

DISCONTINUIDAD GEOGRÁFICA Y VARIABILIDAD GENÉTICA EN *Crassostrea rhizophorae* GUILDING DEL SURESTE DE MÉXICO

geographic discontinuity and genetic variability in *Crassostrea rhizophorae* guilding in southeastern Mexico

F Rodríguez Romero ✉, J Tello Cetina

(FRR) Unidad Académica de Geología marina y Ambiental Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Avenida Universidad 3000, México D. F. México. Apartado Postal 70-305. Código Postal 04510
faustrod@cmarl.unam.mx
(JTC) IT Mérida

Artículo recibido: 01 de octubre de 2008, **aceptado:** 07 de abril de 2011

RESUMEN. Se estudió el impacto de la fragmentación del hábitat sobre la variabilidad genética en dos poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* Guilding 1828 del sistema estuarino de la laguna de Términos, Campeche, México, mediante la expresión de isoenzimas de 10 sistemas enzimáticos y proteína total. Se utilizó el programa TFPGA 1.3 para analizar las frecuencias génicas de las poblaciones en estudio. Muestras de músculo de 50 organismos de cada población se utilizaron para caracterizar la expresión genotípica. Los parámetros determinados fueron estadística descriptiva, estadística F, distancia genética, equilibrio Hardy-Weinberg, UPGMA y el número de migrantes como indicador del flujo de genes. Los valores de polimorfismo proteico fueron 36.35 % (p95) y 90.90 % (p99). Los datos de heterocigosis se ubicaron entre 0.2491 para Ldh1 hasta 0.01 en Pt1, el valor de heterocigocidad media fue $H_e = 0.1044$. Los promedios de $F_{is} = 0.1574$ y $F_{it} = 0.1727$ indicaron deficiencia de heterocigotos. La media de $F_{st} = 0.0181$ indicó que las diferencias genéticas correspondieron a variación interpoblacional con endogamia moderada. El número de migrantes obtenido por la ecuación de Slatkin resultó de 13.5621 por generación, indicativo de cierto grado de variabilidad entre las poblaciones, es consistente con valores de distancia genética de Nei. Se concluye que las dos poblaciones reflejan sensibilidad a los procesos adaptativos interpoblacionales producidos por la discontinuidad del medio geográfico sin detrimento de su variabilidad genética y no reflejan fragilidad que las exponga a proceso de formación de metapoblaciones.

Palabras clave: Flujo de genes, Golfo de México, isoenzimas, ostiones, metapoblaciones.

ABSTRACT. A study was carried out on the impact of habitat fragmentation on the genetic variability of two populations of *Crassostrea rhizophorae* Guilding 1828 in the estuarine system of Terminos lagoon, Campeche, Mexico, through the expression of isoenzymes of 10 enzyme systems and total protein. The software TFPGA 1.3 was used to analyse the genetic frequencies of the populations under study. Muscle samples of 50 organisms of each population were used to characterise the genotypic expression. The parameters determined were descriptive statistics, F statistic, genetic distance, Hardy-Weinberg equilibrium, UPGMA and the number of migrants as an indicator of gene flow. The protein polymorphism values were 36.35 % (p95) and 90.90 % (p99). The heterozygosity data were recorded between 0.2491 for Ldh1 and 0.01 in Pt1, and the mean heterozygosity value was $H_e = 0.1044$. The averages of $F_{is} = 0.1574$ and $F_{it} = 0.1727$ indicated a heterozygote deficiency. The mean $F_{st} = 0.0181$ indicated that the genetic differences corresponded to an inter-population variation with a moderate endogamy. The number of migrants obtained by the Slatkin equation was 13.5621 per generation, indicated a certain degree of variability between populations, and is consistent with values of Nei genetic distance. It is concluded that both populations reflect a sensibility to the inter-population adaptive processes produced by the discontinuity of the geographical environment, with no affectation to their genetic variability, and do not reflect a fragility that subjects them to a process of formation of meta-populations.

Key words: Gene flow, Gulf of Mexico, isoenzymes, oysters, meta-populations.

INTRODUCCIÓN

En México, la familia Ostreidae se encuentra representada por los géneros *Ostrea* y *Crassostrea* con 16 especies (Rodríguez-Romero *et al.* 1988). Los ostiones con valor comercial pertenecen al género *Crassostrea* representados por una especie introducida: *Crassostrea gigas* (Thunberg 1795) y tres especies autóctonas: *Crassostrea corteziensis* (Herlein 1955) en el Pacífico Mexicano y *Crassostrea virginica* (Gmelin 1791) y *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828) en la costa Atlántica. *C. rhizophorae* se localiza en la laguna de Términos y regiones adyacentes adherida a raíces de *Rhizophora mangle* en donde el ambiente acuático está influenciado por las aguas marinas. Biogeográficamente, reemplaza a *C. virginica* que se encuentra en la costa Atlántica del Continente Americano desde el Golfo de San Lorenzo, Canadá hasta la costa de Campeche (Ahmed 1975), donde las poblaciones sureñas de esta especie presentan una transición gradual con poblaciones de *C. rhizophorae* en cuanto al límite sur biogeográfico de *C. virginica*. A partir de la península de Yucatán hasta América del Sur, *C. rhizophorae* es un recurso de importancia económica. Se cree que la sobrevivencia de las poblaciones de estos ostiones en la zona de transición se puede poner en peligro por un manejo inadecuado debido a la falta de información sobre abundancia y distribución de larvas, de la estructura genética de sus poblaciones y el flujo génico entre ellas que oriente su explotación racional.

