



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

**"VARIACION GENETICA INTRAPOBLACIONAL Y GRADO DE
DIFERENCIACION INTERPOBLACIONAL DEL CAMARON AZUL
Penaeus stylirostris DEL GOLFO DE CALIFORNIA"**



TESIS

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

OCEANOLOGO

PRESENTA

MARIA MERCEDES MAQUEDA CORNEJO

ENSENADA, B.C.

NOVIEMBRE DE 1990

"VARIACION GENETICA INTRAPOBLACIONAL Y GRADO DE
DIFERENCIACION INTERPOBLACIONAL DEL CAMARON
Penaeus stylirostris DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

T E S I S
QUE PRESENTA:
MARIA MERCEDES MAQUEDA CORNEJO

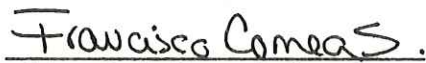
Aprobada por:



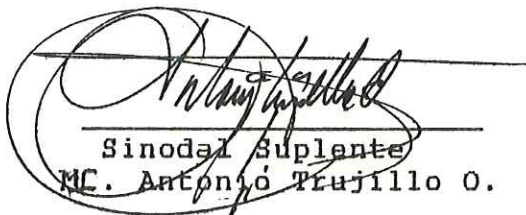
Presidente del Jurado
Dr. Jorge de la Rosa-Vélez



Sinodal Propietario
Oc. Roberto Escobar F.



Sinodal Propietario
M.C. Francisco Correa S.



Sinodal Suplente
MC. Antonio Trujillo O.



Sinodal Suplente
Oc. Lewis McAnally S.

AGRADECIMIENTOS

"TODO LO PUEDO EN AQUEL QUE ME DA FUERZA,
SIN EMBARGO, HICIERON BIEN EN AYUDARME. "

(SAN PABLO 4, 13-14)

GRACIAS

A MIS PADRES,

POR HABERME DADO LOS MEDIOS Y EL APOYO
QUE ME PERMITIERON ESTUDIAR UNA CARRERA.

A MANUEL, A SU FAMILIA Y A MIS AMIGOS,
PORQUE SIEMPRE ESTUVIERON EN LOS MOMENTOS
DIFICILES.

AL EQUIPO DE GENETICA,
JORGE, ROBERTO, JAVIER, EFRAIN Y GUILLERMO,
PORQUE DIA CON DIA DEMUESTRAN QUE QUIEN
QUIERE, PUEDE.

RESUMEN

Mediante electroforesis en gel de almidón al 12%, se revelaron 16 sistemas enzimáticos y proteína total (31 loci) con el fin de determinar la variabilidad genética y las relaciones genéticas interpoblacionales poblaciones del camarón azul (Penaeus stylirostris) frente a las costas de Santa Clara, Sonora, y Guaymas, Sonora. Se detectó un polimorfismo de 16.1% y una heterocigosis de 0.039 en la primera población, y un polimorfismo de 16.1% y heterocigosis de 0.069 en la segunda población. Se encontró deficiencia de heterocigotos en los loci AKP-1, EST-2, EST-5, PGM-1 y PTO-3, atribuible a la selección natural y, en el caso de Guaymas, aunado al efecto de Wahlund.

Se reportó también una similitud genética de 0.923 y una distancia genética de 0.08 entre ambas poblaciones, debido posiblemente, a la acción de la selección diferencial en cada uno de los habitats.

No se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre sexos ni entre datos biométricos al comparar ambas poblaciones. Tampoco se encontró una relación estadísticamente significativa entre heterocigosis y talla (ancho entre el quinto y sexto segmento y longitud total de la cola) de los camarones.

INDICE

	PAGINAS
1. Introducci3n	1
1.1. Biologia General del Camar3n	5
1.2. Antecedentes	8
1.3. Objetivos	10
2. Metodologia	10
2.1. Area de Estudio	10
2.2. Material Biol3gico	14
2.3. Datos Biom3tricos	14
2.4. Homogeneizaci3n	15
2.5. An3lisis Electrofor3tico	16
2.5.1. Preparaci3n de los geles	16
2.5.2. Corrimiento electrofor3tico	18
2.5.3. Interpretaci3n de zimogramas	20
2.5.4. Procesamiento de los datos obtenidos en los electroforegramas ...	21
3. Resultados	25
4. Discusiones	42
5. Conclusiones	61
6. Literatura Citada	63

INDICE DE TABLAS

Página

Tabla I.	Sistemas amortiguadores utilizados y condiciones electroforéticas para el camarón azul <u>P. stylirostris</u> del Golfo de Santa Clara.	17
Tabla II.	Sistemas enzimáticos, tejidos y amortiguadores utilizados en el estudio electroforético de <u>Penaeus stylirostris</u> para el Golfo de California.	19
Tabla III.	Variación genética en dos poblaciones de <u>Penaeus stylirostris</u> del Golfo de California.	26
Tabla IV.	Heterocigosis y polimorfismo promedio en dos poblaciones de <u>Penaeus stylirostris</u> del Golfo de California.	27
Tabla V.	Heterocigosis esperada y observada por <u>locus</u> para la población de <u>Penaeus stylirostris</u> de Santa Clara Sonora.	28
Tabla VI.	Heterocigosis esperada y observada por <u>locus</u> para la población de <u>Penaeus stylirostris</u> de Guaymas, Son.	29
Tabla VII.	Prueba de bondad de ajuste ji-cuadrada para las frecuencias genotípicas de la población de <u>P. stylirostris</u> de Santa Clara, Son.	30
Tabla VIII.	Prueba de bondad de ajuste ji-cuadrada para las frecuencias genotípicas de la población de <u>P. stylirostris</u> de Guaymas, Son.	31
Tabla IX.	Prueba de bondad de ajuste ji-cuadrada para el equilibrio de Hardy-Weinberg mediante el uso de los valores agrupados para ambas poblaciones de <u>P. stylirostris</u> del Golfo de California.	33

Tabla X. Estadígrafo D de deficiencia o exceso de heterocigosis para el camarón azul (<u>P. stylirostris</u>) de Santa Clara, Son.	35
Tabla XI. Estadígrafo D de deficiencia o exceso de heterocigosis para el camarón azul (<u>P. stylirostris</u>) de Guaymas, Son.	35
Tabla XII. Coeficiente de similitud sin sesgo de Nei (1978) para las poblaciones de Guaymas y Santa Clara de camarón azul <u>P. stylirostris</u>	36
Tabla XIII. Prueba F promedio para todos los <u>loci</u> y su promedio para el camarón azul <u>P. stylirostris</u> del Golfo de California.	38
Tabla XIV. Medias y desviaciones estandar para los datos biométricos de las poblaciones de Santa Clara y Guaymas de <u>P. stylirostris</u>	39
Tabla XV. Correlación de Spearman para la población de <u>P. stylirostris</u> de Guaymas y Santa Clara, de la heterocigosis individual contra A56 y LTC.	40
Tabla XVI. Variación genética en peneidos	45
Tabla XVII. Clasificación de los sistemas enzimáticos por su función y su relación con el polimorfismo en las enzimas estudiadas para <u>P. stylirostris</u> del Golfo de California.	54

INDICE DE FIGURAS

Páginas

- Figura 1. Localización de las zonas de muestreo del camarón azul P. stylirostris en el Golfo de California.13
- Figura 2. Identidad genética por locus del camarón (P. stylirostris) por el coeficiente de Nei (1978).37

1. INTRODUCCION

Las especies se definen como el conjunto de poblaciones que están aisladas reproductivamente de cualquiera de los otros conjuntos (Ayala, 1980). Dicho aislamiento depende principalmente del reservorio genético de cada población. Dentro de cada organismo de la especie existe un código que regula la formación de todos los polipéptidos que lo integran. A excepción de algunos tipos de virus, en todos los organismos la información genética esta codificada en la molécula conocida como ácido desoxiribonucleico (DNA) (Ayala, 1980).

La información genética no es constante, sino que varía entre individuos y entre poblaciones. Dicho cambio se produce a través de los procesos de mutación, migración, deriva al azar y selección natural (Ayala, 1980; Valentine, 1980).

Las mutaciones son procesos intrínsecos al organismo producidos por factores extrínsecos. No siempre pasan a formar parte de la reserva de la población; la probabilidad de que un mutante quede fijado en una población depende del coeficiente de selección (Selander, 1980), es decir, depende del medio ambiente principalmente. La variabilidad genética en las poblaciones permite la acción de la selección natural y la deriva génica (Ayala, 1980).

La selección natural puede definirse como la reproducción diferencial de variantes genéticas alternativas (Ayala, 1980) y actuará sobre cada paso de un proceso bioquímico, como una función de este producto (Johnson, 1980), es decir, se seleccionarán sólo aquellos loci (genes) que produzcan un polipéptido que participe en un proceso cuyo producto final sea adaptativamente benéfico.

Las estimaciones de la variación genética de las poblaciones están basadas en evaluaciones de la heterogeneidad de los productos de los genes estructurales (Selander, 1980). El polimorfismo de las proteínas es el resultado de un balance entre fuerzas selectivas actuando en ambientes temporal o espacialmente variables (Levins, 1965, 1968; Levins y McArthur, 1966; citados por Nelson y Hedgecock, 1980).

El tiempo parece ser una fuente importante de heterogeneidad (Soulé, 1980). Si se considera que el 30% de los cambios de bases del DNA no provocan modificación alguna en la secuencia de aminoácidos de las proteínas, debido a la redundancia del código genético, y que la mayor parte de las sustituciones no alteran la carga electrostática de las proteínas, entonces es necesario mucho tiempo para que se produzca una heterocigosis detectable por los métodos utilizados (Selander, 1980). El tiempo, entonces, es el factor que acumula dichas

mutaciones hasta hacerlas evidentes.

La migración o flujo génico ocurre cuando los individuos se trasladan de una población a otra y se cruzan con la segunda. Estas también influyen en el polimorfismo intra e interpoblacional. Algunos investigadores como Sorloù (1971), Snyder y Gooch (1973), citados por Soulé (1980), han señalado una relación entre la heterocigosis y la capacidad de dispersión. Selander y Kaufman (1973), citados por Valentine (1980), señalan que los organismos grandes, con alta movilidad y homeostasis, deben presentar menor variabilidad genética, ya que experimentan su ambiente como de grano fino. Es decir, perciben su ambiente como un promedio de las variantes, y requieren una variabilidad genética más baja para la adaptación. En cambio, los organismos pequeños, relativamente inmóviles, perciben el ambiente como de grano grueso. La selección, en ellos, favorece a alelos distintos en zonas distintas, y esto se refleja en una heterocigosis más alta (Soulé, 1980). Por otra parte, las especies con excelente capacidad de dispersión, tales como los animales marinos con larvas pelágicas, poseen frecuencias muy semejantes a lo largo de sus rangos de distribución, mientras que los animales con vagilidad pobre manifiestan una evidente diferenciación geográfica (Soulé, 1980) ya que cambia el tamaño efectivo de la población. Sin embargo, el flujo génico causado por

la migración puede cambiar las frecuencias alélicas localmente, cuando los migrantes presentan frecuencias distintas a los individuos residentes (Ayala y Kiger, 1984).

Para que la heterocigosis sea alta, debe existir un tamaño efectivo de población grande, es decir, gran número de pobladores reproductivamente activos (Soulé, 1980), y que dicha población no haya sufrido "cuellos de botella" en el tiempo reciente, en los cuales se pierde mucha información por deriva génica. Este último término se refiere a cambios en las frecuencias génicas debido a la variación, al azar, en la herencia de los alelos de generación en generación (Ayala y Kiger, 1984).

El camarón es uno de los recursos pesqueros más importantes de México, ya que éste es uno de los principales países exportadores de este producto. Los camarones del género Penaeus son importantes desde el punto de vista comercial debido a su gran tamaño y alto precio en el mercado (Acuavisión, 1987). Las capturas se realizan en mar abierto mediante barcos arrastreros que utilizan redes especiales, o en aguas protegidas, donde se utilizan artes de pesca fijas (charangas y tapos) y atarrayas (Acuavisión, 1987).

