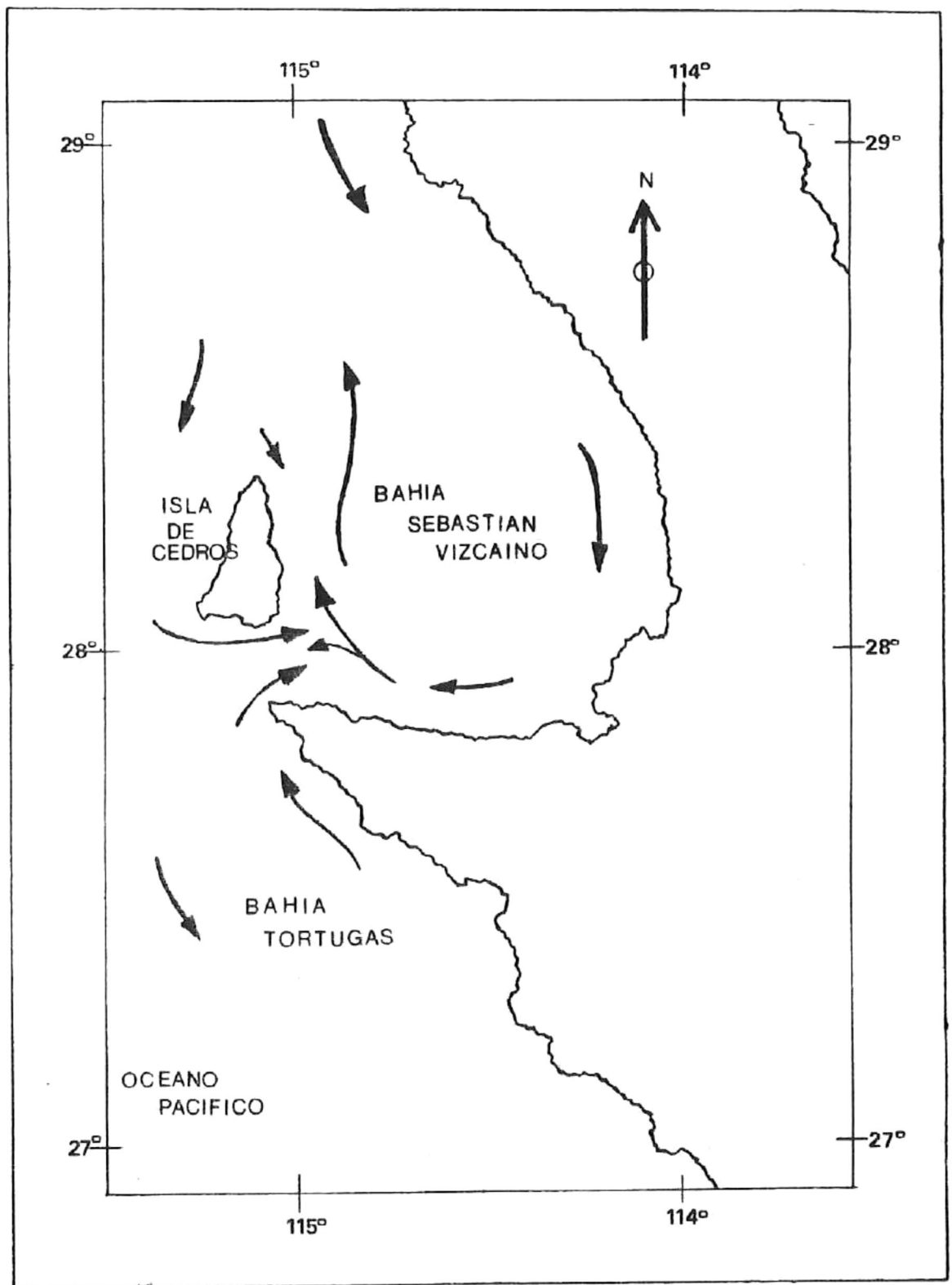


Figura 3.- Patrón de corrientes en la zona aledaña a la Bahía Sebastián Vizcaino, BCS, México. (Adaptado de Dawson, 1952)

transportadas por las corrientes, y que la deficiencia de heterocigotos aquí observada sólo sea una prueba de lo eficiente que es el transporte de larvas para mantener homogéneas, en el sentido de identidad y distancia genética, a las poblaciones.

Independientemente de cual sea la causa, los altos niveles de variabilidad del demo de Bahía Tortugas son un aspecto importante a señalar, pues la ubican como posible "exportadora" de semilla en caso de requerirse llevar a cabo cultivos de repoblamiento, si el recurso empieza a mostrar señales de empobrecimiento en sus niveles de variabilidad génica.

De las cinco poblaciones estudiadas, la población de El Rosario presenta los más bajos niveles de variabilidad, esto puede ser explicado en términos de una gran estabilidad ambiental y trófica, y/o por una disminución del tamaño de la población. La localidad de El Rosario es muy estable, con baja diversidad y gran abundancia de las especies que ahí se presentan (Flores-Aguilar<sup>4</sup>, comunicación personal), puede ocurrir que la estabilidad ambiental, así como la trófica, sean percibidas por A. undosa como de grano fino, no promoviendo la aparición ni el mantenimiento de variantes alélicas. Por otro lado, los bajos niveles de heterocigosis, en relación a las otras poblaciones,

4.- Flores-Aguilar, Roberto. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Km 103 Carretera Tijuana-Ensenada. Ensenada, Baja California.

también puede indicar una reducción del tamaño poblacional, a tal grado, que la competencia intraespecífica se haya reducido, permitiendo que casi cualquier genotipo que se presente explote el medio exitosamente. El lento crecimiento de A. undosa, (Flores-Aguilar, op. cit.), aunado a la presión de pesca, sostenida por los campos langosteros, pueden ser las causas de la disminución del tamaño de la población. La extracción sostenida provocaría la merma de todos los alelos, y tal vez la desaparición de aquellos que originalmente se presentaron con una baja frecuencia, disminuyendo así los niveles de variabilidad genética por deriva génica. Por otro lado, la extracción de los organismos utilizando un arte de pesca tan selectivo como es el buceo, tiende a disminuir la proporción de organismos grandes, factor que puede ser relacionado con la tendencia de los organismos heterocigotos a poseer tasas de crecimiento más altas (Singh y Zouros, 1978; Zouros et al, 1980).

