

**Research Article**

## **Estructura genética del copépodo *Acartia lilljeborgii* en la costa del estado de Yucatán, México**

**Jorge Tello-Cetina<sup>1</sup>, Lucia Gómez-Victoria<sup>1</sup>, Roberto Zamora-Bustillos<sup>2</sup>  
Gerardo Rivera-Muñoz<sup>1</sup>, Sara Solis-Pereira<sup>1</sup> & Herbert Loria-Sunza<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Departamento Ingeniería Química Bioquímica, Instituto Tecnológico de Mérida  
Av. Tecnológico s/n, A.P. 9-11, Mérida, Yucatán, México

<sup>2</sup>División de Estudios de Posgrado e Investigación, Instituto Tecnológico de Conkal  
Antigua Carretera Mérida-Motul Km. 16.3, 97345 Conkal, Yucatán, México

**RESUMEN.** Se determinó la estructura genética poblacional y sus implicancias dentro de la cadena trófica del copépodo *Acartia lilljeborgii* en la costa de Yucatán, mediante el uso de isoenzimas y su posterior determinación por electroforesis. Nueve sistemas se expresaron con un máximo de 30 loci. El polimorfismo y heterocigosis de las poblaciones estudiadas, al ser comparados con otras especies de copépodos, resultaron ser bajos y de los cuatro loci que presentaron variación, solo los loci EST2 y PGM1 se expresaron en todos los sitios de muestreo. La PGM1 presentó el mayor valor de heterocigosis (0,4728) y la GPII fue la de menor valor (0,3200). Ningún sistema se apartó de la condición de equilibrio de Hardy-Weinberg. Los valores de FST estuvieron entre los valores de -0,0798 para PGM1 y de 0,5899 para FBP1. Las tres poblaciones de *A. lilljeborgii* analizadas en la costa de Yucatán, presentaron una baja variabilidad y diferenciación genética entre las poblaciones, como lo indican los valores de distancia genética de 0,0585 que fue el mayor para las poblaciones de Chelem y de Río Lagartos, lo que sugiere que estas poblaciones están parcialmente aisladas. Sin embargo, debido a que *A. lilljeborgii* produce huevos diapáusicos o de reposo, que pueden ser transportados fuera o dentro de éstos cuerpos de agua, es probable que esta condición mantenga las frecuencias alélicas y genotípicas similares o muy cercanas entre sí. Los resultados mostraron la existencia de flujo genético, dado a través de una dispersión pasiva de los huevos diapáusicos que produce esta especie.

**Palabras clave:** *Acartia lilljeborgii*, diapáusico, flujo genético, Hardy-Weinberg, isoenzimas, heterocigosis, México.

## **Genetic structure of copepod *Acartia lilljeborgii* in the coast of Yucatan, Mexico**

**ABSTRACT.** We determined the genetic population structure and its implications within the food chain of the copepod *Acartia lilljeborgii* on the coast of Yucatan, by using isozymes and subsequent determination by electrophoresis. Nine systems were expressed up to 30-loci. Polymorphism and heterozygosity of the populations studied, when compared with other species of copepods were found to be low. The ST2 and PGM1 loci were expressed in all sampling sites. PGM1 showed the highest heterozygosity value (0.4728) and GPII, with a value of 0.3200 was the lowest value. No system departed from the condition of the Hardy-Weinberg equilibrium. FST values were between values of -0.0798 to 0.5899 and the PGM1 for FBP1. The three populations of *A. lilljeborgii* analyzed in the coast of Yucatan, had low variability and genetic differentiation among populations, as indicated by the genetic distance values of 0.0585 which was the largest for the populations of Chelem and Rio Lagartos, suggesting that these populations are partially isolated. However, since *A. lilljeborgii* diapause or resting eggs, which can be transported in or out of these bodies of water, it is likely that this condition holds allelic and genotypic frequencies similar or very close together. The results showed the existence of gene flow, given through a passive dispersal of diapause eggs produced by this specie.

**Keywords:** *Acartia lilljeborgii*, diapause, gene flow, Hardy-Weinberg, isoenzymes, heterozygosity, Mexico.

## INTRODUCCIÓN

Los estudios poblacionales de especies marinas, comercialmente importantes, son de interés teórico para los biólogos y de valor práctico para los manejadores de pesquerías. Sin embargo, la estructura poblacional está influenciada por el concepto mismo de población, ya que, en un sentido amplio, una población puede ser definida desde una perspectiva biológica que implica algún nivel de aislamiento reproductivo, o bien, desde la perspectiva pesquera a la cual le concierne una descripción práctica de un grupo de organismos explotados en un área específica siendo, en cualquier caso, el nivel y número de distinciones de la(s) población(es) de interés primario (Turk, 2003).