Los estudios de García-Cubas (1981) señalaron que *Crassostrea rhizophorae* se encuentra restringida a la zona con influencia marina de Isla del Carmen, Campeche. Esta franja de distribución en Isla del Carmen, se encuentra entre dos subsistemas ecológicos de la Sonda de Campeche cuya definición ambiental presenta entre sí diferencias significativas (Yañez-Arancibia & Sanchez-Gil 1986) y está interrumpida por la presencia de la boca de Puerto Real de aproximadamente 4 km de apertura en el lado norte, en la cual se produce un flujo neto predominante de aguas marinas del Golfo de México al interior de la laguna y configura una estratificación de salinidades (Vázquez-Botello 1978). Se ha inferido que el aislamiento por distancia (Rose *et al.* 2006) y

la fragmentación del hábitat pueden provocar flujo génico limitado en poblaciones panmícticas y conformar metapoblaciones con riesgo de extinciones locales (Endler 1973; Lande & Barrowcloud 1987; Harrison & Hastings 1996; Lande 1999; Booy *et al.* 2000).

El recurso ostrícola que representa *Crassostrea rhizophorae* en esta región, no se encuentra sometido a un manejo adecuado de explotación ni de conservación debido a que los pescadores ribereños prefieren encauzar sus esfuerzos a la captura de *C. virginica* que forma bancos ostrícolas abundantes, sumergidos en las zonas de aguas salobres fáciles de capturar, mientras que *C. rhizophorae* es obtenida mediante corte con machete de las raíces de mangle a las cuales se encuentra adherida. La determinación de la estructura genética poblacional y del comportamiento del flujo génico intra e interpoblacional representan sólidos criterios de utilidad para la preservación de especies, ya que son indicadores de salud poblacional, de riqueza genética y de heterogeneidad de las poblaciones sobre regiones geográficas (Bates & Innes 1995).

Información sobre la citogenética de estas especies ha sido producida mediante estudios cromosómicos y citotaxonómicos (Longwell *et al.* 1967; Menzel 1968; Ahmed 1973; 1975; Rodríguez-Romero *et al.* 1978; 1979a; 1979b; 1979c; Ladrón De Guevara *et al.* 1996; Zhang *et al.* 1999; Xu *et al.* 2001; Wang *et al.* 2001; 2004; Leitao *et al.* 1999; 2007; Leitao & Chaves 2008; Bouilly *et al.* 2008); de genética de poblaciones mediante el análisis de isoenzimas (Buroker *et al.* 1979; Buroker 1983; Hedgecock & Okazaki 1984; De la Rosa-Vélez & Rodríguez-Romero 1988; Perez-Enriquez *et al.* 2008; Enriquez-Espinoza & Grijalva-Chon 2010) de variabilidad genética molecular (Reeb & Avise 1990; Hrinkevich *et al.* 1995; Gaffney 1996; Hare & Avise 1998) y de hibridación interespecífica (Rodríguez-Romero & Gasca-Montes de Oca 1995; 1998; Cruz *et al.* 2007; Leitao *et al.* 2007).

El objetivo del presente trabajo fue determinar si la discontinuidad de la costa producida por la presencia de la boca de Puerto Real y la dominancia del flujo de aguas oceánicas hacia el interior de la laguna de Términos, limita el libre flujo génico

co inter poblacional de *Crassostrea rhizophorae* que modifique la variabilidad genética entre dos poblaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de los organismos de este estudio

La obtención de organismos se realizó en dos localidades en la costa del Estado de Campeche: estero del Pargo, ubicado entre las coordenadas 91° 44' 31" y 91° 46' 54" LO y 18° 38' 22" y 18° 40' 27" LN. El estero se encuentra comunicado con la laguna de Términos mediante una boca angosta de aproximadamente 25 m de ancho, es de forma alargada y se proyecta dentro de la Isla del Carmen en dirección noreste, con una longitud aproximada de 5 300 m y una profundidad promedio de 2 m. Los aportes de agua dulce a este estero ocurren únicamente durante la época de lluvias de julio a septiembre (Ayala-Pérez *et al.* 2003) El estero de Sabancuy se localiza a 91° 11' 09" y 91° 37' 32" LO y 18° 07' 54" y 18° 07' 32" LN, a una distancia aproximada de 90 km del estero del Pargo, su desembocadura a la laguna de Términos se encuentra adyacente a la boca de Puerto Real y presenta una boca artificial que permite el acceso de agua marina en las inmediaciones del puente de acceso a la población de Sabancuy, lo cual influye en la condición salobre de este cuerpo de agua. 50 ejemplares de *C. rhizophorae* de tallas entre 6 y 8 cm de cada sitio fueron recolectados a mano, desprendidos de las raíces de mangle.

Técnicas de laboratorio y procesamiento de muestras

Los organismos fueron trasladados al Laboratorio de Biología de la Estación El Carmen del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, se colocaron en acuarios con agua de la zona de recolección. Muestras de la porción semitransparente del músculo aductor fueron extraídas e inmediatamente se congelaron a -20 °C, homogeneizadas en un volumen igual de buffer de extracción consistente de Tris HCl 12.1 g, 336 mg de EDTA, 20 mg de NAD⁺, ajustado a un pH de 7 (Shaklee & Keenan 1986). Geles de almidón hidro-