Delimitar las subpoblaciones del recurso para saber si existen subdivisiones en su distribución es importante

para un manejo efectivo de la pesquería, ya que es necesario establecer "stocks" para una administración más adecuada (Richardson, 1982). Calcular el grado de variabilidad genética que existe en la población permite elegir aquellas poblaciones locales con un potencial adaptativo hipotéticamente deseable para el cultivo ya que el grado de variabilidad genética que existe en la población determina su potencial adaptativo (Ayala, 1980). Así, se puede planear el manejo del recurso por medio del mejoramiento genético para producir cultivos más predecibles y con mayor confiabilidad (Laubier *et al.*, 1984).

1.1. BIOLOGIA GENERAL DEL CAMARON AZUL

Los camarones peneidos son animales marinos. La mayoría de las especies comerciales son miembros de la subfamilia Penaeinae y viven en agua litorales (CICTUS, 1985). Penaeus stylirostris se encuentra distribuido a lo largo del Océano Pacífico desde Punta Abreojos, Baja California Sur, México hasta Tumbes, Perú (Rodríguez-Cruz, 1976). En el mar de Cortés llega hasta la desembocadura del Río Colorado, en el Alto Golfo.

Según su clasificación taxonómica pertenece al:

Phylum Arthropoda

Clase Malacostraca

Orden Decapoda

Familia Penaeidae

Género Penaeus

Especie Penaeus stylirostris (Stimpson).

Los camarones son crustáceos (organismos artrópodos mandibulados) con apéndices birrameos articulados, dos pares de antenas, branquias y caparazón. Son dióicos con diferenciación sexual externa y fecundación externa en mar abierto. El cuerpo de los camarones se divide en tres regiones principales: cefalotórax, abdomen y telson. El exoesqueleto en la región del cefalotórax tiene muy variadas estructuras (espinas y acanaladuras) cuya formación y combinación es característica para cada especie (CICTUS, 1985).

Tienen una vida corta (1 a 2 años), y crecimiento muy rápido, cuyo ciclo consiste en fases de huevo y larvales oceánicas. Las postlarvas y juveniles son principalmente estuarinas y la fase adulta tiene hábitos oceánicos (CICTUS, 1985).

Los estadios larvarios, nauplios y protozoeas son planctónicos, lo que constituye la primera fase de

dispersión. No es sino hasta la fase larvaria mysis cuando comienza la natación activa. El adulto es altamente móvil, por lo que constituye la segunda etapa de dispersión (Lester, 1979).

Los camarones son omnívoros y se alimentan principalmente de detritus (CICTUS, 1985).

El camarón azul en el Golfo de Santa Clara, Sonora, alcanza su madurez entre los 153 a 193 mm en ambiente arenoso, pero son poco frecuentes en los meses de verano. En el mes de julio son muy abundantes los camarones juveniles (78 a 93 mm.) (Félix-Pico, 1975), ya que el periodo de reproducción se presenta de abril a septiembre, con máximas en junio y julio (García-Gómez, 1976). En Guaymas, Sonora, presentan un periodo reproductivo más restringido, que va de marzo a agosto (García-Gómez, 1976).

ANTECEDENTES:

Aunque se considera a los invertebrados marinos como grupos altamente polimórficos, en los crustáceos se han reportado bajos niveles de variabilidad y distancia genética entre poblaciones de diversos organismos. Tracey *et al.* (1975), estudiaron la langosta Homarus americanus, Shaklee y Samollow (1984), la langosta Panulirus marginatus. Los Cirripedia, Chthamalus stellatus y Ch. montaqui fueron analizados por Dando *et al.* (1979). Redfield *et al.* (1980), realizaron estudios en Australia sobre nueve especies de crustáceos. Nelson y Hedgecock (1980) analizaron 44 decápodos de Costa Rica, Australia, México y Estados Unidos.

En el género Penaeus existen varios trabajos al respecto. Mulley y Latter (1980), señalan que dentro de este género existen bajos niveles de heterocigosis. También lo reportan Richardson (1982), quien trabajó con Penaeus latisulcatus, De Matthaels *et al.* (1983), quienes estudiaron a Penaeus kerathurus y Lester (1979, 1983 y 1987), quien trabajó con especies del Golfo de México y Golfo de California (Penaeus aztecus, Penaeus setiferus, Penaeus vannamei y Penaeus stylirostris) y concluye que el porcentaje de polimorfismo es más bajo en P. vannamei (16%) y P. stylirostris (25%) que en otros camarones. El nivel de heterocigosis que encuentra para este último es

de 0.06. En general las poblaciones geográficas intraespecíficas de crustáceos exhiben poca o nula diferenciación genética (Avisé, 1974, 1976; Nei, 1975; Lester, 1979; Hedgecock *et al.*, 1982; citados por Huber, 1985). Sólo De Matthaeis, *et al.* (1983) Laubier *et al.* (1984) y Sbordoní *et al.* encontraron alta variabilidad genética en P. japonicus. En resumen, en los demás casos anteriormente mencionados, los bajos niveles de variabilidad genética son atribuidos a la presión por las pesquerías (Tracey *et al.*, 1975), a la selección natural que actúa contra las nuevas variantes (Mulley y Latter, 1980) y a efectos de "cuello de botella" (Sbordoní *et al.*, 1986). En ningún trabajo se encontraron diferencias entre sexos. En estudios sobre enzimas específicas de crustáceos se han estudiado la glucosa isomerasa en el cangrejo Emerita talpoidea (Corbin, 1977); la enzima malato deshidrogenasa en el isópodo Porcellio scaber (Shaklee y Samollow, 1984), tres deshidrogenasas en la jaiba Callinectes sapidus (Dendiger, 1979); la fosfoglucomutasa en Penaeus aztecus (Proctor *et al.*, 1974) y P. setiferus (Marvin y Coullouent, 1976); la fosfohexosa isomerasa en P. setiferus y Penaeus duorarum duorarum (Marvin *et al.*, 1977).

1.3. OBJETIVO

Caracterizar la estructura genética de las poblaciones de Penaeus stylirostris del Golfo de Santa Clara y de Guaymas, Sonora y conocer el grado de similitud genética y homogeneidad interpoblacional.

2. METODOLOGIA

2.1 AREA DE ESTUDIO

El Mar de Cortés presenta, en su parte norte, sedimentos deltáicos del Río Colorado. Tiene una plataforma continental angosta e irregular que va de 5 a 25 km, y se ensancha en el norte hasta 70 km. En la parte media, el talud se profundiza rápidamente, a la altura de Guaymas, Sonora (Contreras, 1985). Las corrientes superficiales presentan variación estacional por la acción de los vientos del sur, en verano, y del noroeste en invierno. Además se forman grandes corrientes de marea entre la Isla Angel de la Guarda y la costa, principalmente (Chávez, 1985).

El Golfo de Santa Clara, Sonora, se encuentra dentro del Mar de Cortés a $31^{\circ} 41'$ de latitud norte y $114^{\circ} 30'$ de latitud oeste (Fig. 1). Al noroeste está la desembocadura del Río Colorado que forma el delta de llanos de lodo y salinas. Al norte está el desierto de Altar, que forma un litoral de barras y dunas de arena y lodo. Al sureste se

encuentran las masas de agua del Golfo de California (Félix-Pico, 1975).

Frente a Santa Clara existe un ambiente fangoso (a una profundidad de 0 a 10 m) y arenoso (de 11 a 26 m de profundidad) caracterizados por los factores hidrológicos de tipo oceánico. El sustrato permite una gran acumulación de detritus orgánico, que hace posible un soporte de organismos detritófagos (Felix-Pico, 1975). La temperatura varla entre 16-19 °C. en invierno a 29-30°C en verano, y es isotérmica a lo largo de la columna en invierno. En verano exhibe unas ligera estratificación debido a la evaporación, que hace a la capa superficial ligeramente más salina y tibia. Esta variación estacional tan marcada hace al ambiente inestable.

La Laguna de Guaymas se localiza en la costa de Sonora, entre los 27° 54' y 27° 59' de latitud norte y 110° 48' y 110° 55' de longitud oeste (Fig. 1). Tiene un área de 3,740 Ha². La vegetación circundante está principalmente dominada por manglar (Rhizophora mangle, Avicenia germinans y Laguncularia racemosa). Con respecto a la temperatura, el agua presente termoclina y las condiciones de salinidad y temperatura, por debajo de ésta son similares al agua del Pacífico Ecuatorial (Chávez, 1985), de manera que se trata de un ambiente estable. Existen diversos cuerpos costeros cercanos a Guaymas como son, en la parte norte, la Bahía de

Bocochiban, el Estero del Rancho, el Estero de Cochori, y en la parte sur, la Laguna de Vicicori, el Estero Tortuga, la Laguna de Las Cruces, el Estero de Tecolote, el Estero Algodones, el Estero de La Luna, el Estero de Lobos y la Bahía Tobarí (Contreras, 1985).

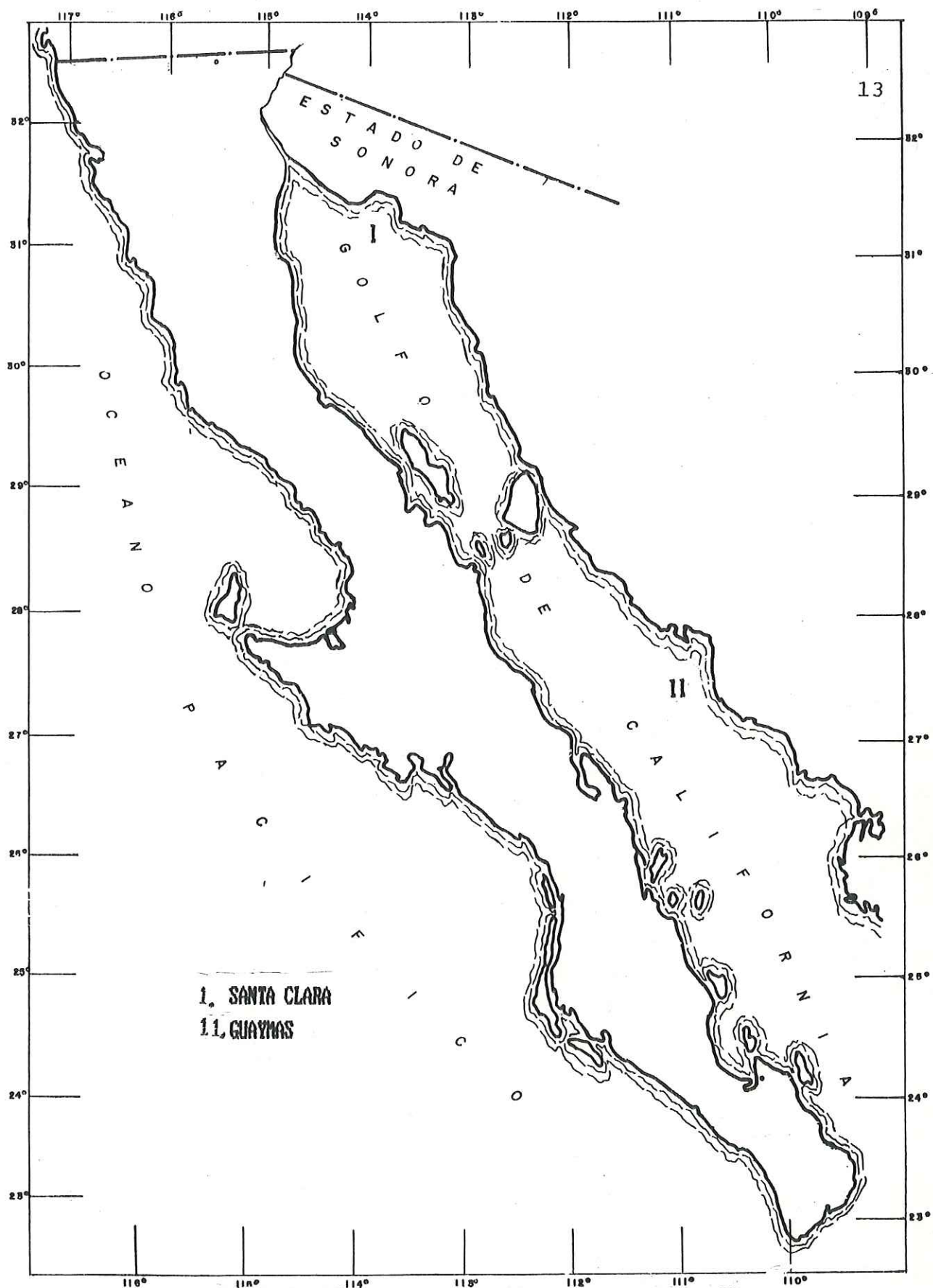


Figura 1. Localización de las zonas de muestreo del canarón azul *P. stylirostris* en el Golfo de California.