La población de Rincón de Ballenas presenta características distintas a la población analizada más cercana, que es la de Punta Banda, particularmente porque se ubica en un medio ambiente más variable: el intermareal. Por tratarse de un medio variable esperaríamos encontrar altos valores de polimorfismo, de hecho, el valor máximo de polimorfismo para

A. undosa se presenta en esta localidad (46.15 %). El valor del número medio de alelos por locus es también alto en relación con las otras poblaciones ( $2.23 \pm 0.44$  sólo superado por Bahía Tortugas con  $3.09 \pm 0.67$ ).

Los valores de heterocigosis pueden explicarse por una pobreza trófica del medio, el cual no ha seleccionado a ninguna variante alélica sino que obliga a la especie a mantener su capacidad de alimentarse de diversas fuentes, así como de responder ante condiciones de desecación, cambios en la temperatura, períodos de anoxia, cambios en el contenido de oxígeno en el medio, etc.. Visto desde esta concepción, los niveles de variabilidad de esta población están dados por la inestabilidad del medio.

Aparentemente las poblaciones de A. undosa del infralitoral perciben al medio como de grano fino, percibiendo el aspecto trófico como de grano grueso, de esta manera han tenido que mantener variantes alélicas que le permitan la subsistencia de cada una de las poblaciones. La diversidad trófica entre localidades está actuando como un factor que no ha permitido la predominancia de alelos, o bien la gradación de sus frecuencias.

Considerando a las poblaciones de Astraea undosa como un todo a lo largo de la distribución geográfica estudiada no se encontró desequilibrio genotípico, sin

embargo, en ciertos loci en particular sí se hizo patente. ¿Cuáles son las causas de este desequilibrio?.

De primera instancia es aparente que la mayoría de los loci que resultaron en desequilibrio codifican para enzimas que utilizan sustratos inespecíficos, o bien, metabolitos provenientes del medio externo como las esterases o la enzima superóxido dismutasa. Johnson (1974) hace un análisis para los datos conocidos hasta ese entonces para probar la hipótesis de que enzimas que utilizan sustratos externos o son inespecíficas, poseen mayores niveles de variabilidad, concluyendo que sus datos no podían soportar la hipótesis. Suárez-Vásquez (1989) efectuó un análisis para probar la hipótesis de que las variantes proteínicas detectadas por electroforesis reflejan la adaptación diferencial de A. undosa en la población de Punta Banda, concluyendo que los valores de heterocigosis de los loci que codifican para enzimas que utilizan sustratos provenientes del medio externo, llamado grupo I, no son significativamente diferentes de los valores de los loci cuyas enzimas utilizan sustratos provenientes del medio interno.

Si bien los resultados globales tampoco soportan tal hipótesis, puede analizarse los resultados desde otra perspectiva : la mayoría de los loci que resultaron significativamente desviados del equilibrio

de Hardy - Weinberg se revelan con medios de tinción inespecíficos, complicando el análisis el que además representan a la mayoría de los loci que codifican para enzimas reguladoras del metabolismo, este traslape, así como el patrón difuso de comportamiento entre los loci específicos y no específicos, de las enzimas reguladoras y no reguladoras fuera del equilibrio, sugiere que la respuesta de la especie a factores de selección ha sido multivariada, dependiendo de cada población el tipo de respuesta. Esto concuerda con el análisis anterior de los niveles de variabilidad, que indica que el medio no ejerce una presión unidireccional selectiva sobre alguna variante alélica en particular. Una posible causa del desequilibrio es la presencia de alelos nulos en la población, esto es, alelos que no denotan actividad electroforética por no poseer actividad enzimática específica, (Milkman y Beaty, 1970; citado por Zouros y Foltz, 1984), los cuales sesgan las estimaciones hacia una deficiencia de heterocigosis. Si la presencia de alelos nulos se denota por una deficiencia de heterocigosis, los resultados del locus AAT - 2 para la muestra de Rincón de Ballenas, el cual mostró exceso de heterocigosis, refutaría tal aseveración.

La presencia de enzimas de actividad nula como constituyente del acervo genético de una población

representa una mala estrategia, pues de presentarse los alelos nulos en tan alta proporción, serían muchos los individuos que, al combinarse los alelos, serían homocigotos para la presencia de alelos nulos, constituyendo una carga genética para la población. La deficiencia heterocigótica no puede explicarse únicamente por la presencia de alelos nulos. Otros procesos promotores del desequilibrio son la endogamia, la selección (Ayala y Kiger, 1984), y la división de una población en subpoblaciones (Nei, 1987). La naturaleza y el número de fuerzas desequilibradoras que actúen sobre una población pueden variar de una a otra. Su discusión a la luz de la historia de vida del organismo que se trate, en este caso de Astraea undosa, permitirá descartar aquellas que con menor probabilidad estén actuando sobre cada población.

Dadas las características reproductivas de la especie podemos considerar la endogamia como poco probable. Astraea undosa es un invertebrado de fertilización externa con una alta fecundidad absoluta, presentando valores de hasta siete millones de ovocitos (Almanza-Heredia y Almanza-Heredia, 1988). La liberación de gametos es masiva y, en experimentos de laboratorio, se reporta que el orden de expulsión de gametos es primero por los machos y posteriormente por las hembras, así como un tiempo de vida de los óvulos

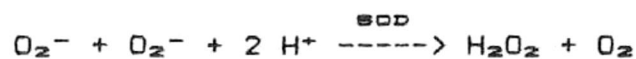
de hasta 8 hr., tiempo que está determinado por la sedimentación de los mismos, limitando el tiempo de posible fecundación (Rosa-Velez et al., 1991). Todos estos factores minimizan la probabilidad de que haya endogamia, sin embargo no la anulan.

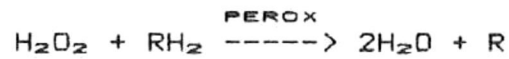
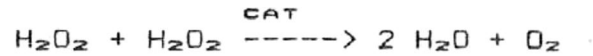
La literatura reporta diferenciación a nivel microgeográfico en Mytilus californianus y M. edulis (Levinton y Suchanek, 1978), sin embargo estas especies son sésiles. En ellos existe una fuerte presión selectiva que favorece la zonación de ciertos genotipos más exitosos, determinando que perciban al medio como de grano grueso. La movilidad de A. undosa, que llega a registrar desplazamientos de hasta 23 cm/min. (Schmitt, 1981; citado por Rosa-Velez, et al., 1990), así como las migraciones que de él se reportan (Schwalm, 1975; McConnaughey y McConnaughey, 1986; citados por Rosa-Velez et al., op. cit.), le confieren la capacidad de percibir el medio como de grano fino.

