



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

SEDE CARIBE

**EVALUACIÓN DE LA VARIACIÓN Y
ESTRUCTURA GENÉTICA DEL JUREL *Caranx
hippos* (PISCES: CARANGIDAE) EN EL CARIBE
COLOMBIANO**

ITALA IVONNE CAIAFA HERNÁNDEZ

Universidad Nacional de Colombia sede Caribe
Centro de Estudios en Ciencias del Mar - CECIMAR
San Andrés, Colombia
2013

**EVALUACIÓN DE LA VARIACIÓN Y ESTRUCTURA GENÉTICA
DEL JUREL *Caranx hippos* (PISCES: CARANGIDAE) EN EL CARIBE
COLOMBIANO**

ITALA IVONNE CAIAFA HERNÁNDEZ

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias – Biología

Director:
M.Sc., JUAN CARLOS NARVAÉZ BARANDICA
Codirector:
ARTURO ACERO PIZARRO, Ph.D.

Línea de Investigación:
Biología Marina

Grupos de Investigación:
Biodiversidad y Ecología Aplicada (GIBEA)
Fauna Marina Colombiana: Biodiversidad y Usos

Universidad Nacional de Colombia sede Caribe
Centro de Estudios en Ciencias del Mar - CECIMAR
Santa Marta, Colombia
2013

Un ser humano es parte del todo que llamamos universo, una parte limitada en el tiempo y en el espacio. Está convencido de que él mismo, sus pensamientos y sus sentimientos, son algo independiente de los demás, una especie de ilusión óptica de su conciencia.

Esa ilusión es una cárcel para nosotros, los limita a nuestros deseos personales y a sentir afecto por los pocos que tenemos más cerca. Nuestra tarea tiene que ser liberarnos de esa cárcel, ampliando nuestro círculo de compasión, para abarcar a todos los seres vivos y a toda la naturaleza.

Albert Einstein



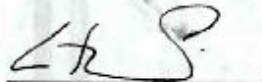
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE CARIBE

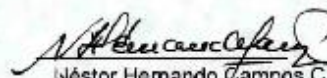
CENTROS DE ESTUDIOS DE CIENCIAS DEL MAR – CECIMAR
ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS DE MAESTRÍA

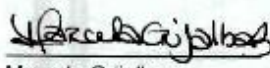
En la ciudad de Santa Marta , a los (11) días del mes de Marzo de 2.014, se reunieron en la Universidad Nacional de Colombia, Cecimar , los profesores Néstor Hernando Campos y Marcela Grijalba designados por el Acta No.003 de 2014 del Comité Académico Administrativo de la Sede Caribe, para actuar como jurados de la tesis de Maestría titulada " Evaluación de la variación y estructura genética del Jurel Caranx hippos (Pisces: Carangidae en el Caribe Colombiano" , desarrollada por la estudiante Ítala Ivonne Caiaffa Hernández identificado con cedula de ciudadanía No. 55 223.531 y código 810619 para optar al título de: MAGISTER EN CIENCIAS BIOLOGIA, LINEA BIOLOGIA MARINA, bajo la dirección de la profesor Arturo Acero Pizarro de la Sede Caribe. Los jurados, por decisión unánime, calificación la tesis así:

APROBADA REPROBADA ()


Se solicita MENCIÓN MERITORIA: Si ___ No LAUREADA Si ___ No ___


Arturo Acero P
(Director de tesis)
C.C. 12538980


Néstor Hernando Campos C
(Jurado)
C.C. 9.094.302


Marcela Grijalba
(Jurado)
C.C. 52.088.547 B16

CENTROS DE ESTUDIOS DE CIENCIAS DEL MAR – CECIMAR
Cerro Punta Betin, Telefax (57-5) 4328600 Ext. 276 - 277- 278
Correo electrónico: cecimar_ra@unal.edu.co
Santa Marta, Colombia, Sur América

 UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA	GESTIÓN DE RECURSOS Y SERVICIOS BIBLIOTECARIOS	Código: U-FT- 06.002.001
	LICENCIA Y AUTORIZACIÓN PARA PUBLICACIÓN DE OBRAS EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL UN	Versión 2.0
		Página 1 de 1

Parte 1. Términos de la licencia general para publicación de obras en el Repositorio Institucional UN

Los autores o titulares del derecho de autor confieren a la Universidad Nacional de Colombia una licencia no exclusiva, limitada y gratuita sobre la obra que se integra en el Repositorio Institucional, que se ajusta a las siguientes características:

- a) Estará vigente a partir de la fecha en que se incluya en el repositorio, por un plazo de 5 años, que serán prorrogables indefinidamente por el tiempo que dure el derecho patrimonial del autor. El autor podrá dar por terminada la licencia solicitándolo a la Universidad con una antelación de dos meses antes de la correspondiente prórroga.
- b) Los autores autorizan a la Universidad Nacional de Colombia para publicar la obra en el formato que el repositorio lo requiera (impresa, digital, electrónico o cualquier otro conocido o por conocer) y conceden que cada que se publica en internet por este hecho circula con un alcance mundial.
- c) Los autores aceptan que la autorización se hace a título gratuito, por lo tanto renuncian a recibir emolumento alguno por la publicación, distribución, comunicación pública y cualquier otro uso que se haga en los términos de la presente licencia y de la licencia Creative Commons con que se publica.
- d) Los autores manifiestan que se trata de una obra original sobre la que tienen los derechos que autorizan y que son ellos quienes asumen total responsabilidad por el contenido de su obra ante la Universidad Nacional de Colombia y ante terceros.
- e) En todo caso la Universidad Nacional de Colombia se compromete a indicar siempre la autoría incluyendo el nombre del autor y la fecha de publicación.
- f) Los autores autorizan a la Universidad para incluir la obra en los índices y buscadores que estimen necesarios para promover su difusión.
- g) Los autores aceptan que la Universidad Nacional de Colombia pueda convertir el documento a cualquier medio o formato para propósitos de preservación digital.

SI EL DOCUMENTO SE BASA EN UN TRABAJO QUE HA SIDO PATROCINADO O APOYADO POR UNA AGENCIA O UNA ORGANIZACIÓN, CON EXCEPCIÓN DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA, LOS AUTORES GARANTIZAN QUE SE HA CUMPLIDO CON LOS DEBERES Y OBLIGACIONES REQUERIDOS POR EL RESPECTIVO CONTRATO O ACUERDO.

Parte 2. Autorización para publicar y permitir la consulta y uso de obras en el Repositorio Institucional UN.

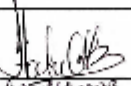
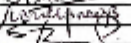

Con base en este documento, usted autoriza la publicación electrónica, consulta y uso de su obra por la Universidad Nacional de Colombia y sus usuarios de la siguiente manera:

- a) Usted otorga una licencia especial para publicación de obras en el repositorio institucional de la Universidad Nacional de Colombia (Parte 1) que forma parte integral del presente documento y de la que ha recibido una copia.
Si autoriza No autoriza
- b) Usted autoriza para que la obra sea puesta a disposición del público en los términos autorizados por usted en los literales a, y b, con la Licencia Creative Commons Reconocimiento-No comercial-Sin obras derivadas 2.5 Colombia cuyo texto completo se puede consultar en <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/2.5/col/> y que admite conocer.
Si autoriza No autoriza
- c) Si usted no autoriza para que la obra sea licenciada en los términos del literal b, y opta por una opción legal diferente describala: _____
(se detalles serán expuestos de ser necesario en documento adjunto)

En constancia de lo anterior,

Título de la obra: Evaluación de la variación y estructura genética del pez *Carassius auratus* (Piscos: Cyprinidae) en el Caribe colombiano.

Autores:

Nombre: <u>Itala Juana Cecilia Hernández</u>	Firma: 	cc: <u>56328531</u>
Nombre: <u>Juan Carlos Martínez Botani</u>	Firma: 	cc: <u>95472070</u>
Nombre: <u>Arturo Acero Pizarro</u>	Firma: 	cc: <u>1238980</u>

Correo electrónico: ivcuna.ciceta@gmail.com, Itala_c.h@hotmail.com

Fecha: _____

Agradecimientos

Extiendo mis más sinceros agradecimientos a mi tutor, el profesor Juan Carlos Narváez Barandica del programa de Ingeniería Pesquera de la Universidad del Magdalena y a mi codirector Dr. Arturo Acero, Profesor Asociado de la Universidad Nacional de Colombia sede Caribe, por la orientación, apoyo moral, económico, estímulo y confianza brindados durante el desarrollo del estudio.

Agradezco enormemente el apoyo incondicional prestado por mi colega y amiga, la Bióloga Silvana Melissa Borrero Flórez, quien con su dedicación y constancia en el trabajo me permitió desarrollar las actividades necesarias para la ejecución de la investigación. Estoy segura que sin su colaboración podría haber terminado con nada. También es muy loable todo el apoyo y la asistencia prestada por el biólogo Moisés Arques y mis amigos y compañeros de la Corporación Biólogos por Colombia, especialmente a Fania Bolívar, Milton Miranda y Eimmy González. Todos ustedes merecen el crédito por su trabajo.

Es importante mencionar que fue agradable trabajar en el Laboratorio de Genética Molecular, liderado por el profesor Narváez y el cual está asociado al grupo de investigaciones “Biodiversidad y Ecología Aplicada (GIBEA)” en donde la asistencia técnica fue invaluable, hago mención especial a la labor y dedicación de Juan Carlos Aguirre; así mismo gratifico el apoyo brindado por Gilberto Orozco, Julián Quintero, Ana Carolina Torregrosa y Tulia Narváez.

Mis agradecimientos al personal que colaboró en la obtención de las muestras: Edith Beltrán, a las profesionales en acuicultura Indira de Hoyos, Yesenia Rodríguez y al biólogo Rafael Anguila. A los comerciantes de pescado fresco ubicados en las plazas de mercado de Cartagena, Santa Marta y Barranquilla.

Por último y no por eso menos importante, agradezco a todas aquellas personas que no se mencionaron y que hayan tenido que ver indirectamente con la realización de este proyecto.

Resumen

Los estudios basados en genética molecular cobran gran importancia ya que ofrecen la posibilidad de conocer la estructura de las poblaciones y proporcionar datos científicos para la implementación de normas tendientes a protegerlas. El jurel aleta amarilla, *Caranx hippos*, es considerado como uno de los peces con una distribución amplia en el Atlántico occidental, constituyéndose en una de las principales especies objeto de la pesquería artesanal en aguas colombianas; sin embargo, es poco lo que se conoce en cuanto a su estructura poblacional. En este sentido, el presente estudio se propuso evaluar su variación y estructura genética en el Caribe colombiano a partir del análisis de la región control y la región codificante para Citocromo oxidasa subunidad I del ADN mitocondrial. Para esto se extrajo ADN de 153 muestras de músculo recolectadas a partir de ejemplares desembarcados en seis puertos pesqueros en el Caribe de Colombia. Los resultados mostraron 21 haplotipos para COI y 116 haplotipos con región control, distribuidos en dos linajes que no presentan un patrón de distribución geográfica. Para región control la diversidad genética fue alta ($Hd=0.99$ y $\pi=0.1$), mientras que para COI los resultados fueron $Hd=0.68$ y $\pi=0.01$, esto reveló eventos históricos diferenciados para los dos marcadores. Las estimaciones del grado de estructuración genética fueron bajas y poco significativas indicando la ausencia de una diferenciación entre las muestras recolectadas a partir de un aislamiento geográfico; sin embargo, se hallaron variaciones a nivel intrapoblacional. Todos estos resultados son discutidos y comparados con otras poblaciones de carángidos, haciéndose algunas deducciones e inferencias basadas en la estructura de poblaciones de peces pelágicos.

Palabras clave: *Caranx hippos*, variabilidad genética, estructura poblacional, ADN Mitocondrial, Caribe colombiano.

Abstract

Studies based on molecular genetics offer the possibility to understand the structure of populations and provide data to implement measures designed to protect them. The crevalle jack, *Caranx hippos*, is a fish with a wide distribution in the western Atlantic, becoming one of the most economically important species in the artisanal fishery industry in Colombia. However, little is known about its biology, in this sense the present study aimed to evaluate the variation and genetic structure of *Caranx hippos* in the Colombian Caribbean by means of the analysis of the mitochondrial DNA region control and cytochrome oxidase subunit I-COI. We extracted the DNA of 153 muscle samples collected from specimens landed in six fishing ports in the Colombian Caribbean. The results showed 21 haplotypes for COI and 116 haplotypes for the control region, divided into two lineages that do not exhibit a pattern of geographical distribution. The relation between haplotype and nucleotide diversity and neutrality test revealed distinct historical events for the two markers, as they are bottleneck and subsequent rapid population expansion. Estimates of genetic structure were low and insignificant, indicating no differentiation between samples collected from geographical isolation; however, variations were found at population levels. Deductions were made based on the structure of pelagic fish stocks.

Keywords: *Caranx hippos*, genetic variability, population structure, Mitochondrial DNA, Colombian Caribbean.