lizado (Sigma Chemical Co.) al 12% fueron preparados con el buffer correspondiente. Se usaron tres sistemas de amortiguadores para el análisis de los diferentes sistemas enzimáticos para ser utilizados en electroforesis horizontal. Se siguieron los procedimientos recomendados por Brewer (1970), Schaal & Anderson (1974), y Shaw & Prasad (1970) para el revelado histoquímico y la determinación fenotípica de las muestras. Siempre que fue posible, se siguió la metodología utilizada por Tello-Cetina *et al.* (2005). Loci y alelos revelados fueron designados por medio del sistema de nomenclatura utilizado por Shaklee & Keenan (1986). Múltiples loci de una enzima en particular fueron identificados, según su movilidad anodal relativa. Se asignó al alelo más común como 100. Un locus se consideró polimórfico si el alelo más frecuente tuvo una probabilidad menor que 95%. (Towsend & Shing 1984) y el nivel de heterocigosis se determinó con relación a la ley del Equilibrio de Hardy-Weinberg con las pruebas de Haldane y χ^2 (Miller 2000), mediante el programa TFGA versión 1.3 (Tools for population genetic analyses), para efectuar el análisis de datos genéticos de aloenzimas de poblaciones. Los parámetros que este programa permitió determinar fueron: estadística descriptiva, estadísticos F, distancia genética, pruebas de robustez para Hardy-Weinberg y UPGMA. Se utilizaron únicamente loci polimórficos para determinar el nivel de polimorfismo.

RESULTADOS

En la tabla 1, se presenta el promedio de heterocigosis y polimorfismo. El valor de la heterocigosis media poblacional fue 0.1044. El del polimorfismo en estero del Pargo, fue 45.45% y 54.54%; en el estero de Sabancuy, con valor global del 36.3636% en todas las poblaciones, los cuales indicaron la existencia de diversidad intrapoblacional con poca heterogeneidad entre ambas poblaciones de ostión.

La Tabla 2, presenta los valores globales obtenidos con las pruebas de Haldane y Chi Cuadrada para las dos poblaciones analizadas. Los loci Cat1, G6pdh, Idh1 y Mdh1 presentaron significancia para la prueba de χ^2 , lo que significa que se apartan de la condición de equilibrio, sin embargo, estos mis-

Tabla 1. Resultados de la estadística descriptiva para las dos poblaciones y el total de músculo de *Crassostrea rhizophorae*.

Table 1. Descriptive statistics results for the two populations and total muscle of *Crassostrea rhizophorae*.

Parámetro	Estero del Pargo	Estero de Sabancuy	Global
Tamaño medio de muestra	49.7273	48.9091	98.6364
Heterocigocis media	0.1019	0.1033	0.1044
Heterocigocis media insesgada	0.103	0.1044	0.1049
Heterocigocis media directa	0.0898	0.0854	0.0876
% Loci polimórficos 99 %	81.8182	100	90.9091

mos loci aparecieron como no significativos en los resultados de la prueba de Haldane. Se observa que de los 11 loci analizados que presentaron alguna variación, solo 4 de ellos (36.3%), se apartaron de la condición de equilibrio en términos de la prueba de χ^2 ($P \leq 0.05$).

Del análisis de remuestreo por los métodos de Monte Carlo y la Cadena de Markov (Miller 2000) para cada sitio, se observó que los loci no presentaron significancia a diferencia de la prueba de χ^2 . Los mayores valores de Fis se presentaron en Mdh1 con 0,7440 y del índice de fijación Fst, en Idh1 con 0.0869. Los totales en los loci indicaron para $F = 0.1727$ y $Fis = 0.1574$ deficiencia de heterocigotos, mientras que el de $Fst = 0.0181$ determinó que menos del 2% de las diferencias genéticas observadas corresponden a variación interpoblacional (Tabla 3).

En la tabla 4, se presentan los valores resumidos de distancia genética de las poblaciones de ostión comparadas. Se observa que los obtenidos por el modelo de la distancia de Rogers modificada por Wright (0.0560) fueron los más altos y los de mínima insesgada de Nei (1978) = 0.0021 los de menor valor. Los de identidad original de Nei (1972) = 0.9965 y mínima insesgada de Nei (1978) = 0.9977 indicaron fuerte identidad genética.

DISCUSIÓN

Las dos poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* que fueron analizadas se encuentran restringidas a la zona de manglar con influencia marina, los ostiones están adheridos a las raíces y tallos de mangle. Estas dos poblaciones están separadas en subsistemas ecológicos distintos de la Sonda de Campeche

cuya definición ambiental presenta entre sí diferencias significativas (Yañez-Arancibia & Sanchez-Gil 1986). Asimismo, esta franja de distribución en la Isla del Carmen está interrumpida por la presencia de la boca de Puerto Real en el lado norte, por la cual se registra el ingreso de aguas oceánicas mediante una corriente que ingresa por el canal de la boca con un flujo neto de aguas marinas al interior de la laguna de Términos con salida por la boca del Carmen, configurando una estratificación de salinidad (Vázquez-Botello 1978). Al respecto, Bravo-Núñez & Yañez-Arancibia (1979) han determinado que dicha corriente funciona como una barrera física para las comunidades bióticas que se encuentran a ambos extremos, siendo principalmente la causa de diferencias a nivel estructural de las comunidades neotónicas que se encuentran en la zona de la boca de Puerto Real. El sistema de corrientes que se forman por influencia de la entrada de aguas oceánicas debido a las corrientes superficiales provocadas por el viento (Martínez-López & Parés-Sierra 1998) al interior de la laguna de Términos, promueve la formación de franjas de salinidad o isohalinas que se localizan en función de los patrones de corrientes internas, del perfil de la costa y de la presencia e influencia de las aguas limnéticas que aportan los diferentes ríos que desembocan en esta laguna, entre ellos, Candelaria, Palizada y Chumpán. Este flujo de aguas de origen distinto, funciona como una barrera que limita en todas las épocas del año la dispersión homogénea de las especies, y en particular a poblaciones de *Crassostrea virginica* que se ubica en la zona de aguas de menor salinidad entre 5 y 20 ppm (Rogers & García-Cubas 1981; George-Zamora et al. 2003), preferentemente en la zona de

Tabla 2. Pruebas de bondad de ajuste para el equilibrio Hardy-Weinberg, Haldane y Chi cuadrada en músculo de *Crassostrea rhizophorae* para dos poblaciones. Los loci Cat1, G6pdh, Idh1 y Mdh1 presentaron significancia para la prueba de χ^2 .