2.2. Material Biológico

La muestra de camarón azul del Golfo de Santa Clara, Sonora consistió de 48 individuos que se obtuvieron con chinchorro en la desembocadura del Río Colorado en el Alto Golfo, y se conservaron en hielo hasta el regreso a tierra. En el caso del camarón de Guaymas, Sonora, la muestra se obtuvo con atarraya en la boca de la Laguna de Empalme. Las muestras se congelaron para su transporte al Instituto de Investigaciones Oceanológicas (I.I.O.), en Ensenada B.C., donde se conservaron a una temperatura de -76°C en un congelador REVCO, hasta su utilización.

2.3. Datos Biométricos

De las muestras descongeladas se obtuvieron, por medio de un vernier milimétrico, los siguientes datos biométricos: longitud del cefalotórax (LC), longitud total de la cola (LTC), ancho del cefalotórax (AC), longitud del primer segmento (L1S), longitud del sexto segmento (L6S), ancho entre quinto y sexto segmento (A56). Además, se registró el sexo de cada individuo. Dichos datos se obtuvieron con el fin de probar algunas relaciones biométricas entre las características morfológicas y el genotipo. Una vez obtenidos estos datos, se procedió a la selección de los tejidos para el análisis electroforético con base en los trabajos de Lester (1979 y 1983), se eligió el músculo del sexto segmento abdominal y el cefalotórax,

ya que presentan buena resolución para un número considerable de enzimas.

2.4. Homogenización

En el caso de la muestra de Santa Clara, el músculo y el cefalotórax se guardaron en frascos previamente etiquetados. Como lo recomienda Radilla-Camacho (1988), se procedió a la liofilización (deshidratación al vacío por congelación) a una temperatura de -50°C durante un periodo de tres días, con una liofilizadora Labconco. Transcurrido este tiempo, las muestras se resuspendieron en el amortiguador Tris-HCl 0.1M, pH=7.0., NAD^{+} , NADP^{+} , polivinilpirrolidona (10:1:1:100; v:p:p:p). Se centrifugaron durante 20 minutos a $12,000\times g$ en una centrifuga IEC B-20R y los sobrenadantes se recuperaron y se congelaron a -76°C .

Para el camarón azul de Guaymas el homogeneizado de los tejidos se efectuó de la siguiente manera: El cefalotórax se homogeneizó manualmente, mientras que la porción de abdomen se picó finamente y se homogeneizó mecánicamente con un rotor Eberbach. La resuspensión se realizó en el mismo amortiguador que el utilizado para el camarón de Santa Clara, se centrifugó de igual manera y se obtuvieron los sobrenadantes, los cuales se congelaron a -76°C hasta ser utilizados.

2.5. Análisis electroforético

2.5.1. Preparación de los geles

Se prepararon geles horizontales de almidón (Sigma) al 12% con los sistemas amortiguadores C, E y G (Tabla I), previa estandarización realizada en el laboratorio de Genética del I.I.O.

Cada gel se preparó como lo recomienda Hedgecock* (comunicación personal):

1.- En una plancha caliente se pusieron a hervir aproximadamente 300 ml de la solución amortiguadora correspondiente en un matraz volumétrico de 1000 ml.

2.- Mientras la solución se calentaba, se suspendieron 52.8 gr de almidón Sigma en 140 ml de solución amortiguadora para gel, en frío.

3.- Cuando los 300 ml de solución hirvieron se vaciaron en el matraz que contenía el almidón perfectamente suspendido y se agitó vigorosamente.

4.- Se procedió entonces a eliminar el aire atrapado en el gel por medio de una bomba de vacío VWR, por espacio de 30 seg.

5.- Finalmente, se vació el contenido en la placa de gel, hecha con un marco de acrílico de 15 x 25 x 1 cm. sobre un

* Hedgecock, D. Bodega Bay Marine Laboratory. University of California, at Davis.

Tabla I. Sistemas amortiguadores utilizados y condiciones electroforéticas en el camarón azul (*P. stylirostris*) del Golfo de California.

Amortiguador C.- Tris-Citrato (Selander et. al., 1971)

ELECTRODO: 0.687 M Tris

0.157 M ácido cítrico pH=8.0

GEL: 0.02289 M Tris

0.00522 M ácido cítrico pH=8.0

Voltaje: 150 V.

Corriente: 50 mA.

Tiempo: 6 hrs.

Amortiguador E.- Tris-Citrato (Poulik, 1957)

Electrodo: 0.30 M ác. bórico y NaOH pH=8.3

Gel: 0.076 M Tris

0.005 M ácido cítrico pH=8.7

Voltaje: 250 V.

Corriente: 50 mA.

Tiempo: 5 hrs.

Amortiguador G.- Tris-EDTA-Borato (Shaw y Koen, 1960)

Electrodo: 0.5 M Tris

0.02 M EDTA

0.65 M ácido bórico pH=8.0

Gel: Diluir solución electrodo
1:9

Voltaje: 200 V.

Corriente: 50 mA.

Tiempo: 6 hrs.

vidrio con las mismas medidas como base. Se procedió a taparlo colocando otro vidrio en la parte superior, evitando dejar burbujas atrapadas. Se dejó enfriar para su uso hasta el día siguiente (aproximadamente 15 horas).

2.5.2. Corrimiento Electroforético:

Se prepararon los geles a través de la inserción de mechas de papel Whatman # 3 de 1 por 0.5 cm. empapados con cada muestra en un corte transversal hecho en el gel a 5 cm del extremo catódico. Se realizaron las electroforesis con una fuente de poder HBI, según el programa presentado en la tabla I, a una temperatura constante de 4⁰ C. Quince minutos después de haber comenzado el ensayo, se retiraron las mechas y se aseguró un contacto íntegro entre las dos porciones del gel.

Una vez realizada la electroforesis se procedió a rebanar los geles en capas de 2.5 mm y colocarlos en las tinciones histoquímicas específicas de Shaw y Prasad (1970), Schaal y Anderson (1974), Abreu-Grobois, (1983) Rosa Vélez (1986), y Shaw y Koen (1968) para revelar los sistemas enzimáticos (Tabla II).

Tabla II. Sistemas enzimáticos, tejidos y amortiguadores utilizados en el estudio electroforético de Penaeus stylirostris para el Golfo de California.

ENZIMAS	AMORTIGUADOR	TEJIDO	TINCION
Enzima málica (MEZ)	C	ab	Schaal y Anderson (1974)
Fosfoglucomutasa (PGM)	C	ab	"
Fosfoglucosa isomerasa (PGI)	C	ab	"
Glicerol fosfato deshidrogenasa (GPD)	G	ab	"
Glucosa 3fosfato deshidrogenasa (G3P)	G	ab	"
Glutamato deshidrogenasa (GDH)	G	ab	"
Malato deshidrogenasa (MDH)	G	ab	"
Sorbitol deshidrogenasa (SDH)	C	ab	"
Transaminasa glutámico oxaloacético (GOT)	C	ab	"
Xantina deshidrogenasa (XDH)	C	ab	"
Esterasas (EST)	G	ct	Shaw y Prasad (1970)
Fosfatasa ácida (ACP)	E	ab,ct	"
Lactato deshidrogenasa (LDH)	G	ab	"
Leucin amino peptidasa (LAP)	C	ct	"
Fosfatasa alcalina (AKP)	C	ab,ct	Shaw y Koen (1968)
Isocitrato deshidrogenasa (IDH)	G	ab	Abreu (1982)
Proteína total (PTO)	E	ab,ct	Rosa Vélez (1986)

2.5.3. Interpretación de zimogramas

El término zimograma se refiere a los electroforegramas revelados para enzimas específicas por medio de tinciones histoquímicas (Hunter y Markert, 1957, citados por Rosa Vélez, 1986). Las bandas coloreadas o electromorfos (King y Ohta, 1975, citados por Rosa Vélez, 1986) son zonas de actividad enzimática o, en el caso de revelar con colorantes que tñan a la proteína total, de concentración proteínica. En el caso de sistemas multilocus, se discriminó entre loci cuando la variación de los fenotipos dados por las zonas de actividad o de concentración proteínica, no se afectaban entre sí, es decir, cuando la variación fenotípica sistemática en una zona del zimograma era independiente de otra zona (Rosa-Vélez, 1986).

La variación entre aloenzimas de un mismo locus se registró al considerar homocigotos a los individuos cuyo fenotipo consistía de una sola banda con determinada movilidad, y heterocigotos a aquellos que, dependiendo de la estructura cuaternaria de la enzima, presentaban dos bandas para los monoméricos o tres bandas para los dimericos en el fenotipo representado (Rosa-Vélez, 1986).

Las frecuencias electromórficas se tradujeron en frecuencias alélicas y se habla de frecuencias genotípicas

correspondientes a modelos electromórficos; aunque se entiende que los alelos designados, por las limitaciones discriminatorias de la técnica, pueden corresponder a grupos de isoalelos (Rosa Vélez, 1986).

2.5.4. Procesamiento de los datos obtenidos en los electroforegramas

Este se efectuó mediante el programa BIOSYS-1 (Swofford y Selander, 1981 citado y adaptado por Swofford, 1989) para su utilización en microcomputadora.

Mediante este paquete computacional se obtuvieron los siguientes estimadores genéticos:

1.- Las frecuencias génicas a partir de los fenotipos registrados en los electroforegramas. Se entiende por frecuencia génica el número de veces que aparece un alelo entre el número total de alelos de la muestra (Ayala y Kiger, 1984).

2.- El polimorfismo proteínico, al considerar polimórfico un locus cuando el alelo más común posea una frecuencia menor o igual a 0.95, que fue calculado mediante la división del número de loci variables, entre el número total de loci analizados (Ayala y Kiger, 1984).

3.- La heterocigosis bajo tres criterios:

i) Heterocigosis observada: Proporción de individuos muestreados que realmente son heterocigotos (conteo

directo). La heterocigosis media observada se calculó a partir de la frecuencia de los individuos heterocigotos por locus al obtener la media aritmética respecto a todos los loci (Ayala y Kiger, 1984).

ii) Heterocigosis esperada: La estimación usual basada en el equilibrio de Hardy-Weinberg. El programa la calcula, para un locus dialélico, mediante la fórmula de expansión binomial:

$$(p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

donde p es la frecuencia de uno de los alelos y q es la frecuencia del otro alelo, de manera que p^2 es la frecuencia esperada de los homocigotos para el primer alelo, q^2 es la frecuencia esperada para los homocigotos del segundo alelo, y $2pq$ es la frecuencia esperada de heterocigotos.

iii) Heterocigosis esperada sin sesgo: Está basada en las expectativas condicionales de Levene (1949) y Nei (1978) para muestras pequeñas.

4.- Prueba de bondad de ajuste de ji-cuadrada para comparar las frecuencias genotípicas observadas con las esperadas.

Si las frecuencias son bajas, el programa agrupa en tres clases que son:

i) Homocigotos para el alelo más común.

ii) Heterocigotos para el alelo más común y algún otro alelo.

iii) Todos los demás.