El problema se agudiza cuando se tiene como característica de los organismos que componen la población y su desplazamiento, en alguna etapa de su vida, por medios totalmente independientes, como es el caso de los organismos que poseen una fase planctónica, que en su dispersión y desplazamiento se rigen por el tiempo de permanencia en la columna de agua y del sistema de corrientes que primen en el área de influencia de su desarrollo (Maltagliati *et al.*, 2003).

Dentro del zooplancton, los copépodos son los organismos mejor representados en la mayoría de los océanos. Su alta biomasa, combinada con sus hábitos alimenticios hace de ellos el principal ligamiento entre los niveles tróficos basales y superiores.

Los copépodos constituyen el grupo más abundante y más diverso del zooplancton marino; varios autores los consideran como los metazoarios más numerosos del planeta. Su abundancia va de la mano con su gran relevancia en las tramas tróficas de los ambientes marinos (Torres & Rylander, 2006). En México, los copépodos pelágicos permanecen como un grupo poco estudiado y hasta la fecha no se ha hecho una revisión -sectorizada o global- de su riqueza (Escamilla *et al.*, 2001). Debido a su abundancia, los copépodos constituyen una parte considerable de la alimentación de animales marinos, como por ejemplo larvas de peces e invertebrados (Krumme & Liang, 2004). Es destacado el papel de los copépodos en las pesquerías, indicando que también sus estados naupliares juegan un papel relevante para la alimentación de las larvas de peces que tienen poca movilidad y de varios peces con importancia económico-pesquera como la anchoveta, sardina, arenque y otros (Browman & Marcotte, 1987; Gagneten, 1999; Denis *et al.*, 2009). Brugnoli *et al.* (2004) han realizado numerosos análisis para definir el papel de los copépodos como alimento de larvas de

peces, encontrando que son varias las características (bioquímicas, ecológicas, distribucionales) propias de los copépodos, que tienen una influencia directa o indirecta en la supervivencia de las larvas de peces, con su efecto implícito en las pesquerías.

Sin embargo, desde el punto de vista de Mitton (1994), un área de relevante importancia, es la determinación de la situación geográfica de las poblaciones de un recurso basada en la variación genética de las mismas, para poder establecer la estructura genética de las poblaciones y, definir si son en realidad una sola población o varias en el rango de su distribución.

La caracterización de la estructura genética poblacional es vital para especies de importancia comercial y ecológica ya que ésta indica la heterogeneidad u homogeneidad de poblaciones sobre grandes regiones geográficas (Bates & Innes, 1995; Ferrito *et al.*, 2003; Zamora-Bustillos *et al.*, 2011). Según Maltagliati *et al.* (2004), esta heterogeneidad ha demostrado ser reflejo de la variación genética de los individuos que componen la población, donde la variación genética es uno de los parámetros fundamentales en el proceso evolutivo. Además, un análisis estadístico profundo y el desarrollo de modelos matemáticos que integran los valores genotípicos con las teorías propuestas, han propiciado un análisis más detallado de los valores de variación determinados, así como un avance significativo en la aplicación de estos resultados, en forma práctica, en el manejo y conservación de los recursos biológicos.

Los copépodos *Acartia tonsa* y *Acartia lilljeborgii* son dos de las cuatro especies que componen mayormente las colectas de plancton en la costa de la Península de Yucatán, siendo especies propias de ambientes costero-estuarinos (Suárez, 1995). Las líneas de investigación referentes a *A. lilljeborgii* se han enfocado mayormente al estudio de su morfología, taxonomía y biología, siendo escasos los trabajos referentes a su estructura genética (Álvarez-Cadena, 1990; Hernández *et al.*, 2001).

En el caso de *A. lilljeborgii*, su importancia radica en que es una especie cosmopolita y es interesante establecer si son poblaciones aisladas o bien si forman una misma unidad panmíctica ampliamente distribuida.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron muestras de *A. lilljeborgii* mediante arrastres subsuperficiales, durante las condiciones de marea alta, utilizando una red estándar de plancton con copo de PVC. Las colectas de organismos se

efectuaron en tres sitios de la Península de Yucatán: Río Lagartos, (21°24'36"N, 88°02'13"W), Chelem (21°64'47"N, 89°51'93"W) y Celestún (20°51'39"N y 90°23'33").

