

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA



**Análisis Biogeográfico, Genético y Morfométrico
de *Lyropecten (Nodipecten) subnodosus* (Sowerby,
1835) (Mollusca: Bivalvia) en el Pacífico Oriental
Tropical.**

TESIS

Que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias en Oceanografía Costera
Presenta

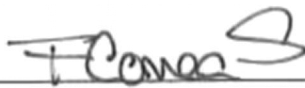
Jorge Arturo Cid Becerra

Ensenada, Baja California, diciembre 2002.

Análisis Biogeográfico, Genético y Morfométrico
de *Lyropecten (Nodipecten) subnodosus* (Sowerby,
1835) (Mollusca: Bivalvia) en el Pacífico Oriental
Tropical.

TESIS
QUE PRESENTA
JORGE ARTURO CID BECERRA

Aprobada por:



Dr. Francisco Correa Sandoval
Director de Tesis



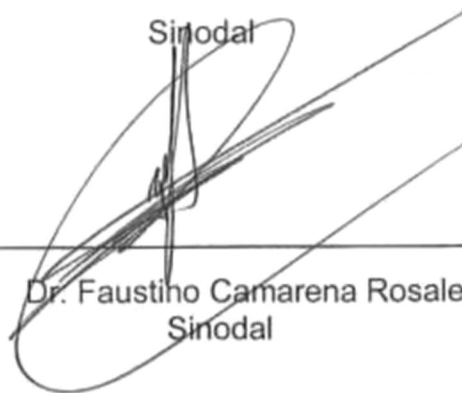
Dr. Jorge de la Rosa Vélez

Sinodal



Dr. Eduardo Santamaría del Angel

Sinodal



Dr. Faustino Camarena Rosales
Sinodal



Dr. Eugenio Carpizo Ituarte
Sinodal

RESUMEN

Lyropecten (Nodipecten) subnodosus (Sowerby, 1835), es uno de los pectínidos más atractivos y más grandes, de la zona tropical occidental de América. Para esta especie, existe una pesquería bien desarrollada en la Reserva de Vizcaíno, B.C., México y debido a su potencial económico, instituciones diversas han intentado su cultivo. Asimismo, el taxa al que pertenece esta especie presenta una discutible ubicación taxonómica. Con objeto de generar información que apoye su cultivo y que establezca una base para evitar la inexactitud taxonómica prevaleciente, se realizó el presente estudio. El análisis biogeográfico requirió revisar la bibliografía relacionada con la taxonomía, ecología, cultivo, áreas de distribución geográfica y paleodistribución del taxa que integra a esta especie, desde 1800 hasta el 2001. Para efectuar el análisis genético, se recolectaron ejemplares de tres localidades del límite de distribución más septentrional de *N. subnodosus* y de la localidad Isla Lobos de Tierra, Perú, de *N. arthriticus*. Estas poblaciones, se analizaron empleando 33 loci pertenecientes a 23 sistemas enzimáticos. En el análisis morfométrico, se emplearon las valvas de los organismos de las cuatro poblaciones examinadas en el análisis genético y se integró una más de *L. nodosus*. A éstas, se les registró un total de 17 caracteres y mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP) se establecieron relaciones morfométricas intra e interespecíficas. Se construyeron Funciones Empíricas Ortogonales (FEO) basadas en el ACP, para recrear los prototipos digitales morfométricos de las poblaciones. El análisis Biogeográfico-Histórico indica que *N. subnodosus* data del Mioceno, su origen es caribeño y es endémica de las costas del Pacífico Oriental. Su Paleodistribución sugiere que es una especie de aguas templado-cálidas, más que de tropicales. El análisis Biogeográfico-Ecológico, considera que sus límites de distribución actuales, están determinados por las corrientes que transportan aguas templado-frías. Su distribución batimétrica en aguas tropicales, sugiere que es de aguas templado-cálidas, cuya dispersión hacia latitudes ecuatoriales es facilitada por la profundidad o por algún proceso biótico, que provoca su desplazamiento hacia aguas profundas. El análisis genético, mostró el desequilibrio significativo, con respecto al modelo de Hardy-Weinberg, en el que se encuentran las poblaciones de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*. Estas, mostraron deficiencia de heterocigotos y una variabilidad genética baja, similar a la registrada para otros bivalvos marinos. Para estas especies, se identificaron patrones característicos en las frecuencias alélicas de los loci polimórficos, los cuales son propuestos como marcadores genéticos de valor taxonómico. Los estadísticos F de Wright sugieren que *N. subnodosus* presenta endogamia, flujo génico moderado y heterogéneo, lo que se refleja en la ausencia de una estructura genética. El análisis morfométrico, distinguió a las poblaciones de *N. subnodosus* de la de *N. arthriticus* e identificó, la

relación específica que provoca su separación. Los prototipos digitales de las poblaciones, identificaron diferencias intraespecíficas en *N. subnodosus* e interespecíficas entre *N. subnodosus*, *N. arthriticus* y *L. nodosus*. La dispersión de los prototipos, a lo largo del eje correspondiente al componente I, genera un patrón, el cual sugiere la presencia de distancias entre centroides, que permiten diferenciar entre poblaciones de una especie y entre especies, simpátricas y alopátricas, cercanas filogenéticamente. La presencia de inexactitud taxonómica, derivada de la variación intraespecífica de especies que presentan una amplia área de distribución geográfica, pone de manifiesto la necesidad de aplicar análisis integrales, como el presente, en el que tres enfoques diferentes convergen en cuanto a la información que proporcionan. Esta investigación, apoya consistentemente la clasificación de Keen (1971) y Abbott (1974), en la cual se establece que *Nodipecten* y *Lyropecten* son subgéneros del género *Lyropecten*.

Palabras clave: *Nodipecten subnodosus*, Biogeografía, Genética, Morfometría, prototipos digitales, pectínidos.

ABSTRACT

Lyropecten (Nodipecten) subnodosus (Sowerby, 1835) is an economically important pectinid from the tropical East of America. It is considered as the biggest member of the genus, which, is, in fact, under discussion in regard to its taxonomic position. This study aims to yield ultimate information where the culture activities of the species can rest on, as well as to try to clarify the taxonomic inaccuracy detected. In order to achieve these goals in this study, biogeographic, genetic and morphometric analysis of this species in the Tropical East Pacific were performed. Biogeographic analysis were based on a bibliographic review, from 1800 to 2001, consisting in subjects such as taxonomy, ecology, culture, geographic distribution and paleo-distribution of the taxa whom this species pertains. Genetic analysis was performed on specimens from three localities at the *N. subnodosus* northern distribution limit. *N. arthriticus* was sampled only in one locality: Lobos de Tierra Island, Peru. Genetic parameters were estimated using 33 loci from 23 enzymatic systems. Morphometric analysis was based in measures taken from valves of the organisms examined for the genetic analysis, plus a sample from *L. nodosus*. To establish the within and among specific morphometric relationships, 17 characters were recorded and a Principal Component Analysis (PCA) was applied. To develop the morphometric digital prototypes from populations, an Orthogonal Empiric Functions (OEF) was constructed based on PCA. Biogeographic-Historic analysis suggested the origin of *N. subnodosus* in the Caribbean Sea, during the Miocene, being endemic in the East Pacific. Paleodistribution suggests template-warm waters affinity, more than tropical, for the species. Biogeographic-Ecologic analysis considered its present distribution limits defined by the temperate-cold water currents. However, it is present in Tropical latitudes but exclusively at depths where warm-temperate water prevails. This behavior may be acquired by a biological process shift in the species. Genetic analysis showed that the analyzed population is in disequilibrium respect to the Hardy-Weinberg model. *N. subnodosus* and *N. arthriticus* showed heterozygote deficiencies and low genetic variability, a result that resembles other marine bivalves. Both species depicted a characteristic pattern of allelic frequencies in polymorphic loci. This pattern is suggested to be used as genetic marker of taxonomic value. The F Wright statistics suggested that *N. subnodosus* is inbred and shows moderate-heterogeneous genetic flow, which accounts for the lack of population structure. Morphometric analyses defined differences between *N. subnodosus* and *N. arthriticus* populations. Likewise, they identified the specific relationship which promotes the disruption. Digital prototypes for *N. subnodosus* defined intraspecific differences, as well as interspecific differences between *N. subnodosus*, *N. arthriticus* and *L. nodosus*. Using distances between centroids, the prototypes dispersion along the component I axe, generated a pattern which suggested differences

between populations of a species and between species phylogenetically closed. The existence of taxonomic inaccuracy given by the intraspecific variation of species with wide geographical distribution makes evident the necessity to apply integral studies like this one, in which three different focuses converge in the same objective. The present study support consistently the Keen (1971) and Abbott (1974) classification, in which *Nodipecten* and *Lyropecten* are subgenus from *Lyropecten*.

Key words: *Nodipecten subnodosus*, Biogeography, Genetics, Morphometry, digital prototypes, pectinids.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi sincero agradecimiento al Dr. Francisco Correa Sandoval, por su acertada dirección, así como por haberme facilitado los medios necesarios para completar exitosamente esta tesis. Gracias a su decidido apoyo, logré ingresar al postgrado en agosto de 1999 y sin su valiosa ayuda, esta tesis no hubiera sido concluida. Gracias Francisco.

Agradezco a los miembros de mi comité de tesis, Dr. Jorge de la Rosa Vélez, Dr. Eduardo Santamaría del Angel, Dr. Faustino Camarena Rosales y Dr. Eugenio Carpizó Ituarte, por su apoyo y valiosas sugerencias durante el desarrollo de la tesis. En especial, deseo agradecer al Dr. de la Rosa Vélez, por su invaluable ayuda en la sección correspondiente al análisis genético, así como, al Dr. Santamaría del Angel, a quien debo el que la sección correspondiente al análisis morfométrico, haya rebasado los límites planteados originalmente. Mi mayor gratitud a ustedes Jorge, Eduardo, Faustino y Eugenio, porque además de orientarme académicamente, me dieron la oportunidad de cultivar su amistad y de conocer su gran calidad humana.

Agradezco de forma muy especial a la M. en C. Raquel Muñoz Salazar, por su valioso y decisivo apoyo durante el desarrollo de la tesis. Resultado de las múltiples sesiones de discusión que sostuve con ella, logré permear ideas que

me permitieron avanzar en ciertas secciones donde me había detenido. De igual forma, sin su ayuda no hubiera podido abordar y superar los problemas de química y bioquímica, que se me plantearon durante la etapa experimental de la tesis. Gracias Raquel por tu tiempo, interés y comprensión.

Agradezco a la M. en C. Diana E. Rodríguez Cortes, a la M. en C. Ana Livia Licona Chávez y a la Oc. Edna Collins, integrantes del Laboratorio de Genética de Poblaciones y Biología Molecular, por su ayuda en el laboratorio, así como, por sus comentarios al momento de realizar el análisis electroforético.

Deseo expresar mi sincero agradecimiento al Dr. Ramón Cajal Medrano, Subdirector de Investigación y Postgrado, así como, al Dr. Roberto Millán, Director de la Facultad de Ciencias Marinas, por la gestión personalizada que dieron, a los trámites administrativos que realice durante el desarrollo de mi grado. También, deseo agradecer al personal administrativo de la Facultad de Ciencias Marinas, del Instituto de Investigaciones Oceanológicas y de la Revista de Ciencias Marinas, por la gran diligencia que mostraron al solicitarles su ayuda. Gracias Angélica, Rosy, Magui, Hortensia, Suemy, Chely y Miriam.

Agradezco a Gillmar Alarcón Pimentel y a Francisco Javier Dávalos Gutiérrez, Técnicos del Taller de Óptica del Centro de Investigación Científica y de Estudios Superiores de Ensenada (CICESE), por haberme auxiliado pronta y

oportunamente, en la determinación de la convexidad de las valvas de los individuos que integraban a las poblaciones, de las especies examinadas en la tesis.

Agradezco a la Universidad Autónoma de Baja California, por permitirme culminar mi entrenamiento en investigación, al otorgarme el grado de Doctor en Ciencias en Oceanografía Costera. En esta Institución, me he terminado de formar tanto en lo académico, como en lo personal. Gracias por esta oportunidad. De igual forma, agradezco a la Universidad de Occidente, institución a la cual estoy adscrito desde agosto de 1985, por haberme otorgado el permiso para realizar estudios de posgrado.

Expreso mi gratitud al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por haberme otorgado la beca número 90033. De igual forma, agradezco al Programa para el Mejoramiento del Profesorado (PROMEP), por haberme asignado la beca UOCC-1. Asimismo, es importante mencionar que gracias al proyecto interno IIO-UABC 40544, fueron solventadas las necesidades de reactivos y materiales de esta tesis.

Esta tesis la dedico a mis chaparritos, quienes siempre estuvieron conmigo.

¡A ustedes mis amores!

INDICE

	Página
RESUMEN	li
ABSTRACT	iv
INDICE	x
LISTA DE TABLAS	xiii
LISTA DE FIGURAS	xvi
INTRODUCCION	1
Sinopsis Biológica de <i>Nodipecten subnodosus</i>	3
Distribución Geográfica.	7
Variación Genética.	9
Variación Morfométrica.	12
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	15
OBJETIVOS	18
MATERIALES Y METODOS	19
ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO ECOLÓGICO	19
ANÁLISIS GENÉTICO	22
Procedencia de las Muestras	22
Métodos Electroforéticos	25
Ensayos Enzimáticos.	33
ANÁLISIS MORFOMÉTRICO	40
Procedencia de las Muestras	40
Determinación de los Caracteres Morfométricos.	40
Análisis de Componentes Principales.	44
Funciones Empíricas Ortogonales.	47
Análisis de Discriminantes.	48

RESULTADOS	50
ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO-ECOLÓGICO	50
Caracterización y Distribución de <i>Lyropecten</i> y <i>Nodipecten</i>	50
Análisis de la Distribución Actual de <i>Lyropecten</i>	54
Análisis de la Distribución Actual de <i>Nodipecten</i>	57
Paleodistribución de <i>Lyropecten</i> y <i>Nodipecten</i>	59
ANÁLISIS GENÉTICO	64
Variación genética de <i>N. subnodosus</i> y de <i>N. arthriticus</i>	64
Distancia Genética de Nei (1978).	74
Estadísticos F de Wright.	76
ANÁLISIS MORFOMÉTRICO	79
Primera Aproximación del ACP.	79
Caracteres Morfométricos Asociados a los Componentes del ACP ..	80
Prototipos de las Poblaciones (FEO).	84
DISCUSIÓN	89
ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO	89
Análisis Biogeográfico-Ecológico de <i>Lyropecten</i> y <i>Nodipecten</i>	89
Análisis Biogeográfico-Histórico de <i>Lyropecten</i> y <i>Nodipecten</i>	93
ANÁLISIS GENÉTICO	99
Variación Genética de <i>N. subnodosus</i> y de <i>N. arthriticus</i>	99
Deficiencia de Heterocigotos en <i>N. subnodosus</i> y en <i>N. arthriticus</i> . .	101
Distancia Genética en <i>N. subnodosus</i> y en <i>N. arthriticus</i>	107
Estadísticos F de Wrigth en <i>N. subnodosus</i>	110
ANÁLISIS MORFOMÉTRICO	113
Variación Morfométrica entre las Poblaciones de <i>N. subnodosus</i> y de <i>N. arthriticus</i>	113
Prototipos de <i>N. subnodosus</i> , de <i>N. arthriticus</i> y de <i>L. nodosus</i>	116

DISCUSION GENERAL.....	120
CONCLUSIONES.....	124
SUGERENCIAS.....	128
LITERATURA CITADA.....	129
ANEXO I.....	162
ANEXO II.....	168

•

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Relación de sistemas amortiguadores, condiciones eléctricas iniciales, duración de los ensayos y loci expresados durante la estandarización de la técnica electroforética para <i>N. subnodosus</i> . Organos empleados (M): músculo aductor. (G): glándula digestiva.	27
Tabla 2.	Sistemas amortiguadores empleados para el análisis electroforético de los diferentes sistemas enzimáticos ensayados para <i>N. subnodosus</i> y <i>N. arthriticus</i>	28
Tabla 3.	Total de sistemas enzimáticos ensayados por el análisis electroforético realizado a las poblaciones de <i>N. subnodosus</i> y a la de <i>N. arthriticus</i> . Se denota la ecuación del sistema enzimático, su abreviatura, su estructura cuaternaria, la clave del sistema amortiguador empleado y el número de loci expresados por sistema. . .	30
Tabla 4.	Condiciones eléctricas iniciales y tiempos de duración de las electroforesis para cada uno de los sistemas amortiguadores empleados en el análisis electroforético de <i>N. subnodosus</i> y <i>N. arthriticus</i>	32
Tabla 5.	Descripción de las especies que integran a los géneros <i>Nodipecten</i> y <i>Lyropecten</i> en las costas de América. Para cada especie se identifica la fuente consultada, se compara el patrón de coloración y otras características morfológicas, que permiten ubicarlas taxonómicamente...	52
Tabla 6.	Frecuencias alélicas de loci polimórficos en tres poblaciones de <i>N. subnodosus</i> (GN: Guerrero Negro; LP: La Paz; BA: Bahía de los Angeles) y en una población de <i>N. arthriticus</i> (P: Isla Lobos de Tierra). N: número de individuos analizados; He (unb): heterocigocidad esperada sin sesgo (Nei, 1978); Ho: heterocigocidad observada; D: deficiencia de heterocigotos; χ^2 (df): valor de la prueba Ji-cuadrada. (Nivel de significancia 0.05: *; 0.01: **).	65

Tabla 7.	Resumen de los principales estimadores de la variabilidad genética en las tres poblaciones de <i>N. subnodosus</i> (Guerrero Negro, La Paz y Bahía de los Angeles) y en la población de <i>N. arthriticus</i> (Isla Lobos de Tierra, Perú).	71
Tabla 8.	Comparación entre las frecuencias genotípicas observadas y esperadas de las tres poblaciones de <i>N. subnodosus</i> (Guerrero Negro, Bahía de los Angeles y La Paz) y de una población de <i>N. arthriticus</i> (Isla Lobos de Tierra, Perú).	72
Tabla 9.	Similitud genética, abajo de la diagonal y distancia genética, arriba de la diagonal (Nei, 1978), entre las tres poblaciones de <i>N. subnodosus</i> (GN, LP y BA) y la población de <i>N. arthriticus</i> (P).	75
Tabla 10.	Valores de los índices F_{IS} , F_{IT} y F_{ST} (Weir y Cockerham 1984), de la identidad por descendencia. Relat (Hamilton, 1971) y de los componentes de la varianza Sig_a entre las poblaciones; Sig_b entre los individuos dentro de las poblaciones, y Sig_w en los individuos, para las poblaciones de <i>N. subnodosus</i> de La Paz, Guerrero Negro y Bahía de los Angeles, México.	76
Tabla 11.	Valores promedio y error estándar de los estadísticos F , calculados mediante el Jackknife, e intervalo de confianza al 95% para los estadísticos F , calculado mediante el Bootstrap, para las poblaciones de <i>N. subnodosus</i> de la Paz, Guerrero Negro y Bahía de los Angeles, México.	79
Tabla 12.	Valores de correlación de Kendall entre los componentes significativos del ACP y los 17 caracteres morfométricos de la población de <i>N. subnodosus</i> de Bahía de los Angeles, B.C., México. Negritas y subrayado: valores más altos de correlación.	82
Tabla 13.	Valores de correlación de Kendall entre los componentes significativos y los 17 caracteres morfométricos de la población de <i>N. subnodosus</i> de Guerrero Negro, B.C., México. Negritas y subrayado: valores más altos de correlación.	83

Tabla 14.	Valores de correlación de Kendall entre los componentes significativos y los 17 caracteres morfométricos de la población de <i>N. subnodosus</i> de La Paz, B.C.S., México. Negritas y subrayado: valores más altos de correlación.	83
Tabla 15.	Valores de correlación de Kendall entre los componentes significativos y los 17 caracteres morfométricos de la población de <i>N. arthriticus</i> de la Isla Lobos de Tierra, Perú. Negritas y subrayado: valores más altos de correlación.	84
Tabla 16.	FEO basadas en el ACP. BA: Componente I de Bahía de los Angeles (<i>N. subnodosus</i>); GN: Componente I de Guerrero Negro (<i>N. subnodosus</i>); LP: Componente I de La Paz (<i>N. subnodosus</i>); P: Componente I de Isla Lobos de Tierra, Perú (<i>N. arthriticus</i>).	86
Tabla 17.	FEO basadas en el ACP. BA: PC1 de Bahía de los Angeles (<i>N. subnodosus</i>); GN: PC1 de Guerrero Negro (<i>N. subnodosus</i>); LP: PC1 de La Paz (<i>N. subnodosus</i>); P: PC1 de Isla Lobos de Tierra, Perú (<i>N. arthriticus</i>); V: PC1 de la costa occidental de Venezuela (<i>L. nodosus</i>). . .	88
Tabla 18.	Valores de distancia genética "D" (Nei, 1987) entre taxa organizados en varios niveles taxonómicos. Se insertaron los valores reportados por Beaumont (1991) para cuatro especies de pectínidos. **: valores obtenidos en el presente trabajo (<i>N. subnodosus</i> y <i>N. arthriticus</i>). . .	109

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Algunas estructuras internas de <i>N. subnodosus</i> (vista desde el lado izquierdo).	5
Figura 2.	Localidades de donde proceden los ejemplares recolectados de <i>N. subnodosus</i> : G) Guerrero Negro, B.C., México, L) La Paz, B.C.S., México, B) Bahía de los Angeles, B.C., México; y de <i>N. arthriticus</i> : P) Isla Lobos de Tierra, Perú.	23
Figura 3.	Esquema que muestra la forma en como fueron cargados los geles para el análisis electroforético de las poblaciones de <i>N. subnodosus</i> (GN, BA y LP) y de <i>N. arthriticus</i> . (P). Dentro de un mismo gel se alternaron las cuatro poblaciones examinadas y de un gel a otro las poblaciones fueron desfasadas un sitio a la vez.	31
Figura 4.	Diagrama de los patrones característicos esperados para las isozimas en homocigotos y heterocigotos. Se describe el patrón para enzimas que presentan una estructura cuaternaria monomérica, dimérica, trimérica y tetramérica (Harris y Hopkins, 1978).	34
Figura 5.	Localidades de donde proceden las poblaciones de la <i>N. subnodosus</i> : G) Guerrero Negro, B.C., L) La Paz, B.C.S., B) Bahía de los Angeles, B.C.; de <i>N. arthriticus</i> : P) Isla Lobos de Tierra, Perú; y de <i>L. nodosus</i> : V) Costa occidental de Venezuela.	41
Figura 6.	Caracteres morfométricos registrados a las poblaciones de <i>N. subnodosus</i> , <i>N. arthriticus</i> y <i>L. nodosus</i> . AB: largo total. AC: altura total. AP: longitud de aurícula anterior; DE: longitud del umbo. FG: altura de aurícula anterior. HI: altura de aurícula posterior. K: anchura de las costillas. J: distancia intercostillas. RLM: distancia intersinal valva derecha. LLM: distancia intersinal valva izquierda. AN: diámetro medio anterior. BO: diámetro medio posterior. *RCN: convexidad valva derecha. *LCN: convexidad valva izquierda. *R: número de costillas. *W: peso del músculo aductor. *AB/WC: índice largo total / peso de la concha. Los caracteres con * no están representados en la figura.	43

Figura 7.	Esquema tipo para los géneros <i>Nodipecten</i> (N r N _c r N or N 2r N _c r N) y <i>Lyropecten</i> (N 2r N _c 2r N or R 3r R _c 3r R) (Tomado de Smith, 1991).	51
Figura 8.	Esquema que representa el área actual de distribución de las especies que integran a los géneros <i>Lyropecten</i> y <i>Nodipecten</i> en las costas de América.	53
Figura 9.	Isotermas superficiales y corrientes oceánicas (McLellan, 1975; Tchernia, 1980; Bernard <i>et al.</i> , 1991), que permiten identificar los límites de distribución geográfica de <i>L. kalinobilosus</i> y <i>L. antillarum</i> . Provincias Biogeográficas: PTAO, Tropical del Atlántico Occidental (Vermeij, 1980b).	56
Figura 10.	Isotermas superficiales y corrientes oceánicas (McLellan, 1975; Tchernia, 1980; Bernard <i>et al.</i> , 1991), que permiten identificar los límites de distribución geográfica de <i>L. nodosus</i> . Provincias Biogeográficas: PTCAN, Templado cálida del Atlántico norte; PTAO, Tropical del Atlántico Occidental; PTCAS, Templado cálida del Atlántico sur (Vermeij, 1980b).	56
Figura 11.	Isotermas superficiales y corrientes oceánicas (McLellan, 1975; Tchernia, 1980; Bernard <i>et al.</i> , 1991), que permiten identificar los límites de distribución geográfica de <i>N. subnodosus</i> . Provincias Biogeográficas: ZT, Zona de transición; PM, Mexicana; PPa, Panámica; PG, Galápagos; PPe, Peruana (Vermeij, 1980b; Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortes, 1998).	58
Figura 12.	Isotermas superficiales y corrientes oceánicas (McLellan, 1975; Tchernia, 1980; Bernard <i>et al.</i> , 1991), que permiten identificar los límites de distribución geográfica de <i>N. arthriticus</i> . Provincias Biogeográficas: ZT, Zona de transición; PM, Mexicana; PPa, Panámica; PG, Galápagos; PPe, Peruana (Vermeij, 1980b; Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortes, 1998).	58

Figura 13.	Isotermas superficiales y corrientes oceánicas (McLellan, 1975; Tchernia, 1980; Bernard <i>et al.</i> , 1991), que permiten identificar los límites de distribución geográfica de <i>N. magnificus</i> . Provincias Biogeográficas: PG, Galápagos (Vermeij, 1980b; Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortes, 1998).	59
Figura 14.	Corredor Panámico del Terciario (en oscuro) antes de que América Central emergiera (en claro) en el Plioceno temprano (Fuente Smith, 1991).	62
Figura 15.	Proporción de loci polimórficos y monomórficos expresados en el análisis genético aplicado a las poblaciones de <i>N. subnodosus</i> (A) y de <i>N. arthriticus</i> (B).	68
Figura 16.	Distribución de las frecuencias alélicas en los loci polimórficos de las tres poblaciones de <i>N. subnodosus</i> . GN: Guerrero Negro; LP: La Paz; BA: Bahía de los Angeles y de la población de <i>N. arthriticus</i> P: Isla Lobos de Tierra, Perú. A: Got-1; B: Pgm; C: Lap-1; D: Lap-2; E: Mdh-1; F: Mdh-2; G: Pgi; H: Pep-1; I: Pep-3; J: Me-1; K: Gpd; L: Gdh; M: Tpi.	69
Figura 17.	Análisis de agrupamiento por medio del método UPGM, con los coeficientes de distancia genética sin sesgo de Nei (1978), para las poblaciones de <i>N. subnodosus</i> (GN, BA y LP) y la población de <i>N. arthriticus</i> (P).	75
Figura 18.	Diagrama en espacio reducido compuesto por el Componente I y II, donde se aprecian dos grupos bien definidos. A: enjambre apretado compuesto por las tres poblaciones de <i>N. subnodosus</i> BA: 43 ind., GN: 49 ind. y LP: 39 ind.; B: enjambre que representa a la población de <i>N. arthriticus</i> P: 10 ind. El empaquetamiento de los grupos es arbitrario.	80
Figura 19.	Esquema en espacio reducido resultante del Análisis de Discriminantes basado en el ACP, empleando una rotación VARIMAX, que se aplicó a las FEO de las poblaciones de <i>N. subnodosus</i> (BA, GN y LP) y de la población de <i>N. arthriticus</i> (P).	86

Figura 20. Esquema en espacio reducido resultante del Análisis de Discriminantes basado en el ACP, empleando una rotación VARIMAX, que se aplicó a las FEO de las poblaciones de *N. subnodosus* (BA, GN y LP), de la población de *N. arthriticus* (P) y de la población de *L. nodosus* (V).

88

INTRODUCCION

Los pectínidos son un grupo de moluscos que soportan importantes pesquerías en el mundo (Reyes-Sosa, 1990; Lobos *et al.*, 1994; Freitas *et al.*, 1995; Farías *et al.*, 1997; Lombeida, 1999). Su importancia económica radica en la venta del músculo aductor y en la posibilidad de obtener mediante cultivo, larvas y reproductores durante todo el año. Su tasa de crecimiento es alta durante el primer año de vida, aunque puede variar dentro de una misma especie dependiendo de la disponibilidad de alimento, las corrientes marinas o la temperatura del agua (Mottet, 1978; Acosta y Román, 1994).

En el mercado mundial, los pectínidos representan más de un millón de toneladas en peso fresco (Félix-Pico, 1993). Algunas de las especies que se explotan comercialmente son: *Patinopecten yessoensis* en Japón (Imai, 1978), *Pecten maximus* en España (Roman y Pérez, 1976), *Argopecten irradians* en Estados Unidos y China (FAO, 1990; Castagna, 1975), *Argopecten gibbus* en Estados Unidos (Costello *et al.*, 1973), *Placopecten magellanicus* en Canadá (FAO, 1990), *Chlamys purpurata* en Chile y Perú (Disalvo *et al.*, 1984) y *Chlamys asperrimus* en Tasmania (Rose y Dix, 1984).

En el Pacífico Mexicano, de aproximadamente 28 especies de pectínidos, sólo *Pecten vogdesi*, *Argopecten circularis* y *Nodipecten subnodosus*, son de

importancia comercial (Reyes-Sosa, 1990; CYTED, 1999). Estas especies habían sido extraídas para consumo local en la costa occidental del Golfo de California hasta hace dos décadas, cuando su extracción se convirtió en una actividad comercial de mayor escala (Chávez-Villalba y Cáceres-Martínez, 1992; Cáceres-Martínez *et al.*, 1993). Con el incremento en la actividad pesquera, algunos de los bancos naturales de estas especies se extinguieron localmente y otros disminuyeron su tamaño drásticamente (Baqueiro *et al.*, 1981; Chávez-Villalba y Cáceres-Martínez, 1992; Cáceres-Martínez *et al.*, 1993; CYTED, 1999).

Debido a las circunstancias particulares que rodean la pesquería de *P. vogdesi*, *A. circularis* y *N. subnodosus*, en años recientes se han realizado estudios sobre nuevas técnicas acuiculturales que están basadas en la producción de larvas y juveniles, principalmente para *A. circularis* y recientemente en *N. subnodosus* (Alfonsi y Pérez, 1998; Lodeiros *et al.*, 1998; CYTED, 1999). El objetivo de estos estudios es evitar las graves consecuencias ecológicas, económicas y sociales derivadas de la extracción irracional de este recurso (Mottet, 1978; Baqueiro *et al.*, 1981; Reyes, 1986).

Sinopsis Biológica de *Nodipecten subnodosus*

Nodipecten subnodosus (Sowerby, 1835), es uno de los pectínidos más atractivos de la zona tropical occidental de América y de los más grandes que existen. Alcanza una longitud de 175 mm y un diámetro de 75 mm (Keen, 1971). Para esta especie, existe una pesquería bien desarrollada en la Reserva de Vizcaíno, B.C., México. Instituciones, públicas y privadas, han intentado su cultivo (Chávez-Villalba y Cáceres-Martínez, 1992; Cáceres-Martínez *et al.*, 1993); entre éstas, se encuentran las experiencias realizadas por el Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la UABC.

Esta especie presenta una discutible ubicación taxonómica. De acuerdo con Abbot (1974) y Andrews (1992), pertenece al género *Lyropecten*, subgénero *Nodipecten*. Este subgénero se caracteriza por agrupar organismos que presentan conchas pesadas con grandes costillas radiadas. Recientemente Marshall (1995), elevó al subgénero *Nodipecten* en el ámbito de género y provocó que las especies que antes integraban al género *Lyropecten* ahora se encuentren en géneros diferentes. Su ubicación taxonómica siguiendo el criterio de Smith (1991), Marshall (1995) y Coan *et al.* (2000), se presenta a continuación:

Filum Mollusca
Clase Bivalvia
Subclase Lamellibranchiata
Orden Anisomyaria
Súper familia Pectinacea
Familia Pectinidae
Género *Nodipecten*
Especie *subnodosus*

Con objeto de evitar confusiones respecto a la ubicación taxonómica de *N. subnodosus*, debido a que en la literatura se emplean sinónimos diferentes dependiendo del autor que la cite, en este trabajo se empleará el criterio de Smith (1991), Marshall (1995) y Coan *et al.* (2000) para referirse a esta especie. Ejemplos de los sinónimos que se aplican a esta especie se encuentran en Abbott (1970), Keen (1971), Abbott (1974), Abbott (1978), Andrews (1992), Marshall (1995) y Hutsell (1998).

La especie *N. subnodosus* presenta una gama de colores en la concha, que van del morado al blanco, así como líneas púrpura o sombras brillantes de color naranja o magenta (Keen, 1971). Presenta de 10 a 11 costillas muy conspícuas en las valvas, algunas de éstas con grandes nódulos (Keen, 1971; Abbott, 1974). Se distribuye desde la Laguna Ojo de Liebre, B. C., México, hasta Perú (Keen, 1971), en fondos blandos y someros, hasta una profundidad de 15 m (Bernard, 1988; Félix-Pico, 1993).

En cuanto a su estructura interna, *N. subnodosus* presenta bien diferenciados el músculo aductor, la glándula digestiva, las branquias y las gónadas. Estas últimas, en la mayoría de los bivalvos son estructuras pareadas, pero al madurar se fusionan en una sola masa, tal y como se observa en esta especie (Fig. 1). En los pectínidos y en particular para *N. subnodosus*, esta masa es independiente y bien diferenciada del resto de los órganos, siendo la sección masculina de color crema y la femenina de color naranja brillante (Fig. 1) (Carvajal-Rascon, 1987; Ortiz-Cuel, 1994).

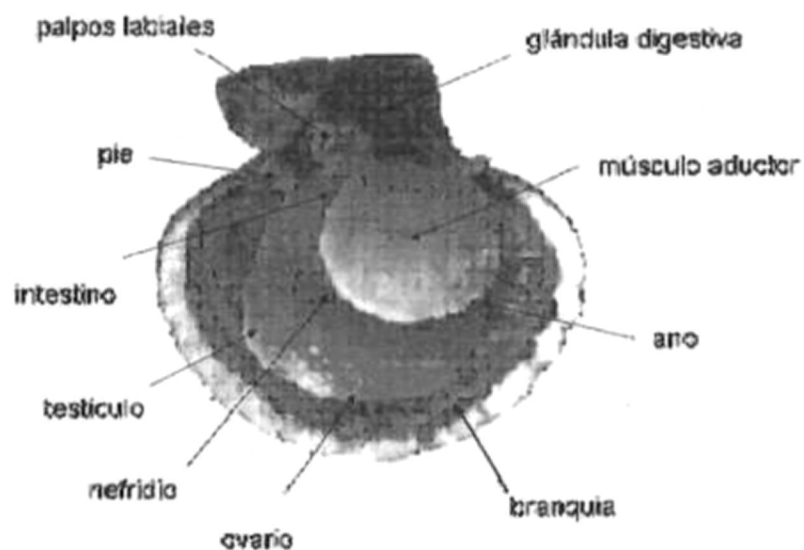


Fig. 1. Algunas estructuras internas de *N. subnodosus* (vista desde el lado izquierdo).

Los gonoductos en los pectínidos son pareados, simples, cortos y se abren dentro de los nefridios o en la cavidad del manto cerca de los nefridios. La gametogénesis es relativamente continua o puede ocurrir en ciclos estacionales

con períodos de descanso, durante los cuales los gametos no liberados son reabsorbidos (Ortiz-Cuel, 1994). La liberación de gametos responde a los cambios estacionales de la temperatura del agua, la presencia de alimento o la presencia de esperma u óvulos conespecíficos (Ortiz-Cuel, 1994; Velasco-Blanco, 1997).

Debido a que, la liberación de gametos es parcial en *N. subnodosus*, los organismos realizan varios desoves en lapsos cortos y alternados. Por presentar alternancia en la expulsión de los gametos y debido a que algunos no son expulsados de los gonoductos, la autofecundación está presente en esta especie hermafrodita (Carvajal-Rascon, 1987; Ortiz-Cuel, 1994; Velasco-Blanco, 1997).

En condiciones de laboratorio, el acondicionamiento de adultos para alcanzar la madurez sexual, se logra en ocho semanas, dependiendo de la condición gonadal inicial del reproductor (Castagna, 1975; Carvajal-Rascon, 1987). La inducción al desove, en organismos maduros sexualmente, se realiza mediante cambios bruscos de temperatura y adición de gametos. La inducción tiene éxito, cuando los reproductores están saludables y bien alimentados (Castagna y Duggan, 1971; Carvajal-Rascon, 1987).

El desarrollo embrionario se inicia con la formación de un cuerpo polar, a temperaturas cercanas a los 26° C (Carvajal-Rascon, 1987) y es similar al del resto de los pectínidos (Disalvo *et al.*, 1984). La tasa de crecimiento larvaria es de 7.55 $\mu\text{m}/\text{día}$. La larva trocófora, se observa a las 19 horas, la larva veliger "D" a las 43 horas, la veliger umbonada a los 10 días y el estadio pediveliger a los 28 días. La tasa de crecimiento de juveniles, es de 8.6 mm mes⁻¹ y la actividad reproductora se inicia, a partir de los 60 mm de largo y 80 g de peso (Carvajal-Rascon, 1987). La densidad poblacional no es un factor que afecte significativamente el crecimiento larvario o la sobrevivencia, pero sí la temperatura y la ración alimenticia (Ortiz-Cuel, 1994; Velasco-Blanco, 1997; Lodeiros *et al.*, 1998).