Table 2. Goodnes-of-fit tests for Hardy-Weinberg equilibrium, Haldane and Chi-square on *Crassostrea rhizophorae* muscle of two populations. The loci Cat1, G6pdh, Idh1 and Mdh1 were significant in the χ^2 test.

Locus	Genotipo	Observados	Esperados	Haldane	χ^2
Cat1	11	83	80.1025	0.0103	9.5065 ***
	12	13	18.795		
	22	4	1.1025		
Est1	11	91	91.1616	1	0.1755
	12	8	7.6768		
	22	0	0.1616		
Est3	11	90	90.2045	1	0.2245
	12	9	8.5909		
	22	0	0.2045		
G6pdh	11	91	90.0938	0.0022	9.3347 ***
	12	4	5.8125		
	22	1	0.0938		
ldh1	11	73	70.0417	0.0255	5.8752 ***
	12	18	23.9167		
	22	5	2.0417		
ldh2	11	93	93.0909	1	0.0967
	12	6	5.8182		
	22	0	0.0909		
Mdh1	11	93	90.1633	0.0001	53.5723 ***
	12	2	7.6735		
	22	3	0.1633		
Mdh2	11	85	84.64	0.4786	0.2392
	12	14	14.72		
	22	1	0.64		
pt1	11	99	99.0025	1	0.0025
	12	1	0.995		
	22	0	0.0025		
pt3	11	87	87.3087	1	0.3465
	12	11	10.3826		
	22	0	0.3087		
pt4	11	91	91.2025	1	0.222
	12	9	8.595		
	22	0	0.2025		

influencia de las desembocaduras de ríos y del sistema fluvio-lagunar Atasta-Pom (García-Cubas 1981) en el lado continental. Mientras que *C. rhizophorae* se ubica en una franja angosta en la región de influencia oceánica por encima de las 27 ppm de salinidad (Ley 1979), en la costa interior de Isla del Carmen y en el interior del estero de Sabancuy, con muy poca influencia de agua dulce en regiones de poca profundidad en donde lo somero del fondo y la evaporación contribuyen a la elevación de la salinidad de las aguas que se encuentran en la parte

más distante de la desembocadura. En el estero de Sabancuy, las poblaciones reciben el impacto del estrato de aguas de alta salinidad que se forma por la presencia de aguas marinas que penetran por la boca original y por la artificial abierta por los pescadores en la región distal de la boca de Puerto Real. Por lo anterior, es necesario investigar sobre el conocimiento del flujo genético que se produce entre las poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* que se encuentran a ambos lados de la discontinuidad de la costa y la posibilidad de que, al igual que como sucede en co-

Tabla 3. Resultados del estadístico F en músculo de *Crassostrea rhizophorae*.
Table 3. F statistics results for *Crassostrea rhizophorae* muscle.

Locus	Alelo	F	Fst	Fis
Cat1	1	0.3129	0.0001	0.3128
	2	0.3129	0.0001	0.3128
	alelos totales	0.3129	0.0001	0.3128
Est1	1	-0.0421	-0.0099	-0.0319
	2	-0.0421	-0.0099	-0.0319
	alelos totales	-0.0421	-0.0099	-0.0319
Est3	1	-0.0418	0.0015	-0.0434
	2	-0.0418	0.0015	-0.0434
	alelos totales	-0.0418	0.0015	-0.0434
G6pdh	1	0.3149	-0.0048	0.3182
	2	0.3149	-0.0048	0.3182
	alelos totales	0.3149	-0.0048	0.3182
ldh1	1	0.2845	0.0869	0.2163
	2	0.2845	0.0869	0.2163
	alelos totales	0.2845	0.0869	0.2163
ldh2	1	-0.0006	0.0504	-0.0537
	2	-0.0006	0.0504	-0.0537
	alelos totales	-0.0006	0.0504	-0.0537
Mdh1	1	0.7394	-0.0181	0.7440
	2	0.7394	-0.0181	0.7440
	alelos totales	0.7394	-0.0181	0.7440
Mdh2	1	0.0489	-0.0107	0.0590
	2	0.0489	-0.0107	0.0590
	alelos totales	0.0489	-0.0107	0.0590
Pt1	1	0.0000	0.0000	0.0000
	2	0.0000	0.0000	0.0000
	alelos totales	0.0000	0.0000	0.0000
Pt3	1	-0.0589	-0.0088	-0.0497
	2	-0.0589	-0.0088	-0.0497
	alelos totales	-0.0589	-0.0088	-0.0497
Pt4	1	-0.0417	0.0009	-0.0426
	2	-0.0417	0.0009	-0.0426
	alelos totales	-0.0417	0.0009	-0.0426
Todos los loci		0.1727	0.0181	0.1574

comunidades de peces de esta región, (Bravo-Núñez & Yañez-Arancibia 1979) presenten diferenciaciones significativas para la conservación de la continuidad y variabilidad genética (Reeb & Avise 1990) como ha sido indicado en *C. virginica* en la costa norte del Golfo de México, en la cual, Buroker (1983) mediante el análisis de isoenzimas, ha descubierto una interrupción del flujo genético en la región de la laguna Madre de Texas y un efecto de selección en dos loci asociados a las condiciones ambientales. Para el caso de las poblaciones mexicanas de *C. virginica*, De la Rosa-Velez & Rodríguez-Romero