Como ha sido propuesto en párrafos anteriores, las variantes alélicas pueden ser mantenidas por presiones tróficas, las cuales no permiten la predominancia de un alelo. Si se analiza la tabla IV en términos de  $H_o$  y  $H_e$ , se observa que en el locus EST-3 se presenta deficiencia consistente de los heterocigotos. En general las esterazas, como enzimas de sustratos provenientes del medio externo, reflejan la

variabilidad del medio, en términos de la diversidad de las fuentes de alimento. Esto concuerda con lo indicado sobre la estrategia de A. undosa de alimentarse de casi cualquier recurso disponible, estrategia que exige la presencia de variantes alélicas. Al existir una relación tan directa entre el medio y este tipo de enzima se puede suponer que la característica genética detectada puede tener influencia del medio en forma de selección genotípica direccional. Sin embargo se requiere experimentación para probar esta suposición.

Es importante hacer notar que en la localidad de Rincón de Ballenas el locus SOD - 2, presentó deficiencia de los valores de heterocigosis; la función de las enzimas codificadas por este locus es la de impedir que los grupos superóxido, formados durante la utilización del oxígeno como aceptor de protones en el sistema de transporte electrónico, se presenten en el universo celular, (el locus SOD - 2 representa a las superoxidodismutasas mitocondriales, por lo que se puede hablar sin equivocación, del universo mitocondrial). Los productos de la reacción de las superoxidodismutasas son a su vez utilizados por las catalasas y peroxidases de acuerdo a las siguientes reacciones :





La importancia de tales reacciones estriba en que una eficiente remoción de los productos  $\text{O}_2^-$  y  $\text{H}_2\text{O}_2$  previene la formación de uno más reactivo como es el radical  $\text{DH}^-$ . De acuerdo a Hochahka y Somero (1984), la presencia de isozimas permite la realización de reacciones químicas similares o idénticas con distintos propósitos metabólicos. El medio ambiente puede estar seleccionando a aquellas isozimas que sean más eficientes en llevar a cabo la conversión del radical superóxido en peróxido de hidrógeno, y su consecuente utilización. Esto es útil pues se requiere de estrategias que permitan la supervivencia de organismos sujetos a períodos de anoxia al estar expuestos durante el bajamar, o en su defecto a condiciones donde haya sobresaturación de oxígeno en el agua donde se encuentren, como pueden ser las fosas de mareas.

Es importante recalcar el hecho de que la localidad de San Ignacio presenta exceso de heterocigosis en el locus AAT - 2, cuyas alelozimas se encargan de llevar a cabo la transaminación del ácido aspártico, es decir, enzimas encargadas de juntar los

grupos amino para poder ser utilizados en la creación de los aminoácidos requeridos para la síntesis de proteínas (Lehninger, 1984). En pocas palabras, son enzimas encargadas de modular el crecimiento de los organismos, al menos en cuanto a proteínas se refiere. Es factible que el estrés causado por la existencia de Lithophaga plumula sobre que A. undosa lo obligue a poseer un metabolismo acelerado. Un elevado número de variantes alélicas que lleven a cabo tal objetivo puede ser una respuesta a la presión que Lithophaga plumula le causa, lo cual es deseable de ser probado con experimentación ulterior.

El tamaño de la población representa también un factor importante para determinar si los valores de heterocigosis encontrados en estas poblaciones son congruentes o no con los esperados. Según Ayala y Kiger (1984), los cambios en las frecuencias alélicas debidos al tamaño de la población serán pequeños de generación a generación a menos que la población este muy reducida. La amplitud de la variación esperada está determinada por el tamaño de la población, que a su vez determina el número de alelos, o mejor aún, el número efectivo de alelos que están segregando en una población. No hay evidencia para suponer que el tamaño de las poblaciones de A. undosa sea pequeño, de hecho, el que estas poblaciones hayan registrado en muchos de

sus loci el equilibrio de Hardy-Weinberg, sugiere que el tamaño de la población no es un factor que esté causando el desequilibrio de los otros loci.

El análisis de la tabla que presenta los resultados de la estimación de los coeficientes de Nei de identidad y distancia genética (1978) permite inferir que, a excepción de la población de El Rosario, las poblaciones, aún las extremas del intervalo geográfico estudiado, y cuya distancia de ubicación es aproximadamente de mil kilómetros, son muy semejantes entre sí. El análisis sobre el tiempo de vida de gametos y de las larvas permite hacer inferencias sobre la capacidad de desplazamiento y colonización de la especie. De acuerdo al tiempo de permanencia de las larvas en el plancton, de por lo menos tres días y medio (Rosa-Velez *et al.*, 1991), el transporte mínimo es de 5 kilómetros durante su tiempo de permanencia en el plancton, dependiendo de la velocidad de las corrientes transportadoras. De acuerdo a los resultados de la tabla VI se puede inferir que la estrategia de dispersión de la población es eficiente, pues permite a la especie mantener un adecuado flujo génico aún en un intervalo geográfico tan extenso.

Una característica importante para mantener poblaciones con gran identidad genética es que la estructura génica sea renovada cada generación, pues

una vez asentadas las larvas, con sus frecuencias génicas en proporción a la población de la que provengan, se desarrollarán como organismos de la localidad donde se ubiquen. Una fuerza equilibradora la constituye la acción selectiva del medio sobre aquellos genotipos no eficientes en las nuevas condiciones ambientales prevalecientes.

La distancia génica entre poblaciones sólo aumenta por la localidad de El Rosario, siendo además la población con menor identidad genética respecto a las demás. Esto puede explicarse por la presencia de distintos alelos, así como de distintas frecuencias en ellos, circunstancias compatibles con una reducción del tamaño poblacional, tal vez por la presión de pesca sostenida sobre la población.

Mediante el parámetro  $G_{ST}$  se determinó que sólo el 9.6 % de la variación entre las poblaciones escogidas del infralitoral tenía su origen en las poblaciones de Astraea undosa. Ello confirma los resultados del análisis de coeficientes de identidad y distancia de Nei, de donde se concluye que el reservorio genético de A. undosa es homogéneo a lo largo de la costa de la península de Baja California a excepción del demo de El Rosario.