Distribución Geográfica

La distribución geográfica de las especies se considera el resultado de un proceso, que puede ser observado a diferentes escalas espaciales y que implica variaciones en la densidad de las poblaciones (Alcock, 1979; Slatkin, 1987; Kolasa y Pickett, 1991). Los elementos que integran este proceso y que modifican los límites de distribución geográfica de las especies, son la colonización o expansión de las poblaciones hacia nuevas áreas y la extinción o eliminación de las poblaciones del total o parte del área de distribución (Pielou, 1979).

La área de distribución de una especie, está determinada por una serie de eventos históricos, donde están presentes las barreras biogeográficas (Alcock, 1979). Estas barreras, pueden ser muy conspicuas o poco evidentes y pueden influir en la dispersión de las especies. De acuerdo con lo anterior, el área que ocupa una especie, está determinada por el sitio donde probablemente se originó, así como por el tipo y la escala de las barreras que encontró al dispersarse. Debido a que las especies son originadas en tiempos diferentes y que las barreras aparecen y desaparecen, las combinaciones posibles para el principio teórico descrito, son numerosas (Slatkin, 1987).

Por esta razón, es difícil determinar con exactitud los límites distribucionales de una especie o intentar explicar la razón por la que, se distribuye en una área particular (Pielou, 1979). Esta dificultad radica, en identificar los mecanismos mediante los cuales los factores ambientales (corrientes marinas, temperatura, etc.) y las interacciones bióticas (competencia, depredación, simbiosis, etc.), afectan los procesos de crecimiento y colonización de las poblaciones (Brown y Gibson, 1983; Myers y Giller, 1988; Myers y Giller, 1990).

A escala local, es posible identificar como los procesos ecológicos ejercen influencia sobre los límites de distribución de las poblaciones. Su efecto se observa en el nacimiento, la supervivencia y la dispersión de los individuos que las componen (Mcarthur, 1972; Slatkin, 1987; Myers y Giller, 1988; Rosen, 1988;

Myers y Giller, 1990). La magnitud de estos procesos, depende del hábitat que ocupan las poblaciones dentro del área geográfica de distribución (Slatkin, 1987; Rosen, 1988).

Poco se ha investigado sobre la distribución geográfica de los pectínidos y sobre los procesos que afectan los límites de distribución de sus poblaciones. De los trabajos realizados, destacan los de Bricelj *et al.* (1987), García-Esquivel y Bricelj (1993), Barbeau y Scheibling (1994), Barbeau *et al.* (1994), Krause *et al.* (1994), Stokesbury y Himmelmann (1995), Arsenault y Himmelman (1996); Wilbur y Gaffney (1997). Ninguno de éstos, tiene por objeto de estudio a *N. subnodosus*, ni explica por qué poblaciones ubicadas en diferentes latitudes, presentan diferencias en los caracteres morfométricos y tasas de crecimiento (García-Pámanes F., *com. pers.*)¹.

Variación Genética

La estimación de la variación genética, a partir de información de las proteínas, se basa en evaluaciones de la heterogeneidad de los productos de los genes estructurales de las poblaciones (Selander, 1980; Pasteur *et al.*, 1988; Liu y Chiu, 1998). El polimorfismo que presentan las proteínas presumiblemente es el

¹ García-Pámanes, Fernando, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C., México.

resultado del balance entre los procesos de mutación, migración, deriva génica y selección natural, cuando operan sobre poblaciones, que se encuentran en ambientes temporal o espacialmente variables (Ayala, 1980; Nelson y Hedgecock, 1980; Valentine, 1980; Burton, 1983).

La variación latitudinal en los caracteres fenotípicos de una especie, no siempre presenta un valor adaptativo en las poblaciones y ésta, se percibe como respuesta a un factor ambiental, pero sin influir en la supervivencia de los individuos. Cuando esta variación da lugar a adaptaciones, se considera como respuesta a los ambientes locales presentes a lo largo de una clina (Ayala, 1980). En este sentido, la variabilidad genética es probable que sea el producto de la reacción de las poblaciones, ante los cambios ambientales y puede conducirles eventualmente hacia la adaptación (Dobzhansky *et al.*, 1980; Gosling, 1994). Cuando una población u organismo se adapta, su eficacia biológica se encuentra determinada por la interacción sinérgica entre los fenotipos que la integran y el medio que les rodea (Pianka, 1982; Gosling, 1994).

La variabilidad genética de una población, es descrita al detectar y enumerar las variantes alélicas a partir de una muestra al azar del genoma, donde los genes son asignados a clases discretas y distinguibles del fenotipo (Lewontin, 1974). Esta variabilidad puede ser examinada a través de diversas fuentes, entre ellas las proteínas. El término alozima se emplea para designar a las diferentes

formas de una enzima codificadas por alelos diferentes del mismo locus génico (Zouros, 1975; de la Rosa-Vélez, 1986). Caracterizar la estructura genética de varias poblaciones de una especie, en el ámbito geográfico de su distribución, permite establecer su nivel de variabilidad genética e inferir aspectos biológicos y evolutivos básicos de la misma (Ayala, 1983a; 1983b).

La información que existe sobre la estructura y la variabilidad genética de pectínidos es escasa. Algunos de los trabajos realizados son los de Beaumont *et al.* (1985), Beaumont (1986) y Wilding *et al.* (1998), con *Pecten maximus*; los de Volckaert y Zouros (1989), Patwary *et al.* (1994), Pogson y Zouros (1994), Jones *et al.* (1996), Gjetvaj *et al.* (1997) y Herbinger *et al.* (1998), con *Placopecten magellanicus*; el de Coronado *et al.* (1991), con *Pecten ziczac* y *Lyropecten nodosa*; el de Kenchington *et al.* (1993), con *Placopecten magellanicus* y *Chlamys islandica*; los de Lewis y Torpe (1994) e Insua *et al.* (1998), con *Aequipecten opercularis*; el de Krause *et al.* (1994), con *Argopecten gibbus*; el de Krause y Bricelj (1995), con *Argopecten irradians*; el de Blake y Graves (1995), con *Argopecten irradians* y *Argopecten gibbus*; el de Lodeiros *et al.* (1996), con *Eulova ziczac*; y el de Wilbur *et al.* (1997), con *Patinopecten yessoensis*. De éstos, el de Beaumont *et al.* (1985), Beaumont (1986), Volckaert y Zouros (1989), Coronado *et al.* (1991), Lewis y Torpe (1994), Krause *et al.* (1994), Pogson y Zouros (1994) y Wilding *et al.* (1998), utilizan las alozimas

como técnica de análisis, aunque ninguno tiene como objeto de estudio a *N. subnodosus*.

Variación Morfométrica

La caracterización genética de especies, con morfología susceptible de variación geográfica, presenta una particular significancia, sobre todo, si su estatus taxonómico se fundamenta básicamente en los caracteres morfológicos (Wilbur y Gaffney, 1997; de Queiroz, 2000). La morfología puede ser una herramienta taxonómica útil y objetiva para estas especies, siempre y cuando, su descripción no esté basada únicamente en ésta. De estar así basada, puede producir confusión, debido a que varios taxa despliegan una morfología variable o convergente (Avice, 1980; Wilbur y Gaffney, 1997).

El estudio de la variación morfológica a escala geográfica local, dentro y entre las poblaciones de una misma especie, o aún a escala regional, entre especies muy cercanas filogenéticamente, tiene importancia taxonómica y evolutiva (Johannesson *et al.*, 1993). Separar el efecto de la inducción ambiental del control genético, puede ser uno de los problemas más difíciles de resolver en el análisis de la variación geográfica, particularmente cuando patrones de variación, están correlacionados con variables ambientales (Thorpe, 1976; de Queiroz, 2000).

N. subnodosus es una especie morfológicamente similar a otras especies del género *Lyropecten* y *Nodipecten*, cuyas poblaciones, que la integran a lo largo de su área de distribución, muestran variación morfológica (García-Pámanes F., *com. pers.*)². Como se mencionó en el párrafo anterior, la taxonómica clásica presenta limitación para ubicar a este tipo de especies. Esta limitación puede ser superada, si se emplean otros métodos para diagnosticar su presencia, entre éstos, evaluar el mayor número de caracteres morfológicos medibles y aplicar un análisis cuantitativo exhaustivo (Thorpe, 1976; James y McCulloch, 1990; de Queiroz, 2000).

De acuerdo con la sinopsis biológica de *N. subnodosus*, recientemente se dieron cambios en la ubicación taxonómica de esta especie. Aún cuando la nueva ubicación taxonómica, indica que *Lyropecten* y *Nodipecten* son géneros, las diferencias entre especies y los actualmente géneros, radican en la presencia de costillas, en el número de éstas y en el arreglo nodular. Por ejemplo, *L. nodosus* y *N. subnodosus* se diferencian porque, la primera presenta una costilla más que la segunda y porque las pequeñas costillas son mucho más pronunciadas en *L. nodosus* que en *N. subnodosus* (Keen, 1971; Abbot, 1974; Morris, 1975; Broom, 1976; Smith, 1991; Andrews, 1992). Otro ejemplo se encuentra en *N. arthriticus*, cuya diferencia con respecto a *N. subnodosus*, es presentar de una a dos

² García-Pámanes Fernando, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C., México.

costillas más y un arreglo nodular exclusivo de la valva derecha, el cual en ocasiones, no está presente (Keen, 1971; Abbot, 1974; Broom, 1976; Smith, 1991; Hutsell, 1998; Coan *et al.*, 2000).

Al parecer, desde el punto de vista morfológico convencional, no hay gran problema para la separación entre especies, aunque, los rasgos o características morfológicas de los especímenes empleados por Keen (1971), para realizar la descripción taxonómica de *N. subnodosus*, no son de gran utilidad (Correa-Sandoval A., *com. pers.*)³. Así, las limitaciones de la taxonomía clásica (Simpson, 1961), son evidenciadas porque los especímenes empleados para la descripción, presentan caracteres no bien definidos y porque existen variaciones en el patrón morfológico dentro de una misma especie (Krause *et al.*, 1994).

En este ambiente de inexactitud, es importante aplicar análisis morfométricos, donde se dé un exhaustivo tratamiento a los datos cuantitativos, a la par que se emplean otros exámenes, para despejar las dudas existentes sobre la variación intra e interespecífica. Algunos ejemplos de análisis morfométricos donde se pretende evitar la variación intraespecífica y el sesgo producido por el tamaño y la forma de los individuos, se encuentran en Struhsaker (1968), Newkirk y Doyle

³ Correa-Sandoval Alfonso, Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Ciudad Victoria, Tamps., México.

(1975), Janson y Sundberg (1983), Kabat (1985), Johannesson *et al.* (1993), Boulding y Hay (1993), Krause *et al.* (1994), Mcshane *et al.* (1994) y Wilbur y Gaffney (1997). De éstos, aquellos que estudian a pectínidos son Villalaz (1994); Krause *et al.* (1994) y Wilbur y Gaffney (1997), pero ninguno examina a *N. subnodosus*.

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La especie *N. subnodosus*, presenta una distribución geográfica que comprende latitudes templado-cálidas del Pacífico Nororiental y Suroriental, así como, tropicales del Pacífico Oriental. Los organismos de mayor tamaño, se distribuyen a 10 m de profundidad en el límite más septentrional (García-Pámanes, F. *com. pers.*)⁴ y los de latitudes ecuatoriales, presentan un tamaño menor, distribuyéndose a una profundidad mayor a los 40 m (López Pérez, A. *com. pers.*)⁵. Lo anterior sugiere, la presencia de poblaciones locales diferenciadas, a lo largo del área geográfica de distribución de *N. subnodosus*, situación que no ha sido registrada en la literatura existente. Asimismo, es posible que esta especie descrita como tropical, sea probablemente de aguas templado cálidas pero que su incursión en latitudes tropicales es facilitada por la profundidad. Ambas situaciones representan un problema biogeográfico a despejar.

⁴ García-Pámanes, Fernando, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C., México.

⁵ López-Pérez, Andrés, Universidad del Mar, Puerto Angel, Oax. México.

Aunado al problema biogeográfico, se encuentra el componente genético, al requerirse de evidencia que demuestre, la presencia de estructura genética en *N. subnodosus*, sugerida por la variación intraespecífica observada para esta especie. Asimismo, al considerar la problemática taxonómica que prevalece para este grupo, el análisis genético permitirá realizar una aproximación, respecto a la relación que mantienen las especies que integran al género *Nodipecten*, entre estas *N. subnodosus* y *N. arthriticus*. Por otro lado, al considerar que *N. subnodosus* se extrae comercialmente desde hace dos décadas y que existe interés de establecer su cultivo, describir su variabilidad genética, brindará elementos para dar un manejo más adecuado a este recurso.

Ligado al problema genético, se encuentra el examinar las relaciones morfométricas, entre las especies y las poblaciones de los géneros *Nodipecten* y *Lyropecten*. Tal es el caso, de *N. subnodosus*, *N. arthriticus* y *L. nodosus*. Comparar los resultados genéticos y morfométricos, sobre una base biogeográfica, despejará dudas importantes respecto a la incertidumbre taxonómica y la variabilidad morfológica intra e interespecífica, que presentan los pectínidos de importancia comercial en América, en particular para *N. subnodosus*.

La presente investigación pretende realizar un análisis biogeográfico-ecológico de los géneros *Nodipecten* y *Lyropecten* para las costas de América. Obtenida la

información referente a la distribución geográfica de las especies que integran a estos géneros, se analizará la estructura genética de tres poblaciones de *N. subnodosus* procedentes del límite más septentrional de su área de distribución y de una población de *N. arthriticus* procedente de la Isla Lobos de Tierra, Perú, sitio ubicado en el límite sur del área de distribución de esta especie. Complementariamente, se aplicará un análisis biométrico, que intentará establecer las relaciones morfométricas entre las poblaciones de *N. subnodosus* y entre esta especie, con las poblaciones de *N. arthriticus* y *L. nodosus*, especies cercanas filogenéticamente.

La información obtenida por los análisis biogeográfico, genético y morfométrico, aportará nuevos elementos sobre la biología de *N. subnodosus*, además presentará algunas aproximaciones, sobre los procesos que han configurado su distribución actual. Por otro lado, identificará los posibles nexos filogenéticos de esta especie con *N. arthriticus* y *L. nodosus*, aportando información que será útil tanto para los laboratorios, donde se pretende cultivar a *N. subnodosus*, como para las cooperativas pesqueras, que actualmente explotan las poblaciones de esta especie en la Reserva de Vizcaino, Baja California Sur, México.

OBJETIVOS

En el presente estudio se plantearon los siguientes objetivos

- Realizar el análisis biogeográfico-ecológico de los géneros *Nodipecten* y *Lyropecten* en las costas del Pacífico y Atlántico de América, haciendo énfasis en *N. subnodosus*.
- Caracterizar genéticamente a tres poblaciones de *N. subnodosus* y a una población de *N. arthriticus*. Asimismo, estimar los valores de distancia genética de las cuatro poblaciones y explorar la estructura genética de las poblaciones de *N. subnodosus*.
- Determinar la relación morfométrica entre las tres poblaciones de *N. subnodosus*, así como, entre esta especie y las poblaciones de *N. arthriticus* y *L. nodosus*.

MATERIALES Y METODOS

Esta sección consta de tres partes, la primera integra la metodología para realizar el análisis biogeográfico de los géneros *Lyropecten* y *Nodipecten*. La segunda, comprende la metodología para efectuar el análisis genético de las poblaciones de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*. La tercera, se compone de la metodología para realizar el análisis morfométrico de las poblaciones de *N. subnodosus*, *N. arthriticus* y *L. nodosus*. El orden descrito es aplicado a las secciones de resultados y discusión.

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO-ECOLÓGICO

Con objeto de integrar y sistematizar la información disponible para los géneros *Nodipecten* y *Lyropecten*, se revisó la bibliografía relacionada con la taxonomía, ecología, cultivo, áreas de distribución geográfica y paleodistribución de las especies que integran a estos dos géneros, en el continente americano. La revisión comprendió desde finales de 1800, hasta el año 2001 y se efectuó en bancos de información especializados, como Zoological Records, Current Contents, BIOSIS y ASFA.

También, se consultaron las tesis de licenciatura y posgrado de diversas instituciones, como el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) y

la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS), en México. De igual forma, se utilizó el Internet para buscar información sobre la distribución geográfica, hábitat y paleoambiente, de las especies que integran a los dos géneros en estudio.

El reconocimiento de las especies comprendió dos etapas, la primera, correspondió a la revisión de las colecciones malacológicas, de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC), Ensenada, México (*N. subnodosus* GN.1-GN.35, LP.1-LP.40, BA.1-BA.49); de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México (*N. subnodosus* P.3); del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Tamaulipas, México (*L. nodosus* 6706, 670, 6708); del Museo de Historia Natural, de la Universidad de San Marcos del Perú, Lima, Perú (*N. arthriticus* P.1-P.10); y del Centro de Investigaciones Marinas, de la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, Falcón, Coro, Venezuela (*L. nodosus* V.1-V.33).

La segunda etapa, consistió en la recolecta de ejemplares, en sitios descritos dentro del área de distribución, de algunas de las especies que integran a estos dos géneros. En México, se recolectó en el límite norte del área de distribución de *N. subnodosus* (Guerrero Negro, Baja California; Bahía de los Angeles, Baja California; y La Paz, Baja California Sur). También, se recolectaron individuos de *N. arthriticus*, procedentes del límite sur de su área de distribución (Isla Lobos de

Tierra, Perú). De igual forma, fueron recolectados ejemplares de *L. nodosus*, a lo largo de la costa occidental de Venezuela. Todos los especímenes recolectados, fueron identificados y depositados en la colección malacológica de la UABC, Ensenada, México.

Con objeto de evitar la actual confusión taxonómica, debida a los coleccionistas de conchas, se seleccionó a los autores reconocidos académica y científicamente, para ubicar taxonómicamente a *Nodipecten* y *Lyropecten*. Así, su ubicación taxonómica y la de las especies que los integran, siguió el criterio de Smith (1991), Marshall (1995) y Coan *et al.* (2000). La descripción de las especies, siguió el criterio de Keen (1971), para el Pacífico Oriental y el de Abbott (1974), para el Atlántico Occidental. Otros autores como Morris (1975), Broom (1976), Bernard (1988), Bernard *et al.* (1991), Skoglund (1991), Andrews (1992) y Coan *et al.* (2000), fueron utilizados para comparar las descripciones.

Para la clasificación de las provincias biogeográficas, se empleó el criterio propuesto por Vermeij (1980b), Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortés (1998) y Correa-Sandoval (2002), para el Pacífico Oriental y el de Vermeij (1980b), para el Atlántico Occidental. Considerando la importancia de los parámetros ambientales, en la distribución de las especies marinas bentónicas, se seleccionaron las corrientes y las temperaturas superficiales, por ser las variables que proveen un marco, para la distribución de los parámetros

ambientales marinos (Valentine 1973). La descripción del comportamiento estacional de estos factores físicos oceanográficos, fue obtenida de McLelland (1975) y Bernard *et al.* (1991).

Con el fin de realizar una interpretación objetiva, de la distribución actual de las especies que integran a los dos géneros en estudio, se examinó su paleodistribución del Oligoceno (36×10^6 años), al Cuaternario (1×10^4 años). La información referente a este tópico, fue obtenida de Arnold (1906), Hanna (1926), Jordan y Hertlein (1926), Hoots (1931), Davies (1934), Woodring (1938), Cox (1942), Woodford (1942), Anderson (1950), Durham (1950), Moore *et al.* (1952), Olson (1961), Radovich (1961), Parker (1964), Durham y Yerkes (1964), Hertlein (1966), Woodring (1966), Abbott (1966), Strachan *et al.* (1968), Addicott (1969a; 1969b; 1970; 1974), Masuda y Addicott (1970), Vedder (1972), Hunter y Bartok (1974), Hunter (1978), Smith y Zinsmeister (1982), James (1984), Smith (1991) y Piazza y Robba (1994).

ANÁLISIS GENÉTICO

Procedencia de las Muestras

Con objeto de efectuar el análisis genético de *N. subnodosus*, se recolectaron ejemplares que procedieron de las localidades Guerrero Negro, B.C., México

(27° 45" N y 114° 13" W), sitio ubicado en la costa Pacífico de la Península de Baja California; Bahía de los Angeles, B.C., México (28° 55" N y 113° 30" W) y La Paz, B.C.S., México (26° 15" N y 111° 30" W), ambos sitios ubicados dentro del Golfo de California. Las características oceanográficas de la costa Pacífico de Baja California y del Golfo de California se describen en el Apéndice I. En cuanto a la población de *N. arthriticus*, los ejemplares fueron recolectados en la isla Lobos de Tierra, Perú (6° S y 81° W) (Fig. 2).

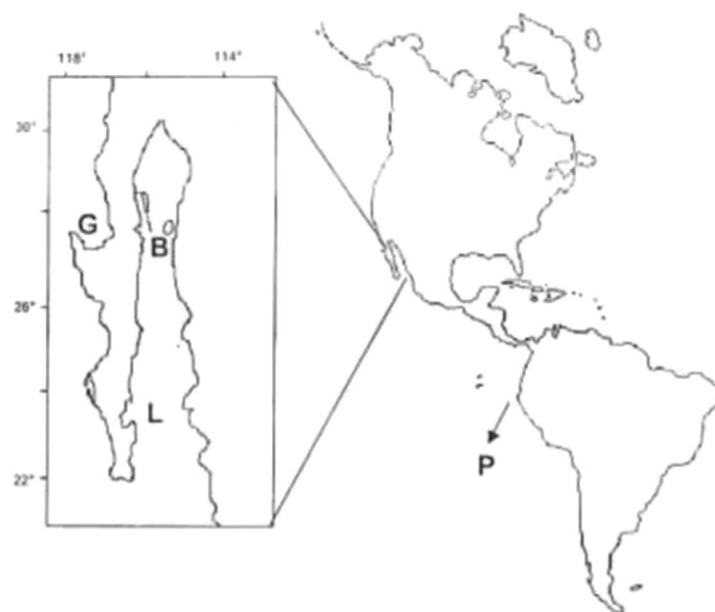


Fig. 2. Localidades de donde proceden los ejemplares recolectados de *N. subnodosus*: **G**) Guerrero Negro, B.C., México, **L**) La Paz, B.C.S., México, **B**) Bahía de los Angeles, B.C., México; y de *N. arthriticus*: **P**) Isla Lobos de Tierra, Perú.

La recolecta, se realizó manualmente mediante buceo autónomo, en las cuatro localidades y se efectuó, en el periodo comprendido de junio de 1999 a abril del 2000. En las localidades, se recolectó el mayor número de organismos posible, de esta forma la muestra para Guerrero Negro, B.C., se integró por 49 individuos, para Bahía de los Angeles, B.C. por 43, para La Paz, B.C.S. por 39 y para la isla Lobos de Tierra, Perú por 10.

Los ejemplares vivos de *N. subnodosus*, fueron congelados a -40° C en el sitio donde se recolectaron. Posteriormente, fueron transportados, en hieleras cerradas herméticamente, al Laboratorio de Genética de Poblaciones y Biología Molecular del Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO), de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC). Una vez en el Laboratorio y puesto que la transportación provocó que sufrieran descongelamiento, se les congeló a -40° C para su posterior análisis. El almacenamiento de los ejemplares nunca excedió de un mes.

A los ejemplares de *N. arthriticus*, se les aplicó el procedimiento descrito anteriormente, pero para su transportación, fue necesario guardarlos dentro de una hielera que contenía hielo seco (CO_2 sólido), con objeto de que la temperatura se mantuviera por debajo de los -10° C. La hielera fue cerrada herméticamente y de esta forma, los ejemplares se conservaron durante la transportación desde el Perú hasta Ensenada, México.

Métodos Electroforéticos

En el laboratorio, los organismos fueron descongelados parcialmente con objeto de remover los epibiontes y prepararlos para la disección. El descongelamiento parcial permitió efectuar, además de una disección rápida, la separación con relativa facilidad de la glándula digestiva y el músculo aductor, órganos empleados para obtener el homogenizado. El descongelamiento parcial, también evitó la posible contaminación entre órganos, al momento de ser extraídos del tejido blando de los ejemplares.

Los órganos ya extraídos, fueron colocados sobre cajas de Petri, donde se seccionó una fracción de aproximadamente 7 g para homogenizarse, el resto fue congelado a -78°C . En algunos casos, fue necesario emplear la totalidad de la glándula digestiva debido a sus dimensiones. La homogenización se realizó con un homogenizador de tejidos Tissue Terator 985-370, de velocidad variable y requirió, de una solución amortiguadora de TRIS-HCl 0.2 M pH 8.0, conteniendo 2 mg ml^{-1} de PMSF, cuya función fue romper las paredes celulares del tejido e inhibir la actividad de las proteasas (Abreu-Grobois, 1983; Correa-Sandoval, 1991). En todos los casos, la solución amortiguadora se adicionó en una relación de 1:1.5, con respecto al tejido homogenizado.

Como medida complementaria, para evitar la degradación de las enzimas al momento de ser extraídas del tejido, el homogenizado se realizó sobre hielo. Obtenido el homogenizado, se centrifugó a 12857 x G (10000 RPM) durante 20 min a 4° C. El sobrenadante obtenido, se decantó en tubos eppendorf de 1.5 mL etiquetados previamente y se almacenó a -75° C. El volumen del sobrenadante obtenido por órgano, requirió de 4 a 5 tubos eppendorf, en todos los casos.

Debido a que nunca antes se había realizado el análisis alozimático a *N. subnodosus*, fue necesario estandarizar la técnica. En esta tarea, se emplearon los protocolos descritos por Abreu-Grobois (1983), para *Artemia* sp., por de la Rosa-Vélez (1986), para *Crassostrea virginica*, por Correa-Sandoval (1991), para *Artemia franciscana*, por Krause et al. (1994), para *Argopecten gibbus* y por Licona-Chávez (1999), para *Haliotis rufescens*. La selección de los protocolos correspondió a su disponibilidad y a la necesidad de completar un número mayor a 30 loci expresados. Concluida la estandarización, el protocolo electroforético se integró por 7 sistemas amortiguadores, 23 sistemas enzimáticos y 37 loci fueron expresados (Tabla 1).

Para realizar los ensayos electroforéticos, se emplearon 33 de los 37 loci expresados. Fueron descartados Ldh y Acp, por presentar poca definición en los zimogramas, así como, Lap-3 y Amy-3, por no haberse expresado en la

población de *N. arthriticus*. Los sistemas amortiguadores empleados en los ensayos electroforéticos, se describen en la tabla 2.

Tabla 1. Relación de sistemas amortiguadores, condiciones eléctricas iniciales, duración de los ensayos y loci expresados durante la estandarización de la técnica electroforética para *N. subnodosus*. Organos empleados (M): músculo aductor. (G): glándula digestiva.

Sistema Amortiguador	Condiciones Eléctricas Iniciales			Duración (horas)	Loci Expresados
	(mA)	(volts)	(watts)		
TEB pH 8.6	50	200	50	6	Pgm (M) Lap-1; Lap-2; Lap-3(G) Est-D (G)
TEC pH 7.1	50	190	50	6	6Pgdh (M) Mdh-1;Mdh-2 (M) Est-2; Est-3 (M)
TEC pH 6.5	50	190	50	6	Got-1; Got-2 (M) Ldh (M)
POULIK	35	350	50	15	Pgi (M) Pep-1; Pep-2; Pep-3 (M) Alp (G)
TC pH 8.0	50	200	50	8	Acp (G) Gpd (M) Me-1; Me-2,(M) Fum-1; Fum-2 (M) Xdh (M)
TEB pH 9.0	40	450	50	8	Gdh (M) Sod-1; Sod-2 (M y G) Amy-1; Amy-2; Amy-3(G) Tpi (M)
TME pH 7.8	100	70	15	20	Mpi-1; Mpi-2 (M) Hk (M) Idh-1; Idh-2 (M)

Tabla 2. Sistemas amortiguadores empleados para el análisis electroforético de los diferentes sistemas enzimáticos ensayados para *N. subnodosus* y *N. arthriticus*.

Clave	Sistema amortiguador	Electrodo	Gel
A	TEB Ph 8.6	242.28 g Tris	24.24 g Tris
		56.00 g ácido bórico	5.60 g ácido bórico
		23.96 g Na-EDTA	2.40 g Na-EDTA
		4 l H ₂ O destilada	4 l H ₂ O destilada
B	TEC pH 7.1 y	65.40 g Tris	a) Solución stock 16.35 g Tris
		36.04 g ácido cítrico	9.04 g ácido bórico
		1.84 g Na-EDTA	6.90 g Na-EDTA
		4 l H ₂ O destilada	1 l H ₂ O destilada
C	TEC pH 6.5	Ajustar pH 7.1 y 6.5	b) Diluir 1:15 solución stock Ajustar pH 7.1 y 6.5
D	POULIK	74.20 g ácido bórico	36.84 g Tris
		9.60 g NaOH	4.20 g ácido cítrico
		4 l H ₂ O destilada	4 l H ₂ O destilada
		Ajustar pH 8.2	Ajustar pH 8.7
E	TC pH 8.0	75.08 g Tris	
		33.04 g ácido cítrico	Diluir 1:14 buffer del electrodo
		4 l H ₂ O destilada	
F	TEB pH 9.0	42.16 g Tris	42.16 g Tris
		21.52 g ácido bórico	21.52 g ácido bórico
		1.48 g Na-EDTA	1.48 g Na-EDTA
		4 l H ₂ O destilada	4 l H ₂ O destilada
G	TME pH 7.8	48.16 g Tris	
		46.40 g ácido málico	
		14.88 g Na-EDTA	Diluir 1:10 buffer del electrodo.
		16.24 g MgCl ₂ ·6H ₂ O	Ajustar pH con NaOH 40%
		20.00 g NaOH	
		4 l H ₂ O destilada	

En los ensayos, se empleó el sistema de gel de almidón hidrolizado al 10.5%. El procedimiento de preparación consistió en: i) hervir 400 mL, de un total de 600

mL, de la solución amortiguadora, ii) mezclar 60 g de almidón, en los 200 mL restantes, iii) mezclar vigorosamente, la solución en ebullición con la solución de almidón, iv) aplicar vacío durante 40 s para eliminar burbujas, v) vaciar el contenido en una placa de acrílico, para obtener una película de espesor homogéneo y colocar los peines antes de su solidificación, vii) cubrir con plástico y refrigerar a 4° C (Mora de la Torre, 1997; Rodríguez-Cortes, 1998). Para evitar la alteración en la porosidad de la matriz de los geles, éstos se elaboraron unas horas antes de su uso.

Los procedimientos técnicos aplicados a los ensayos electroforéticos, fueron los descritos por Abreu-Grobois y Beardmore (1980), Abreu-Grobois (1983), Correa-Sandoval y de la Rosa-Vélez (1996) y Rodríguez (1998). A diferencia de éstos, en el presente estudio, los geles fueron cargados tanto con mechas de papel filtro Whatman No. 3, de 1 x 9 mm, como con peines de 36 dientes. Las mechas, fueron empleadas para cargar los geles preparados con el sistema POULIK y los peines, se emplearon para el resto de sistemas amortiguadores. Otra diferencia, consistió en registrar la distancia máxima de migración de los sistemas enzimáticos, para colocar dos peines en un solo gel y así, ensayar dos sistemas enzimáticos diferentes (Correa-Sandoval, 1991). Esta modificación permitió economizar tiempo, reactivos y facilitó la manipulación de los geles. Los sistemas enzimáticos ensayados se detallan en la tabla 3.

Tabla 3. Total de sistemas enzimáticos ensayados por el análisis electroforético realizado a las poblaciones de *N. subnodosus* y a la de *N. arthriticus*. Se denota la ecuación del sistema enzimático, su abreviatura, su estructura cuaternaria, la clave del sistema amortiguador empleado y el número de loci expresados por sistema.

Ecuación	Sistema enzimático	Abreviatura	Estructura cuaternaria	Sistema amortiguador	No. de loci expresados
E.C.1.1.1.8	Glicerol-3-fosfato deshidrogenasa	GPD	Dimérica	E	1
E.C.1.1.1.27	Lactato deshidrogenasa	LDH	Tetramérica	C	1
E.C.1.1.1.37	Malato deshidrogenasa	MDH	Dimérica	B	2
E.C.1.1.1.40	Enzima Mállica	ME	Tetramérica	E	2
E.C.1.1.1.42	Isocitrato deshidrogenasa	IDH	Dimérica	G	2
E.C.1.1.1.44	Fosfogluconato deshidrogenasa	6PGDH	Dimérica	B	1
E.C.1.1.1.204	Xantina deshidrogenasa	XDH	Tetramérica	F	1
E.C.1.4.1.3	Glutamato deshidrogenasa	GDH	Hexamérica	F	1
E.C.1.15.1.1	Superóxido dismutasa	SOD	Dimérica	F	2
E.C.2.6.1.1	Glutamato-oxalacetato transaminasa	GOT	Dimérica	C	2
E.C.2.7.1.1	Hexoquinasa	HK	Monomérica	G	1
E.C.2.7.5.1	Fosfoglucomutasa	PGM	Monomérica	A	1
E.C.3.1.1.1	Esterasa	EST	Monomérica	C	2
E.C.3.1.1.1	Esterasa-D	EST-D	Dimérica	B	1
E.C.3.1.3.1	Fosfatasa alcalinas	ALP	Dimérica	E	1
E.C.3.1.3.2	Fosfatasa acida	ACP	Monomérica	E	1
E.C.3.2.1.1	Amilasas	AMY	Monomérica	F	3
E.C.3.4.1.1	Leucin amino peptidasa	LAP	Monomérica	A	3
E.C.3.4.11 ó 13	Peptidasas	PEP	Dimérica	D	3
E.C.4.2.1.2	Fumarato hidratasa	FUM	Tetramérica	F	2
E.C.5.3.1.1	Triosa fosfato isomerasa	TPI	Dimérica	G	1
E.C.5.3.1.8	Manosa fosfato isomerasa	MPI	Monomérica	G	2
E.C.5.3.1.9	Glucosa fosfato isomerasa	PGI	Dimérica	D	1

El cargado de los geles consistió, para el sistema amortiguador POULIK (D), en empapar las mechas de filtro Whatman con las muestras e insertarlas con la cara expuesta al ánodo. Para esto, se realizó un corte transversal practicado en el primer tercio del gel cerca del extremo catódico. Posteriormente, las dos secciones del gel se unieron fuertemente para sujetar las mechas. Para el resto de sistemas amortiguadores (A, B, C, E, F y G), el cargado de los geles se realizó inyectando de 45 a 50 μL de muestra, en las hendiduras practicadas con los peines.

Independientemente del método para cargar los geles, las muestras de las poblaciones examinadas fueron alternadas dentro de un mismo gel y desfasadas de uno a otro, para evitar sesgos al momento de efectuar la lectura de los zimogramas (Fig. 3).

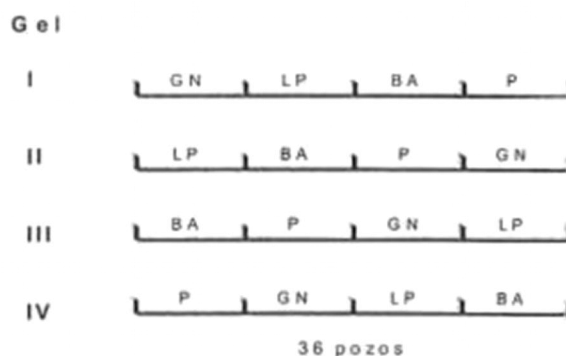


Fig. 3. Esquema que muestra la forma en como fueron cargados los geles para el análisis electroforético de las poblaciones de *N. subnodosus* (GN, BA y LP) y de *N. arthriticus*. (P) Dentro de un mismo gel se alternaron las cuatro poblaciones examinadas y de un gel a otro las poblaciones fueron desfasadas un sitio a la vez.

Cargados los geles, se colocaron dentro de celdas para electroforesis en una placa horizontal de acrílico. Se empleó papel filtro Whatman No. 1, para conectar los extremos anódico y catódico del gel a la solución amortiguadora del electrodo. Una fuente de poder "Microprocessor Power Supply" HBI de 1000 volts, se utilizó para conectar en serie las celdas dentro de un refrigerador para electroforesis, cuya temperatura fue previamente estabilizada a 4° C. Las condiciones eléctricas iniciales y los tiempos de duración de los ensayos electroforéticos se detallan en la tabla 4.

Tabla 4. Condiciones eléctricas iniciales y tiempos de duración de las electroforésis para cada uno de los sistemas amortiguadores empleados en el análisis electroforético de *N. subnodosus* y *N. arthriticus*.

Sistema amortiguador	Condiciones eléctricas			Tiempo de electroforesis (horas)
	mA	volts	watts	
A	50	200	50	6
B	50	190	50	6
C	50	190	50	6
D	35	350	50	15
E	50	200	50	8
F	40	450	50	8
G	100	70	15	20

El colorante azul de bromofenol al 0.002 %, se empleó como un indicador de la migración de las enzimas. Debido a que durante la electroforesis, se emplean las propiedades catalíticas de las enzimas para revelar su presencia (Pasteur *et al.*, 1988) y que su actividad, va disminuyendo cuando éstas se ven expuestas a periodos alternados de congelación y descongelación. En el presente estudio,

no se excedió en más de dos ocasiones el uso de un mismo tubo ependorff, conteniendo 0.5 mL de homogenizado.