Estos sitios fueron seleccionados debido a la importancia comercial pesquera de la región. En el laboratorio, las muestras se dejaron reposar durante una hora y después, utilizando el fototactismo positivo (Trujillo *et al.*, 1995) de *A. lilljeborgii*, se realizó su separación del resto de los zooplancteres. Se tomaron alícuotas de 5 mL del lugar donde se encontraban y se colocaron en cápsulas de Petri para su revisión bajo el microscopio estereoscópico de acuerdo a sus características morfo-anatómicas, luego se colocaron en tubos que contenían 150  $\mu$ L de buffer de solución A (40 g de LiOH en 1 L de agua, pH 7,2), como medio de extracción de las enzimas de las muestras.

La electroforesis se realizó en un medio nativo, donde se utilizaron condiciones no desnaturalizantes. Se utilizó un total de nueve sistemas enzimáticos para obtener la expresión genética de los copépodos (Tabla 1). El soporte de electroforesis consistió en un gel homogéneo de poliacrilamida al 7,7%, la solución se vertió entre dos placas de vidrio (12,5x26 cm.), separadas por un espacio de 0,2 cm (Tello, 1986). Para el corrido electroforético se utilizaron cámaras para sistema horizontal modelo (A3-1) a las cuales se agregó el buffer de hidróxido de litio (solución A) como buffer de corrido electroforético; una fuente de poder marca (AWL) con un rango de voltaje de 0-150 v y 0-100 Ma. El corrido electroforético se realizó en condiciones de voltaje constante a 120 volts por alrededor de 4 h. Una vez terminado el corrido electroforético, se realizó la tinción y revelado de gel de acuerdo a los métodos propuestos por diversos autores (Brewer, 1970; Shaw & Prasad, 1970; Brewer, *et al.*, 1974; Shaklee & Keenan, 1986) y modificados por Tello *et al.*, (2005). Los loci presumidos y alelos fueron designados mediante el sistema de nomenclatura utilizado por Shaklee & Keenan (1986). Los múltiples loci de una enzima en particular se designaron numéricamente (1, 2, 3, etc.), de más rápida a más baja movilidad anódica. Alelos de un locus en particular se designaron por su movilidad anódica relativa, nombrando al alelo más frecuente como 100 y los demás por arriba y por debajo de éste con los valores respectivos.

Un locus se consideró polimórfico si el alelo más frecuente tiene una probabilidad menor de 95% (Towsend & Shing, 1984) y el nivel de heterocigosis relativa con relación a la ley de Equilibrio de Hardy-Weinberg (HW). Se utilizó el programa denominado TPGA versión 1.3 (Tools for population genetic analysis), para efectuar el análisis de datos genéticos

de aloenzimas de poblaciones (Miller, 2000). Los diversos parámetros determinados fueron estadística descriptiva, estadística f, distancia genética, pruebas de robustez para HW y UPGMA.

## RESULTADOS

Se utilizaron nueve sistemas enzimáticos de los cuales ocho presentaron actividad enzimática (Tabla 1). Se identificaron 14 loci del análisis de nueve sistemas enzimáticos utilizados en *A. lilljeborgii*, de éstos cuatro presentaron variación y se utilizaron para determinar cuáles eran polimórficos de acuerdo a si la frecuencia del alelo más común fue menor o igual a 95%. Los 14 loci fueron utilizados para el análisis poblacional, independientemente de si presentaban o no variación.

Un número de cuatro loci se expresaron en las localidades de Celestún, cuatro loci en Chelem y dos loci en Río Lagartos, siendo los loci EST 2 y PGM1 los que estuvieron presentes y mostraron variación en los tres sitios de muestreo.

En Celestún, los valores de heterocigosis, heterocigosis insesgada y heterocigosis directa fueron mayores para GPI 1 con 0,5000; 0,5263 y 0,2000 respectivamente, mientras que los valores menores los presentó FBP 1 con 0,3200; 0,3368 y 0,2000. Los resultados de heterocigosis determinados en Chelem mostraron que la EST 2 con 0,4800; 0,5053 y 0,4000 presentó los valores máximos y que la GPI 1 con 0,1800; 0,1895 y 0,2000 tuvo los mínimos. En Río Lagartos PGM 1 con 0,4550; 0,4789 y 0,3000 tuvo los valores máximos y en la EST 2 con 0,1800; 0,1895 y 0,2000 fueron los mínimos.