A nivel microgeográfico, al comparar las poblaciones de A. undosa de Punta Banda (infralitoral),

con la de Rincón de Ballenas (mesolitoral), el estadígrafo  $G_{ST}$  mostró que sólo el 6.5 % de la variación se encontró entre estas poblaciones, donde el locus MDH es el causante principal de tal variación. La posible explicación de que aún encontrándose en distintos nichos ecológicos la similitud entre éstas poblaciones sea tan alta puede darse por eventos de migración.

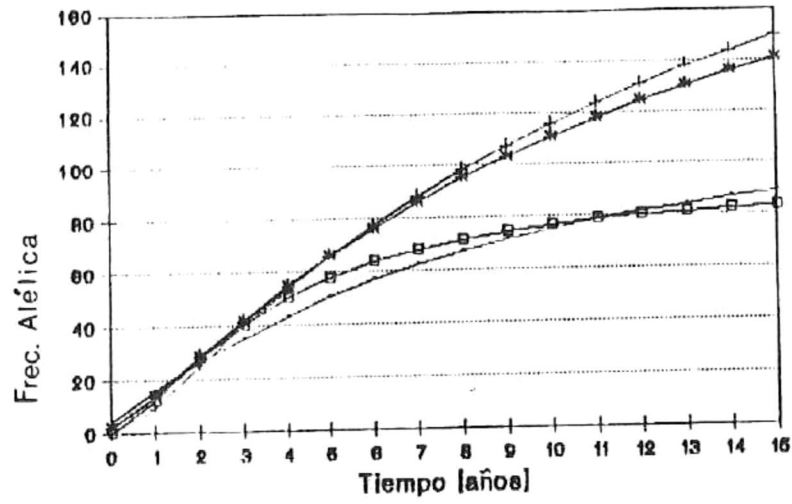
El análisis de la tabla IV permite inferir que sí hay un flujo génico entre estas poblaciones. La presencia de los alelos raros, (alelos cuya frecuencia es menor al 5 %), de una población en la otra puede explicarse por el asentamiento de larvas que los contengan. La frecuencia de estos alelos raros en las larvas será proporcional a su frecuencia en la población de la que provengan, siendo el medio el que se encarga de seleccionar a los alelos que permitan un adecuado desarrollo de las larvas en la nueva localidad.

Un importante factor que puede estar influyendo en las estructuras génicas y genotípicas de estas localidades es la migración. La probabilidad de que portadores de los alelos raros de una población se encuentren en la otra está en función de la tasa de migración, misma que se desconoce. Asumiendo que la migración se da en términos de desplazamiento en la

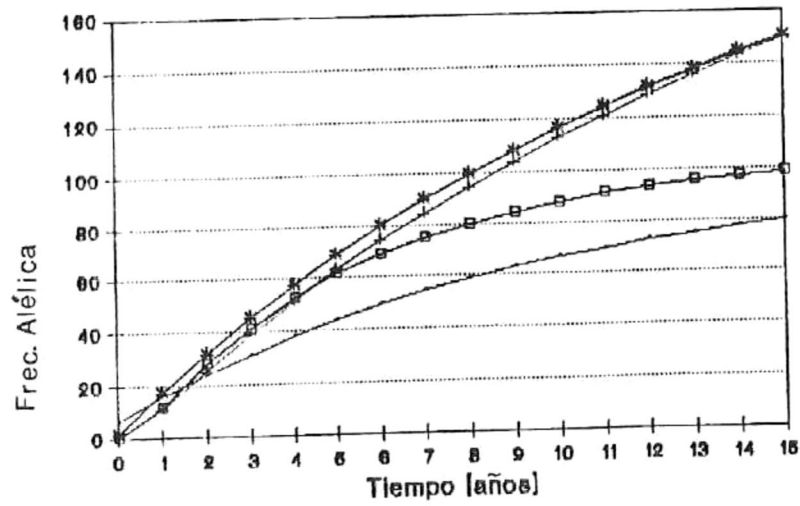
vertical así como en la horizontal, los organismos del intermareal se podrán encontrar en el infralitoral y viceversa, permitiendo así un flujo génico que hace que ambas poblaciones compartan un reservorio genético.

Si las poblaciones de A. undosa poseen una estructura genética homogénea a lo largo de su distribución, a excepción de la población de El Rosario, ¿es la estructura génica de esta especie un factor determinante en la explotación del medio? Al contrastar los resultados obtenidos con los de Torres-Moye et al. (en preparación), aparentemente no.

Torres-Moye et al. (op. cit.) reporta curvas de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy para organismos de las localidades estudiadas con excepción de Rincón de Ballenas (Figura 4). En sus resultados se pueden distinguir dos familias de curvas, una donde los organismos tienden a poseer mayores tasas de crecimiento, presentadas por las poblaciones de Bahía Tortugas y El Rosario; y otra donde las poblaciones poseen una talla menor, presentadas por San Ignacio y Bahía Todos Santos. Un patrón común entre estas localidades es la estructura trófica. Dawson (1951) tipificó la flora de la península de Baja California; acorde a sus resultados, la flora de las regiones geográficas donde se ubican las poblaciones de Punta Banda, Rincón de Ballenas y El Rosario, comparten más o



Machos.



Hembras.

FIGURA 4.- Curvas de crecimiento de Von Bertalanffy para las poblaciones del infralitoral. (Datos tomados de Torres-Moye *et al.*, en preparación).

menos el mismo patrón de diversidad de algas, en tanto que las localidades de Bahía Tortugas y San Ignacio comparten condiciones ambientales y de ficoestructura entre sí, pero difieren de las de las poblaciones del norte estudiadas. Si la población de El Rosario posee una estructura génica diferente de las otras poblaciones de A. undosa, debiera mostrar una curva de crecimiento diferente de las otras localidades, hecho que resulta aparente en las curvas reportadas. La explicación a tal aparente diferencia en las curvas de crecimiento puede darse en términos del análisis de la estructura genética. Si las poblaciones son homogéneas en su estructura génica, y el medio no ejerce ninguna presión sobre las poblaciones, las curvas de crecimiento debieran de ser similares en todas las localidades, aun las del norte con las del sur, aseveración que no se cumple. Es evidente que en un medio con riqueza trófica los organismos, independientemente de su estructura génica crecerán acorde a como el medio lo permita. La estructura génica de El Rosario difiere de las otras localidades, pero la explicación para su elevado crecimiento en relación a las otras localidades con similar estructura trófica puede darse debido a una reducción del tamaño de población con la consecuente disminución de la competencia por alimento.