Contenido

	Pág.
RESUMEN.....	VII
ABSTRACT	VIII
LISTA DE TABLAS	X
LISTA DE FIGURAS.....	XII
INTRODUCCIÓN	1
.1 MATERIALES Y MÉTODOS	3
.1.1 <i>Área de estudio</i>	<i>3</i>
.1.2 <i>Recolección de muestras y extracción de ADN</i>	<i>5</i>
.1.3 <i>Amplificación</i>	<i>5</i>
.1.4 <i>Análisis de Información</i>	<i>6</i>
.2 RESULTADOS	10
.2.1 <i>Diversidad genética</i>	<i>10</i>
.2.2 <i>Relaciones genealógicas de los haplotipos</i>	<i>13</i>
.2.3 <i>Pruebas de Neutralidad y distribución mismatch</i>	<i>16</i>
.2.4 <i>Estructura genética</i>	<i>19</i>
.3 DISCUSIÓN	23
.3.1 <i>Consideraciones generales</i>	<i>23</i>
.3.2 <i>Patrón de diversidad genética en Caranx hippos.....</i>	<i>24</i>
.3.3 <i>Relaciones genealógicas de los haplotipos, test de neutralidad distribución mismatch.....</i>	<i>25</i>
.3.4 <i>Estructura genética poblacional.....</i>	<i>28</i>
.4 CONCLUSIONES	30
.5 RECOMENDACIONES	31
.6 BIBLIOGRAFÍA	32

Lista de tablas

- Tabla 1.** Total de individuos muestreados en cada localidad y el número de secuencias realizadas por tipo de marcador molecular para *Caranx hippos* en el Caribe de Colombia. N= Total de individuos colectados; RC=Total de muestras secuenciadas para Región control y COI=Total de muestras secuenciadas para Citocromo Oxidasa I. 11
- Tabla 2.** Haplotipos identificados con región control para cada localidad. *El valor en el paréntesis corresponde a la frecuencia. 11
- Tabla 3.** Diversidad haplotípica (H_d), nucleotídica (π) y número promedio de nucleótidos diferentes (K) por población y total para el marcador Citocromo Oxidasa I de *C. hippos* 13
- Tabla 4.** Diversidad haplotípica (H_d), nucleotídica (π) y número promedio de nucleótidos diferentes (K) por población y total para el marcador Región Control de *C. hippos*. 13
- Tabla 5.** Prueba de neutralidad de Tajima (D) y F_u 's F_s por población y por linaje con región control de *Caranx hippos*. 16
- Tabla 6.** Prueba de neutralidad de Tajima (D) y F_u 's F_s por población y por linaje con región control de *Caranx hippos* en el Caribe colombiano. 17
- Tabla 7.** Valores de F_{st} pareados con el marcador región control, usando el método de distancia Tamura – Nei entre los sitios de muestreo para el Caribe colombiano. 20
- Tabla 8.** Valores de F_{st} pareados con el marcador región control, usando el método de distancia Tamura – Nei entre los sitios de muestreo para el Caribe colombiano. 20

Tabla 9. Valores de F_{st} pareados con los marcadores región control y Citocromo oxidasa I, usando el método de distancia Tamura – Nei entre los sitios de muestreo para el Caribe colombiano, considerando la población de <i>C. hippos</i> como una sola.	21
--	----

Lista de figuras

- Figura 1.** Localización geográfica de los puntos de recolecta de las muestras de *Caranx hippos*. 5
- Figura 2.** Distribución geográfica de las frecuencias haplotípicas para las seis localidades muestreadas de *Caranx hippos* con el marcador COI. Los haplotipos se representan en los diferentes colores. 12
- Figura 3.** Red de haplotipos construida por el método *median joining* para 132 secuencias de Citocromo Oxidasa I. Los círculos representan un haplotipo diferente. El tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia de los mismos. 14
- Figura 4.** Red de haplotipos construida por el método *median joining* para 138 secuencias de Citocromo Oxidasa I. Los círculos representan un haplotipo diferente. El tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia de los mismos. 15
- Figura 5.** Red de haplotipos construida por el método *median joining* para 119 secuencias de región control. Los círculos representan un haplotipo diferente. El tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia de los mismos. 15
- Figura 6.** Distribución de diferencias pareadas (*Mismatch*) con secuencias de región control para *Caranx hippos* encontrados para sobre un modelo de crecimiento poblacional. La línea solida es la distribución esperada y la punteada la observada. A) Linaje A, B) Linaje B. 18
- Figura 7.** Distribución de diferencias pareadas (*Mismatch*) con secuencias de Citocromo oxidasa I para *Caranx hippos* encontrados sobre un modelo de crecimiento poblacional. La línea solida es la distribución esperada y la punteada la observada. A) Linaje A, B) Linaje B. 18

Figura 8. Correlación entre las diferenciaciones genéticas (F_{st}) y las distancias geográficas entre las localidades objeto de estudio, usando los marcadores A) Citocromo oxidasa I y B) Región control de <i>Caranx hippos</i>	22
---	----

Introducción

Los lineamientos para el ordenamiento pesquero y preservación de los recursos se plantean a partir del conocimiento biológico y ecológico de las especies. Sin embargo, el diseño eficaz de éstas depende en gran medida de la información disponible sobre los niveles más básicos que integran la biodiversidad dentro de una especie, siendo estas la diversidad genética, la estructura de la población y su conectividad con otras poblaciones (Gray, 1997; Palumbi, 2003; Kenchington *et al.*, 2003). En este sentido, la inclusión de estos datos en los planes de manejo han sido considerados esenciales para la identificación de unidades de conservación (Roberts, 1997).

Los recursos pesqueros marinos son a menudo manejados bajo el supuesto de panmixia, teniendo como base la idea de que los ecosistemas marinos albergan poblaciones de peces genéticamente homogéneas debido a: i) la ausencia de barreras geográficas; ii) a la capacidad de dispersión de huevos y larvas; iii) tienden a tener grandes tamaños poblacionales; iv) y a las migraciones, las cuales influyen en el bajo nivel de la deriva génica retrasando en el tiempo la diferenciación de las poblaciones (Ward *et al.*, 1994; Graves, 1998; Nesbø *et al.*, 2000). A pesar de lo anterior, se han encontrado evidencias de diferenciación intraespecífica, incluso a una pequeña escala geográfica, en donde existen límites ambientales y fenómenos históricos que impiden la conectividad y el flujo genético, dando origen a la formación de una estructura poblacional y generando cuestionamientos sobre las fuerzas ecológicas y evolutivas que causan y mantienen dichas diferencias (Graves, 1996; Bohonak, 1999; Jolly *et al.*, 2005).

Estas disposiciones regionales están soportadas en estudios genéticos para diferentes especies y con las cuales se han efectuado análisis de ADN nuclear, ADN mitocondrial y aloenzimas, por ejemplo, análisis filogeográficos en el Caribe para *Elacatinus evelynae* mostraron aislamiento entre poblaciones del este y el oeste a través de la península de La Florida (Taylor y Hellberg, 2003), esta misma situación se encontró para el coral *Acropora palmata* (Baums *et al.*, 2005). En el caso de peces pelágicos, caracterizados por tener un amplio rango de distribución, capacidad intrínseca de dispersión a grandes distancias, permitiendo

altos niveles de flujo genético por transporte pasivo (en etapas tempranas de vida) pero principalmente por migración activa de adultos a grandes distancias, también se ha descrito la estructuración genética poblacional, tal es el caso de *Trachurus trachurus*, para la cual se encontró diferenciación entre la población del Atlántico oriental y el Mediterráneo a través del estudio de la variación de la región control en el DNA mitocondrial (Comesaña *et al.*, 2008); así mismo para *Decapterus russelli* se hallaron tres poblaciones geográficamente diferenciadas en la India, estudio realizado con ADN nuclear y mitocondrial (Rohfritsh y Borsa, 2005). Con base en esto, las especies de peces pelágicas también pueden estar sometidas a procesos de estructuración, razón por la cual se hace necesario estudiar sus poblaciones para así plantear las pautas de administración (Graves, 1996).

Dentro de los recursos pesqueros de gran importancia en la pesca artesanal del Caribe de Colombia se destaca Crevalle jack, *Caranx hippos* (Caiafa *et al.*, 2011). Esta especie migratoria es formadora de cardúmenes con una distribución geográfica que va desde el Atlántico oriental desde Portugal hasta Angola, incluyendo el Mediterráneo occidental y en el occidente desde Nueva Escocia (Canadá) hasta Uruguay, incluyendo las Antillas Mayores (Robins y Ray 1986; Cervigón 1993). Los juveniles pueden hallarse en aguas salobres y los adultos en aguas neríticas tropicales y subtropicales en su área de distribución (Fernández-Cordeiro y Bañon-Díaz 1997).

En Colombia, los pescadores artesanales han despertado un interés en Crevalle jack que se ve reflejado en el incremento de sus desembarques pesqueros, ya que han pasado de 44 ton en 2007 a 167 ton en 2011 (MADR-CCI, 2012). Sin embargo, lo preocupante de esta situación es que tanto los peces juveniles, como adultos se han convertido en objeto de captura. Esto ha permitido identificar una fuerte presión pesquera sobre la fracción de la población que aún no ha alcanzado su primera madurez sexual y sobre la que ya tiene edad para reproducirse, indicando que puede ser vulnerable a la sobreexplotación (Caiafa *et al.*, 2011). Por lo tanto, es necesario desarrollar estrategias para su manejo y conservación. Es así que debido a esta necesidad, se plantearon dos interrogantes: ¿En el Caribe colombiano hay una o más poblaciones de Crevalle jack? ¿Hay algún patrón geográfico en la variabilidad y estructura genética asociado a la historia evolutiva de esta especie?. Para dar respuesta se utilizaron dos marcadores moleculares, el dominio hipervariable de la región control y la región citocromo oxidasa I (COI) en muestras recolectadas en puntos distantes del Caribe de Colombia.

.1 Materiales y Métodos

.1.1 Área de estudio

El estudio se realizó en la margen costera del Caribe colombiano, en el cuál se identificaron los lugares de pesca artesanal con mayor volumen de desembarco de jurel aleta amarilla, esto con base en las estadísticas llevadas por el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural desde 2007 a 2010. Es así como se seleccionan los departamentos La Guajira, Magdalena, Atlántico, Bolívar, Córdoba y Antioquia. En estas zonas se escogieron los principales puertos de desembarco y en aquellos en donde se imposibilitaba la toma de muestra en puerto se procedió a efectuar la recolección en los principales zonas donde se llevaba el producto para comercialización (Figura 1.).

Estos puntos se caracterizan por estar ubicados en áreas con diferentes condiciones oceanográficas. La península de la Guajira, se extiende en sentido suroeste noreste, como el rasgo más prominente de las costas colombianas. A partir de Punta de los Remedios en La Guajira y hasta la isla Barrera de Salamanca, en el municipio de Pueblo Viejo, Magdalena, la costa tiene una orientación general este-oeste que coincide con las estribaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta, las cuales forman acantilados, pequeñas playas y bahías (INVEMAR, 2005). Hacia la región norte del Caribe colombiano, se generan procesos de afloramiento costero tipo Ekman, el cual se ha determinado que corresponde a la masa de agua subtropical superficial, con temperaturas superficiales entre 22.6 °C- 25.8 °C, que pueden descender hasta 19 °C en los focos de surgencia activa, y salinidades altas con precipitaciones anuales bajas (INVEMAR, 2005).

En el departamento del Atlántico se destaca el delta del río Magdalena, a partir del cual la costa sigue una tendencia suroeste hasta Punta Canoas en Cartagena. Desde este departamento hasta punta San Bernardo en el Golfo de Morrosquillo la costa tiene una dirección noreste y de la plataforma sobresalen el archipiélago de islas del Rosario y el de San Bernardo (INVEMAR, 2005). Es importante

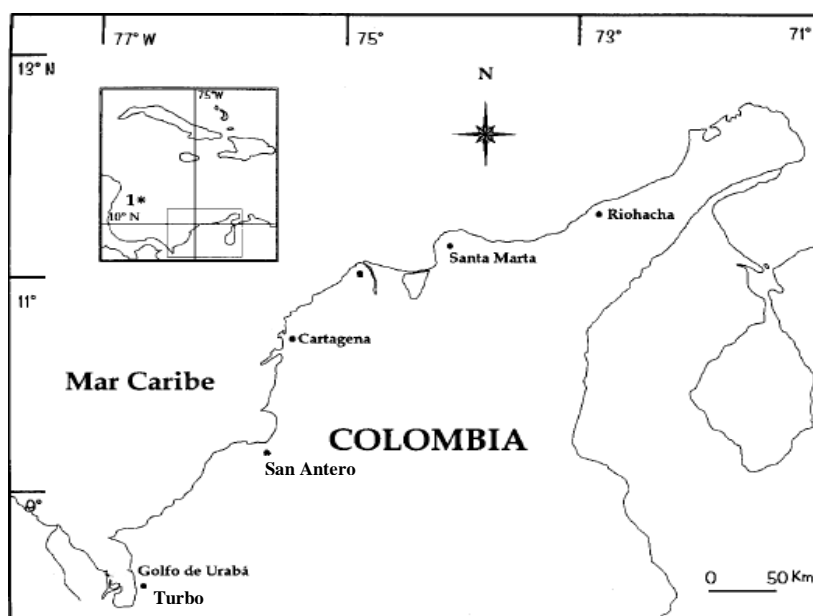
anotar que la desembocadura del río Magdalena se comporta como estuario de cuña de sal o estratificado debido a la estratificación registrada y la circulación del agua; su funcionamiento responde a la interacción entre la onda de marea y el aporte fluvial dentro de los contornos impuestos por la geometría del mismo estuario (Acevedo y Gutiérrez, 1999).

Desde Punta San Bernardo hasta punta Caribana la costa vuelve a tomar una orientación suroeste, con rasgos importantes como el golfo de Morrosquillo, el delta del río Sinú y la zona de acantilados al oeste del Sinú. Finalmente, se llega al golfo de Urabá que se constituye como el segundo de los rasgos geográficos destacados en la costa Caribe (INVEMAR, 2004). Este sector recibe mayor influencia de precipitaciones y descargas continentales que le dan un carácter estuarino (Duarte *et al.*, 2006). De igual forma, dicha zona es considerada un área de “transición” hidrográfica y climática modificada por la contracorriente de Colombia.