En la Tabla 2 se muestra el análisis global de la estadística descriptiva poblacional de todos los loci que presentaron variación en todas las poblaciones y se observa que la PGM 1 presentó los mayores valores de heterocigosis con 0,4728; mientras que los mínimos fueron de 0,3200; en GPI 1. En la Tabla 3 se presentan los valores de heterocigosis y polimorfismo global para todas las poblaciones, destacándose los mayores valores en Celestún y los menores en Río Lagartos. Diversas pruebas estadísticas, como de Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) y la de Bondad de ajuste de Haldane, se utilizaron para establecer el nivel de equilibrio en las poblaciones y la posible variación ellas. En la prueba de  $\chi^2$  para establecer el equilibrio de HW se observó que en ninguna localidad los sistemas se apartaron de la condición de equilibrio. En la Tabla 4 se indica un resumen de los datos de la prueba de  $\chi^2$  efectuado en todas las poblaciones y, en función de este análisis, se observó que de los cuatro sistemas efectuados, tres

**Tabla 1.** Sistemas enzimáticos utilizados en el estudio de *A. lilljeborgii*.

Sistemas totales	Abreviatura	N° de Clasificación	Estructura
Arginina quinasa	ARGK	2,7,3,3	Monómera
Esterasa	EST	3,1,1,2	Monómera
Fosfoglucomutasa	PGM	2,7,5,1	Monómera
Fructosa 1,6 difosfato	FBP	4,1,1,13	Monómera
Glucosa fosfato isomerasa	GPI	1,1,1,49	Dímera
Glucosa 6 fosfato deshidrogenasa	G6PDH	5,3,1,9	Dímera
Hexoquinasa	HK	2,7,1,1	Monómera
Lactato deshidrogenasa	LDH	1,1,1,27	Tetrámera
Malato deshidrogenasa	MDH	1,1,1,37	Dímera

**Tabla 2.** Estadística descriptiva poblacional para el copépodo *A. lilljeborgii* en todas las poblaciones sobre los loci polimórficos.

Locus	Alelo	Observaciones	Frecuencia alélicas	Número heterocigotos	Frecuencia heterocigoto	Heterocigosis
EST 2	1	45	0,7500	9,0000	0,3000	0,3750
	2	15	0,2500	0,3000	0,3000	
FBP 1	1	40	0,6667	4,0000	0,1333	0,4444
	2	20	0,3333	4,0000	0,1333	
GPI 1	1	48	0,8000	4,0000	0,1333	0,3200
	2	12	0,2000	4,0000	0,1333	
PGM 1	1	37	0,6167	7,0000	0,2333	0,4728
	2	23	0,3833	7,0000	0,2333	

**Tabla 3.** Resultados de estadística descriptiva para las poblaciones de *A. lilljeborgii*, en las tres localidades analizadas.

Parámetro	Celestún	Chelem	Río Lagartos	Total
Tamaño promedio de muestra	10,0000	10,0000	10,0000	30,0000
Heterocigosis promedio	0,1196	0,1043	0,0454	0,1152
Heterocigosis promedio insesgada	0,1259	0,1098	0,0477	0,1171
Heterocigosis promedio directa	0,0643	0,0714	0,0357	0,0571
% Loci polimórficos sin criterio	28,5714	28,5714	14,2857	28,5714
% Loci polimórficos 99%	28,5714	28,5714	14,2857	28,5714
% Loci polimórficos 95%	28,5714	28,5714	14,2857	28,5714

**Tabla 4.** Prueba de Bondad de ajuste,  $\chi^2$ , para el equilibrio de Hardy-Weinberg en el copépodo *A. lilljeborgii* para todas las poblaciones sobre todos los loci. En negrita se indican los valores significativos ( $P \leq 0,05$ ).

Locus	Genotipo	Observados	Esperados	$\chi^2$	$P_{HW}$
EST 2	11	18	16,8750	1,2000	0,2733
	12	9	11,2500		
	22	3	1,8750		
FBP 1	11	18	13,3333	14,7000	<b>0,0001</b>
	12	4	13,3333		
	22	8	3,3333		
GPI 1	11	22	19,2000	10,2083	<b>0,0014</b>
	12	4	9,6000		
	22	4	1,2000		
PGM 1	11	15	11,4083	7,6951	<b>0,0055</b>
	12	7	14,1833		
	22	8	4,4083		