Las poblaciones estudiadas de A. undosa poseen una estructura genética homogénea a lo largo de su distribución geográfica, sin embargo es el medio el que dictamina, en última instancia, el éxito de la especie, actuando sobre características biológicas, como es la tasa de crecimiento.

## 7.- CONCLUSIONES

1.- El caracol A. undosa posee altos niveles de variabilidad, en relación con los gasterópodos, presentando valores de polimorfismo entre el 20 y el 46.15 %, y una heterocigosis promedio para las poblaciones del infralitoral, igual a 0.145 ( $\pm$  0.050).

2.- Todas las poblaciones de A. undosa analizadas se encontraron en equilibrio teórico de Hardy-Weinberg, con excepción de la población de Bahía Tortugas donde se encontró una deficiencia de heterocigosis posiblemente causada por aporte de larvas provenientes de poblaciones aledañas con diferentes estructuras genotípicas, propiciando el llamado efecto de Wahlund.

3.- Los altos niveles de variabilidad de la población de Bahía Tortugas la ubican como una población con el potencial de actuar como exportadora de semilla en caso de que haya una disminución de los niveles de variabilidad en las otras poblaciones al ser sometidas a extracción por pesca.

4.- Las poblaciones de A. undosa estudiadas poseen una estructura genética homogénea a lo largo de la península de Baja California, a excepción de la población de El Rosario. Esta población difiere de las otras en su estructura, probablemente por una disminución del tamaño poblacional.

## LITERATURA CITADA

- Aguilar-Rosas, R., G. Torres-Moye y A. Almanza-Heredia. (1990). Análisis cualitativo de la dieta macroalgal del caracol Astraea undosa Wood 1828, en Punta Banda, Baja California, México. Ciencias Marinas 16(4) : 111-120.
- Almanza-Heredia, E. y A. Almanza-Heredia (1988). Periodo reproductivo del caracol Astraea undosa en la Bahía de Todos Santos, B. C. Resúmenes del VII Simposium Internacional de Biología Marina. 1º al 5 de junio de 1988. La Paz, B.C.S., México.
- Ayala, F. J. (1983). Genetic polymorphism : from electrophoresis to DNA sequences. Experientia 39:813-823.
- Ayala, F. J., D. Hedgecock, G. S. Zummalt and J. W. Valentine (1973). Genetic Variation in Tridacna maxima an ecological analog of some unsuccessful evolutionary lineages. Evolution. 27(2) : 177 - 191.
- Ayala, F. J. y J. A. Kiger, Jr. (1984). Genética Moderna. Fondo Educativo Interamericano. México.
- Ayala, F. J. and J. W. Valentine (1974). Genetic variability in the cosmopolitan deep - water ophiuran Ophiomusium lymani. Mar. Biol. 27 : 51 - 57.
- Ayala, F. J., J. W. Valentine, D. Hedgecock and J. G. Barr (1975). Deep sea asteroids : high genetic variability in a stable environment. Evolution 29: 203 - 212.
- Bakalirev, E. S. and G. P. Manchenko (1986). Intraespecific genetic variation in sponge Suberites domuncula. Sov. J. Mar. Biol. 11 (5) : 269 - 272.
- Becerril-Bobadilla, F. J. U. (1989). Distribución y abundancia del caracol Astraea undosa en la Bahía de Todos Santos de mayo a octubre de 1987. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C.. Ensenada, B.C. México.
- Belmar-Pérez, J. (1988). Estudio preliminar sobre la biología reproductiva y aspectos ecológicos de Astraea undosa. Wood, 1828 (Mollusca, Gasteropoda : Turbinidae). Tesis de Licenciatura. Instituto Politécnico Nacional. México, D.F..
- Buroker, N. E. (1979). Overdominance of a muscle protein (Mp - 1) locus in the Japanese Oyster, Crassostrea gigas (Ostreidae). J. Fish. Res. Board Can. 36 : 1313 - 1318.
- (1983). Population genetics of the American oyster Crassostrea virginica along the Atlantic coast and the Gulf of Mexico. Mar. Biol. 75 : 99 - 112.

- (1984). Gene flow in mainland and insular populations of Crassostrea (Mollusca). Biol. Bull. 166:550 - 557.
- Buroker, N. E., W. K. Hershberger and K. K. Chew (1979a). Population genetics of the family Ostreidae. I. Intraspecific studies of Crassostreaa gigas and Saccostrea commercialis. Mar. Biol. 54 : 157 - 169.
- Buroker, N. E., W. K. Hershberger and K. K. Chew (1979b). Population genetics of the family Ostreidae. II. Inter-specific studies of the genera Crassostrea and Saccostrea. Mar. Biol. 54 : 171 - 184.
- Carrillo-Barco, L. C. (1990). Caracterización del acervo genético, mediante electroforesis en gel de almidón, de la población local del caracol Astraea undosa de la Laguna de San Ignacio, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C., Ensenada, B. C. México.
- Cifuentes-Lemus, J. L., M. P. Torres, M. Frías. (1986). El Océano y sus Recursos - I. Panorama Océánico. Fondo de Cultura Económica. México.
- Cole, M. A. and R. P. Morgan (1978). Genetic variation in two populations of blue crab, Callinectes sapidus. Estuaries 1 (3) : 202 - 205.
- Costa, R. and P. M. Bisol. (1978). Genetic variability in deep-sea organisms. Biol. Bull. 155 : 125 - 133.
- Crow, F. J. and M. Kimura (1970). An Introduction to Population Genetics Theory. Harper and Row. New York, E.U.A.
- Cupul-Magaña, F. G. (1991). Estructura de edades y análisis del crecimiento del caracol Astraea undosa (Prosobranchia : Trochidae), en la Bahía de Todos Santos, B. C., México. Tesis de Maestría, F.C.M., U.A.B.C., Ensenada, B. C., México.
- Chavez-De Ochoa, C. (1975). Algunas condiciones de surgencia durante la primavera de 1974, para el area adyacente a Punta Banda, Baja California. Ciencias Marinas 2 (2) : 111 - 124
- Chavez-Morales, D. S. (1988). Estudios de distribución y abundancia de el caracol Astraea undosa en la Bahía de Todos Santos. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C., Ensenada, B. C., México.
- Chulini-Olivares, J. E. (1990). Capacidad de fertilización de los gametos de Astraea undosa. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C., Ensenada, B.C., México.