Al término de la electroforesis, la placa de la celda fue retirada y se obtuvo por cada gel, un mínimo de cinco rebanadas de 2 mm de espesor. La primera rebanada, fue desechada debido a los defectos de superficie que afectan la resolución (Ayala *et al.*, 1972; de la Rosa-Vélez, 1986), las rebanadas restantes se utilizaron para efectuar las tinciones histoquímicas.

Ensayos enzimáticos

El desarrollo de los zimogramas, mediante técnicas de tinción histoquímica, consiste en incubar el gel donde se efectuó la electroforesis, con una mezcla de reacción que incluye, el substrato específico de la enzima que se quiere revelar, las coenzimas o los cofactores requeridos en la reacción y un amortiguador al pH óptimo de reacción de la enzima. Las zonas de actividad, que se tiñen mediante un colorante adecuado, se expresan como bandas en el gel. Se presenta como ejemplo la figura 4.

Los sistemas enzimáticos ensayados en el presente estudio, se eligieron al azar con respecto a su función metabólica, las únicas restricciones fueron contar con los reactivos específicos y la claridad en la resolución de los zimogramas. Las

fórmulas de tinción que se emplearon se describen en el apéndice II, el volumen que se especifica permite teñir 1 gel.

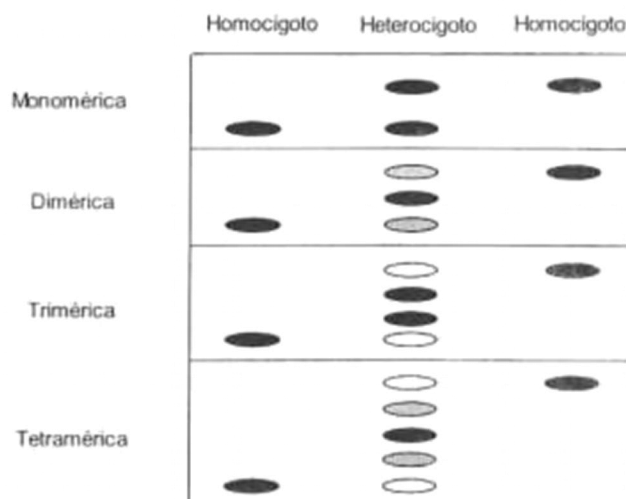


Fig. 4. Diagrama de los patrones característicos esperados para las isozimas en homocigotos y heterocigotos. Se describe el patrón para enzimas que presentan una estructura cuaternaria monomérica, dimérica, trimérica y tetramérica (Harris y Hopkins, 1978)

Los zimogramas obtenidos, a partir de su revelado para enzimas específicas, muestran bandas coloreadas que representan zonas de actividad enzimática, también denominadas electromorfos (Hunter y Markert, 1957; King y Ohta, 1975). En el caso de sistemas multilocus, se discriminó entre loci cuando la variación de los fenotipos, dados por las zonas de actividad, no se afectaban entre sí, o cuando la variación fenotípica en una zona era independiente de la otra. La variación entre alozimas de un mismo locus, se registró al considerar homocigotos, a aquellos individuos cuyo fenotipo consistía de una sola banda

con determinada movilidad y heterocigotos, a aquellos individuos que, dependiendo de la estructura cuaternaria de la enzima (Tabla 3), presentaban por ejemplo, dos bandas para los monoméricos, o tres bandas para los diméricos (Fig. 4)

Los loci génicos estudiados, fueron nombrados según la abreviatura aplicada a los sistemas enzimáticos en minúsculas. Los zimogramas fueron leídos utilizando la designación alélica A, B, C, etc., para describir al alelo que ha alcanzado la distancia mayor al ánodo desde el origen, esto con base en la opción 1 del programa BIOSYS-1 (Swofford y Selander, 1989). En el caso de sistemas que presentan más de un locus en el zimograma, éstos fueron numerados en orden ascendente, desde los más anódicos hasta los más catódicos. Aquellos alelos cuya frecuencia fue menor a 0.01, se consideraron raros (Bulmer, 1971; de la Rosa-Vélez 1986).

Las frecuencias electromórficas, se tradujeron en frecuencias alélicas, estableciéndose entonces las frecuencias genotípicas correspondientes a modelos electromórficos. Por las limitaciones discriminatorias de la técnica para distinguir la variación entre alozimas, los alelos designados pueden corresponder a grupos de isoalelos (de la Rosa-Vélez, 1986).

Mediante el programa BIOSYS-1 (Swofford y Selander, 1989), se obtuvieron los principales estimadores genéticos examinados para las poblaciones de *N. subnodosus* y *N. arthriticus*. Se empleó el programa GENEPOP 1.0 (Raymond y Rousset, 1994) para obtener, además de los mismos estimadores que el BIOSYS, el archivo de entrada para el programa FSTAT 2.9.1 (Goudet, 2000). Este último, permitió calcular los valores F de Wrigth para las tres poblaciones de *N. subnodosus*.

Las frecuencias alélicas por locus entre poblaciones, se obtuvieron a través del programa BIOSYS-1 (Swofford y Selander, 1989). Estas, se compararon con las frecuencias alélicas esperadas, de acuerdo al modelo de equilibrio de Hardy-Weinberg, por medio de la prueba de bondad de ajuste de χ^2 (ji-cuadrada). Se empleó la corrección de Bonferroni, con objeto de disminuir el error tipo II en la prueba de hipótesis (Holm, 1979; Rice, 1989; Rousset y Raymond, 1997). Este programa, también calculó las frecuencias genotípicas observadas y esperadas, para cada una de las poblaciones.

Este mismo programa, calculó la heterocigosis observada (H_o), que es la proporción de individuos muestreados que realmente son heterocigotos, así como también la heterocigosis media observada, la cual se calcula a partir de la frecuencia de los individuos heterocigotos por locus, al obtener la media aritmética con respecto a todos los loci (Zouros y Foltz, 1987). También, se

estimó la heterocigosis esperada (H_e), que está basada en el equilibrio de Hardy-Weinberg; el cálculo para cada locus se efectuó mediante la ecuación 1.

$$(1) \quad H_e = 1 - \sum (x_i^2)$$

Para esta ecuación 1, x_i es la frecuencia del i -ésimo alelo del locus. También, fue calculada la heterocigosis esperada sin sesgo, basándose en las expectativas condicionales de Levene (1949) y Nei (1978), para muestras pequeñas. La deficiencia de heterocigotos (D), fue estimada mediante la ecuación 2.

$$(2) \quad D = (H_o - H_e) / H_e$$

En esta ecuación, H_o es la heterocigosis observada y H_e es la heterocigosis esperada. Un valor positivo de esta relación, indica un exceso de heterocigotos y uno negativo, deficiencia de heterocigotos (Abreu-Grobois, 1983).

Con objeto de identificar las diferencias genéticas, entre las poblaciones de *N. subnodosus* y de determinar, el valor de distancia entre esta especie y *N. arthriticus*, se calcularon las distancias genéticas utilizando la fórmula de Nei (1978) y Rogers (1972) para todos los loci expresados (Nei, 1978; Gorman y Renzi, 1979; Soh *et al.*, 1998). Con igual objetivo, se aplicó un análisis de agrupamiento jerárquico, empleando el método UPGMA (Sneath y Sokal, 1973).

El cálculo de estos estimadores, se realizó mediante el programa BIOSYS-1 (Swofford y Selander, 1989).

La estructura de la población y el grado de diferenciación genética entre las poblaciones de *N. subnodosus*, se estimó mediante los índices de fijación o estadísticos F de Wright (Wright, 1978). Debido a que, las diferencias en las frecuencias génicas entre poblaciones subdivididas, produce una deficiencia de heterocigotos, comparada con una población con reproducción aleatoria, estas diferencias pueden ser medidas mediante tres parámetros: F_{IS} , F_{IT} y F_{ST} (Wright, 1931; 1932; 1943; 1951; 1965; 1969, 1978).

El índice F_{IS} o coeficiente de endogamia, mide la reducción de la heterocigocidad dentro de las subpoblaciones, que para el presente estudio lo constituyen las localidades GN, BA y LP. El índice F_{IT} , también conocido como el coeficiente de endogamia total, incluye las contribuciones de los apareamientos no aleatorios y la subdivisión de las poblaciones debidas a la deriva génica, que provocan reducciones en la heterocigocidad. El índice F_{ST} , es denominado índice de fijación y es empleado para comparar, el grado de diferenciación genética entre poblaciones (Wright, 1978).

Los índices de endogamia (F_{IS} y F_{IT}) (Weir y Cockerham, 1984) y el índice de fijación o de diferenciación genética (F_{ST}), fueron calculados para todos los loci

polimórficos, mediante el programa FSTAT (Goudet, 1999). En el cálculo de F_{ST} , se utilizó la fórmula de Wright (1978), con corrección para tamaños de muestra pequeños. Este mismo programa, permitió calcular la identidad por descendencia o "relatedness" (Hamilton, 1971).

La identidad por descendencia, es la identidad promedio de los individuos dentro de las poblaciones, cuando éstas son comparadas con el grupo completo de datos. El cálculo siguió el procedimiento de Queller y Goodnight (1989), el cual supone ausencia de sesgo debido a que no se presenta entrecruzamiento. La ecuación 3 permite calcular el estimador.

$$(3) \quad \text{Relat} = 2 F_{ST} / (1 + F_{IT})$$

Con objeto de generar el valor promedio y el error estándar de los estadísticos F de Wrigth, se aplicó el método de cómputo intensivo "Jackknife", incluido en la rutina de calculo del FSTAT (Goudet, 1999). De igual forma y para calcular el intervalo de confianza al 95 % de los estadísticos F , se empleó el método "Bootstrap" incluido también en el FSTAT (Goudet, 1999).

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Procedencia de las Muestras

Con objeto de realizar el análisis morfométrico, se emplearon las valvas de los organismos ya examinados por el análisis genético. Así, para *N. subnodosus*, se emplearon los 49 individuos procedentes de Guerrero Negro, B.C., los 43 de Bahía de los Angeles, B.C. y los 39 de La Paz, B.C.S. Para *N. arthriticus* se analizaron los 10 individuos recolectados en la Isla Lobos de Tierra, Perú. Con el fin de incrementar las comparaciones morfométricas, intra e interespecíficas, se examinaron a 33 individuos de *L. nodosus*, procedentes de la costa occidental de Venezuela (Fig. 5).

Determinación de los Caracteres Morfométricos

Para diferenciar la valva izquierda de la derecha de los organismos, se empleó el criterio de Moore *et al.* (1952), quienes identifican para la valva derecha una hendidura abajo de la aurícula anterior, oblicuidad hacia adelante de las líneas de crecimiento cerca del umbo y una sola cicatriz del músculo aductor, ligeramente atrás de la mitad de la valva. A su vez, la valva izquierda se diferencia por presentar un seno poco profundo debajo de la aurícula anterior.

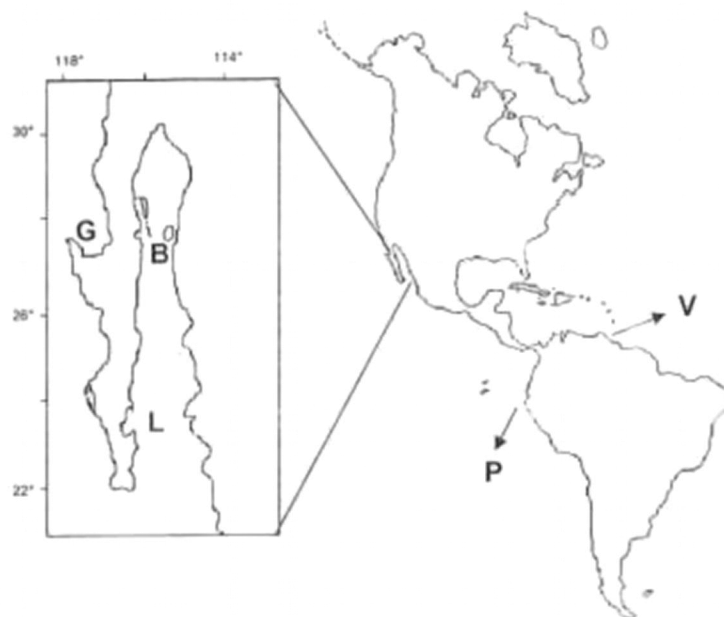


Fig. 5. Localidades de donde proceden las poblaciones de la *N. subnodosus*: **G**) Guerrero Negro, B.C., **L**) La Paz, B.C.S., **B**) Bahía de los Angeles, B.C.; de *N. arthriticus*: **P**) Isla Lobos de Tierra, Perú; y de *L. nodosus*: **V**) Costa occidental de Venezuela.

Debido a que no existe ningún estudio previo, sobre la relación de los caracteres morfométricos en *N. subnodosus*, *N. arthriticus* y *L. nodosus*, así como, por el hecho de que las medidas patrón empleadas para pectínidos, no se aplicaron en este estudio por considerarse generales, se optó por seguir el criterio de Wilbur y Gaffney (1997). Este criterio, consiste en registrar con precisión el mayor número de caracteres medibles en las valvas de los organismos.

De los 15 caracteres señalados por Wilbur y Gaffney (1997), se adicionaron dos más, el peso húmedo del músculo aductor (W) y el cociente de dividir el largo total de la valva izquierda entre el peso de la concha (AB/WC). Estos dos caracteres fueron considerados porque, al observarse diferencias entre las poblaciones con respecto a éstos, su inclusión permitió caracterizar con mayor precisión a las poblaciones (Phillips, 1983). El registro de W y WC, se realizó mediante una balanza granataria METTLER PM400. De esta forma, se registraron un total de 17 caracteres morfométricos a los individuos que integraban a las poblaciones. Los caracteres W y AB/WC no fueron representados en la figura 6, al igual que el número de costillas (R) y la convexidad de las valvas derecha (RCN) e izquierda (LCN).

A la valva izquierda se le registró el largo total (AB), la altura total (AC), la longitud de la aurícula anterior (AP), la longitud del umbo (DE), la altura de la aurícula anterior (FG), la altura de la aurícula posterior (HI), la anchura de las costillas (K), la distancia intercostillas (J), el diámetro medio anterior (AN) y el diámetro medio posterior (BO). Las longitudes, se estimaron mediante un vernier digital MAX-CAL (± 0.03 mm). Para esta valva, el número de costillas (R) fue registrado mediante conteo directo (Fig. 6).

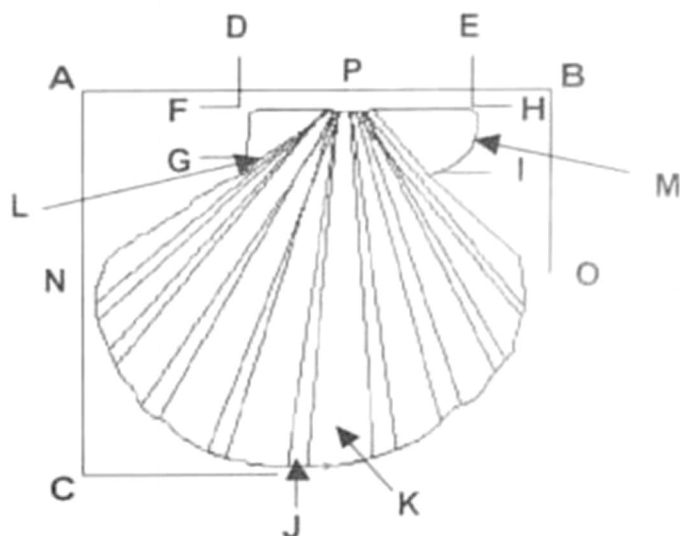


Fig. 6. Caracteres morfométricos registrados a las poblaciones de *N. subnodosus*, *N. arthriticus* y *L. nodosus*. AB: largo total. AC: altura total. AP: longitud de aurícula anterior; DE: longitud del umbo. FG: altura de aurícula anterior. HI: altura de aurícula posterior. K: anchura de las costillas. J: distancia intercostillas. RLM: distancia intersinal valva derecha. LLM: distancia intersinal valva izquierda. AN: diámetro medio anterior. BO: diámetro medio posterior. *RCN: convexidad valva derecha. *LCN: convexidad valva izquierda. *R: número de costillas. *W: peso del músculo aductor. *AB/WC: índice largo total / peso de la concha. Los caracteres con * no están representados en la figura.

Los caracteres que se registraron para ambas valvas, fueron la distancia intersinal de la valva derecha (RLM), la distancia intersinal de la valva izquierda (LLM), la convexidad de la valva derecha (RCN) y la convexidad de la valva izquierda (LCN). Las dos primeras, se determinaron mediante un vernier digital MAX-CAL (± 0.03 mm) (Fig. 2) y para las dos segundas, el valor de la sagita fue obtenido mediante un esferómetro Möller-Wedel modelo 61309-111. La convexidad de las valvas se calculó mediante la ecuación 4.

$$(4) \quad R = [(Z / 2) + (Y^2 / 2Z) + r].$$

Donde R es la curvatura de la concha, (+ concavo; - convexo), Z es la sagita registrada por el esferómetro, Y^2 es el radio del anillo del esferómetro en mm y r es el diámetro del balín del anillo del esferómetro. De esta forma, entre los 17 caracteres morfométricos registrados a las poblaciones de *N. subnodosus*, *N. arthriticus* y *L. nodosus*, se encuentran 12 de longitud (AB, AC, AP, DE, FG, HI, K, J, RLM, LLM, AN y BO), dos de esfericidad (RCN y LCN), uno de biomasa (WM), uno de conteo directo (R) y un índice (AB/WC).

Análisis de Componentes Principales

Una vez registrados los caracteres morfométricos por población, fueron organizados en matrices donde en los renglones, se ubicaron los individuos y en las columnas, los caracteres morfométricos. Con el objetivo de establecer las relaciones morfométricas entre las poblaciones de *N. subnodosus* y entre ésta, con las especies *N. arthriticus* y *L. nodosus*, especies cercanas filogenéticamente, se empleó el Análisis de Componentes Principales (ACP).

Al realizar el ACP, se utilizó la muestra heterogénea de los datos cuantitativos estandarizados, de los caracteres morfométricos. Esta muestra, se constituyó de la matriz que integró a los valores de los 17 caracteres, del total de individuos de las cinco poblaciones examinadas. La función del ACP fue separarla, en grupos relativamente homogéneos y distintos unos de otros (Legendre y Legendre,

1983; Santamaría-del Angel, 1994). Esta separación, es originada por los componentes que genera el ACP, los cuales son la mejor combinación lineal de los caracteres originales y reducen el grupo de datos multivariados, a unas pocas variables, pero sin pérdida de la información contenida en los datos originales (James y McCulloch, 1990; Santamaría-del Angel, 1994).

Existen dos enfoques para el ACP y ambos fueron empleados en este trabajo. El primero consiste en la aproximación geométrica del ACP y corresponde al diagrama en espacio reducido formado por el componente I y II, el cual fué aplicado a una matriz que integró a las tres poblaciones de *N. subnodosus* y a la de *N. arthriticus*. Debido a que el enfoque geométrico no permite identificar que variable se encuentra integrando a cada componente, se empleó con este fin el segundo enfoque, que es la aproximación matemática del ACP (Santamaría-del Angel, 1994), el cual fué aplicado a cada una de las poblaciones por separado.

La aproximación matemática del ACP implica realizar el cálculo de los componentes, expresados como una ecuación polinomial de primer orden. El cálculo inicia a partir de una matriz rectangular que integra a j variables (caracteres morfométricos) con n_i observaciones (individuos). Esta matriz permite calcular la matriz de correlación, que es cuadrática y simétrica, a partir de la cual, se calculan los valores propios (eigenvalores) y los vectores propios (eigenvectores) (Legendre y Legendre, 1983; Santamaría-del Angel, 1994).

Mediante los valores propios, se identificó el número de componentes que fueron estadísticamente significativos en la aproximación matemática del ACP, o cuyo valor propio fue ≥ 1.0 . Los coeficientes de la ecuación polinomial, con la que son expresados los componentes, son los vectores propios. Así, los componentes principales I y II, pueden describirse por las ecuaciones 5 y 6.

$$(5) \quad PC I = b_{1a} * A + b_{1b} * B + b_{1c} * C + b_{1d} * D + \dots + b_{1j} * j$$

$$(6) \quad PC II = b_{2a} * A + b_{2b} * B + b_{2c} * C + b_{2d} * D + \dots + b_{2j} * j$$

Para estas ecuaciones, el conjunto b_1 constituye el vector propio 1 y el conjunto b_2 , el vector propio 2. Así, al desarrollar cada uno de los polinomios se obtendrá un número equivalente de componentes al número inicial de variables (j), teniendo cada componente un número igual de observaciones que las variables originales. Debido a que cada componente explica cierto porcentaje de la varianza del modelo, se consideró también como no significativos, a aquellos componentes con valores propios < 1.0 , por expresar un porcentaje de varianza ínfimo (Legendre y Legendre, 1983).

Calculados los componentes significativos por población y con objeto de identificar las variables que se asociaron a éstos, para cada una de las poblaciones de *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, se aplicaron correlaciones de Kendall (Sokal y Rohlf, 1981). Los valores de correlación por población, se

organizaron en una tabla, donde se ubicaron los componentes estadísticamente significativos en las columnas y los caracteres morfométricos en los renglones. De esta forma, en la intersección entre una columna y un renglón, se ubicó el valor de correlación correspondiente. Para identificar la asociación entre una variable con un componente, la tabla fue leída renglón a renglón identificándose el valor de correlación, en valor absoluto, de mayor magnitud (Santamaría-del Angel, 1994).

Funciones Empíricas Ortogonales

Con objeto de caracterizar la riqueza morfométrica de las poblaciones de *N. subnodosus*, *N. arthriticus* y *L. nodosus*, se construyeron Funciones Empíricas Ortogonales (FEO). Las FEO, se calcularon mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP) y su función, fue recrear los prototipos morfométricos de las poblaciones, así como, permitir que se efectuaran comparaciones intra e interespecíficas.

Debido a que, el componente I del ACP de cada población, es la mejor combinación lineal de los 17 caracteres morfométricos analizados, expresa la mayor proporción de la varianza del modelo y se caracteriza por ser ortogonal con respecto al resto de componentes significativos generados, se le seleccionó como la FEO o prototipo de cada población.

Para realizar lo anterior, se construyeron cinco matrices, una por cada población examinada, donde en los renglones, se ubicaron los individuos y en las columnas, los caracteres morfométricos. Con objeto de obtener un máximo contraste, de los individuos, en el ACP, se aplicó una rotación VARIMAX a las matrices. De esta forma y producto de la solución del polinomio del componente I, los prototipos se constituyeron de vectores de 17 renglones.

Análisis de Discriminantes

Obtenidos las FEO o prototipos de cada población y con objeto de compararles entre sí, se les aplicó un análisis de discriminantes, basado en el ACP. Para efecto de observar en el ACP un máximo de contraste entre los prototipos, se aplicó una rotación VARIMAX. Para efectuar el cálculo, las FEO de las poblaciones se organizaron en una matriz compuesta los vectores de 17 renglones de cada población, a ésta se le aplicó la rotación VARIMAX y a la resultante el ACP.

La aproximación geométrica del ACP o diagrama en espacio reducido compuesto por los componentes I y II, permitió caracterizar morfométricamente, a los prototipos de las poblaciones de *N. subnodosus* y a éstas, del de la población de *N. arthriticus*. Con objeto de confirmar los resultados obtenidos, se

procedió a aplicar de nueva cuenta el análisis de discriminantes, incluyendo a la población de *L. nodosus*.

Para realizar este análisis, se calculó la FEO o prototipo de *L. nodosus*, después de lo cual, fue incluido en la matriz donde ya estaban presentes los de las poblaciones de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*. En el análisis de discriminantes, basado en el ACP, se empleó la rotación VARIMAX con objeto de observar, en la aproximación geométrica del ACP, un máximo contraste de los prototipos, en el espacio reducido formado por los componentes I y II. Los procedimientos estadísticos descritos y el cálculo de los vectores y valores propios, se efectuaron mediante el programa S-Plus 5.3 (Statistical Sciences, 1995).

RESULTADOS

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO-ECOLÓGICO

Caracterización y Distribución de *Lyropecten* y *Nodipecten*

Lyropecten y *Nodipecten*, son géneros que se encuentran muy cercanos filogenéticamente (Addicott, 1974; Smith, 1991) e integran a las especies descritas en la tabla 5. *Lyropecten*, es un género del Atlántico Occidental, reconocido por presentar un par de dientes en el umbo, aurículas desiguales, un umbo menor a la mitad de la longitud de la concha, un biso moderadamente profundo y valvas convexas, las cuales ocasionalmente presentan orilla. Algunas especies de *Lyropecten*, presentan costillas o nodos de acuerdo con el esquema N 2r N_c 2r N ó R 3r R_c 3r R (Fig.7); donde N, es un nódulo bien diferenciado, N_c, es el nódulo central, R, es una costilla conspicua y r, es una costilla no conspicua. Estas especies, también pueden presentar costillas de igual prominencia, regularmente espaciadas (Smith, 1991).

Lyropecten, está representado en la costa occidental del Atlántico de América por tres especies (*sensu* Abbott, 1974): *L. antillarum* (Récluz, 1853) o "escalopa antillana", se distribuye en el sureste de Florida y el oeste de las Bermudas, ésta se encuentra raramente en aguas someras (Abbott, 1974; Morris, 1975) (Fig. 8);

L. kallinobilosus (Bayer, 1943), sólo está presente en el oeste de Florida, a una profundidad de 6 m (Abbott, 1974) (Fig. 8); y *L. nodosus* (Linné, 1758), conocida como "mano de león", se distribuye desde Carolina del Norte, EE.UU., hasta Santa Catarina, Brasil (Abbott, 1970; Abbott, 1974; Morris, 1975; Andrews, 1992) (Fig. 8).

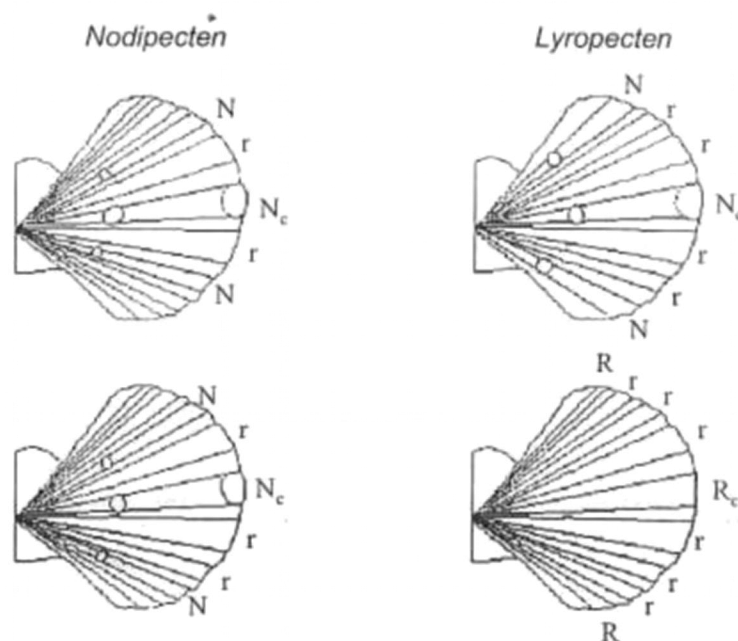


Fig. 7 Esquema tipo para los géneros *Nodipecten* (N r N_c r N or N 2r N_c r N) y *Lyropecten* (N 2r N_c 2r N or R 3r R_c 3r R) (Tomado de Smith, 1991).

Smith (1991), difiere del criterio de Abbott (1974), al considerar que en la Península de Florida se distribuye *Nodipecten fragosus*. Aún cuando la información de Smith (1991), acerca de *N. fragosus*, es vigente y presenta sustento en restos fósiles, en la presente investigación se adoptó el criterio de Abbott (1974), por referirse a especies que presentan una distribución actual.

Así, para el resto del texto, se considera que en la península de Florida el género *Lyropecten*, está representado por *L. antillarum* y *L. kalinobilosus*.

Tabla 5. Descripción de las especies que integran a los géneros *Nodipecten* y *Lyropecten* en las costas de América. Para cada especie se identifica la fuente consultada, se compara el patrón de coloración y otras características morfológicas, que permiten ubicarlas taxonómicamente.

Especie	Fuente	Coloración	Otras características
<i>L. antillarum</i> (Récluz, 1853)	Abbot (1974) Morris (1975)	Amarillo pastel, naranja pálido o café claro con motas blancas	Valvas frágiles casi planas, con 11-15 costillas tenues. Dimension 17-34 mm
<i>L. kalinobilosus</i> (Bayer, 1943)	Abbot (1974)		Se distribuye a una profundidad de 6 m.
<i>L. nodosus</i> (Linné, 1758)	Abbot (1974) Morris (1975) Smith (1991) Andrews (1992)	Rojo marrón oscuro o rojo o naranja brillante, en raras ocasiones amarillo	Valvas pesadas y resistentes con 7-9 costillas con nódulos muy pronunciados., las pequeñas costillas son muy notorias. Dimension: 120- 140 mm
<i>N. subnodosus</i> (Sowerby, 1835)	Keen (1971) Abbot (1974) Broom (1976) Smith (1991) Coan <i>et al.</i> (2000)	Rango del morado al blanco con líneas púrpura o sombras brillantes naranja o magenta	10-11 (8-9) costillas muy conspicuas, algunas con grandes nódulos. Se distribuye en fondos blandos y someros hasta 15 m de profundidad Longitud 175 mm, diámetro 75 mm. Altura menor a longitud
<i>N. art hriticus</i> (Reeve, 1853)	Smith (1991) Hutsell (1998). Coan <i>et al.</i> (2000)		Especie panámica 10-11 grandes costillas con un amplio espacio central y un arreglo nodular en la valva derecha Aparece desde Islas Tres Marias, México hasta Perú.
<i>N. magnificus</i> (Sowerby, 1835)	Keen (1971) Smith (1991)		13-15 costillas con nódulos pequeños muy distribuidos. Las orejas presentan algunos radios interiores. Longitud 175 mm, altura 165 mm y diámetro 65 mm.

Nodipecten, tiene una historia bien documentada durante el Mioceno tardío (13×10^6 años). Este género presentó especies endémicas en el Golfo de California, la cuenca sureste del Atlántico, las Grandes Antillas y el Norte de América del Sur. La única especie de este género, que se distribuye actualmente en el Atlántico Oriental, es *N. corallinoides* (D'Orbigny, 1834), cuya área de distribución comprende Cabo Verde y las Islas Canarias (Smith, 1991).



Fig. 8 Esquema que representa el área actual de distribución de las especies que integran a los géneros *Lyropecten* y *Nodipecten* en las costas de América.

El género *Nodipecten*, se caracteriza por presentar un par de dientes en el umbo, aurículas desiguales, un umbo que mide la mitad de la longitud de las valvas, un profundo filamento del biso y valvas iguales, con macroescultura en

forma de lira en los costados. Las valvas tienden a presentar orillas y nodos huecos, descritos por el esquema $N \text{ r } N_c \text{ r } N \text{ or } N \text{ 2r } N_c \text{ r } N$ (Fig. 7) (Smith, 1991).

Nodipecten (*sensu* Keen, 1971), está representado en el Pacífico Oriental por tres especies. *N. subnodosus* (Sowerby, 1835), "mano de león del Pacífico", se distribuye desde la Laguna Ojo de Liebre, Baja California, México, hasta Perú (Keen, 1971; Abbott, 1974; Bernard, 1988; Bernard *et al.*, 1991; Marshall, 1995; Coan *et al.*, 2000) (Fig. 8). *N. arthriticus* (Reeves, 1853), especie panámica que se encuentra desde la Isla Tres Marias, México hasta el sur de Perú (Coan *et al.*, 2000) (Fig. 8). *N. magnificus* (Sowerby, 1835), especie del Hemisferio Sur, que se encuentra confinada a la costa de Ecuador e islas Galápagos (Keen, 1971). Skoglund (1991) reportó a esta especie a una profundidad de 120-200 m en las islas Galápagos (Fig.8).

Análisis de la Distribución Actual de *Lyropecten*

De acuerdo con Vermeij (1980b) y Correa-Sandoval (2002), los factores más importantes, pero no únicos, que influyen marcadamente en la distribución de los invertebrados marinos, son los factores físicos oceanográficos como la temperatura, la salinidad, el sustrato y las corrientes. Bajo este esquema, en la Provincia Tropical del Atlántico Occidental, una probable explicación para la distribución de *L. kallinobilosus* y *L. antillarum* en la Península de Florida y oeste

de las Bermudas (Fig. 8), puede ser el efecto de la isoterma de 20° C de invierno (enero-febrero), que probablemente limita su dispersión hacia el norte, aún cuando la corriente ascendente del Golfo está presente. A su vez, las corrientes ascendentes de Guyana y Antillas, probablemente son una barrera para la dispersión de estas especies hacia el sur (Fig. 9), este fenómeno se ha observado en otros invertebrados marinos (Scheltema, 1975; Vermeij, 1980a; Cordero, 1984; Correa-Sandoval, 1984).

La especie *L. nodosus*, se distribuye en las Provincias Templada Cálida del Atlántico Noroccidental, Tropical del Atlántico Occidental y Templado Cálida del Atlántico Suroccidental (Fig. 8). Una probable explicación para su límite de distribución en el Hemisferio Norte, es el efecto de la isoterma de 20° C de verano (julio-agosto), aunque es posible que no le afecte la corriente ascendente del Golfo, la corriente descendente fría del Labrador sí limita su dispersión (Fig. 10). Para el Hemisferio Sur, la isoterma de 20° C de invierno (julio-agosto) y la corriente ascendente fría de las Falklands (Malvinas), probablemente están limitando su distribución (Fig. 10). Un fenómeno similar ha sido descrito para otros moluscos y crustáceos marinos (Vermeij, 1980a; Cordero, 1984; Correa-Sandoval, 1984).



Fig. 9. Isothermas superficiales y corrientes oceánicas (McLellan, 1975; Tchernia, 1980; Bernard *et al.*, 1991), que permiten identificar los límites de distribución geográfica de *L. kallinobilosus* y *L. antillarum*. Provincias Biogeográficas: PTAO, Tropical del Atlántico Occidental (Vermeij, 1980b).



Fig. 10. Isothermas superficiales y corrientes oceánicas (McLellan, 1975; Tchernia, 1980; Bernard *et al.*, 1991), que permiten identificar los límites de distribución geográfica de *L. nodosus*. Provincias Biogeográficas: PTCAN, Templado cálida del Atlántico norte; PTAO, Tropical del Atlántico Occidental; PTCAS, Templado cálida del Atlántico sur (Vermeij, 1980b).

Análisis de la Distribución Actual de *Nodipecten*

En el Pacífico Oriental, el rango de distribución de *N. subnodosus* incluye las Provincias Cortesiana, Mexicana, Panámica, Galápagos y Peruana, también incluye las zonas de transición Templado Cálida y Subtropical (Vermeij, 1980b; Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortes, 1998) (Fig. 8). Estas Provincias, comprenden aguas templado-cálidas, subtropicales y tropicales. En el Hemisferio Norte, el límite de distribución de esta especie puede estar determinado por el efecto de la corriente descendente fría de California y de la isoterma de 20° C de verano (julio-agosto) (Fig. 9). En el Hemisferio Sur, su límite de distribución probablemente está determinado por la corriente ascendente fría del Perú (Humboldt) y por la isoterma de 20° C de verano (enero-febrero) (Fig. 11).

La especie *N. arthriticus*, se distribuye en las Provincias Panámica, Galápagos y Peruana, que comprenden aguas subtropicales, tropicales y templado cálidas (Fig. 8). Su límite de distribución en el Hemisferio Norte, está determinado probablemente por la isoterma de 25° C de verano (julio-agosto), la cual coincide con el límite sur de la zona de transición del Pacífico Oriental (Fig. 12). Su límite de distribución en el Hemisferio Sur, posiblemente está determinado por la isoterma de 20° C de verano (enero-febrero) y por la corriente ascendente fría del Perú (Humboldt) (Fig. 12).



Fig. 11. Isothermas superficiales y corrientes oceánicas (McLellan, 1975; Tchernia, 1980; Bernard *et al.*, 1991), que permiten identificar los límites de distribución geográfica de *N. subnodosus*. Provincias Biogeográficas: ZT, Zona de transición; PM, Mexicana; PPa, Panámica; PG, Galápagos; PPe, Peruana (Vermeij, 1980b; Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortés, 1998).



Fig. 12. Isothermas superficiales y corrientes oceánicas (McLellan, 1975; Tchernia, 1980; Bernard *et al.*, 1991), que permiten identificar los límites de distribución geográfica de *N. arthriticus*. Provincias Biogeográficas: ZT, Zona de transición; PM, Mexicana; PPa, Panámica; PG, Galápagos; PPe, Peruana (Vermeij, 1980b; Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortés, 1998).



Fig. 13. Isotermas superficiales y corrientes oceánicas (McLellan, 1975; Tchernia, 1980; Bernard *et al.*, 1991), que permiten identificar los límites de distribución geográfica de *N. magnificus*. Provincias Biogeográficas: PG, Galápagos (Vermeij, 1980b; Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortes, 1998).