(1988) utilizando la misma metodología de análisis de isoenzimas, encontraron una variación clinal en donde la mayor similitud genética se encontró entre las poblaciones del sureste de México que ha sido interpretada como una tendencia a la evolución independiente de las poblaciones de ostiones a ambos lados de la laguna Madre de Tamaulipas. Estos resultados son congruentes con la caracterización de la circulación baroclínica en el Golfo de México definida por Vidal-Lorandi *et al.* (2003a) y la influencia de los vórtices (Vidal-Lorandi *et al.* 2003b).

Según Ahmed (1975), *Crassostrea rhizopho-*

Tabla 4. Distancias genéticas para músculo de dos poblaciones de *Crassostrea rhizophorae*.

Table 4. Genetic distances for the muscle of two *Crassostrea rhizophorae* populations.

Fuente	Relación de poblaciones	
	Distancia 1-2	Identidad 1-2
Original de Nei (1972)	0.0035	0.9965
Mínima de Nei (1972)	0.0031	
Mínima insesgada de Nei (1978)	0.0021	0.9977
Original de Rogers (1972)	0.0344	
De Rogers modificada por Wright	0.0560	

rae se encuentra en el límite de su dispersión biogeográfica hacia el norte del Continente Americano, lo que justifica que se realicen estudios sobre la evaluación de la riqueza alélica de estas poblaciones que supuestamente ya no avanzan hacia el norte y el impacto que puede ocasionar la discontinuidad del hábitat.

Se realizó este estudio mediante el análisis enzimático, con el fin de poder comparar con mayor objetividad los resultados aquí obtenidos con los ya publicados con esta misma metodología en el género *Crassostrea*, con la certeza de que este tipo de análisis es vigente en la determinación de la estructura genética poblacional (Mamuris *et al.* 1998; 1999; Ridgway 2005) y para el estudio de la variabilidad genética y diferenciación poblacional (Backeljau *et al.* 1994; Boisselier-Dubayle & Gofas 1999; Reed & Frankham 2001; Ridgway 2005) y porque aunque los métodos de varianza molecular del ADN ofrecen mayor precisión para detectar las diferencias entre los individuos y poblaciones, el número limitado de marcadores que han sido identificados para *Crassostrea rhizophorae*, no necesariamente ofrecen mayor precisión que la que aportan los estudios de aloenzimas, los que permiten además comparar la información previamente producida con estos procedimientos en ostiones (Bossart & Prowell 1998; Reed & Frankham 2001). Los valores de polimorfismo de 36.35 % y de heterocigocidad media de 0.1044 son relativamente bajos si se comparan con el promedio encontrado para diferentes invertebrados marinos (Ayala & Kiger 1984), pero si se encuentran dentro de los valores determinados para especies de moluscos

(Zouros & Foltz 1984; Saavedra *et al.* 1993), debido a que la deficiencia de heterocigotos es una característica común encontrada en estos organismos (Mamuris *et al.* 1998; Boisselier-Dubayle & Gofas 1999). Los niveles bajos de variabilidad pueden ser atribuidos a diversas causas, como el esfuerzo de explotación de las poblaciones en el área, al tamaño de muestra utilizado (Heist *et al.* 1995) o la eficiencia del flujo génico intrapoblacional e interpoblacional, entre otros. En los ostiones del género *Crassostrea* se ha determinado heterocigocidad entre 6 y 22 % (Buroker *et al.* 1979). En *C. rhizophorae*, los valores de F_{st} determinados indican que no se puede considerar al efecto Wahlund como causa de este fenómeno, aunque se mantiene la posibilidad de que existan movimientos interpopulacionales como migrantes (0.0181). La determinación de identidad y distancia genética son de utilidad cuando los valores de heterocigosis resultaron bajos (Bierley *et al.* 1996). Los valores de distancia genética bajos, son comunes para especies con vida planctónica de gran dispersión (Toro & González 2009; Ward *et al.* 1992), principalmente debido a que las larvas y huevos pelágicos son conducidos por movimientos pasivos de las corrientes oceánicas durante semanas, transportándolas a grandes distancias y favoreciendo la presencia de poblaciones genéticamente homogéneas (Bohonak 1999; Colin *et al.* 2006). En ambas poblaciones de ostiones, la distancia e identidad genética cuantificadas, se encontraron dentro de los valores que caracterizan a las poblaciones bien mezcladas de organismos con vida planctónica de dispersión profusa (Burton 1983; Hedgecock 1986).

Las medidas de distancia y el análisis UPGMA fueron similares al agrupar las poblaciones, estos resultados son congruentes con el patrón de corrientes que privan en el área del Golfo de México y que propicia la estructura y variación genética observada en estas poblaciones. No obstante, se debe tener en cuenta que otras variaciones estocásticas como los vientos de superficie, remolinos localizados y diferencias significativas en la salinidad, podrían afectar la dispersión de larvas y modificar el reclutamiento de éstas en localidades como lo señalado por Buroker (1983) y Bucklin *et al.* (1989), quienes han concluido que tales eventos pueden mantener el estado de discreción de las poblaciones en forma espacial o temporal, lo que finalmente evita la homogeneización del plancton durante el transporte. Al respecto, en *C. virginica* de bahía de Chesapeake, las diferencias interpopulacionales encontradas podrían indicar un patrón sutil de aislamiento por distancia (Colin *et al.* 2006).