sistemas se apartan de la condición de equilibrio (FBP 1, GPI 1 y PGM 1). La prueba de Haldane, utilizada para corroborar los resultados de la prueba de  $\chi^2$ , mostró que en ninguna localidad las enzimas presentaron algún loci que se aparte del equilibrio. Sin embargo, al realizar el análisis global (Tabla 5), tres de los cuatro sistemas se apartaron de HW, FBP 1, GPI 1 y PGM 1, siendo este dato coincidente con los obtenidos en el análisis de  $\chi^2$ , en cuanto al número de loci significativos y en cuanto a que loci se apartan y cuales no del equilibrio. Los valores de Fis, nivel de relación entre los individuos en las poblaciones y las FST, y nivel de relación entre las poblaciones se presentan en la Tabla 6, en función del análisis efectuado en los cuatro sistemas utilizados, donde se señalan valores de 0,7619 como máximo y 0,2308 como mínimo. En cuanto a la FST, la PGM 1 con un valor de -0,0798 y la FBP 1 con un valor de 0,5899, fueron los sistemas con el menor y mayor valor respectivamente, con un promedio de 0,5340 para Fis y de 0,2448 para FST. Los valores de distancias o identidades genéticas se presentan en la Tabla 7, donde todas las poblaciones se compararon en forma pareada. Los valores establecidos por el modelo de distancia insesgada de Nei (1978), presentó el menor de todas las poblaciones y las de Roger modificada por Wright, señalaron el mayor valor en todos los casos de análisis pareado entre todas las poblaciones, ocurriendo lo mismo, en cuanto al valor de identidad, independientemente del modelo utilizado.

## DISCUSIÓN

El conocimiento de la diversidad y estructura genética de *A. lilljeborgii* es importante para entender la biología de las poblaciones e inferir el impacto de las diferentes fuerzas evolutivas (mutación, deriva génica y sistemas de reproducción) que han originado, mantenido y hecho evolucionar su acervo genético, que son causas que originan la presencia de diferentes genotipos heterocigotos, y diferentes grados y niveles de deficiencia de heterocigotos en las poblaciones de *A. lilljeborgii*, en la costa de Yucatán. La participación de cada una de estas razones es incierta, porque hay que considerar la biología de la especie, su posible origen geográfico y sus preferencias térmicas.

Algunos moluscos y crustáceos, que parecen tener un alto grado de dispersión y reclutamiento, presentan evidencias de un comportamiento diferenciado, pudiendo atribuirse este comportamiento a la restricción de flujo genético. La evidencia es muy vaga en poblaciones geográficamente separadas (Burton & Feldman, 1982a).

El copépodo *Tigriopus californicus*, confinado normalmente a pozas intermareales, presenta una considerable capacidad de dispersión pasiva, sin embargo su flujo genético es bajo, mencionándose entre los mecanismos utilizados para evitar esta dispersión pasiva, el adherirse al sustrato o nadar vigorosamente para mantenerse en las pozas supralitorales, después del lavado mareal (Burton & Feldman, 1982b). Es posible que este mecanismo sea utilizado por *A. lilljeborgii*, como lo sugiere Burton (1983, 1994) al realizar diversos trabajos de polimorfismo enzimático, donde establece que el flujo genético entre los organismos que habitan pozas intermareales, en sitios relativamente cercanos, es intenso, mientras que en poblaciones relativamente alejadas, el flujo génico es muy débil.

*A. lilljeborgii* es una especie pelágica asentada en cuerpos de agua estuarinos, cuya dispersión por corrientes en forma pasiva es evitada, aunque, en su estado de huevo, no se libra de esta acción. Los sistemas de corrientes normalmente ejercen una fuerte influencia en la retención, translocación y dispersión de poblaciones (Trujillo, 1995). Así, se puede explicar, en parte, la tendencia de *A. lilljeborgii* a mantenerse en el fondo durante el reflujó mareal, con la alternativa de que no todos los huevos sean retenidos y sean transportados mar afuera. En estudios de algunas especies de zooplancton, se ha visto que las isoenzimas son altamente variables y de gran valor para diferenciar poblaciones y rastrear patrones de dispersión. Bucklin *et al.* (1996) corroboraron este comportamiento en estudios de dispersión realizados en *Metridia pacifica*, en que determinaron la heterogeneidad de las poblaciones. *A. lilljeborgii*, especie epiplanctónica de ambientes costeros semicerrados, como esteros y lagunas costeras, produce huevos diapáusicos bajo condiciones desfavorables de temperatura y es probable que permanezca en esta condición durante el tiempo que permanece en mar abierto (Gagneten, 1999). El estado de reposo de los huevos permite que la mayoría de las especies de copépodos costeros y estuarinos sobrevivan a periodos cuando las condiciones ambientales son desfavorables.

Las tres poblaciones de *A. lilljeborgii* analizadas en la Península de Yucatán, presentaron una variabilidad y diferenciación genética no significativa entre sí, lo cual se puede atribuir a su hábitat restringido a cuerpos de agua semicerradas, lo cual favorece que estas poblaciones estén parcialmente aisladas. Sin embargo, la baja heterocigocidad detectada en el presente estudio se podría atribuir a factores, como la producción de huevos diapáusicos o de reposo que pueden ser transportados fuera o dentro de estos cuerpos de agua, por lo que es probable que esta

**Tabla 5.** Prueba de Bondad de ajuste (Haldane 1954), para el equilibrio de Hardy-Weinberg (PHW), en todas las poblaciones de *A. lilljeborgii*. En negrita se indican los valores significativos ( $P \leq 0,05$ ).