Paleodistribución de *Lyropecten* y *Nodipecten*

Lyropecten (*sensu* Smith 1991), presenta registros del Oligoceno (36×10^6 años) al Holoceno ($<12 \times 10^6$ años) en el Pacífico y se le ubica, entre el Mioceno (25×10^6 años) y el Plioceno Temprano o Medio (12×10^6 años) en América Central y el Caribe. A su vez, *Nodipecten* (*sensu* Smith 1991), data del Mioceno (25×10^6 años) al Holoceno ($<12 \times 10^6$ años) en la Provincia Panámica del Pacífico, el Golfo de México y el Caribe. También, presenta registros del Holoceno ($<12 \times 10^6$ años) en el Atlántico Oriental y Brasil, así como del Mioceno (25×10^6 años) en la Patagonia (Anderson, 1950; Smith, 1991).

En el Atlántico occidental, *Lyropecten* está representado por *L. nodosus*, del Plioceno al Holoceno en la península de Paraguaná, Venezuela. Probablemente, esta especie es descendiente directo de *Nodipecten collierensis* (*sensu* Smith, 1991), la cual está representada en la formación Boleo, en el este de Baja California Sur, México. *N. collierensis* es una especie perteneciente a la Provincia Caribeña del Terciario, encontrada en el Mioceno y en los lechos más profundos del Plioceno en la Florida y en Venezuela (Hunter y Bartok, 1974; Hunter, 1978; Smith, 1991).

Smith (1991), propone que *N. collierensis*, es el ancestro inmediato de *L. nodosus* y parece ser, que estuvo ampliamente distribuida en el Mioceno Tardío. Puri y Vernon (1964), describieron a la formación Tamiami, en el sur de Florida, como un depósito nerítico de mar abierto, ambiente similar, al de las unidades caribeñas en las que se encontró a *N. collierensis*. Por tal motivo, estos autores consideran que el paleoambiente descrito, probablemente corresponde al de *L. nodosus*.

Los restos fósiles de *L. nodosus* y de *N. collierensis*, tienen algunos caracteres similares, tales como, la prominencia y número de las costillas, pero difieren en que *L. nodosus*, es menos variable en el tamaño de las costillas y tiene menos radiales rígidos en los interespacios que *N. collierensis*. Es probable que las poblaciones de estas dos especies, se hayan traslapado en su área geográfica

de distribución y durante los mismos periodos geológicos, donde ahora se registran sus restos fósiles. *L. nodosus* data principalmente del Plioceno al Holoceno en el Caribe y *N. collierensis* del Mioceno al Plioceno en el Caribe y la cuenca costera del Atlántico sureste (Smith, 1991).

L. nodosus, fue encontrada en el Caribe tropical y alcanzó una distribución hasta Río de Janeiro, Brasil. Su área de distribución geográfica, incluye las Provincias Caribeña, Indias Occidentales, Brasileña (Briggs, 1974) y parte de la Provincia Gatuniana (Petuch, 1982). La región de las Grandes Antillas, probablemente constituyó una barrera biogeográfica para la dispersión de esta especie, durante el Plioceno Temprano. Esto, aún cuando se presentaron vías marítimas o canales, tales como el de Yucatán, que permitió que las masas de agua caribeñas entraran al Golfo de México.

En otro sentido, Smith (1991) propone que la especie *L. nodosus*, es cercana filogenéticamente a *N. corallinoides*, especie que vive alrededor de las islas, fuera de la plataforma continental del noroeste de África. El proceso de dispersión de *N. corallinoides* en el Atlántico Oriental, se desconoce, así como, la dirección en que las corrientes oceánicas la diseminaron hasta su actual área de distribución (Smith, 1991).

Nodipecten, se distribuyó en el corredor Panámico, antes de que América Central emergiera, en el Plioceno temprano (Smith, 1991) (Fig. 14). La provincia Caribeña del Terciario, es reconocida como un mar tropical extenso, que abarcaba entre lo que ahora es el Mar Caribe y el Pacífico Oriental. Permaneció desde el Eoceno hasta el Plioceno medio, cuando el Istmo de Panamá emergió (Woodring, 1966; Smith, 1991). Smith y Zinsmeister (1982) y Smith (1991), proponen que el límite sur de esta Provincia Caribeña, pudo haber sido modificado en extensión, debido a que registraron taxa caribeños del Terciario, en la Patagonia.



Fig. 14. Corredor Panámico del Terciario (en oscuro) antes de que América Central emergiera (en claro) en el Plioceno temprano (Fuente Smith, 1991)

Algunas especies endémicas de *Nodipecten*, como *N. veatchii*, *N. subnodosus* y *N. peedeensis*, estuvieron presentes en el Mioceno Superior en el Golfo de California, en la cuenca costera del Golfo, la cuenca costera del Atlántico

sureste, las grandes Antillas y el norte de Sudamérica (Anderson, 1950; Smith, 1991). En la costa Pacífico, los pectínidos del Terciario *Lyropecten*, *Macrochlamis*, *Vertipecten* y *Nodipecten*, al ser utilizados para fechar y correlacionar incrementos de 3 a 4 millones de años en el registro geológico (Adicott, 1974; Smith, 1991; Piazza y Roba, 1994), definieron dos provincias, la Pacífico-Panámica, entre las islas Tres Marías, México y Perú. La segunda provincia es la del Golfo de California y el oeste de la península de Baja California (Olson, 1961; Smith, 1991).

La especie sureña *N. arthriticus*, se distribuyó desde la zona de amortiguamiento hasta Paita, Perú, habiéndose registrado por lo menos desde el Plioceno (Olson, 1961). En el Mioceno y durante períodos cálidos inusuales, la especie norteña *N. subnodosus*, amplió su distribución 800 km hacia el norte, en contra de la dirección de la corriente de California, desde la península de Vizcaino hasta las islas Catalina, California, EE.UU. (Radovich, 1961; Strachan *et al.*, 1968).

N. magnificus (*sensu* Keen, 1971), se le ha registrado desde la mitad del Mioceno Tardío en las islas Galápagos. El espécimen más cercano a esta especie, es el que se propone como el índice fósil del Mioceno Tardío de California, *Lyropecten crassicargo* y el del Mioceno temprano o temprano medio de Baja California Sur, México, *Lyropecten* sp. cf. *L. magnificus* (Smith, 1991). De acuerdo con Abbott (1966) y Smith (1991), el ancestro de *N. magnificus*, se

dispersó posiblemente 6000 km hacia el sur, a través de la corriente ecuatorial del norte.

La dispersión de *Lyropecten crassicargo* y/o *Lyropecten* sp. cf. *L. magnificus*, pudo haber ocurrido durante períodos de intensas surgencias, en las aguas del Pacífico Oriental cerca de Panamá, cuando corrientes asociadas, se movían hacia el sur y oeste pasando por las islas Galápagos (Smith, 1991). La emersión de estas islas volcánicas, dió lugar a sitios con profundidades someras, que sirvieron probablemente de refugio para que el taxón ancestral de *N. magnificus* se estableciera (James, 1984; Smith, 1991).

ANÁLISIS GENÉTICO

Variación Genética de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*

Las frecuencias alélicas de los 33 loci analizados en las localidades Guerrero Negro (GN), Bahía de los Angeles (BA), La Paz (LP) e Isla Lobos de Tierra (P) son presentadas en la tabla 6. Al considerar éstas (Tabla 6), se observa que de los 33 loci analizados para *N. subnodosus*, siete son polimórficos (Got-1, Pgm, Lap-2, Mdh-1, Mdh-2, Pgi, Tpi) y 26 monomórficos (Fig. 15A). A su vez *N. arthriticus* presentó 11 loci polimórficos (Got-1, Pgm, Lap-1, Lap-2, Mdh-2, Pgi, Pep-1, Pep-3, Me-1, Gpd, Tpi) y 22 monomórficos (Fig. 15B). Es evidente la

deficiencia de heterocigotos en todos loci polimórficos de las dos especies examinadas. En la mayoría de los casos, la deficiencia observada fue significativa, a un $\alpha = 0.01$.

Tabla 6. Frecuencias alélicas de loci polimórficos, en tres poblaciones de *N. subnodosus* (GN: Guerrero Negro; LP: La Paz; BA: Bahía de los Angeles) y en una población de *N. arthriticus* (P: Isla Lobos de Tierra). N: número de individuos analizados; He (unb): heterocigocidad esperada sin sesgo (Nei, 1978); Ho: heterocigocidad observada; D: deficiencia de heterocigotos; χ^2 (df): valor de la prueba Ji-cuadrada. (Nivel de significancia 0.05: *; 0.01: **).

Locus	Allelo	GN	LP	BA	P
Got-1	N	49	39	43	10
	A	0.980	0.897	0.895	0.900
	B	0.000	0.000	0.000	0.100
	C	0.020	0.103	0.105	0.000
	He (unb)	0.040	0.186	0.190	0.189
	Ho	0.041	0.154	0.116	0.000
	D	0.010	-0.175	-0.387	-1.000
	χ^2 (g.l.)	.011 (1)	1.349 (1)	7.159 (1)	19.059 (1)
				**	**
Pgm	N	36	36	36	9
	A	0.889	0.681	0.972	0.222
	B	0.111	0.319	0.028	0.778
	He (unb)	0.200	0.441	0.055	0.366
	Ho	0.056	0.028	0.000	0.222
	D	-0.723	-0.937	-1.000	-0.393
	χ^2 (g.l.)	21.221 (1)	32.795 (1)	71.014 (1)	1.773 (1)
		**	**	**	
Lap-1	N	36	36	36	10
	A	1.000	1.000	1.000	0.850
	B	0.000	0.000	0.000	0.150
	He (unb)	0.000	0.000	0.000	0.268
	Ho	0.000	0.000	0.000	0.100
	D	—	—	—	-0.627
	χ^2 (g.l.)	—	—	—	6.647 (1)
					*

Tabla 6. (continuación)

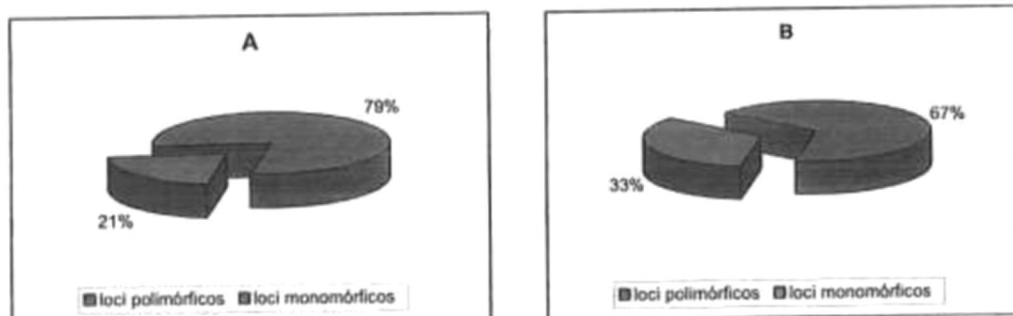
Locus	Alelo	GN	LP	BA	P
Lap-2	N	36	36	36	8
	A	0.708	0.833	0.778	0.500
	B	0.292	0.167	0.222	0.500
	He (unb)	0.419	0.282	0.351	0.533
	Ho	0.361	0.333	0.333	0.250
	D	-0.138	0.183	-0.049	-0.531
	χ^2 (g.l.)	0.716 (1)	1.305 (1)	0.092 (1)	2.580 (1)
Mdh-1	N	34	37	42	2
	A	1.000	0.824	0.940	0.000
	B	0.000	0.000	0.024	0.000
	C	0.000	0.176	0.036	1.000
	He (unb)	0.000	0.294	0.115	0.000
	Ho	0.000	0.189	0.071	0.000
	D	—	-0.356	-0.379	—
	χ^2 (g.l.)	—	5.014 (1)	27.019 (1)	—
			*	**	
Mdh-2	N	31	36	43	8
	A	1.000	0.931	1.000	0.125
	B	0.000	0.000	0.000	0.000
	C	0.000	0.069	0.000	0.875
	He (unb)	0.000	0.131	0.000	0.233
	Ho	0.000	0.028	0.000	0.250
	D	—	-0.788	—	0.071
	χ^2 (g.l.)	—	27.582 (1)	—	0.077 (1)
			**		
Pgi	N	40	36	36	10
	A	0.550	0.667	0.611	0.150
	B	0.000	0.000	0.000	0.800
	C	0.450	0.330	0.389	0.050
	He (unb)	0.501	0.451	0.482	0.353
	Ho	0.050	0.000	0.000	0.100
	D	-0.900	-1.000	-1.000	-0.716
	χ^2 (g.l.)	33.267 (1)	37.299 (1)	37.140 (1)	12.800 (3)
		**	**	**	**

Tabla 6. (continuación)

Locus	Alelo	GN	LP	BA	P
Pep-1	N	49	39	43	10
	A	1.000	1.000	1.000	0.900
	B	0.000	0.000	0.000	0.100
	He (unb)	0.000	0.000	0.000	0.189
	Ho	0.000	0.000	0.000	0.000
	D	—	—	—	-1.000
	χ^2 (g.l.)	—	—	—	19.059 (1) **
Pep-3	N	49	39	43	10
	A	1.000	1.000	1.000	0.200
	B	0.000	0.000	0.000	0.800
	He (unb)	0.000	0.000	0.000	0.337
	Ho	0.000	0.000	0.000	0.000
	D	—	—	—	-1.000
	χ^2 (g.l.)	—	—	—	12.800 (1) **
Me-1	N	32	20	29	10
	A	1.000	1.000	1.000	0.500
	B	0.000	0.000	0.000	0.400
	C	0.000	0.000	0.000	0.100
	He (unb)	0.000	0.000	0.000	0.611
	Ho	0.000	0.000	0.000	0.000
	D	—	—	—	-1.000
	χ^2 (g.l.)	—	—	—	30.413 (3) **
Gpd	N	21	29	27	7
	A	1.000	1.000	1.000	0.429
	B	0.000	0.000	0.000	0.571
	He (unb)	0.000	0.000	0.000	0.527
	Ho	0.000	0.000	0.000	0.000
	D	—	—	—	-1.000
	χ^2 (g.l.)	—	—	—	8.229 (1) **

Tabla 6. (continuación)

Locus	Alelo	GN	LP	BA	P
Tpi	N	26	32	36	9
	A	0.089	0.125	0.014	0.278
	B	0.911	0.875	0.986	0.722
	He (unb)	0.166	0.222	0.028	0.425
	Ho	0.036	0.125	0.028	0.111
	D	-0.784	-0.438	0.000	-0.738
	χ^2 (g.l.)	21.176 (1)	6.905 (1)	0.000 (1)	5.908 (1)
		**	**		*

Fig. 15. Proporción de loci polimórficos y monomórficos expresados en el análisis genético aplicado a las poblaciones de *N. subnodosus* (A) y de *N. arthriticus* (B).

Otro aspecto a examinar, es que las tres poblaciones de *N. subnodosus*, presentaron un patrón en la distribución de las frecuencias alélicas, el cual fue diferente del de la población de *N. arthriticus* (Fig. 16). Aún cuando en los resultados se muestra la presencia de posibles loci diagnósticos, no es posible concluir sobre la presencia de marcadores genéticos, debido al tamaño de muestra de la población de *N. arthriticus*, además de que, las poblaciones de *N. subnodosus*, se recolectaron en su límite de distribución más septentrional y no podrían considerarse representativas, del área de distribución de la especie.

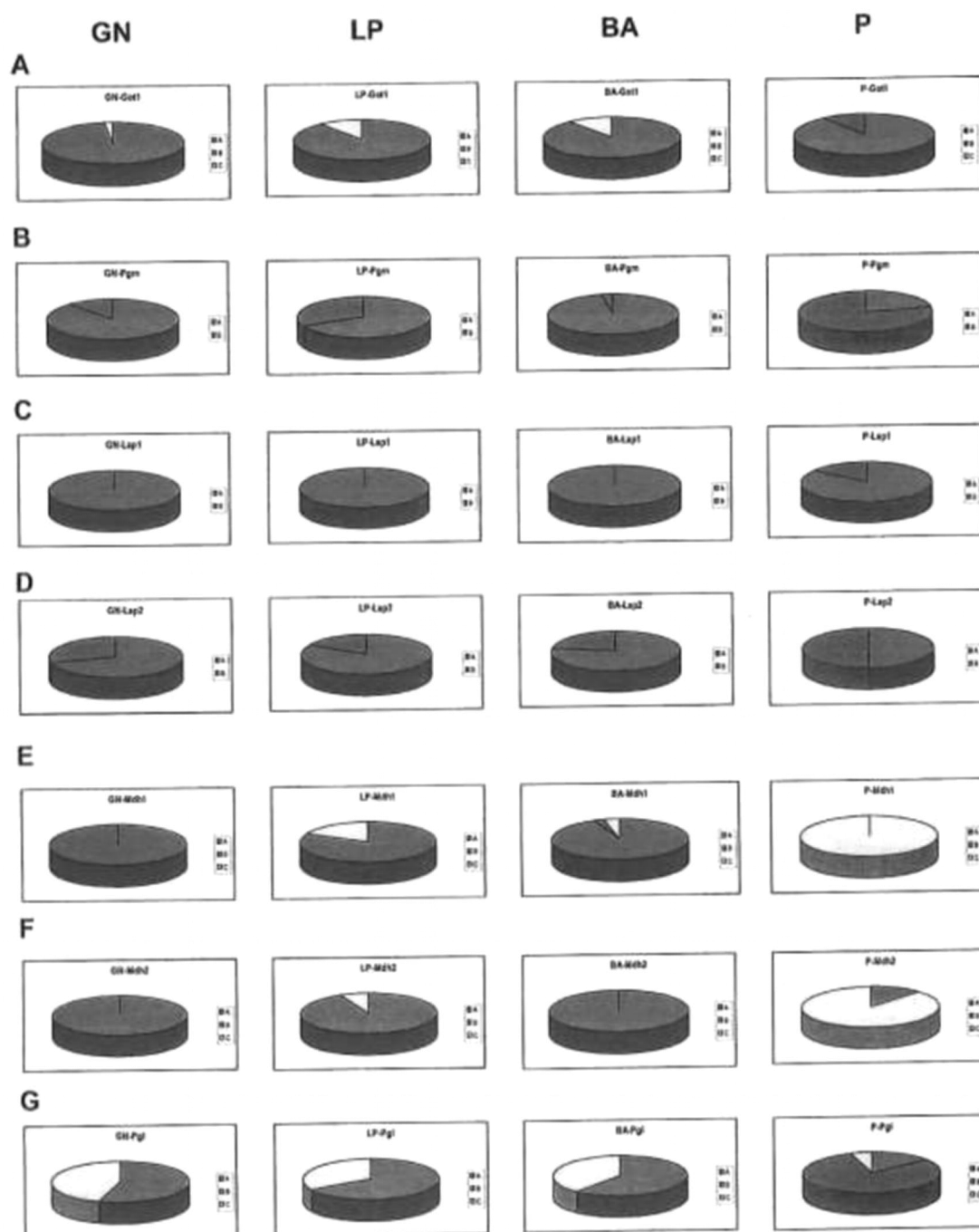


Fig. 16. Distribución de las frecuencias alélicas en los loci polimórficos de las tres poblaciones de *N. subnodosus*. GN: Guerrero Negro; LP: La Paz; BA: Bahía de los Angeles y de la población de *N. arthriticus* P: Isla Lobos de Tierra, Perú. A: Got-1; B: Pgm; C: Lap-1; D: Lap-2; E: Mdh-1; F: Mdh-2; G: Pgi; H: Pep-1; I: Pep-3; J: Me-1; K: Gpd; L: Gdh; M: Tpi.

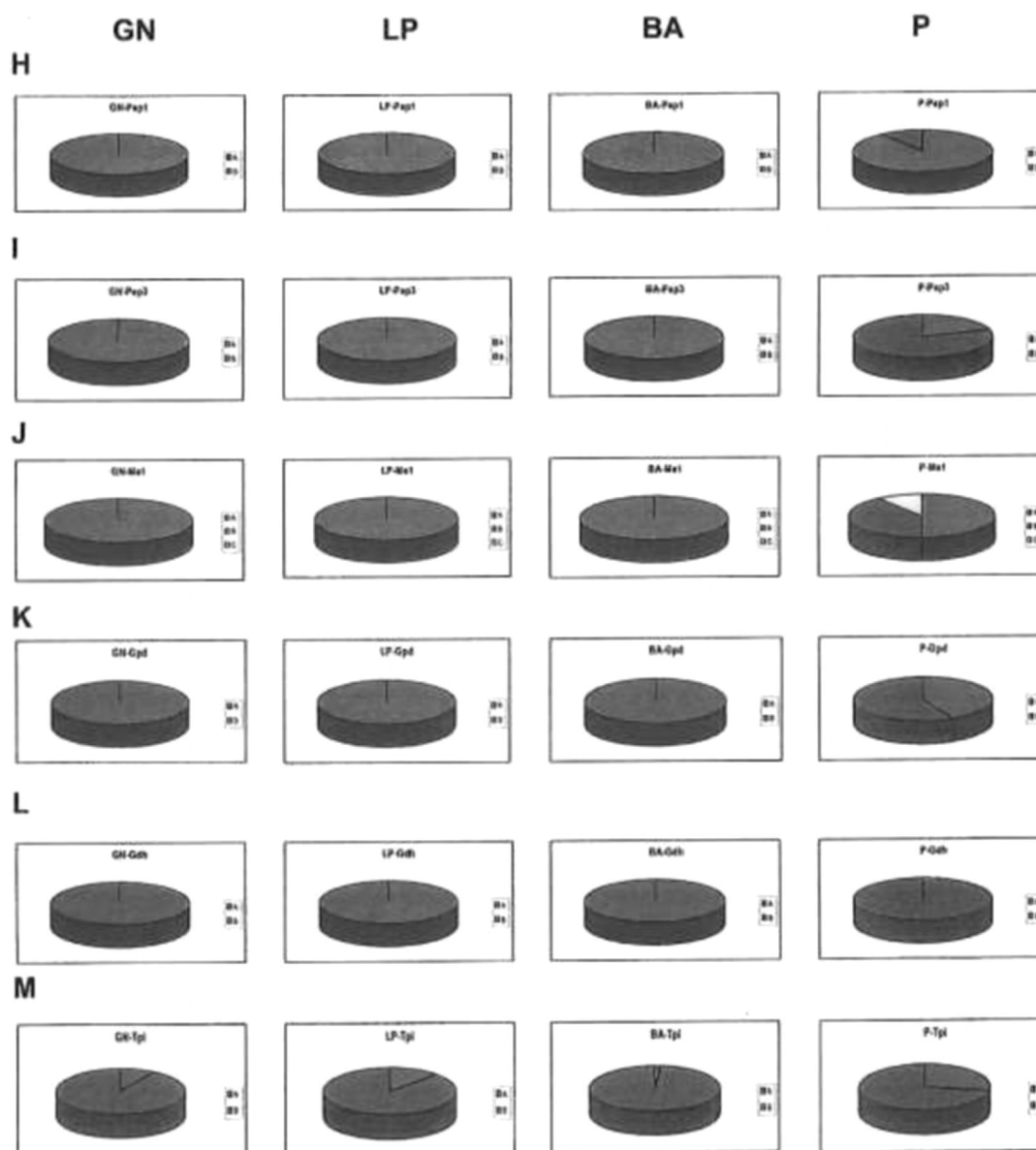


Fig. 16. (continuación)

Los estimadores promedio de la variabilidad genética, indican para las poblaciones de *N. subnodosus*, una proporción de loci polimórficos del 12.12% (GN y BA) y del 21.21% (LP). Para la población de *N. arthriticus* esta proporción fue de 31.31% (P) (Tabla 7). En relación a la heterocigocidad observada

promedio, ésta siempre fue menor a la esperada en todas las poblaciones. El valor de heterocigocidad para GN y BA (*N. subnodosus*), fue de 0.016-0.017 y para LP (*N. subnodosus*), fue de 0.026, valor mayor al de GN y BA, pero menor al de la población de *N. arthriticus* (P), cuyo valor fue de 0.031 (Tabla 7).

Tabla 7. Resumen de los principales estimadores de la variabilidad genética en las tres poblaciones de *N. subnodosus* (Guerrero Negro, La Paz y Bahía de los Angeles) y en la población de *N. arthriticus* (Isla Lobos de Tierra, Perú).

Poblaciones	Loci	Número de Alelos	Heterocigocidad	Heterocigocidad
	Polimórficos	por Locus	Observada	Esperada
	%	Promedio (S E)	Promedio (S E)	Promedio (S E)
Guerrero Negro	12.12	1.15 (0.06)	0.016 (0.011)	0.040 (0.020)
La Paz	21.21	1.21 (0.07)	0.026 (0.013)	0.061 (0.023)
Bahía de los Angeles	12.12	1.21 (0.08)	0.017 (0.011)	0.037 (0.019)
Perú	33.33	1.39 (0.11)	0.031 (0.013)	0.122 (0.034)

No se identificaron diferencias significativas, al comparar las frecuencias observadas y esperadas de los genotipos homocigotos de las cuatro poblaciones. Aún a pesar de esto, para Got-1 (BA), Pgm (GN, BA, LP y P), Lap-2 (GN y P), Mdh-1 (BA y LP), Pgi (GN, BA, LP y P), Pep-1 (P), Pep-3 (P), Me-1 (P), Gpd (P) y Tpi (GN, BA y P), las frecuencias observadas fueron mayores a las esperadas. De igual forma, fue posible observar en la mayoría de los casos e independientemente del locus, diferencias significativas entre las frecuencias observadas y esperadas, de los genotipos heterocigotos de las poblaciones de *N. subnodosus* y de la de *N. arthriticus* (Tabla 8).

Tabla 8. Comparación entre las frecuencias genotípicas observadas y esperadas de las tres poblaciones de *N. subnodosus* (Guerrero Negro, Bahía de los Angeles y La Paz) y de una población de *N. arthriticus* (Isla Lobos de Tierra, Perú).

Locus	Clase	Guerrero Negro		La Paz		Bahía de los Angeles		Perú	
		Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.
Got1	A-A	47	47.01	32	31.364	36	34.424	9	8.053
	A-B	—	—	—	—	—	—	0	1.895
	A-C	2	1.979	6	7.273	5	8.153	—	—
	B-B	—	—	—	—	—	—	1	0.053
	B-C	—	—	—	—	—	—	—	—
	C-C	0	0.01	1	0.364	2	0.424	—	—
Pgm	A-A	31	28.394	24	16.563	35	34.014	1	0.353
	A-B	2	7.211	1	15.873	0	1.972	2	3.294
	B-B	3	0.394	11	3.563	1	0.014	6	5.353
Lap1	A-A	36	36	36	36	36	36	8	7.158
	A-B	—	—	—	—	—	—	1	2.684
	B-B	—	—	—	—	—	—	1	0.158
Lap2	A-A	19	17.958	24	24.93	22	21.69	3	1.867
	A-B	13	15.085	12	10.141	12	12.62	2	4.267
	B-B	4	2.958	0	0.93	2	1.69	3	1.867
Mdh1	A-A	34	34	27	25.068	38	37.12	2	2
	A-B	—	—	—	—	2	1.904	—	—
	A-C	—	—	7	10.863	1	2.855	—	—
	B-B	—	—	—	—	0	0.012	—	—
	B-C	—	—	—	—	0	0.072	—	—
	C-C	—	—	3	1.068	1	0.036	—	—
Mdh2	A-A	31	31	33	31.141	43	43	0	0.067
	A-C	—	—	1	4.718	—	—	2	1.867
	C-C	—	—	2	0.141	—	—	6	6.067

Tabla 8. continuación.

Locus	Clase	Guerrero Negro		La Paz		Bahía de los Angeles		Perú	
		Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.
Pgi	A-A	21	11.975	24	15.887	22	13.324	1	0.158
	A-B	—	—	—	—	—	—	0	2.526
	A-C	2	20.051	0	16.225	0	17.352	1	0.158
	B-B	—	—	—	—	—	—	8	6.316
	B-C	—	—	—	—	—	—	0	0.842
	C-C	17	7.975	12	3.887	14	5.324	0	0
Pep1	A-A	49	49	39	39	43	43	9	8.053
	A-B	—	—	—	—	—	—	0	1.895
	B-B	—	—	—	—	—	—	1	0.053
Pep3	A-A	49	49	39	39	43	43	2	0.316
	A-B	—	—	—	—	—	—	0	3.368
	B-B	—	—	—	—	—	—	8	6.316
Me1	A-A	32	32	20	20	29	29	5	2.368
	A-B	—	—	—	—	—	—	0	4.211
	A-C	—	—	—	—	—	—	0	1.053
	B-B	—	—	—	—	—	—	4	1.474
	B-C	—	—	—	—	—	—	0	0.842
	C-C	—	—	—	—	—	—	1	0.053
Gpd	A-A	21	21	29	29	27	27	3	1.154
	A-B	—	—	—	—	—	—	0	3.692
	B-B	—	—	—	—	—	—	4	2.154
Tpi	A-A	2	0.182	2	0.444	0	0	2	0.588
	A-B	1	4.636	4	7.111	1	1	1	3.826
	B-B	25	23.182	26	24.444	35	35	6	4.588

Distancia Genética de Nei (1978)

Al analizar las distancias genéticas entre las poblaciones, es posible observar, que el valor que existe entre GN-BA fué de 0.0004 y entre LP-GN y LP-BA de 0.003 (Tabla 9). A su vez, el valor de distancia entre GN-P fué de 0.174 y entre LP-P de 0.153. La mayor distancia entre poblaciones se registró para BA-P, siendo ésta de 0.177 (Tabla 9). Debido a que no existen antecedentes, sobre el valor de distancia entre las especies *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, identificar los valores 0.153, 0.174 y 0.177, sugiere que las diferencias genéticas entre estas dos especies, se encuentran dentro del intervalo 0.153-0.177.

Con objeto de identificar gráficamente, las diferencias génicas entre especies y entre poblaciones, se aplicó un análisis de agrupamiento empleando el método UPGMA, especificando en el cálculo el uso del coeficiente de distancia genética sin sesgo de Nei (1978). Los resultados obtenidos, fueron muy similares a los presentados en la tabla 9. El dendrograma, permite observar la presencia de tres grupos. La distancia de corte en el primer grupo, formado por la población de GN y BA (*N. subnodosus*), es de 0.00043. El segundo grupo, está formado por LP (*N. subnodosus*) y presenta una distancia de corte de 0.00307. El tercer grupo, formado por la población de P (*N. arthriticus*), presenta una distancia de corte de 0.16795 (Fig. 17).

Tabla 9. Similitud genética, abajo de la diagonal, y distancia genética, arriba de la diagonal (Nei, 1978), entre las tres poblaciones de *N. subnodosus* (GN, LP y BA) y la población de *N. arthriticus* (P)

Poblaciones	GN	LP	BA	P
GN	*****	0.003	0.000	0.174
LP	0.997	*****	0.003	0.153
BA	1.000	0.997	*****	0.177
P	0.840	0.858	0.837	*****

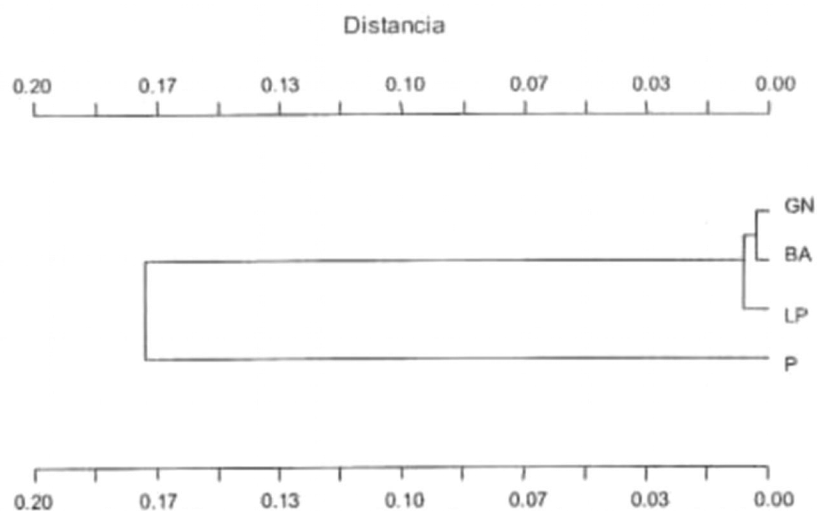


Fig. 17 Análisis de agrupamiento por medio del método UPGM, con los coeficientes de distancia genética sin sesgo de Nei (1978), para las poblaciones de *N. subnodosus* (GN, BA y LP) y la población de *N. arthriticus* (P).

Estadísticos F de Wright

A partir de los valores de F_{IS} , en los loci Got-1, Mdh-1 y Lap-2, se infiere la tendencia hacia la endogamia en las tres poblaciones, pero para el resto de loci, particularmente Pgm, Mdh-2 y Pgi, se deduce la ausencia de este fenómeno (Tabla 10). El identificar valores positivos de F_{IS} por locus y para los loci, sugiere que existe una deficiencia de heterocigotos con respecto al modelo de Hardy-Weinberg (Tabla 10). En cuanto a los valores de F_{IT} , en los loci Got-1 Mdh-1 y Lap-2, se observa también la tendencia a la endogamia, pero en el resto de loci hay una probable ausencia de este fenómeno. Al ser todos los valores de F_{IT} positivos, a nivel de locus y sobre todos los loci, es posible inferir que existe una deficiencia de heterocigotos en las poblaciones de *N. subnodosus* (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de los índices F_{IS} , F_{IT} y F_{ST} (Weir y Cockerham 1984), de la identidad por descendencia, Relat (Hamilton, 1971) y de los componentes de la varianza Sig_a entre las poblaciones; Sig_b entre los individuos dentro de las poblaciones, y Sig_w en los individuos, para las poblaciones de *N. subnodosus* de La Paz, Guerrero Negro y Bahía de los Angeles, México.

Locus	Fis	Fit	Fst	Relat	Sig_a	Sig_b	Sig_w
Got-1	0.26	0.27	0.02	0.03	0.00	0.03	0.10
Pgm	0.88	0.90	0.14	0.15	0.04	0.21	0.03
Lap-2	0.02	0.03	0.01	0.02	0.00	0.01	0.34
Mdh-1	0.37	0.42	0.09	0.13	0.01	0.05	0.09
Mdh-2	0.79	0.80	0.05	0.05	0.00	0.03	0.01
Pgi	0.96	0.96	-0.01	-0.01	-0.01	0.47	0.02
Tpi	0.53	0.55	0.03	0.04	0.00	0.07	0.06
Loci	0.57	0.59	0.04	0.05	0.06	0.87	0.65

El índice F_{IT} con un valor máximo (1.000), indica que no existen subpoblaciones y con valor mínimo (0.000), que las poblaciones están completamente aisladas. Así, para los loci Got-1 Mdh-1 y Lap-2, las poblaciones de *N. subnodosus* tienden hacia el aislamiento, lo cual no ocurre con el resto de loci. Al observar los valores de F_{IS} y de F_{IT} , en todos los casos el índice de entrecruzamiento es menor al índice de entrecruzamiento total, lo cual sugiere que existe flujo génico entre las poblaciones (Tabla 10). El índice F_{ST} indica que, para Got-1, Lap-2, Mdh-2, Pgi y Tpi, las poblaciones presentan una escasa diferenciación. Por otro lado, Pgm y Mdh-1, muestran una mayor diferenciación. En términos generales el valor de F_{ST} para todos los loci (0.04), indica una escasa diferenciación y pone de manifiesto, la falta de estructura genética (Tabla 10).

La tendencia que se observa a partir de los valores de los componentes de la varianza, de los cuales se calcularon los estadísticos F de Wright, hace evidente que para Pgm, Mdh-2, Pgi y Tpi, la mayor proporción de varianza se explica por el componente entre los individuos dentro de las muestras (Sig_b); para Got-1, Lap-2 y Mdh-1 la mayor proporción de la varianza se explica por el componente dentro de los individuos (Sig_w). Debido a que en ninguno de los loci el componente entre las muestras (Sig_a) fue determinante, se infiere la ausencia de estructura genética en *N. subnodosus*, ya evidenciada por F_{ST} (Tabla 10).

De acuerdo con Queller y Goodnight (1989), la identidad por descendencia promedio de los individuos (Relat) tiene un valor de 0, cuando la asociación entre los grupos se da al azar; un valor de 0.5, cuando los grupos son descendientes directos de los progenitores, de acuerdo a las probabilidades mendelianas y un valor de 0.25, cuando sólo son descendientes directos de uno de los dos progenitores, donde uno de ellos se mantiene constante, pero el otro, es cambiado de una generación a otra. De los valores de Relat, obtenidos para cada locus, se infiere que la asociación de los individuos dentro de las poblaciones de *N. subnodosus*, presenta una tendencia azarosa, condición que es constante al observar el valor de todos los loci (Tabla 10).

De acuerdo con el procedimiento numérico Jackknife, los valores promedio de los estadísticos F de Wright para todos los loci (Tabla 11), son similares al patrón observado en la tabla 10. En cuanto al error estándar, es necesario enfatizar que para F_{IS} y F_{IT} , en los loci Got-1, Pgm, Lap-2 y Pgi, los valores excedieron al error estándar. A su vez, para F_{ST} y Relat, en los loci Pgm, Mdh-1 y Pgi, también sobrepasaron el error estándar (Tabla 11). Al considerar que todo valor mayor al error estándar puede provocar un sesgo, es necesario guardar precaución con respecto a las inferencias que involucren a estos índices, para estos loci.