- Dando, P. R. and A. J. Southward (1979). Enzyme variation in Chthamalus stellatus and Chthamalus montaqui (Crustacea: Cirripedia) : Evidence for the presence of C. montaqui in the Adriatic. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 59 : 307 - 320
- Dawson, E. Y. (1951). A further study of upwelling and associated vegetation along Pacific Baja California, Mexico. J. Mar. Res. 10 (1) : 39 - 58.
- (1952). Circulation within Bahia Vizcaino, Baja California, and its effects on marine vegetation. Am. J. Bot. 39 (7) : 425 - 432.
- De Garay, L. (1989). Genética de Poblaciones y Evolución. Universidad Autónoma de Puebla. México.
- Del Angel-Meza, R. E. (1990). Madurez Gonadal y Fecundidad del Caracol Astraea undosa, (Mollusca : Gasteropoda) en Bahía Tortugas, B.C.S.. Tesis de Licenciatura. F.C.M., U.A.B.C., Ensenada, B. C., México.
- Dobzhansky, T., F. J. Ayala, G. L. Stebbins and J. W. Valentine. (1977). Evolución. Omega. Barcelona.
- Falconer, D. S. (1981). Introducción a la Genética Cuantitativa. CECSA. México.
- Felix-Carrillo, E. (1991). Variación genética del camarón rosado Paneus brevis Kingsley del Golfo de California. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C.. Ensenada, México.
- Harris, H. (1966). Enzyme polimorfism in man. Proc. Roy. Soc. Ser. B. 164 : 298 - 310.
- Hochachka, P. W. and G. N. Somero. (1984). Biochemical Adaptation. Princeton. New Jersey, E.U.A..
- Hunter, R. L. and C. L. Markert (1957). Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. Science 125:1294 - 1295.
- Johnson, G. B. (1974). Enzyme polimorphism and metabolism. Science. 184 : 28 - 37.
- Johnson, F. M. (1980). Polimorfismo genético y función enzimática. En : Ayala, F. J. (ed.). Evolución Molecular. Omega. Barcelona. Pps. 47 - 60.

- Johnson, F. M., C. G. Kanapi, R. H. Richardson, M. R. Wheeler and W. S. Stone. (1966). An analysis of polymorphism among isocyme loci in dark and light Drosophila ananassae strains from American and Western Samoa. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. 56 : 119 - 125.
- Kimura, M. (1979). The neutral theory of molecular evolution. Sci. Am. 241 (15) : 98 - 126.
- Kohen, R. K., R. Milkman and J. B. Mitton. (1976). Population genetics of marine pelecypods. IV Selection, migration and genetic differentiation in the blue mussel Mytilus edulis. Evolution 30 : 2 - 32.
- Lehninger, A. L. (1984). Bioquímica. Omega. Barcelona.
- Lester, L. J. (1979). Population genetics of paneid shrimp from the Gulf of Mexico. J. of Heredity 70 : 175 - 180.
- Levinton, J. S. (1983). Genetic variation in a gradient of environmental variability : Marine Bivalvia (Mollusca). Science 180 : 75 - 76.
- Levinton, J. S. and T. H. Suchanek. (1978). Geographic variation, niche breadth and genetic differentiation at different geographic scales in the mussels Mytilus edulis. Mar. Biol. 49 : 363 - 375.
- Lewontin, R. C. (1974). The Genetic Basis of Evolutionary Change. Columbia Univ. Press. New York.
- Lewontin, R. C. and J. L. Hubby (1966). A molecular approach to the study of gene heterozygosity in natural populations - II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of Drosophila pseudoobscura. Genetics. 54 : 595 - 609.
- Manchenko, G. P. (1987). Electrophoretic evaluation of the level of intraespecific genetic variation in starfishes in the Sea of Japan. Sov. J. Mar. Biol. 12 : 364 - 371.
- Mendoza-Aguirre, L. D. (1989). Genética del demo de Rincón de Ballenas del caracol Astraea undosa (Wood, 1828) en la Bahía de Todos Santos, B.C., México. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C.. Ensenada, B.C., México.
- Mettler, L. E. y T. G. Gregg. (1972). Genética de las Poblaciones y Evolución. UTEHA, México.
- Morris, P. A. (1974). A Field Guide to Pacific Coast Shells. 2nd. ed. Cambridge Press. Boston.

- Murphy, P. G. (1976). Electrophoretic evidence that selection reduces ecological overlap in marine limpets. Nature. 261 : 228 - 230.
- Nei, M. (1972). Genetic distance between populations. Am. Natur. 106 : 283 - 292.
- (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89 : 583 - 590.
  - (1987). Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press. New York, E. U. A..
- Nelson, K. and D. Hedgecock (1980). Enzyme polymorphism and adaptive strategy in the decapod crustacea. Am. Natur. 116 (2) : 238 - 280.
- Omel'chenko, V. T. (1985). Population genetic studies of Pacific salmon in the Northwestern Pacific. Sov. J. Mar. Biol. 11 (5) : 235 - 244.
- Ramade-Villanueva, M. R. (1989). Efecto del tamaño corporal, temperatura y sexo sobre la tasa metabólica del caracol Astraea undosa en condiciones de invierno. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C.. Ensenada, B.C., México.
- Redfield, J. A., D. Hedgecock, K. Nelson and J. P. Salini (1980). Low heterozygosity in tropical marine crustaceans of Australia and the trophic stability hypothesis. Mar. Biol. Lett. 1 : 303 - 313.
- Robledo-Ramírez, D. (1988). Aspectos sobre la depredación del caracol Astraea undosa (Wood, 1828). Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C.. Ensenada, B.C., México.
- Romero-Romero, E. (1989). Variabilidad genética del caracol Astraea undosa (Wood, 1828), en una población de Bahía Tortugas, B. C. S., sujeta a extracción comercial. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C.. Ensenada, B.C., México.
- Rosa-Velez, J. de la (1986). Variabilidad genética poblacional en ostiones de la especie Crassostrea virginica del Golfo de México. Tesis Doctoral. U.A.C.P. y P. del C.C.H./I.C.M.L./U.N.A.M.
- Rosa-Velez, J. de la y F. Rodríguez-Romero (1989). Enfoque Genético para el análisis de Poblaciones de Recursos pesqueros; El caso de la población ostrícola de la laguna de Términos, Campeche. en Rosa-Velez, J. de la y F. González-Farías (eds.). Temas de Oceanografía Biológica en México. Ensenada, México. Pp. 255-284.