El patrón climático del Caribe colombiano está determinado por el desplazamiento de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y el efecto de los vientos Alisios. La interacción de estas condiciones definen para el área de estudio dos épocas climáticas claras, época seca mayor (diciembre-marzo) caracterizada por la presencia de vientos que favorecen la corriente Caribe, y la época lluviosa mayor registrada entre abril y noviembre en los que se registra más del 65% de la precipitación anual, siendo evidentes en dos picos uno durante mayo o junio y otro en octubre, los cuales fortalecen la contracorriente de Colombia (Franco, 2005; Grijalba-Bendeck *et al.*, 2007).

Por otra parte, la actividad pesquera artesanal se ha caracterizado por ser multiespecífica y multiarte (Santos-Martínez *et al.*, 1998; Narváez *et al.*, 2008). Para el desarrollo de las faenas se emplean cayucos de madera impulsados a remo, vela o motor fuera de borda de 15 HP; aquellos cuyas especies objetivo están fuera de las primeras 5 mn emplean botes en madera y lanchas fibra de vidrio con motores de 15 o 40 HP; en cada embarcación viajan dos o tres pescadores. Los pescadores que realizan sus labores a más de 6 mn emplean botes de madera o fibra de vidrio de 9 a 15 m de eslora con equipos de navegación y motor fuera de borda o centro de 40 o 75 HP (Beltrán y Villaneda, 2000; Rivera y Solano, 2005). Las principales especies de la pesca artesanal marítima son: camarones, pargos, meros, sierras, tiburón, atún, langosta, caracol, bagres, corvinas, roncós, jurel aleta amarilla, cojinúa, lisa, lebranche (Mantilla, 1998; Álvarez-León, 2002; Rivera y Solano, 2005; Correa y Palacio, 2008; García y Contreras, 2011; Grijalba Bendeck., *et al.*, 2012).

Figura 1. Localización geográfica de los puntos de recolecta de las muestras de *Caranx hippos*.



.1.2 Recolección de muestras y extracción de ADN

Entre 2011 y 2013, se recolectaron y analizaron 153 muestras de tejido muscular del pedúnculo caudal de los individuos desembarcados. Estos se fijaron en alcohol etílico al 96%. Una vez en el laboratorio, la extracción de ADN se hizo siguiendo el protocolo del Kit de extracción MasterPure™ de Epicentre Biotechnologies. Dicho método consistió en colocar entre 1 y 5 mg de tejido por muestra en 150 µl de solución lisis junto con 1 µl de proteinasa K. La solución homogenizada se incubó por 1 hora a 65°C. Para precipitar proteínas se utilizaron 175 µl de MPC, se centrifugaron las muestras durante 10 minutos a 10000 g, el ADN obtenido se colocó en 500 µl de isopropanol y se centrifugó para precipitar el ADN; este se colocó en 35 µl de buffer TE y se almacenó a 4°C para su posterior verificación. La calidad del ADN fue verificada en gel de agarosa al 0.8% con bromuro de etidio y las imágenes fueron capturadas en un fotodocumentador UVP (BioDoc-It Imaging System).

.1.3 Amplificación

Para el desarrollo del presente estudio fueron utilizadas secuencias de dos loci mitocondriales: la región control y la región del gen codificante para la enzima Citocromo Oxidasa I (COI). La región control fue amplificada utilizando los primers

tRNA T1-DI-F: 5'-CAGAAAAAGGAGACTCTAACTCCTAAA-3' y tRNA T1-DI-F2: 5'-CAGAAAAAGGAGACTCTAACTCCT-3' propuestos para *Trachurus murphyi* (Shubina *et al.*, 2008). El fragmento codificante para COI fue amplificado con los iniciadores propuestos por Ward *et al.*, 2005 para identificación de peces teleosteos: CHipF: 5'-TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC-3' y CHipR: 5'-ACTTCAGGGTGACCGAAGAATCAGAA-3'.

La amplificación de estos fragmentos se realizó a través de la técnica Polimerasa chain reaction (PCR), para lo cual la mezcla de reacción el volumen final de reacción fue de 25 μ l, adicionando 1.25 μ l MgCl (50 mmol L⁻¹), 5 μ l Buffer (5X), 0.5 μ l de dNTPs (10 mmol L⁻¹), 0.25 μ l de cada primers (10 mmol L⁻¹), 0.5 μ l Taq DNA polimerasa (5 U) y 2 μ l de ADN. La PCR se desarrolló en un termociclador ESCO Swift™ MaxPro bajo las siguientes condiciones: para región control se inició con desnaturalización a 95°C por 5 min, seguido de 35 ciclos de desnaturalización a 94°C por 30 seg, alineamiento a 50.4°C por 45 seg y extensión a 72°C durante 45 seg, finalizando con la extensión a 72°C por 10 min. En el caso de COI, se empleó un primer paso de desnaturalización a 95°C por 2 min y 35 ciclos así: desnaturalización a 94°C por 30 seg, alineamiento a 51°C por 30 seg y extensión a 72°C por 1 min, con un último paso de extensión a 72°C por 10 min.

Los productos de PCR se sometieron a una electroforesis en un gel de agarosa al 2%, siguiendo el mismo procedimiento del ADN genómico. Para confirmar el tamaño del fragmento se efectuó comparación directa con el marcador Hiperladder IV de 100 pb. Los productos que contenían entre 30-50 ng/ μ l de ADN fueron purificados y secuenciados en la empresa MacroGen Inc.

.1.4 Análisis de Información

Los electroferogramas de cada una de las secuencias de región control y COI fueron editados con el programa Proseq 3. Posteriormente estos se alinearon utilizando el algoritmo CLUSTAL W presente en el programa MEGA 5.0 (Tamura *et al.*, 2011); una penalidad de 15 para cada gap y 6 para la extensión de los mismos propuesta por Sivasundar *et al.*, (2001) fue utilizada con el fin de minimizar las homologías entre haplotipos. El alineamiento obtenido fue revisado visualmente y homogenizados en su longitud.

.1.4.1 Diversidad Genética

El nivel más básico de la diversidad biológica es la que se encuentra dentro de una especie y se conoce como la diversidad genética, que puede ser descrita por dos estimadores: π (pi) y Hd, la primera se refiere a la diversidad nucleotídica (Nei y Li, 1979) y la segunda como diversidad haplotípica (Kimura, 1986). En el

presente estudio la cantidad de variación genética presente en la región control y en COI para cada uno de los grupos de datos (por localidad) y el conjunto total de datos se estimó a partir π y H_d , entendida la primera como el número promedio de las diferencias de nucleótidos por sitio entre dos secuencias escogidas al azar; la segunda hace referencia a la probabilidad de que dos secuencias seleccionadas al azar sean diferentes (Nei, 1987). También fueron estimados el promedio del número de nucleótidos diferentes (k). Estos índices se calcularon en el programa DnaSP 5.10.01 (Rozas *et al.*, 2010). Este mismo programa fue utilizado para generar los archivos de entrada del programa Arlequin 3 (Excoffier y Lischer, 2010) y Network 4.6 (Fluxus Technology, 2010).

.1.4.2 Relaciones genealógicas de los haplotipos

Redes de máxima parsimonia se construyeron para los dos marcadores estudiados, con el fin de determinar las relaciones genealógicas de los haplotipos, éstas fueron generadas utilizando el método de Median-Joining implementando el software NETWORK 4.6. Los parámetros empleados fueron: épsilon de cero, peso de transiciones-transversiones 1/1, peso de caracteres 10 y el criterio de costo de conexión.

Con el fin de evaluar la relación de los haplotipos hallados para el Caribe colombiano y los publicados para otras zonas de distribución de la especie, se realizó la búsqueda de información de ADN mitocondrial en Genbank, hallándose secuencias de COI registradas para Brasil y México.

.1.4.3 Estructura genética

Con el propósito de evaluar la diferenciación genética de las poblaciones, se realizó un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) en el programa computacional Arlequin 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005). Para ambos marcadores se determinó previamente el modelo evolutivo de sustitución nucleotídica en el software Modeltest 2.3 ejecutado en PAUP 4.0 (Posada y Crandall, 1998). El programa indicó que el modelo ideal para COI es GTR con un factor de corrección de distancia-Gamma de 0. Sin embargo, debido a que en Arlequin ese modelo no está incluido, se utilizó el modelo similar de Tamura & Nei. Para el caso de región control, el modelo evolutivo fue GTR+G y Gamma=0, usándose también el de Tamura & Nei en Arlequin.

La AMOVA utiliza las frecuencias haplotípicas y el número de mutaciones entre haplotipos para calcular los estadísticos llamados phi (Φ), análogos a los

estadísticos F , que resumen el grado de diferenciación entre las divisiones de las poblaciones asociados con diferentes niveles jerárquicos definidos a priori: dentro de las poblaciones (Φ_{st}), entre poblaciones dentro de los grupos (Φ_{sc}) y entre grupos a través de un procedimiento de permutaciones no paramétricas. Este procedimiento refleja las subdivisiones geográficas más probables (Excoffier *et al.*, 1992); es así que con cada uno de los marcadores moleculares mitocondriales se procedió a efectuar el AMOVA teniendo como hipótesis que para el Caribe colombiano existen dos poblaciones separadas por la desembocadura del Río Magdalena: una hacia el sur conformada por las poblaciones muestreadas en los municipios de Tolú, San Antero y Cartagena y la segunda hacia el norte integrada por los individuos muestreados en los sectores de Barranquilla, Santa Marta y Riohacha.

Por último, con el propósito de probar si las poblaciones de *C. hippos* siguen un patrón de aislamiento por distancia, se realizó un análisis de correlación entre los valores de Φ_{st} y la distancia geográfica estimadas con Google Earth. La significancia estadística de esta relación se hizo por medio de la prueba no paramétrica de Mantel después de 10,000 permutaciones en Arlequin.

.1.4.4 Historia demográfica de las poblaciones

El test de neutralidad D de Tajima y F_s de Fu, fueron desarrollados para medir el efecto que tienen los cambios demográficos de las poblaciones sobre las secuencias de ADN. Estas pruebas evalúan si esas regiones se encuentran en equilibrio mutación-deriva; sin embargo, existen factores demográficos que pueden afectar las variaciones, dentro de las que se pueden mencionar las explosiones y reducciones poblacionales y las cuales son detectados por estos test; es así como son utilizados para realizar los análisis de demografía molecular (Tajima, 1996). Puntualmente, el test de neutralidad D mide las diferencias entre el número esperado de sitios segregantes (frecuencia de mutaciones) y la expectativa del número promedio de diferencias nucleotídicas entre secuencias del ADN muestreadas al azar. Esta prueba emplea las distribuciones normales estándar y beta para determinar si D es significativamente diferente de cero, en este sentido, la significancia de D puede estar enmarcada en las siguientes premisas: 1. Si es negativo muestra expansión poblacional; 2. Si es positivo refleja selección balanceada, con muchas mutaciones en frecuencias intermedias en la población (Tajima, 1989; Tajima, 1996). Por otra parte, el test de F_u compara el número de haplotipos observados con el número de haplotipos esperados en una muestra al azar, asumiéndose un modelo infinito sin recombinación. De acuerdo con lo descrito por Fu (1997), F_s es más sensible a la expansión demográfica, mostrando usualmente valores negativos.

Por último, luego de realizar la prueba de hipótesis de neutralidad, se proyectó la distribución de frecuencias de diferencias nucleotídicas entre los haplotipos, comúnmente conocida como distribución *mismatch*. Esto con el fin de probar si las poblaciones de *Caranx hippos* han experimentado o no una expansión demográfica (Rogers y Harpending, 1992). Es de anotar que los estudios muestran que las poblaciones que han experimentado una reciente expansión demográfica presentan una distribución “mismatch” unimodal y que aquellas que están en equilibrio demográfico exhiben una curva multimodal, reflejando de esta manera un proceso estocástico de extinción de linajes por deriva génica (Rogers y Harpending, 1992).

La significancia estadística se analizó teniendo en cuenta la prueba Ramos-Onsins y Rozas (2002), la cual desarrolla la simulación de la distribución esperada empleando la teoría de la coalescencia. Este procedimiento se efectuó con el software DnaSP 5.1.

.2 Resultados

.2.1 Diversidad genética

La región control y la región codificante para Citocromo oxidasa I fueron secuenciadas a partir de 119 y 132 muestras de individuos diferentes, resultando en un alineamiento de 520 y 1014 caracteres respectivamente, incluyendo en estos los eventos de inserción-delección y gaps introducidos a razón del alineamiento (Tabla 1). Para la región control se reconocieron un total de 116 haplotipos en las seis localidades estudiadas y 21 para COI. El número de sitios informativos parsimoniosos para estas regiones fueron de 285 y 20, respectivamente.

El porcentaje promedio de composición nucleotídica en la región control fue de A=31.26%, T=30.08%, C=22.47% y G=16.18%. La tasa de sustitución nucleotídica fluctuó entre 16.18 y 31.26 para transiciones y entre 1.31 y 2.53 para transversiones. Por su parte COI registró la siguiente composición: A = 24.42%, C = 17.90%, G = 25.91% y T = 31.77%. La tasa de sustitución nucleotídica estuvo entre 16.69 y 24.23 para transiciones y las transversiones fluctuaron entre 2.48 y 4.40.