Se concluye que las dos poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* estudiadas reflejan sensibilidad a los procesos adaptativos interpopulacionales que se producen por la discontinuidad genética del medio geográfico pero aún sin detrimento de sus niveles de

variabilidad genética y en consecuencia, no reflejan en el presente fragilidad genética poblacional que las exponga a proceso de formación de metapoblaciones.

Finalmente, los resultados reflejan la estructura genética poblacional de ambas poblaciones estudiadas en el presente. La continuidad de estas investigaciones relacionadas con aspectos ecológicos y oceanográficos son de interés debido a que permiten una visión más detallada de los factores que podrían afectar la genética de las poblaciones de *Crassostrea rhizophorae* del Sureste de México ante el impacto de los factores geográficos y de la dinámica ambiental de este medio acuático.

AGRADECIMIENTOS

A Arturo Toledano Granados de la estación Puerto Morelos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM por su valiosa ayuda en el trabajo de campo, a Ernesto Guerrero Padilla por la revisión crítica del manuscrito, a David Xibillé Friedman por su ayuda en la traducción del resumen y a los tres revisores anónimos por sus valiosas sugerencias.

LITERATURA CITADA

- Ahmed M (1973) Cytogenetics of Oysters. *Cytology* 38(2): 337-346.
- Ahmed M (1975) Speciation in living oysters. *Advances in Marine Biology* 13: 357-397.
- Ayala JF, Kiger JA (1984) *Modern Genetics*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc California, USA. 923 pp.
- Ayala-Pérez LA, Ramos-Miranda J, Flores-Hernández D (2003) La comunidad de peces de la Laguna de Términos: estructura actual comparada. *Rev. Biol. Trop.* 51(3-4): 783-79.
- Backeljau T, Bouchet P, Gofas S, de Bruyn L (1994) Genetic variation, systematic and distribution of venerid clam *Chamelea galline*. *J Mar Biol Ass UK* 74: 211-223.
- Bates JA, Innes DJ (1995) Genetic variation among populations of *Mytilus* spp. in eastern Newfoundland. *Marine Biology* 124: 417-424.
- Bierley AS, Alicock AL, Torpe JP (1996) Biochemical genetic evidence supporting the taxonomic separation of *Loligo edulis* and *Loligo chinensis* (Cephalopoda: Teuthoidea) from the genus *Loligo*. *Marine Biology* 127: 97-104.
- Bohonak AJ (1999) Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly Review of Biology* 74(1): 21-45.

- Boisselier-Dubayle MC, Gofas S (1999) Genetic relationships between marine and marginal-marine populations of *Cerithium* species from the Mediterranean Sea. *Marine Biology* 135(4): 671-682.
- Bossart JL, Prowell DP (1998) Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions. *TREE* 13(5): 201-207.
- Booy G, Hendriks RJJ, Smulders MJM, Van Groenendal D, Vosman B (2000) Gene diversity and the survival of populations. *Plant Biology* 2: 379-395.
- Bravo-Núñez E, Yáñez-Arancibia A (1979) Ecología en la Boca de Puerto Real, laguna de Términos I. Descripción del área y análisis estructural de las comunidades de peces. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 6(1): 69-118.
- Brewer GY (1970) An introduction to isozyme techniques. Academic Press, N.Y. USA. 186 pp.
- Bouilly K, Chaves R, Leitao A, Benabdelmouna A, Guedes-Pinto H (2008) The chromosomal organization of simple sequence repeats in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*): (GGAT)(4), (GT)(7) and (TA)(10) chromosome pattern. *Journal of Genetics* 87(2): 119-125.
- Bucklin A, Rienecker MM, Mooers CNK (1989) Genetic traces of zooplankton transport in coastal filaments of Northern California. *Journal of Geophysical Research* 94: 8277-8288.
- Buroker NE, Hershberger WK, Chew KK (1979) Population genetics of the family Ostreidae. II. Interspecific studies of the genera *Crassostrea* and *Saccostrea*. *Marine Biology* 54: 171-184.
- Buroker NE (1983) Population genetics of the American oyster *Crassostrea virginica* along the Atlantic coast and the Gulf of Mexico. *Marine Biology* 75: 99-112.
- Burton RS (1983) Protein polymorphisms and genetic differentiation of marine invertebrate populations. *Marine Biology Letters* 4: 193-206.
- Colin GR, Kennedy TP, Matthew PH (2006) Isolation by distance in the Eastern Oyster, *Crassostrea virginica* in Chesapeake Bay. *Journal of Heredity* 97(2):158-170.
- Cruz P, Yáñez-Jácome A, Ibarra AM, Rangel-Becerril J (2007) Isolation and Characterization of microsatellite loci in the Pacific pleasure oyster, *Crassostrea corteziensis*, and their cross-species amplification in four other oyster species. *Molecular Ecology Notes* 7: 448-450.
- De la Rosa-Vélez J, Rodríguez- Romero F (1988) Applicability of genetic variability measurements to the fishery of the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin in the Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas* 14(4): 43-56.
- Endler JA (1973) Gene flow and population differentiation. *Science* 179(4070): 243-250.
- Enriquez-Espinoza TL, Grijalva-Chon JM (2010) Variabilidad genética de *Crassostrea gigas* y *Crassostrea corteziensis* de un laboratorio de producción del noroeste de México. *Ciencias Marinas* 36(4): 333-344.
- Gaffney P (1996) Nuclear DNA markers for *Crassostrea* species identification. *Journal of Shellfish Research* 15(2): 510-511.
- García-Cubas A (1981) Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (laguna de Términos, Campeche). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación Especial Número 5*. 182 pp
- George-Zamora A, Sevilla-Hernández ML, Aldana-Aranda D (2003) Ciclo gonádico del ostión americano *Crassostrea virginica* (Lamellibranchia: Ostreidae) en Mecoacán, Tabasco, México. *Rev. Biol. Trop.* 51 Supl. 4: 109-117.