- Rosa-Velez, J. de La, G. Torres-Moye, A. Silva-Loera, J.A.E. Almanza-Heredia y E. Almanza-Heredia. (1991). Evaluación Integral de los Recursos con Potencial Económico de la Costa Oeste de Baja California: el caracol Astraea undosa (Mollusca: Gasteropoda). Informe Final (1991) Convenios DGICSA - SEP C87-01-0136 y C88-01-0077.
- Salas-Garza y Searcy-Bernal. (1989). Larval and postlarval development of Astraea undosa (Mollusca : Gasteropoda) under culture condition. Resumen del X Congreso Internacional de Malacología. Tubingen, R.F.A.
- Salini, J. (1987). Genetic variation and population subdivision in the greentail prawn Metapenaeus bennettiae (Racek & Dall). Aust. J. Mar. Freshw. Res. 38 : 339 - 349
- Schwalm, C. C. (1973). Population dynamics and energetics of Astraea undosa. Tesis de Maestría. Biología, San Diego State University.
- Selander, R. K. (1980). Variación génica en las poblaciones naturales. En : Ayala, F. J. (ed.) Evolución Molecular. Omega. Barcelona. Pp. 21 - 46.
- Shaklee, J. B. and J. P. Salini. (1985). Genetic variation and population subdivision in Australian Barramundi, Lates calcarifer (Bloch). Aust. J. Mar. Freshw. Res. 36:203-218
- Singh, S. M. and E. Zouros, (1978). Genetic variation associated with growth rate in the American oyster (Crassostrea virginica). Evolution 32:342-353.
- Somero, G. N. and M. Soulé. (1974). Genetic variation in marine fishes as a test of the niche-variation hypothesis. Nature 249 : 670 - 672.
- Soulé, J.D. (1960). The Distribution and affinities of the littoral marine bryozoa (Ectoprocta). Symposium: The Biogeography of Baja California and Adjacent Seas. Pp. 100 - 104.
- Suárez-Vásquez, A. (1989). Genética bioquímica en caracoles de la especie Astraea undosa de la Bahía de Todos Santos, B. C.. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C.. Ensenada, B. C., México.
- Swofford, D. L. and R. B. Selander. (1989). Biosys - 1. A Computer Program for the Analysis of Allelic Variation in Population Genetics and Biochemical Systematics. Release 1.7.

- Torre-Cueto, F. J. de la (1991). Variabilidad genética del camarón café (*Panesus californiensis* Holmes, 1900) en una población de Mazatlán, Sinaloa. Tesis de Licenciatura. F.C.M., U.A.B.C.. Ensenada, Baja California.
- Torrero-Macías, F. (1991). Edad y crecimiento del caracol *Astraea undosa* (Wood, 1828), en Bahía Tortugas, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C.. Ensenada, B. C., México.
- Torres-Moye, G., F. Cupul-Magaña y F. Torrero-Macías. Growth rates in latitudinally separated populations of *Astraea undosa* (Mollusca : Gasteropoda). (en preparación).
- Tracey, M. L., N. F. Bellet and C. D. Gravem. (1975a). Excess allozyme homozygosity and breeding population structure in the Mussel *Mytilus californianus*. Mar. Biol. 32 : 303 - 311.
- Tracey, M. L., K. Nelson, D. Hedgecock, R. A. Shleser and M. L. Pressick. (1975b). Biochemical genetics of lobsters : Genetic variation and structure of american lobster (*Homarus americanus*) populations. J. Fish. Res. Board. Can. 32: 2091 - 2101.
- Urbina-Sánchez, G. A. (1990). Estudio electroforético de la población comercial del caracol *Astraea undosa* del Rosario, B. C., México. Tesis de Licenciatura, F.C.M., U.A.B.C.. Ensenada, B. C., México.
- Valentine, J. W. (1980). Estrategias genéticas de la adaptación. En : Ayala, F. J. (ed.) Evolución Molecular. Omega. Barcelona, España. Pps. 80 - 97.
- Woodruff, D. S., L. L. McMeekin, M. Mulvey and M. P. Carpenter (1986). Population genetics of *Crepidula onyx*: variation in californian slipper snail recently established in China. The Veliger 29 (1) : 53 - 63.
- Zar, J.H. (1984). Biostatistical Analysis. (2<sup>nd</sup> ed.). Prentice-Hall, New Jersey, E.U.A..
- Zouros, E. and D. W. Foltz. (1984). Possible explanations of heterozygote deficiency in bivalve molluscs. Malacologia 25 (2) : 583 - 591.
- Zouros, E., Singh, S. M. and H. E. Miles. (1980). Growth rates in oysters - an overdominant phenotype and its possible explanation. Evolution 34: 856 - 867.

