

**Centro de Investigación Científica y de Educación  
Superior de Ensenada, Baja California**



---

**Maestría en Ciencias  
en Acuicultura**

---

**Diversidad genética y éxito reproductivo del Jurel de Castilla  
*Seriola lalandi* (Valenciennes, 1833) en cautiverio**

Tesis  
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias

Presenta:

**Eduardo Martínez Matus**

Ensenada, Baja California, México  
2016

Tesis defendida por  
**Eduardo Martínez Matus**

y aprobada por el siguiente Comité

---

Dra. Fabiola Lafarga De La Cruz  
Codirectora de tesis

---

Dra. Blanca Claudia Farfán  
Codirectora de tesis

**Dr. Benjamín Barón Sevilla**

**Dra. Clara Elizabeth Galindo Sánchez**



---

**Dr. Benjamín Barón Sevilla**  
Coordinador del Posgrado en Acuicultura

---

**Dra. Rufina Hernández Martínez**  
Directora de Estudios de Posgrado

*Eduardo Martínez Matus © 2016*

*Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.*

Resumen de la tesis que presenta **Eduardo Martínez Matus** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Acuicultura.

**Diversidad genética y éxito reproductivo del Jurel de Castilla *Seriola lalandi* (Valenciennes, 1833) en cautiverio**

Resumen aprobado por:

---

Dra. Fabiola Lafarga De La Cruz  
Codirectora de tesis

---

Dra. Blanca Claudia Farfán  
Codirectora de tesis

El Jurel de Castilla, *Seriola lalandi*, es una especie marina de distribución cosmopolita de importancia para la pesca y la acuicultura. Australia y Nueva Zelanda contribuyen con el 95% del total de la producción mundial (~ 5,000 tons/año); mientras que otros países como Chile, México y EUA se encuentran desarrollando su cultivo comercial. El primer criadero de *S. lalandi* en México, está basado en el uso de reproductores silvestres, y las progenies F1 serán en el futuro sus reproductores domesticados. Sin embargo, aún se desconoce el estatus genético de las poblaciones silvestres mexicanas por lo que los reproductores no están genéticamente caracterizados. Además, la diferenciación genética entre las poblaciones del Pacífico noroeste, Pacífico noreste y hemisferio sur, sugieren la reclasificación taxonómica de *S. lalandi* por lo que la translocación de estas especies puede repercutir en la riqueza ecológica y genética de nuestras especies locales. En este trabajo se caracterizó genéticamente a las poblaciones silvestres y en cautiverio de *S. lalandi* a nivel regional y global, evaluando el grado de diferenciación entre ellas; así como el éxito reproductivo de la especie en cautiverio. A partir de nueve loci microsatélites, se analizaron seis poblaciones silvestres (cuatro mexicanas, una de Chile y una de Australia) y varias poblaciones cultivadas de diversos orígenes (MEX, EUA, CHL, AUS). No se identificaron diferencias significativas en la diversidad genética entre poblaciones silvestres ni entre las poblaciones cultivadas. La riqueza alélica ( $R_a$ ) de la población F1 de AUS fue significativamente menor en comparación con la población de Bahía de los Ángeles, México. En la F1 en cautiverio de las poblaciones de Bahía de Todos Santos, Bahía Magdalena, Chile y Australia, se cuantificó una pérdida de la variabilidad genética del 23, 46, 28 y 38%, respectivamente. Se observó ausencia de estructura genética en las localidades mexicanas, así como un grado de diferenciación genética significativo entre las poblaciones de ambos hemisferios. Por otro lado, la contribución parental de hembras y machos a la descendencia fue desigual entre sexos. El 100% de los machos y el 55% de las hembras en el lote uno contribuyeron a la descendencia, mientras que en el lote dos solo el 64% de los machos y el 23% de las hembras participaron. El grado moderado de endogamia ( $> 0.1$ ) en tres poblaciones silvestres de la Península de Baja California, aunado a la pérdida de la diversidad genética durante la primera generación, sugieren la necesidad de implementar un manejo reproductivo adecuado en los núcleos de producción del Jurel de Castilla en México.

**Palabras clave:** microsatélites, *Seriola lalandi*, éxito reproductivo, diversidad genética.

Abstract of the thesis presented by **Eduardo Martínez Matus** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Aquaculture.

**Genetic Diversity and Reproductive Success of yellowtail kingfish *Seriola lalandi* (Valenciennes, 1833) in Captivity**

Abstract approved by:

---

PhD. Fabiola Lafarga De La Cruz  
Thesis Co-director

---

PhD. Blanca Claudia Farfán  
Thesis Co-director

The Yellowtail kingfish, *Seriola lalandi*, is a cosmopolitan marine species supporting fishery and aquaculture industries worldwide. Yellowtail kingfish aquaculture industry from Australia and New Zealand accounts 95% of the world total production (~ 5,000 tons/year), while other countries like Chile, Mexico and USA have been recently started developing its commercial mariculture. Although hatchery production of *S. lalandi* is growing rapidly, unfortunately, in Mexico the genetic status of wild and captive *S. lalandi* populations is unknown. The first *S. lalandi* hatcheries are based on wild broodstock and F1 progenies will be, in the future, their domesticated broodstock. Recently, a taxonomic reclassification of *S. lalandi* has been suggested, based on the genetic differentiation among the Northwest Pacific, the Northeast Pacific and the Southern Hemisphere. This is of our concern because translocation of these species may have an important impact on the ecological and genetic richness of our local populations. The purpose of this study was to evaluate the genetic diversity of wild and culture *S. lalandi* populations, at global and regional level; and to assess the *S. lalandi* reproductive success in captivity. Using nine microsatellites loci, six wild *S. lalandi* populations (four from Mexico, one from Chile and one from Australia) and some other cultured populations (MEX, USA, CHL, AUS) were evaluated. In terms of genetic diversity, no significant differences were identified among wild populations and neither among cultivated stocks. Allelic richness ( $R_a$ ) of the F1 stock from AUS was significant lower than in the Bahia de los Angeles wild population. A loss of genetic variability of 23, 46, 28 and 38% was recorded on the F1 stocks from Bahia Todos Santos, Bahia Magdalena, Chile and Australia, respectively. Among the Mexican locations evaluated a lack of genetic structure were observed, whereas between the northern and the southern hemispheres a strong genetic divergence was assessed. Female and male contribution to progeny were unequal from two tanks evaluated. In tank one, 100% of males and only 55% of females contribute to the F1 progeny, while in tank two just 64% of males and 23% of females participate. A moderate inbreeding coefficient ( $>0.1$ ) of three of the four wild populations in Baja California Peninsula and the loss of genetic diversity of first generation progeny produce in captivity suggests that an adequate reproductive management in the Yellowtail kingfish culture in México should be implemented.

**Keywords:** Microsatellites, *Seriola lalandi*, parental assignment, genetic diversity.

## **Dedicatoria**

A mi madre, Ma. Del Rosario Matus, por fomentar mi creatividad, imaginación y curiosidad desde pequeño, que indirectamente desarrollaron mi vocación científica; por su inmenso apoyo y cariño durante todo este tiempo.

A mis hermanas, Karen y Aby, por hacerme reír y por los buenos momentos.

A mi sobrino, J. Isaac, por alegrar nuestras vidas.

## Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), por permitirme cursar mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por administrar los recursos de la sociedad mexicana, y otorgarme una beca de maestría, además de un complemento económico (beca mixta) durante mi estancia en el extranjero.

Al CPP del Departamento de Acuicultura, por su respaldo académico antes, durante y después de mi estancia académica. Así como, por el apoyo económico otorgado.

A Ocean Baja Labs, por las muestras y compartir información valiosa de la empresa. A Roberto Flores, Mauricio y Jazmín por su colaboración en el proyecto.

A mis directoras de tesis, por sus contribuciones académicas en el transcurso de la investigación, y por el apoyo económico durante los tiempos difíciles. A la Dra. Fabiola Lafarga De La Cruz por transmitirme su optimismo y espíritu científico, por compartir su motivación en el proyecto, por sus colaboraciones que me permitieron realizar una estancia en Australia, por las sugerencias en la organización de los resultados y por sus observaciones. A la Dra. Blanca Claudia Farfán, por su realismo y honestidad, por sus valiosas clases de redacción y gramática, por sus importantes sugerencias en la estructura de la discusión, y por sus dos grandes consejos de vida “leer y torturar a los datos”.

A mi comité de tesis, por las sugerencias en los avances de tesis, por su disponibilidad, agilidad y observaciones en las revisiones. Al Dr. Benjamín por la sugerencia de incluir las tallas de los reproductores. A la Dra. Clarissa, por hacerme dudar de los parámetros genéticos.

I would like to thank Dr. Wayne Knibb, for the time, patience and support I received during my visit at the University of the Sunshine Coast, AU. I also want to thank to genetics group: Dra. Abigail Elizur, Ajith, Luu, Chontida, Giang, Jane, Dan, for your hospitality, and for assisting me in genotyping.

Al grupo de genética de acuicultura del CICESE. Al Dr. Miguel Ángel del Río por invitarme a pertenecer al grupo, por las recomendaciones de la literatura científica, por sus aportaciones respecto al tema y en general, por cuestionar todo. A los integrantes del grupo, por compartir su trabajo y ampliar mi perspectiva de la genética y sus aplicaciones en la acuicultura.

A mis compañeros de maestría por su increíble generosidad durante el tiempo crítico de mi posgrado, por las historias que compartieron conmigo, los momentos y el apoyo moral. A Ana, Benito, Bety (Irving), César, Enrique, Erik, Gabo, Jonathan, Josué, Juan, Laura, Lili, Noemí, Omar, Romy, Sergio ¡Gracias a todos!.

A los profesores del CICESE que contribuyeron con mi aprendizaje. A la Dra. Beatriz Cordero, por brindarme la oportunidad de participar en el proceso de selección, aun cuando no estaba titulado, y por el apoyo en la maestría.

Al técnico titular del laboratorio de genética, Carmen Elvira Vargas Peralta por su apoyo en la parte experimental del proyecto, sus enseñanzas y en su paciencia.

A mi familia y amigos, por estar ahí apoyándome en todo momento. A Zoila Guadalupe Martínez, gracias por el apoyo y los patrocinios. A Yara y Ulises por su amistad y por el invaluable apoyo durante mi convalecencia. A Reez Lucas por su asistencia en los mapas.

A todos los que contribuyeron directa e indirectamente en la culminación de este proyecto. ¡Muchas gracias!.

## Tabla de contenido

	Página
Resumen en español .....	ii
Resumen en inglés .....	iii
Dedicatoria .....	iv
Agradecimientos .....	v
Lista de figuras .....	x
Lista de tablas.....	xiii
<b>Capítulo 1. Introducción</b>	
1.1 Antecedentes .....	2
1.1.1 Biología y distribución de <i>Seriola lalandi</i> .....	2
1.1.2 Importancia económica de la especie.....	4
1.1.3 Programas de selección genética: domesticación .....	6
1.1.4 Marcadores moleculares tipo microsatélites.....	8
1.1.5 Diversidad y estructura genética .....	9
1.1.6 Éxito reproductivo en cautiverio.....	10
1.2 Justificación .....	10
1.3 Hipótesis.....	11
1.4 Objetivos .....	12
1.4.1 Objetivo general.....	12
1.1.1 Objetivos específicos .....	12
<b>Capítulo 2. Metodología</b>	
2.1 Origen de las muestras.....	13
2.2 Muestreo de reproductores.....	15
2.3 Muestreo de juveniles.....	16
2.4 Extracción de DNA genómico.....	16
2.5 Amplificación de los marcadores genéticos tipo microsatélites.....	17
2.6 Genotipado.....	19
2.7 Análisis de diversidad genética .....	19
2.8 Análisis de estructura genética .....	20
2.9 Análisis de asignación parental .....	21