En la tabla 2 se muestran los haplotipos encontrados para región control en las poblaciones objeto del estudio. Para este marcador se obtuvieron 113 haplotipos únicos y compartidos solo tres, dos de los cuales se encuentran en Barranquilla y otro compartido entre San Antero y Cartagena. En el caso de COI se evidencian dos haplotipos dominantes compartidos entre todas las localidades, diez únicos y nueve compartidos pero con muy baja frecuencia (Figura 2), de las poblaciones muestreadas, Barranquilla y Riohacha presentaron el mayor número de haplotipos.

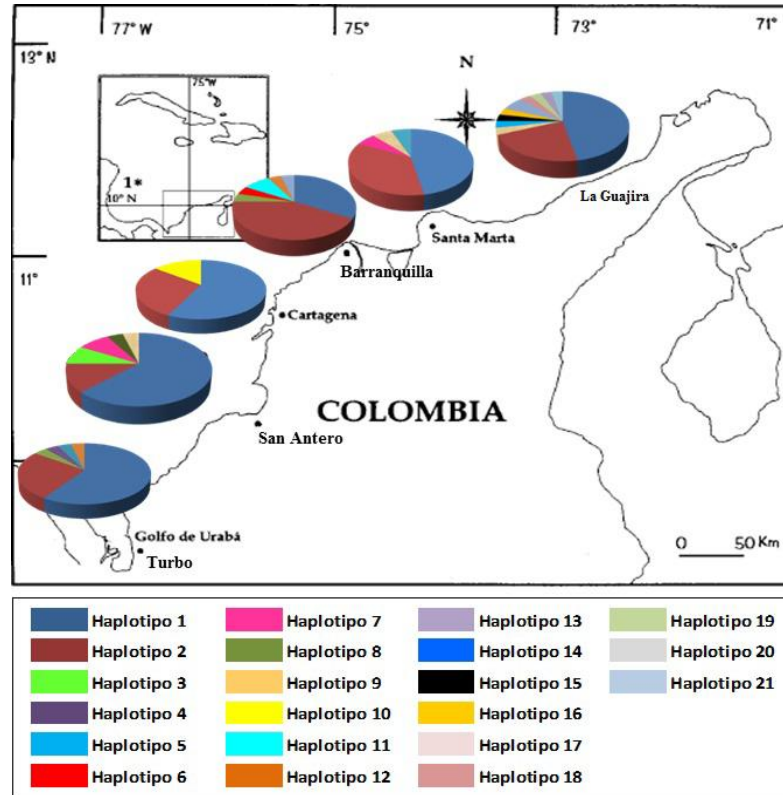
Tabla 1. Total de individuos muestreados en cada localidad y número de secuencias realizadas por tipo de marcador molecular para *Caranx hippos* en el Caribe de Colombia. N= Total de individuos colectados; RC=Total de muestras secuenciadas para Región control y COI=Total de muestras secuenciadas para Citocromo Oxidasa I.

Localidad	N	COI	RC
Turbo	29	27	23
San Antero	32	24	23
Cartagena	30	7	7
Barranquilla	31	24	20
Santa Marta	32	17	15
La Guajira	41	33	31
Total	195	132	119

Tabla 2. Haplotipos identificados con región control para cada localidad. *El valor en paréntesis corresponde a la frecuencia.

Localidad	Haplotipos región control
Turbo	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23
San Antero	24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46
Cartagena	37, 47, 48, 49, 50, 51, 52
Barranquilla	53, 54, 55, 56, 57(2)*, 58(2)*, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70
Santa Marta	71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85
La Guajira	86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116

Figura 2. Distribución geográfica de las frecuencias haplotípicas para las seis localidades muestreadas de *Caranx hippos* con el marcador COI. Los haplotipos se representan en los diferentes colores.



De acuerdo con las secuencias obtenidas para COI, la estimación de la diversidad haplotípica (H_d) mostró valores relativamente altos en las seis localidades geográficas muestreadas (≥ 0.5), por el contrario, la diversidad nucleotídica (π) para todas las poblaciones fue baja (< 0.03); de acuerdo con lo observado los valores de H_d y π no presentan algún patrón asociado con la geografía de las localidades. Estos valores en conjunto (H_d altas y π bajas) sugieren que la especie sufrió un cuello de botella poblacional seguido de un crecimiento poblacional rápido y acumulación de mutaciones. A diferencia de esto, con el marcador región control se estimaron valores altos de H_d (> 0.9) así como de π , Al igual que con COI, tampoco fue posible derivar algún patrón de π y H_d con respecto a la localización geográfica de las poblaciones; sin embargo, por el contrario a lo evidenciado con el marcador anterior, estos valores reflejan una posible estabilidad de la población de *C. hippos* con una larga historia evolutiva o bien, un contacto secundario entre linajes diferenciados (Tablas 3 y 4).

Tabla 3. Diversidad haplotípica (Hd), nucleotídica (π) y número promedio de nucleótidos diferentes (K) por población y total para el marcador Citocromo Oxidasa I de *C. hippos*.

Localidad	N	H	Hd	π	K
Turbo	27	6	0.598±0.085	0.0085±0.004	4.348±1.56
San Antero	24	6	0.601±0.108	0.0068±0.003	3.391±3.21
Cartagena	7	3	0.667±0.159	0.0106±0.006	5.429±2.41
Barranquilla	24	7	0.732±0.064	0.0096±0.005	4.913±1.780
Santa Marta	17	5	0.684±0.080	0.010±0.005	5.103±0.213
La Guajira	33	12	0.771±0.063	0.012±0.006	5.89±0.123
Total	132	21	0.685±0.001	0.01±0.000014	5.094±1.7

*N: Numero de muestras

Tabla 4. Diversidad haplotípica (Hd), nucleotídica (π) y número promedio de nucleótidos diferentes (K) por población y total para el marcador Región Control de *C. hippos*.

Localidad	N	H	Hd	π	K
Turbo	23	23	1±0.012	0.138±0.068	78.589±28.578
San Antero	23	23	1±0.012	0.097±0.048	54.245±19.725
Cartagena	7	7	1±0.076	0.167±0.094	94.524±42.011
Barranquilla	20	18	0.989±0.019	0.161±0.080	93.253±34.35
Santa Marta	15	15	1±0.024	0.147±0.074	83.162±31.681
La Guajira	31	31	1±0.008	0.156±0.076	89.120±31.687
General	119	116	0.999±0.0004	0.105±0.0004	80.815±27.395

*N: Numero de muestras

.2.2 Relaciones genealógicas de los haplotipos

Con el propósito de conocer la relación existente entre los haplotipos, se construyó una red para cada uno de los marcadores. En el caso de COI se observa la presencia de dos grupos de haplotipos separados por siete pasos mutacionales. Estos dos grupos presentan topologías diferenciadas, un grupo con el H_1 más frecuente y otros diferenciados de este por un evento mutacional; en cuanto al otro grupo, el haplotipo más frecuente fue H_2 asociado también a otros con frecuencias muy bajas. Adicionalmente, la asociación de los haplotipos no está dada por su proximidad geográfica para las diferentes localidades del Caribe colombiano, ya que se encontraron individuos representantes de los dos grupos por toda el área de estudio (Figura 3).

Teniendo en cuenta que en GenBank hay secuencias de COI registradas para México y Brasil se procedió a incluir éstas en el análisis con el fin de dilucidar si la presencia de los dos linajes estaban ligados a un ámbito de distribución geográfica más amplio; en este sentido, la red demostró que los haplotipos de Brasil se encuentran distribuidos en las dos topologías identificadas para el Caribe colombiano, ubicándose en los H_1 y el H_2, mientras que para México sólo H_1 fue común (Figura 4).

En la red de haplotipos para región control, también se evidencian los dos linajes. Al efectuar la comparación entre las diferentes poblaciones estudiadas se encontró que están mezcladas, por lo que se evidencia que tampoco existe una agrupación por su localización geográfica (Figura 5). Con base en los dos grupos evidenciados, se procedió a revisar si las muestras agrupadas en los Linajes A y B eran las mismas para los dos marcadores, encontrándose que sí hay concordancia, pues el 82.2% de las secuencias agrupadas en el linaje A de COI son las mismas agrupadas en el linaje A de región control; con el linaje B el 87% de las muestras coinciden.

Figura 3. Red de haplotipos construida por el método *median joining* para 132 secuencias de Citocromo Oxidasa I. Los círculos representan un haplotipo diferente. El tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia de los mismos.

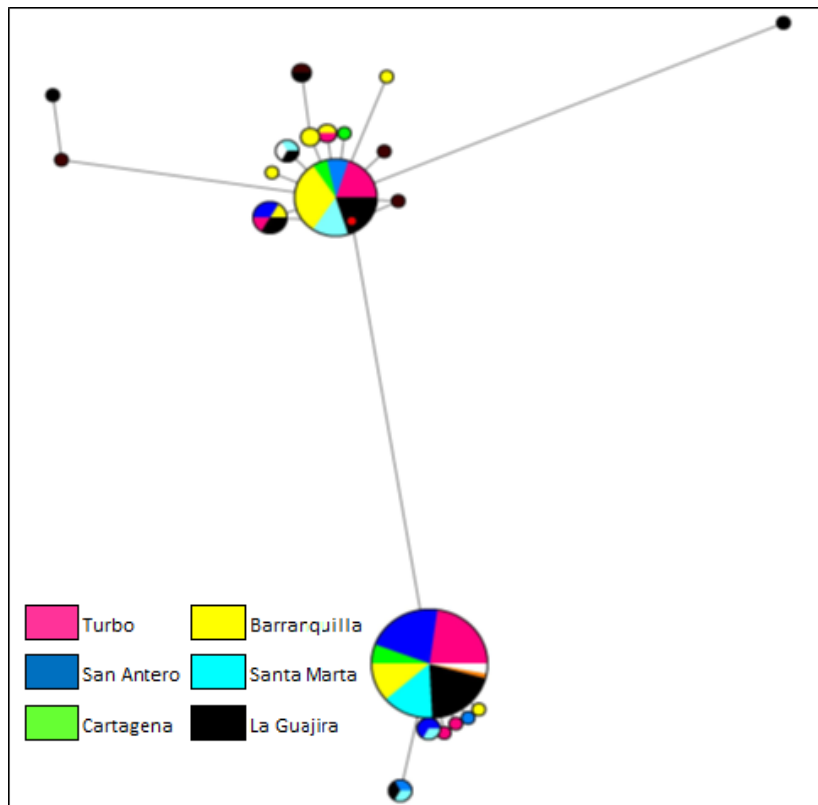


Figura 4. Red de haplotipos construida por el método *median joining* para 138 secuencias de Citocromo Oxidasa I. Los círculos representan un haplotipo diferente. El tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia de los mismos.

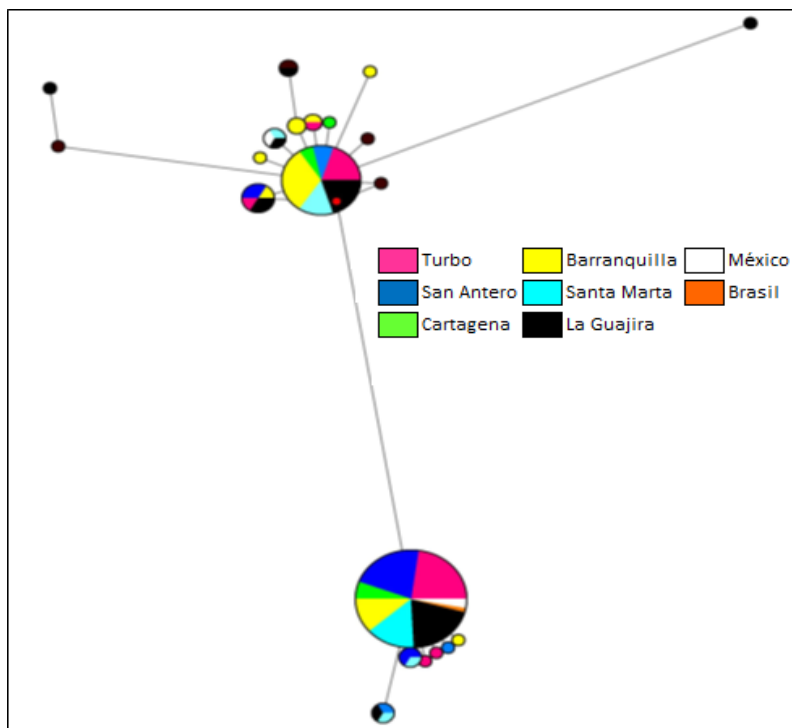
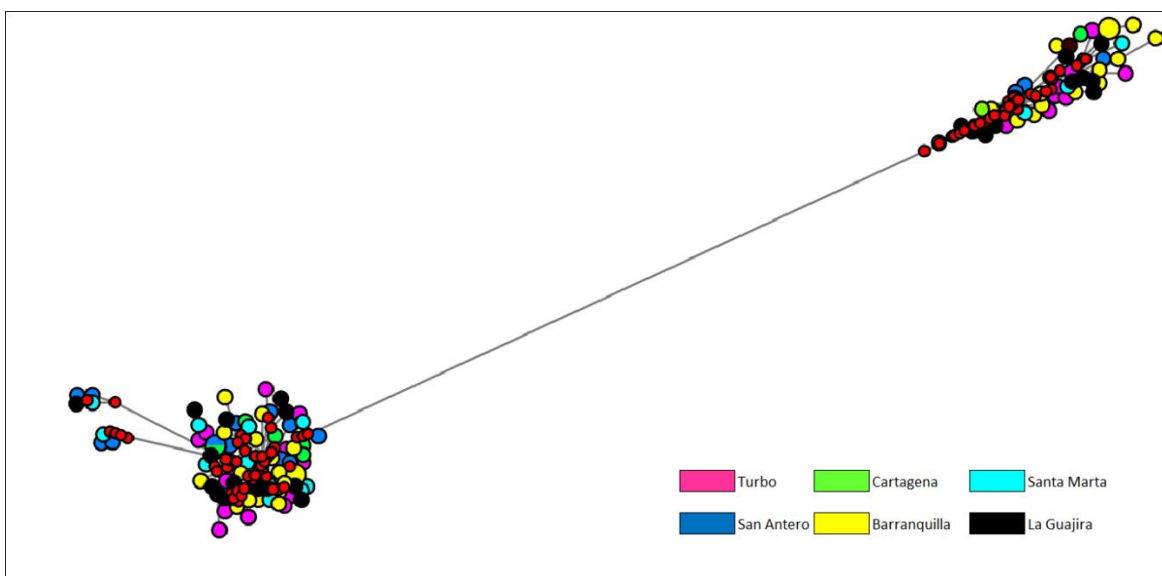


Figura 5. Red de haplotipos construida por el método *median joining* para 119 secuencias de región control. Los círculos representan un haplotipo diferente. El tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia de los mismos.