## A P E N D I C E . -

ESPECIE	P (99%)	P (95%)	Ho	He	R e f e r e n c i a
<i>Aphelasterias japonica</i>		0.556	0.173	0.178	Manchenko (1987)
<i>Asterias amurensis</i>		0.553	0.202	0.192	Manchenko (1987)
<i>Asterias</i> sp.		0.611	0.282	0.263	Manchenko (1987)
<i>Diplopteraster multipes</i>	0.280	0.280		0.175	Ayala et al. (1975)
<i>Distolasterias nipon</i>		0.289	0.086	0.094	Manchenko (1987)
<i>Evasterias retifera</i>		0.208	0.072	0.080	Manchenko (1987)
<i>Henricia leviuscula</i>		0.437	0.210	0.180	Manchenko (1987)
<i>Lethasterias fusca</i>		0.500	0.142	0.150	Manchenko (1987)
<i>Luidia quinaria</i>		0.720	0.397	0.291	Manchenko (1987)
<i>Lusastrosoma anthosticta</i>		0.281	0.076	0.073	Manchenko (1987)
<i>Myxoderma sacculatum ectenes</i>	0.430	0.430		0.163	Ayala et al. (1975)
<i>Nearchaster aciculosus</i>	0.710	0.620		0.212	Ayala et al. (1975)
<i>Partiria pectinifera</i>		0.500	0.474	0.168	Manchenko (1987)
<i>Pteraster Jordani</i>	0.420	0.420		0.126	Ayala et al. (1975)
<i>Ophimusium lymani</i>		0.529	0.191	0.236	Costa y Bisol (1978)
<i>Ophioglypha bullata</i>		0.521	0.137	0.224	Costa y Bisol (1978)
<i>Ophiomusium lymani</i>	0.730	0.530		0.166	Ayala y Valentine (1974)
PROMEDIO ESTRELLAS + OFIURIDOS	0.514	0.470	0.144	0.175	
PROMEDIO ASTEROIDEOS	0.460	0.458	0.151	0.168	
PROMEDIO DE OFIURIDOS	0.730	0.527	0.109	0.209	
<i>Crassostrea belcheri</i>	0.200			0.062	Buroker et al. (1979 b)
<i>Crassostrea gigas</i>		0.602	0.205	0.218	Buroker (1979)
<i>Crassostrea gigas</i>			0.210		Buroker et al (1975; citado por Burocker et al. 1979b)
<i>Crassostrea iridalei</i>	0.390			0.100	Buroker et al. (1979 b)
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	0.306			0.100	Buroker et al. (1979 b)
<i>Crassostrea rivularis</i>	0.370			0.098	Buroker et al. (1979 b)
<i>Crassostrea virginica</i>	0.470			0.175	Buroker et al. (1979 b)
<i>Crassostrea virginica</i>			0.120		Schall y Anderson (1974; citado por Burocker et al. 1979)
<i>Crassostrea virginica</i>		0.571	0.219	0.215	Buroker (1983)
<i>Crassostrea virginica</i>				0.185	Rosa-Velez (1986).
<i>Crassostrea virginica</i>				0.095	Rosa-Velez y Rodriguez-Romero (1989)
<i>Crassostrea angulata</i>		0.600	0.234	0.238	Buroker (1979)
<i>Saccostrea commercialis</i>		0.464	0.180	0.190	Buroker (1979)
<i>Saccostrea cuculata</i>	0.481			0.185	Buroker et al. (1979 b)
<i>Saccostrea glomerata</i>		0.519	0.182	0.193	Buroker (1979)
<i>Saccostrea malabonensis</i>	0.533			0.192	Buroker et al. (1979 b)
<i>Saccostrea manilasi</i>	0.467			0.187	Buroker et al. (1979 b)
<i>Tridacna maxima</i>			0.220		Hedgecock et al. (1977; citado por Lester 1979)
<i>Tridacna maxima</i>			0.200		Ayala et al. (1973); Campbell (1973; citado por Burocker 1979)
<i>Buccinum</i> sp.		0.250	0.092	0.104	Costa y Bisol (1978)
<i>Crepidula onyx</i>	0.619		0.160	0.270	Woodruff et al (1986)
<i>Crepidula onyx</i>	0.348		0.052	0.120	Woodruff et al (1986)
PROMEDIO MOLUSCOS	0.418	0.501	0.104	0.163	
PROMEDIO BIVALVOS	0.401	0.551	0.104	0.159	
PROMEDIO GASTEROPODOS	0.484	0.250	0.101	0.165	

Brachiopodo del antartico				0.040	Ayala et al. (1975; citado por Tracey 1975 b)
Chtamalus montagui				0.170	Dando y Southward (1979)
Chtamalus stellatus				0.083	Dando y Southward (1979)
Squilla nepa	0.303	0.151		0.045	Redfield et al. (1980)
Squilla woodmasoni	0.083	0.083		0.024	Redfield et al. (1980)
Callinectes sapidus	0.489			0.076	Cole y Morgan (1978)
Charybdis callinase	0.130	0.087		0.027	Redfield et al. (1980)
Charybdis sp	0.294	0.235		0.055	Redfield et al. (1980)
Euphasia distiguenda				0.213	Valentine y Ayala (1976; citado por Lester 1979)
Euphasia mucromata				0.141	Valentine y Ayala (1976; citado por Lester 1979)
Euphasia supero				0.057	Valentine y Ayala (1976; citado por Lester 1979)
Homarus americanus	0.220		0.039	0.046	Tracey et al. (1975 b)
Homarus gammarus				0.033	Hedgecock et al. (1977; citado por Lester 1979)
Matuta lunaris	0.069	0.069		0.029	Redfield et al. (1980)
Matuta planipes		0.000		0.009	Nelson y Hedgecock (1980)
Munidopsis hamata		0.214	0.079	0.085	Costa y Bisol (1978)
Pandalus danae		0.138		0.034	Nelson y Hedgecock (1980)
Panulirus interruptus		0.143		0.037	Nelson y Hedgecock (1980)
Penaeus aztecus		0.330		0.089	Lester (1979)
Penaeus aztecus				0.089	Lester (1979)
Penaeus brevisrostris		0.156	0.079	0.076	Felix-Carrillo (1991)
Penaeus californiensis		0.094	0.023	0.030	Torre-Cueto (1991)
Penaeus duodarus				0.092	Lester (1979)
Penaeus duodarus		0.330		0.084	Lester (1979)
Penaeus japonicus		0.390	0.012		De Matthea et al. (1983; citado por Felix-Carrillo 1991)
Penaeus merguensis	0.150	0.040		0.008	Redfield et al. (1980)
Penaeus setiferus		0.083		0.018	Nelson y Hedgecock (1980)
Penaeus setiferus		0.290		0.070	Lester (1979)
Penaeus stylirostris			0.060		Lester (1983; citado por Felix-Carrillo 1991)
Penaeus stylirostris		0.210	0.054	0.090	Nelson (1977; citado por Felix-Carrillo 1991)
Penaeus vannamei			0.020		Lester (1983; citado por Felix-Carrillo 1991)
Portunus sanguinolentus	0.250	0.156		0.064	Redfield et al. (1980)
Thenus orientalis	0.214	0.107		0.037	Redfield et al. (1980)
Uca musica		0.130		0.097	Nelson y Hedgecock (1980)
Uca princeps		0.087		0.029	Nelson y Hedgecock (1980)
PROMEDIO CRUSTACEOS	0.201	0.153	0.041	0.065	
PROMEDIO DECAPODOS	0.203	0.157	0.041	0.064	
Suberites domuncula		0.393	0.146	0.137	Balakirev y Manchenko (1986)
MEDIA EN INVERT. MARINOS	0.345	0.317	0.107	0.119	
73 ESPECIES					
ERROR ESTANDAR			0.013	0.009	