**Capítulo 3. Resultados**

3.1 Muestréos genéticos .....	22
3.2 Extracción de DNA genómico .....	22
3.3 Amplificación de microsatélites .....	24
3.4 Genotipado.....	24
3.5 Análisis de diversidad genética .....	25
3.5.1 Poblaciones de cultivo .....	25
3.5.1.1 F1 de Bahía de Todos Santos.....	25
3.5.1.2 F1 de Bahía Magdalena .....	26
3.5.1.3 F1 de Estados Unidos de América .....	26
3.5.1.4 F1 de Chile .....	27
3.5.1.5 F1 de Australia .....	27
3.5.2 Poblaciones silvestres .....	28
3.5.2.1 Bahía de Todos Santos, BC, México.....	28
3.5.2.2 Ejido Eréndira, BC, México .....	28
3.5.2.3 Bahía Magdalena, BCS, México .....	29
3.5.2.4 Bahía de los Ángeles, BC, México .....	29
3.5.2.5 Antofagasta, Chile .....	30
3.5.2.6 Nueva Gales del Sur, Australia .....	30
3.5.3 Análisis estadístico .....	30
3.6 Análisis de estructura genética .....	33
3.6.1 Análisis de grupos y asignación de individuos .....	33
3.6.2 Análisis discriminante de componentes principales.....	36
3.6.3 Similitud genética entre poblaciones.....	37
3.6.4 Diferenciación genética poblacional .....	39
3.6.5 Análisis de varianza molecular (AMOVA).....	41
3.6.6 Aislamiento por distancia.....	42
3.7 Análisis de asignación parental .....	43
3.7.1 Contribución parental general .....	43
3.7.2 Aporte parental individual .....	44
3.7.2.1 Lote uno.....	44
3.7.2.2 Lote dos .....	45
3.7.3 Fenotipo y contribución parental .....	46
3.7.4 Grado de parentesco genético entre reproductores .....	48

3.7.5 Deformidades.....	49
<b>Capítulo 4. Discusión</b>	
4.1 Generalidades de los microsatélites .....	52
4.2 Diversidad genética.....	53
4.2.1 Caracterización genética regional de las poblaciones silvestres de <i>Seriola lalandi</i> .....	53
4.2.2 Diversidad genética en poblaciones silvestres extranjeras .....	54
4.2.3 Variabilidad genética en el cultivo de <i>S. lalandi</i> .....	55
4.3 Estructura genética .....	57
4.3.1 Estructura genética de las poblaciones mexicanas.....	57
4.3.2 Diferenciación genética en poblaciones mundiales de <i>Seriola</i> .....	58
4.4 Éxito reproductivo en cautiverio (BC) .....	60
4.4.1 Relación entre el fenotipo y la contribución parental .....	63
4.4.2 Deformidades en el cultivo de <i>S. dorsalis</i> .....	64
<b>Capítulo 5. Conclusiones</b>	
<b>Literatura citada .....</b>	<b>67</b>
<b>Anexos .....</b>	<b>76</b>

## Lista de figuras

Figura	Página
1. Ejemplar de <i>Seriola lalandi</i> . Fuente: Australian National Fish Collection, CSIRO .....	2
2. Distribución geográfica de <i>Seriola lalandi</i> . Los puntos indican probabilidades de ocurrencia. Puntos rojos: 80-100%, puntos lilas: 60-79%, puntos verdes: <20%. Fuente: <a href="http://www.aquamaps.org">www.aquamaps.org</a> .....	4
3. Resultados a través del tiempo, de las tres posibilidades de manejo genético en los núcleos de producción. Modificado de Graham, 2009.....	7
4. Representación simplificada de los microsatélites en los cromosomas de un individuo .....	8
5. Localización geográfica de las poblaciones mundiales <b>(A)</b> y mexicanas <b>(B)</b> de <i>S. lalandi</i> , empleadas en el presente estudio .....	14
6. Representación del muestreo a los 30 días después de la eclosión en <i>Seriola Sp</i> .....	15
7. Gel virtual generado para el grupo uno (A) y el grupo dos (B) .....	19
8. Electroforesis en gel de agarosa al 1% durante 45 min a 90 volts con buffer TBE 1X de muestras de <i>S. lalandi</i> provenientes del lote 2 (n= 20) Se observan fragmentos de DNA de alto peso molecular (> 12,000 pb) y en algunas muestras de bajo peso molecular, se incluyen las concentraciones de DNA obtenidas, mediante el protocolo de sales modificado, en unidades de ng/μl. Esc: marcador de referencia de 1 Kb .....	23
9. Concentración e índices de calidad del DNA obtenido (A. relación 260/280 y B. relación 260/230) con el protocolo de sales (puntos azules) y el protocolo comercial (puntos rojos) .....	23
10. Ejemplo de la visualización de productos de PCR en gel de agarosa al 2% durante 80 min a 60 volts en buffer TBE 1X del grupo uno de microsatélites ( <i>SeI008</i> , <i>SeI011</i> , <i>SeI017</i> , <i>SeI019</i> ) de la población de cultivo de Bahía de los Ángeles (BA, n=14). Esc: marcador de referencia de 100 pb, Pos: Control positivo, Neg: Control negativo.....	24
11. Gel virtual y electroferograma de un organismo heterocigoto <b>(A)</b> y un organismo homocigoto <b>(B)</b> para el locus <i>SeI008</i> (fluorocromo FAM, azul), obtenido mediante análisis de fragmentos en secuenciador.....	25

12.	Representación del número de alelos ( $N_a$ ) y riqueza alélica ( $R_a$ ) en los nueve loci microsatélites por población, las barras representan los valores máximos y mínimos, la línea dentro de las cajas representa la mediana. Las comparaciones múltiples entre las poblaciones según valor de significancia [ $*(p<0.05)$ , $** (p<0.01)$ , $*** (p<0.001)$ ], están representados por la línea exterior .....	31
13.	Representación de la frecuencia de alelos nulos ( $F_n$ ) y coeficiente de endogamia ( $F_{is}$ ) en los nueve loci microsatélites por población, las barras representan los valores máximos y mínimos. la línea dentro de las cajas representa la mediana. Las comparaciones múltiples entre las poblaciones según el valor de significancia [ $*(p<0.05)$ , $** (p<0.01)$ , $*** (p<0.001)$ ], están representados por la línea exterior.* en las localidades representa que su $F_{is}$ difiere de cero .....	32
14.	Estructura genética de las poblaciones de <i>Seriola lalandi</i> mexicanas para dos (A), tres (B) y cuatro (C) componentes genéticos (valor de K asignado). Poblaciones de cultivo: F1BT= F1 de Bahía de Todos Santos, F1BM= F1 de Bahía Magdalena, y silvestres: BT= Bahía de Todos Santos, EE= Ejido Eréndira, BM= Bahía Magdalena y BA= Bahía de los Ángeles .....	34
15.	Estructura genética de las poblaciones de <i>Seriola lalandi</i> mexicanas y extranjeras para dos (A), tres (B) y cuatro (C) componentes genéticos (valor de K asignado). Poblaciones de cultivo: F1BT= F1 de Bahía de Todos Santos, F1BM= F1 de Bahía Magdalena, F1EUA= F1 de Estados Unidos, F1CHL= F1 de Antofagasta, Chile, F1AUS= F1 de Nueva Gales del Sur, Australia, y silvestres: BT= Bahía de Todos Santos, EE= Ejido Eréndira, BM= Bahía Magdalena, BA= Bahía de los Ángeles, CHL= Chile y AUS= Australia .....	35
16.	Plano cartesiano del análisis discriminante de componentes principales de las poblaciones empleadas del noreste del pacífico. Poblaciones de cultivo: F1BT= F1 de Bahía de Todos Santos, F1BM= F1 de Bahía Magdalena, F1EUA= F1 de Estados Unidos; y silvestres: BT= Bahía de Todos Santos, EE= Ejido Eréndira, BM= Bahía Magdalena y BA= Bahía de los Ángeles .....	36
17.	Plano cartesiano del análisis discriminante de componentes principales de las poblaciones del noroeste del Pacífico (poblaciones mexicanas y de EUA) y del hemisferio sur (Chile y Australia). Poblaciones de cultivo: F1BT= F1 de Bahía de Todos Santos, F1BM= F1 de Bahía Magdalena, F1EUA= F1 de Estados Unidos, F1CHL= F1 de Antofagasta, Chile, F1AUS= F1 de Nueva Gales del Sur, Australia, y silvestres: BT= Bahía de Todos Santos, EE= Ejido Eréndira, BM= Bahía Magdalena, BA= Bahía de los Ángeles, CHL= Chile y AUS= Australia.....	37
18.	Dendrograma inferido por el método del vecino más cercano a través de la Distancia genética de Nei ( $D_a$ ) en las poblaciones mexicanas, anclado a un grupo externo genéticamente diferente (AUS). .....	38
19.	Dendrograma inferido por el método del vecino más cercano a través de la Distancia genética de Nei ( $D_a$ ) en las poblaciones a nivel global .....	39

20.	Correlación entre la distancia geográfica (km) y la distancia genética (Fst) de las poblaciones obtenidas.....	42
21.	Porcentaje de reproductores que contribuyen a la descendencia por desove y total	44
22.	Contribución parental individual del lote uno durante los tres eventos de desove. La letra M representa a los machos mientras que la letra H a las hembras. * = Reproductor con mayor contribución. NA = porcentaje de crías no asignadas .....	45
23.	Contribución parental individual del lote dos durante los tres eventos de desove. La letra M representa a los machos mientras que la letra H a las hembras. * = Reproductor con mayor contribución.....	46
24.	Relación entre la longitud estándar (cm) y la contribución parental en reproductores del lote uno <b>(A)</b> y dos <b>(B)</b> . .....	47
25.	Relación entre la longitud estándar (cm) y la contribución parental total (%) considerando la totalidad de reproductores disponibles.....	48
26.	Contribución parental (%) a la descendencia normal y deforme durante el mismo evento de desove. *Reproductor con mayor contribución, NA = no asignados. ....	50
27.	Variabilidad genética en organismos deformes y normales.....	51
28.	Barrera térmica ecuatorial. Fuente: NASA's Goddard Space Flight Center, <a href="http://svs.gsfc.nasa.gov/10953">http://svs.gsfc.nasa.gov/10953</a> .....	60

## Lista de tablas

Tabla		Página
1.	Muestreo genético e información adicional de las poblaciones empleadas .....	13
2.	Detalles de los marcadores moleculares tipo microsatélites que fueron utilizados en el presente estudio .....	18
3.	Master mix para PCR multiplex empleado en la amplificación de microsatélites .....	18
4.	Origen del muestreo y número de muestras empleadas para los análisis de diversidad genética y parental .....	22
5.	Tamaño en número de bases de los fragmentos de PCR obtenidos para cada locus microsatélite amplificado .....	24
6.	Valores de $F_{st}$ (debajo de la diagonal) y $R_{st}$ (arriba de la diagonal) obtenidos por pares de poblaciones.....	40
7.	Resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA) basado en microsatélites en tres grupos de poblaciones: grupo uno (F1BT, BT), grupo dos (F1BM, BM), y grupo tres (EE, BA) .....	41
8.	Resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA) basado en microsatélites entre dos grupos de poblaciones: Hemisferio norte (F1BT, F1BM, F1EUA, BT, EE, BM, BA), y Hemisferio sur (F1CHL, F1AUS, CHL, AUS) .....	42
9.	Resultados de la Prueba de Mantel para la correlación lineal entre la distancia genética ( $F_{ST}$ ) y la distancia geográfica expresada en kilómetros (km) y transformada a su logaritmo (Log) .....	43
10.	Grado de parentesco entre reproductores de cada lote.....	49

## Capítulo 1. Introducción

---

La pesca y la acuicultura contribuyen sustancialmente a preservar la seguridad alimentaria, debido a que aportan anualmente 167 millones de toneladas de alimento para la humanidad (FAO, 2016). Sin embargo, el inminente incremento en la pérdida de la biodiversidad marina por contaminación, sobreexplotación o alteraciones debidas al cambio climático, podría llevar a un colapso de los recursos marinos que comprometería la disponibilidad de alimentos para millones de personas en el mundo (Worm *et al.*, 2006; Thorpe *et al.*, 1981). En un panorama en el que la pesca ha permanecido estática desde la década de los años 80, la acuicultura, por su rápido crecimiento se ha convertido en una alternativa para enfrentar los retos alimentarios que se avecinan. Sin embargo, es necesario optimizar los sistemas de producción e incrementar la participación de la maricultura, actividad que actualmente contribuye con el 36% del total de la producción acuícola (FAO, 2016).

Desde esta perspectiva, *Seriola lalandi* es una especie con alto potencial acuícola por su facilidad de adaptarse al cautiverio, rápida tasa de crecimiento, así como por la excelente calidad de su carne (Symonds *et al.*, 2014; Sicuro y Luzzana, 2016). En México, el primer cultivo experimental de esta especie en jaulas marinas inició en el año 2000, y estuvo basado principalmente en la captura de organismos silvestres (Avilés y Castelló, 2004). Mientras que el año 2014, se estableció el primer laboratorio a nivel comercial de producción de larvas de *Seriola lalandi* en el Ejido Eréndira, Baja California, el primero en Norteamérica (Luening, 2014; Scarratt, 2014).