.2.3 Pruebas de Neutralidad y distribución *mismatch*

Los análisis mostraron que en todas las secuencias de región control, ambos test F_s de F_u y D de Tajima no tuvieron valores significativamente diferentes de cero ($D=P>0.05$ y $F_u=P>0.02$), indicando que la hipótesis nula de neutralidad no puede ser rechazada, es decir, las mutaciones producidas no favorecen ni desfavorecen al organismo, por tanto no se ejerce presión de selección sobre ellas (Tabla 5). Esta información es concordante con los datos de diversidad nucleotídica y haplotípica obtenidos, los cuales sugieren estabilidad de la población; sin embargo, dicha relación también propone la posible existencia de un contacto secundario entre linajes diferenciados, con base en esto y en el resultado obtenido mediante la red de haplotipos en cuanto a la existencia de dos linajes (A y B), se realizó el mismo análisis de neutralidad para cada uno de éstos con el fin de dilucidar qué pudo haber ocurrido con la población de *C. hippos*.

De acuerdo con los datos arrojados por el estadístico, ambos linajes fueron significativamente diferentes de cero ($F_u=P<0.02$; $D=P<0.05$), asumiéndose así valores negativos para los estimadores D y F_u ; en este sentido, de acuerdo con las interpretaciones descritas previamente, se puede evidenciar que los linajes pasaron por un proceso de expansión poblacional, luego de un evento de “cuello de botella”, presentándose así un exceso de variantes de baja frecuencia, es decir, un alto número de haplotipos únicos. Para corroborar ésto, los linajes fueron sometidos al análisis de distribución *mismatch*, el cual mostró que la distribución pareada de las diferencias observadas no es desigual con la frecuencia esperada tanto para el linaje A, como para el B ($R_2= 0.000$, $P\leq 0.056$ y $R_2= 0.000$, $P\leq 0.046$ respectivamente), considerándose así una curva unimodal que refleja un modelo de expansión poblacional (Figura 6); esto reafirma entonces lo arrojado por los test de neutralidad.

Tabla 5. Prueba de neutralidad de Tajima (D) y F_u 's F_s por población y por linaje con región control de *Caranx hippos*.

Localidad	Tajima D	P	Fu's FS	P
Turbo	0.382	0.715	-1.634	0.131
San Antero	-0.720	0.261	-2.438	0.076
Cartagena	1.036	0.880	1.976	0.492
Barranquilla	0.933	0.861	2.257	0.819
Santa Marta	0.770	0.827	-0.070	0.321
La Guajira	0.915	0.862	-2.815	0.072
TOTAL DE SECUENCIAS	0.552	0.734	-0.454	0.318
Linaje A	-1.467	0.005	-9.96	0.009
Linaje B	-1.781	0.01	-24.244	0.000

La prueba D de Tajima y F_s de F_u también se realizó con las secuencias de Citocromo Oxidasa I. Los valores obtenidos en este análisis para cada localidad y en conjunto para toda la población, al igual que con región control, no mostraron una diferencia significativa de cero ($D=P>0.05$ y $F_u=P>0.02$), asumiéndose que no hay alguna evidencia de cambios en el tamaño de la población, en este sentido nos encontramos bajo equilibrio neutral en donde la mayoría de los cambios evolutivos se deben a la deriva genética (Tabla 6), este resultado no concuerda con la interpretación efectuada a partir de la relación entre la diversidad haplotípica y nucleotídica, la cual refleja un posible cuello de botella en la población. No obstante, es relevante anotar que Tajima (1989) expresa que estos índices pueden ser influidos por algunos eventos tales como la selección purificadora y las reducciones poblacionales, en este sentido, dada la diferencia encontrada entre los resultados estimados para COI, se podría pensar que en este caso los datos pueden estar siendo afectados por la reducción poblacional, evento sugerido por la relación de las diversidades.

Con este marcador también se efectuó el análisis de neutralidad para cada uno de los linajes encontrados, observándose valores significativamente diferentes de cero ($D=P<0.05$ y $F_u=P<0.02$) por lo que se rechaza la hipótesis de neutralidad y se validan los datos negativos de cada linaje para ambos test, resultados que pueden estar evidenciando un proceso de expansión poblacional, en donde es poco probable que los cambios ocurridos en las secuencias (mutaciones) se pierdan; razón por la cual se efectuó la comparación de las frecuencias de diferencias pareadas observadas y esperadas (*mismatch*), registrándose para el linaje A un modelo de expansión poblacional ($R_2=0.018$, $P\leq 0.047$); por el contrario, con el linaje B, de acuerdo con lo obtenido por el estadístico, la curva observada difiere de la esperada, por lo tanto, no se podría hablar de un proceso de expansión.

Tabla 6. Prueba de neutralidad de Tajima (D) y F_u 's F_s por población y por linaje con citocromo oxidasa I de *Caranx hippos* en el Caribe colombiano.

Localidad	Tajima D	P	Fu's FS	P
Turbo	1.323	0.910	3.029	0.897
San Antero	-0.089	0.527	1.714	0.808
Cartagena	1.770	0.971	3.759	0.944
Barranquilla	1.087	0.890	2.150	0.854
Santa Marta	1.239	0.911	3.479	0.933
La Guajira	-0.478	0.388	0.589	0.635
TOTAL DE SECUENCIAS	0.808	0.766	2.453	0.845
Linaje A	-2.212	0.03	-5.351	0.014
Linaje B	-1.875	0.03	-5.891	0.000

Figura 6. Distribución de diferencias pareadas (*Mismatch*) con secuencias de región control para *Caranx hippos* encontrados para sobre un modelo de crecimiento poblacional. La línea sólida es la distribución esperada y la punteada la observada. A) Linaje A, B) Linaje B.

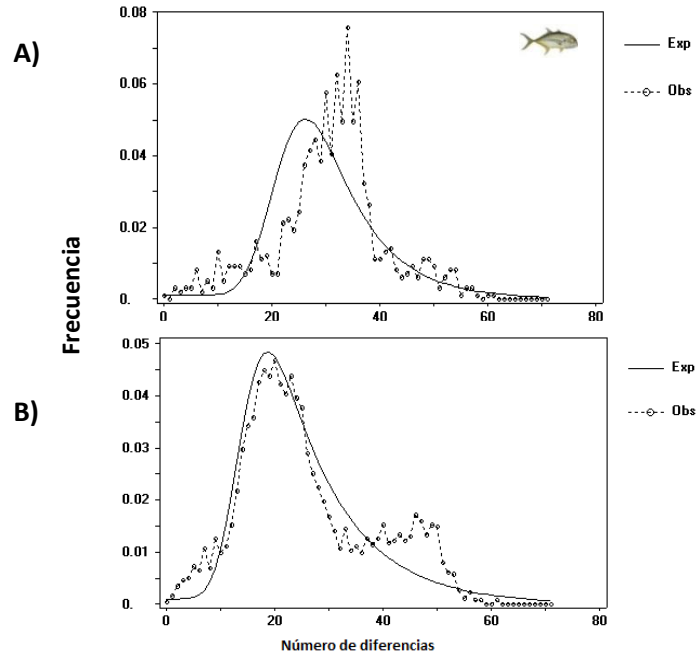
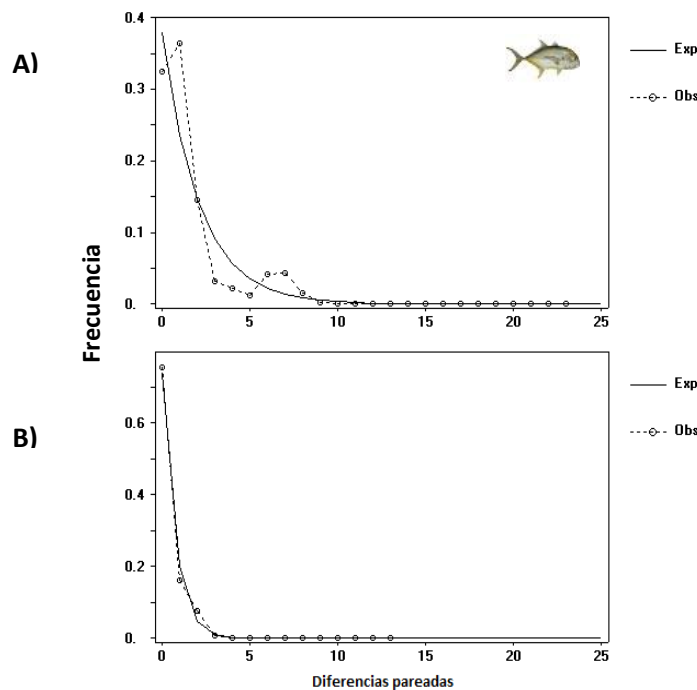


Figura 7. Distribución de diferencias pareadas (*Mismatch*) con secuencias de Citocromo oxidasa I para *Caranx hippos* encontrados sobre un modelo de crecimiento poblacional. La línea sólida es la distribución esperada y la punteada la observada. A) Linaje A, B) Linaje B.



.2.4 Estructura genética

Uno de los factores que motivó el desarrollo de la presente investigación fue el planteamiento de la hipótesis de que para el Caribe colombiano podrían existir dos poblaciones, basada en la frecuencia de tallas registradas en los diferentes puertos de desembarco de pesca artesanal, en donde se evidenciaban dos grupos de clases modales; en este sentido, se propuso una población hacia el sur del Caribe, conformada por las localidades de Turbo, San Antero y Cartagena y la otra hacia el norte, constituida por Barranquilla, Santa Marta y La Guajira. Es así que para evaluar el grado de diferenciación genética entre estos dos grupos de muestreo sugeridos a priori, se realizó un AMOVA con región control.

Los valores calculados por este análisis no mostraron una diferencia significativa entre los municipios agrupados hacia el sur con los del norte así como tampoco entre las localidades de cada grupo ($F_{ct}=0.065$, $P>0.05$; $F_{sc}=0.01$, $P>0.05$), por el contrario, las diferencias halladas fueron explicadas en un 92.3% por las variaciones dentro de las localidades estudiadas ($F_{st}=0.07$, $P<0.05$); las estimaciones de los F_{st} pareados usando el método de distancia de Tamura Nei, el cual arrojó un grado de diferenciación moderado entre Barranquilla y Turbo, así como alto para secuencias dentro de las localidades de San Antero - Barranquilla y San Antero-La Guajira, esto con base en a los criterios propuestos por Wright (1978) quien definió los valores de diferenciación genética (F_{st}) en bajos ($F_{st}<0.05$), moderados (0.05-0.15), altos (0.15-0.25) y muy altos ($F_{st}>0.25$). Las estimaciones efectuadas para las distancias entre las demás posibles combinaciones entre las localidades no resultaron significativamente diferentes entre ellas (Tabla 7).

El AMOVA realizado con COI también reveló que las diferencias pueden estar explicadas en un 91.7% por las variaciones dentro de las localidades, pues entre los grupos analizados y entre las localidades dentro de los grupos no se evidenciaron diferencias significativas ($F_{ct}=0.088$, $P>0.05$; $F_{sc}= -0.005$, $P>0.05$). Las distancias genéticas pareadas mostraron que las diferencias están dadas entre las localidades de Barranquilla – Turbo, San Antero – Barranquilla y San Antero-La Guajira ($P\ll 0.05$); este resultado fue concordante con el estimado para región control (Tabla 8).

Tabla 7. Valores de F_{st} pareados con el marcador región control, usando el método de distancia Tamura – Nei entre los sitios de muestreo para el Caribe colombiano.

	Turbo	San Antero	Cartagena	Barranquilla	Santa Marta	La Guajira
Turbo	0					
San Antero	0.022	0				
Cartagena	-0.039	0.091	0			
Barranquilla	0.096	0.2523*	-0.030	0		
Santa Marta	-0.028	0.042	-0.081	0.05138	0	
La Guajira	0.016	0.14247*	-0.059	-0.00047	-0.01036	0

*Pvalor <0.05

Tabla 8. Valores de F_{st} pareados con el marcador citocromo oxidasa I, usando el método de distancia Tamura – Nei entre los sitios de muestreo para el Caribe colombiano.