- Hare MP, Avise JC (1998) Population structure in the American oyster as Inferred by nuclear gene genealogies. *Molecular Biology and Evolution* 15(2): 119-128.
- Harrison S, Hastings A (1996) Genetic consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 180-183.
- Heist EJ, Graves JE, Musick JA (1995) Population genetics of the Sanbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) in the Gulf of Mexico and Mid Atlantic Bight. *Copeia* 1995(3): 555-562.
- Hedgecock D (1986) ¿Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates? *Bulletin of Marine Science* 39: 550-564.
- Hedgecock D, Okazaki NB (1984) Genetic diversity within and between populations of American oysters (*Crassostrea*). *Journal International of Malacology* 25(2): 535-549.
- Hrincevich AW, Foltz DW, Ya-Ping Hu (1995) Discrimination between two closely related species of oysters, *Crassostrea virginica* and *C. rhizophorae*, using nucleotide sequence variation of the mitochondrial cytochrome oxidase I gene. *Journal of Shellfish Research* 14 (1): 269.
- Ladrón De Guevara B, Winkler F, Rodríguez-Romero F, Palma-Rojas C (1996). Comparative Karyology of four American oyster species. *The Veliger* 39(3): 260-266.
- Lande R, Barrowclough GF (1987) Effective population size, genetic variation, and their use in population management. En: Soulé ME (ed) *Viable Populations for Conservation*. New York: Cambridge University Press 87-123.
- Lande R (1999) Extinction risks from anthropogenic, ecological, and genetic factors. En: Landweber LA and Dobson AP (eds) *Genetics and Extinction of Species*. Princeton NJ Princeton University Press 1-22.
- Leitao A, Thiriou-Quievreux C, Boudry P, Malhiero I (1999) A "G" chromosome banding study of three cupped oysters species: *Crassostrea gigas*, *Crassostrea angulata* and *Crassostrea virginica* (Mollusca: Bivalvia). *Genetics Selection Evolution* 31: 519-527.
- Leitao A, Chaves R, Santos S, Guedes-Pinto H, Boudry P (2007) Interspecific hybridization in oyster: Restriction enzyme digestion chromosome banding confirms *Crassostrea angulata* x *Crassostrea gigas* F1 hybrids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 343(2): 253-260.
- Leitao A, Chaves R (2008) Banding for Chromosomal Identification in Bivalves: A 20-year History. *Dynamic Biochemistry, Process Biotechnology and Molecular Biology* 2 (special Issue 1), 44-49. Global Science Books.
- Ley LF (1979) Algunos factores ecológico-abióticos en estero Pargo, Campeche. Tesis profesional, Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México. 51 pp
- Longwell AC, Stiles SS, Smith DG (1967) Chromosome complement of the American oyster *Crassostrea virginica* as seen in meiotic and cleaving eggs. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 9: 845-856.
- Mamuris Z, Apostolidis AP, Triantaphyllidis C (1998) Genetic protein variation in red mullet (*Mullus barbatus*) and striped red mullet (*M. surmuletus*) populations from the Mediterranean Sea. *Marine Biology* 130: 353-360.
- Mamuris Z, Stamatis C, Triantaphyllidis C (1999) Intraspecific genetic variation of striped red mullet (*Mullus surmuletus* L.) in the Mediterranean Sea assted by allozyme and random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis. *Heredity* 83(1): 30-38.

- Martínez-López B, Parés-Sierra A (1998) Circulación del Golfo de México inducida por mareas, viento y la corriente de Yucatán. *Ciencias Marinas* 24(1): 65-93.
- Menzel RW (1968) Cytotaxonomy of species of clams (*Mercenaria*) and Oysters (*Crassostrea*). Proceedings of the Symposium on Mollusca, Marine Biological Association of India. Part 1, 75-84.
- Miller M (2000) TFGA, a Windows program for the analyses of allozyme and molecular population genetic data. Version 1.3. Dept. of Biological Sciences Northern Arizona University.
- Nei M (1972) Genetic Distance between populations. *The American Naturalist* 106: 283-292.
- Nei M (1978) Estimation of average heterocigosity and genetic distances from small number of individuals. *Genetics* 80: 583-590.
- Perez-Enriquez R, Avila S, Ibarra AM (2008) Genética poblacional del ostión de placer *Crassostrea corteziensis* en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 34(4): 479-490.
- Reed DH, Frankham R (2001) How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? A meta-analysis. *Evolution* 55(6): 1095-1103.
- Reeb CA, Avise JC (1990) A genetic discontinuity in a continuously distributed species: mitochondrial DNA in the American oyster *Crassostrea virginica*. *Genetics* 124: 397-406.
- Ridgway T (2005) Allozyme electrophoresis still represents a powerful technique in management of coral reefs. *Biodiversity and Conservation* 14: 135-149.
- Rodríguez- Romero F, Uribe M, Laguarda A (1978) Cytogenetic study of an oyster population of *Crassostrea virginica*. *Venus, the Japanese Journal of Malacology* 37: 83-86.
- Rodríguez- Romero F, Laguarda A, Diupotex M (1979a) The karyotype of *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828). *Venus, the Japanese Journal of Malacology* 38: 135-140.
- Rodríguez- Romero F, Uribe M, Laguarda A (1979b) The karyotype of *Crassostrea corteziensis* Hertlein 1951 (Mollusca: Ostreidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 6(1): 15-18.
- Rodríguez-Romero F, Laguarda A, Uribe M, Rojas ML (1979c) Distribution of "G" Bands in the karyotype of *Crassostrea virginica*. *Venus, the Japanese Journal of Malacology* 38(3): 180-184.
- Rodríguez-Romero F, García-Saez C, Laguarda A (1988) Electrophoretic patterns variation in two oyster populations of *Crassostrea corteziensis* from the Mexican coast. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 15(1): 177-184.
- Rodríguez-Romero F, Gasca-Montes de Oca M (1995) Chromosome complements of the experimental interspecific hybrid of the oysters *Crassostrea virginica* (Gmelin) vs *Crassostrea corteziensis* (Hertlein). *Marine Research* 4(2): 127-133.
- Rodríguez-Romero F, Gasca-Montes de Oca M (1998) Chromosomes of the experimental hybrid of *Crassostrea virginica* Gmelin 1791 and *Crassostrea rhizophorae* Guilding 1828 (Pseudolamellibranchiata: Ostreidae). *Ciencias Marinas* 24(1): 55-63.
- Rogers P, García-Cubas A (1981) Evolución gonádica a nivel histológico del ostión *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) del sistema fluvio lagunar Atasta-Pom, Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 1(8): 1-20.
- Rose CG, Paynter KT, Hare MP (2006) Isolation by Distance in the Eastern Oyster, *Crassostrea virginica*, in Chesapeake Bay. *Journal of Heredity* 97(2): 158-170.