Una de limitantes para la expansión del cultivo de *Seriola* es la ausencia de programas de selección genética, por lo que las poblaciones silvestres que se mantienen en cautiverio carecen de programas de manejo reproductivo eficientes (Knibb, 2000; Lind *et al.*, 2012; Sicuro y Luzzana, 2016;). Para evitar influir negativamente en la capacidad adaptativa de las especies, es importante promover al mismo tiempo, la conservación de los recursos genéticos acuáticos de las poblaciones silvestres, mediante el conocimiento de su compatibilidad genética, evitando la introducción de especies y/o poblaciones exóticas que podrían perturbar la biodiversidad local (Kapusinski, 2008; ICES, 2005; Charles y Leith, 1999; FAO, 1995; Allendorf, 1991). Además, para mantener la viabilidad de los cultivos a largo plazo, es de vital importancia implementar un manejo reproductivo en los sistemas acuícolas, para controlar los niveles de consanguinidad dentro de los núcleos genéticos e identificar reproductores superiores, en términos de fecundidad, crecimiento y/o resistencia a parásitos, con los cuales se pueden establecer linajes que permitirían incrementar la producción (Graham, 2009).

En virtud de lo anterior, el objeto principal de esta investigación se centró en describir el estado genético de poblaciones silvestres y cultivadas del Jurel de Castilla *Seriola lalandi* de diversas partes del mundo, y evaluar el éxito reproductivo de reproductores silvestres mexicanos mantenidos en cautiverio, con base en el uso de marcadores genéticos moleculares tipo microsatélites. Todo ello con la finalidad de optimizar el aprovechamiento futuro del acervo genético de este recurso acuático.

## 1.1 Antecedentes

### 1.1.1 Biología y distribución de *Seriola lalandi*

*Seriola lalandi* (**Fig. 1**), conocido en México como Jurel de Castilla, es una de las especies de la familia Carangidae más importantes para la pesca comercial y deportiva, así como para la acuicultura (Gillanders *et al.*, 1999; Avilés y Castelló, 2004; Rimmer y Ponia, 2007). Generalmente se encuentran en aguas cuyas temperaturas oscilan entre los 18 y 24°C, se considera una especie pelágica y demersal, capturándose en profundidades que van de 20 a 70 m (Avilés & Castelló, 2004). La talla máxima registrada es de 2.5 m con un peso de 97 kg (Ottolenghi *et al.*, 2004). A pesar de que aún no se define su longevidad, Baxter (1960) encontró peces de 12 años en el océano Pacífico. Su alimentación se basa principalmente en sardina, anchoveta, macarela, cangrejo rojo y calamar; sin embargo, su dieta está determinada por la prevalencia del alimento en el área en que se encuentre (John L Baxter, 1960).



**Figura 1.** Ejemplar de *Seriola lalandi*. Fuente: Australian National Fish Collection, CSIRO.

Los machos alcanzan la madurez sexual al año, mientras que las hembras a los dos o tres años. Las hembras son capaces de desovar a los tres años de edad, durante su primer evento de desove producen aproximadamente 450,000 huevos, en comparación con las hembras de mayor edad (7 años) que llegan a producir cerca de 4,000,000 de huevos en un periodo reproductivo anual en el medio silvestre. Son organismos que tienen la capacidad de producir desoves múltiples en un periodo reproductivo, generalmente durante primavera y verano (Baxter, 1960; Crooke, 1983; Ottolenghi *et al.*, 2004; Shiraishi *et al.*, 2010). En cautiverio se ha reportado una producción anual que va de 1,400,000 a 4,000,000 de huevos durante 16 a 43 eventos de desoves, en temperaturas entre 16 a 22°C (Stuart y Drawbridge, 2013).

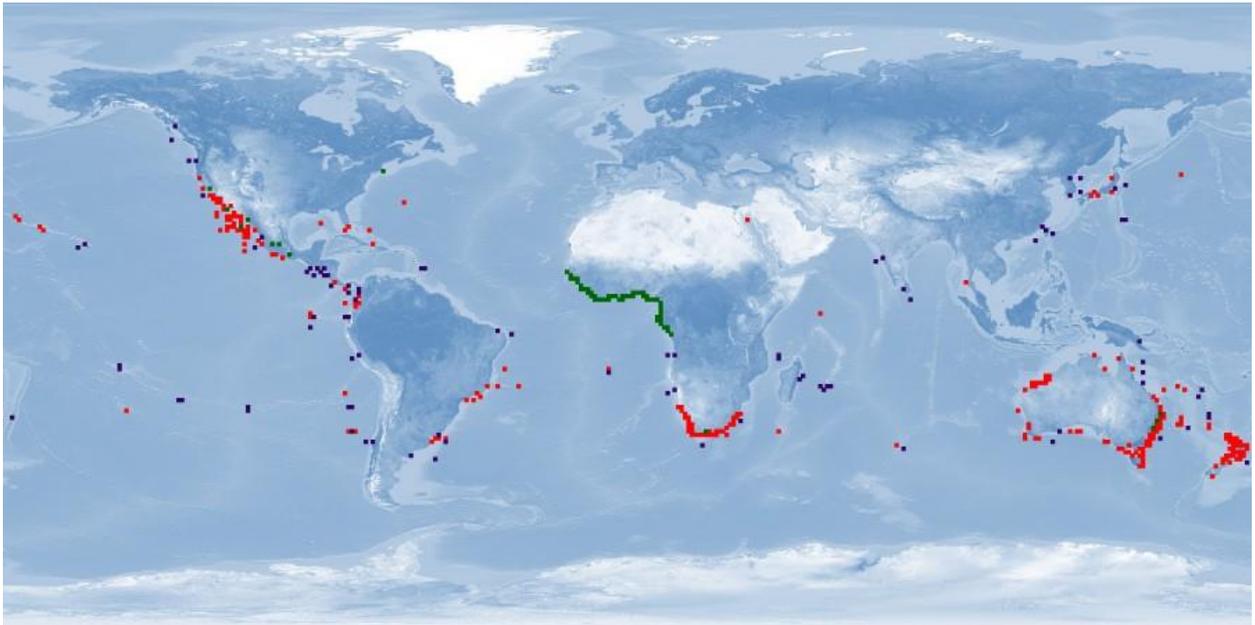
En su hábitat natural, durante el periodo reproductivo pueden formar grandes agrupaciones, de hasta 80 individuos, en lugares alejados de las costas. En México, la Isla Ángel de la Guarda, dentro del Golfo de California, es considerada un punto de agregación para desovar (Sala *et al.*, 2003). El centro de la península de Baja California tiene un 96% de abundancia de larvas de *S. lalandi*, Isla Cedros e Isla Guadalupe son los lugares de mayor abundancia de *S. lalandi* durante todo el año. Mientras que en el área comprendida entre Punta Abreojos y Punta San Juanico, se han encontrado organismos jóvenes (<1.5 años), lo que sugiere que esta región podría ser importante para el crecimiento (Baxter, 1960; Sumida *et al.*, 1985). En 1932 en EUA, un pescador reportó agrupaciones de centenares de jureles formando pequeños círculos y desovando en la Isla Santa Cruz, California (Baxter, 1960).

La migración de esta especie ocurre desde Isla Cedros en México hasta el sur de California en Estados Unidos (EUA) en época de primavera, retornando en invierno a las costas mexicanas; la mayoría de los jureles migran alrededor de 50 a 80 km, y algunos pueden recorrer una distancia de hasta 3,000 km (Baxter, 1960; Gillanders *et al.*, 2001). Durante los primeros dos años de vida migran distancias cortas, y a partir del tercer años de vida forman cardúmenes e inician su comportamiento migratorio en un intervalo más amplio de su distribución. Sin embargo, al llegar a la edad adulta (ocho años) forman agrupaciones de peces con hábitos sedentarios (John L Baxter, 1960).

*Seriola lalandi* es una especie que se distribuye en el Océano Pacífico a lo largo de la costa este de Estados Unidos hasta Chile, y de Japón a Australia; sin embargo, se ha reportado también en el Atlántico en las costas de Brasil y en el Océano Índico en las costas de Sudáfrica (FAO, 1998; Kolkovski y Sakakura, 2004; Ottolenghi *et al.*, 2004; **Fig. 2**). Por otra parte, estudios recientes demuestran que las poblaciones de *S. lalandi* corresponden a tres especies genéticamente distintas que habitan en diferentes áreas geográficas, por lo cual se propone se retome la clasificación hecha inicialmente por sus descriptores como: *Seriola lalandi* (Valenciennes, 1833) en el hemisferio sur, *Seriola dorsalis* (Gill, 1863) en el Pacífico Noreste y

*Seriola aureovittata* (Temminck y Schlegel, 1845) en el Pacífico Noroeste (Martinez-Takeshita *et al.*, 2015; Purcell *et al.*, 2015; Swart, 2014).

Desafortunadamente, debido a que aún no se llega a un consenso sobre su clasificación taxonómica, para los fines del presente trabajo se ha decidido emplear el nombre taxonómicamente válido de *Seriola lalandi* (Bailly, 2015), para referirnos a la especie que se distribuye en el Océano Pacífico en ambos hemisferios.



**Figura 2.** Distribución geográfica de *Seriola lalandi*. Los puntos indican probabilidades de ocurrencia. Puntos rojos: 80-100%, puntos lilas: 60-79%, puntos verdes: <20%. Fuente: [www.aquamaps.org](http://www.aquamaps.org).

### 1.1.2 Importancia económica y producción de la especie

Por la calidad de su carne, *S. lalandi* está posicionada como una especie con alto valor comercial en el mercado internacional. Por ejemplo en Italia, el costo promedio del Jurel es de \$400 pesos MXN/kg, mientras que en Japón el precio al consumidor puede alcanzar los \$550 pesos MXN/kg (Nakada, 2002; Ottolenghi *et al.*, 2004). En México, el panorama es distinto, el valor de *S. lalandi* proveniente de las pesquerías no supera los \$100 pesos MXN/kg en los supermercados, y el precio de venta promedio a “pie de playa” (venta que realiza un pescador a un intermediario) es de \$11 pesos MXN/kg (SEPESCABC, 2014b).

Por otra parte, su rápida tasa de crecimiento, adaptabilidad a condiciones de cultivo, así como la existencia de un mercado nacional e internacional bien definido, lo posicionan como una especie con alto potencial acuícola (Symonds *et al.*, 2014).

En Asia, el cultivo de *S. lalandi*, registrado desde 1960, se ha basado en la captura de organismos silvestres para su posterior engorda en jaulas marinas o estanques (Nakada, 2002; Ottolenghi *et al.*, 2004). Sin embargo, Japón en 1980 comenzó las primeras investigaciones para inducir la maduración en cautiverio en *S. lalandi*, y en 2004 sus estadísticas reportan la producción de 150 mil toneladas de todas las especies de *Seriola* cultivadas con un valor aproximado de \$1.334 billones de USD (Nakada, 2008). Por otra parte, en Corea del Sur se logró el primer evento de desove en cautiverio de esta especie en el año 2014 (Yang *et al.*, 2016).

En Australia y Nueva Zelanda, el cultivo de jurel inicio en el año 2000 (Kolkovski y Sakakura, 2004) y estimaciones recientes indican que Australia produce cerca de 4 mil toneladas equivalentes a 20 millones de AUD (Whatmore *et al.*, 2013). En el caso de Chile, con la finalidad de diversificar la acuicultura, en el año 2009 se cerró el ciclo de vida de esta especie, y se comenzó la producción comercial de alevines en sistemas de recirculación acuícola (Orellana *et al.*, 2014). En Holanda, el cultivo de *S. lalandi* en sistemas de recirculación acuícola se encuentra en fase experimental, y esta actividad es considerada de alta prioridad, debido a las presiones ambientales y económicas sobre la industria de cultivo de peces marinos (Abbink *et al.*, 2012).

En California, Estados Unidos, desde el año 2003 el Instituto de investigación Hubbs-SeaWorld en San Diego ha mantenido un cultivo experimental de *S. lalandi*, y a partir del 2007 se han documentado los desoves de *S. lalandi* producidos en cautiverio, provenientes de una primera generación de reproductores silvestres capturados en la Isla Santa Catalina y las costas de San Diego, California (Stuart y Drawbridge, 2013).

En México, en marzo de 2014 ocurrió el primer desove en cautiverio de *S. lalandi* producido por la empresa Ocean Baja Labs S. de R.L de C.V, dando así inicio a sus actividades enfocadas en la producción de alevines de jurel para su posterior engorda en jaulas marinas en Bahía Magdalena, BCS (Scarratt, 2014; Luening, 2014). Se estima que la producción de este laboratorio será de 2,000,000 de larvas anuales (Luening, 2014).