	Turbo	San Antero	Cartagena	Barranquilla	Santa Marta	La Guajira
Turbo	0					
San Antero	0.005	0				
Cartagena	-0.069	0.041	0			
Barranquilla	0.114*	0.259*	-0.020	0		
Santa Marta	-0.032	0.050	-0.104	0.033	0	
La Guajira	0.034	0.137*	-0.069	-0.013	-0.019	0

*Pvalor <0.05

Teniendo en cuenta que el análisis anterior mostró que no existen diferencias entre los dos grupos establecidos, se procedió a realizar el análisis de varianza molecular considerando cada una de las localidades como parte de una misma población tanto para COI, como para región control. En este caso los resultados observados para ambos marcadores fueron similares, ya que no se encontraron diferencias significativas entre las localidades ($P=0.049\pm 0.005$ y $P=0.035\pm 0.005$), sin embargo, dentro de ellas se logra evidenciar cierto grado de diferenciación, siendo San Antero la localidad con un mayor grado de distancia en comparación con los demás áreas estudiadas ($F_{st}=0.06$ para ambos marcadores). En la tabla 9 se presentan los valores de las distancias genéticas pareadas con los dos marcadores, para las cuales se halló un grado de diferenciación alto entre Turbo –Barranquilla, San Antero-Barranquilla y San Antero-La Guajira.

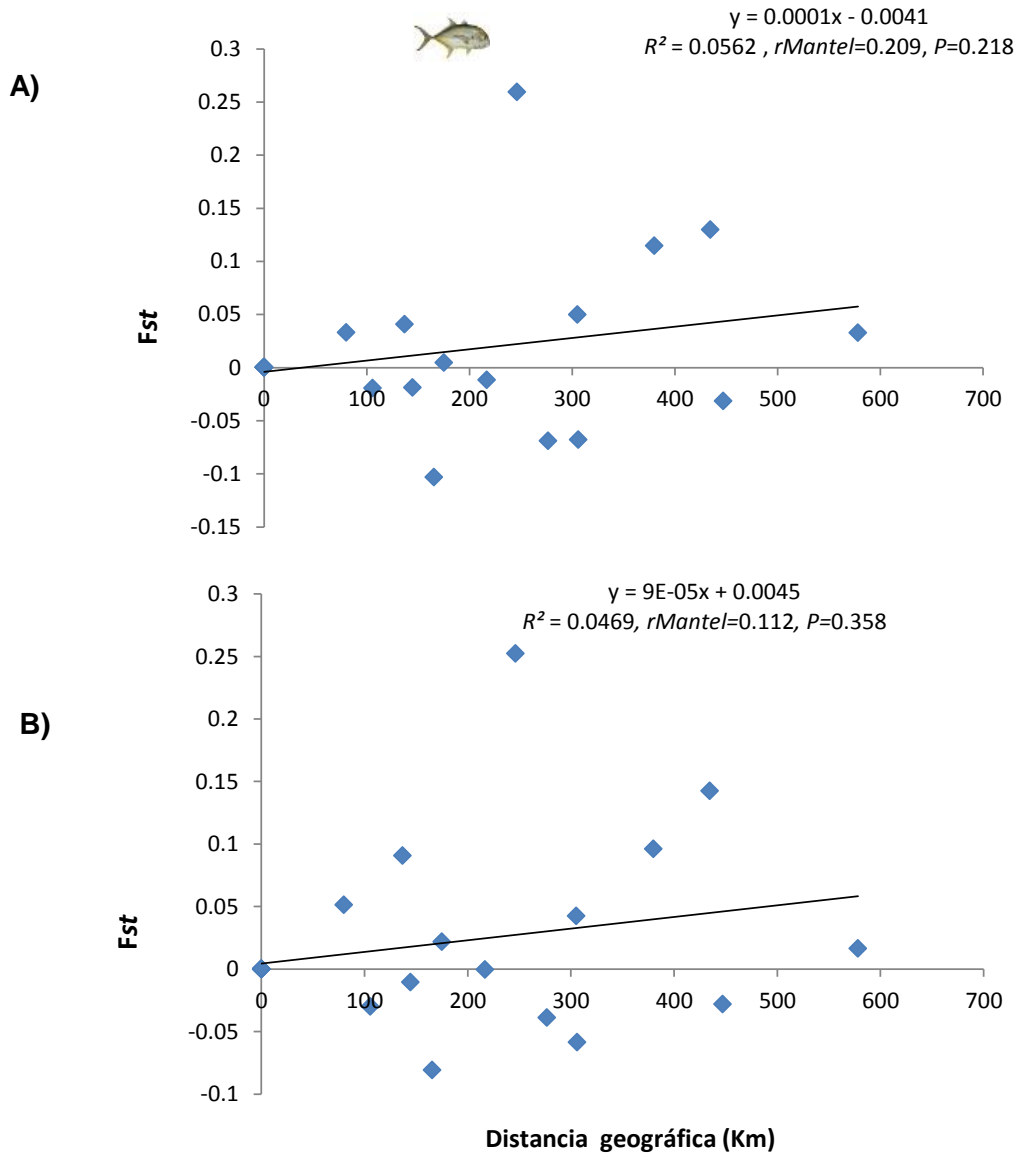
Tabla 9. Valores de Fst pareados con los marcadores región control y Citocromo oxidasa I, usando el método de distancia Tamura – Nei entre los sitios de muestreo para el Caribe colombiano, considerando la población de *C. hippos* como una sola.

COI						
	Turbo	San Antero	Cartagena	Barranquilla	Santa Marta	La Guajira
Turbo	0					
San Antero	0.004	0				
Cartagena	-0.069	0.041	0			
Barranquilla	0.114*	0.259*	-0.020	0		
Santa Marta	-0.032	0.050	-0.103	0.03297	0	
La Guajira	0.033	0.129*	-0.068	-0.01171	-0.01884	0
Región Control						
	Turbo	San Antero	Cartagena	Barranquilla	Santa Marta	La Guajira
Turbo	0					
San Antero	0.022	0				
Cartagena	-0.039	0.091	0			
Barranquilla	0.096*	0.252*	-0.030	0		
Santa Marta	-0.028	0.042	-0.081	0.05138	0	
La Guajira	0.016	0.142*	-0.059	-0.00047	-0.01036	0

*Pvalor <0.05

Por último y teniendo en cuenta que entre algunas localidades existen diferencias genéticas significativas, se realizó el test de Mantel con el fin de determinar si las muestras por localidades presentan algún patrón de aislamiento por distancia. Con base en esto, la relación entre las distancias genéticas y geográficas entre las poblaciones para cada uno de los marcadores empleados en el estudio mostró que no hay una relación significativa ya que en el caso de región control el estimado de r Mantel fue 0.112 con $P=0.357$ y para COI el r Mantel fue de 0.209 con $P=0.218$; por consiguiente las poblaciones no presentan un modelo de aislamiento por distancia, por lo que su asociación es resultado del azar (Figura 8 A y B).

Figura 8. Correlación entre las diferenciaciones genéticas (F_{st}) y las distancias geográficas entre las localidades objeto de estudio, usando los marcadores A) Citocromo oxidasa I y B) Región control de *Caranx hippos*.



.3 Discusión

.3.1 Consideraciones generales

El conocimiento del grado de variabilidad y estructura de las poblaciones a partir del uso de herramientas a nivel genético, en donde se emplean análisis de ADN mitocondrial y microsátélites, han permitido explicar las diferencias en los rasgos de historia de vida de las especies, las cuales son observadas en características como las tasas de crecimiento, la fecundidad, la abundancia y distribución espacial, factores que contribuyen a su capacidad de adaptación a largo plazo, la existencia y la resistencia a las perturbaciones antropogénicas y ambientales. De ahí que su conocimiento y comprensión sea de vital importancia tanto para el avance de la ciencia, como para planear estrategias de aprovechamiento y conservación de las especies y recursos genéticos.

Esta herramienta se ha empleado en el desarrollo de múltiples investigaciones para muchas especies y/o recursos biológicos, dentro de las que cabe destacar el grupo de los peces y para este caso los marinos. De hecho, el estudio morfológico, comportamental, ecológico y biogeográfico de las especies de peces marinos suministra información relevante sobre la estructura de la población y aún factores más relevantes como el flujo de genes, la desviación del equilibrio genético, así como la selección natural, dan cuenta de la relación entre las fuerzas micro y macro evolutivas y su interrelación con las especies (Bohonak, 1999).

Con base a lo expuesto, los niveles de variabilidad y estructura genética han permitido identificar la tendencia poblacional en peces marinos; para el caso de los pelágicos, los cuales poseen usualmente una tasa alta de fecundidad, poblaciones de gran tamaño y un alto grado de dispersión de huevos, larvas e individuos adultos, así como también la probable continuidad de su ambiente, se ha podido dilucidar que tienen un bajo nivel de estructuración poblacional ya que intercambian de 10 a 100 veces más inmigrantes por generación que otras especies de peces, tales como las dulceacuícolas (Ward *et al.*, 1994; Borsa, 2003). Sin embargo, en algunas investigaciones realizadas en carángidos, que viene siendo la familia que atañe a la presente investigación, se ha evidenciado la

existencia de elementos regionales y geográficos que influyen a las poblaciones, limitando su conectividad y flujo génico, llevándolas al punto de una subestructuración y diferenciación poblacional. Tal es el caso de *Trachurus trachurus*, para la cual Karaïskou *et al.* (2004) documentaron la presencia de dos divisiones genéticas, una constituida por la población europea, agrupada sin alguna evidencia de restricción geográfica, y la otra correspondiente al área africana. Esta situación fue explicada por el establecimiento de la barrera geográfica debido al estrecho de Gibraltar, el cual, a pesar de representar un corredor que permite el flujo genético entre el Mediterráneo y el Atlántico, para las especies el sólo hecho de pertenecer a áreas disímiles las hace reaccionar de forma diferente a las condiciones oceanográficas, haciendo en este caso, que se estructuren dos poblaciones.

Este tipo de evidencias, así como la influencia de la explotación pesquera sobre las variaciones genéticas de las poblaciones, estimularon la evaluación de la estructura poblacional del jurel *C. hippos* para el Caribe colombiano, pues ésta es una especie que a pesar de no presentar una gran importancia económica a nivel nacional, sí lo es regionalmente, constituyéndose en la base de la economía de las comunidades asentadas en La Guajira, Santa Marta, Barranquilla, Cartagena y el Golfo de Urabá. Así mismo, es una especie que está compartida con otros países como Brasil, Venezuela, Panamá Nicaragua, Honduras y México, entre otros, y de la cual no se conoce su estructura poblacional y aún no se han establecido las pautas de manejo para su sustentabilidad. Es así como esta primera evaluación propuesta para nuestro país permite dilucidar aspectos relevantes que abonarían al terreno del conocimiento ecológico de *C. hippos* y a su vez brindaría ideas para el establecimiento de estrategias de manejo.

.3.2 Patrón de diversidad genética en *Caranx hippos*

Validadas las estimaciones, se puede decir que los resultados obtenidos de diversidad genética con ambos marcadores mostraron que *C. hippos* presenta una alta diversidad haplotípica, sin embargo, muchos de los haplotipos se muestran con baja frecuencia, especialmente para región control, en donde el 98% de estos son únicos dado probablemente por la alta variabilidad de esta región del ADN mitocondrial (Avise *et al.*, 1987). Las explicaciones para la ocurrencia de estas características pueden encontrarse en los grandes tamaños de las poblaciones, factor que, aunado a la longevidad de la especie, posiblemente causa una retención de haplotipos (Bucklin y Wiebe, 1998). Este probablemente es el caso de *C. hippos* ya que, según Caiafa *et al.* (2011), ésta es una especie longeva, registrando un edad máxima de alrededor de 14 años con una tasa de crecimiento lenta $K=0.38 \text{ año}^{-1}$.

Dicho rasgo ha sido descrito para muchas especies marinas dentro de las que cabe mencionar algunas pertenecientes a la familia Carangidae, por ejemplo

Karaiskou *et al.* (2004) observaron en su análisis efectuado con región control para *Trachurus trachurus* valores de Hd entre 0.64 y 0.89 para las diferentes áreas de estudio en Europa, mientras que para esta misma especie, en la misma área de estudio, Comesaña *et al.* (2008) estimaron Hd entre 0.95 y 0.97; así mismo, para *T. mediterraneus*, también Karaiskou *et al.* (2004) registraron Hd entre 0.73 y 0.82 y con *T. piaractus* los datos obtenidos variaron por zona entre 0.77 y 0.92. Por su parte, Santos *et al.* (2010) documentaron un valor de Hd=0.69 para *Caranx ignobilis* y *C. melampygus* en las islas de Hawaii, a partir de la extracción de ADN mitocondrial codificante para ATPasa6 y ATPasa 8.

De otro lado, los niveles de diversidad nucleotídica para cada uno de los marcadores fueron diferentes entre sí, puesto que COI para toda el área de estudio arrojó un valor bajo ($\pi = 0.01$), mientras que con región control el dato fue alto ($\pi = 0.10$). Para interpretar estos resultados en conjunto con la diversidad haplotípica, es importante que se tenga presente que los marcadores mitocondriales, dadas sus características de presentar una alta tasa de sustitución de bases en comparación con el ADN nuclear, permiten hacer inferencias acerca de los procesos históricos y demográficos que han moldeado la estructura genética de las poblaciones (Avice, 1987; Brown *et al.*, 1979; Vawter y Brown, 1986; Wolfe *et al.*, 1987).