Tabla 11. Valores promedio y error estándar de los estadísticos F, calculados mediante el Jackknife, e intervalo de confianza al 95% para los estadísticos F, calculado mediante el Bootstrap, para las poblaciones de *N. subnodosus* de la Paz, Guerrero Negro y Bahía de los Angeles, México.

	Jackknife		Bootstrap
	Promedio	Error Estándar	Intervalo de Confianza 95%
FIS	0.60	0.25	(0.17, 0.88)
FIT	0.61	0.24	(0.19, 0.89)
FST	0.03	0.03	(0.00, 0.10)
Relat	0.04	0.05	(0.00, 0.12)

Respecto al intervalo de confianza, obtenido mediante el procedimiento numérico Bootstrap, los valores de F_{IS} y F_{IT} para los loci Lap-2 y Pgi (tabla 10), no están comprendidos por éste (Tabla 11). De igual forma, los valores de F_{ST} para los loci Pgm y Pgi (Tabla 10), exceden los límites del intervalo (Tabla 11). En cuanto a Relat, los valores de los loci Pgm y Pgi (tabla 10), no están comprendidos por el intervalo (Tabla 11).

ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Primera Aproximación del ACP

En la aproximación geométrica del Análisis de Componentes Principales (ACP), se logró observar a dos grupos de objetos en el espacio reducido compuesto por los componentes I y II (Fig. 18). El primer grupo, se caracterizó por ser muy apretado y por estar compuesto, por los objetos que representaban a los individuos de las poblaciones de *N. subnodosus* (Fig. 18A). El segundo grupo,

era menos apretado e integraba, a los objetos que representaban a los individuos de la población de *N. arthriticus* (Fig. 18B).

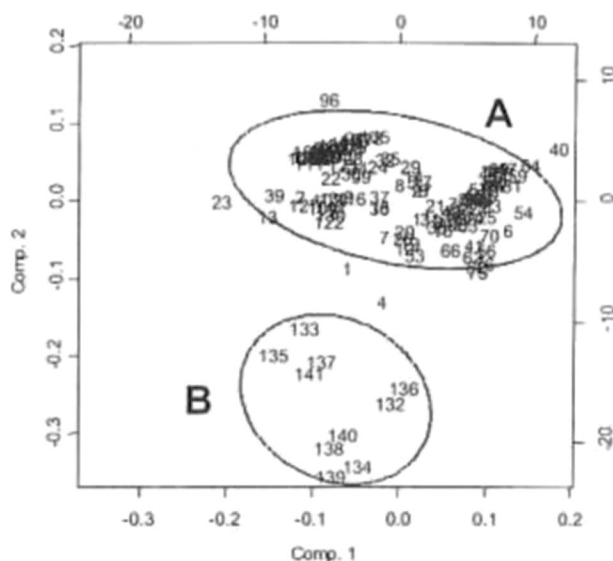


Fig. 18. Diagrama en espacio reducido compuesto por el Componente I y II, donde se aprecian dos grupos bien definidos. A: enjambre apretado compuesto por las tres poblaciones de *N. subnodosus* BA: 43 ind., GN: 49 ind. y LP: 39 ind.; B: enjambre que representa a la población de *N. arthriticus* P: 10 ind. El empaquetamiento de los grupos es arbitrario.

Caracteres Morfométricos Asociados a los Componentes del ACP

Mediante la aproximación matemática del ACP, se identificaron para la población BA (*N. subnodosus*), cuatro componentes significativos, para la población GN (*N. subnodosus*) tres, para la población LP (*N. subnodosus*) dos y para la población P (*N. arthriticus*) tres. Para todas las poblaciones, la proporción de la

varianza que es explicada por el componente I fue $> 80\%$ y la proporción explicada por los componentes I y II siempre fue $> 90\%$.

Los valores de correlación de Kendall, identificaron para la población BA (*N. subnodosus*), que 14 caracteres estaban asociados al componente I. De éstos, 13 variaron directamente entre sí e inversamente con respecto a AB/W. Al componente II, se asociaron RCN, LCN y R, todos presentaron una variación directa. Ningún carácter se asoció al componente III y IV (Tabla 12).

Para la población GN (*N. subnodosus*), 12 caracteres se asociaron al componente I, éstos variaron directamente entre sí, pero inversamente con respecto a AB/W. Al componente II, se asociaron tres caracteres, RCN y R, variaron directamente entre sí e inversamente con respecto a J. El carácter LCN, fue el único que se asoció al componente III (Tabla 13). Al componente I de la población de la Paz (*N. subnodosus*), se asociaron 15 caracteres, de éstos, 14 variaron directamente entre sí e inversamente con respecto a AB/WC. Los caracteres RCN y LCN, se asociaron directamente al componente II (Tabla 14).

Para la población de Isla Lobos de Tierra, Perú (*N. arthriticus*), al componente I se asociaron 15 caracteres, de los cuales 13 presentaron una variación directa entre sí e inversa con respecto a R y AB/W. Al componente II, se asociaron LCN y R, los cuales variaron directamente. Al componente III, se asociaron RCN y R,

éstos variaron inversamente. Es importante mencionar que R, estuvo asociado a los tres componentes con un valor de correlación de 0.02 (Tabla 15).

Para todas las poblaciones, al componente I se asociaron la mayoría de los caracteres morfométricos, su número varió entre 13 y 15. De igual manera al componente II, se asociaron entre dos y tres caracteres. Debido a que, la combinación de variables que se asociaron al componente II, es exclusiva para cada una de las poblaciones, es posible sugerir que este componente es el que establece las diferencias observadas, en la figura 18.

Tabla 12. Valores de correlación de Kendall entre los componentes significativos del ACP y los 17 caracteres morfométricos de la población de *N. subnodosus* de Bahía de los Angeles, B.C., México. Negritas y subrayado: valores más altos de correlación.

Caracteres	PC1	PC2	PC3	PC4
AB	<u>-0.81</u>	-0.12	-0.13	0.27
AC	<u>-0.82</u>	-0.03	-0.11	0.34
AP	<u>-0.46</u>	-0.13	-0.13	-0.15
DE	<u>-0.58</u>	-0.09	-0.22	-0.06
FG	<u>-0.50</u>	-0.06	-0.25	0.28
HI	<u>-0.42</u>	-0.10	0.10	0.06
K	<u>-0.34</u>	0.25	-0.23	0.23
J	<u>-0.35</u>	0.08	0.00	0.19
RLM	<u>-0.68</u>	-0.24	-0.15	0.09
LLM	<u>-0.74</u>	-0.18	-0.09	0.16
AN	<u>-0.61</u>	0.08	0.02	0.32
BO	<u>-0.69</u>	0.09	0.00	0.26
RCN	-0.37	<u>-0.52</u>	0.28	0.19
LCN	-0.27	<u>-0.49</u>	0.31	0.11
R	-0.04	<u>-0.23</u>	-0.02	0.03
WM	<u>-0.59</u>	0.09	-0.34	0.50
AB/W	<u>0.50</u>	-0.07	0.16	-0.25

Tabla 13. Valores de correlación de Kendall entre los componentes significativos y los 17 caracteres morfométricos de la población de *N. subnodosus* de Guerrero Negro, B.C., México. Negritas y subrayado: valores más altos de correlación

Caracteres	PC1	PC2	PC3
AB	<u>-0.80</u>	0.34	0.42
AC	<u>-0.80</u>	0.33	0.35
AP	<u>-0.50</u>	0.04	0.30
DE	<u>-0.54</u>	-0.01	0.42
FG	<u>-0.40</u>	0.01	0.14
HI	<u>-0.41</u>	-0.03	0.13
K	<u>-0.32</u>	0.18	0.08
J	-0.27	<u>0.30</u>	0.11
RLM	<u>-0.63</u>	0.14	0.31
LLM	<u>-0.70</u>	0.16	0.37
AN	<u>-0.53</u>	0.19	0.33
BO	<u>-0.55</u>	0.21	0.18
RCN	0.50	<u>-0.64</u>	-0.71
LCN	0.37	-0.40	<u>-0.49</u>
R	0.03	<u>-0.16</u>	-0.06
WM	<u>-0.65</u>	0.37	0.37
AB/W	<u>0.45</u>	-0.11	-0.18

Tabla 14. Valores de correlación de Kendall entre los componentes significativos y los 17 caracteres morfométricos de la población de *N. subnodosus* de La Paz, B.C.S., México. Negritas y subrayado: valores más altos de correlación.

Variables	PC1	PC2
AB	<u>-0.84</u>	-0.18
AC	<u>-0.84</u>	-0.22
AP	<u>-0.57</u>	-0.10
DE	<u>-0.75</u>	-0.25
FG	<u>-0.63</u>	-0.19
HI	<u>-0.63</u>	-0.15
K	<u>-0.65</u>	-0.14
J	<u>-0.65</u>	-0.32
RLM	<u>-0.80</u>	-0.19
LLM	<u>-0.79</u>	-0.18
AN	<u>-0.72</u>	-0.25
BO	<u>-0.77</u>	-0.27
RCN	-0.48	<u>-0.80</u>
LCN	-0.46	<u>-0.82</u>
R	<u>-0.25</u>	0.02
WM	<u>-0.75</u>	-0.11
AB/W	<u>0.68</u>	0.07

Tabla 15. Valores de correlación de Kendall entre los componentes significativos y los 17 caracteres morfométricos de la población de *N. arthriticus* de la Isla Lobos de Tierra, Perú. Negritas y subrayado: valores más altos de correlación.

Variables	PC1	PC2	PC3
AB	<u>-0.73</u>	0.29	-0.33
AC	<u>-0.96</u>	0.42	-0.47
AP	<u>-0.69</u>	0.16	-0.20
DE	<u>-0.82</u>	0.38	-0.33
FG	<u>-0.76</u>	0.40	-0.44
HI	<u>-0.87</u>	0.51	-0.56
K	<u>-0.38</u>	0.11	-0.24
J	<u>-0.29</u>	0.02	-0.07
RLM	<u>-0.69</u>	0.16	-0.20
LLM	<u>-0.69</u>	0.16	-0.20
AN	<u>-0.82</u>	0.38	-0.42
BO	<u>-0.91</u>	0.47	-0.42
RCN	-0.60	0.78	<u>-0.91</u>
LCN	-0.51	<u>0.96</u>	-0.82
R	<u>0.02</u>	<u>0.02</u>	<u>0.02</u>
WM	<u>-0.60</u>	0.16	-0.20
AB/W	<u>0.93</u>	-0.44	0.49

Prototipos de las Poblaciones (FEO)

Las Funciones Empíricas Ortogonales (FEO) de GN, BA, LP (*N. subnodosus*) y P (*N. arthriticus*) (Tabla 16), explicaron una proporción de la varianza $> 80\%$ y presentaron un valor propio (eigenvalor) > 1 . Por tal razón, las FEO o prototipos de las poblaciones, son consideradas como estadísticamente significativas. En la aproximación geométrica del análisis de discriminantes basado en el ACP, que se aplicó a las FEO o prototipos, se observa como los centroides de los prototipos de las poblaciones, se separan entre sí, en el espacio reducido compuesto por los componentes I y II (Fig. 19). Debido a que en el cálculo sólo el componente I presentó significancia, la distancia entre centroides, a lo largo

del eje correspondiente a este componente, es un indicador fidedigno de la separación morfométrica entre los prototipos.

Los centroides de los prototipos de las poblaciones pertenecientes a *N. subnodosus*, se ubicaron en un intervalo de 1 a -4 unidades del componente I. La separación entre los centroides correspondientes al prototipo de BA y LP, es de 2 unidades, la presente entre BA y GN, es de 6 unidades y entre LP y GN, de 4 unidades. El centroide del prototipo correspondiente a la población de *N. arthriticus* (P), se ubicó en las 5 unidades del componente I; de esta forma, P se separa de BA por 4 unidades, de LP por 6 unidades y de GN por 10 unidades (Fig. 19).

Con objeto de identificar cambios en el orden que presentaron los centroides de los prototipos de las poblaciones de *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, se incorporó la FEO de la población de *L. nodosus* (Tabla 17). Al realizar el análisis de discriminantes, basado en el ACP, habiendo incorporado a la población de *L. nodosus*, de nueva cuenta se observó que sólo el componente I presentó significancia, por lo tanto, la distancia entre centroides a lo largo del eje de este componente, resulta ser un indicador de la separación morfométrica entre los prototipos, en la aproximación geométrica del ACP (Fig. 20).

Tabla 16. FEO basadas en el ACP. BA: componente I de Bahía de los Angeles (*N. subnodosus*); GN: componente I de Guerrero Negro (*N. subnodosus*); LP: componente I de La Paz (*N. subnodosus*); P: componente I de Isla Lobos de Tierra, Perú (*N. arthriticus*).

	BA	GN	LP	P
AB	637.71	1100.25	743.24	322.96
AC	635.91	1037.94	715.34	302.83
AP	203.03	325.68	250.06	108.32
DE	347.97	546.92	410.06	169.24
FG	152.91	205.89	153.61	65.16
HI	177.55	241.57	169.72	69.97
K	64.52	114.62	84.63	29.81
J	47.15	89.85	57.56	18.78
RLM	337.72	523.58	386.26	157.22
LLM	313.26	485.43	361.06	140.68
AN	330.43	509.82	356.52	149.72
BO	353.61	549.45	366.65	153.21
RCN	101.09	564.70	317.70	409.78
LCN	97.90	517.97	277.13	413.26
R	60.38	64.29	58.28	31.94
WM	173.44	708.08	358.64	116.00
AB/W	5.79	2.24	3.54	3.20

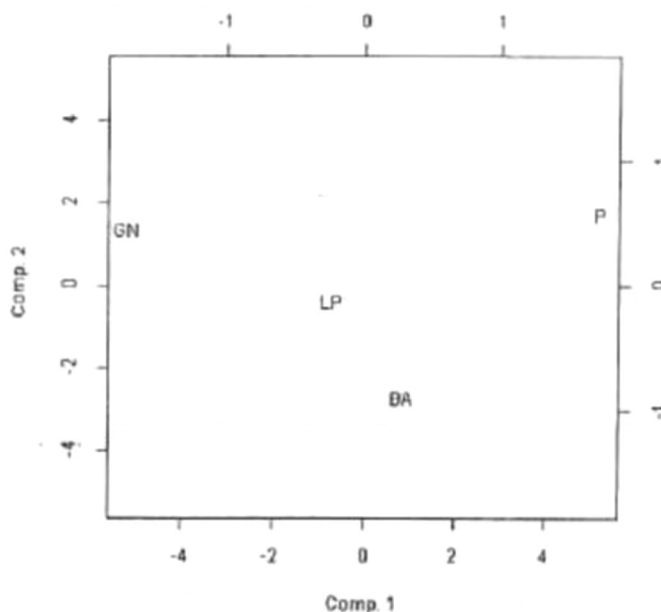


Fig. 19. Esquema en espacio reducido resultante del Análisis de Discriminantes basado en el ACP, empleando una rotación VARIMAX, que se aplicó a las FEO de las poblaciones de *N. subnodosus* (BA, GN y LP) y de la población de *N. arthriticus* (P).

Al incluir el prototipo de la población de *L. nodosus*, la posición de los centroides rotó en el espacio reducido compuesto por los componente I y II, con respecto a la figura 18 (Fig. 19). El esquema en espacio reducido, muestra a los centroides de los prototipos de las tres poblaciones de *N. subnodosus*, ubicados entre 0 y 6 unidades del componente I. El centroide del prototipo de la población de *N. arthriticus*, se localiza a -3 unidades y a -5 unidades, el de la población de *L. nodosus* (Fig. 20).

Entre los centroides de los prototipos de las poblaciones *N. subnodosus* la distancia se mantuvo similar a la de la figura 18; esto es, la distancia entre BA y LP es de 2 unidades, entre BA y GN, de 6 unidades y entre LP y GN, de 4 unidades (Fig. 20). El centroide del prototipo de la población de *N. arthriticus* (P), se ubicó en -3 unidades del componente I, manteniendo 4 unidades de distancia con BA, pero disminuyendo su distancia a 5 unidades con LP y a 9 unidades con GN (Fig. 19). A su vez, el centroide del prototipo de la población de *L. nodosus* (V), distó 6 unidades de BA, 7 unidades de LP, 11 unidades de GN y se ubicó, a sólo 2 unidades de P (Fig. 20).

Tabla 17. FEO basadas en el ACP. BA: PC1 de Bahía de los Angeles (*N. subnodosus*); GN: PC1 de Guerrero Negro (*N. subnodosus*); LP: PC1 de La Paz (*N. subnodosus*); P: PC1 de Isla Lobos de Tierra, Perú (*N. arthriticus*); V: PC1 de la costa occidental de Venezuela (*L. nodosus*).

	BA	GN	LP	P	V
AB	637.71	1100.25	743.24	322.96	187.47
AC	635.91	1037.94	715.34	302.83	176.40
AP	203.03	325.68	250.06	108.32	60.15
DE	347.97	546.92	410.06	169.24	98.91
FG	152.91	205.89	153.61	65.16	34.88
HI	177.55	241.57	169.72	69.97	38.07
K *	64.52	114.62	84.63	29.81	20.31
J	47.15	89.85	57.56	18.78	15.97
RLM	337.72	523.58	386.26	157.22	91.67
LLM	313.26	485.43	361.06	140.68	81.88
AN	330.43	509.82	356.52	149.72	86.46
BO	353.61	549.45	366.65	153.21	87.89
RCN	101.09	564.70	317.70	409.78	118.08
LCN	97.90	517.97	277.13	413.26	112.16
R	60.38	64.29	58.28	31.94	15.72
WM	173.44	708.08	358.64	116.00	46.81
AB/W	5.79	2.24	3.54	3.20	1.89

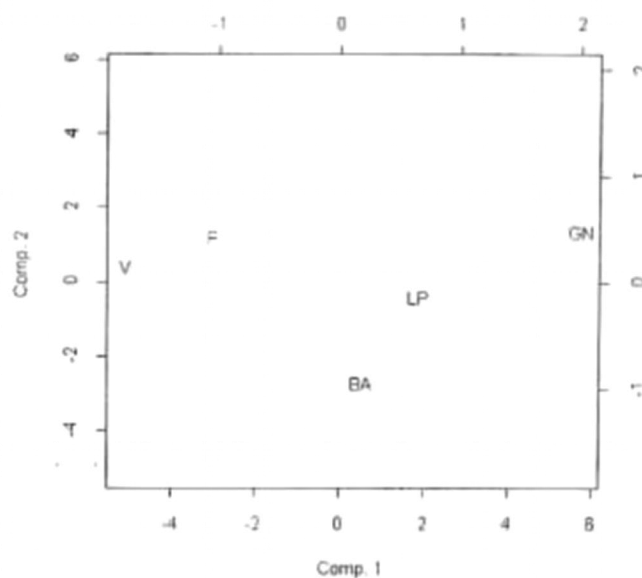


Fig. 20. Esquema en espacio reducido resultante del Análisis de Discriminantes basado en el ACP, empleando una rotación VARIMAX, que se aplicó a las FEO de las poblaciones de *N. subnodosus* (BA, GN y LP), de la población de *N. arthriticus* (P) y de la población de *L. nodosus* (V).

DISCUSION

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

Análisis Biogeográfico-Ecológico de *Lyropecten* y *Nodipecten*

Al analizar con detenimiento los límites de distribución de las especies, de que se componen los géneros *Lyropecten* y *Nodipecten* en las costas de América (Fig. 6), se observa que *L. kallinobilosus*, *L. antillarum* y *N. magnificus*, presentan una distribución circunscrita a una área particular. Las dos primeras, limitadas dentro de la provincia tropical del Atlántico Occidental a la península de Florida y oeste de las Bermudas, la tercera, localizada en la provincia Galápagos y restringida a las Islas Galápagos, así como a la costa de Ecuador. Por presentar un área de distribución limitada, estas tres especies pueden ser consideradas estenócoras (Vermeij, 1978; Cox y Moores, 1980; Margalef, 1980).

La distribución limitada que presentan *L. kallinobilosus*, *L. antillarum* y *N. magnificus*, también ha sido observada en otros invertebrados marinos, tales como moluscos bivalvos y crustáceos. Para éstos, las corrientes oceánicas y la temperatura, son los principales determinantes de su distribución (Verwey, 1966; Garth, 1967; Scheltema, 1971; Vermeij, 1980a; Correa-Sandoval, 1995; Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortes, 1998; Correa y Carvacho, 1991). Se sugiere, que

el efecto de estos parámetros sea similar al observado en otros grupos, para las especies estenócoras de *Lyropecten* y *Nodipecten*.

Empleando otra estrategia, se encuentran las especies *L. nodosus*, *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, éstas por presentar una amplia área de distribución son consideradas especies eurícoras (Vermeij, 1978; Margalef, 1980). Respecto al tipo de distribución que presentan estas especies, continua o contagiosa (Margalef, 1980; Myers y Giller, 1990; Futuyama, 1998), ninguno de los autores que las describen presentan información al respecto, limitándose a ubicar exclusivamente sus límites de distribución.

De acuerdo con lo encontrado por la presente investigación, las especies eurícoras *L. nodosus* y *N. subnodosus*, presentan registros fósiles en aguas templado cálidas, subtropicales y tropicales. Por tal razón, es probable que estas especies presenten una tolerancia mayor a la temperatura, de la misma manera como lo hacen otras especies de moluscos y crustáceos (Verwey, 1966; Vermeij, 1980a; Ramírez, 1983; Cordero, 1984; Correa-Sandoval, 1984; 1988; 1995). En el caso de *N. arthriticus*, esta especie puede tener una tolerancia menor al de las otras dos especies, lo cual es probable que influya en que se distribuya exclusivamente en aguas tropicales y subtropicales.

Aún cuando *N. arthriticus* y *N. subnodosus*, se traslapan en su área de distribución, no existe información o registros fósiles que evidencien procesos de competencia o describan una distribución batimétrica en el hábitat. En este sentido, la distribución batimétrica de *N. subnodosus* puede ser una variable importante, para su distribución en aguas tropicales. Los organismos de esta especie, se localizan entre 6 y 10 m en su límite norte de distribución, pero en latitudes menores, por ejemplo Huatulco, Oaxaca, México, ha sido colectada a más de 40 m, donde la temperatura es menor a los 18° C. Esta evidencia sugiere que *N. subnodosus*, puede ser una especie de aguas templadas y que su dispersión, hacia latitudes ecuatoriales, probablemente es facilitada por la profundidad, o bien, que algún proceso biótico este provocando su desplazamiento de aguas someras a profundas.

Dentro de los procesos bióticos, involucrados en la distribución tropical de las poblaciones de *N. subnodosus*, se encuentra la competencia por espacio intra e interespecífica, muy probablemente a nivel larval o por alimento, a la que están sujetas en estas latitudes, donde la diversidad de especies es mayor. Otra explicación probable es que, la depredación por poliquetos y cangrejos braquiuros (Vermeij, 1978; Correa-Sandoval, 1988), limita la distribución vertical de esta especie y sólo a esta profundidad, escapa de los depredadores.

Debido a la extracción que tiene *N. subnodosus*, como recurso pesquero, habría que examinar con detalle la disminución en el tamaño o las dimensiones corporales que presenta esta especie, a medida que se distribuye hacia latitudes tropicales. Este fenómeno, puede ser producto de una estrategia, para salvar la elevada competencia presente en aguas tropicales, pero también, puede deberse a una respuesta de las poblaciones, hacia una extracción indiscriminada por el hombre, tal y como se ha observado que ocurre, con otras especies que soportan pesquerías. En otro sentido y desde el punto de vista fisiológico, la disminución de tamaño, puede responder a una estrategia para perder más rápidamente calor, lo cual constituye una ventaja en los trópicos (Vermeij, 1978; Mayr, 1963; 1970; Eldredge, 1999; Correa-Sandoval, 2002).

Aquello que salta a la vista en el análisis biogeográfico de *Lyropecten* y *Nodipecten*, pero sobre todo para *N. subnodosus*, es la importancia de la temperatura, en el establecimiento de los límites de distribución de las especies y el de las corrientes marinas, como los vectores que ayudan a homogenizar, en cuanto a temperatura, las masas de agua. Debido a que la distribución de las especies aparece fuertemente ligada a las ocasionales temperaturas extremas, los límites de distribución de *N. subnodosus* y que coinciden, con la posición de la isoterma de 20° C de verano en ambos Hemisferios, se explican por la fluctuación estacional, de la corriente fría descendente de California, en el Hemisferio Norte y la corriente fría ascendente del Perú, en el Hemisferio Sur.

De esta forma, es posible identificar a las temperaturas extremas bajas, como el factor físico oceanográfico determinante para el establecimiento de los límites de distribución de *N. subnodosus*. Además, estas temperaturas al prevalecer en las corrientes oceánicas que dispersan a las larvas, también pueden afectar su viabilidad al momento de iniciar la metamorfosis para asentarse. Son estas temperaturas y las corrientes oceánicas en gran medida, responsables de que se presente un reclutamiento exitoso. Por tanto, es posible generalizar que desempeñan un papel determinante, en la distribución actual que presentan los géneros *Nodipecten* y *Lyropecten*, en las costas de América.

Análisis Biogeográfico-Histórico de *Lyropecten* y *Nodipecten*

Lyropecten y *Nodipecten*, son macropectínidos o pectínidos de más de 90 cm de largo total. Estos, en general, son los elementos más distintivos de la fauna molusca del Cenozoico Tardío, de la costa Noreste del Pacífico (Addicott, 1974). Por su abrupta aparición y por su diversificación durante el Mioceno Temprano de Europa (Estados Aquitaniano y Burdigaliano), permitieron diferenciar a la fauna molusca del Neógeno, de la del Paleógeno (Davies, 1934). Su presencia también es empleada para reconocer el límite entre el Oligoceno y Mioceno, en las secuencias del Terciario de la costa del Pacífico (Woodring, 1938; Cox, 1942; Woodford, 1942).

Los macropectínidos, están representados en el estado Vaqueros del Oligoceno de California, por el género *Vertipecten*, pero durante el Mioceno Temprano, aparecen cuatro géneros más, entre estos, *Lyropecten*. Esta tendencia, se mantuvo durante el primer tercio del Mioceno Medio, haciendo su aparición en el Pacífico Norte, para California, dos nuevas especies de *Lyropecten*, *L. crassicardo* (Conrad) y *L. estrellanus* (Conrad) (Addicott, 1974). Después de la culminación de un período cálido, durante el intervalo del Oligoceno tardío al Mioceno medio, siguió uno de enfriamiento (Addicott, 1969a; 1970; 1974).

En respuesta a este enfriamiento, que ejerció su influencia sobre las aguas someras que formaban el ambiente costero, los géneros *Amusium*, *Amussiopecten* y *Vertipecten*, se extinguieron hacia el final del Mioceno Medio. Para el Mioceno Tardío, estuvieron presentes los géneros *Fortipecten*, *Patiniopecten* y *Lyropecten*, éste ultimo integrado en California por *L. crassicardo* (Conrad), *L. estrellanus*, (Conrad), *L. ricei* (Trask) (Masuda y Addicott, 1970). Para el Occidente de Estados Unidos, sólo los géneros *Lyropecten* y *Patiniopecten* (*Lituyapecten*), estuvieron representados durante el Plioceno y a finales de este período, ambos se extinguieron (Hanna, 1926; Durham, 1950; Hertlein, 1966; Addicott, 1974).

De esta forma, aparentemente *Lyropecten* (*sensu* Smith, 1991), fue reemplazado durante el Plioceno por el género de aguas cálidas *Nodipecten* (*sensu* Smith,

1991), el cual fue representado por la especie *N. veatchi* (Arnold) en el Golfo de California (Hanna 1926, Durham 1950, Hertlein 1966, Addicott 1974) y a lo largo de la costa suroeste de Baja California (Arnold 1906, Addicott 1974). Existe un registro de *Nodipecten*, del Plioceno Temprano, en la cuenca de Los Angeles (Arnold 1906), pero éste debe ser considerado con reserva, debido a que no se ha sido verificado por estudios subsecuentes (Hoots, 1931; Durham y Yerkes, 1964; Vedder, 1972).

Aún cuando la anterior información indica que *Nodipecten*, data del Plioceno, de acuerdo con Addicott (1974) y Smith (1991), este género se distribuyó durante el Terciario en el Caribe, en el Pacífico Oriental Tropical y en el Atlántico Occidental Tropical. Debido a que, los registros fósiles más antiguos de *N. subnodosus* del Norte de California, datan del Mioceno, Moore *et al.* (1952), indican que este género y esta especie en particular, son neotropicales. Con base en lo anterior, en la presente investigación se considera que *N. subnodosus* data del Mioceno, es una especie neotropical y es endémica de la costa Pacífico de América.

En cuanto a su relación filogenética, *N. subnodosus*, es posiblemente una especie cognato de *L. nodosus* (*sensu* Smith, 1991), especie del Caribe y de la costa del Atlántico Occidental Tropical o de su probable ancestro inmediato, *N. collierensis* (*sensu* Smith, 1991). Registros fósiles de *L. nodosus* y *N.*

subnodosus del Mioceno, fueron encontrados co-ocurriendo en Florida, Venezuela, la Patagonia y Baja California Sur, México (Smith, 1991). *L. nodosus*, fue reportada como una especie de aguas cálidas del Mioceno de la costa Oriental Mexicana y para el Plioceno, como una especie de la parte sureste de la Península de Baja California (Smith 1991).

Durante el Mioceno Medio y Tardío, incluso el Plioceno Temprano, algunas especies de pectínidos y ostréidos incrementaron su área de distribución hacia el norte. Ejemplo de este movimiento, para el Plioceno Temprano, se observó en *Argopecten circularis aequisulcatus*, *Flabellipecten stearnsii* y *Dendostrea veatchii*, especies originadas en Baja California, que migraron hacia el norte llegando hasta la parte sur y media de California (Addicott, 1970; 1974; Piazza y Robba, 1994). Posteriormente y debido al enfriamiento climático progresivo del Cuaternario, los géneros tropicales y subtropicales, como *Nodipecten* y *Lyropecten*, desplazaron su área de distribución de California hacia Baja California (Parker 1964, Addicott 1969a; 1969b; 1974; Smith, 1991; Piazza y Robba, 1994).

Para el Plioceno, la distribución de pectínidos y ostréidos, estaba restringida a la región sur de Baja California y sólo algunas especies, se encontraban en el Norte de California (Piazza y Robba, 1994). Para este periodo, fue reportada a *Patiniopecten healeyi* como un elemento anómalo, de aguas templado frías, que

co-ocurió con el género *Nodipecten* (*sensu* Smith, 1991), de aguas cálidas en Baja California Sur (Jordan y Hertlein, 1926; Addicott, 1974).

La ocurrencia más confiable de *Nodipecten* del Plioceno, es la de la zona denominada Piedras Rodadas en Loreto, Baja California Sur, México, donde una asociación entre vermétidos y *Nodipecten* fue observada formando lechos. Los especímenes de *Nodipecten*, estaban embebidos en una densa matriz de tubos de vermétidos de *Chama* sp. y *Dosinia* (*Dosinia*) *ponderosa*. Debido a que los vermétidos son indicadores de aguas someras y cálidas, cuya profundidad oscila entre 2 y 5 m, se infiere que el género *Nodipecten* y la especie *L. nodosus*, se asociaron a éstos, en un paleoambiente tropical en Baja California Sur, México. (Piazza y Robba, 1994).

La exclusión actual que muestran las áreas geográficas, del linaje de aguas cálidas *Lyropecten-Nodipecten* y del grupo *Patinopecten*, de aguas templado frías, contrasta con la mayoría de las divergencias observadas durante Mioceno y con el traslape que sufrieron éstos géneros, durante el Plioceno en el Norte y Sur de California. Durante el Plioceno *Patinopecten* (*Lituyapecten*), migró hacia el sur desde Alaska hasta California (Addicott 1969a; 1974), debido por lo menos en parte, al enfriamiento climático. La co-ocurrencia de fósiles de *L. nodosus* con *Patinopecten healeyi* (Jordan y Hertlein, 1926; Smith, 1991; Piazza y Robba,

1994), puede ser un reflejo de la retracción gradual hacia el sur de *Lyropecten* y de otros géneros de moluscos (Addicott 1969a).

Al considerar la información presentada, se infiere que probablemente durante el Mioceno y Plioceno Temprano, las especies *N. subnodosus* y *L. nodosus*, cohabitaron en el Pacífico Oriental y que, su límite hacia el norte, fue la costa de California. Después del Plioceno Temprano, cuando el corredor Panámico se cerró, debido a la emersión de Centroamérica (Jackson *et al.*, 1993; Vermeij, 1993), las poblaciones de *L. nodosus*, quedaron aisladas de las del Atlántico Occidental. Con la incidencia de las bajas temperaturas, ocasionadas por las glaciaciones del Cuaternario, *N. subnodosus* y *L. nodosus*, retrocedieron su área de distribución hacia el sur de la Península de Baja California (Addicott, 1969a) donde las aguas eran más cálidas (Piazza y Robba, 1994).

Estas condiciones de enfriamiento gradual global, fueron acompañadas de un decaimiento de la producción primaria y del incremento en el oleaje, así como de las corrientes de la zona infralitoral somera (Jackson *et al.*, 1993; Piazza y Robba, 1994). Esta condición, probablemente generó la extinción progresiva de las poblaciones de *L. nodosus* y de otros moluscos bivalvos del Pacífico Oriental. Al término de las glaciaciones del Cuaternario ($1.2- 1.5 \times 10^4$ años) y con el incremento en la temperatura, *N. subnodosus* extendió su distribución hacia el norte en la costa Pacífico, estableciendo su actual límite de distribución

(Smith, 1991). *L. nodosus*, extinta en el Pacífico Oriental, se distribuyó en el Atlántico Occidental Tropical de América, tal y como lo hace desde el Mioceno hasta el presente.

La anterior reseña denota que, el género *Nodipecten* toleró mejor las condiciones de enfriamiento, ocasionadas por las glaciaciones o que encontró, refugios que le permitieron sobrevivir y que por esa razón, no se extinguió como *L. nodosus*. Dificilmente puede considerarse a *N. subnodosus*, una especie de aguas templado frías, porque su límite de distribución al norte, se encuentra en la zona de transición templado cálida a partir del Pleistoceno y porque, su incursión hacia las costas de California fue producto de condiciones cálidas inusuales en estas latitudes. Pero también, es dudoso aceptar, que es una especie de aguas tropicales. La presente investigación propone que, *N. subnodosus* es una especie de aguas templado-cálidas.

ANÁLISIS GENÉTICO

Variación Genética de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*

Respecto a la variabilidad genética, destacó la presencia de alelos diferentes entre *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, en los loci Lap-1, Mdh-1, Pep-1, Pep-3, Me-1, Gpd y Gdh. Estos loci resultaron de gran valor diagnóstico y algunos de ellos,

fueron monomórficos (Fig. 14). Esta condición, permite identificarlos como marcadores genéticos de valor taxonómico, aunque con las reservas del caso, debido a que, el tamaño de muestra entre las poblaciones es diferente y que, las poblaciones analizadas, proceden de sitios ubicados en los extremos del área de distribución de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*.

Los valores de heterocigocidad promedio observada para las poblaciones de *N. subnodosus*, son bajos, pero característicos de moluscos bivalvos, el intervalo para las poblaciones examinadas fue de 0.016 a 0.026. Resulta interesante observar que las poblaciones de Guerrero Negro (GN) y Bahía de los Angeles (BA) presentan el mismo comportamiento en los estimadores de variabilidad genética (Tabla 8), aunque mostraron pequeñas diferencias al analizar las frecuencias alélicas (Fig. 14). La similitud entre estas poblaciones es explicable debido a que los progenitores de los individuos recolectados en Bahía de los Angeles provenían de Guerrero Negro. Las diferencias entre éstas, pueden deberse a que, los individuos crecieron y se desarrollaron en diferentes ambientes.

El valor de la heterocigocidad observada promedio y el porcentaje de los loci polimórficos de la población de *N. arthriticus*, fueron mayores a los que presentaron las poblaciones de *N. subnodosus*. Las diferencias en los estimadores de variabilidad genética para estas dos especies, deben de tomarse

con precaución ya que, sólo representan un área particular del área total de distribución de estas dos especies y el tamaño de muestra de *N. arthriticus* es pequeño. Aún cuando están presentes estas limitaciones, la información aportada por el presente estudio permite diferenciar genéticamente a estas dos especies de pectínidos.

Deficiencia de Heterocigotos en *N. subnodosus* y en *N. arthriticus*

A las poblaciones de *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, se les identificó una deficiencia de heterocigotos en los loci polimórficos examinados. Identificar deficiencia de heterocigotos en loci enzimáticos de bivalvos marinos es común (Zouros y Mallet, 1987; Singh y Green, 1984; Raymond *et al.*, 1997). Ejemplos de este fenómeno, se encuentran en *Brachidontes rostratus* (Colgan, 1981), *B. variabilis* (Lavee y Ritte, 1977), *Mytilus californianus* (Tracey *et al.*, 1975; Levinton y Fundiller, 1975), *M. edulis* (Milkman y Beaty, 1970; Koehn y Mitton, 1972; Koehn *et al.*, 1976; Gartner-Kepkay *et al.*, 1980), *Modiolus auriculatus* (Lavee y Ritte, 1977), *Ostrea edulis* (Wilkins y Mathers, 1973), *Crassostrea gigas* (Buroker *et al.*, 1975; Fujio, 1979; Gosling, 1982), *C. virginica* (Singh y Zouros, 1978; Zouros *et al.*, 1980) y *Chlamys opercularis* (Beaumont y Barnes, 1992).