En el 2012, de acuerdo con la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), se tenían registradas cuatro concesiones de acuicultura comercial en Baja California Sur y una concesión en Baja California; además, de tres permisos para la acuicultura de fomento en los estados de Sonora, Baja California y Baja California Sur, respectivamente. No obstante, según la Carta Estatal Acuícola de Baja California (SEPESCABC, 2014a) en el estado se tienen dos concesiones de acuicultura comercial en Bahía de Todos Santos y un permiso para la acuicultura de fomento en Bahía Salsipuedes. En el 2011, la producción anual por acuicultura reportada en Baja California fue de 4.5 ton, mientras que en Baja California Sur la producción alcanza las 70 ton anuales (Roberto Flores, Baja Seas, 2016. Com. Pers.). En términos pesqueros, en Baja California el jurel es considerado una especie objetivo en su nivel máximo sustentable, sin embargo, a nivel nacional se considera una especie de acompañamiento. Desafortunadamente, los volúmenes de producción de *S. lalandi* en términos pesqueros, están mezclados con los volúmenes de producción de otras especies de la misma familia Carangidae; por lo que no se puede determinar con precisión la aportación de esta especie respecto al total registrado oficialmente (CONAPESCA, 2013; SEPESCABC, 2014b).

### **1.1.3 Programas de selección genética: domesticación**

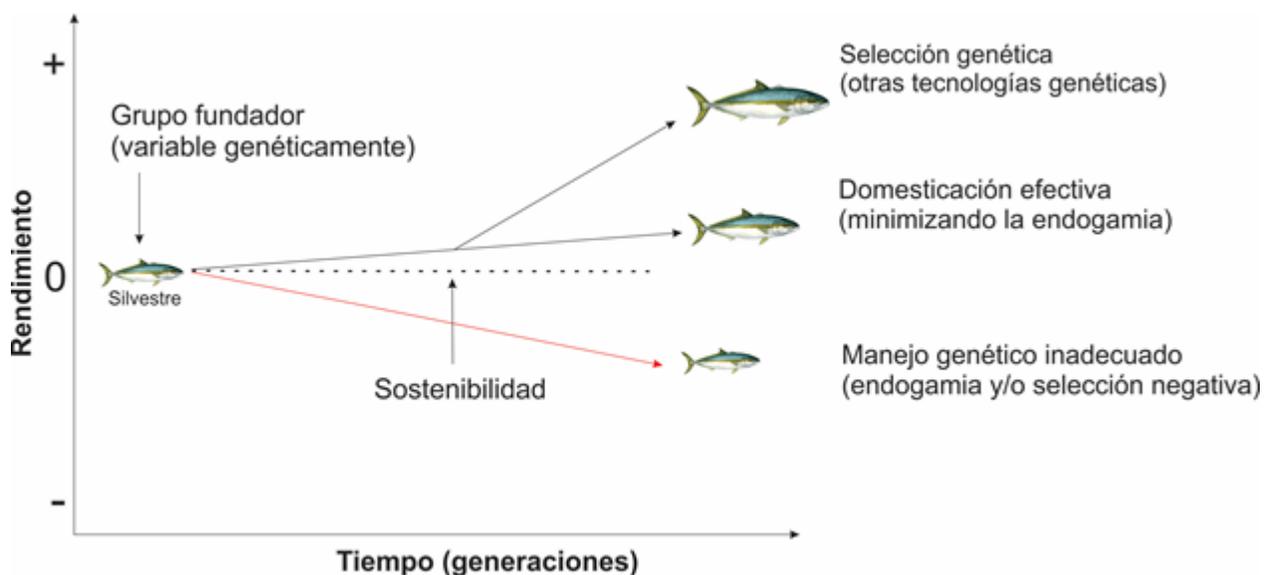
La inversión en los programas de selección genética debería ser prioritaria, ya que del total de la producción acuícola mundial, cerca del 90% proviene de empresas que utilizan reproductores silvestres que no han sido seleccionados para la mejora de un rasgo importante, por lo que, al no promover incrementos sustanciales en las características fenotípicas de importancia económica, el potencial productivo de las especies no se aprovecha, en el corto y largo plazo (Gjedrem, 2012; Gjedrem y Kolstad, 2012). Lo anterior, representa un enorme potencial de crecimiento económico no explotado en su totalidad, en el sector acuícola (Gjedrem y Kolstad, 2012).

Gracias a los programas de selección genética es posible incrementar el crecimiento, la supervivencia o la resistencia a enfermedades, de esta forma los beneficios económicos podrían duplicarse; además, la ganancia genética puede ser sostenible en el tiempo, siempre y cuando, la endogamia se controle y los individuos seleccionados no se crucen con individuos inferiores (Knibb, 2000). Por esta razón, se han desarrollado algunos programas de selección genética que han sido muy exitosos para la acuicultura, e.g., en trucha, en carpa, en bagre, en salmón y en tilapia. En los peces, el incremento en los valores fenotípicos

de interés económico (ganancia genética) es alrededor del 15 % por generación, lo que sugiere por ejemplo, que en siete generaciones la tasa de crecimiento se duplicaría (Gjedrem y Kolstad, 2012).

El principal objetivo a largo plazo de los programas de selección genética es la domesticación, es decir, el desarrollo de organismos con una mayor adaptabilidad al cautiverio para mejorar su bienestar, al mismo tiempo que se mejora la conversión alimenticia y la calidad de sus productos (Price, 1984; Gjedrem, 2005). Para que el desarrollo de estos programas pueda lograr una respuesta a la selección, es indispensable que la población cuente con variabilidad genética y fenotípica (Lind *et al.*, 2012; Falconer y Mackay, 1996).

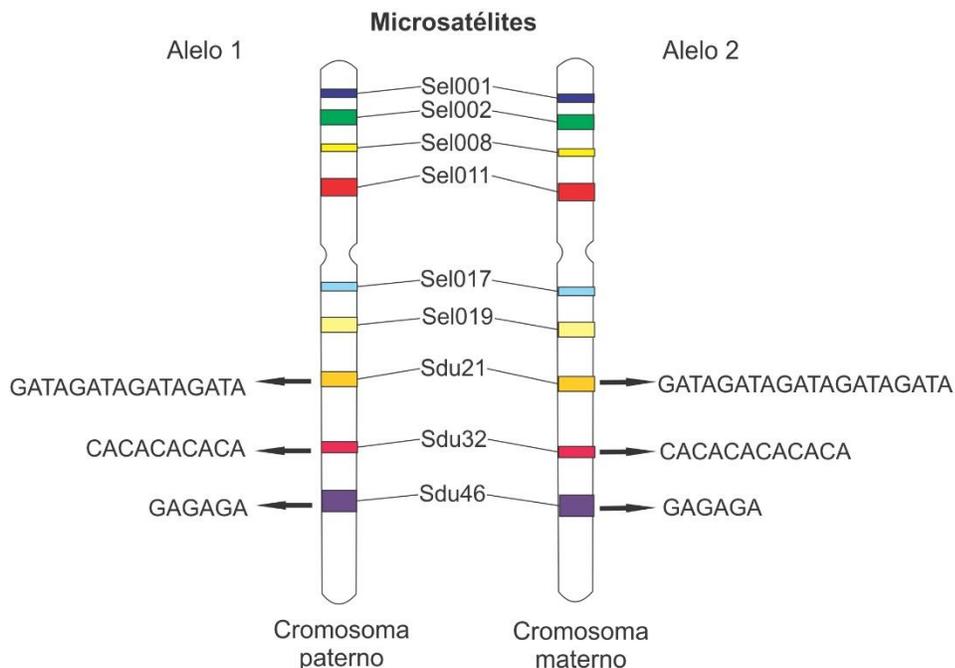
En general, los programas de selección genética constan de cinco fases: 1) el establecimiento de una población base, 2) el planteamiento del objetivo de producción (qué y cuánto se quiere mejorar), 3) el registro de las características fenotípicas, 4) la selección y el cruzamiento, para concluir con la quinta fase de disseminación y evaluación del progreso genético y fenotípico (Dekkers *et al.*, 2004; Gjedrem y Baranski, 2009). Otro factor de suma importancia a considerar es la captura de la mayor parte de la diversidad genética disponible en el medio silvestre, y subsecuentemente, administrarla a lo largo de las generaciones para que los beneficios de la selección puedan evidenciarse y sean económicamente sostenibles (**Fig. 3**; Graham, 2009).



**Figura 3.** Resultados a través del tiempo, de las tres posibilidades de manejo genético en los núcleos de producción. Modificado de Graham, 2009.

### 1.1.4 Marcadores moleculares tipo microsatélites

El genoma de los teleósteos está constituido por aproximadamente 25,000 genes; e.g., en el pez zebra *Danio rerio* se han reportado un total de 25,748 genes (Collins *et al.*, 2012). De este modo, secuenciar, evaluar e interpretar la diversidad genética de todo el genoma resultaría una tarea demandante y costosa. Una de las herramientas para evaluar la variabilidad genética son los marcadores moleculares, que son una representación reducida del genoma del individuo. Existen varios tipos de marcadores genéticos moleculares, uno de ellos son las secuencias simples repetidas ó SSRs por sus siglas en inglés (*Simple Sequence Repeats*), denominados más comúnmente microsatélites, que consisten en repeticiones consecutivas de secuencias nucleotídicas de entre 2-6 pb, presentes en todas las regiones del genoma de los cromosomas (Tautz, 1989; Liu y Cordes, 2004). Los microsatélites se heredan bajo siguiendo un modelo mendeliano, por lo que son codominantes, es decir presentan un alelo materno y otro paterno; y es posible discriminar los individuos heterocigotos de los homocigotos (**Fig.4**). Además, son altamente polimórficos, lo que significa que pueden presentar un gran número de alelos (variantes) evaluado por el tamaño de los fragmentos; debido a esta variabilidad, es posible obtener genotipos diferenciables entre individuos (Liu y Cordes, 2004).



**Figura 4.** Representación simplificada de los microsatélites en los cromosomas de un individuo.

A la fecha, existen cerca de 20,000 estudios en la acuicultura que involucran este tipo de marcador molecular (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Los microsatélites, por sus características intrínsecas, son considerados los marcadores de elección en estudios que evalúan la variabilidad genética y el comportamiento reproductivo en cautiverio de especies de importancia socio-económica y ecológica (Aranguren-Méndez *et al.*, 2005; Porta *et al.*, 2006).

### **1.1.5 Diversidad y estructura genética**

A la totalidad de las variaciones en secuencias o tamaños en los fragmentos de DNA (alelos) presentes en los genomas de una población, se le conoce como diversidad genética; generalmente se cuantifica con base en el número de alelos ( $N_a$ ), que a su vez se traduce en niveles de heterocigosidad (número de heterocigotos en la población); una mayor diversidad genética le confiere a los organismos una mayor capacidad de respuesta a sobrevivir a cambios ambientales o factores estresantes (FAO/UNEP, 1981).

La diversidad genética ha sido uno de los principales objetivos a preservar como parte de la estrategia mundial de la conservación desde 1980 (IUCN *et al.*, 1980). Actualmente sigue teniendo relevancia debido a la crisis en la pérdida de la biodiversidad biológica por actividades humanas que enfrenta el planeta (Savolainen, *et al.*, 2006; Frankham *et al.*, 2002). Conservar la variabilidad genética en las especies silvestres es fundamental debido a que se asegura el potencial evolutivo que les permitirá adaptarse a condiciones ambientales cambiantes, mientras que, para las especies y/o poblaciones en cautiverio es indispensable para lograr el éxito en los programas de crianza selectiva, en donde se busca potenciar la productividad y viabilidad de los animales, como resultado de la domesticación (Lind *et al.*, 2012; Toro y Caballero, 2005; Frankham *et al.*, 2002). La importancia de evaluarla y cuantificarla en los programas en cautiverio, radica en que en las etapas tempranas del proceso es la única oportunidad en la que se puede capturar esa diversidad. Permitir la entrada de organismos silvestres después de años de selección puede repercutir en las metas logradas.

Además, el conocimiento del estado genético de las especies puede ser aplicado en la conservación de las mismas, en el desarrollo de planes de selección y para diferenciar organismos cultivados de los silvestres (Chauhan & Rajiv, 2010).

### 1.1.6 Éxito reproductivo en cautiverio

En el cultivo de especies marinas el estudio del éxito reproductivo a través de la asignación parental es imprescindible debido al alto grado de complejidad en los apareamientos de las especies acuáticas, su uso ofrece la posibilidad de monitorear el coeficiente de endogamia ocasionado por la selección artificial (Liu & Cordes, 2004).