5.- La similitud y distancia genética entre las poblaciones de Guaymas y Santa Clara, mediante la prueba sin sesgo de Nei (1978), donde la identidad se calcula:

$$I = \frac{\sum a_i b_i}{\sqrt{\sum a_i^2 \sum b_i^2}}$$

Donde a_i es la frecuencia del alelo i de la población a , y b_i es la frecuencia del alelo i de la población b (Ayala y Kiger, 1984) y tiene un intervalo de 0 a 1.

La distancia es:

$$D = -\ln I$$

con un intervalo de 0 a infinito.

6.- La prueba F , que analiza la homogeneidad de las frecuencias génicas en y entre las poblaciones. De esta manera se prueba el grado de diferenciación entre las muestras (Nei, 1973).

Esta prueba proviene de la fórmula básica de Wright (1965) descrita por Swofford (1989).

$$1-FIT = (1-FIS)(1-FST)$$

donde FIS y FIT son correlaciones entre dos gametas al azar producidas por un individuo en relación con la subpoblación en el primer caso (FIS), y con la población

total en el segundo (FIT). FST es la correlación entre dos gametas escogidas al azar de cada subpoblación (Nei, 1973), por lo que, mediante este parámetro, se puede medir la diferenciación entre subpoblaciones.

Se probó la normalidad de los datos biométricos y heterocigosis para sexos separados, por población, con la prueba de Kolmogorov-Smirnov. La heterogeneidad de varianzas se probó mediante la prueba-F, y se aplicó la prueba t de Student para comparar las medias entre sexos para cada grupo de datos biométricos y heterocigosis, por población. En los casos en que la distribución no resultó normal, se aplicó la prueba de Mann-Whitney, que es la prueba no paramétrica de comparación de medias.

Posteriormente, se agruparon los datos biométricos con la heterocigosis individual mediante la prueba de correlación de Spearman, para corroborar la hipótesis de, a mayor heterocigosis, mayor talla. Se utilizó la longitud del abdomen como medida biométrica y el ancho entre el quinto y sexto segmento (por ser estos los de mayor interés para la acuicultura), y la transformación $\arcsen\sqrt{x}$, donde x es la frecuencia de heterocigosis (Zar, 1984).

3. RESULTADOS

La tabla III muestra las frecuencias alélicas y el número de organismos analizados (N) para ambas poblaciones. Unicamente cinco loci de Santa Clara y ocho de Guaymas presentaron polimorfismo de un total de treinta y un loci, lo que resulta en un polimorfismo de 16.1% para el primer caso, y de 25.8% para el segundo (Tabla IV). Los loci que resultaron monomórficos en ambas poblaciones fueron: ACP-1, ACP-2, AKP-2, AKP-3, GDH-1, GOT-1, GPD-1, G3P-1, IDH-1, LDH-1, MDH-1, MDH-2, MEZ-1, PGI-1, PTO-1, PTO-2, PTO-4, PTO-5, PTO-6, SDH-1, SDH-2 y XDH-1. En lo que respecta a la heterocigosis, se encontraron los valores de 0.039 para Santa Clara y 0.069 para Guaymas (Tabla IV). Las tablas V y VI describen el grado de heterocigosis de los distintos loci para las poblaciones de Santa Clara y Guaymas, respectivamente. Para comprobar si las diferencias genotípicas en los loci entre las heterocigosis esperadas y observadas son significativas se presentan las tablas VII, VIII y IX con la prueba ji-cuadrada para Santa Clara y Guaymas con los datos no agrupados en las primeras dos tablas, y agrupados en la última. Se encontraron fuera del equilibrio de Hardy-Weinberg a los loci AKP-1, EST-2, LAP-1 y PGM-1 para Santa Clara. Para Guaymas fueron los loci EST-5, PGM-1 y PTO-3. La agrupación que hace el programa no

TABLA. III.- VARIACION GENICA EN DOS POBLACIONES DE P. stylirostris DEL GOLFO DE CALIFORNIA.

ALELO/N	S. CLARA	GUAYMAS
LOCUS ARP-1		
(N)	48	24
A	0.510	0.250
B	0.490	0.750
LOCUS EST-1		
(N)	42	18
A	1.000	0.389
B	0.000	0.500
C	0.000	0.111
LOCUS EST-2		
(N)	44	22
A	0.398	0.023
B	0.602	0.909
C	0.000	0.068
LOCUS EST-3		
(N)	37	22
A	0.283	1.000
B	0.797	0.000
LOCUS EST-4		
(N)	43	17
A	1.000	0.053
B	0.000	0.147

ALELO/N	S. CLARA	GUAYMAS
LOCUS EST-5		
(N)	47	23
A	1.000	0.022
B	0.000	0.717
C	0.000	0.261
LOCUS LAP-1		
(N)	46	24
A	0.272	0.458
B	0.720	0.542
LOCUS PGM-1		
(N)	44	24
A	0.125	0.104
B	0.795	0.292
C	0.000	0.100
D	0.000	0.333
E	0.034	0.083
F	0.045	0.000
LOCUS PTO-3		
(N)	48	24
A	1.000	0.750
B	0.000	0.250

(N) se refiere a número de organismos.

Tabla IV. Heterocigosis y polimorfismo promedio en dos poblaciones de Penaeus stylirostris del Golfo de California.

Población	Número de organismos analizados promedio (D.E.)	Número de alelos promedio por locus (E.E.)	Polimorfismo	Heterocigosis observada (E.E.)	Heterocigosis Esperada (E.E.)
Santa Clara	44.5 (1.2)	1.2 (0.1)	16.1	0.039 (0.021)	0.067 (0.028)
Guaymas	22.0 (0.6)	1.5 (0.2)	25.0	0.069 (0.026)	0.113 (0.039)

donde,

D.E. se refiere a desviación estandar y E.E. a error estandar.

TABLA V. Heterocigosis esperada y observada por locus para la población de P. stylirostris de Santa Clara, Son.

LOCUS	HETEROCIGOSIS ESPERADA	HETEROCIGOSIS ESPERADA sin sesgo	HETEROCIGOSIS OBSERVADA
ACP-1	0.000	0.000	0.000
ACP-2	0.000	0.000	0.000
AKP-1	0.500	0.505	0.021
AKP-2	0.000	0.000	0.000
AKP-3	0.000	0.000	0.000
EST-1	0.000	0.000	0.000
EST-2	0.479	0.481	0.159
EST-3	0.323	0.328	0.351
EST-4	0.000	0.000	0.000
EST-5	0.000	0.000	0.000
GDH-1	0.000	0.000	0.000
GOT-1	0.000	0.000	0.000
GPD-1	0.000	0.000	0.000
G3P-1	0.000	0.000	0.000
IDH-1	0.000	0.000	0.000
LAP-1	0.396	0.400	0.543
LDH-1	0.000	0.000	0.000
MDH-1	0.000	0.000	0.000
MDH-2	0.000	0.000	0.000
MEZ-1	0.000	0.000	0.000
PGI-1	0.000	0.000	0.000
PGM-1	0.348	0.352	0.136
PTO-1	0.000	0.000	0.000
PTO-2	0.000	0.000	0.000
PTO-3	0.000	0.000	0.000
PTO-4	0.000	0.000	0.000
PTO-5	0.000	0.000	0.000
PTO-6	0.000	0.000	0.000
SDH-1	0.000	0.000	0.000
SDH-2	0.000	0.000	0.000
XDH-1	0.000	0.000	0.000

TABLA VI. Heterocigosis esperada y observada por locus para la población de P. stylirostris de Guaymas, Son.

LOCUS	HETEROCIGOSIS ESPERADA	HETEROCIGOSIS ESPERADA sin sesgo	HETEROCIGOSIS OBSERVADA
ACP-1	0.000	0.000	0.000
ACP-2	0.000	0.000	0.000
AKP-1	0.375	0.383	0.417
AKP-2	0.000	0.000	0.000
AKP-3	0.000	0.000	0.000
EST-1	0.506	0.603	0.444
EST-2	0.160	0.172	0.182
EST-3	0.000	0.000	0.000
EST-4	0.251	0.250	0.176
EST-5	0.417	0.426	0.130
GDI-1	0.000	0.000	0.000
GOT-1	0.000	0.000	0.000
GPD-1	0.000	0.000	0.000
G3P-1	0.000	0.000	0.000
IDH-1	0.000	0.000	0.000
LAP-1	0.497	0.507	0.500
LDH-1	0.000	0.000	0.000
MDH-1	0.000	0.000	0.000
MDH-2	0.000	0.000	0.000
MEZ-1	0.000	0.000	0.000
PGI-1	0.000	0.000	0.000
PGM-1	0.751	0.767	0.200
PTO-1	0.000	0.000	0.000
PTO-2	0.000	0.000	0.000
PTO-3	0.375	0.383	0.003
PTO-4	0.000	0.000	0.000
PTO-5	0.000	0.000	0.000
PTO-6	0.000	0.000	0.000
SDH-1	0.000	0.000	0.000
SDH-2	0.000	0.000	0.000
XDH-1	0.000	0.000	0.000

TABLA VII. Prueba de bondad de ajuste ji-cuadrada para las frecuencias genotípicas de la población de P. stylirostris de Santa Clara, Son.

LOCUS	TIPO	FREC. OBSERVADA	FREC. ESPERADA	JI CUADRADA	P	GRADOS LIBERTAD	SIGNIFI- CANCIA
AKP-1	A-A	24	12.379	45.061	0.0000	1	ALTAMENTE SIGNIFIC.
	A-B	1	24.242				
	B-B	23	11.379				
EST-2	A-A	14	6.839	20.355	0.0000	1	ALTAMENTE SIGNIFIC.
	A-B	7	21.322				
	B-B	23	15.839				
EST-3	A-A	1	1.438	0.205	0.651	1	NO ES SIGNIFIC.
	A-B	13	12.123				
	B-B	23	23.438				
LAP-1	A-A	0	3.297	6.106	0.013	1	SIGNIFIC.
	A-B	25	18.407				
	B-B	21	24.297				
PGM-1	A-A	4	0.632	41.735	0.000	6	ALTAMENTE SIGNIFIC.
	A-B	1	0.851				
	A-E	1	0.379				
	A-F	1	0.506				
	B-B	33	27.759				
	B-E	2	2.414				
	B-F	1	3.210				
	E-E	0	0.034				
	E-F	0	0.130				
	F-F	1	0.069				

TABLA VIII. Prueba de bondad de ajuste ji-cuadrada para las frecuencias genotípicas de la población de P. stylirostris de Guaymas, Son.

LOCUS	CLASE	FRECUE. OBSERVADA	FRECUE. ESPERADA	JI CUADRADA	P	GRADOS LIBERTAD	SIGNIFIC.
AKP-1	A-A	1	1.404	0.200	0.655	1	NO ES SIGNIFIC.
	A-B	10	9.191				
	B-B	13	13.404				
EST-1	A-A	4	2.600	6.651	0.040	3	NO ES SIGNIFIC.
	A-B	6	7.200				
	A-C	0	1.600				
	B-B	5	4.371				
	B-C	2	2.057				
	C-C	1	0.171				
EST-2	A-A	0	0.000	0.162	0.904	3	NO ES SIGNIFIC.
	A-B	1	0.930				
	A-C	0	0.070				
	B-B	10	10.140				
	B-C	3	2.791				
	C-C	0	0.070				
EST-4	A-A	13	12.303	2.005	0.149	1	NO ES SIGNIFIC.
	A-B	3	4.394				
	B-B	1	0.303				
EST-5	A-A	0	0.000	15.040	0.020	3	SIGNIFIC.
	A-B	1	0.733				
	A-C	0	0.267				
	B-B	15	11.733				
	B-C	2	0.800				
	C-C	5	1.467				

TABLA VIII. Continuación...