Varias explicaciones han sido propuestas, para responder a la deficiencia de heterocigotos. En términos generales éstas, se pueden clasificar en cuatro

categorías: endogamia, presencia de alelos nulos, efecto Wahlund y selección natural (Singh y Green, 1984; Zouros y Mallet, 1987). Existe una hipótesis más, que se emplea como modelo para ostiones y que podría quedar comprendida en la cuarta categoría, ésta se refiere a la aptitud inversa de los heterocigotos (Williams, 1975; Clegg *et al.*, 1978; Singh y Green, 1984; Zouros y Foltz, 1984).

En cuanto a la primera categoría, el hecho de que una población sea panmíctica, asegura que el apareamiento entre dos individuos, no esté sesgado por su parecido fenotípico, su grado de parentesco o por la distancia que los separa dentro del área de distribución de la población. A diferencia de estas condiciones, el grado de movilidad de los individuos en las poblaciones naturales, en este caso a nivel larval, sí determina la probabilidad de encuentro. Esta determinación, hace obvio que el apareamiento se realice, entre individuos presentes en una zona restringida dentro del área de distribución. La consecuencia probable a este fenómeno, es el incremento en las cruza de individuos consanguíneos, en una proporción superior a la esperada (Carson, 1975; Santos, 1987; Williams, 1996). La endogamia, es muy probable que esté presente en las poblaciones examinadas de *N. subnodosus*, debido a su carácter gregario y al hermafroditismo que presenta la especie.

Los alelos nulos o alelos enzimáticamente inactivos; han sido reportados en diferentes poblaciones vegetales y animales (Voelker *et al.*, 1980a; Langley *et*

al., 1981; Skibinski *et al.*, 1983; Foltz, 1986; Lafiandra *et al.*, 1987; Kato y Foltz, 1989; Gardner 1992). Estos, se caracterizan por no producir polipéptidos o los que producen, no tienen actividad catalítica; en este caso, el defecto genético está restringido al locus seleccionado (Gardner, 1992), son muy raros y generalmente, presentan una frecuencia menor a 0.005 (Selander y Yang, 1969; Ayala *et al.*, 1972; Coiné y Felton, 1977; Voelker *et al.*, 1980a; 1980b; Langley *et al.*, 1981; Allendorf *et al.*, 1982; Freeth y Gibson, 1985; Gardner, 1992).

La hipótesis de los alelos nulos, supone que no existe ventaja para el heterocigoto y el orden, es simplemente una función del número de alelos activos (Zouros y Mallet, 1987). Una aparente correlación entre el orden fenotípico y la heterocigocidad, resultará de esta hipótesis, porque el análisis electroforético no distingue entre los heterocigotos y los homocigotos nulos, para el alelo activo asociado (Zouros y Mallet, 1987; Raymond *et al.*, 1997). El heterocigoto electroforético que presenta alelos nulos, es prácticamente indetectable, porque al no presentar actividad estos alelos, son observados y registrados como homocigotos (Gardner, 1992). Por esta razón y para las poblaciones examinadas de *N. subnodosus*, estos alelos son prácticamente indetectables.

En el efecto Wahlund y debido al proceso dispersivo, causado por la deriva génica, las frecuencias alélicas de las subpoblaciones de una especie, van

diferenciándose entre ellas progresivamente. Así, al analizar en conjunto a todas las subpoblaciones, sin considerar las diferencias progresivas entre estas, se presenta una deficiencia de heterocigotos con respecto al modelo de equilibrio (Santos, 1987; Raymond *et al.*, 1997). Este fenómeno, se presenta en las especies que tienen una capacidad de dispersión mayor, por lo menos durante uno de los estadios de su ciclo de biológico (Carson, 1971; Santos, 1987; Maynard, 1994; Raymond *et al.*, 1997). De acuerdo con lo anterior, este fenómeno es muy probable que esté presente en *N. subnodosus*, aunque es necesario precisar que, el efecto Wahlund y la deficiencia de heterocigotos resultante, pueden ser un artefacto del método de muestreo utilizado.

La selección natural, al promover las adaptaciones necesarias para la supervivencia genética de los individuos, permite la reproducción de las diferentes variantes genéticas alternativas en las poblaciones (Ayala y Valentine, 1979; Futuyma y Slatkin, 1983; Williams, 1996; Ridley, 1996; Futuyma, 1998). Este proceso, es una manifestación de las diferencias de la aptitud de los individuos, para transmitir sus genes a las siguientes generaciones y es denominado, valor adaptativo o eficacia biológica (Williams, 1996; Mitton, 1997). Para *N. subnodosus*, esta categoría sería aplicable siempre y cuando, se identificara la coexistencia de alelos, donde sus frecuencias estuvieran determinadas por la relación entre la aptitud de los homocigotos y heterocigotos.

Debido a que el efecto de selección sobre una frecuencia génica, no sólo depende de la intensidad de selección, sino de la frecuencia génica inicial (Santos, 1987; Hartl y Clark, 1989; Harvey y Pagel, 1992; Ridley, 1996). La aptitud presenta varios componentes que pueden ser correlacionados con la heterocigocidad (Falconer, 1970). Entre éstos, se encuentran el crecimiento (Zouros y Mallet, 1987), la viabilidad (Foltz y Zouros, 1984), la fertilidad (Rodhouse *et al.*, 1986), la actividad de locomoción (Garton, 1984) y la asimetría fluctuante (Leary *et al.* 1983). Es discutible realizar estas correlaciones, ya que su resultado es aleatorio, bajo ciertas condiciones se presentan para uno o más caracteres fisiológicos, morfológicos o conductuales, pero al repetir la observación puede o no presentarse la correlación.

En cuanto a la aptitud inversa de los heterocigotos, ésta plantea que el exceso de homocigotos en las especies con larvas pelágicas, depende de la edad y estado de desarrollo; es alto, en grupos de individuos jóvenes y bajo, en los de edad avanzada. El grado de homocigocidad presenta, una correlación negativa con la tasa de crecimiento y por otra parte, los individuos de crecimiento lento, presentan una tasa mayor de mortalidad después de asentarse. Estos resultados, han permitido establecer que las aptitudes relativas de homocigotos y heterocigotos, son diferentes durante la fase larval, de aquellos estadios que suceden al asentamiento (Singh y Green, 1984).

De acuerdo con esta hipótesis, la ventaja en la aptitud de los heterocigotos, considerados como individuos de crecimiento rápido, es evidente únicamente en los estadios posteriores al asentamiento. El origen del exceso de homocigocidad, con asociaciones entre heterocigocidad y tasa de crecimiento después del asentamiento, puede ser explicado por la selección balanceadora. Esta selección durante la fase pelágica larval, da lugar a la alta mortalidad, de los heterocigotos de crecimiento rápido, debido a sus requerimientos altos de alimento, comparada con la de los homocigotos de crecimiento lento. Esta aptitud inversa, que conduce hacia el exceso de homocigotos durante el asentamiento y en los nuevos reclutas (Singh y Green, 1984), muy probablemente se esté presentando en *N. subnodosus*, pero que habría que demostrarla.

Al volver a considerar la idea original de explicar la deficiencia de heterocigotos presente en las poblaciones de *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, es importante destacar que después del enorme esfuerzo de investigación que se ha realizado por casi 40 años, aún se sigue debatiendo sobre este mismo tópico sin poder explicar satisfactoriamente las causas del fenómeno. Para efecto de la presente investigación, se proponen varias hipótesis que pretenden explicar la razón por la que se presenta la deficiencia de heterocigotos en *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, de éstas, aquella que se sugiere prestar mayor atención, es la aptitud inversa de los heterocigotos.

Distancia Genética en *N. subnodosus* y en *N. arthriticus*

De las medidas de distancia genética, la propuesta por Nei (1972), es la más utilizada en estudios de evolución que analizan datos electroforéticos. La razón por la que probablemente ocurre esto, es porque las sustituciones alélicas se consideran producto del efecto combinado de la mutación y de la deriva génica (Sarich, 1977; Kimura, 1983). Para este índice existe una variante que genera el valor de distancia sin sesgo de Nei (1978), éste oscila entre 0, en el cual todos los alelomorfos son idénticos e ∞ , donde no existen alelomorfos comunes. Este índice puede presentar un valor mayor a 1 debido a que en períodos extensos de tiempo evolutivo, un alelo puede ser sustituido más de una vez (Nei, 1971; 1972; 1973; 1978; Avise, 1980; Thorpe, 1982; 1983; Nei, 1987a; 1987b).

Los valores de distancia genética de Nei (1978), para las poblaciones examinadas de *N. subnodosus* ($0.003 \leq D \leq 0.004$) (Tabla 10), sugieren que las poblaciones presentan casi todos sus alelomorfos idénticos, esto es, son homogéneas. Esta homogeneidad, también ha sido reportada en Baja California para *Haliotis fulgens* por Zúñiga *et al.* (2000). Los valores de distancia obtenidos para *N. subnodosus*, al quedar comprendidos en el valor medio de distancia, que identifica a poblaciones conespecíficas (Hedrick, 1985; Beaumont, 1991) (Tabla

18), indican que no existen diferencias genéticas en tiempo, entre las tres poblaciones examinadas.

Los valores de distancia entre *N. subnodosus* y *N. arthriticus* ($0.153 \leq D \leq 0.177$) (Tabla 10), son menores a los reportados por Beaumont (1991), quien comparó a cuatro especies de pectínidos pertenecientes a diferentes géneros (*Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Mimachlamys varia* y *Chlamys distorta*). Este autor reporta, para estas especies, valores de distancia entre $1.532 \leq D \leq 2.749$, los cuales corresponden a aquellos que se observan entre géneros. A su vez, los valores reportados por el presente estudio entre *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, quedan comprendidos en el intervalo que se reporta para especies (Tabla 18).

En otro sentido, el dendrograma (Fig. 15) obtenido por el análisis de agrupamiento aplicado a las poblaciones de *N. subnodosus*, muestra que las diferencias genéticas entre las poblaciones, tienden a disminuir en función de su proximidad geográfica. Esto es válido, siempre y cuando, se considere que las poblaciones de Guerrero Negro (GN) y de Bahía de los Angeles (BA), tienen un origen común. Debido a que los individuos de BA proceden de GN, los valores de distancia que se estarían comparando para *N. subnodosus*, corresponderían a sólo dos poblaciones, GN-BA y La Paz (LP).

Tabla 18. Valores de distancia genética "D" (Nei, 1987) entre taxa organizados en varios niveles taxonómicos. Se insertaron los valores reportados por Beaumont (1991) para cuatro especies de pectínidos. **: valores obtenidos en el presente trabajo (*N. subnodosus* y *N. arthriticus*).

Taxa	No.Taxa	No.Loci	Valores D	Fuente
SUBESPECIES				
Ciervo rojo	4	34	0.016	Gyllensten <i>et al.</i> (1983)
Ratón (<i>M. musculus</i>)	2	41	0.194	Selander <i>et al.</i> (1969)
Ardilla	2	37	0.103	Smith y Coss (1984)
Lagartija (<i>A. ca. rolinensis</i>)	4	23	0.335 - 0.351	Webster <i>et al.</i> (1972)
Grupo <i>Drosophila willistoni</i>	—	31	0.228 ± 0.026	Ayala <i>et al.</i> (1974)
Plantas (chiles)	4	26 *	0.02 - 0.07	McLeod <i>et al.</i> (1982)
ESPECIES				
Macacos	6	30	0.02 - 0.10	Kawamoto <i>et al.</i> (1982)
Ardillas	2	37	0.56	Smith y Coss (1984)
Aves (<i>Catharus</i>)	4	27	0.01 - 0.028	Avise <i>et al.</i> (1980a)
Pinzones de Galápagos	6	27	0.004 - 0.065	Yang y Patton (1981)
Lagartijas (<i>Anolis</i>)	4	23	1.32 - 1.75	Webster <i>et al.</i> (1972)
Lagartijas (<i>Crotaphytus</i>)	4	27	0.12 - 0.27	Montanucci <i>et al.</i> (1975)
Salamandras (<i>Plethodon</i>)	26	29	0.18 - 3.00	Highton y Larson (1979)
Teleósteos (<i>Xiphophorus</i>)	6	42	0.36 - 0.52	Morizot y Siciliano (1982)
Teleósteos (<i>Hypentelium</i>)	3	38	0.09 - 0.33	Buth (1979)
Grupo <i>D. wil listoni</i> (hermanas)	—	31	0.54 ± 0.05	Ayala <i>et al.</i> (1974)
<i>D. pseu doobscura</i> y <i>D. persimilis</i>	2	24	0.05	Prakash (1969)
Grupo <i>D. obs cura</i> (no hermanas)	5	68	0.29 - 0.99	Cabrera <i>et al.</i> (1983)
Grupo <i>D. wil listoni</i> (no hermanas)	5	31	1.21 ± 0.06	Ayala <i>et al.</i> (1974)
<i>Drosophila</i> (Especies de Hawai)	8	31	0.33 - 2.82	Ayala (1975)
Plantas (<i>Capsicum</i>)	10	26	0.05 - 0.79	McLeod <i>et al.</i> (1982)
<i>N. sub nodosus</i> y <i>N. arthriticus</i>	2	33	0.153 - 0.177	Este estudio**
GENEROS				
Insectívoros	3	24	0.42 - 1.10	Patton <i>et al.</i> (1972)
Aves (<i>Parulidae</i>)	12	26	0.05 - 0.69	Avise <i>et al.</i> (1980b)
Pinzones de Galápagos	5	27	0.04 - 0.14	Yang y Patton (1981)
Peces (<i>Scianidae</i>)	5	16	1.1 - 2.8	Shaw (1970)
Peces (<i>Pleuronectidae</i>)	3	31	0.47 - 1.3	Ward y Galleguitos (1978)
<i>Pectínidos</i>	4	9	1.532 - 2.749	Beaumont (1991)**
FAMILIAS				
Hombre - Chimpancé	2	42	0.62	King y Wilson (1975)

Al observar la distancia genética entre la población de la Paz, ubicada dentro del Golfo de California y la de Guerrero Negro, localizada en la costa Pacífico de la Península de Baja California, es evidente la importancia de la dispersión larvaria

entre estas dos poblaciones. A su vez, ciertos factores oceanográficos, tales como el patrón de corrientes superficiales, las isotermas y las masas de agua de la costa Pacífico de Baja California y las del Golfo de California (ver Anexo I), ejercen su efecto sobre la dispersión, facilitándola.

Estadísticos F de Wright en *N. subnodosus*

El que F_{IT} presente un patrón variable entre loci y que su valor promedio tienda a 1, sugiere que no existen subpoblaciones para esta especie. Además, el hecho que F_{IS} sea menor que F_{IT} , hace evidente la existencia de flujo génico entre las poblaciones (Tabla 10). La importancia desde el punto de vista evolutivo del flujo génico radica en su capacidad para producir y mantener la homogeneidad genética y fenotípica de las poblaciones de una especie (Mayr, 1970), sin olvidar que éste, no es el único mecanismo, que opera sobre las poblaciones.

Se ha identificado que en la mayoría de las especies, el movimiento de los individuos es mucho menor en distancia, de lo que son capaces de moverse y que una selección natural suficientemente intensa puede sobrepasar el efecto homogenizante del flujo génico y producir diferenciación local (Ehrlich y Raven, 1969; Endler, 1977; Stanley, 1979). Esta situación difícilmente puede aplicarse a las poblaciones examinadas de *N. subnodosus*, debido a los valores observados en los estadísticos F de Wright (Tabla 10).

La intensidad de flujo génico, que es necesario para prevenir la diferenciación genética entre las poblaciones de una especie, depende de otros mecanismos de cambio genético. El flujo génico afecta todos los loci nucleares en la misma forma, pero cada locus y cada carácter fenotípico puede ser controlado por procesos selectivos y mutacionales diferentes (Slatkin, 1985, Goudet, *et al.*, 1994). Por tal razón, en algunos loci se presenta una extrema diferenciación, pero en otros se presenta una mínima diferenciación geográfica, este último, es el caso de las poblaciones examinadas de *N. sub nodosus*.

La hipótesis sobre la disminución de las diferencias genéticas entre las poblaciones de *N. subnodosus*, en función de su proximidad geográfica, planteada a partir de los valores de distancia de Nei (1978), es reforzada por el valor de F_{ST} para cada locus y para el promedio de loci. El estadístico F_{ST} , evidencia la ausencia de estructura genética en *N. subnodosus*. Una situación similar ha sido descrita para *H. rubra* (Brown, 1991), donde un grupo genético de amplia escala, fue geográficamente homogéneo.

A partir de lo anterior, dos importantes ideas emergen, la presencia de un elevado grado de homocigosis en las poblaciones y el efecto de un flujo génico heterogéneo, cuya magnitud moderada se muestra en las poblaciones de *N. subnodosus*. Para el primer caso, los valores positivos de F_{IS} y F_{IT} , denotan la falta de heterocigotos (Tabla 10). De igual forma, la proporción explicada de

varianza por F_{IS} (65%) y F_{IT} (87%) (Tabla 10), revelan la importancia de los mecanismos de endogamia que operan a nivel de los individuos y de éstos dentro de las poblaciones, para los 7 loci polimórficos considerados. Con base en lo anterior, se considera hipotéticamente a la endogamia y a la deriva génica como los agentes que pueden estar generando la deficiencia de heterocigotos observada para las poblaciones de *N. subnodosus*.

En cuanto al segundo caso, experimentos realizados sobre hidrodinámica en Bahía Tortugas, sitio muy cercano a La Bahía de Vizcaíno, han demostrado que la corriente promedio puede transportar a las larvas entre 3 y 5 km a lo largo de la costa, durante los primeros cinco días del ciclo pelágico. De esta forma, la limitada dispersión de las larvas en los alrededores de la población reproductora incrementa la supervivencia, pero también, la endogamia y la competencia dentro de las poblaciones debido a un flujo génico moderado y fluctuante (Guzmán del Prío *et al.*, 2000).

La presencia de un flujo génico heterogéneo y de magnitud moderada en las poblaciones examinadas de *N. subnodosus*, puede ser una excelente estrategia para dispersar la combinación de genes ventajosos entre las poblaciones, pero también puede permitir a cada población adaptarse a su ambiente local. Aquello que estaría determinando las fluctuaciones serían los factores oceanográficos, en particular las corrientes superficiales oceánicas (ver anexo II).

ANÁLISIS MORFOMETRICO

Variación Morfométrica entre las Poblaciones de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*

El procedimiento que sigue el común de los trabajos realizados sobre el análisis morfométrico de moluscos bivalvos y que dista, del aplicado en la presente investigación, inicia al hacer compatibles los caracteres de longitud con los de peso. Este paso, tiene por objetivo evitar, en la interpretación de los patrones de covariación entre caracteres morfométricos, la confusión debida a la ontogenia (Fisher, 1936; Joliciey y Mosimann, 1960; Gould, 1966; Reist, 1985; Shea, 1985; Thorpe, 1976; 1983) y la falta de capacidad, para distinguir entre los efectos de talla, de los de forma (Mosimann, 1970; Sprent, 1972; Humphries *et al.*, 1981; Rohlf y Bookstein, 1987).

A continuación, este procedimiento identifica diferencias significativas entre caracteres morfométricos, específicamente entre el largo total y la altura total (Shea, 1985; Wilbur y Gaffney, 1997). De presentarse, se emplean diferentes modelos de distribución de frecuencias, para encontrar el que mejor se adapte a los caracteres y que permita transformarlos (Wilbur y Gaffney, 1997; Thorpe, 1976; Gould y Johnston, 1972). Después y con objeto de hacer independiente la variación del tamaño de los organismos, los caracteres se ajustan aplicando

regresiones modelo I. (Wilbur y Gaffney, 1997; Thorpe, 1976; Gould y Johnston, 1972). Las pendientes se emplean en expresiones tales como la ecuación 7:

$$(7) \quad Y_{adj} = Y_i - \beta_i (X_i - X_{gmn})$$

En esta ecuación, Y_i , es la medida individual de un caracter, β_i , es la pendiente obtenida, X_i es el caracter seleccionado y X_{gmn} , es el promedio del largo total o la altura total de todas las poblaciones. Por último, los caracteres morfométricos ajustados se organizan en matrices de datos por población y son sometidos a diferentes técnicas de análisis multidimensional (Thorpe, 1976; Mosimann y James, 1979; Legendre y Legendre, 1983; Sommers, 1986; Wilbur y Gaffney, 1997).

El procedimiento anteriormente descrito es largo, complejo y pretende evitar el sesgo producido por el tamaño y el efecto de la forma de los organismos. Pero, si se observa con detenimiento el problema de sesgo a resolver, es posible aproximar una solución directa, sencilla y que incorpore el total de información morfométrica. En la presente investigación, al aplicar el Análisis de Componentes Principales (ACP) y especificar en el cálculo la matriz de correlación, se eliminaron los sesgos y además, se hicieron comparables entre sí los caracteres, independientemente de su dimensión.

De esta forma, la separación entre los objetos pertenecientes a las poblaciones de *N. subnodosus* y la de *N. arthriticus* (Fig. 17), observada en la aproximación geométrica del ACP, permitió aproximarse de forma general, al problema de establecer diferencias morfométricas entre las poblaciones de *N. subnodosus*. También, permitió relacionar morfométricamente a esta especie, con *N. arthriticus*, especie cercana filogenéticamente.

Respecto a las variables que son responsables de la separación observada, la aproximación matemática del ACP, identificó además de un número diferente de componentes significativos para cada una de las poblaciones, que cualquier ordenamiento que involucrara a los componentes I y II, puede ser considerado estadísticamente significativo. Las correlaciones entre los caracteres morfométricos y los componentes significativos, identificaron combinaciones lineares específicas para los componentes I y II. El haber identificado varios caracteres asociados al componente I con un valor de correlación alto, sugiere que existe redundancia en los caracteres morfométricos registrados. Aún cuando está presente esta redundancia, no es limitante para establecer la combinación específica de caracteres morfométricos, para este componente, por cada población.

Al comparar los resultados de la aproximación geométrica y la matemática del ACP, se identificó que el componente I fue el responsable de la formación de los

grupos, que permitieron diferenciar entre *N. subnodosus* y *N. arthriticus*. De igual forma, se demostró que este componente permite comparar morfométricamente a las poblaciones, sin ser determinante el número de individuos que las componen. Debido a que el componente II, es ortogonal con respecto al I, la especificidad del componente I, fue corroborada por el componente II, al incluir una asociación de caracteres, que también fue exclusiva para cada población.

Prototipos de *N. subnodosus*, de *N. arthriticus* y de *L. nodosus*

Las FEO, presentan tres características que sustentan el que se les considere prototipos de las poblaciones de *N. subnodosus*, de *N. arthriticus* y de *L. nodosus*,: i) son representativas de la morfometría de las poblaciones, el componente I, es la mejor combinación lineal de los 17 caracteres morfométricos registrados a las poblaciones examinadas, ii) presentan especificidad entre especies e incluso entre poblaciones de una misma especie, la cual radica en la asociación de los caracteres morfométricos al componente I y iii) son significativas estadísticamente, la FEO de cada población, es un vector de 17 renglones, cuyo centroide ocupa una posición a lo largo del eje del componente I, el cual es estadísticamente significativo.

Las FEO, son empleadas con regularidad en Oceanografía Física y Biológica para construir prototipos, por ejemplo, a través de ellas se tipifican masas de

agua que integran un cierto número de factores físicos. También, se caracterizan zonas de productividad primaria, donde las concentraciones de clorofila a, b y c, son los factores a considerar en la caracterización (Santamaría, 1994). En la presente investigación, es la primera vez que se emplean las FEO para generar prototipos morfométricos de moluscos bivalvos. Estos, caracterizan morfométricamente a las poblaciones de *N. subnodosus*, *N. arthriticus* y *L. nodosus*.

La aproximación geométrica del ACP, permitió observar como los prototipos, representados por los centroides GN, BA, LP, P y V, se separaron en el espacio reducido compuesto por los componentes I y II. La separación observada, permitió distinguir como los de las poblaciones de *N. subnodosus* (GN, BA y LP), formaron un grupo. En este grupo, la posición de los centroides está evidenciando las diferencias morfométricas intraespecíficas. De esta observación, se sugiere que las FEO sean consideradas como herramientas útiles, para evidenciar las diferencias morfométricas entre poblaciones de una misma especie.

En cuanto a las diferencias interespecíficas evidenciadas por las FEO, el prototipo de la población de *N. arthriticus* (P), se separó de los centroides de los prototipos de *N. subnodosus*. La separación observada entre estas especies que pertenecen al mismo género, sugiere que las FEO pueden aplicarse también a la

caracterización morfométrica de poblaciones de diferente especie, pero del mismo género. Asimismo, al integrar el prototipo de *L. nodosus* (V) y observarse la separación del centroide de esta especie, de los de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*, permite proponer la utilización de las FEO para diferenciar a especies que pertenecen a géneros diferentes, pero cercanos filogenéticamente.

Pretender explicar el porque de las diferencias observadas entre los prototipos de las poblaciones de *N. subnodosus*, está fuera del contexto de la presente investigación. Aquello que sí se puede aseverar es que, morfométricamente, las poblaciones examinadas son diferenciables y que, la separación que presentan está determinada por una asociación de caracteres específica para cada una. Esta idea, propone que las FEO, pueden ser considerados los organismos tipo digitales, análogos de aquellos que forman parte de las colecciones de referencia en los museos.

El haber diferenciado morfométricamente, a través de las FEO, a las poblaciones de *N. subnodosus*, así como, a esta especie de *N. arthriticus* y de *L. nodosus*, abre una brecha que puede ser explotada para efecto de diferenciar entre especies de moluscos bivalvos, muy cercanas filogenéticamente y que presentan una variación intraespecífica. En la actualidad, los taxónomos tienen problemas para ubicar a estas especies, debido a que los ejemplares tipo, en ocasiones, no muestran claramente las diferencias que les caracterizan. Como

una alternativa para resolver esta incertidumbre, se plantea el uso de prototipos digitales (FEO), que integren la riqueza morfométrica de las especies implicadas.

DISCUSION GENERAL

Al iniciar con la recopilación bibliográfica sobre *N. subnodosus*, se presentó la disyuntiva sobre que criterio debía seguirse para ubicarla taxonómicamente. De acuerdo con el primer criterio *Lyropecten* y *Nodipecten* son subgéneros que pertenecen al género *Lyropecten* (Keen, 1971; Abbott, 1974); sin embargo, el segundo criterio establece que *Lyropecten* y *Nodipecten* son géneros (Smith, 1991; Marshall, 1995; Coan *et al.*, 2000). Por otro lado, se observa que este problema se incrementa por el gran número de publicaciones que aún realizan los coleccionistas de conchas en revistas no arbitradas, así como, por la cita de las especies en las revistas arbitradas donde, dependiendo del autor, se aplica un criterio u otro, sin justificar la razón de su uso.

Para efecto de mantener coherencia en el sentido de las secciones que integran esta investigación, se optó por seguir la clasificación que indica que *Lyropecten* y *Nodipecten* son géneros. Pero, a través del desarrollo del trabajo y una vez que se obtuvieron los resultados, este planteamiento fue desplazado por el criterio que indica que, *Lyropecten* y *Nodipecten* son subgéneros que pertenecen al género *Lyropecten* (Keen, 1971; Abbott, 1974). Siendo este último, el criterio que esta investigación apoya.

Como se señaló en otros apartados de este trabajo, la existencia de la variación intraespecífica es más evidente en aquellas especies que presentan una amplia área de distribución geográfica, por ejemplo: *L. nodosus*, *N. arthriticus* y *N. subnodosus*. Esta variación, afecta incluso a aquellos rasgos o caracteres que son de valor taxonómico. Un resultado común de este tipo de fenómeno, es la identificación taxonómica inexacta de una especie por otra. Esto ocurrió en el presente estudio, cuando ejemplares de *N. arthriticus* fueron confundidos erróneamente con *N. subnodosus*. Estas especies, no fueron distinguidas sino después de realizar el análisis genético.

Lo anterior pone de manifiesto, la necesidad de aplicar análisis integrales, como el presente, a las especies que muestran variación intraespecífica. El haber aplicado este análisis integral compuesto por tres enfoques diferentes, pero que convergen en cuanto a la información que proporcionan, permitió realizar una aproximación más exacta hacia el problema de inexactitud detectado para el taxa al que pertenece *N. subnodosus*. Como se indicó anteriormente, los resultados obtenidos por esta investigación, apoyan el criterio planteado por Keen (1971) y Abbott (1974).

Mediante la información obtenida por el análisis biogeográfico ecológico, se puede precisar que la especie *N. subnodosus*, se distribuye en una área geográfica que comprende las Provincias de aguas templado-cálidas,

subtropicales y tropicales del Pacífico Oriental. Los límites de distribución que presenta, están determinados por la influencia de las aguas templado-frías y por las aguas someras tropicales de menos de 40 m de profundidad. Esta característica biológica le permite distribuirse, por sumergencia isotérmica, a latitudes menores pero a profundidades mayores en comparación a las otras especies de este género (*sensu* Marshall, 1995), en el Pacífico Oriental Tropical. Lo anterior contradice su caracterización como especie tropical señalada por Keen (1971).

En relación con la biogeografía histórica de *N. subnodosus*, se puede señalar que *Nodipecten* (*sensu* Smith, 1991) es de origen Neotropical y data del Mioceno. La presencia de *N. subnodosus* en Baja California Sur, durante el Plioceno, es evidencia del retroceso gradual al que estuvieron sometidos los moluscos bivalvos de aguas cálidas, debido al enfriamiento producido por el inicio de las glaciaciones. La permanencia de esta especie, a finales del Plioceno Tardío e inicios del Pleistoceno, así como, el establecimiento de su actual límite de distribución al concluir la última glaciación, se supone fue producto de su tolerancia a las temperaturas templadas y al rango de profundidades que comprende su hábitat. Lo anterior refuerza el que esta especie, es de aguas templado-cálidas, más que de aguas tropicales.

En cuanto a la relación filogenética que guarda *N. subnodosus*, de acuerdo con los registros fósiles, esta especie fue posiblemente originada por *L. nodosus* o por su probable ancestro inmediato *N. collierensis* (*sensu* Smith 1991). De igual forma, Smith (1991) propone que *N. arthriticus* es una especie que se originó por mutación de *N. subnodosus*. En el presente estudio, se identificaron diferencias genéticas entre *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, cuyo valor está comprendido dentro del rango que presentan especies diferentes. De igual forma, se detectó la presencia de marcadores genéticos alozimáticos que permiten diferenciar, con las reservas del caso, a *N. subnodosus* de *N. arthriticus*.

El análisis morfométrico encontró que existe una mayor separación entre los prototipos de *N. subnodosus* y *N. arthriticus*, especies simpátricas del Pacífico Oriental que traslapan en su área de distribución. También, identificó que la distancia que mantienen estos prototipos con respecto al de *L. nodosus*, especie alopátrica del Atlántico Occidental, es similar a la que mantienen entre ellos, e incluso el de *N. arthriticus*, se aproxima al de *L. nodosus*. La evidencia obtenida, por este análisis, no coincide con lo planteado por Smith (1991) y Marshall (1995), pero sí apoya consistentemente a Keen (1971) y Abbott (1974).

CONCLUSIONES

- De acuerdo a su Biogeografía Histórica, *N. subnodosus* data del Mioceno (25×10^6 años), su origen es caribeño y es endémica de las costas del Pacífico Oriental. Esta especie, se derivó posiblemente de la especie *L. nodosus* o de su ancestro inmediato *L. collierensis*, ambas especies originadas en la Provincia Caribeña en el Terciario (36×10^6 años). Esta especie, presentó cambios en sus límites de distribución durante el Plioceno (12×10^6 años) e inicio del Pleistoceno; sin embargo, no se extinguió durante la última glaciación (1×10^4 años), estableciendo su actual límite de distribución en el Hemisferio Norte, la Laguna Ojo de Liebre, B. C., México. Lo anterior sugiere que *N. subnodosus* es una especie de aguas templado cálidas, más que de tropicales.
- En cuanto a su Biogeografía Ecológica, se considera que los límites de distribución actuales de *N. subnodosus*, están determinados en parte por las corrientes que transportan aguas templado-frías. También, el que esta especie presente una distribución batimétrica en aguas > 40 m, en latitudes tropicales, sugiere que: i) *N. subnodosus* es una especie de aguas templado-cálidas, cuya dispersión hacia latitudes ecuatoriales probablemente es facilitada por la profundidad, lo cual contradice la actual descripción de esta especie como tropical, o ii) que algún proceso biótico está provocando su desplazamiento hacia aguas profundas.

- El análisis genético de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*, mostró el desequilibrio significativo en el que se encuentran las poblaciones, con respecto al modelo de Hardy-Weinberg. Estas especies presentaron deficiencia de heterocigotos y mostraron una variabilidad genética baja, pero similar a la registrada para otros bivalvos marinos. Se identificaron para estas dos especies, patrones característicos en las frecuencias alélicas de los loci polimórficos, los cuales son propuestos, con las reservas del caso, como marcadores genéticos de valor taxonómico. Los estimadores de variabilidad y de distancia genética, también mostraron diferencias, pero es necesario tener precaución, ya que el número de poblaciones y de individuos examinados fue limitado. Esta restricción, no evita que la información aportada, aborde por primera ocasión la genética de poblaciones de estas especies. Los estadísticos F de Wright sugieren la presencia de endogamia, de flujo génico moderado y heterogéneo, así como, evidencian la ausencia de estructura genética para *N. subnodosus*. Con base en lo anterior, se propone que las poblaciones examinadas, forman parte de una gran población interconectada geográficamente.
- El análisis morfométrico, distinguió a las poblaciones de *N. subnodosus* de la de *N. arthriticus* e identificó, los caracteres morfométricos que provocan esta separación, cuya composición, además, es específica para cada población. Las Funciones Empíricas Ortogonales (FEO) o los

prototipos digitales, que describen la riqueza morfométrica de cada población, permitieron diferenciar entre sí a las de *N. subnodosus*. A su vez, permitieron diferenciar a éstas, de la de *N. arthriticus* y la de *L. nodosus*. La dispersión de los prototipos a lo largo del eje correspondiente al Componente I, es representativa y genera un patrón, el cual sugiere la presencia de distancias entre centroides, que permiten diferenciar entre poblaciones de una especie y entre especies cercanas filogenéticamente.

- Al comparar los resultados del análisis genético con el morfométrico, se identificó que las diferencias observadas entre las frecuencias genéticas de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*, coinciden con la formación de dos enjambres de objetos en el ACP. El valor de distancia genética se complementó con la identificación de los caracteres morfométricos que diferencian a una especie de otra e incluso, dentro de una misma especie, a una población de otra. Los estadísticos F de Wright, identificaron sutiles diferencias entre las poblaciones de *N. subnodosus*, las cuales fueron maximizadas por el análisis de discriminantes, que se aplicó a los prototipos morfométricos de las poblaciones de esta especie.
- La relación filogenética descrita por Smith (1991), sustenta la clasificación taxonómica de Marshall (1995), quien elevó al nivel de género a *Nodipecten* y *Lyropecten*. A diferencia de este criterio, la evidencia obtenida por la presente investigación, no coincide con lo planteado por

Smith (1991) y Marshall (1995), pero sí apoya consistentemente la clasificación de Keen (1971) y Abbott (1974), en la cual se establece que *Nodipecten* y *Lyropecten* son subgéneros del género *Lyropecten*.

SUGERENCIAS

- Se sugiere, aplicar este enfoque integral para clasificar taxonómicamente a especies que presenten variación intraespecífica y cuya área de distribución, sea amplia. Este enfoque, permite concluir con mayor exactitud respecto a la posición taxonómica de las especies, al emplear el análisis morfométrico, que es independiente del tamaño de muestra, así como, al análisis genético, que es independiente de la variación intraespecífica que presentan las especies.
- De igual forma, se sugiere incluir en futuros análisis un mayor número de poblaciones que representen, lo más completo posible, el total de localidades del área de distribución geográfica de la especie que se esté examinando.
- Se sugiere emplear el criterio de Keen (1971) y Abbott (1974), para ubicar taxonómicamente a *N. subnodosus*, hasta que se aporten elementos con suficiente base científica, que apoyen el criterio de Smith (1991) y Marshall (1995) u otro.

LITERATURA CITADA

- ABBOTT, D. P., 1966. Factors influencing the zoogeographic affinities of the Galapagos Inshore Marine Fauna, p. 108-122. In R.I. Bowman (ed.). The Galapagos. Simposia of the Galapagos International Scientific Project. Univ. Calif. Press.
- ABBOTT, D. P., 1970. How to Know the American Marine Shells, revised edition. New American Library. New York. 222 p.
- ABBOTT, D. P., 1974. American Seashells: The Marine Mollusca of the Atlantic and Pacific Coast of North America. Van Nostrand Reinhold, New York. 449 p.
- ABBOTT, D. P., 1978. Conchas Marinas, tercera edición. Ediciones Daimon. Barcelona, España. 160 p.
- ABREU-GROBOIS, F. A., 1983. Population genetics of *Artemia*. Ph.D. Thesis. University of Wales, Swansca, U.K. 438 p.
- ABREU-GROBOIS, F. A., J. A. Beardmore, 1980. International Study on *Artemia*. II. Genetic characterization of *Artemia* population an electrophoretic approach, p. 133-146. In: Persoone G., Sorgeloos, P., Roels, O. and Jaspers, E. (eds.). The Brine Shrimp *Artemia*. Universal Press, Watteren, Belgium.
- ACOSTA, C. P., G. Román, 1994. Growth and reproduction in a southern population of scallop *Pecten maximus*. In: Bourne, N. F., B. L. Bunting and L. D. Townsend (eds) Proceedings of the 9th international Pectinid Workshop. Nanaimo, B. C., Canada, April 22-27, 1993. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1: 119-126.
- ADDICOTT, W. O., 1969a. Tertiary climatic change, Northeastern Pacific Ocean. Science. 165: 583-586.
- ADDICOTT, W. O., 1969b. Late Pliocene mollusks from San Francisco peninsula and their paleogeographic significance. Calif. Acad. Sci. Proc. 37: 65-93.