Por ejemplo, algunos de los problemas que enfrenta la industria acuícola son el resultado de una reducción en los valores fenotípicos que suele ocasionarse por el apareamiento entre organismos emparentados a través de uno o varios ancestros comunes (endogamia), esto ocasiona un incremento de homocigotos que fenotípicamente puede expresarse como una pérdida en la capacidad reproductiva, alteraciones en la tasa de fecundación y de supervivencia, alteraciones en la tasa de eclosión y sobre la tasa de crecimiento (Falconer & Mackay, 1996). La probabilidad de que en un cultivo de organismos acuáticos se presente depresión endogámica, es alta, debido principalmente al desove masivo de los organismos, así como al reducido tamaño de reproductores efectivos en comparación con el medio silvestres (McDonald *et al.*, 2004; Yousefian & Nejati, 2008). Por lo que conocer, las relaciones genéticas entre los individuos en ausencia de genealogía es fundamental para evitar la pérdida de la diversidad genética, mediante la aplicación de un adecuado manejo reproductivo (Porta *et al.*, 2006).

La asignación parental tuvo un auge a mediados de los noventas gracias a la disponibilidad de marcadores moleculares tipo microsatélites (Herbinger *et al.*, 1995). Ha sido implementado ya en algunas especies acuícolas como en salmón del Atlántico (*Salmo salar*), lenguado japonés (*Paralichthys olivaceus*), lenguado senegalés (*Solea senegalensis*) y bacalao del Atlántico (*Gadus morhua*; Norris *et al.*, 2000; Sekino *et al.*, 2004; Porta *et al.*, 2006; Herlin *et al.*, 2008).

## 1.2 Justificación

En México, la competitividad de la industria acuícola del Jurel de Castilla *Seriola lalandi* se ve limitada por la falta de disponibilidad de larvas durante diferentes periodos del año para cubrir así, sus demandas durante la etapa de engorda. Debido a ello y a pesar de que se ha logrado la reproducción y el desarrollo larval de la especie en México, las empresas se ven obligadas a importar organismos de diversas partes del mundo para mantener la producción. Esto se realiza sin evaluar la compatibilidad genética con la de la

población local. Esta evaluación puede desarrollarse a partir del análisis de la diversidad genética, que permitirá vislumbrar el potencial de riesgo, al introducir especies y/o poblaciones diferentes. Mantener la diversidad genética de las poblaciones cultivadas en una condición similar a las del medio silvestre, contribuye a disminuir el impacto genético de la incorporación accidental de organismos cultivados a las poblaciones silvestres, a preservar el potencial evolutivo de las especies, así como a garantizar la respuesta a la selección en los programas genéticos.

A pesar de la ausencia de información genética en las poblaciones de *S. lalandi* a lo largo de la Península de Baja California, estudios recientes confirman que *S. lalandi* es una agrupación de tres especies. Esto refleja la necesidad de caracterizar no solo las poblaciones silvestres mexicanas sino también las de otras regiones del mundo, para evaluar el riesgo de translocación y poder conservar el acervo regional.

Por otra parte, el control de la reproducción en cautiverio es un factor primordial que asegura el éxito en el cultivo. Sin embargo, dado que los jureles son reproductores asincrónicos con desoves múltiples y fecundación externa, el aporte de cada parental a la descendencia obtenida en cautiverio se desconocía hasta hace poco. En el país existen trabajos acerca del efecto de las condiciones de cultivo, tales como temperatura, manejo larval y alimentación de la especie. Dichos componentes ambientales juegan un papel fundamental en la expresión del genotipo, determinando el fenotipo de los organismos en cultivo bajo condiciones particulares. Dado que, teóricamente existirán genotipos mejor adaptados a las condiciones particulares de cultivo, los efectos del ambiente se verán reflejados en una mayor supervivencia y crecimiento de la progenie que herede estas características genéticas. Así, la identificación de los reproductores con mayor éxito reproductivo, es decir aquellos que generen progenies más viables desde el punto de vista productivo, permitirá el establecimiento de líneas genéticas específicas a fin de controlar los apareamientos entre los reproductores F1, optimizando los programas de selección genética.

### **1.3 Hipótesis**

La diversidad genética de las poblaciones cultivadas no difiere significativamente a la de sus contrapartes silvestres, ya que se trata de la primera generación filial.

Debido al amplio rango de distribución de la especie, los individuos silvestres de *S. lalandi* de las distintas localidades de México corresponden a una sola población genéticamente homogénea.

El grado de aislamiento geográfico entre las poblaciones de otras regiones del mundo de ambos hemisferios ha producido diferencias genéticas, suficientes para diferenciarlas como especies distintas.

La estrategia reproductiva del Jurel de Castilla, de desoves múltiples por lotes, con un sistema de apareamiento promiscuo garantiza que todos los reproductores contribuyan genéticamente en igual proporción a la progenie.

## **1.4 Objetivos**

### **1.4.1 Objetivo general**

Evaluar la diversidad genética y el éxito reproductivo del Jurel de Castilla (*Seriola lalandi*) en cultivo, a través de marcadores moleculares tipo microsatélites.

### **1.4.2 Objetivos específicos**

1. Caracterizar el genotipo de *S. lalandi* en organismos adultos provenientes de seis poblaciones silvestres y cinco lotes de crías producidos en cautiverio, mediante nueve marcadores moleculares tipo microsatélites.
2. Estimar los parámetros genéticos para cuantificar la diversidad genética de las poblaciones silvestres y cultivadas de *S. lalandi*.
3. Inferir la estructura genética poblacional de *S. lalandi* de las localidades mexicanas muestreadas.
4. Determinar el grado de diferenciación genética entre las poblaciones del hemisferio norte y hemisferio sur.
5. Evaluar el éxito reproductivo de reproductores silvestres de *S. lalandi* mantenidos en cautiverio en México, a través del aporte parental en la progenie cultivada.

## Capítulo 2. Metodología

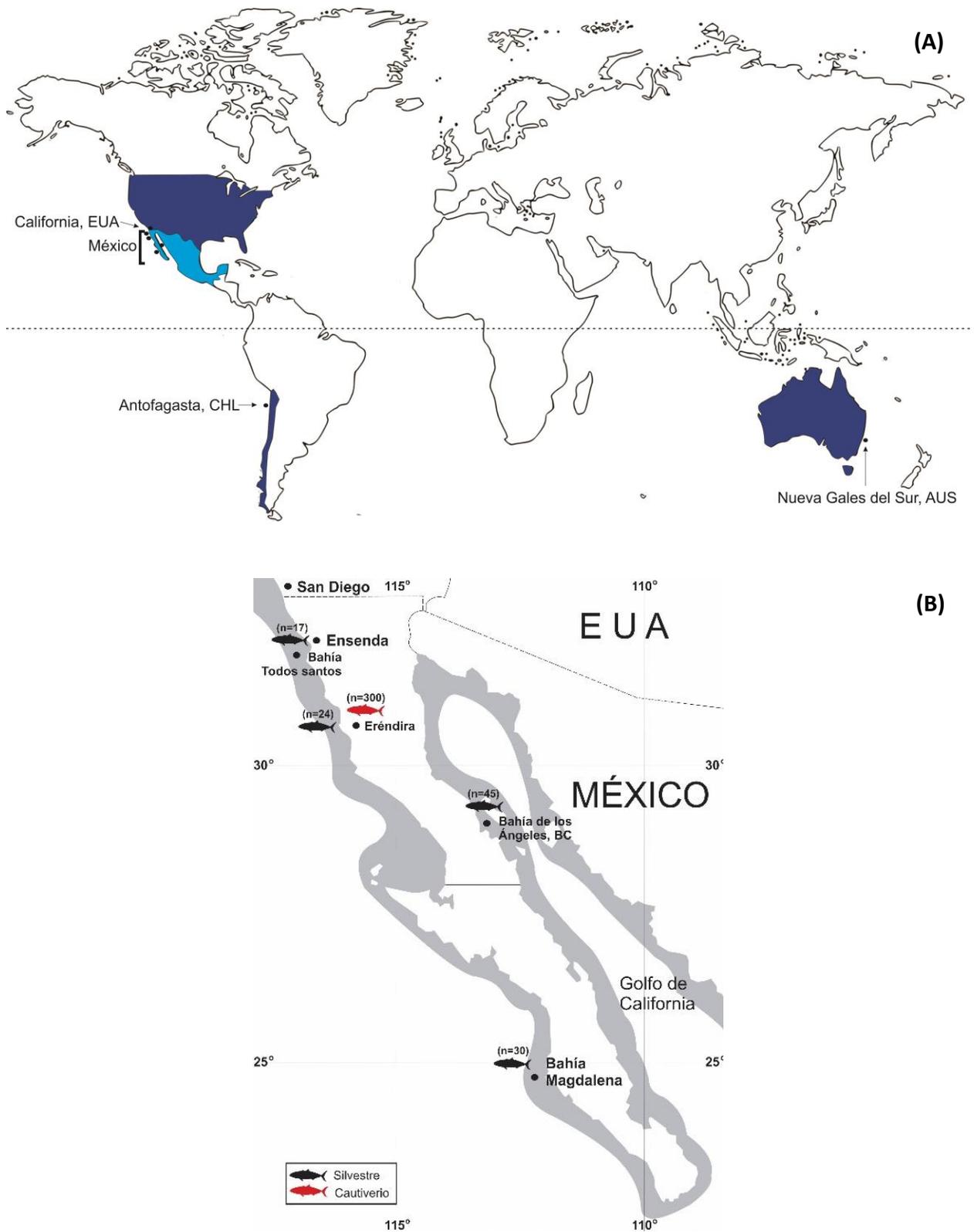
### 2.1 Origen de las muestras

Para la determinación de la diversidad genética de *S. lalandi* en cautiverio se analizaron muestras provenientes de dos poblaciones F1 mexicanas (F1BT y F1BM, n=300; **Tabla 1, Diversidad genética**), además de tres poblaciones extranjeras cultivadas en California, EUA (F1EUA, n=40), Antofagasta, Chile (F1CHL, n=50) y Nueva Gales del Sur, Australia (F1AUS, n=50). Posteriormente, para evaluar la pérdida de la diversidad genética en cautiverio se compararon los parámetros genéticos de las F1 con sus respectivas poblaciones silvestres, a excepción de la población de EUA debido a que se carecía de un muestreo de origen silvestre. Se cuantificó la variabilidad genética de cuatro poblaciones silvestres mexicanas: Bahía de Todos Santos (BT, n=17), Ejido Eréndira (EE, n=24) y Bahía de Los Ángeles (BA, n=45) en Ensenada, B.C. y Bahía Magdalena (BM, n=30) en San Carlos, B.C.S. (**Fig. 5B**) y dos poblaciones del hemisferio sur, de Antofagasta, Chile (CH, n=50) y Nueva Gales del Sur, Australia (AUS, n=39) (**Fig. 5A**). Posteriormente, se analizó la estructura genética de las poblaciones estudiadas a escala regional y a escala global (MEX, EUA, CHL, AU; ver **Tabla 1, Figura 5**).

**Tabla 1.** Muestreo genético e información adicional de las poblaciones empleadas.

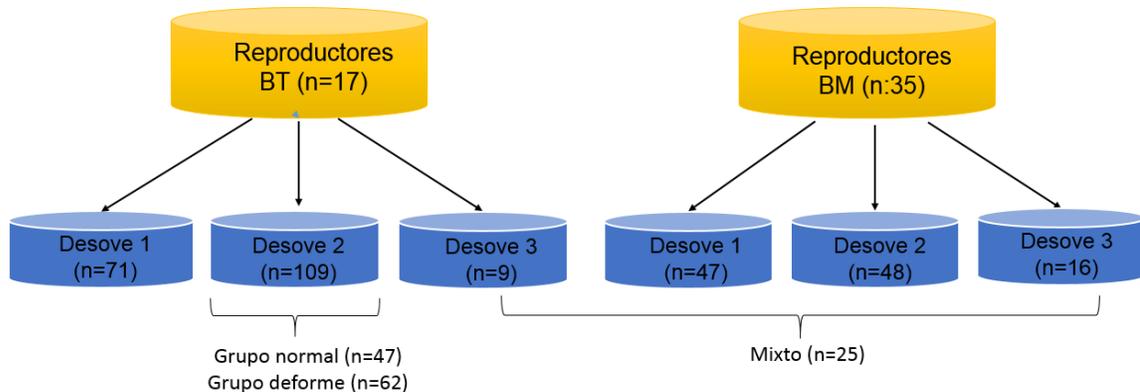
Origen	Fecha de desove	Muestras totales	Muestras genotipificadas	Diversidad genética (n) <sup>***</sup>	Parental (n) <sup>***</sup>
<b>a) Cautiverio</b>					
F1 de Bahía de Todos Santos (lote 1)					
Lote 1-desove 1	03/04/2014	200	71	71	71
Lote 1-desove 2	02/06/2015	50	47	47	47
Lote 1-desove 2 (deformes)	02/06/2015	66	62	62	62
Lote 1-desove 3	14/07/2015	55*	9	9	9
F1 de Bahía Magdalena (lote 2)					
Lote 2-desove 1	02/02/2015	90	47	47	47
Lote 2-desove 2	11/02/2015	102	48	48	48
Lote 2-desove 3	14/07/2015	55*	16	16	16
F1 de EUA	26/02/2014**	40	40	40	
F1 de Chile	05/12/2015	256	50	50	
F1 de Australia	24/10/2015**	50	50	50	
<b>b) Silvestres</b>					
<b>Fecha de muestreo</b>					
Bahía de Todos Santos, BC, Méx. (BT: lote 1)	29/07/2014	17	17	17	17
Bahía Magdalena, BCS, Méx. (BM: lote 2)	26/06/2014	30	30	30	35
Ejido Eréndira, BC, Méx. (EE)	10/02/2016	24	24	24	
Bahía de Los Angeles, BC, Méx. (BA)	10/07/2015	45	45	45	
Antofagasta, Chile (CHL)	15/06/2015	220	50	50	
New South Wales, Australia (AU)	03/11/2015	39	39	39	
<b>Total</b>		<b>1,284</b>	<b>645</b>	<b>645</b>	<b>354</b>

\* se refiere a las mismas muestras (este lote estaba mezclado); \*\* fecha correspondiente al muestreo de los organismos; \*\*\* muestras empleadas para los respectivos análisis



**Figura 5.-** Localización geográfica de las poblaciones mundiales (A) y mexicanas (B) de *S. lalandi*, empleadas en el presente estudio.