- Saavedra C, Zapata C, Guerra A, Alvarez G (1993) Allozyme variation in european populations of the oyster *Ostrea edulis*. Marine Biology 115: 85-95.
- Shaklee JB, Keenan, CP (1986) A practical laboratory guide to the techniques and methodology of electrophoresis and its application to fish fillet identification. CSIRO Marine Research Laboratories Australia Report 177.
- Schaal BA, Anderson WW (1974) An outline of techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from the American oyster *Crassostrea virginica* G. Technical Report Series. Georgia Marine Science Number 74-3.
- Shaw RCh, Prasad R (1970) Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. Biochemical Genetics 4: 297-320.
- Tello-Cetina JA, Rodríguez-Gil LA, Rodríguez-Romero F (2005) Genética poblacional del caracol rosado *Strombus gigas* en la Península de Yucatán: Implicaciones para su manejo y pesquería. Ciencias Marinas 31(2): 379-386.
- Toro JE, González CP (2009) La estructura genética de la ostra chilena (*Ostrea chilensis* Philippi, 1845) en poblaciones naturales del sur de Chile, basada en análisis con marcadores RAPDs. Revista de Biología Marina y Oceanografía 44(2): 467-476.
- Townsend DR, Shing RS (1984) Genetic variation for a monomer and dimer equilibria of Esterase 5 in *Drosophila pseudoobscura*, *D. persimilis* and *D. miranda*. Canadian Journal of Genetics and Cytology 28: 374-381.
- Vázquez-Botello A (1978) Variación de los parámetros hidrológicos en las épocas de sequía y lluvias (mayo y noviembre de 1974) en la Laguna de Términos, Campeche, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 5(1): 1-306.
- Vidal-Lorandi VM, Vidal-Lorandi F, Zambrano-Salgado L, Portilla-Casillas J (2003a) Avances sobre la circulación de las masas de agua en el Golfo de México. En: Soto LA (ed) Agustín Ayala-Castañares, Universitario impulsor de la investigación científica. Universidad Nacional Autónoma de México. 139-154.
- Vidal-Lorandi F, Vidal Lorandi VM, Zambrano-Salgado L, Portilla-Casillas J (2003b) Simulaciones numéricas de la interacción y evolución de vórtices en el Golfo de México. En: Soto LA (ed) Agustín Ayala-Castañares, Universitario impulsor de la investigación científica. Universidad Nacional Autónoma de México. 155-160.
- Wang Y, Wu Z, Guo X (2001) A centromeric satellite sequence in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg) identified by fluorescence in situ hybridization. Marine Biotechnology 3(5): 486-492.
- Wang Y, Wu Z, Guo X (2004) Differences in the rDNA-bearing chromosome divide the Asian-Pacific and the Atlantic species of *Crassostrea* (Bivalvia, Mollusca). Biological Bulletin 206(1): 46-54.
- Ward RD, Skibinski DOF, Woodwark M (1992) Protein heterozygosity, protein structure, and taxonomic differentiation. Evolutionary Biology 26: 73-159
- Xu Z, Guo X, Gaffney PM, Pierce JC (2001) Chromosomal location of the major ribosomal RNA genes in *Crassostrea virginica* and *Crassostrea gigas*. The Veliger 44(1): 79-83.
- Yáñez-Arancibia A, Sanchez-Gil P (1986) Los peces demersales de la plataforma continental del sur del golfo de México. 1. Caracterización ambiental, ecología y evaluación de las especies, poblaciones y

comunidades. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Publicación Especial Número 9. 230 pp.

Zhang Q, Yu G, Cooper RK, Tiersch TR (1999) High-resolution analysis of karyotypes prepared from different tissues of eastern *Crassostrea virginica*. Journal of Shellfish Research 18(1): 115-120.

Zouros E, Foltz DW (1984) Possible explanation of heterozygote deficiency in bivalve mollusks. Journal International of Malacology 25(2): 583-591.