Locus	Genotipo	Observado	Esperado	PHW
FBP 1	11	18	16,8750	<b>0,3268</b>
	12	9	11,2500	
	22	3	1,8750	
	11	18	13,3333	
	12	4	13,3333	
	22	8	3,0000	
GPI 1	11	22	19,2000	0,0048
	12	4	9,6000	
	22	4	1,2000	
PGM 1	11	15	11,4083	0,0066
	12	7	14,1833	
	22	8	4,4083	

**Tabla 6.** Resultados de estadístico F en el copépodo *A. lilljeborgii*.

Loci	Alelo	F	$\theta$	f
EST 2	1	0,2308	0,0598	0,1818
	2	0,2308	0,0598	0,1818
	Alelos totales	0,2308	0,0598	0,1818
FBP 1	1	0,7619	0,5899	0,4194
	2	0,7619	0,5899	0,4194
	Alelos totales	0,7619	0,5899	0,4194
GPI 1	1	0,6364	0,3333	0,4545
	2	0,6364	0,3333	0,4545
	Alelos totales	0,6364	0,3333	0,4545
PGM 1	1	0,5070	-0,0798	0,5435
	2	0,5070	-0,0798	0,5435
	Alelos totales	0,5070	-0,0798	0,5435
Total		0,5340	0,2448	0,4082

**Tabla 7.** Distancias e identidades para el copépodo *A. lilljeborgii* en todas las poblaciones. 1) Celestún, 2) Chelem, 3) Río Lagartos.

Fuente	1-2	1-3	2-3
Identidad original de Nei (1972)	0,9564	0,9763	0,9432
Distancia original de Nei (1972)	0,0446	0,0240	0,0585
Identidad insesgada de Nei (1978)	0,9628	0,9810	0,9472
Distancia insesgada de Nei (1978)	0,0379	0,0192	0,0542
Distancia original de Roger (1972)	0,0821	0,0643	0,0893
Distancia de Roger modificada por Wright	0,1969	0,1500	0,2303

condición mantenga las frecuencias alélicas y genotípicas similares o muy cercanas entre sí (Zamora-Bustillos *et al.*, 2011).

Los resultados obtenidos en este trabajo sustentan la idea original de que no existe diferenciación entre las poblaciones y que podrían estar estructuradas geográficamente. Las desviaciones del equilibrio de la ley de HW, las cuales ocurren en un mínimo de loci, se deberían a errores de interpretación o bien a un

proceso de selección (Astorga *et al.*, 2002; Maltagliati *et al.*, 2005). Los bajos valores de heterocigosis sustentan la idea de poca diferenciación entre las poblaciones, basada en los loci examinados, en función de los valores de FST y de distancia genética (Triantafilos *et al.*, 2004). Es probable que el flujo de genes entre las poblaciones de invertebrados en el medio ambiente marino sea debido al intercambio de larvas y organismos planctónicos entre poblaciones,

en función del estado de vida larval, el orden de magnitud de la dispersión y los límites geográficos de las poblaciones panmíticas (Rocha *et al.*, 2001; Teske *et al.*, 2007). En el caso de las poblaciones de *Acartia*, este intercambio se da con los flujos marinos ocasionados por las mareas (Denis *et al.*, 2009). Sin embargo, está bien establecido que la estructura genética de poblaciones naturales de invertebrados marinos no puede ser fácilmente inferida de sus capacidades de dispersión. Considerando que un restringido flujo de genes, en especies de alta capacidad de dispersión, puede dar lugar a procesos de diferenciación de poblaciones, se puede concluir que procesos estocásticos y de selección son posiblemente los que más contribuyen a los bajos niveles de estructuración de las poblaciones de *A. lilljeborgii* analizadas en este trabajo.

La diferencia existente entre las poblaciones de Chelem con las de Celestún y Río Lagartos, apoyada en cuatro de los catorce loci examinados fue baja, en función de los valores de FST y de la distancia genética. Esta baja o nula diferenciación entre las poblaciones se debe en muchas ocasiones al flujo transversal de agua, influenciado por las mareas (Burton, 1982b; Bucklin *et al.*, 1996; Fernández, 1998), que transporta los huevos diapaúsicos o de reposo de esta especie, fuera o dentro de éstos cuerpos de agua, por lo que es probable que esta condición mantenga las frecuencias alélicas y genotípicas similares o muy cercanas entre sí.