Los organismos para el análisis parental (**Tabla 1, Parental**) fueron proporcionados por la empresa Ocean Baja Labs S. de R.L. de C.V., dedicada a la producción y engorda de Jurel (*Seriola lalandi*) que está ubicada en el Ejido Eréndira en Ensenada, Baja California, México. Se realizó el muestreo genético de dos lotes de reproductores de origen mexicano, y se muestrearon los juveniles producidos en tres desoves de cada lote de reproductores para realizar el análisis parental y los estudios de diversidad genética. Asimismo, dentro del desove número dos producido por reproductores provenientes de Bahía de Todos Santos, se muestreó un subgrupo de organismos deformes (n=62) con la finalidad de cuantificar la variabilidad genética y compararla con un subgrupo considerado normal (sin deformidades aparentes) del desove correspondiente (**Fig. 6**).



**Figura 6** Representación del muestreo a los 30 días después de la eclosión en *Seriola Sp.*

## 2.2 Muestreo de reproductores

Para evitar el estrés en los reproductores durante el muestreo, los peces fueron anestesiados siguiendo los protocolos establecidos por la empresa. Se extrajeron de 30 a 50 mg de la aleta caudal o dorsal con pinzas y tijeras estériles, las muestras se etiquetaron con base al sistema de marcaje de los reproductores definido por la empresa y fueron conservadas en tubos Eppendorf de 1.7 ml con etanol al 96% y almacenadas a  $-80^{\circ}\text{C}$  hasta su análisis. Posterior al muestreo, los peces recibieron un tratamiento profiláctico para evitar la infección de la herida, y una vez recuperados fueron transferidos a un estanque de mantenimiento.

Se colectaron 17 muestras de reproductores (nueve machos y ocho hembras) de Bahía de Todos Santos que conformaron el lote uno (BT). El lote dos estuvo conformado por 35 reproductores (14 machos, 14 hembras y siete de sexo indefinido); 26 originarios de Bahía Magdalena (BM) y nueve individuos F1 provenientes de Hubbs-Sea World Research Institute, California, EUA (Hubbs) (**Anexo 1, Tablas 1 y 2** relación de reproductores).

### 2.3 Muestreo de juveniles

Debido a que no es posible extraer suficiente DNA de buena calidad a partir de ovocitos recién fecundados de jurel (Comm. Pers. Estrella Cordova), se tomaron muestras de juveniles de entre 30 y 40 días de edad. Para su conservación, las larvas fueron mantenidas en un tubo Eppendorf de 1.7 ml con etanol al 96% y almacenadas a -80°C hasta su análisis. Las muestras se etiquetaron de acuerdo al registro de la hoja de muestreo para monitoreo de parámetros morfométricos que realiza la empresa como control; en donde se registran la longitud total, peso, altura, ancho, la presencia o ausencia de deformidades y otros datos que se consideren relevantes. (lote 1 y lote 2),

Se obtuvieron 300 larvas F1 en cautiverio producidas por ambos grupos reproductores (lote 1 y 2) en los tres eventos de desove, con las cuales se determinó el aporte parental de *S. lalandi* en cautiverio (**Tabla1**).

### 2.4 Extracción de DNA genómico

Para la extracción de DNA genómico se utilizaron dos protocolos: un kit comercial y un método tradicional. El kit DNeasy Blood & Tissue de QIAGEN® (Valencia, Ca. USA) se empleó para el aislamiento y purificación del DNA siguiendo las instrucciones del fabricante. Respecto al método tradicional se usó una modificación del protocolo de sales publicado por Aljanabi y Martinez, (1997), consistente en: lisis de la membrana celular y nuclear de las muestras con 5 µl de proteinasa K y 500 µl del Buffer A (Tris-HCl 100 mM; pH 7.5) e incubación a 65°C por 10 horas para facilitar la ruptura de lípidos de la membrana celular; adición de 570 µl de LiCl 6 M y 230 µl de KAc 5 M y centrifugación a 10,000 rpm por 10 min; posterior a este proceso, se agregó 200 µl de Fenol-Cloroformo a las muestras para aislar el DNA de proteínas, lípidos y RNA. Finalmente, el DNA se precipitó con 550 µl de Isopropanol frío (-20°C), el precipitado se lavó con

500  $\mu$ l de Etanol frío al 70% (-20°C); el DNA fue re-suspendido en 50  $\mu$ l de agua para PCR y se incubó con RNAsas a 37°C durante 40 minutos.

Para verificar la calidad del DNA extraído, en términos de la integridad (grado de fragmentación) de las moléculas de DNA, se realizó una electroforesis en gel de agarosa al 1% por 60 min a 80 volts con buffer TBE 1X, usando como referencia un marcador de peso molecular de 1 Kb (New England BioLabs®, Reino Unido). A continuación, el gel se tiñó por inmersión en bromuro de etidio por 15 min y se visualizó en un sistema digital de fotodocumentación Gel Doc™ XR+ (BIO-RAD®, Estados Unidos) bajo luz UV, las imágenes se capturaron mediante el programa Quantity One® (BIO-RAD®, Estados Unidos). La concentración y pureza (contenido proteínas y solventes) se evaluó con la ayuda de un espectrofotómetro ND1000 (NanoDrop Technologies®, Estados Unidos). La concentración de DNA se midió a 260 nm, a escala de 50 nm y en unidades de ng/ $\mu$ L; además se registraron las razones 260/280 nm que refleja la relación DNA/proteínas y 260/230 que refleja la relación DNA/solventes, el criterio para considerar un DNA de buena calidad fue de 1.6-2.1 (Wasko *et al.*, 2003). El DNA obtenido se diluyó a 50 ng/ $\mu$ l con agua para PCR y fue mantenido a -40°C hasta su posterior análisis.

## 2.5 Amplificación de los marcadores genéticos tipo microsatélites

La amplificación de los microsatélites, así como su genotipado, se realizó en el GeneCology Research Centre de la University of the Sunshine Coast, en Queensland, Australia. Se amplificaron nueve marcadores moleculares tipo microsatélites (**Tabla 2**) mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR), de los cuales, seis marcadores son especie-específicos *Sel001*, *Sel002*, *Sel008*, *Sel011*, *Sel017* y *Sel019* desarrollados a través de un análisis transcriptómico de tejido de hígado y sistema digestivo (Whatmore *et al.*, 2013) y tres marcadores heterólogos, desarrollados para la especie *Seriola dumerili*: *Sdu21* (Renshaw *et al.*, 2006) y *Sdu32*, *Sdu46* (Renshaw *et al.*, 2007).

**Tabla 2.** Detalles de los marcadores moleculares tipo microsatélites que fueron utilizados en el presente estudio.

Loci	Cebadores	Tamaño (pb)	Motivo de repetición	Ta* (°C)	No. De alelos	Referencia
<i>Sdu21</i>	F: CTCAGGACAATGTTGGTAG R: GCTAACCAAGTTCACGACAT	264–380	(GATA) <sub>25</sub>	56	20	Renshawet <i>et al.</i> , 2006
<i>Sdu32</i>	F: CCTGTGAGAGCATTGGTAT R: GTGCTTGCTCTTCTGTCAT	99–177	(CA) <sub>17</sub>	56	21	Renshawet <i>et al.</i> , 2007
<i>Sdu46</i>	F: GCAGTGTGAGCCATACATTAC R: CTACAGGACAAAAGCCATT	217–259	(GA) <sub>30</sub>	53	13	Renshawet <i>et al.</i> , 2007
<i>Sel001</i>		202-219	(XXX)	60	10 ± 2.10	Whatmore <i>et al.</i> , 2013
<i>Sel002</i>		114-117	(XXX)	60	10 ± 2.10	Whatmore <i>et al.</i> , 2013
<i>Sel008</i>		123-136	(XX)	60	10 ± 2.10	Whatmore <i>et al.</i> , 2013
<i>Sel011</i>		110-157	(XXX)	60	10 ± 2.10	Whatmore <i>et al.</i> , 2013
<i>Sel017</i>		133-165	(XX)	60	10 ± 2.10	Whatmore <i>et al.</i> , 2013
<i>Sel019</i>		213-234	(XX)	60	10 ± 2.10	Whatmore <i>et al.</i> , 2013

Ta\*: Temperatura de anillamiento

X: Las secuencias de los primers no han sido liberados por estar protegidos por la empresa que financió su desarrollo.

Los primers forward fueron marcados previamente con diferentes fluorocromos (**Anexo 2, tabla 1**) y clasificados en dos grupos: el grupo uno conformado por los microsatélites *Sel008*, *Sel011*, *Sel017*, *Sel019* y el grupo dos por *Sel001*, *Sel002*, *Sdu21*, *Sdu32*, *Sdu46*. Posteriormente se amplificaron en un volumen final de 13.5 µL, 2.75 µL de agua libre de RNAsas, 6.25 µL de master mix para PCR múltiplex (QIAGEN®, Alemania) 2X, 1.25 µL de Q-solution Q 5X, 0.2 µM de cada primer y 2 µL de DNA (**Tabla 3**).

**Tabla 3.** Master mix para PCR múltiplex empleado en la amplificación de microsatélites.

Concentración inicial	Compuesto	Concentración final	Muestra 1X (µL)
	Agua libre de RNAsas		2.75
2 X	Master mix para PCR múltiplex	1 X	6.25
5 X	Q-Solution	0.5 X	1.25
10 X	Primer mix*	2 µm/primer	1.25
50 ng/µL	DNA genómico		2
	<b>Volumen de rx final</b>		13.5

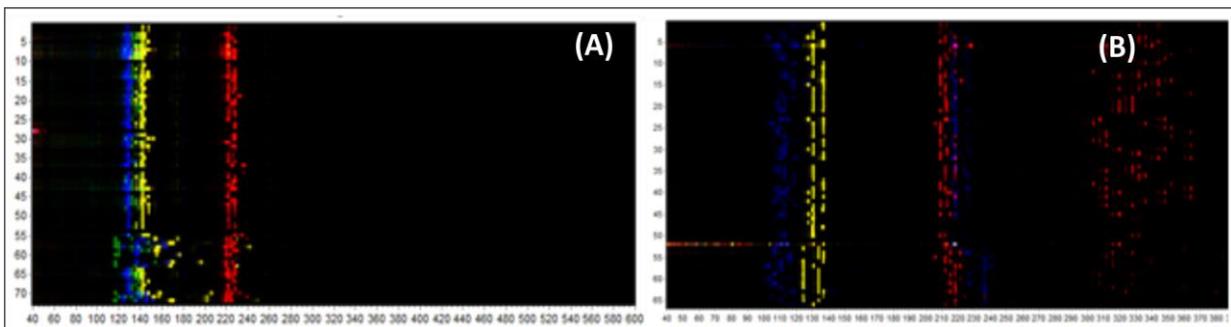
\*Primer mix para grupo 1 incluye los loci: *Sel008*, *Sel011*, *Sel017*, *Sel019*\*Primer mix para grupo 2 incluye los loci: *Sel001*, *Sel002*, *Sdu21*, *Sdu32*, *Sdu46*

Las condiciones de amplificación por PCR fueron las siguientes: 95°C por 15 min, 35 ciclos a 95°C por 30 s, temperatura de anillamiento varió de 53 a 60°C dependiendo de los pares de primers usados (**Tabla 1**) por 90 s seguida por 72°C por 30 s y una temperatura de extensión final de 68°C por 30 min. Los productos amplificados se analizaron en gel de agarosa al 2% a 60 volts por 80 min en buffer TBE 1X y se compararon

con un marcador de peso molecular de 100 pb (New England BioLabs®) para verificar su concentración y tamaño.