A partir de esto, en nuestro caso, para COI y región control se revelan sucesos históricos y demográficos diferentes por tanto que los valores altos de diversidad haplotípica y nucleotídica en región control son típicos en poblaciones estables con una historia evolutiva larga o son el resultado del empalme secundario entre poblaciones que fueron aisladas geográficamente y que posteriormente sufrieron un proceso de expansión. Este indicio es concordante con el registrado por Comesaña *et al.* (2008) para *T. trachurus* y por Santos *et al.* (2010) para *C. ignobilis* y *C. melampygus*. Por el contrario, COI da a entender que *C. hippos* pasó por un evento que provocó la disminución drástica de la población (cuello de botella) y posteriormente tuvo un crecimiento rápido con la consecuente acumulación de mutaciones (Grant y Bowen, 1998). Este mismo evento se registró para las tres especies de *Trachurus* mencionadas anteriormente, resultando para Citocromo b una baja diversidad nucleotídica.

.3.3 Relaciones genealógicas de los haplotipos, test de neutralidad distribución *mismatch*

Los resultados de la red de haplotipos con ambos marcadores sugieren la existencia de dos topologías, las cuales no mostraron una asociación geográfica ya que ambos fueron agrupados juntos en cada una de las localidades estudiadas para Colombia, por lo que se puede inferir que para *C. hippos* cohabitan dos linajes; esto es aún más evidente al observarse la red de haplotipos que involucra

secuencias de Brasil y México, ya que los dos linajes hallados también se encuentran distribuidos en dichas regiones, lo que fortalece la premisa de que esta especie no presenta especificidad por alguna región geográfica. Es así que este hecho puede estar favorecido por principios biológicos propios de la especie, como la migración y alta capacidad de dispersión, por factores ecológicos, como el dimensionamiento de un área geográfica ilimitada, y aspectos ambientales, como la ocurrencia de corrientes marinas, la cuales en conjunto favorecen el flujo genético.

Esta condición es concordante con lo documentado para otras especies de carángidos en donde, por ejemplo, para *Decapterus roselli* en un estudio realizado con citocromo b por Rohfritsch y Borsa (2005) se evidenció la coexistencia de tres linajes; así mismo, indicaron que la frecuencia de estos linajes pudo deberse a un aislamiento geográfico en el pasado seguido de un contacto secundario. De modo similar Santos *et al.* (2010) observaron que *C. ignobilis* y *C. melampygus* tienen dos linajes con frecuencias diferentes en Hawaii, demostrando que no existe una asociación geográfica entre estos.

Con los resultados obtenidos y discutidos hasta el momento y teniendo como base el concepto parsimonioso de que COI por ser una región conservada refleja eventos más antiguos que región control, siendo ésta la porción del ADN mitocondrial de mayor evolución (Avice *et al.*, 1987; Avice, 2000; Caccone *et al.*, 1996), se propone entonces que *C. hippos* estuvo conformada por una sola población que por algún suceso ambiental y/o geográfico fue diezmada y fragmentada dando origen a dos linajes los cuales no duraron el tiempo suficiente para lograr diferenciarse en una nueva especie y que posteriormente hubo un nuevo contacto poblacional a partir de un proceso de expansión, viéndose esto reflejado en la coexistencia de las dos topologías.

Lo anterior se encuentra sustentado en los resultados obtenidos de las pruebas de neutralidad D de Tajima y F_s de Fu's, en donde se hallaron para cada linaje evidencias de un proceso de rápido crecimiento poblacional apoyado en los valores negativos calculados con los dos marcadores moleculares; esto también fue revelado por las curvas *mismatch*, reforzándose de esta forma la conjetura propuesta. Los cuellos de botella, seguidos de expansiones demográficas, dejan una huella genética en las poblaciones existentes en la forma de un aparente equilibrio entre la mutación y la deriva genética, por el que se suelen observar unos cuantos haplotipos compartidos con frecuencias altas y haplotipos poco frecuentes que difieren de los otros por unos pocos cambios mutacionales (Bas, 1995).

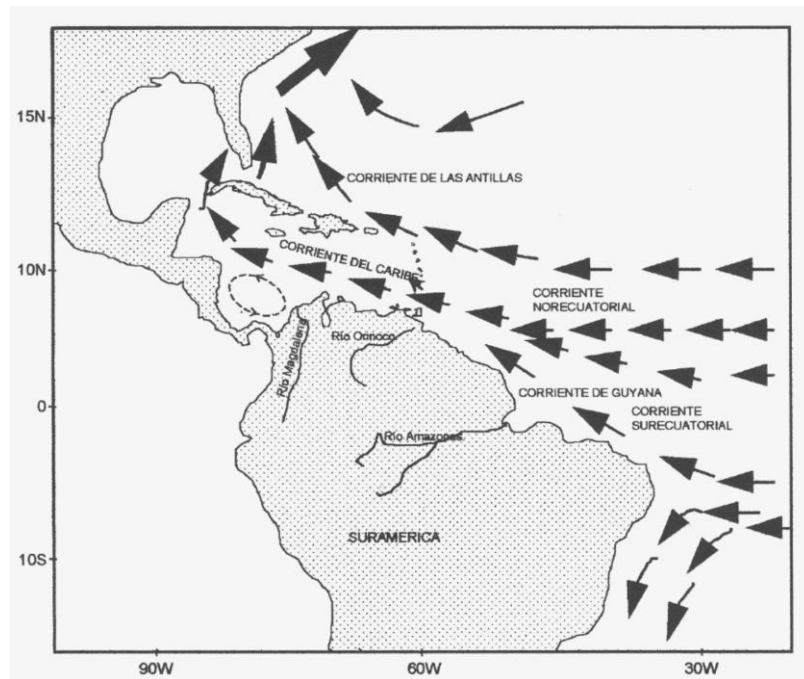
Con lo anterior, se podría pensar que estos sucesos de contracción y expansión poblacional pudieron estar asociados a las fuertes oscilaciones climáticas

ocurridas en el Pleistoceno, cuando los periodos de glaciaciones afectaron las poblaciones llevándolas a un descenso en su tamaño seguido de un crecimiento rápido, sin embargo, se hace necesario complementar esta investigación con un mayor número de secuencias por localidad y el desarrollo del reloj molecular para esta especie. Es de subrayar que esta idea está fundamentada en el hecho que actualmente es aceptado que la frecuencia de las oscilaciones climáticas del periodo en mención ha tenido una profunda influencia sobre la distribución de las diferentes especies. De este modo, se reconoce que durante la última glaciación las regiones templadas fueron cubiertas de hielo, obligando a las especies a desplazarse hacia zonas geográficas que brindaran resguardo (Hewitt, 2000; Rohlfritch y Borsa, 2005). Así mismo, las regiones tropicales y subtropicales también experimentaron cambios en la temperatura ambiental, documentándose también el desplazamiento de las especies. Más adelante, durante los periodos cálidos, algunas de estas especies confinadas o aisladas se redistribuyeron extendiéndose a áreas que previamente no habían habitado, o por el contrario se aislaron aún más, terminando por desaparecer (Hewit, 2004).

Adicionalmente, en la actualidad algunos aspectos ambientales y oceanográficos pueden favorecer este “patrón” dentro de los que se destacan los vientos estacionales y las corrientes marinas (Landínez-García *et al.*, 2009). En este sentido, en el mar Caribe existen dos tipos de corrientes marinas estacionales que pudieron estimular el flujo genético entre poblaciones separadas geográficamente y consecuentemente la amalgama entre linajes; dichas corrientes son las superficiales y la ascensional. Entre las primeras hay dos principales que bordean alternadamente la costa colombiana, una en sentido este-oeste, la corriente Caribe (Jimeno, 1994) que podría estar desplazando larvas provenientes de Venezuela y Brasil y la otra corriente otra con sentido suroeste-noreste conocida como la contracorriente de Panamá-Colombia, la cual podría arrastrar los originarios de Panamá, a esto se le suma que las corrientes pueden favorecer procesos migratorios en donde individuos del Golfo de México podrían desplazarse hacia Colombia, tal como se puede inferir con lo observado en la red de haplotipos. Es de anotar que ambas corrientes obedecen al patrón de vientos dominantes de la época, por ejemplo la corriente Caribe con los Alisios que proceden del noreste-este y la contracorriente con los vientos del suroeste-oeste (figura 3) (Jimeno, 1994; Andrade, 2001).

Figura 3. Corrientes marinas presentes para el Caribe colombiano.

*Tomada de <http://www.venemia.com/Caribe/CariGeog/CorrientesMarinas.jpg> y Andrade-Amaya, 2001.



.3.4 Estructura genética poblacional

Los análisis de estructura genética de *Caranx hippos* realizados con ambos marcadores, dieron a conocer que para el Caribe colombiano hay una sola población, sugiriendo que las diferencias están dadas por variaciones dentro de las poblaciones más no entre las localidades del norte y las del sur, en este sentido, nos hallamos frente a una población panmíctica, es decir, una comunidad de intercambio genético en la que existe apareamiento aleatorio. Así mismo, los índices de fijación F_{st} no dieron cuenta de una variación significativa entre localidades, resultando en que esta especie no muestra un patrón de distribución geográfico selectivo. Este fenómeno puede ser comúnmente atribuido a los altos niveles de flujo genético como resultado de una gran habilidad de dispersión de las especies propias de ambientes marinos y el hecho de que las áreas marinas son hábitats casi ilimitados y por lo tanto, tiene lugar un constante intercambio de migrantes (Árnason y Pálsson, 1996; Vis *et al.*, 1997).

En resumen, el flujo génico entre poblaciones tiende a reducir las diferencias entre grupos locales, independientemente de la deriva génica o la intensidad de la selección natural, de tal modo que si el flujo génico es alto las poblaciones presentarán cierto grado de homogeneidad y una baja diferenciación genética (Stalkin y Hudson, 1991). Este tema del flujo génico ha sido muy discutido en

procesos de diferenciación poblacional en peces, indicando que los aislamientos por distancia o, por el contrario, la ausencia de estructura poblacional se deben a una restricción en el flujo de genes o a ambientes que favorecen la conectividad respectivamente, ambos dados por factores ecológicos, históricos y demográficos (Borsa, 2003; Karaïskou *et al.*, 2004; Cimmaruta *et al.*, 2008; Landínez-García *et al.*, 2009). Dentro de estos factores se destacan el favorecimiento del flujo genético por efecto de las corrientes marinas (Landínez-García *et al.*, 2009).

Ahora bien, estos resultados son corroborados por el test de aislamiento geográfico realizado con cada uno de los marcadores moleculares, registrándose baja correlación entre las diferencias genéticas y las distancias geográficas. Sin embargo, es importante resaltar que en dicho análisis se hallaron algunas diferencias pareadas entre San Antero – Barranquilla, San Antero – La Guajira con COI y región control, sumadas a estas la diferencia entre Turbo – Barranquilla, lo que probablemente esté explicado por la presencia del mayor número de haplotipos únicos hallados en estas zonas y los cuales pueden ser resultado del arrastre de individuos de otras regiones por acción de las corrientes marinas, siendo factible en este sentido que los haplotipos únicos encontrados en La Guajira sean más afines con poblaciones brasileras, por influencia de la corriente del Caribe, mientras que Turbo y San Antero presenten mayor frecuencia de haplotipos procedentes de Panamá, Costa rica e incluso México.

Con lo anteriormente descrito, para el gran Caribe se podría proponer la posible existencia de dos grupos genealógicos, uno correspondiente al golfo de México y otro para la región de las Guayanas y Brasil, las cuales por procesos migratorios que responden a etapas reproductivas y alimentarias pueden estarse mezclando en el Caribe colombiano, pues la especie probablemente está cumpliendo alguna de dichas fases en las localidades diferenciadas. Sin embargo, para determinar esto sería necesario realizar un estudio más amplio en donde se involucren un mayor número de muestras de otros países, incluyendo la península de Yucatán, las Guayanas y Brasil.

Finalmente, las deducciones hechas en este último aparte son concordantes con las investigaciones realizadas para especies de carángidos distribuidos en Europa, India y Hawaii, en donde se evidenció que para *T. mediterraneus*, *T. piaractus*, *C. melampygus*, *C. ignobilis* y *Decapterus russelii* no existe una pronunciada estructura filogeográfica. Por el contrario, con *T. trachurus* si se halló estructuración poblacional definiéndose dos grupos, uno que incluye las poblaciones europeas agrupadas sin evidencia de diferenciación geográfica entre ellas y la otra es la africana (Karaïskou *et al.*, 2004; Cimmaruta *et al.*, 2008).

.4 Conclusiones

El Jurel aleta amarilla *Caranx hippos* en el Caribe colombiano, presenta una alta diversidad haplotípica, registrándose para el primer marcador en 0.99 y para el segundo en 0.68; sin embargo, la diversidad nucleotídica difiere para cada uno de éstos siendo para COI baja ($\pi=0.01$) y en región control alta ($\pi =0.1$). Al analizar la relación genealógica de los haplotipos hallados con estas dos regiones del ADN mitocondrial, se encontraron dos linajes que no muestran una diferenciación ligada con zonas geográficas.

Estos datos aunados con los resultados de los test de neutralidad brindaron las herramientas para inferir que probablemente *C. hippos* atravesó por acontecimientos históricos diferentes en donde se cree que hubo un proceso de disminución del tamaño poblacional (cuello de botella) y un aislamiento que dio origen a dos linajes, los cuales no lograron diferenciarse y posteriormente por un suceso de expansión poblacional lograron unificarse. Así mismo, se logra determinar que no existe una asociación a una región determinada. En este sentido, se hizo evidente con el análisis molecular de varianza que la especie no presenta una estructura poblacional ligada a una diferenciación por distancia geográfica, pudiéndose de esta forma establecer que en el Caribe colombiano la especie está conformada por una sola población panmíctica.