En relación a los resultados obtenidos en este trabajo, es necesario efectuar un estudio en el que se considere un mayor número de sitios de muestreos, y emplear marcadores microsatélites para tener una mejor perspectiva de la estructura y variabilidad genética de estas poblaciones.

### AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo económico brindado por la Fundación Produce Yucatán y al Instituto Tecnológico de Mérida por el financiamiento aportado. Asimismo se agradece el apoyo del MC. José Escamilla Sánchez por su valioso apoyo en la toma de muestras e identificación de los organismos.

### REFERENCIAS

- Álvarez-Cadena, J.N. 1990. Algunos factores físicos y biológicos que afectan las poblaciones naturales de *Acartia tonsa* y *A. lilljeborgii* (Copepoda: Acartidae) en el estero de Uriás, Sinaloa, México. Invest. Mar. CICIMAR, 5(1): 69-77.
- Astorga, M., G. Ricardo, C.O. Juan & C.C. Juan. 2002. Variación fenotípica y genética en el tunicado *Pyura praepulialis* (Heller, 1878) en el área norte de la bahía de Antofagasta, Chile. Mol. Ecol., 11: 2467-2474.
- Bates, J.A. & D.J. Innes. 1995. Genetic variation among populations of *Mytilus* spp. in eastern Newfoundland. Mar. Biol., 124: 417-424.
- Brewer, G.Y. 1970. An introduction to isozyme techniques. Academic Press, New York, 186 pp.
- Brewer, J.M., A.J. Pesce & R.B. Ashworth. 1974. Experimental techniques in biochemistry. Prentice Hall, New York, pp. 128-159.
- Browman, H.I. & B.M. Marcotte. 1987. The effect of zooplankton abundance on feeding behaviour and prey size selection in Atlantic salmon, *Salmo salar*, alevins. Holartic Ecol., 10: 163-170.
- Brugnoli-Olivera, E., D.F. Edgardo & D.M. Marian. 2004. Composition of the zooplankton community, with emphasis in copepods, en Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 4: 897-902
- Bucklin, A., R.C. Sundt & G. Dahle. 1996. The population genetics of *Calanus finmarchicus* in the North Atlantic. Ophelia, 44: 29-45.
- Burton, R.S. 1983. Protein polymorphisms and genetic differentiation of marine invertebrates populations. Mar. Biol. Lett., 4: 193-206.
- Burton, R.S. 1994. Nuclear and mitochondrial gene genealogies and allozyme polymorphism across a mayor phylogeographic break in the copepod *Tigriopus californicus*. Proc. Natl. Acad. Sci., 91: 5197-5200.
- Burton, R.S. & M.W. Feldman. 1982a. Population genetics of *Tigriopus californicus* II. Differentiation among neighbouring populations. Evolution, 35: 1192-1205.
- Burton, R.S. & M.W. Feldman. 1982b. Population genetics of coastal and estuarine invertebrates: does larval behavior influence population structure? In: V.S. Kennedy (ed.). Estuarine comparisons. Academic Press, New York, pp. 537-551.
- Denis, F., R. Rozenn, F.P. Jean & V.W. Alain. 2009. Genetic differentiation of Atlantic populations of the intertidal copepod *Tigriopus brevicornis*. Sci. Mar., (73)3: 579-587.
- Escamilla, B., J.E. Suárez-Morales & R. Gasca. 2001. Distribución del zooplancton durante flujos de marea opuestos en el complejo lagunar de Chelem, Yucatán, México. Rev. Biol. Trop., (49)51: 47-51.
- Ferrito, V., F. Maltagliati, A. Mauceri, A. Adorno & C. Tigano. 2003. Morphological and genetic variation in four Italian populations of *Lebias fasciata* (Teleostei, Cyprinodontidae). Ital. J. Zool., 70: 115-121.