## 2.6 Genotipado

El genotipado se realizó mediante análisis de fragmentos por electroforesis capilar de alta resolución en un secuenciador automatizado de la marca Applied Biosystems 3500 (Life Technologies). A partir del programa GeneMarker® (SoftGenetics, USA) se generó un gel virtual con el que posteriormente se obtuvieron las matrices de datos de genotipado en formato Excel (\*.xls). En la **figura 7** se observan los gels virtuales obtenidos para el grupo uno de microsatélites (*Sel008*, *Sel011*, *Sel017*, *Sel019*; **Fig 7A**) y el grupo dos (*Sel001*, *Sel002*, *Sdu21*, *Sdu32*, *Sdu46*; **Fig 7B**).



**Figura 7.-** Gel virtual generado para el grupo uno (A) y el grupo dos (B).

## 2.7 Análisis de diversidad genética

Los datos del genotipado se ajustaron a los formatos necesarios utilizando el programa CREATE 1.35 (Coombs *et al.*, 2008) y revisados con respecto a posibles errores de asignación de alelos con el software MICROCHECKER v2.2.3 (Oosterhout *et al.*, 2004). La frecuencia de alelos nulos se estimó mediante el método de máxima verosimilitud en el programa ML-nullFreq (Kalinowski y Taper, 2006).

Los parámetros de diversidad genética tales como número de alelos por locus ( $N_a$ ), alelos privados ( $N_p$ ), heterocigosidad esperada y observada ( $H_e$ ,  $H_o$ ), además del equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW) se

calcularon con el programa GenAlex 6.5 (Peakall y Smouse, 2006, 2012). Los coeficientes de endogamia (Fis), así como la riqueza alélica (Ra) fueron calculados con FSTAT 2.9.3 (Goudet, 1995). Se realizó la corrección de Bonferroni (Rice, 1989) por el efecto de comparaciones múltiples (nueve loci) en los resultados del coeficiente de endogamia (Fis), y el equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW).

Para determinar las diferencias en los parámetros genéticos entre las poblaciones silvestres y la F1, se llevó a cabo la prueba de Kruskal-Wallis ya que no se cumplieron las condiciones de normalidad y homocedasticidad de varianzas para la aplicación de un análisis de varianza (ANDEVA). Posteriormente, se aplicó la prueba de Dunn para determinar los grupos en los que hubo diferencias significativas con un nivel de confianza del 95%. Los análisis se realizaron con el programa Statistica 10 (Quest Software Inc).

Para el análisis de variabilidad genética entre los subgrupos normal y deforme, se hizo la prueba U de Mann Whitney en el programa Statistica 10, ya que los datos no cumplían con el principio de normalidad y/o homocedasticidad de varianzas.

## **2.8 Análisis de estructura genética**

Para determinar la estructura genética de las poblaciones estudiadas, se empleó el programa STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000) que emplea un modelo bayesiano que agrupa a los individuos de acuerdo a sus frecuencias alélicas. Posteriormente, se implementó la prueba de Evanno (Evanno, *et al.*, 2005), en el programa STRUCTURE HARVESTER (Earl y vonHoldt, 2012) para determinar delta K ( $\Delta K$ ) que se refiere al número más probable de componentes genéticos ( $\Delta K$ ). Se realizó un análisis discriminante de componentes principales en el programa estadístico R (Jombart, 2008; Jombart *et al.*, 2010), cuyo propósito es disminuir las variables (loci), identificando aquellos que tienen un efecto mayor en la estructura poblacional, de esta forma las diferencias entre poblaciones pueden ser observadas con facilidad.

Con las frecuencias alélicas obtenidas con el programa GenAlex 6.5 (Peakall y Smouse, 2006) se infirieron las distancias genéticas de Nei (Da), a partir de las cuales, se construyó un dendrograma de similitud genética usando el programa Poptree2 (Takezaki *et al.*, 2010) mediante el método del vecino más cercano (Neighbour-joining). La confiabilidad de las ramas en el dendrograma fue probada estadísticamente mediante 1000 repeticiones con la prueba de *Bootstrapping*.

La diferenciación genética se cuantificó por pares de poblaciones considerando siete de los nueve loci debido a la frecuencia de alelos nulos, mediante el índice de fijación tradicional (FST) y el desarrollado para microsatélites (RST). Subsecuentemente, se realizó un análisis de permutaciones en donde se determinó si los valores eran significativamente diferentes de cero, considerando el ajuste al p valor crítico de la corrección de Bonferroni (Rice, 1989). Se empleó un análisis de varianza molecular (AMOVA) para determinar diferencias significativas entre los grupos de poblaciones estudiadas. Estos análisis se desarrollaron en el programa Arlequín (Excoffier *et al.*, 2005).

## **2.9 Análisis de asignación parental**

La contribución de los reproductores se determinó mediante la asignación parental inferida por parejas empleando un método de máxima probabilidad en el programa COLONY 2.0.5.8 (Jones y Wang, 2010).

Por otra parte, se clasificó a los organismos dependiendo de su longitud estándar en tres categorías (chico, mediano y grande) para determinar la relación entre el fenotipo y la contribución parental. La clasificación anterior se realizó para cada lote en forma independiente, y después se usó la información de la totalidad de los reproductores para evaluar la relación fenotipo - contribución parental de manera global.

Adicionalmente, se determinó el coeficiente de coancestría por pares de reproductores para evaluar el parentesco entre las posibles cruzas, también se reevaluó el coeficiente de endogamia utilizando este estimador ya que es más preciso para identificar la endogamia cuando los alelos son idénticos por descendencia. Esta evaluación se desarrolló con el programa COANCESTRY 1.0.1.2 (Wang, 2011).

## Capítulo 3. Resultados

### 3.1 Muestreos genéticos

Se colectaron un total de 1,284 muestras de *Seriola lalandi*, provenientes de seis poblaciones silvestres y cinco cultivadas. Para el análisis de caracterización genética se emplearon un total de 645 muestras mientras que para el análisis parental se emplearon 352 (Tabla 4).

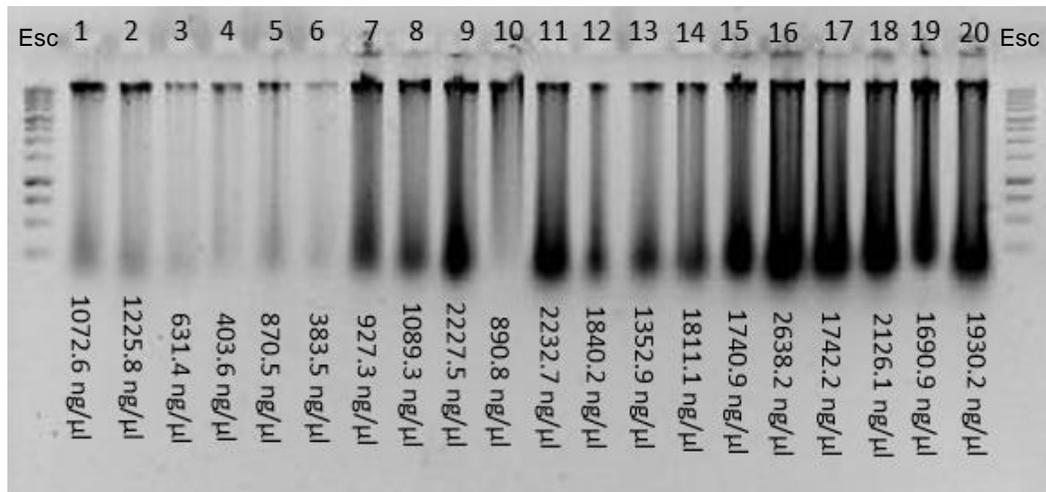
**Tabla 4.** Origen del muestreo y número de muestras empleadas para los análisis de diversidad genética y parental.

Origen	Muestras totales	Diversidad genética (n)	Parental (n)
<b>a) Cautiverio</b>			
F1 de Bahía de Todos Santos (lote 1; F1BT)	371	189*	189*
F1 de Bahía Magdalena (lote 2; F1BM)	192	111	111
F1 de EUA (F1EUA)	40	40	
F1 de Chile (F1CHL)	256	50	
F1 de Australia (F1AUS)	50	50	
<b>b) Silvestres</b>			
Bahía de Todos Santos, BC, Méx. (BT: lote 1)	17	17	17
Bahía Magdalena, BCS, Méx. (BM: lote 2)	30	30	35**
Ejido Eréndira, BC, Méx. (EE)	24	24	
Bahía de Los Angeles, BC, Méx. (BA)	45	45	
Antofagasta, Chile (CHL)	220	50	
New South Wales, Australia (AUS)	39	39	
<b>Total</b>	<b>1,284</b>	<b>645</b>	<b>352</b>

\* incluye 62 organismos deformes analizados por separado; \*\* incluye 9 reproductores F1EUA que fueron introducidos a este lote.

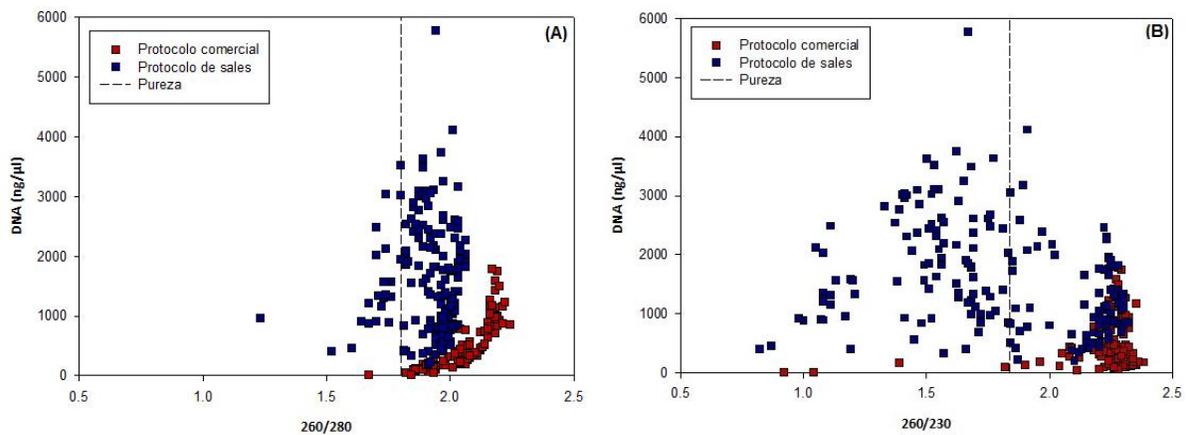
### 3.2 Extracción de DNA genómico

El 66% de las muestras de DNA extraídas, registraron una concentración de DNA mayor a 1,000 ng/μl, utilizando el protocolo de sales modificado (Fig. 8). El valor medio del total de las muestras fue de 1,586 ng/μl ± 21 ng/μl. El valor mínimo obtenido fue de 202 ng/μl; mientras que, el máximo fue de 5,774 ng/μl (Fig. 9A, puntos azules). Para la relación 260/280 nm, que mide la relación DNA/proteínas, el 88% de las muestras tuvieron valores mayores a 1.8, que se considera de buena calidad para las reacciones de PCR (Fig. 9A). Mientras que, para la razón 260/230 nm, que mide la relación DNA/solventes, el 48% presentó valores mayores a 1.8, siendo el valor mínimo de esta razón 0.82 (Fig. 9B).



**Figura 8.** Electroforesis en gel de agarosa al 1% durante 45 min a 90 volts con buffer TBE 1X de muestras de *S. lalandi* provenientes del lote 2 (n= 20). Se observan fragmentos de DNA de alto peso molecular (> 12,000 pb) y en algunas muestras de bajo peso molecular, se incluyen las concentraciones de DNA obtenidas, mediante el protocolo de sales modificado, en unidades de ng/μl. Esc: marcador de referencia de 1 Kb.