LOCUS	CLASE	FRECUE. OBSERVADA	FRECUE. ESPERADA	JI CUADRADA	P	GRADOS LIBERTAD	SIGNIFIC.
LAP-1	A-A	5	4.915	0.005	0.944	1	NO ES SIGNIFIC.
	A-B	12	12.170				
	B-B	7	6.915				
PGM-1	A-A	1	0.213	52.374	0.000	10	ALTAMENTE SIGNIFIC.
	A-B	1	1.489				
	A-C	0	0.957				
	A-D	2	1.702				
	A-E	0	0.426				
	B-B	6	1.936				
	B-C	0	2.601				
	B-D	0	4.766				
	B-E	1	1.191				
	C-C	4	0.766				
	C-D	0	3.064				
	C-E	1	0.766				
	D-D	7	2.553				
	D-E	0	1.362				
	E-E	1	0.120				
PTO-3	A-A	17	13.404	15.799	0.0001	1	ALTAMENTE SIGNIFIC.
	A-B	2	9.191				
	B-B	5	1.404				

TABLA IX. Prueba de bondad de ajuste de ji-cuadrada para el equilibrio de Hardy-Weinberg mediante el uso de los valores agrupados para ambas poblaciones P. stylirostris del Golfo de California.

LOCUS	CLASE	FRECUE. OBSERVADA	FRECUE. ESPERADA	JI CUADRADA	P	GRADOS LIBERTAD	SIGNIFIC.
Poblacion Santa Clara:							
PGM-1	A)HOMOCIG	33	27.759	24.199	0.000	1	ALTAMENTE SIGNIFIC.
	B)HETEROC	4	14.483				
	C)OTROS	7	1.759				
Poblacion Guaymas:							
EST-1	A)HOMOCIG	5	4.371	0.351	0.553	1	NO ES SIGNIFIC.
	B)HETEROC	0	9.257				
	C)OTROS	5	4.371				
EST-2	A)HOMOCIG	10	10.140	0.162	0.600	1	NO ES SIGNIFIC.
	B)HETEROC	4	3.721				
	C)OTROS	0	0.140				
EST-5	A)HOMOCIG	15	11.733	0.351	0.001	1	ALTAMENTE SIGNIFIC.
	B)HETEROC	3	9.533				
	C)OTROS	5	1.733				
PGM-1	A)HOMOCIG	7	2.553	16.079	0.000	1	ALTAMENTE SIGNIFIC.
	B)HETEROC	2	10.094				
	C)OTROS	15	10.553				

cambia los resultados.

Las tablas X y XI muestran los valores del estadígrafo D para Santa Clara y Guaymas, respectivamente. Los signos negativos indican deficiencia y los positivos exceso de heterocigosis. Sólo LAP-1, de los loci que presentan diferencia significativa del equilibrio, presenta exceso de heterocigosis. El valor promedio del coeficiente de similitud genética fue de 0.923 y el de distancia genética fue de 0.08.

En la tabla XII se proporcionan los datos de identidad génica por locus. Para su mejor visualización, se realizó la figura 2. Las similitudes más bajas las presentan los loci EST-3, EST-5, EST-1 y PGM-1.

Se presenta también la tabla XIII con la prueba F, que nos indica que el 29 % de los loci entre Santa Clara y Guaymas son heterogéneos respecto a las frecuencias de sus alelos.

Las medias y las desviaciones estandar de los datos biométricos se presentan en la tabla XIV. Al comparar las medias entre sexos mediante la prueba t de Student y Mann-Whitney se comprobó que no existe evidencia estadística suficiente para decir que las hembras y los machos son diferentes, ni con respecto a los datos biométricos, ni a sus heterocigosis.

En la tabla XV se reportan los resultados de la

TABLA X. Estadígrafo D de deficiencia o exceso de heterocigosis para el camarón azul (P. stylirostris) de Santa Clara, Son.

LOCUS	HETEROCIGOSIS OBSERVADA	HETEROCIGOSIS ESPERADA	D
AKP-1	1	24.242	-0.959
EST-2	7	21.322	-0.672
EST-3	13	12.123	0.072
LAP-1	25	18.407	0.350
PGM-1	6	15.506	-0.613

TABLA XI. Estadígrafo D de deficiencia o exceso de heterocigosis para el camarón azul (P. stylirostris) de Guaymas, Son.

LOCUS	HETEROCIGOSIS OBSERVADA	HETEROCIGOSIS ESPERADA	D
AKP-1	10	9.191	0.000
EST-1	8	10.057	-0.263
EST-2	4	3.791	0.055
EST-4	3	4.394	-0.317
EST-5	3	9.800	-0.694
LAP-1	12	12.170	-0.014
PGM-1	5	10.404	-0.728
PTO-3	2	9.191	-0.782

**TABLA XII. Coeficiente de Similitud
genética sin sesgo de Nei (1978)
para las poblaciones de Guaymas
y Santa Clara, para el camarón azul.**

LOCUS	SIMILITUD GENETICA
ACP-1	1.000
ACP-2	1.000
AKP-1	0.895
AKP-2	1.000
AKP-3	1.000
EST-1	0.617
EST-2	0.852
EST-3	0.247
EST-4	0.990
EST-5	0.290
GDH-1	1.000
GOT-1	1.000
GPD-1	1.000
G3P-1	1.000
IDH-1	1.000
LAP-1	0.955
LDH-1	1.000
MDH-1	1.000
MDH-2	1.000
MEZ-1	1.000
PGI-1	1.000
PGM-1	0.638
PTO-1	1.000
PTO-2	1.000
PTO-3	0.955
PTO-4	1.000
PTO-5	1.000
PTO-6	1.000
SDH-1	1.000
SDH-2	1.000
XDH-1	1.000

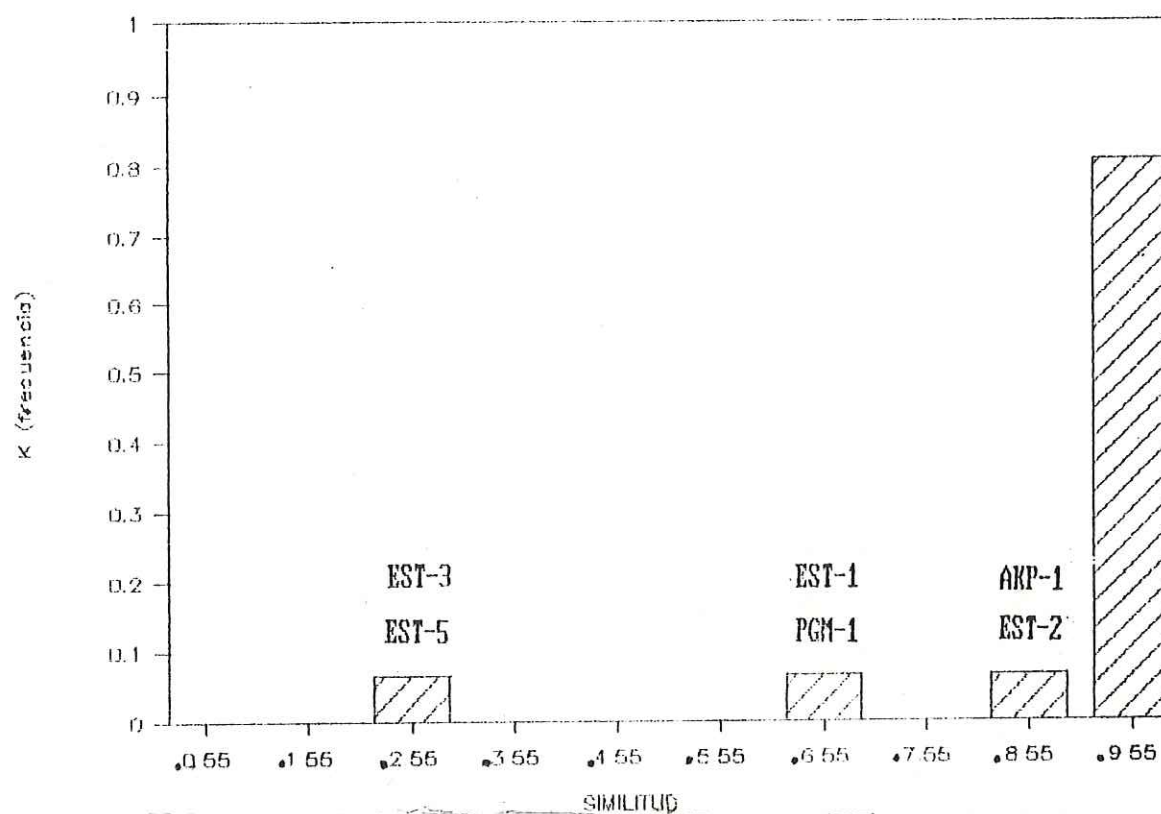


Figura 2. Identidad genética por locus del camarón azul (P. stylirostris) por el coeficiente de Nei (1978).

TABLA XIII. Prueba F promedio para todos los loci y su promedio para el camarón azul P. stylirostris del Golfo de California.

LOCUS	F(IS)	F(IT)	F(ST)
AKP-1	0.500	0.536	0.072
EST-1	0.242	0.509	0.352
EST-2	0.473	0.556	0.156
EST-3	-0.007	0.634	0.663
EST-4	0.297	0.352	0.076
EST-5	0.607	0.090	0.649
LAP-1	-0.169	-0.125	0.030
PGM-1	0.606	0.735	0.156
PTO-3	0.770	0.010	0.143
PRONEDIO	0.307	0.565	0.290

F(IS) se refiere a la homogeneidad intrapoblacional.

F(IT) se refiere a la homogeneidad de una población con respecto a las otras.

F(ST) se refiere al porcentaje de loci que son heterogéneos respecto a la frecuencia de sus alelos entre las poblaciones.

TABLA XIV.- Medias y desviaciones estandar para los datos biometricos de las poblaciones de Santa Clara y Guaymas, Son. de P.stylirostris.

Población	Número de organismos	LC (d.e)	AC (d.e)	L1S (d.e)	L6S (d.e)	A56 (d.e)	LTC (d.e)
Santa Clara	48	3.443 (0.3023)	1.655 (0.197)	1.55 (0.1009)	1.875 (0.2357)	0.914 (0.133)	8.143 (0.6529)
Guaymas	24	3.2 (0.3518)	1.399 (0.1816)	1.462 (0.2200)	1.9825 (0.2530)	0.959 (0.0957)	7.8237 (0.7449)

d.e. se refiere a desviación estandar.

LC es longitud del cefalotórax, AC es ancho del cefalotórax, L1S es longitud del primer segmento, L6S es longitud del sexto segmento, A56 es ancho entre quinto y sexto segmento, y LTC es longitud total de la cola.

TABLA XV.-Correlación de Spearman para la población de P.stylirostris de Guaymas y Santa Clara, de la heterocigosis individual contra A56 (ancho entre quinto y sexto segmento) y LTC (Longitud total de la cola).

Población	A56	LTC
Santa Clara	0.2657	0.2002
Guaymas	0.0946	0.0809

prueba de Spearman para el ancho entre quinto y sexto segmento y para la longitud de la cola, ambas contra la heterocigosis individual.

4. DISCUSIONES

El polimorfismo promedio reportado para invertebrados marinos es de 43.9 (Ayala y Kiger, 1984). El polimorfismo encontrado en el presente trabajo para Penaeus stylirostris en Santa Clara es de 16.1, y en Guaymas de 25.8 (Tabla IV). Se presenta, entonces, una especie con valores muy bajos, lo que concuerda con lo dicho por Tracey *et al.* (1975), que indican que la variabilidad es baja en los crustáceos marinos. También es baja para las especies de langosta Homarus americanus, con un valor de 0.141 y en Homarus gamarus con 0.154 en Noruega y 0.108 en el mar Irlandés (Hedgecock *et al.*, 1977).