- ADDICOTT, W. O., 1970. Tertiary paleoclimatic trend in the San Joaquin basin, California. U.S. Geol. Ser. Prof. Paper. 644-D: 1-19.
- ADDICOTT, W. O., 1974. Giant pectinids of the eastern North Pacific margin: significance in neogene zoogeography and chronostratigraphy. J. Paleontol., 48: 180-194.
- ALCOCK, J., 1979. Animal Behavior: an Evolutionary Approach. 2nd. Ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts. pp. 172-205.
- ALFONSI, C., J. E. Pérez, 1998. Growth and survival in the scallop *Nodipecten nodosus* as related to self-fertilization and shell color. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente. 37: 69-73.
- ALVAREZ- SÁNCHEZ, L. G., M. R. Stevenson y B. Wyatt, 1978. Circulación y masas de agua en la región de la boca del Golfo de California en la primavera de 1970. Cienc. Mar. 5: 57-69.
- ALVAREZ-BORREGO, S., B. P. Flores-Baez y L. A. Galindo-Bect, 1975. Hidrología del Alto Golfo de California - II. Condiciones durante invierno, primavera y verano. Cienc. Mar. 2: 21-36.
- ALVAREZ-BORREGO, S. Y L. A. Galindo-Bect, 1974. Hidrología del Alto Golfo de California - I. Condiciones durante el otoño. Cienc. Mar. 1: 46-64.
- ALLENDORF, F. W., K. L. Knudsen y G. M. Blake, 1982. Frequencies of null alleles at enzyme loci in natural populations of ponderosa and red pine. Genetics. 100: 497-504.
- ANDERSON, C. A., 1950. Geology of islands and neighboring land areas, p. 21-152. In: 1940 E.W. Scripps cruise to the Gulf of California. U.S. Geol. Surv., Prescott, Arizona.
- ANDREWS, J., 1992. A Field Guide to Shells of the Texas Coast. Gulf Publishing Company. Houston, Texas. 176 p.
- ARNOLD, R., 1906. The Tertiary and Quaternary pectens of California. U.S. Geol. Surv. Prof. Paper. 47, 264 p.

- ARSENAULT, D. J., J. H. Himmelman, 1996. Ontogenic habitat shifts of the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (Muller, 1776), in the northern Gulf of St. Lawrence. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 884-895.
- AVISE, J. C., 1980. Diferenciación genética durante la especiación. En: Ayala, F.J. (Ed.) Evolución Molecular. Ed. Omega S.A., Barcelona. p. 110-127.
- AVISE, J. C., J. C. Patton y C. F. Aquadro, 1980a. Evolutionary genetics of birds. I. Relationship among North American thrushes and allies. The Auk. 97: 135-147.
- AVISE, J. C., J. C. Patton y C. F. Aquadro, 1980b. Evolutionary genetics of birds. III. Comparative molecular evolution in New World warblers and rodents. Heredity. 71: 303-310.
- AYALA, F. J., 1975. Genetic differentiation during the speciation process. Evol. Biol. 8: 1-78.
- AYALA, F. J., 1980. Genética molecular y evolución, p. 1-20. En: Ayala, F. J. (ed), Evolución Molecular. Ed. Omega, S.A., Barcelona, España.
- AYALA, F. J., 1983a. Genetic polymorphism: from electrophoresis to DNA sequences. Experientia, 39: 813-823.
- AYALA, F. J., 1983b. Enzymes as taxonomic characters, p. 24: 3-25. In: Rollinson, D. (ed). Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance, Oxford G.S., Systematics association special volume. Academic Press, London.
- AYALA, F.J. y J. W. Valentine, 1979. Evolving the Theory and Processes of Organic Evolution. Benjamin Cummings Publishing Co. Inc. California.
- AYALA, F. J., M. L. Tracey, L. G. Barr, J. F. McDonald y S. Perez-Salas, 1974. Genetic variation in natural populations of five *Drosophila* species and the hypothesis of the selectivity neutrality of protein polymorphisms. Genetics. 77: 343-384.

- AYALA, F. G., J. R. Powell, M. L. Tracey, C. Mourao y S. Perez-Salas, 1972. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. *Genetics*. 70: 113-139.
- BADAN-DANGON, A., C. J. Roblinsky y T. Baumgartner, 1985. Spring and summer in the Gulf of California: observations of surface thermal patterns. *Oceanol. Acta*. 8: 13-22.
- BAQUEIRO, E., I. Peña y J. A. Massó, 1981. Análisis de una población sobreexplotada de *Argopecten circularis* (Sowerby 1835) en la ensenada de la Paz, B.C.S., México. *Ciencia Pesquera. Inst. Nal. Pesca Mex.* 1:57-65.
- BAUMGARTNER, T. Y N. Christensen, 1985. Coupling of the Gulf of California to large scale interannual climatic variability. *J. Mar. Res.* 43: 825-848.
- BARBEAU, M.A. y R. E. Scheibling, 1994. Behavioral mechanisms of prey selection by sea stars (*Asteria vulgaris* Verrill) and crabs (*Cancer irroratus* Say) preying on juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus* Gmelin). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 103-136.
- BARBEAU, M.A., R. E. Scheibling, B. G. Hatcher, L. H. Taylor y A. W. Hennigar, 1994. Survival analysis of tethered juvenile sea scallops *Placopecten magellanicus* in field experiments: Effects of predators, scallop size and density, site and season. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 115:243-256.
- BLAKE, S.G. y J. E. Graves, 1995. Mitochondrial DNA variation in the bay scallop *Argopecten irradians* (Lamarck, 1819), and the Atlantic calico scallop, *Argopecten gibbus* (Linnaeus, 1758). *Journal of Shellfish Research*. 14:79-85.
- BEAUMONT, A. R., 1986. Genetic aspects of hatchery rearing of the scallop, *Pecten maximus* (L.). *Aquaculture*. 57: 99-110.
- BEAUMONT, A. R., 1991. Genetic distances between some scallop species, p. 151-155. In: Sandifer, P.A. (ed) *An International Compendium of Scallop Biology and Culture*. World Aquaculture Workshop No. 1. S.E. Shumway.

- BEAUMONT, A. R. y D. A. Barnes, 1992. Aspects of veliger larval growth and byssus drifting of the spat of *Pecten maximus* and *Aequipecten (Chlamys) opercularis*. ICES J. Mar. Sci. 49: 417-423.
- BEAUMONT, A. R. y M. D. Budd, 1982. Delayed growth of mussel (*Mytilus edulis*) and scallop (*Pecten maximus*) veligers at low temperatures. Mar. Biol. 71: 97-100.
- BEAUMONT, A. R., E. M. Gosling, C. M. Beveridge, M. D. Budd y G. M. Burnell, 1985. Studies on heterozygosity and size in the scallop, *Pecten maximus*, p. 443-454. In: Gibbs, P.E. (ed) 19th Europ. Mar. Biol. Symp. Plymouth. Cambridge University Press.
- BERNARD, F. R., 1988. Catalogue of the living bivalvia of the Eastern Pacific Ocean: Bering Strait to Cape Horn. The Festivus. 20: 46.
- BERNARD, F.R., S. M. McKinnell, G. S. Jamieson, 1991. Distribution and zoogeography of the Bivalvia of the eastern Pacific Ocean. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 112: 60 p.
- BOULDING, E. O. y T. K. Hay, 1993. Quantitative genetics of shell form of an intertidal snail: constraints on short-term response to selection. Evolution. 47: 576-592.
- BRAY, N. A., 1988. Thermohaline circulation in the Gulf of California. J. Geophys. Res. 93: 4993-5020.
- BRICELJ, V. M., J. Epp y R. E. Malouf, 1987. Intraspecific variation in reproductive and somatic growth cycles of bay scallops *Argopecten irradians*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 123-137.
- BRIGGS, J.C., 1974. Marine Zoogeography. McGraw Hill, New York. 475 p.
- BROOM, M. J., 1976. Synopsis of biological data on scallops (*Chlamys (Aequipecten) opercularis* (Linnaeus), *Argopecten irradians* (Lamarck), *A. gibbus* (Linnaeus)). FAO. Fisheries Synopsis. 114:44.
- BROWN, L. D., 1991. Genetic variation and population structure in the black-lip abalone, *Haliotis rubra*. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 42: 47-90.

- BROWN, J. H. y A. C. Gibson, 1983. Biogeography. The C.V. Mosby Company, St. Louis, Missouri. 643 p.
- BULMER, M. G., 1971. Protein polymorphism. *Nature*. 234: 410-411.
- BUROKER, N. E., W. K. Hershberger y K. K. Chew, 1975. Genetic variation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 32: 2471-2477.
- BURTON, R. S., 1983. Protein Polymorphisms and genetic differentiation of marine invertebrate populations. *Marine Biology Letters*. 4: 193-206.
- BUTH, D. G., 1979. Duplicate gene expression in tetraploid fishes of the tribe *Maxostomatini* (Cypriniformes, *Catastomidae*). *Comp. Biochem. Physiol.* 63B: 7-12.
- CABRERA, V. M., A. M. Gonzalez, J. M. Larruga y A. Gullon, 1983. Genetic distance and evolutionary relationships in the *Drosophila obscura* group. *Evolution*. 37: 675-689.
- CÁCERES-MARTÍNEZ, C., J. Chavez-Villalba y D. H. Ramirez-Filippini, 1993. Cultivo de almeja catarina en México. En: Serrano-Guzmán S. (ed.) *Primer Encuentro Regional para el Cultivo Regional de la Almeja Catarina (*Argopecten circularis*)*. Instituto de Acuacultura del Estado de Sonora, Hermosillo, Son. México.
- CARSON, H. L., 1971. Speciation and the founder principle. *Stadler Genet. Symp.* 3: 51-70.
- CARSON, H. L., 1975. The genetics of speciation at the diploid level. *Am. Natur.* 109: 83-92.
- CARVAJAL-RASCÓN, M. A., 1987. Cultivo larvario de la almeja "mano de león" (*Lyropecten subnodosus*, 1833), a partir del crecimiento y maduración gonadal de los reproductores. Tesis Profesional. Escuela de Ciencias Marinas y Alimentarias, I.T.E.S.M., Guaymas, Sonora, México. 65 p.
- CASTAGNA, M., 1975. Culture of the bay scallop, *Argopecten irradians*, in Virginia. *Mar. Fisheries Rev.* 37: 19-24.

- CASTAGNA, M. y W. Duggan, 1971. Rearing the bay scallop *Aequipecten irradians*. Proceedings of the National Shellfisheries Association. 61: 80-85.
- CHAVEZ-VILLALBA, J. y C. Cáceres-Martínez, 1992. Scallop culture in the northwest of México. World Aquaculture. 23: 20-26.
- CLEGG, M. T., A. L. Kahler y R. W. Allard, 1978. Estimation life cycle components of selection in an experimental plant population. Genetics. 89: 765-792.
- COAN, E. V., P. V. Scott y F. R. Bernard, 2000. Bivalve Seashells of Western North America, Marine Bivalve Mollusks from Arctic Alaska to Baja California. Santa Barbara Museum of Natural History Monographs. pp. 620.
- COINÉ, J. A. y A. A. Felton, 1977. Genic heterogeneity at two alcohol dehydrogenase loci in *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. Genetics. 87: 285-304.
- COLGAN, D. J., 1981. Spatial and temporal variation in the genotypic frequencies of the mussel *Brachidontes rostratus*. Heredity. 46: 197-208.
- CONNELL, J. H., 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 93: 11-45.
- CORDERO E. B., 1984. Sistemática y notas ecológicas de macruros y anomuros (Decapoda-Reptantia) en las costas del ejido La Pesca, Municipio Soto La Marina, Tamaulipas, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Nuevo León, Nuevo León, México.
- CORONADO, M.A., P. González y J. E. Pérez, 1991. Genetic variation in Venezuelan molluscs *Pecten ziczac* and *Lyropecten nodosa* (Pectinidae). Caribbean Journal of Science. 27: 71-74.
- CORREA-SANDOVAL, F., 1984. Sistemática, notas ecológicas y biogeografía de Braquiuros (Decapoda: Reptantia) de las costas del Estado de Tamaulipas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, México. 142 p.

- CORREA-SANDOVAL, F., 1988. Biogeografía de los cangrejos (*Brachyura*) del Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, México.
- CORREA-SANDOVAL, F., 1991. Caracterización biológica y bioquímica de algunas poblaciones de *Artemia franciscana* Kellogg, 1906. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 154 p.
- CORREA-SANDOVAL, F., 1995. Biogeografía de los cangrejos (*Brachyura*) del Golfo de California, p. 185-203. In González-Farías F. y J. de la Rosa-Vélez (eds). Temas de Oceanografía Biológica en México, Vol. II. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B. C., México.
- CORREA-SANDOVAL, F., 2002. Biogeografía: Una revisión de conceptos sobre evolución y la distribución geográfica de las especies. Laboratorio de Genética y Biología Molecular, Posgrado en Oceanografía Costera, Universidad Autónoma de Baja California. México. 365 p. (en revisión)
- CORREA-SANDOVAL, F. y Carvacho, 1991. Efecto de la "Barrera de las Islas" en la distribución de los braquiuros (Crustacea: Decapoda) en el Golfo de California. Proc. San Diego Soc. Nat. Hist. 26: 1-4.
- CORREA-SANDOVAL, F., J. de la Rosa-Vélez, 1996. Allozymatic variation in three populations of *Artemia franciscana*, Kellogg, 1906, from Mexico. Proceedings of improvement of the Commercial Production of Marine Aquaculture Species. Univ. de los Lagos (Chile) y la Unión Europea.
- CORREA-SANDOVAL, F. y D. Rodríguez-Cortes, 1998. Análisis de la distribución geográfica de los anomuros (Crustacea: Decapoda) del Golfo de California, México. J. Biogeogr. 25: 1133-1144.
- COSTELLO, T. J., J. H. Hudson, J. L. Dupuy y S. Rivkin, 1973. Larval culture of the calico scallop, *Argopecten gibbus*. Proc. Nat. Shellfish Assoc. 63: 72-76.
- COX, C. B. y P. D. Moores, 1980. Biogeography: an Ecological and Evolutionary Approach. 3th Ed. John Wiley and Sons. New York. p. 508-531.

- COX, L. R., 1942. Neogene aspects of Vaqueros mollusks, p. 3: 34-35. In Schenck, H.G. y T. S. Childs (eds). Significance of *Lepidocyclina* (*Lepidocyclina*) *californica*, in the Vaqueros formation (Tertiary). California Stanford University Publishing. Univ. Ser. Geol. Sci.
- CYTED, 1999. Investigación y desarrollo tecnologico para el cultivo de moluscos pectínidos en Iberoamérica. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. Subprograma II: Acuicultura. Proyecto II.6. San José de Costa Rica.
- DAVIES, A. M., 1934. Tertiary Faunas: A Textbook for Oilfield Palaeontologist and Student of Geology. Thomas Murby and Co, London. 252 p.
- DE LA ROSA-VÉLEZ, J., 1986. Variabilidad génica poblacional en ostiones de la especie *Crassostrea virginica* del Golfo de México. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. 124 p.
- DE QUEIROZ, K., 2000. Logical problems associated with including and excluding characters during tree reconstruction and their implications for the study of morphological character evolution. In: Wiens J.J. (ed) Phylogenetic Analysis of Morphological Data. Smithsonian Institution Press, Washington, USA. 213 p.
- DISALVO, H. L., E. Alarcón, E. Martínez y E. Uribe, 1984. Progress in mass culture of *Chlamis* (*Argopecten*) *purpurata* Lamarck (1819) with notes on its natural history. Revista Chilena de Historia Natural. 57: 35-45.
- DOBZHANSKY, T., F. J. Ayala, G. L. Stebbins y J. W. Valentine, 1980. Evolución. Ed. Omega, Barcelona, España. 558 p.
- DURAZO-ARVIZU, R., 1989. Frentes térmicos de verano en el Alto Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Estudios Superiores de Ensenada. 66 p.
- DURHAM, J. W., 1950. Megascopic paleontology and marine stratigraphy, II. p. 1-216. In 1940 E.W. Scripps Cruise to the Gulf of California. Geol. Soc. Amer. Mem., 43.

- DURHAM D. L. y R.F. Yerkes, 1964. Geology and oil resources of the eastern Puente Hills area, southern California. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper. 420-B: 1-62.
- EHRlich, P. R. P. H. Raven, 1969. Differentiation of populations, Science. 165: 1228-1232.
- ELDRIDGE, N., 1999. The Pattern of Evolution. W.H. Freeman and Company. New York. 219 p.
- EMILSSON, I. y M. A. Alatorre, 1979. Investigaciones recientes sobre la circulación en la parte exterior del Golfo de California. Conmemoración del 50o aniversario de la Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. México.
- ENDLER, J. A., 1977. Geographic Variation, Speciation, and Clines. Princeton University Press. Princeton, N.J.
- FALCONER, D. S., 1970. Introduction to Quantitative Genetics. Oliver and Boyd, Edinburgh. p. 5-46.
- FAO, 1990. Anuario estadístico de Pesca.
- FARIAS, A., I. Uriarte, P. Varas, 1997. Estudio de los requerimientos nutricionales del ostión del norte *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) durante el acondicionamiento reproductivo. Biol. Mar y Oceanog.. 32: 127-136.
- FÉLIX-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, Escuela Superior de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California. 88 p.
- FÉLIX-PICO, E. F., 1993. Estudio biológico de la almeja catarina, *Argopecten circularis* (Sowerby 1835) en Bahía Magdalena, B. C. S., México. Tesis M. C., Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 43 p.

- FILLOUX, J. H., 1973. Tidal patterns and energy balance in the Gulf of California. *Nature*. 243: 217-221.
- FISHER, R. A., 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Ann. Eugen.* 7: 179-188.
- FOLTZ, D. W., 1986. Null alleles as a possible cause of heterozygote deficiencies in the oyster *Crassostrea virginica* and other bivalves. *Evolution*. 40: 869-870.
- FOLTZ, D. W. y E. Zouros, 1984. Enzyme heterozygosity in the scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) in relation to age and size. *Mar. Biol. Letts.* 5: 255-263.
- FRANKS, F., S. F. Mathias y R. H. M. Hatley, 1990. Water, temperate and life. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*. 326: 517-533.
- FREETH, A. L. y J. B. Gibson, 1985. Alcohol dehydrogenase and sn-glycerol-3-phosphate dehydrogenase null activity alleles in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Heredity*. 55: 369-374.
- FREITES, L., B. Vera, C. Lodeiros y A. Vélez, 1995. Efecto de la densidad sobre el crecimiento y la producción secundaria de los juveniles de *Pecten ziczac* (L.), bajo condiciones de cultivo suspendido. *Ciencias Marinas*. 21: 361-372.
- FU, L. L. y B. Holt, 1984. Internal waves in the Gulf of California: observations from a spaceborne radar. *J. Geophys. Res.* 89: 2053-2060.
- FUJIO, Y., 1979. Enzyme polymorphism and population structure of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Tohoku Journal of Agricultural Research*. 30: 32-42.
- FUTUYAMA, D. J., 1998. *Evolutionary Biology: Biogeography*. State University of New York at Stony Brook. Massachusetts. pp. 398-423.
- FUTUYMA, D. J., 1998. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts. p. 227-517.

- FUTUYMA, D. J. y M. Slatkin, 1983. Coevolution. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. p. 404-430.
- GARCÍA-ESQUIVEL, Z. y V. M. Bricelj, 1993. Ontogenic changes in microhabitat distribution of juvenile bay scallops, *Argopecten irradians irradians* (L.), in eelgrass beds, and their potential significance to early recruitment. Biological Bulletin (Woods Hole). 185: 42-55.
- GARDNER, J. P. A., 1992. Null alleles and heterozygote deficiencies among mussels (*Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*) of two sympatric populations. Malacologia. 34: 99-106.
- GARTH J. S., 1967. On the oceanic transport of crab larval stages. Proc. Symp. on Crustacea. Mar. Biol. Ass. of India. 1:443-448.
- GARTNER-KEPKAY, K. E., L. M. Dickie, K. R. Freeman y E. Zouros, 1980. Genetic differences and environments of mussel populations in the maritime provinces. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 775-782.
- GARTON, D. W., 1984. Relationship between multiple locus heterozygosity and physiological energetics of growth in the estuarine gastropod *Thais haemostoma*. Physiol. Zool. 57: 530-543.
- GJETVAJ, B., R. M. Ball, S. Burbridge, C. J. Bird, E. Kenchington y E. Zouros, 1997. Amounts of polymorphism at microsatellite loci in the sea scallop *Placopecten magellanicus*. J. Shellfish Research. 16: 547-553.
- GORMAN, G. C. y J. J. Renzi, 1979. Genetic distance and heterozygosity estimates in electrophoretic studies: effects of sample size. Copeia. 19: 242-249.
- GOSLING, E. M., 1982. Genetic variability in hatchery-produced Pacific oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg). Aquaculture. 26: 273-287.
- GOSLING, E. M., 1994. Speciation and species concepts in the marine environment. In: Beaumont, A.R. (Ed.) Genetics and Evolution of Aquatic Organisms. Chapman and Hall, New York, USA. pp. 1-15.

- GOUDET, J., 2000. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.1). Available from <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>. Updated from Goudet (1995).
- GOUDET, J., T. De Meeüs, A. J. Day y C. J. Gliddon, 1994. Gene flow and population structure: The different levels of population structuring of the dogwhelk, *Nucella lapidus*. Along the south devon coast, p. 81-95 . In: Beaumont, A.R. (Ed) Genetics and Evolution of Aquatic Organisms. Chapman and Hall. London.
- GOULD, S. J., 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. Biol. Rev. 41: 587-640.
- GOULD, S. J. y R. F. Johnston, 1972. Geographic variation. A. Rev. Ecol. Syst. 3: 457-498.
- GRIFFITHS, R. C., 1968. Physical, chemical, and biological oceanography of the entrance to the Gulf of California, spring of 1960. U. S. Fish Wild Serv. Spec. Sci. Rep. Fish. 573: 47 p.
- GUZMÁN DEL PRÓO, S. A., F. Salinas, O. Zaytsev, J. Belmar y J. Carrillo, 2000. Potential dispersión of reproductive products and larval stages of abalone (*Haliotis* spp.) as a function of the hydrodynamics of Bahía Tortugas, México. J. Shellfish Res. (in press).
- GYLLENSTEN, U., N. Ryman, C. Reuterwall y P. Dratch, 1983. Genetic differentiation in four European species of red deer (*Cervus elephus*). Heredity. 51: 561-580.
- HAMILTON, W. D., 1971. Selection of selfish and altruistic behaviour in some extreme models. In: Eisenberg and Dillon (eds.) Man and Beast: Comparative Social Behaviour. Smithsonian Inst. Press. Washington, D. C. pp. 57-91.
- HANNA G. D., 1926. Paleontology of Coyote Mountain, Imperial County, California. Calif. Acad. Sci. Proc. 14: 427-503.
- HANSKI, I. y M. E. Gilpin, 1997. Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution. Academic Press. New York. 512 p.

- HARTL, D. L. y A. G. Clark, 1989. Principles of Population Genetics. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA. 682 p.
- HARVEY, P. H. Y M. D. Pagel, 1992. The Comparative Method in Evolutionary Biology. Oxford University Press. New York. 239 p.
- HEDRICK, P. W., 1985. Genetics of Populations. Jones and Barlett, Boston, USA. 629 p.
- HERBINGER, C. M., B. M. Vercaemer, B. Gjetvaj y R. K. O'Dor, 1998. Absence of genetic differentiation among geographically close sea scallop (*Placopecten magellanicus* G.) beds with cDNA and microsatellite markers. Journal of Shellfish Research. 17: 117-122.
- HERTLEIN L. G., 1966. Pliocene fossils from Rancho El Refugio, Baja California, and Cerralvo Island, Mexico. Calif. Acad. Sci. Proc. 30: 265-284.
- HIGHTON, R. y A. Larson, 1979. The genetic relationship of the salamanders of the genus *Plethodon*. Syst. Zool. 28: 579-599.
- HOLM, S., 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. Scand. J. Stat. 6: 65-70.
- HOOTS H. W., 1931. Geology of the eastern part of Santa Monica Mountains, Los Angeles County, California. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper. 165-C: 83-134.
- HUMPHRIES, J. M., F. L. Bookstein, B. Cheernoff, G. R. Smith, R. L. Elder y S. G. Poss, 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. Syst. Zool. 30: 291-308.
- HUNTER V. F. y P. Bartok, 1974. The age and correlation of the Tertiary sediments of the Paraguana Peninsula, Venezuela. Asociación Venezolana de Geología, Minería y Petróleo. Boletín Informativo. 17: 143-154.
- HUNTER V. F., 1978. Foraminiferal correlation of Tertiary mollusk horizon of the southeastern Caribbean area. p. 193-203. In MacGillivray H. J. y D. J. Beets (eds). Caribbean Geological Conference, 8th. Willemstad, 1977.

- HUNTER, R. L. y C. L. Markert, 1957. Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. *Science*. 125: 1294-1295.
- HUTSELL, K. C., 1998. *Nodipecten arthriticus* (Reeve, 1853). New distribution and size records. *The Festivus*, 30: 41-42.
- IMAI, T., 1978. Aquaculture in shallow seas: The rearing of larvae and seedlings of bivalves. pp. 570-615.
- INSUA, A., M. J. López-Pinón y J., Méndez, 1998. Characterization of *Aequipecten opercularis* (Bivalvia: *Pectinidae*) chromosomes by different staining techniques and fluorescent in situ hybridization. *Genes and Genetic Systems*. 73:193-200.
- JACKSON, J. B. C., P. Jung, A. G. Coates y L. S. Collins, 1993. Diversity and extinction of tropical American mollusks and emergence of the Isthmus of Panama. *Science*. 260: 1624-1629.
- JAMES M. J., 1984. A new look at evolution in the Galapagos: evidence from the late Cenozoic marine molluscan fauna. *Biol. J. Linnean Soc.* 21: 77-95.
- JAMES, F. C. y C. E. McCulloch, 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box?. *A. Rev. Ecol. Syst.* 21: 129-166.
- JANSON, K. y P. Sundberg, 1983. Multivariate morphometric analysis of two varieties of *Littorina saxatilis* from the Swedish west coast. *Mar. Biol.* 74: 49-53.
- JOHANNESSON, K., B. Johannesson y E. Rolán-Alvarez, 1993. Morphological differentiation and genetic cohesiveness over a microenvironmental gradient in the marine snail *Littorina saxatilis*. *Evolution*. 47: 1770-1787.
- JOLICIEUR, P. y J. E. Mosimann, 1960. Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth*. 24: 339-354.

- JONES R., J. A. Bates, D. J. Innes y R. J. Thompson, 1996. Quantitative genetic analysis of growth in larval scallops (*Placopecten magellanicus*). Mar. Biol. 124: 671-677.
- JORDAN, E. K. y L.G. Hertlein. 1926. Contribution to the geology and paleontology of the Tertiary of Cedros Island and adjacent parts of lower California. Calif. Acad. Sci. Proc. 14: 409-464.
- KABAT, A. R., 1985. The allometry of brooding in *Transennella tantilla* (Gould) (Mollusca: Bivalvia). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 91: 271-279.
- KATOH, M. y D. W. Foltz, 1989. Biochemical evidence for the existence of null allele at the leucine aminopeptidase-2 (Lap-2) locus in the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). Genome. 32: 687-690.
- KAWAMOTO, Y., O. Takenaka y E. Brotoisworo, 1982. Preliminary report on genetic variations withing and between species of Sulawesi macaques. Kyoto University Res. Inst. 2: 23-37.
- KEEN, A. M., 1971. Sea Shells of Tropical West American. Stanford University Press. Stanford, California. 93 p.
- KENCHINGTON E., K. S. Naidu, D. L. Roddick, D. I. Cook y E. Zouros, 1993. Use of biochemical genetic markers to discriminate between adductor muscles of the sea scallop (*Placopecten magellanicus*) and the Iceland scallop (*Chlamys islandica*). Can. J. Fish. Sci. 50: 1222-1228.
- KIMURA, M., 1983. The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press. Cambridge.
- KIN'DYUSHEV, V. I., 1970. Seasonal variations of water masses in the California Region of the Pacific Ocean. Oceanology. 10: 456-464.
- KING, J. L. y T. H. Otha, 1975. Polyallelic mutational equilibria. Genetics. 79: 681-691.
- KING, M. C. y A. C. Wilson, 1975. Evolution at two levels in humans and chimpanzees. Science. 188: 107-116.

- KOEHN, R. K., R. Milkman y 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.
- KOEHN, R. K. y J. B. Mitton, 1972. Population genetics of marine pelecypods. I. Ecological heterogeneity an evolutionary strategy at an enzyme locus. *Am. Nat.* 106: 47-56.
- KOLASA, J. y S. T. A. Pickett, 1991. *Ecological Heterogeneity*. Springer-Verlag, New York. 332 p.
- KRAUSE, M. K. y V. M. Bricelj, 1995. Gpi genotypic effect on quantitative traits in the northern bay scallop, *Argopecten irradians irradians*. *Mar. Biol.* 123:511-522.
- KRAUSE, M. K., W. S. Arnold y W. G. Ambrose Jr., 1994. Morphological and genetic variation among three populations of calico scallops, *Argopecten gibbus*. *Journal of Shellfish Research*. 13:529-537.
- LAFIANDRA, D., G. Colaprico, D. D. Kasarda y E. Porceddu, 1987. Null alleles for gliadin blocks in bread and durum wheat cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*. 74: 610-616.
- LANGLEY, C. H., R. A. Voelker, A. J. Leighbrown, S. Ohnishi, B. Dickson y E. Montgomery, 1981. Null allele frequencies at allozyme loci in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*. 99: 151-156.
- LAVEE, D. y U. Ritte, 1977. Genetic parameters as indices of preadaptation for successful colonization in mytilids (Mollusca: *Pelecypoda*). *Israel Journal of Zoology*. 26: 259.
- LEARY, R. F., F. W. Allendorf y K. L. Knudsen, 1983. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout. *Nature*. 301: 71-72.
- LEGENDRE, L. y Legendre, P., 1983. *Numerical ecology*. Elsevier Scientific Publishing Company, Netherlands.

- LEPLEY, L. K., S. P. Vonder-Haar, J. R. Hendrickson y G. Calderon-Riveroll, 1975. Circulation in the northern Gulf of California from orbital photographs and ship investigations. *Cienc. Mar.* 2: 86-93.
- LEVENE, H., 1949. On a matching problem arising in genetics. *Ann. Math. Stat.* 20: 91-94.
- LEVINTON, J. S. y D. L. Fundiller, 1975. An ecological and physiological approach to the study of biochemical polymorphisms, p. 165-178. In: Barnes, H. (Ed.). *Proceedings of the Ninth European Marine Biology Symposium*. Aberdeen University Press. Scotland.
- LEWIS R. I. y J. P. Thorpe, 1994. Temporal stability of gene frequencies within genetically heterogeneous populations of the queen scallop *Aequipecten (Chlamys) opercularis*. *Mar. Biol.* 212: 117-126.
- LEWONTIN, R. C., 1974. *The Genetic Bases of Evolutionary Change*. Columbia University Press. New York.
- LICONA-CHAVEZ, A. L., 1999. Análisis genético de *Haliotis rufescens* en "Abulones Cultivados S.A. de C.V." Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 120 p.
- LIU, L. L. y Y. W. Chiu, 1998. Allozyme and morphological evidence supporting the separation of *Bablonia formosae formosae* from *B. formosae habei* at specific level (Psobranchia: Buccinidae). *J. Shellfish Research*. 17: 971-977.
- LOBOS, G., J.E. Illanes y A. Cerda, 1994. Análisis de la estructura de costos de producción en el cultivo del Ostión del Norte (*Argopecten purpuratus*) en Chile. *Memorias VIII Congreso Latinoamericano de Acuicultura*, Santa Fé de Bogotá, Colombia. AN. Asoc. Lat. Am. Acui. 472-478.
- LODEIROS C. J. M., R. I. Fernández, A. Bonmatí, J. H. Himmelman y K. S. Chung, 1996. Relation of RNA/DNA ratios to growth for the scallop *Eulova (Pecten) ziczac* in suspended culture. *Mar. Biol.* 126: 245-251.

- LODEIROS, C. J., J. J. Rengel, L. Freites, F. Morales y J. H. Himmelman, 1998. Growth and survival of the tropical scallop *Lyropecten (Nodipecten) nodosus* maintained in suspended culture at three depths. *Aquaculture*. 165: 41-50.
- LOMBEIDA, P., 1999. Cultivo de scallops en el mar. *El mundo Acuicola*. 5: 120-125.
- MARGALEF, R., 1980. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona. pp. 237-314.
- MARSHALL, C. P., 1995. Recent changes in the Pectinidae part 2. *American Conchologist*. 23:4, 12.
- MASUDA K. y W.O. Addicott, 1970. On *Pecten (Amusium) condoni* Hertlein from the West coast of North America. *Veliger*. 13: 153-156.
- MAYNARD, S. J., 1994. *Evolutionary Genetics*. Oxford University Press. 325 p.
- MAYR, E., 1963. *Animal Species and Evolution*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. pp. 297-516.
- MAYR, E., 1970. *Population, Species, and Evolution*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 453 p.
- MCARTHUR, R. H., 1972. *Geographical Ecology, Patterns in the Distribution of Species*. Harper and Row. New York.
- MCLELLAND, H.J., 1975. *Elements of Physical Oceanography*. Pergamon Press, London. 151 p.
- MCLEOD, M. J., S. I. Guttman, W. H. Eshbaugh y R. E. Rayle, 1982. An electrophoretic study of evolution in *Capsicum* (Solanaceae). *Evolution*. 37: 562-574.
- MC SHANE, P.E., D. R. Schiel, S. F. Mercer y T. Murray, 1994. Morphometric variation in *Haliotis iris* (Mollusca: Gastropoda) analysis of 61 populations. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 28: 357-364.

- MILKMAN, R. y L. D. Beaty, 1970. Large-scale electrophoretic studies of allelic variation in *Mytilus edulis*. *Biological Bulletin*. 139: 430.
- MITTON, J. B., 1997. *Selection in Natural Populations*. Oxford University Press. New York. 240 pp.
- MOORE, R.C., C. G. Lalicker y A. G. Fischer, 1952. *Invertebrate Fossils*. McGraw Hill Book Company Inc. New York pp. 423-431.
- MONTANUCCI, R. R., R. W. Axtell y H. C. Dessauer, 1975. Evolutionary divergence among collared lizards (*Crotaphytus*), with comments on the status of *Gambellia*. *Herpetologica*. 31: 336-347.
- MORA-DE LA TORRE, A.J., 1997. Estructura genética poblacional de *Chione cortezi* (Bivalvia, Veneridae), en el Alto Golfo de California. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Baja California. 54 p.
- MORIZOT, D. C. y M. J. Siciliano, 1982. Protein polymorphisms, segregation in genetic crosses, and genetic distances among fishes of the genus *Xiphorus* (Poeciliidae). *Genetics*. 102: 539-556.
- MORRIS, P. A., 1975. *A Field Guide to Shells to the Atlantic and Gulf Coast and West Indies*, 3rd ed. Houghton Mifflin Company. Boston. 330 p.
- MOTTET, M. G., 1978. A review of the fishery biology of scallops State of Washington. Dept. of Fisheries Tech. Rept. 39, pp. 100.
- MOSIMANN, J. E., 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *J. Am. Stat. Assoc.* 65: 930-945.
- MOSIMANN, J. E. y F. C. James, 1979. New statistical methods for Allometry with applications to Florida red-wingedblackbirds. *Evolution*. 33: 444-459.
- MYERS, A.A. y P. S. Giller, 1990. *Analytical Biogeography. an Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. Chapman and Hall. London. pp. 201-226.

- MYERS, A. A. y P. S. Giller, 1988. Process, pattern and scale in Biogeography, p. 3-12. In: Myers, A.A., Giller, P.S. (eds) *Analitical Biogeography. an Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distribution*. Chapman and Hall, New York, USA.
- NEI, M., 1971. Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from eletrophoretic data on protein identity. *Amer. Natur.* 105: 385-398.
- NEI, M., 1972, Genetic distances between populations. *Amer. Natur.* 106: 283-292.
- NEI, M., 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 70: 3321-3323.
- NEI, M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics.* 89: 583-590.
- NEI, M., 1987a. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York. 512 p.
- NEI, M., 1987b. Genetic distances and molecular phylogeny, p. 193-223. In: Ryman, N. y F. Utter. (eds.) *Population Genetics and Fishery Management*. University of Washington Press. Washington.
- NELSON, K. y D. Hedgecock, 1980. Enzyme polymorphism and adaptative strategy in the decapod crustacea. *Am. Natur.* 116: 238-280.
- NEWKIRK, G. F. y R. W. Doyle, 1975. Genetic analysis of shell-shape variation in *Littorina saxatilis* on an environmental cline. *Mar. Biol.* 30: 227-237.
- OLSON A. A., 1961. *Mollusks of the Tropical Eastern Pacific, Panamic-Pacific Pelecypoda*. Paleontological Research Institution, Ithaca, New York. 574 p.
- ORGANISTA-SANDOVAL, S., 1987. *Flujos de calor en el Alto Golfo de California*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 142 p.