- Fernandez, L.L., J.M. Sterza, J.B. Pereira & D. Costa. 1998. Preliminary assesment of morphological alterations in the copepod *A. lilljeborgii* due to environmental changes in the Vitória estuarine system, Vitória, Brazil. *Nauplius*, 6: 199-200.
- Gagneten, A.M. 1999. Estrategias de historia de vida de copépodos marinos y dulceacuicolas, con especial referencia al estado de diapausa. Análisis revisivo. *FABICIB*, 3: 173-182.
- Hernández, T.S., G.O. Francisco & V.D. Gerardo. 2001. Dinámica del plancton en la región sur de la corriente de California. *Rev. Biol. Trop. Mar.*, (49)1: 15-30.
- Krummel, U. & T.H. Liang. 2004. Tidal-Induced changes in a copepod-dominated zooplankton community in a macrotidal mangrove channel in northern Brazil. *Zool. Stud.*, 43(2): 404-414.
- Maltagliati, F., M. Casu & A. Castelli. 2004. Morphological and genetic supports the existence of two species in the genus *Ophelia* (Annelida, Polychaeta) from the western Mediterranean. *Biol. J. Linn. Soc.*, 83: 101-113.
- Maltagliati, F., P. Domeneci, F.C. Franch, P. Cossu, M. Casu & A. Castelli. 2003. Small scale morphological and genetic differentiation in the Mediterranean killfish, *Aphanius fasciatus*. *Oceanol. Acta*, 26(1): 111-119.
- Maltagliati, F., M. Casu, T. Lai, S.D. Iraci, D. Casu, G.M. Curini, G. Cantone & A. Castelli. 2005. Taxonomic distinction of *Ophelia barquii* and *O. bicornis* (Annelida, Polychaeta) in the Mediterranean as revealed by ISSR markers and the lumber of nephridiopores. *J. Mar. Assoc. U.K.*, 85: 835-841.
- Miller, M. 2000. TFPGA, a windows program for the analices of allozyme and molecular population genetic data. Versión 1.3. Department of Biological Sciences, Northern Arizona University, Arizona, 30 pp.
- Mitton, J.B. 1994. The importance of heterozygosity for physiological and demographic variation in marine mollusks. Queen conch, biology, fisheries and mariculture. Fundación Científica Los Roques, Caracas, pp. 201-211.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.*, 106: 283-292.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583-590.
- Rocha-Olivares, A., J.W. Fleeger & D.W. Foltz. 2001. Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic harpacticoid copepod. *Mol. Biol. Evol.*, 18: 1088-1102.
- Rogers, J.S. 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance: studies in genetics. University of Texas, Texas, 7213: 145-153.
- Shaklee, J.B. & C.P. Keenan. 1986. A practical laboratory guide to the techniques and methodology of electrophoresis and its application to fish fillet identification. Report 177, CSIRO Marine Laboratories, Hobart, Tasmania, 60 pp.
- Shaw, R.Ch. & R. Prasad. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. *Biochem. Gen.*, 4: 297-320.
- Suárez, E. 1995. Clave ilustrada para la identificación de los copépodos planctónicos de la Bahía de Chetumal, México. *Avances Cient.*, 12(17): 25-40.
- Tello, J.A. 1986. Patrón tisular para esterazas y proteínas de *Cichlasoma urophthalmus* (Gunder). Tesis de Maestría en Biología Marina. Centro de Investigación y Estudios Avanzados del IPN-Unidad Mérida, Mérida, 47 pp.
- Tello, J.A., L.A. Rodríguez & F.R. Rodríguez. 2005. Genética poblacional del caracol rosado *Strombus gigas* en la Península de Yucatán: implicaciones para su manejo y pesquería. *Cienc. Mar.*, 31(2): 379-386.
- Teske, P., R. Oosthuizen, I. Papadopoulus & N.P. Barker. 2007. Phylogeographic structure of *Octopus vulgaris* in South Africa revisited: identification of a second lineage near Durban harbour. *Mar. Biol.*, 151: 2119-2122.
- Torres, L.E. & K. Rylander. 2006. Diversity and abundance of littoral cladocerans and copepods in nine Ecuatorian highland lakes. *Rev. Biol. Trop. Mar.*, 54(1): 131-137.
- Towsend, D.R. & R.S. Shing. 1984. Genetic variation for a monomer and dimer equilibria of Esterase 5 in *Drosophila pseudoobscura*, *D. Persimilis* and *D. Miranda*. *Can. J. Gen. Cytol.*, 28: 374-381.
- Triantafillos, L., G.D. Jackson, A. Adams & S.B.L. McGrath. 2004. An allozyme investigation of the stock structure of arrow squid *Nototodarus gouldi* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from Australia. *J. Mar. Sci.*, 61(5): 829-835.
- Trujillo-Ortiz, A., R.S. Burton, J. de la Rosa-Velez & F. Correa-Sandoval. 1995. Variación genética en dos poblaciones del copépodo calanoide marino *Acartia californiensis* Trinast. *Cienc. Mar.*, 21(1): 39-58.
- Turk, J.B. 2003. Strategies of genetic biodiversity conservation in the marine environment. *Mar. Pollut. Bull.*, 48: 811-812.
- Zamora-Bustillos, R., R. Rodríguez-Canul, F.J. García de León & J. Tello-Cetina. 2011. Evaluación por microsatélites de la diversidad genética de dos poblaciones de *Strombus gigas* (Gastropoda: Strombidae) de la Península de Yucatán. *Rev. Biol. Trop.*, 59(3): 1127-1134.