Con respecto al trabajo realizado por Lester (1983) para la misma especie en Guaymas, él reporta 25% de polimorfismo, dato muy cercano al presentado aquí. Sin embargo, Lester utilizó distintos sistemas enzimáticos y tan sólo reveló veinte loci. Lester, al comparar su resultado con Mulley y Latter (1980), que reportan un polimorfismo promedio para peneidos del 14%, supone que estaba sesgado hacia loci más variables y por eso obtenía un polimorfismo relativamente alto en comparación a ellos. Sin embargo, el presente trabajo apoya los valores obtenidos por él, ya que los sistemas enzimáticos aquí analizados fueron 31 y escogidos al azar para reducir un posible sesgo.

Lester (1979), para las especies comerciales del Golfo de México, encontró un polimorfismo de 0.33 para Penaeus aztecus, 0.33 para Penaeus duorarum, y 0.29 para Penaeus setiferus, mediante el uso de 17 sistemas enzimáticos y proteína total. Al comparar los datos obtenidos aquí con estos, se observa que son menores.

La heterocigosis es considerada una mejor medida de variabilidad genética ya que supera los problemas que presenta el polimorfismo respecto a su arbitrariedad e imprecisión (cf. Ayala y Kiger, 1984), pues estima la probabilidad de que dos alelos tomados al azar de la población sean diferentes. Es una medida recomendable para organismos con reproducción sexual (Ayala y Kiger, 1984). La experiencia con los estudios electroforéticos indica que una muestra de 20 loci génicos es usualmente suficiente. Las estimaciones de la heterocigosis suelen cambiar poco cuando el número de loci excede de 20 (Ayala y Kiger, 1984). En el presente trabajo se utilizaron 31 loci, lo que hace los valores de este trabajo comparables (Tabla V y VI).

El promedio de heterocigosis para invertebrados marinos es de 0.124 (Ayala y Kiger, 1984), sin embargo varía desde 0.011 para Asterias vulgaris hasta 0.22 para Tridacna maxima (Hedgecock *et al.*, 1977). Nelson y Hedgecock (1980) realizaron un estudio de 44 especies de

crustáceos decápodos y encontraron heterocigosis que van desde 0.05 hasta 0.06 . En un estudios de Penaeus, Mulley y Latter (1980) reportan bajos niveles de heterocigosis que van desde 0.006 hasta 0.033 en 13 especies . Lester (1983) reporta niveles de heterocigosis de 0.02 para Penaeus vannamei en Chile y 0.06 para Penaeus stylirostris en Guaymas. El mismo autor (1979) habla reportado heterocigosis en el Golfo de México de 0.089 para Penaeus aztecus, 0.070 para Penaeus setiferus y 0.084 para Penaeus duorarum.

En el caso del presente trabajo, la heterocigosis observada es de 0.039 ± 0.021 (E.E.) para Santa Clara y 0.069 ± 0.026 (E.E.) para Guaymas. Al comparar con los decápodos estudiados por Nelson y Hedgecock (1980) el dato de Santa Clara es bajo. Sin embargo, es muy similar al que se estima para la langosta. La heterocigosis observada para Homarus americanus es de 0.039 y para Homarus gammarus, de 0.033 para Noruega y 0.055 para el mar de Irlanda (Hedgecock *et al.*, 1977). La heterocigosis de la población de Guaymas parece un ajuste a condiciones alto al compararlo con los 13 peneidos estudiados por Mulley y Latter (1980), sin embargo, es muy similar al encontrado por Lester en la misma localidad, y es menor aún que los encontrados por él mismo para el Golfo de México.

En la tabla XVI se presentan una serie de valores de

**TABLA XVI.- Variación genética
en peneidos.**

ESPECIE	HETEROCIGOSIS PROMEDIO EN EQUILIBRIO	POLIMORFISMO
<u>P. kerathurus</u>	0.055	0.26
<u>P. japonicus</u>	0.121	0.39
<u>P. setiferus</u>	0.089	0.29
<u>P. aztecus</u>	0.076	0.33
<u>P. duorarum</u>	0.092	---
<u>P. merguiensis</u>	0.008	0.16
<u>P. semisulcatus</u>	0.017	0.22
<u>P. monodon</u>	0.008	0.09
<u>P. esculentus</u>	0.033	0.24
<u>P. plebejus</u>	0.022	0.24
<u>P. latisulcatus</u>	0.032	0.13
<u>P. longistylus</u>	0.006	0.08
<u>M. macleayi</u>	0.026	0.17
<u>M. bennettal</u>	0.020	0.20
<u>M. endeavouri</u>	0.030	0.20
<u>M. ensis</u>	0.013	0.20
<u>M. insolitus</u>	0.010	0.10
<u>M. eboracensis</u>	0.019	0.17
<u>P. vannamei</u>	0.02	0.16

Adaptado de De Mattheis et al. (1983).

heterocigosis en peneidos, adaptados de De Matthaeis (1983), que van desde 0.006 hasta 0.121, con un promedio de 0.037. Las heterocigosis esperadas reportadas aquí (Tabla IV) se ubican dentro de los valores de la tabla XVI.

El camarón azul puede considerarse un organismo de grano fino por una serie de características biológicas que presenta. Tiene dos etapas de dispersión, una de las cuales, la etapa larval, permite un amplio rango geográfico y una alta movilidad. Por otro lado, el hecho de ser un organismo omnívoro le permite utilizar recursos temporalmente variables, lo que lo lleva a percibir su ambiente como de grano fino (Valentine, 1980) en estado adulto. La baja variabilidad que observamos pudiera explicarse con la teoría de Levins (1968) (citado por Selander y Kaufman (1973) que indica que los organismos con alta movilidad que experimentan su ambiente como de grano fino presentan menor variabilidad. Esto concuerda con la clasificación de Mulley y Latter (1980), que menciona a los peneidos como generalistas y, debido a sus amplios rangos de ambientes tróficos y físicos, se explica su baja heterocigosis.

El enunciado principal de la ley de Hardy-Weinberg dice que, en la ausencia de procesos evolutivos (mutación, migración, deriva y selección), las frecuencias de los genes permanecen constantes de generación en generación

(Ayala y Kiger, 1984). La heterocigosis esperada, tomada bajo este criterio, tanto para Santa Clara como para Guaymas, resulta mayor que la observada (Tabla IV), lo que conduce a pensar que el reservorio genético, o cuando menos algunos loci (Tablas V y VI), están fuera del equilibrio de Hardy-Weinberg. La prueba ji-cuadrada en las tablas VII, VIII y IX detecta que los loci, significativamente fuera de equilibrio, son AKP-1, EST-2, LAP-1 y PGM-1 para Santa Clara, y para Guaymas son EST-5, PGM-1 y PTO-3. Con el estadígrafo D (Tablas X y XI) se confirma que todos los loci fuera del equilibrio, con excepción de LAP-1, muestran deficiencia. La ley de Hardy-Weinberg es el punto de referencia a partir del cual podemos calcular los efectos de los procesos de cambio; mutación, migración o flujo génico, deriva génica y selección. Todos estos cambios son acumulativos si los alelos se fijan; su fijación o pérdida depende en gran parte de la selección (Ayala y Kiger, 1984).

El término deficiencia heterocigótica se refiere a un locus polimórfico, en el cual el número de individuos heterocigotos es significativamente menor que el esperado según el equilibrio de Hardy-Weinberg (Rosa Vélez, 1986). Tres de los cinco loci de Santa Clara y tres de los ocho loci de Guaymas presentaron deficiencia (Tablas VII, VII y IX), lo que conduce a examinar las posibles causas de este

fenómeno.

Las causas de deficiencia heterozigótica caen en cuatro categorías biológicas y una más de orden técnico:

1.- ENDOGAMIA: Ocurre cuando se entrecruzan organismos emparentados (Hedrick y Cockerham, 1986, citados por Gaffney *et al.*, 1990) y es un proceso que conlleva, necesariamente, a la deficiencia heterocigótica (Mayr 1979, citado por Rosa Vélez, 1986). Mulley y Latter (1980), atribuyen la baja heterocigosis de las especies endémicas de peneidos estudiados en Australia a la endogamia y proponen la existencia de efectos de fundador más o menos recientes que provocaron disminuciones drásticas de la poblaciones efectivas y, por lo tanto, deriva génica (debido a que se trata de un centro de especiación). Sin embargo, debido a que los peneidos tienen tamaños de población considerables, es improbable que este fenómeno se presente para la especie aquí estudiada. Otro fenómeno que pudiera producir endogamia es una excesiva presión por pesca antes o en su primera maduración. Esto pudiera explicar, en parte, la baja heterocigosis. Sin embargo, los organismos con fecundación externa y alta dispersión planctónica, como en este caso, tienen una frecuencia despreciable de entrecruzamientos entre parientes (Gaffney *et al.*, 1990).

2.- EFECTO DE WAHLUND: Se refiere a que el agrupamiento de subpoblaciones que difieren en las frecuencias alélicas produce una deficiencia de heterocigosis en la población combinada, en proporción con la varianza de frecuencias alélicas entre las subpoblaciones (Gaffney *et al.*, 1990). Esto puede ser causado por una selección diferencial en las lagunas costeras en las que habitan durante su juventud. Esta teoría pudiera aplicarse a Guaymas donde existen diversas lagunas costeras. Los organismos, una vez adultos salen al océano abierto a reproducirse, recombinándose los genes y, produciéndose así, una deficiencia de heterocigotos por razones estadísticas de combinación de estructuras genotípicas diferentes. Sin embargo, no se cuenta con evidencias suficientes que confirmen esto. En el caso de Santa Clara, en donde se encontró la mayor deficiencia, es poco probable que ocurra lo mismo ya que se trata de un Delta muy extenso donde las condiciones en toda el área prevalecen (Felix-Pico, 1975). La selección actuaría de igual manera para todos los organismos y no existirían diferencias genotípicas entre poblaciones locales.

3.- SELECCION CONTRA LA HETEROCIGOSIS: La selección podría estar actuando en contra de un genotipo (Koehn y Mitton,

1972; citado por Rosa Vélez, 1986). Hay situaciones en las que los heterocigotos tienen una menor eficacia que cualquiera de los homocigotos, como en el caso del polimorfismo por translocación, que reduce la eficiencia reproductiva (Ayala y Kiger, 1984).

La deficiencia heterocigótica podría ser una estrategia adaptativa de la especie a las condiciones variables del medio ambiente a nivel mundial. Mulley y Latter (1980), utilizan también esta teoría y añaden una selección en contra de las variaciones mutacionales.

El hecho de que la mayor deficiencia heterocigótica se encuentre en loci como las esterasas que funcionan con sustratos variables y que, por lo tanto, reflejan la variabilidad ambiental (Selander, 1980), es una evidencia que apoya esta teoría. En este caso, es el ambiente natural el que está seleccionando ciertos genotipos, que conducen a una deficiencia heterocigótica y a un empobrecimiento genotípico con detrimento en la población. Las poblaciones en medios ambientes que son más inestables respecto a sus recursos, como en Santa Clara, donde se presentan grandes fluctuaciones ambientales, requieran mayor flexibilidad adaptativa para soportar dichas fluctuaciones (Valentine, 1978). De esta manera, en ellas se fijan alelos más flexibles que mantienen su función a través del espectro de condiciones a las que se enfrentan

y, por lo tanto presentan menor variabilidad genética (Valentine, 1978). En el caso de Guaymas, donde el ambiente es más estable, los alelos especializados pueden resultar más aptos. Esto se refleja en una variabilidad genética mayor. (Valentine, 1978).

4.- PRESENCIA DE ALELOS NULOS: Una heterocigosis individual para un alelo nulo puede confundirse con homocigosis (Milkman y Beaty, 1970, citados por Gaffney *et al.*, 1990). La hipótesis de que la deficiencia de heterocigosis se deba a esto, puede descartarse porque requiere alta frecuencia de mutaciones o una selección muy fuerte a favor de heterocigotos nulos de manera que los mantenga a una frecuencia moderada (Zouros, *et al.* 1980, Zouros *et al.*, 1988; citados por Gaffney *et al.*, 1990). Se encontró deficiencia de heterocigosis en cinco de los nueve loci polimórficos, lo que hace poco probable que esta frecuencia tan alta se deba a presencia de alelos nulos.