.5 Recomendaciones

Para conocer y corroborar algunas hipótesis propuestas como es el caso de la era geológica en la que sucedieron los eventos de reducción y expansión poblacional, se hace necesario el desarrollo de investigaciones más detalladas que permitan hacer uso de la herramienta del reloj molecular.

Así mismo, sería pertinente ampliar el estudio de estructuración involucrando secuencias de ADN mitocondrial que incluyan individuos de toda el área de distribución de la especie, lo cual a su vez permitiría determinar las unidades de manejo.

Por último, se recomienda realizar estudios microsatélites con el fin de dilucidar la historia reciente de la población.

.6 Bibliografía

Acevedo, R. L y Gutiérrez, M.L. 1999. Algunos aspectos reproductivos del toyo *Rhizoprionodon porosus* (1831) (Elasmobranchii: Carcharhinidae) en el sector de Bocas de Ceniza, Caribe colombiano. Tesis de pregrado en Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Atlántico, Barranquilla. 84 p.

Álvarez-León. R. 2002. Capturas comerciales con palangre en la zona económica exclusiva frente a la Guajira, Caribe de Colombia. *Revista de Biología Tropical* 50(1): 227-231.

Andrade Amaya, C.A. 2001. Las corrientes superficiales en la cuenca de Colombia observadas con boyas de deriva. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias exactas* 25(96): 321-335.

Árnason, E. y Palsson, S. 1996. Mitochondrial cytochrome b DNA sequence variation of Atlantic cod *Gadhus morhua*, from Norway. *Molecular Ecology* 5:715–724.

Avice, J.C.; Arnold J.; Martin B.R., Bermingham E.; Trip L.; Neigel J.E.; Reeb C. A. y Saunders N.C. 1987. Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Reviews* 18:489-562 p.

Avice J. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge.

Bas, C. 1995. Ecological structures: expansion and replacement. *Scientia Marina* 59:373–380.

Baums, I.B., Miller, M.W. y Hellberg, M.E. 2005. Regionally isolated populations of an imperiled Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Molecular Ecology* 14: 1377–1390.

Beltrán Turriago, C.S. y Villaneda Jiménez, A.A. 2000. Perfil de la pesca y la acuicultura en Colombia. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura – INPA.

Bohonak, A.J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *Quarterly Review of Biology* 74: 21-45.

Borsa P. 2003. – Genetic structure of round scad mackerel *Decapterus macrosoma* (Carangidae) in the Indo-Malay archipelago. *Marine Biology* 142, 575-581.

Bucklin, A. y Wiebe, P.H. 1998. Low mitochondrial diversity and small effective population sizes of the copepods, *Calanus finmarchicus* and *Nannocalanus minor*: possible impact of climatic variation during recent glaciation. *Journal of Heredity* 89: 383–392.

Brown, W.M., M. George, Jr., y A.C. Wilson. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 76: 1967-1971

Caccone, A., García, B.A. y Powell, J.R. 1996. Evolution of the mitochondrial DNA control region in the *Anopheles gambiae* complex. *Journal of Insect Molecular Biology* 5:51-59.

Caiafa-Hernández, I., Narváez B., J., y Borrero F., S. 2011. Algunos aspectos de la dinámica poblacional del jurel *Caranx hippos* (pisces: carangidae) en Bocas de Ceniza, Caribe colombiano. *Revista MVZ Córdoba* 16(1): 2324-2335.

Cervigón, F. 1993. Los peces marinos de Venezuela. Volumen 2. Fundación Científica Los Roques, Caracas. 497 p.

Cimmaruta, R., Bondanelli, P., Ruggi, A. y Nascetti, G. 2008. Genetic structure and temporal stability in the horse mackerel (*Trachurus trachurus*). *Fisheries Research* 89: 114-121.

Comesaña, A., Martínez Areal, M., y Sanjuan, A. 2008. Genetic variation in the mitochondrial DNA control región among horse mackerel (*Trachurus trachurus*) from the Atlantic and Mediterranean areas. *Fisheries Research*, 89:122-131.

Correa Rendón, J.D. y Palacio Baena, J.A. 2008. Ictiofauna de las areas de manglar en las bahías Turbo y el Uno, Golfo de Urabá (Caribe Colombiano). *Gestión y Ambiente* vol. 11, núm. 3.

Duarte, L.O.; Gómez-Canchong, P.; Manjarrés, L.; García, C.B.; Escobar, F.D; Altamar, J.; Viaña, J.E.; Tejada, K.; Sánchez, J. y Cuello, F. 2006. Variabilidad circadiana de la tasa de captura y la estructura de tallas en camarones e ictiofauna acompañante en la pesquería de arrastre del Mar Caribe de Colombia. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 34(1): 23-42.

Excoffier, L., Smouse, P.E., y Quattro, J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.

Excoffier, L.G. Laval y S. Schneider. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.

Excoffier, L.G y H.E. Lischer. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. 10: 564-567.

Fernández-Cordeiro, A. y Bañón-Díaz, R. 1997. Primera cita del jurel dentón *Pseudocaranx dentex* (Bloch & Schneider en Schneider, 1801) en aguas de Galicia (noroeste ibérico). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr* 13 (1 y 2): 87-90.

Fluxus Technology. 2010. Network © Copyright FluxusTechnology Ltd, 1999–2012.

Franco, A. 2005. Oceanografía de la ensenada de Gaira: El Rodadero, más que un centro turístico en el Caribe Colombiano. Fundación Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá. 49 p.

Fu, Y.X. 1997. Statistical tests of neutrality against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147:915–925.

García, C.B. y Contreras, C.C. 2011. Trophic levels of fish species of commercial importance in the Colombian Caribbean. *Revista de Biología Tropical* 59. No.3.

Grant, W.S. y Bowen, B.W. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity* 89:415-426.

Graves, J.E. 1996. Conservation genetics of fishes in the pelagic marine realm. En: Rocha Olivares; Bobadilla Jiménez, Ortega García, Saavedra Sotelo, Sandoval Castillo. 2006. Variabilidad mitocondrial del Dorado *Coryphaena hippurus* en poblaciones del Pacífico. *Ciencias Marinas* Vol 32, 569-578.

Graves, J.E. 1998. Molecular insights into the population structures of cosmopolitan marine fishes. *Journal of Heredity* 89: 427 – 437.

Gray, J.S. 1997. Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodiversity and Conservation* 6:153 – 175.

Grijalba-Bendeck, M.; Polo-Silva, C. y Acero P., A. 2007. Una aproximación a la abundancia de los batoideos capturados artesanalmente en Santa Marta (Colombia). Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras 36 251-268.

Grijalba-Bendeck, M.; Novoa Pabón, A.M.; Bustos Montes, D.M.; Posada Peláez, C. y Santafé Muñoz, A. M. 2012. La pesca artesanal marina del Departamento del Magdalena, Colombia: manejo y conservación. Revista Mutis, vol. 2, No. 2, pp. 1-25.

Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature 405, 907-913.

Hewitt, G. 2004. The structure of biodiversity – insights from molecular phylogeography. Frontiers in Zoology, 1:4, 16p.

INVEMAR. 2004. Informe del Estado de los Ambientes Marinos y Costeros en Colombia. Serie Publicaciones Periódicas. Santa Marta

INVEMAR. 2005. Informe del Estado de los Ambientes Marinos y Costeros en Colombia. Serie Publicaciones Periódicas. Santa Marta.

Jimeno, M.C. 1994. Caribe Colombia. FEN Colombia. Biblioteca familiar presidencia de la república. Bogotá D. C.

Jolly, M., Jollivet D., Gentil, E. Thiebaut y Viard, F. 2005. Sharp genetic break between Atlantic and English Channel populations of the polychaete *Pectinaria korenni*, along the coast of France. Heredity 94: 23-32.

Karaiskou, N., Triantafyllidis A., y Triantaphyllidis, C. 2004. Shallow genetic structure of three species of the genus *Trachurus* in European waters. Marine ecology progress series Vol. 281: 193–205.

Kenchington, E., Heino, M. y Nielsen E.E. 2003. Managing marine genetic diversity: time for action?. ICES Journal of Marine Science, 60: 1172–1176.

Kimura, M. 1986. DNA and the neutral theory. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological sciences 312:343-354.

Landínez-García, R.M., Ospina-Guerrero, S.P., Rodríguez-Castro, D.J., Arango, R., y Márquez, E. 2009. Análisis genético de *Lutjanus synagris* en poblaciones del Caribe Colombiano. Ciencias Marinas, 35(4): 321–331.

Mantilla, L. 1998. Lista de Especies Elasmobranquias de Colombia. Rev. Fen. Anat. Vol I. 19-08.

Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-MADR y Corporación Colombia Internacional-CCI. 2008. Pesca y Acuicultura 2007. 125 p.

Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-MADR y Corporación Colombia Internacional-CCI. 2009. Pesca y Acuicultura 2008. 125 p.

Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-MADR y Corporación Colombia Internacional-CCI. 2010. Pesca y Acuicultura 2009. 125 p.

Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural-MADR y Corporación Colombia Internacional-CCI. 2012. Pesca y Acuicultura 2011. 125 p.

Narváez Barandica, J.C., Herrera Pertuz, F.A. y Blanco Racedo, J. 2008. Efecto de los artes de pesca sobre el tamaño de los peces en una pesquería artesanal del caribe colombiano. Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras 37 (2) 163-187.

Nei, M. y Li W.H. 1979. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. PNAS 76:5269-5273.

Nei, M. 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press. New York, New York.

Nesbø, C.L., Rueness, E.K., Iversen, S.A., Skagen, D.W. y Jakobsen K.S. 2000. Phylogeography and population history of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.): a genealogical approach reveals genetic structuring among the eastern Atlantic stocks. Proceedings Royal Society of London 267 No. 1440, 281-292.

Palumbi, S.R. 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. Ecological Applications, 13(1) :146–158.

Posada, D. y Crandall, K.A. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. Bioinformatics. 14:817-818.

Ramos-Onsins y Rozas, J. 2002. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. Molecular Biology Evolution 19 (12): 2092-2100.

Rivera, R. y Solano, G. 2005. Diagnóstico de la actividad pesquera artesanal en la zona costera del departamento del Atlántico, Caribe colombiano. Barranquilla, Colombia: INCODER.

Roberts, C.M. 1997. Connectivity and management of Caribbean coral reefs. Science 278: 1454–1457.

Robins, C.R. y G.C. Ray. 1986. A field guide to Atlantic coast fishes of North America. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 354 p.

Rogers, A.R., y Harpending H. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9: 552–569.

Rohfritsch, A. y Borsa, P. 2005. Genetic structure of indian scad mackerel *Decapterus russelli*: Pleistocene vicariance and secondary contact in the central Indo-West Pacific Seas. *Nature publishing group* (95):315-326.

Rozas, J., Sanchez-Delbarrio, J.C., Messeguer, X., y Rozas, R. 2010. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* 19: 2496–2497.

Santos-Martínez, A. Vilorio, E. Sánchez, C. Rueda, M. Tijero, R. Grijalba M. y Narváez, J.C. 1998. Evaluación de los principales recursos pesqueros de la Ciénaga Grande de Santa Marta y Complejo Pajarales, Caribe colombiano. Informe final, COLCIENCIAS; INVEMAR y GTZ-PROCIENAGA, Santa Marta. 250 p.

Santos, S., Xiang, Y. y Tagawa, A. 2010. Population structure and comparative phylogeography of Jack species (*Caranx ignobilis* and *C. melampygus*) in the high Hawaiian Islands. *Journal of Heredity*, 102 (1):47-54.

Shubina, E.A., Ponomareva, E.V. y Glubokov, A.I. 2008. Recent Genetic studies of Pacific jack mackerel *Trachurus murphyi* in Russia. International consultations on the Establishment of the South Pacific Regional Fisheries Management Organization. SPRFMO-V-SWG-12. 1-10 p.

Sivasundar, A., Eldredge B., y Orti G. 2001. Population structure and biogeography of migratory freshwater fishes (Prochilodus: Characiformes) in major South American rivers. *Molecular Ecology* 10: 407–417.

Stalkin, M. y Hudson R.R. 1991. Pairwise comparison of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics*: 129:555-562.

Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics Society of America*, 123: 585-595.

Tajima, F. 1996. The amount of AND polymorphism maintained in a finite population when the neutral mutation rates varies among sites. *Genetics Society of America*, 1457-1465 p.

Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher G, Nei M, y Kumar S .2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. Molecular Biology and Evolution doi: 10.1093/molbev/msr121.

Taylor, M.S. y Hellberg, M.E. 2003. Genetic evidence for local retention of pelagic larvae in a Caribbean reef fish. Science 299: 107–109.

Vawter, L y Brown, W.M. 1986. Nuclear and mitochondrial AND comparisons reveal extreme rate variation in the molecular clock. Science, 234: 194-196.

Vis, M.L., Carr S.M., Bowering W.R., y Davidson, W.S. 1997. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossides*) in the North Atlantic are genetically homogenous. Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences 54:1813–1821.

Ward, R.D., Woodwark M., y Skibinski D.O. 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, fresh water and anadromons fishes. Journal of Fish Biology 44(2): 213-232.

Ward, R.D., Zemlak, T.S., Innes, B.H., Last, P.R., y Hebert, P.D. 2005. DNABarcoding Australia's fish species. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 360. 1847–1857 p.

Wright S. 1978. Evolution and the genetics of population, variability within and among natural populations. The University of Chicago Press, Chicago.

Wolfe, K.H., Li, W.H. y Sharp, P.M. 1987. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA, 84: 9054-9058.