- ORTIS-CUEL, G., 1994. Efecto de la ración alimenticia y la densidad de cultivo sobre el desarrollo larval de *Lyropecten subnodosus*. Tesis profesional. F.C.M., U.A.B.C., Ensenada, B.C., México. 58 p.
- PARKER, R. H., 1964. Zoogeography and ecology of macro-invertebrates of Gulf of California and continental slope of western Mexico, p. 331-376. In Tjeerd H. y G.G. Shore (eds). Marine Geology of the Gulf of California. The American Association of Petroleum Geologist, Tulsa, Oklahoma.
- PASTEUR, N., G. Pasteur, F. Bonhomme, J. Catalan, J. Britton-Davidian y M. Cobb, 1988. Practical Isozyme Genetics. John Wiley and Sons. New York. 215 p.
- PATTON, J. L., R. K. Selander y M. H. Smith, 1972. Genic variation in hybridizing populations of gophers (genus *Thomomys*). Syst. Zool. 21: 263-270.
- PATWARY, M.U., E. L. Kenchington, C. J. Bird y E. Zouros, 1994. The use of random amplified polymorphic DNA markers in the genetic studies of the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791). J. Shellfish Research. 13: 547-553
- PETUCH, E.J., 1982. Geographical heterochrony: contemporaneous coexistence of Neogene and recent molluscan faunas in the Americas. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 37: 277-312.
- PHILLIPS, R. B., 1983. Size characters in numerical taxonomy and problems with ratios. Taxon. 32: 535-544.
- PIANKA, E. R., 1982. Ecología Evolutiva, Primera edición. Ed. Omega, Barcelona, España. 365 p.
- PIAZZA M. y E. Robba, 1994. Pectinids and oysters from the Pliocene Loreto Basin (Baja California Sur, Mexico). Riv. It. Paleont. Strat. 100: 33-70.
- PIELOU, E. C., 1979. Biogeography. John Wiley & Sons. New York, USA. 351 p.
- POGSON, G. H. y E. Zouros, 1994. Allozyme and RFLP heterozygosities as correlates of growth rate in the scallop *Placopecten magellanicus*: A test of the associative overdominance hypothesis. Genetics. 137:221-231.

- PRAKAASH, S., 1969. Genic variation in a natural population of *Drosophila persimilis*. Proc. Natl. Acad. Sci. 59: 398-405.
- PURI, H.S. y R.O. Vernon, 1964. Summary of the geology of Florida and a guide book to the classic exposures. Florida Geological Survey Special Publication 5. 312 p.
- QUELLER, D. C. y K. F. Goodnigh, 1989. Estimating relatedness using genetic markers. Evolution. 43: 258-275.
- QUIRÓS-ALVAREZ, G. E., 1983. Circulación residual en el Golfo de California. Un modelo numérico. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 98 p.
- RADOVICH J., 1961. Relationship of some marine organisms of the northeast Pacific to water temperatures, particularly during 1957 trough 1959. Calif. Dep. of Fish and Game Fish Bull. 112: 1-62.
- RAMÍREZ G. P., 1983. Sistemática, ecología y biogeografía de los crustaceos decápodos anomuros de Bahía Concepción, B.C.S. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Nuevo León, Nuevo León, México.
- RAYMOND, M., R. L. Väätä, F. Thomas, F. Rousset, T. de Meeüs y F. Renaud, 1997. Heterozygote deficiency in the mussel *Mytilus edulis* species complex revisited. Mar. Ecol. Prog. Ser. 156: 225-237.
- RAYMOND, M. y F. Rousset, 1994. GENEPOP. Institut des Sciences de l'Evolution. France.
- REID, J. L, G. I. Roden y J. G. Wyllie, 1958. Studies of the California Current System. 1 July 1956 – 1 Jan 1958. CalCOFI. Prog. Rep. p. 27-56.
- REIST, J. D., 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. Can. J. Zool. 63: 1429-1439.

- REYES, C. F., 1986. Preliminary results on spat collection and growth of the catarina scallop, *Argopecten circularis*, in Bacochibampo Bay, Guaymas, Sonora, Mexico. In: Williams, F. (Ed.) Proc. XXXVII Ann. Rep. Gulf Carib. Fish Inst. 37: 201-208.
- REYES-SOSA, C., 1990. El cultivo de pectínidos en México. Serie Científica. U.A.B.C.S., México. 1 (No Esp 1 AMAC): 25-29.
- RIDLEY, M., 1996. Evolution. Blackwell Science, Inc. Massachusetts. pp. 89-369.
- RICE, W. R., 1989. Analyzing tables of statistical test. Evolution. 43:
- ROBLES-PACHECO, J. M. y R. A. Schwarlotze, 1973. Notas sobre el crucero del Alejandro Humbolt en la parte norte del Golfo de California, durante septiembre de 1971. CalCOFI Rep. 17: 69-85.
- RODEN, G. I., 1964. Oceanographic aspects of Gulf of California p. 30-58. In: Am. Ass. Pet. Geol. (Ed.) Symposium of Marine Geology of the Gulf of California. Tulsa, Oklahoma.
- RODEN, G. I., 1958. Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. Pac. Sci. 12: 21-45.
- RODEN, G. I. y I. Emilsson, 1979. Physical oceanography of the Gulf of California. Symposium the Gulf of California. Conmemoración del 50o aniversario de la Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. México.
- RODEN, G. I. y G. W. Groves, 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. J. Mar. Res. 18: 10-35.
- RODHOUSE, P. G., J. H. McDonald, R. I. E. Newell y R. K. Koehn, 1986. Gamete production, somatic growth and multiple-locus heterozygosity in *Mytilus edulis* L.. Mar. Biol. 90: 209-214.

- RODRIGUEZ-CORTES, D. E., 1998. Análisis de la variabilidad alozimática de la leucin-aminopeptidasa (LAP), de la fosfoglucomutasa (PGM) y de la fosfogludosa-isomerasa (PGI) de *Artemia franciscana* bajo diferentes condiciones de cultivo. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 61 p.
- ROGERS, J. S., 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance . In: Studies in Genetics VII. University of Texas Publication. Austin, Texas. 7213. 145-153.
- ROHLF, F.J. y F. L. Bookstein, 1987. A comment on shearing as a method for "size correction". Sust. Zool. 36: 356-367.
- ROMAN, C. G. y A. Pérez, 1976. Cultivo de larvas de vieira, *Pecten maximus* (Linnaeus), en laboratorio. Bol. Inst. Espa. Oceano. 223: 3-17.
- ROSE, R. A. y T. G. Dix, 1984. Larval and juvenil development of the doughboy scallop, *Chlamys asperimus* (Lamarck) (Mollusca: Pectinidae). Aust. J. Mar. Freshw. Res. 35: 314-323.
- ROSEN, B. R., 1988 Biogeographic patterns: a perceptual overview p. 23-55. In: Myers, A.A. y Giller, P.S. (eds) Analytical Biogeography. an Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distribution. Chapman and Hall, New York, USA.
- ROUSSET, F. Y M. Raymond, 1997. Statistical analyses of population genetic data: new tools, old concepts. TREE. 12: 313-317.
- SANTAMARÍA-DEL ANGEL, E. M., 1994. El color de las aguas del Golfo de California registrado por el CZCS: relaciones de la biomasa fitoplanctónica y los procesos físicos de mezcla. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de Baja California. 137 p.
- SANTOS, M., 1987. La estructura genética de las poblaciones, p. 59-72 En: Espinosa-de los Monteros, J. y U. Labarta (eds). Genética en Acuicultura. Madrid, España. Sarich, V.M. (1977). Rates, sample sizes and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. Nature. 265: 24-28.

- SARICH, V. M., 1977. Rates, sample sizes, and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. *Nature*. 265: 24-28.
- SCHELTEMA, R. S., 1971. The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents, p. 7-27 In: Crisp, D.J. (ed.) *European Marine Biology Symposium*, 4th, Bangor, Wales, 1969. Cambridge at the University Press.
- SCHELTEMA, R. S., 1975. Relationship of larval dispersal, gene-flow, and natural selection to geographic variation of benthic invertebrates in estuaries and along coastal regions. *Est. Res.* 1: 372-391.
- SELANDER, R. K., 1980. Variación genética en poblaciones naturales p. 21-46. En Ayala, F.J. (ed) *Evolución Molecular*, Ed. Omega, Barcelona, España.
- SELANDER, R. K. y S. Y. Yang, 1969. Protein polymorphism and genetic heterozygosity in a wild population of the house mouse (*Mus musculus*). *Genetics*. 63: 653-667.
- SELANDER, R. K., W. G. Hung y S. Y. Yang, 1969. Protein polymorphism and genetic heterozygosity in two European subspecies of the house mouse. *Evolution*. 23: 379-390.
- SHAW, C. R., 1970. How many genes evolve?. *Biochem. Genet.* 4: 275-283.
- SHEA, B. T., 1985. Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. *J. Zool.* 206: 367-390.
- SIMPSON, G. G., 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columboia University Press. New York.
- SINGH, S. M. y R. H. Green, 1984. Excess of allozyme homozygosity in marine molluscs and its possible biological significance. *Malacologia*. 25: 569-581.
- SINGH, S. M. y E. Zouros, 1978. Genetic variation associated with growth rate in the American oyster (*Crassostrea virginica*). *Evolution*. 32: 342-353.

- SKIBINSKI, D. O. F., J. A. Beardmore y T. F. Cross, 1983. Aspects of the population genetics of *Mytilus* (Mytilidae: Mollusca) in the British Isles. *Biological Journal of the Linnean Society*. 19: 137-183.
- SKOGLUND, C., 1991. Addition to the Panamic Province bivalve (Mollusca) literature 1971 to 1990. *Festivus*. 22: 17-25.
- SLATKIN, M., 1985. Gene flow in natural populations. *Annu. Rev. Ecol.Syst.* 16: 393-430.
- SLATKIN, M., 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*. 236: 787-792.
- SMITH, D. G. y R. G. Coss, 1984. Calibrating the molecular clock: estimates of ground squirrel divergence made using fossils and geological time markers. *Mol. Biol. Evol.* 1: 249-259.
- SMITH J. T., 1991. Cenozoic giant pectinids from California and the Tertiary Caribbean Province: *Lyropecten*, "*Macrochlamis*", *Vertipecten*, and *Nodipecten* species. U.S. Geol. Surv. Prof. Paper 1391. Washington, D.C. 105 p..
- SMITH J. T. y W.J. Zinsmeister, 1982. Paleogeographic implications of a tropical eastern Pacific *Nodipecten* from the Tertiary of Patagonia. *Geol. Soc. Amer. Abstr. with Programs*. 14: 235.
- SNEATH, P. H. y R. R. Sokal, 1973. *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. W.H. Freeman and Co. San Francisco.
- SOH, W.L., G. B. Maguire y D. R. Ward, 1998. Genetic studies of the venerid clam genus *Katelysia*. *Journal of Shellfish Research*. 17: 1057-1064
- SOKAL, R. R. y J. Rohlf, 1981. *Biometry*, 2nd ed. W.H. Freeman and Company. San Francisco, U.S.A. 859 p.
- SOMMERS K. M., 1986. Multivariate allometry and removal of size with principal components analysis. *Syst. Zool.* 35: 359-368.

- SPRENT, P., 1972. The mathematics of size and shape. *Biometrics*. 28: 23-37.
- STANLEY, S. M., 1979. *Macroevolution: Pattern and Process*. Freeman Co. San Francisco.
- STATISTICAL-SCIENCES, 1995. *S-Plus. Guide to statistical and mathematical analysis*, Version 3.3, Seattle: StatSci, a division of MathSoft Inc.
- STEVENSON, M. R., 1970. On the physical and biological oceanography near the entrance of the Gulf of California, october 1966 – august 1967. *Inter.-Amer. Trop. Tuna Comm, Bul.* 14: 389-504.
- STOKESBURY, K. D. E. y J. H. Himmelmann, 1995. Biological and physical variables associated with aggregations of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52:743-753.
- STRUHSAKER, J. W., 1968. Selection mechanisms associated with intraspecific shell variation in *Littorina picta* (Prosobranchia: Mesogastropoda). *Evolution*. 22: 459-480.
- STRACHAN A. R., C. H. Turner y C. T. Mitchell, 1968. Two fishes and a mollusk, new to California's marine fauna, with comments regarding other recent anomalous occurrences. *California Fish and Game Quarterly*. 54: 49-57.
- SVERDRUP, H. U., 1941. The Gulf of California: preliminary discussion of the cruise of the E.W. Scripps in February and March 1939. *Proc. Pac. Sci. Congr.* 6th 1939. 3: 161-166.
- SWOFFORD, D. L. y R. B. Selander, 1981. BYOSIS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data on population genetics and systematics. *J. Heredity*. 72: 281-283.
- THORPE, J., 1982. The molecular clock hypothesis: Biochemical evolution, genetic differentiation and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 139-168.

- THORPE, J., 1983. Enzyme variation, genetic distance and evolutionary divergence in relation to levels of taxonomic separation. In: Oxford, G.S., Rollinson, D. (Eds.) Protein polymorphism: adaptive and taxonomic significance. The Systematics Association Special Volume. Academic Press. 24: 131-152.
- THORPE, R. S., 1976. Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. *Biol. Rev.* 51: 407-452.
- THORPE, R. S., 1983. A review of the numerical methods for recognizing and analyzing racial differentiation, p. 404-423 In: Felsenstein, J. (ed). Numerical Taxonomy. NATO, ASI series, Series G, Ecological Sciences, No. 1. Springer-Verlag, Berlin.
- TRACEY, M. L., N. F. Bellet y C. D. Gravem, 1975. Excess allozyme homozygosity and breeding population structure in the mussel *Mytilus californianus*. *Marine Biology*. 32: 303-311.
- VALENTINE, J. W., 1973 *Evolutionary Paleoecology of the Marine Biosphere*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. 472 p.
- VALENTINE, J. W., 1980. Estrategias genéticas de la adaptación, p. 80-97. En Ayala, F.J. (ed) *Evolución Molecular*, Ed. Omega, Barcelona, España.
- VEDDER J. G., 1972. Review of the stratigraphic names and megafaunal correlation of Pliocene rocks along the southeast margin of the Los Angeles basin, California, p. 158-172. In: Symposium of Miocene biostratigraphy of California. Soc. Ecol. Paleontol. and Mineral., Pacific Sec. Bakersfield, California.
- VELASCO-BLANCO, G., 1997. Cultivo larvario a nivel piloto del callo de hacha *Atrina maura* Sowerby y de la almeja mano de león *Lyropecten subnodosus*. Tesis de Maestría en Ciencias. Departamento de Acuicultura, C.I.C.E.S.E., Ensenada, BC, México. 59 p.
- VERMEIJ, G. J., 1978. *Biogeography and Adaptation. Patterns of Marine Life*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 332 p.
- VERMEIJ, G. J., 1980a. Endemism and environment: some shore molluscs of the tropical Atlantic. *Am. Natur.* 106: 89-101.

- VERMEIJ, G. J., 1980b. Biogeography and Adaptation. Harvard University Press. Harvard. 332 p.
- VERMEIJ, G. J., 1993. The biological history of a seaway. *Science*. 260: 1603-1604.
- VERWEY, J., 1966. The role of some external factors in the vertical migration of marine animals. *Netherlands Journal of Sea Research*. 2: 245-266.
- VILLALAZ, G. J. R., 1994. Morphometric and biochemical changes in the two age classes of the tropical scallop, *Argopecten ventricosus*, under laboratory conditions. *Amer. Malac. Bull.* 11: 67-72.
- VOELKER, R. A., C. H. Langley, A. J. Leighbrown, S. Ohnishi, B. Dickson, E. Montgomery y S. C. Smith, 1980a. Enzyme null alleles in natural populations of *Drosophila melanogaster*: frequencies in a North Carolina population. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 77: 1091-1095.
- VOELKER, R.A., H. E. Schaffer y T. Mukai, 1980b. Spontaneous allozyme mutations in *Drosophila melanogaster*: rate of occurrence and nature of the mutants. *Genetics*. 94: 961-968.
- VOLCKAERT F. y E. Zouros, 1989. Allozyme and physiological variation in the scallop *Placopecten magellanicus* and a general model for the effects of heterozygosity on fitness in marine molluscs. *Mar. Biol.* 103: 51-61.
- WARD, R. D. y R. A. Galleguitos, 1978. Protein variation in the plaice, dab, and flounder and their genetic relationships. In: Battaglia, B. y J. A. Beards (eds). *Marine Organisms: Genetics, Ecology and Evolution*. Pp. 71-93. New York, Plenum Press.
- WEBSTER, T. P., R. K. Selander y S. Y. Yang, 1972. Genetic variability and similarity in the *Anolis* lizards of Bimini. *Evolution*. 26: 523-535.
- WEIR, B. S. y C. C. Cockerham, 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*. 38: 1358-1370.

- WILBUR, A. E. y P. M. Gaffney, 1997. A genetic basis for geographic variation in shell morphology in the bay scallop, *Argopecten irradians*. Marine Biology. 128:97-105.
- WILBUR, A. E., E. A. Orbach, J. R. Wakefield y P. M. Gaffney, 1997. Mitochondrial genotype variation in a Siberian population of the Japanese scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay). Journal of Shellfish Research. 16:541-545.
- WILDING, C. S., J. W. Latchford y A. R. Beaumont, 1998. An investigation of possible stock structure in *Pecten maximus* (L.) using multivariate morphometrics, allozyme electrophoresis and mitochondrial DNA polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism. J. Shellfish Research. 17: 131-139.
- WILKINS, N. P. Y N. F. Mathers, 1973. Enzyme polymorphisms in the European oyster, *Ostrea edulis* L. Animal Blood Groups and Biochemical Genetics. 4: 41-47.
- WILLIAMS , G. C., 1975. Sex and Evolution. Princeton University Press. p. 35-43.
- WILLIAMS , G. C., 1996. Adaptation and Natural Selection. Princeton Academic Press, New Jersey. 56-126 pp.
- WOODFORD A. O., 1942. Miocene preferred, p. 32-34. In H.G. Schenck & T.S. Childs. Significance of *Lepidocyclina* (*Lepidocyclina*) *californica*, in the Vaqueros formation (Tertiary). California Stanford University Publishing. Univ. Ser. Geol. Sci. 3.
- WOODRING W. P., 1938. Lower Pliocene mollusks and echinoids from the Los Angeles Basin, California, and they inferred environment. U.S. Geol. Surv. Prof. Paper 190, 67 p.
- WOODRING W. P., 1966. The Panama land bridge as a sea barrier. Amer. Phil. Soc. Proc. 110: 425-433.
- WRIGHT, S., 1931. Evolution in mendelian populations. Genetics. 16: 97-159.

- WRIGHT, S., 1932. General group and special size factors. *Genetics*. 17: 603-619.
- WRIGHT, S., 1943. Isolation by distance. *Genetics*. 28: 114-138.
- WRIGHT, S., 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* 15: 323-354.
- WRIGHT, S., 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*. 395-420.
- WRIGHT, S., 1969. *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 2. The Theory of Gene Frequencies.* University of Chicago Press, Chicago.
- WRIGHT, S., 1978. *Evolution and the Genetics of Populations. Vol. 4. Variability Within and Among Natural Populations.* University of Chicago Press, Chicago. 580 p.
- WYRTKI, K., 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull.* 9: 269-304.
- WYRTKI, K., 1967. Circulation and water masses in the eastern equatorial Pacific Ocean. *Int. J. Oceanol. Limnol.* 7: 117-147.
- YANG, S. Y. y J. L. Patton, 1981. Genic variability and differentiation in the Galapagos finches. *The Auk*. 98: 230-242.
- ZOUROS, E., 1975. Electrophoretic variation in allelozymes related to function and structure. *Nature*. 254: 446-448.
- ZOUROS, E. y D. W. Foltz, 1984. Possible explanations of heterocigote deficiency in bivalve molluscs. *Malacologia*. 25: 583-591.
- ZOUROS, E. y D. W. Foltz, 1987. The use of allelic isozyme variation for the study of heterosis isozyme. 13: 1-59.

- ZOUROS, E. y A. L. Mallet, 1987. Genetic explanations of the growth/heterozygosity correlation in marine mollusks, p. 317-324. In: Ryland, J.S., Tyler, P.A. (eds) Reproductive genetics and evolution of marine organisms. Fredenborg Olsen and Olsen. Denmark.
- ZOUROS, E., S. M. Singh y H. E. Miles, 1980. Growth rate in oysters: an overdominance phenotype and its possible explanations. *Evolution*. 34: 856-867.

ANEXO I

Características Oceanográficas de la Costa Pacífico de Baja California y del Golfo de California.

A continuación, se presenta la caracterización oceanográfica del límite norte de distribución de *N. subnodosus*, área de la cual proceden los organismos analizados de esta especie. En el Océano Pacífico Norte, la Corriente Subártica se divide en la Corriente de Alaska o de las Aleutianas, que se dirige hacia el Norte y en la Corriente de California, que fluye hacia el Sur (Reid *et al.*, 1958). La Corriente de California, se separa de la costa después de la mitad de la Península de Baja California y se une a la Corriente Ecuatorial del Norte, que fluye hacia el Oeste. El Pacífico Tropical Oriental, es modificado por la Contracorriente Ecuatorial, la cual se encuentra en relación directa con la fauna de las islas oceánicas, semejándole a la del continente (Wyrki, 1967; Bernard *et al.*, 1991).

Los flujos generados a lo largo de la costa Este de América, por las corrientes principales del Océano Pacífico, determinan la dispersión de la fauna y caracterizan los regímenes térmicos. En los sitios donde las corrientes dejan o invaden la costa, se presentan conjuntos faunísticos diferentes en áreas o latitudes diferentes. Este efecto puede observarse en la transición templado-tropical, hacia el sur de la Península de Baja California, donde la dirección de la Corriente de California se modifica hacia el Oeste (Bernard *et al.*, 1991).

Dentro del límite norte de distribución de *N. subnodosus*, además de la costa Pacífico de la Península de Baja California, también se encuentra el Golfo de California. Este mar marginal del Océano Pacífico, está ubicado entre los 20° y 32° N, presenta una longitud aproximada de 1000 km, está orientado del Noroeste al Sureste, varía entre 100 y 200 km de ancho y tiene una batimetría extremadamente variable, la cual tiene un papel importante en los procesos de circulación (Badan-Dangon *et al.* 1985).

Desde el punto de vista hidrográfico, el Golfo de California se divide en cuatro provincias i) Golfo Norte o superior, comprende de la desembocadura del Río Colorado al extremo Sur de la Isla Tiburón, Son., hasta la Punta San Gabriel, B.C.; ii) Canal de Ballenas y Fosa Salsipuedes, situadas de la parte norte de la Isla Angel de la Guarda, B.C., hasta el extremo sur de la Isla San Lorenzo, B.C. y la Península de Baja California; iii) Golfo Central o Inferior, localizado desde la Isla Tiburón, Son., hasta la Punta San Gabriel, B.C. y una línea imaginaria que une a Cabo San Lucas, B.C.S. con Mazatlán, Sin.; y iv) Boca o Entrada del Golfo, limitada por la costa occidental de México entre Mazatlán, Sin. y Cabo Corrientes, Jal., así como, por dos líneas imaginarias tendidas desde Cabo San Lucas, B.C.S. hasta esos puntos (Roden y Emilsson, 1979).

A su vez, el Alto y Bajo Golfo, son las dos provincias fisiográficas y oceanográficas que lo componen y están separadas por un grupo de islas a los 29° N. El Alto Golfo, es básicamente la plataforma continental en forma

semicircular y por lo tanto somero, las regiones más profundas se encuentran alrededor del pedestal de la Isla Angel de la Guardia. El fondo está constituido principalmente por arenas finas, pero en su parte más norteña presenta limos y arcillas, los cuales son depositados por el Río Colorado. (Parker, 1964; Félix-Pico, 1975; Badan-Dangon *et al.*, 1985).

El Alto Golfo presenta un amplio intervalo de temperaturas y salinidades, su temperatura en invierno es $< 10^{\circ}\text{C}$ y en verano $> 32^{\circ}\text{C}$; su salinidad < 35.5 ppt en otoño y > 41.0 ppt en verano (Alvarez-Borrego y Galindo-Bect, 1974; Alvarez-Borrego *et al.*, 1975). Sus aguas superficiales en verano, presentan temperaturas promedio mayores que las aguas profundas y en invierno, se invierte este patrón (Roden, 1964; Robles-Pacheco y Schwarlotze, 1973). Esta inversión, se origina por procesos de convección entre aguas superficiales de alta salinidad y baja temperatura, las cuales son originadas por tasas de evaporación del orden de 0.95 m año^{-1} y por el aporte nulo de agua dulce del Río Colorado, así como por las aguas profundas de menor salinidad y mayor temperatura (Sverdrup, 1941; Alvarez-Borrego *et al.*, 1975; Bray, 1988)

La circulación superficial en el Alto Golfo, también presenta una variabilidad estacional y anual que provoca una intensa mezcla a través de la circulación residual, los giros y los filamentos. Sin embargo, esta provincia presenta una tendencia de circulación de giro ciclónico, con un campo de velocidad máximo de 5 cm s^{-1} en verano y un mínimo de 3 cm s^{-1} , en invierno (Filloux, 1973; Lepley

et al., 1975; Quirós-Alvarez, 1983; Fu y Holt, 1984; Badan-Dangon *et al.*, 1985; Organista-Sandoval, 1987; Bray, 1988; Durazo-Arvizu, 1989).

La provincia del Bajo Golfo, consiste de una serie de cuencas delimitadas, cuya profundidad aumenta progresivamente de los 2000 m, en el centro de la Cuenca de Guaymas, hasta los 3000 m en la boca del Golfo. Los márgenes continentales, presentan una amplia plataforma y una línea de costa variable, con respecto a los márgenes de la Península de Baja California. La comunicación entre el Alto y Bajo Golfo, es a través del Canal de Ballenas, el cual esta limitado por la Península al oeste y por una larga, cordillera submarina, de la cual forman parte las islas Angel de la Guardia, San Lorenzo y las pequeñas islas del este (Roden, 1958). El canal presenta 120 km de longitud, un ancho de menos de 20 km y una profundidad que excede los 1600 m. La proyección Salsipuedes, al sur del canal, cae entre tres islas donde las profundidades oscilan entre 420 y 600 m (Badan-Dangon *et al.*, 1985).

El Bajo Golfo presenta una gran variabilidad estacional y anual en su hidrodinámica, que se acentúa hacia la Boca del Golfo. Esta área además de ser la zona de transición entre el Golfo de California y el Océano Pacífico, se encuentra en la confluencia de dos grandes sistemas de circulación de viento, el sistema de Giro Anticiclónico del Pacífico Norte y el Sistema Ecuatorial con su extensión norte a lo largo de América Central. La contraparte en el océano de estos sistemas es, al norte el Sistema de la Corriente de California y al sur la

Corriente Costera de Costa Rica (Corriente Mexicana). Estas corrientes presentan variaciones estacionales de los frentes, remolinos e incursiones que las caracterizan (Emilsson y Alatorre, 1979; Baumgartner y Christensen, 1985)

Cuatro masas de agua confluyen en la Boca del Golfo, la primera, el agua del Golfo, presenta temperaturas entre 18° C y 28° C, y salinidades > 34.9 ppt, cuyo flujo hacia el sur en invierno se carga hacia el continente y en el verano hacia la península (Roden y Groves, 1959; Wyrki, 1965; Griffiths, 1968; Stevenson, 1970; Alvarez-Sánchez *et al.*, 1978). La segunda masa, es el agua de la Corriente de California que se presenta en dos capas, la primera es superficial y se compone de aguas subárticas y subtropicales, cuya temperatura oscila entre 15 y 22° C, a su vez la salinidad se encuentra entre 34.0 y 34.6 ppt. La segunda capa se ubica entre los 50 y 100 m, está constituida por aguas subárticas de temperatura < 20° C, salinidad < 34 ppt, concentración de oxígeno > 6 mL L⁻¹ y alta concentración de nutrientes orgánicos. Estas capas se presentan durante el invierno y su flujo penetra al Golfo de California por su flanco peninsular (Reid *et al.*, 1958; Roden, 1958; Roden y Groves, 1959; Wyrki, 1967; Kin'dyushev, 1970).

La tercera masa de agua, está presente en la superficie de la boca del Golfo durante la primavera, es el agua subtropical relativamente cálida (18° C - 22° C) y salina (34.6 – 34.9 ppt). La cuarta masa, es el agua superficial tropical con altas temperatura (18° - 26° C), salinidades intermedias (34.65 – 34.85 ppt) y

bajo contenido de oxígeno disuelto ($< 1 \text{ mL L}^{-1}$). Esta, se presenta en la boca del Golfo durante el verano, cuando su flujo se dirige hacia el norte y penetra por el litoral continental (Wyrski, 1967; Griffiths, 1968; Stevenson, 1970; Alvarez-Sánchez *et al.*, 1978).

ANEXO II

Formulas de Tinción

Formulas de tinción que se emplearon en el análisis genético de las poblaciones de *N. subnodosus* y de *N. arthriticus*, el volumen que se especifica en éstas permite teñir un gel.

1) Glicerol-3-fosfato deshidrogenasa GPD: E.C.1.1.1.8

50 mg NAD⁺
 30 mg NBT
 2 mg PMS
 10 ml glicerol-3-fosfato 1 M pH 7.0
 5 ml NaCN 0.1 M
 85 ml Tris-HCl 0.1 M, pH 8.0

(Krause *et al.*, 1994)

2) Lactato deshidrogenasa LDH: E.C.1.1.1.27

45 mg NAD⁺
 21 mg MTT
 6 mg PMS
 3 ml Na-lactato 0.17 M
 54 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.0

(Abreu-Grobois, 1983)

3) Malato deshidrogenasa MDH E.C.1.1.1.37

450 mg L-ácido málico
 1800 mg Tris
 21 mg MTT
 30 mg NAD⁺
 6 mg PMS
 90 ml H₂O destilada

(de la Rosa-Vélez, 1986)

4) Enzima Málica

ME: E.C.1.1.1.40

a) Solución sustrato ME pH 7.0. Disolver el ácido L-málico en H₂O destilada. Agregar lentamente la solución de Na₂CO₃ 2M mientras se agita en un baño de hielo.

2.23 g ácido L-málico

8.16 ml Na₂CO₃ 2 M8.5 ml H₂O destilada

b) Incubar en:

20 mg NADP⁺

20 mg NBT

10 mg PMS

5 ml solución sustrato ME pH 7.0

1 ml MgCl₂ 10%

20 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.4

75 ml H₂O destilada

(de la Rosa-Vélez, 1986)

5) Isocitrato deshidrogenasa

IDH: E.C.1.1.1.42

18 mg NADP⁺

9 mg MTT

6 mg PMS

36 mg ácido isocítrico

9 mg MgCl₂·6H₂O

90 ml Tris-HCl 0.5 M, pH 8.0

(Krause *et al.*, 1994)

6) Fosfogluconato deshidrogenasa

6PGDH: E.C.1.1.1.44

90 mg Na-6-fosfogluconato

30mg NADP⁺

21 mg MTT

6 mgPMS

30 mg MgCl₂·6H₂O

90 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.0

(Abreu-Grobois, 1983)

7) Xantina deshidrogenasa XDH: E.C.1.1.1.204

100 mg hipoxantina
 30 mg NAD⁺
 20 mg NBT
 2 mg PMS
 10 ml Tris-HCl 0.5 M, pH 7.1
 80 ml H₂O destilada

(Abreu-Grobois, 1983)

8) Glutamato deshidrogenasa GDH: E.C.1.4.1.3

60 mg NAD⁺
 30 mg NBT
 2 mg PMS
 25 ml buffer fosfatos 0.45 M, pH 7.0
 5 ml solución sustrato GDH
 70 ml H₂O destilada

(Abreu-Grobois, 1983)

9) Superóxido dismutasa SOD: E.C.1.15.1.1

25 mg NAD⁺
 20 mg NBT
 5 mg PMS
 50 ml Tris HCl 0.1 M, pH 8.4
 50 ml H₂O destilada

(de la Rosa-Vélez, 1986)

10) Glutamato-oxalacetato transaminasa GOT: E.C.2.6.1.1

a) Incubar en:

75 mg polivinil pirrolidona
 45 mg piridoxal-5-fosfato
 450 mg ácido L-aspartico
 120 mg -ácido α cetoglutarico
 1800 mg Tris
 90 ml H₂O destilada

b) Agregar 120 mg sal rápida azul BB en 10 ml H₂O destilada 20 min después de incubar.

(Abreu-Grobois, 1983)

- 11) Hexoquinasa HK: E.C.2.7.1.1
- 360 mg DL-glucosa
 108 mg ATP
 18 mg NADP⁺
 18 mg MTT
 10 mg PMS
 33 mg MgCl₂·6H₂O
 63 U G6PDH
 90 ml Tris-HCl 0.1 M, pH 7.5
- (Licona-Chávez, 1999)
- 12) Fosfoglucomutasa PGM: E.C.2.7.5.1
- 150 mg glucosa-1-fosfato
 12 mg NADP⁺
 21 mg MTT
 6 mg PMS
 210 mg MgCl₂·6H₂O
 60 U G6PDH
 90 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.0
- (Abreu-Grobois, 1983)
- 13) Esterasa EST: E.C.3.1.1.1
- 100 mg sal azul rápido BB
 3 ml solución sustrato EST
 10 ml Tris-HCl 0.5 M pH 7.1
 87 ml H₂O destilada
- (Abreu-Grobois, 1983)
- 14) Esterasa-D EST-D: E.C.3.1.1.1
- a) Incubar el gel en 20 mL de amortiguador fosfatos 0.1 M pH 6.5 por 15 min a temperatura ambiente.
- b) Decantar el amortiguador fosfatos e incubar a 30 °C en una solución compuesta de 10 mg / 20 mL de 4-Me umbeliferil acetato en amortiguador fosfatos 0.1 M pH 6.5 durante 15 a 30 min.
- c) Ver bajo luz UV, las bandas aparecen fluorescentes en un fondo violeta oscuro.
- (Abreu-Grobois, 1983)

15) Fosfatasa alcalinas ALP: E.C.3.1.3.1

100 mg Na- α -naftil fosfato ácido

100 mg sal azul rápido BB

0.6 ml MgCl_2 10%

100 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.6

(Abreu-Grobois, 1983)

16) Fosfatasa acida ACP: E.C.3.1.3.2

100 mg Na- α -naftil fosfato ácido

100 mg sal negra K

100 ml amortiguador del colorante 0.005 M acetato

(Abreu-Grobois, 1983)

17) Amilasas AMY: E.C.3.2.1.1

Se expresan en la tinción para GDH

(Abreu-Grobois, 1983)

18) Leucinaminopeptidasa LAP: E.C.3.4.1.1

a) Incubar en ácido bórico 0.5 M por 20 min a temperatura ambiente

b) Teñir con:

60 mg sal rápida negra K

45 mg L-leucil β naphthilamida30 mg MgCl_2

90 ml Tris-maleato pH 5.3

(Abreu-Grobois, 1983)

19) Peptidasas PEP: E.C.3.4.11 ó 13

100 mg leucil leucina

50 mg peroxidasa

25 mg L-aminoácido oxidasa

25 mg O-dionisidina

100 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.0

(Abreu-Grobois, 1983)

20) Fumarato hidratasa FUM: E.C.4.2.1.2

80 mg NAD⁺
 30 mg NBT
 1 mg PMS
 770 mg fumarato de potasio
 200 u malato deshidrogenasa
 20 ml amortiguador fosfatos 0.1 M, pH 7.1
 80 ml H₂O destilada

(Abreu-Grobois, 1983)

21) Glucosa fosfato isomerasa PGI: E.C.5.3.1.9

60 mg fructosa-6-fosfato
 12 mg NADP⁺
 21 mg MTT
 6 mg PMS
 60 mg MgCl₂·6H₂O
 60 U glucosa-6-fosfato deshidrogenasa
 90 ml Tris-HCl 0.1 M pH 8.0

(Abreu-Grobois, 1983)

22) Triosa fosfato isomerasa TPI: E.C.5.3.1.1

a) Incubar durante 2 h a 37 °C; detener la reacción con HCl hasta alcanzar pH 2.0
 entonces ajustar pH a 8.0 con NaOH 40%.

650 mg α glicerofosfato
 440 mg ácido pirúvico
 40 mg NAD⁺
 1.6 U α glicerofosfato deshidrogenasa
 28 U lactato deshidrogenasa
 40 ml Tris-HCl 0.02 M, pH 8.0

b) Añadir después de incubar y de ajustar el pH a a):

40 mg NAD⁺
 100 mg arsenato de sodio
 10 mg MTT
 6 mg PMS
 80 U gliceraldehído-3-fosfato deshidrogenasa
 50 ml Tris-HCl 0.02 M, pH 8.0

(Licona-Chávez, 1999)

23) Manosa fosfato isomerasa MPI: E.C.5.3.1.8

18 mg NADP⁺9 mg NAD⁺

36 mg ácido pirúvico

45 mg manosa-6-fosfato

9 mg MTT

6 mg PMS

25.33 U PGI

6.33 U G6PDH

90 ml Tris-HCl 0.2 M, pH 7.5

(Licona-Chávez, 1999)