5.- ORDEN TECNICO: Se refiere a problemas de tinción o de apreciación en la interpretación de zimogramas. No es posible descartar esta posibilidad ya que patrones como los presentados por EST tuvieron una difícil interpretación. Sin embargo, se eliminaron aquellos loci que presentaban tinciones difusas. Por añadidura, para la mayoría de los

sistemas enzimáticos se obtuvieron resoluciones adecuadas.

Existen enzimas que actúan sobre una gran variedad de sustratos. Sin embargo, uno de los atributos más sobresalientes de algunas enzimas es el de su especificidad de reacción, de tal suerte que tan sólo ciertos sustratos experimentan su acción y únicamente tiene lugar un tipo de reacción sin que se produzcan reacciones laterales o subproductos (Lehninger, 1988). Sarich (1977; citado por De Matthaëis *et al.*, 1983) propuso que existen dos grupos principales de proteínas estudiadas electroforéticamente. El primero incluye proteínas del plasma y algunas enzimas que no están involucradas en caminos metabólicos complejos, que parecen acumular sustituciones diez veces más rápido que las enzimas del segundo grupo, que utilizan sustratos producidos metabólicamente. Los loci que sufren sustituciones más rápidamente parecen ser más polimórficos para situaciones neutrales (De Matthaëis *et al.*, 1983).

Las enzimas también están divididas en dos grupos según su función metabólica, que parece estar correlacionada con la variabilidad del locus correspondiente. El grupo I incluye enzimas reguladoras y con sustratos variables y corresponde al primer grupo propuesto por Sarich (De Matthaëis *et al.*, 1983). Johnson (1974; citado por Selander, 1980) ha mantenido que las

enzimas reguladoras deben ser más variables que otras enzimas, por razones adaptativas. Las formas múltiples sirven para dilatar los límites dentro de los cuales la coordinación es posible (Johnson, 1980). Es por esto que los loci reguladores en puntos de control metabólico tienden a ser polimórficos ya que son particularmente sensibles a la influencia desorganizadora del ambiente (Johnson, 1980). Por otro lado, las enzimas con sustratos fisiológicos múltiples, reflejan la diversidad ambiental (Selander, 1980). El grupo II incluye enzimas no reguladoras, correspondiendo al segundo grupo de Sarich (Johnson 1974, Powell 1975; citados por De Matthaeis *et al.*, 1983). Gillespie y Langley (1974; citados por Selander, 1980) definieron estas enzimas como caracterizadas por un sustrato fisiológico singular que generalmente es generado y utilizado intracelularmente. Según esta clasificación (Tabla XVII), el polimorfismo que encontramos en el presente trabajo corresponde a sistemas enzimáticos del grupo I. Todas las enzimas del grupo II resultan monomórficas, lo que concuerda con estas teorías.

Las esterases incluyen enzimas con muy poca especificidad, ya que aunque sólo hidrolizan enlaces ester, actúan en gran número de esteres (Dixon y Webb, 1964). También la fosfatasa alcalina hidroliza a muchos ésteres, pero ésta es un poco más específica ya que sólo actúa sobre

TABLA XVII.- Clasificación de los sistemas enzimáticos por su función y su relación con el polimorfismo en las enzimas estudiadas para P. stylirostris del Golfo de California.

LOCUS	GRUPO	POLIMORFISMO
AKP	I	PRESENTE
LAP	I	PRESENTE
PGH	I	PRESENTE
EST	I	PRESENTE
ACP	I	AUSENTE
GDH	I	AUSENTE
XDH	I	AUSENTE
PGI	II	AUSENTE
MEZ	II	AUSENTE
LDH	II	AUSENTE
MDH	II	AUSENTE
GOT	II	AUSENTE
GPD	II	AUSENTE
IDH	II	AUSENTE

ésteres del ácido fosfórico. Debido a su poca especificidad, ambas se incluyeron en el grupo I. La fosfoglucomutasa tiene un importante papel en el metabolismo de los carbohidratos, y exhibe polimorfismo genético en muchas especies (Marvin *et al.*, 1976). Además de catalizar la reacción reversible de glucosa-1-fosfato a glucosa-6-fosfato, cataliza la formación de D-manosa-6-fosfato a D-manosa-1-fosfato (Lehninger, 1988), lo que condujo a considerarla del grupo I. Tanto las esterasas, como la fosfatasa alcalina y la fosfoglucomutasa, pueden considerarse enzimas indicadores de empobrecimiento genético en el caso de acuicultura o exceso de pesca.

La similitud genética (I) valora la proporción de genes que tienen una estructura en las poblaciones comparadas. La distancia génica valora el número de sustituciones alélicas por locus que han ocurrido en la evolución independiente de las dos poblaciones comparadas (Ayala y Kiger, 1984).

La evolución es un proceso complejo, determinado por las condiciones ambientales, así como también por la naturaleza del organismo y por lo tanto, la cantidad de cambio genético que corresponde a un nivel dado de divergencia evolutiva, es probable que varíe de un organismo a otro, de un momento a otro, de un lugar a otro. (Ayala y Kiger, 1984). Es por esto que un valor dado de distancia génica, por sí mismo, no nos indica que se pueda

colocar a las poblaciones en diferentes niveles taxonómicos, ni siquiera a nivel de razas, ya que se requieren conocimientos sobre el desarrollo evolutivo del taxón.

En el presente trabajo se presenta un valor de similitud de 0.923 y distancia de 0.08. La distancia genética que reportan De Matthaeis *et al.* (1983) entre Penaeus kerathurus y Penaeus japonicus es de 0.887 y la identidad es tan sólo de 0.412. Mulley y Latter (1980) reportan una similitud de 0.65 para diferentes especies de peneidos. Sin embargo, para especies muy cercanas reportan una similitud de 0.81 ± 0.06 (E.E.). El dato de similitud en el presente trabajo es más alto que los datos interespecíficos, lo que no es de sorprender, ya que se trata de una sola especie. A pesar de esto, si se compara con el trabajo realizado por Lester (1979) en el Golfo de México, él reporta una similitud de 0.99 para organismos de la misma especie, de manera que, para dos poblaciones relativamente cercanas geográficamente como las reportadas aquí, 0.923 es un valor relativamente bajo. Si comparásemos con las poblaciones conespecíficas de Homarus la $I = 0.994 \pm 0.001$ (E.E.) y $D = 0.006 \pm 0.001$ (E.E.) el dato aquí presentado aún es relativamente bajo pero no llega a serlo tanto como en poblaciones interespecíficas de Homarus en las cuales se reportan una similitud de 0.896 (Hedgecock

et al., 1977) y una distancia de 0.110.

Los resultados aquí obtenidos sugieren un nivel mediano de flujo génico que, a pesar de la vagilidad de los adultos y larvas, se ve restringido, probablemente, por las islas Angel de la Guarda y Tiburón y diferencias en profundidad,, ya que la parte norte del Golfo de California es muy somera (200 m), mientras que la región central y sur poseen una serie de cuencas con profundidades hasta de 3700 m. (Chávez, 1975). Además existen diferencias oceanográficas (cf. Chávez, 1975) y bióticas. El tiempo y muchas condiciones físicas y químicas, así como los alimentos, competidores, parásitos y depredadores pueden variar en mayor o menor grado. La selección natural favorece la adaptación a las condiciones locales y esto da como resultado la diferenciación genética entre poblaciones separadas geográficamente (Nei, 1972), al superar los efectos homogenizadores del flujo génico (Ehrlich & Raven, 1969, tomado de Slatkin, 1985).

Al analizar locus por locus (Tabla XII y Figura 2), para ver en cuales se encuentra la mayor diferenciación, aparecen las esterasas, la fosfoglucomutasa y la fosfatasa alcalina, es decir, los mismos loci que presentaron deficiencia de heterocigosis en ambas poblaciones. Estas enzimas pertenecen al grupo I de manera que acumulan polimorfismo relativamente rápido y, si existe un bajo

flujo génico entre las poblaciones, son las primeras enzimas en presentar diferencias ya que la selección natural local está actuando sobre dicho polimorfismo.

Las poblaciones que forman una especie no puede ser una unidad de cruzamiento al azar, especialmente cuando la especie ocupa un territorio muy grande. Esto se debe a que la distancia de migración es menor que la distribución geográfica de la especie (Kimura y Ohta, 1971). Wright (1943; citado por Kimura y Ohta, 1971), utilizó el término "Aislamiento por Distancia" para denotar este fenómeno. Esto puede conducir a una diferenciación local de frecuencias génicas, a pesar de que la distribución de los individuos sea continua. En el presente trabajo, mediante la ecuación de Wright, modificada por Nei (1973) se midió la diferenciación génica de los alelos polimórficos (F_{st}) (Tabla XIII) entre ambas regiones y se encontró que 29 % de los loci no corresponden unos con otros. Es decir que 71 % son homogéneos. Es de notar que, al analizar locus por locus, son la EST-1, EST-2 y la EST-5 las que hacen mayores diferencias entre ambas poblaciones. Como se trata de un sistema enzimático poco específico que acumula variación, es, por lo tanto, lógico que sea el que acumule diferenciación.

FIS expresa la homogeneidad intrapoblacional ,mientras

FIT se refiere la homogeneidad de una población con respecto a las demás. El hecho de que FIS sea menor (0.387) a FIT (0.565) (Tabla XIII) sugiere que existe flujo génico entre Santa Clara y Guaymas. Sin embargo, este flujo no es muy grande, ya que el valor de FIT no se acerca al 100%, lo que puede permitir diferenciación genética por la selección natural que actúa localmente en cada una de las subpoblaciones.

HETEROCIGOSIS Y TALLA

La conexión posible entre heterocigosis en locus múltiple y crecimiento y viabilidad fue propuesto por Zouros *et al* (1980; citados por Gaffney *et al.*, 1990). Existe una teoría que indica que los individuos más heterocigotos tienen un ritmo de crecimiento más grande, mayores tallas, menor variación morfológica y mayor homeostasis (Michael y Lenner, 1954, citados por Mitton y Grant, 1984). Sin embargo, esto no siempre es el caso.

Mitton y Grant (1984) indican que la correlación entre heterocigosis y talla en las poblaciones naturales puede ser atribuido a diferentes velocidades de crecimiento. Ellos atribuyen del 70 a 80 % de los efectos sobre el crecimiento a la heterocigosis, del 15 - 20 % al efecto de combinaciones génicas específicas y el resto a causas no identificadas. Estas proporciones varían de organismo en organismo. Sin embargo, no hay que olvidar que las

variaciones morfológicas se ven influenciadas tanto por la genética de los individuos, como por el medio en el que se desarrollan (Mitton, 1978).

En el presente trabajo, se realizaron las correlaciones de Spearman en ambas poblaciones únicamente, ya que no se encontraron diferencias entre sexos, entre la heterocigosis individual transformada, y ancho entre el quinto y sexto segmento del abdomen (A56) o longitud total del abdomen (LTC). Las correlaciones arrojan unos valores muy bajos (entre 0.26 y 0.08) (Tabla XV), por lo que se puede asumir que no existe evidencia de una correlación entre heterocigosis y talla para esta especie.

5. CONCLUSIONES

El análisis de la variabilidad genética para la población de Penaeus stylirostris, frente a la costa del poblado de Santa Clara, Sonora, presenta un polimorfismo de 16.1% y una heterocigosis con valor de 0.039 ± 0.021 . La muestra obtenida de Guaymas, Sonora, indica que la población de esta zona tiene un polimorfismo de 25.8% y heterocigosis de 0.069 ± 0.026 .

En Santa Clara, los loci correspondientes a los sistemas enzimáticos; fosfatasa alcalina, esterasas, fosfoglucomutasa y leucin-amino peptidasa (AKP-1, EST-2, LAP-1 y PGM-1 respectivamente) se encuentran fuera del equilibrio genotípico de Hardy-Weinberg. Unicamente el locus LAP-1 presenta exceso de heterocigosis, las demás muestran deficiencia.

En el caso de Guaymas, los loci correspondientes a los sistemas enzimáticos; esterasas, fosfoglucomutasa y proteína total (EST-5 PGM-1 y PTO-3, respectivamente) también presentan deficiencia heterocigótica.

La causa probable, en ambos casos, es la acción de la selección natural, ya que son enzimas que procesan sustratos variables, en las cuales el medio ambiente actúa, seleccionando aquellos alelos o combinaciones génicas que hacen a la población más apta ante las condiciones físicas y biológicas que la afectan.

La similitud entre las poblaciones de Santa Clara y Guaymas, calculada mediante el coeficiente de Nei (1978), es de 0.923 y la distancia de 0.08, lo que puede ser indicativo de la existencia de un flujo génico entre ambas poblaciones, cuya intensidad no es suficiente para homogenizarlas genéticamente debido al efecto de la selección natural local.

No se encontraron suficientes evidencias estadísticas para concluir que existen diferencias entre sexos con respecto a sus datos biométricos o a sus heterocigosis, ni es posible establecer, estadísticamente, una relación entre las heterocigosis individuales y las tallas de los organismos.

7. LITERATURA CITADA

- Abreu- Grobois, A. 1983. Population Genetics of Artemia.
Tesis Doctoral. Univ. College of Swansea.
438 pp.
- Acuavisión. 1987. El camarón de cultivo y la pesca en
altamar. No.8, año II. FondePesca. 44 pp.
- Ayala, F.J. 1980. Genética molecular y evolución. En:
Ayala, F.J. (ed). Genética Molecular. Ed.
Omega, Barcelona. p. 1-20
- Ayala, F.J. y J.A. Kiger. 1984. Genética Moderna. Fondo
Educativo Interamericano. México. 836 pp.
- CICTUS, 1985. El Cultivo del Camarón Azul Penaeus
stylirostris(Stimpson). Universidad de
Sonora, Hermosillo Son. 125 pp.
- Chávez, G., 1975. Elementos de Oceanografía. Ed. CECSA,
México, D.F. p. 177-182
- Contreras, F. 1985. Las Lagunas Costeras Mexicanas.
Sepesca. México. 263 pp.
- Corbin, K.W. 1977, Phosphoglucose isomerase polymorphism
and nature selection in the sand crab Emerita
talpoidea *Evolution*. 31: 331-340
- Dando P.R., A.J. Southward y D.J. Crisp, 1979. Enzyme
variation in Chthamalus stellatus and Ch.
montagui (Crustacea; Cirripedia). Evidence
for the presence of Ch. montagui in the

Adriatic *J. Mar. Biol. Ass.* 59: 307-326.

De Matthaeis E., G. Allegrucci, A. Caccone, D. Cesaron, M. Cobolli, Sbordoni y V. Sbordoni. 1983. Genetic differentiation between Penaeus kerathurus and Penaeus japonicus (Crustacea, Decapoda). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12:191-197.

Dendiger, J.E. 1979. Electrophoretic Separation of three Dehydrogenases from various tissues of the Atlantic blue crab, Callinectes sapidus. *Comp. Biochem. Physiol.* 66B:431-433.

Dixon M. y C. Webb. 1964. Enzymes. Second Ed. Acad. Press Inc. London. 950 pp.

Felix -Pico, E.F. 1975. Aspectos de la ecología de Macroinvertebrados con referencia especial al camarón en la desembocadura del Río Colorado en el Alto Golfo de California. Tesis de Licenciatura E.S.C.M. U.A.B.C. 88 pp.

Gaffney P.M., T.M. Scott, R.K. Koehn y W.J. Diehl. 1990. Interrelationships of Heterozygosity, Growth Rate and Heterozygote Deficiencies in the Coot Clam, Mulina lateralis *Genetics* 124: 687-699

García-Gómez, M. 1976. Fecundidad del camarón café P. californiensis y camarón azul P. stylirostris

de Puerto Peñasco y Guaymas, Son. En: Memorias del Simposium sobre Biología y Dinámica Poblacional de Camarones. Guaymas Son. del 8 al 13 de Agosto de 1976. p. 131-138.

Hedgecock D., K. Nelson, J. Simons, R. Shleser. 1977. Genetic Similarity of American and European Species of the Lobster Homarus. *Biol. Bull.* 152: 41-50.

Huber, M.E. 1985. Population Genetic of eight species of Tropezia (Brachyura: Xanthidae), Symbionts of Corals. *Mar. Biol.* 85:23-36.

Johnson, G.B. 1980. Polimorfismo Genético y Función Enzimática. En: F.J. Ayala. (ed) *Evolución Molecular*. Ed. Omega, Barcelona. p. 47-60.

Kimura M. y T. Ohta. 1971. Theoretical Aspects of Population Genetics. Princeton Univ. Press. New Jersey. 219 pp.

Laubier A.N., N. Pasteur, M. Moriyasu. 1984. Estimation du Polymorphisme Enzymatique d une population de Penaeus japonicus maintenue en élevage depuis quatre generations Francia. *Oceanologica Acta* 70(4): 451-456.

Lehninger, A.L. 1988. Bioquímica. Segunda Edición. Ed. Omega, S.A. Barcelona. 1117 pp.

- Lester, L.J. 1979. Population Genetics of Penaeid Shrimp from the Gulf of Mexico. *J. Hered.* 70: 175-180.
- Lester, L.J. 1983. Developing a Selective Breeding Program for Penaeid Shrimp Mariculture. *Aquaculture* 33: 41-50.
- Lester, L.J. 1987. Ontogenic Changes in Isozyme Patterns of Penaeus species. *Comp. Biochem. Physiol.* 86B(2):253-258.
- Levene. 1949. On a Matching Problem Arising in Genetics *Ann. Math. Stat.* 20: 91-94.
- Marvin K.T., R.C. Benton, L.M. Lansford y C.W. Caillouent. 1977. Polymorphism in phosphohexose isomerase in white shrimp Penaeus setiferus Linnaeus, and pink shrimp Penaeus duorarum duorarum. *Comp. Biochem. Physiol.* 57B:95-97.
- Marvin K.T., Ch.W. Caillouent. 1976. Phosphoglucosmutase Polymorphism in white shrimp Penaeus setiferus *Comp. Biochem. Physiol.* 53B:127-131.
- Mitton, J.B. 1878. Relationship between Heterozygosity for enzyme loci and variation of morphological characters in natural populations. *Nature* 273: 661-662.
- Mitton J.B., M.C. Grant. 1984. Associations among Protein

Heterozygosity, Growth Rate and Developmental Homeostasis *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 479-499.

Mulley J.C, y B.DH Latter. 1980. Genetic variation and Evolutionary Relationship within a Group of thirteen Species of Penaeid Prawns. *Evolution* 34(5):904-916.

Nei, M. 1972. Genetic Distance Between Populations. *Amer. Natur.* 106 (949): 283-292.

Nei, M. 1973. Analysis of Gene Diversity in Subdivided Populations. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 70(12): 3321-3323 (Part I).

Nei, M. 1978. Estimation of Average Heterozygosity and Genetic Distance from a small number of Individuals. *Genetics* 89: 583-590.

Nelson K. y D. Hedgecock. 1980. Enzyme Polymorphism and Adaptative Strategy in Decapod Crustacea *Am Natur.* 116(2):238-280.

Poulik M.D. 1957. Starch Gel Electrophoresis in a discontinuos System of Buffers. *Nature* 180:1477-1479.

Proctor R.R.,K.T.Marvin, L.N. Lansford, y R.C. Benton. 1974. Phosphoglucumutase Polymorphism in Brown Shrimp P. aztecus. *J. Fish. Res. Board Can.* 31:1405-1407.

- Radilla-Camacho, R. 1988. Determinación de la variabilidad genética del ostión japonés Crassostrea gigas en proteína muscular en una población cultivada de Bahía de San Quintín, B.C., México. Tesis de Licenciatura, E.S.C. UABC. 55 pp.
- Redfield J.A., D. Hedgecock, K. Nelson y J.P. Salini. 1980. Low Heterozygosity in Tropical Marine Crustaceans of Australia and the Trophic Stability Hypothesis. *Mar. Biol. Lett* 1:303-313.
- Richardson B.J. 1982. Geographical Distribution of Electrophoretically Detected Protein Variation in Australian Commercial Fishes III. Western King Prawn, Penaeus latisulcatus Kishinouye. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 33:927-931.
- Rodriguez-Cruz, C. 1976. Sinopsis Biológica de las especies del género Penaeus del Pacífico Mexicano. En: Memorias del Simposium de biología y dinámica poblacional de camarones Guaymas, Son., del 8 al 13 de Agosto de 1976. p. 282-316.
- Rosa Velez, J. 1986. Variabilidad genética poblacional en ostiones de la especie Crassostrea virginica

- del Golfo de México. Tesis Doctoral. U.N.A.M. 124 pp.
- Sbordoni V., E. de Matthaeis, M. Cobolli, G. La Rosa y M. Mattocia. 1986. Bottleneck Effects and the Depression of Genetic Variability in Hatchery Stocks of P. japonicus (Crustacea, Decápoda). *Aquaculture* 57:239-251.
- Schaal, B.A y W.W. Anderson. 1974. An Outline of Techniques for Starch gel Electrophoresis of Enzymes from the American Oyster Crassostrea virginica Gmelin. *Technical Report Series* No. 74-3. Georgia Marine Science Center.
- Selander, R.K. 1980. Variación Genética en poblaciones naturales. En: Ayala, F.J. (ed) *Evolución Molecular*, Ed. Omega, Barcelona. p. 21-46.
- Selander, R.K., D.W. Kaufman. 1973. Genetic Variability and Strategies of Adaptation in Animals. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 70 (6): 1875-1877.
- Selander R.K., M.H. Smith, J.Y. Yang, W.E. Johnson y J.B. Gentry. 1971. Biochemical Polymorphism and Systematics in the Genus Peromyscus I, Variation in the old Field Mouse (Peromyscus polionatus). *Stud. Genet.* 6: 49-90.
- Shaklee J.B. y Samollow P.B. 1984. Genetic Variation and Population Structure in a Spiny Lobster,

- Panulirus marginatus in the Hawaiian Archipelago. *Fish. Bull.*, 82(4):643-702.
- Shaw C.R. y A.L. Koen. 1968. Starch Gel Zone Electrophoresis of Enzymes. In: Smith, I. (ed). Chromatographic and Electrophoresis Techniques. Chapter 9, Vol.II. Interscience Publ. N.Y. p.325-364.
- Shaw C.R. y R. Prasad. 1970. Starch Gel Electrophoresis of Enzymes.- A compilation of Recipes. *Biochem. Genet.* 4:297-320.
- Slatkin, M. 1985. Gene Flow in Natural Populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 393-430.
- Soulé, M. 1980. Variación Aloenzimática: sus determinantes en el espacio y en el tiempo. En: Ayala, F.J. (ed). Evolución Molecular. Ed. Omega. Barcelona. p. 61-79.
- Swofford D.L. 1989. BIOSYS-1, A computer program for the Analysis of Allelic Variation in Population Genetics and Biochemical Systematics. Univ. of Illinois. 43 pp.
- Tracey M.L., K. Nelson, D. Hedgecock, R.A. Shleser y M.L. Pressik. 1975. Biochemical Genetics of Lobsters: Genetic Variation and the Structure of American Lobster (Homarus americanus) Populations. *J. Fish. Res. Board.*

Can. 32:2091-2101.

Valentine J.W. 1978. Adaptative strategies in the sea. In: Battaglia, B. and I.A. Beardmore (eds) Marine organisms, Genetics, Ecology and Evolution. Plenum press. New York and London. p. 323-345.

Valentine J.W. 1980. Estrategias genéticas de la adaptación. En: F.J. Ayala (ed). Evolución molecular. Ed. Omega. Barcelona. p. 80-97.

Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Second Edition. Prentice Hall Inc. New Jersey. 718 pp.