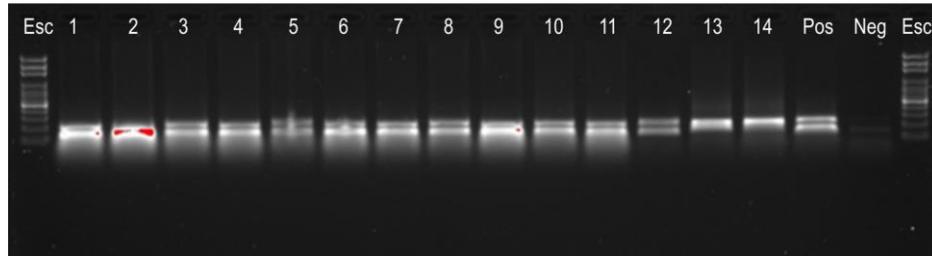
En comparación con el protocolo de sales, la concentración de DNA obtenido con el protocolo de extracción comercial fue de menor; en promedio se obtuvieron 526 ng/μl (Desviación estándar = 405 ng/μl), los valores mínimo y máximo fueron 49 y 1,782 ng/μl, respectivamente (**Fig. 9, puntos rojos**). Para la relación 260/280, todas las extracciones obtenidas con este protocolo presentaron un valor mayor a 1.8, y el 74% de los datos tuvieron valores mayores a 2 (**Fig. 9A**). En cuanto a la relación 260/230, el 96% de las muestras presentaron un valor superior a 2 (**Fig. 9B**).



**Figura 9.** Concentración e índices de calidad del DNA obtenido (A. relación 260/280 y B. relación 260/230) con el protocolo de sales (puntos azules) y el protocolo comercial (puntos rojos).

### 3.3 Amplificación de los microsatélites

Para todas las muestras seleccionadas, independientemente del protocolo de extracción de DNA empleado, se lograron amplificar los microsatélites, (**Fig. 10**).



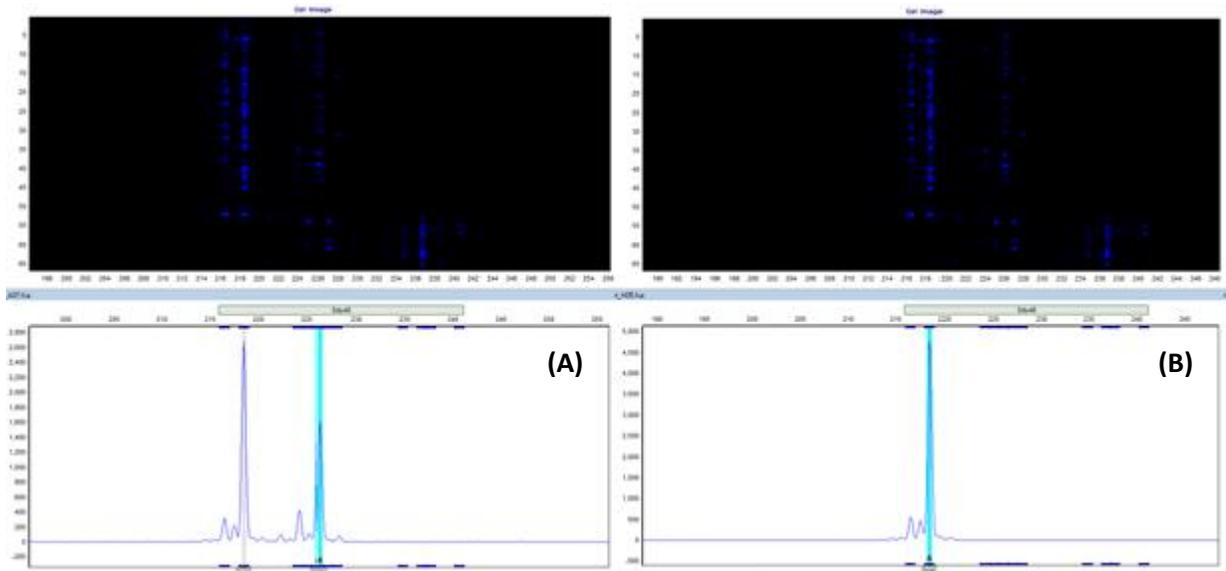
**Figura 10.** Ejemplo de la visualización de productos de PCR en gel de agarosa al 2% durante 80 min a 60 volts en buffer TBE 1X del grupo uno de microsatélites (*SeI008*, *SeI011*, *SeI017*, *SeI019*) de la población de cultivo de Bahía Magdalena (BM, n=14). Esc: marcador de referencia de 100 pb, Pos: Control positivo, Neg: Control negativo.

### 3.4 Genotipado

Los tamaños mínimos y máximos de los productos de PCR obtenidos para cada locus microsatélite amplificado se resumen en la **tabla 5**. Con base en el tamaño de los fragmentos fue posible determinar el genotipo heterocigótico u homocigótico de cada loci para cada individuo (**Fig. 11**). Para el análisis de caracterización genética se obtuvieron un total de 645 genotipos, mientras que para el análisis parental un total de 352 genotipos (Ver **tabla 4**).

**Tabla 5.** Tamaño, en número de bases, de los fragmentos de PCR obtenidos para cada locus microsatélite amplificado.

Loci	Mínimo	Máximo
<i>SeI001</i>	206	236
<i>SeI002</i>	118	140
<i>SeI008</i>	117	177
<i>SeI011</i>	116	161
<i>SeI017</i>	132	265
<i>SeI019</i>	216	246
<i>Sdu21</i>	272	388
<i>Sdu32</i>	87	167
<i>Sdu46</i>	216	259



**Figura 11.** Gel virtual y electroferograma de un organismo heterocigoto **(A)** y un organismo homocigoto **(B)** para el locus *Sel008* (fluorocromo FAM, azul), obtenido mediante análisis de fragmentos en secuenciador.

### 3.5 Análisis de diversidad genética

#### 3.5.1 Poblaciones de cultivo

##### 3.5.1.1 F1 de Bahía de Todos Santos

La población F1 de Bahía de Todos Santos estuvo compuesta por 127 juveniles provenientes de tres desoves (**Tabla 1**). El número de alelos varió de 5 a 20, siendo el locus *Sdu46* el que presentó un menor número de alelos (5) y *Sdu21* el que tuvo un mayor número de alelos (20). Solamente dos loci presentaron alelos privados (*Sel017*, *Sdu46*). Los valores para la riqueza alélica variaron de 3.5 (*Sdu46*) a 13.7 (*Sdu21*), el promedio fue de 7.9 (DE=3.11). La heterocigosidad observada tuvo en promedio 0.765 (DE=0.125) con un valor mínimo de 0.551 (*Sel002*) y un máximo de 0.933 (*Sdu21*). La heterocigosidad esperada se mantuvo en el intervalo de 0.650 (*Sdu46*) a 0.926 (*Sdu21*), con una media de 0.810 (DE=0.086). En relación al coeficiente de endogamia, el locus *Sel019* tuvo un valor mínimo de -0.047 y el locus *Sel002* un máximo de 0.258. Siete de nueve loci mostraron valores de Fis no significativos, por lo cual se considera que esta población está en panmixia. La frecuencia de alelos nulos varió de 0 a 7.2% en los diferentes loci. Con respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg, siete loci mostraron desviaciones significativas ( $p < 0.05$ ; **Anexo 3, Tabla 1**).

### 3.5.1.2 F1 de Bahía Magdalena

La F1 de Bahía Magdalena consideró 111 crías correspondientes a tres desoves (**Tabla 1**). Esta población, presentó un rango alélico de 7 (*SeI002*; *Sdu46*) a 18 (*SeI017*; *Sdu21*). Mientras que la riqueza alélica en promedio fue de 7.36 (DE=2.33) con valores de 3.512 a 10.826. No se observaron alelos privados en ningún loci. La heterocigosidad observada en promedio fue de 0.771 (DE=0.110) con un intervalo que varió de 0.551 en locus *Sdu21* a 0.946 en el locus *SeI008*. Por otra parte, la heterocigosidad esperada tuvo valores similares, presentando una media de 0.779 (DE=0.112) con un valor mínimo de 0.514 (*Sdu46*) y un máximo de 0.879 (*Sdu32*). Sólo los loci *SeI001* y *Sdu21* estuvieron en equilibrio Hardy-Weinberg, el resto presentó desviaciones significativas ( $p < 0.05$ ). La frecuencia de alelos nulos varió de 0 a 7.9%. El valor del coeficiente de endogamia osciló de -0.103 ( $p < 0.01$ ) en el locus *SeI008* a 0.117 ( $p < 0.05$ ) en el locus *SeI019*. Siete de nueve loci mostraron valores de Fis no significativos ( $p > 0.05$ ), por lo cual esta población estuvo en panmixia (**Anexo 3, Tabla 2**).

### 3.5.1.3 F1 de Estados Unidos de América

El número de alelos en la población F1 de Estados Unidos de América ( $n=40$ ) varió de 5 (*SeI002*) a 18 (*SeI008*) alelos por locus. Cuatro loci mostraron alelos privados, *SeI001* y *Sdu46* presentaron uno, mientras que *SeI017* y *Sdu21* tuvieron 3 alelos. La riqueza alélica en promedio fue de 7.296 (DE=2.473) con valores de 4.56 (*SeI002*) a 11.87 (*SeI017*). La heterocigosidad observada promedio fue de 0.849 (DE=0.101), el locus *Sdu46* presentó el valor mínimo (0.675) mientras que el *SeI017* tuvo el valor máximo (0.949). La heterocigosidad esperada para la población fue de 0.760 (DE=0.118) cuyo mínimo y máximo fueron 0.577 (*SeI001*) y 0.884 (*SeI017*), respectivamente. Esta población presentó un coeficiente de endogamia que varió de 0.009 a -0.289 ( $p < 0.001$ ), con un valor medio de -0.114 (DE=0.084). Aunque solo el locus *SeI001* presentó un valor de Fis significativamente diferente de cero (-0.289), debido a que la mayoría de los loci no presentó valores significativos de Fis, se considera esta población en panmixia; además, en esta población no hubo evidencia de la presencia de alelos nulos, y todos los loci evaluados se ajustaron al equilibrio de Hardy-Weinberg (**Anexo 3, Tabla 3**).

### 3.5.1.4 F1 de Chile

La población de cultivo de Chile ( $n=50$ ) comprendió un número alélico de 4 en el locus a *SeI002* a 12 en los loci *Sdu21* y *Sdu32*. Con respecto a los alelos privados, solo se observaron en dos loci (*SeI008* y *SeI019*). La riqueza alélica poblacional fue de 5.358 ( $DE=2.413$ ) oscilando de 3.2 en el locus *SeI002* a 10.3 en el locus *Sdu21*. El promedio de la heterocigosidad observada fue de 0.706 ( $DE=0.162$ ) mientras que para la heterocigosidad esperada fue de 0.652 ( $DE=0.174$ ). De acuerdo con el equilibrio de Hardy-Weinberg, sólo el locus *Sdu32* mostró una desviación significativa ( $p<0.05$ ). En cuanto al coeficiente de endogamia, este varió de 0.027 (*SeI001*) a -0.231 (*SeI017*) y sólo el valor de Fis obtenido para el locus *SeI017* fue significativo (-0.231) con tendencia exogámica. El resto de los loci no presentaron valores de Fis significativos por lo cual se considera a esta población en panmixia. La frecuencia de alelos nulos fue menor al 1.5% (**Anexo 3, Tabla 4**).

### 3.5.1.5 F1 de Australia

La F1 proveniente de Australia ( $n=50$ ), mostró un valor mínimo de 2 alelos en el locus *SeI002* y un máximo de 11 alelos en el locus *Sdu21*. En esta población no se observaron alelos privados en ningún loci. La riqueza alélica tuvo un promedio de 4.5 ( $DE=2.241$ ), variando de 2 a 8.9. La heterocigosidad observada registró un promedio de 0.758 ( $DE=0.113$ ) con un valor mínimo de 0.531 (*SeI002*) y máximo de 0.955 (*Sdu32*), mientras que, la heterocigosidad esperada fue de 0.667 ( $DE=0.128$ ), presentando un rango de 0.425 (*SeI002*) a 0.850 (*Sdu21*). Relativo al modelo de Hardy-Weinberg tres loci (*SeI008*, *Sdu21* y *Sdu32*) estuvieron en desequilibrio ( $p<0.05$ ). En general la población tuvo una tendencia a la exogamia, cuyo valor promedio fue de -0.140 ( $DE=0.135$ ;  $P<0.001$ ). Tres loci (*SeI008*, *Sdu32* y *Sdu46*) presentaron valores negativos significativos ( $p<0.05$ ), que reflejan cierto grado de exogamia. Para el locus *Sdu21* se estimó un 6% en la frecuencia de alelos nulos (**Anexo 3, Tabla 5**).

### 3.5.2 Poblaciones silvestres

#### 3.5.2.1 Bahía de Todos Santos, BC, México

En la **tabla 6** del anexo 3, se resumen los parámetros genéticos obtenidos del análisis de la población de Bahía de Todos Santos (n=17). En este grupo, el número de alelos varió de 4 a 20 por locus, el locus con mayor número de alelos fue el *SeI017* (20) y el de menor número fue el locus *Sdu46* (4). En cuanto al número de alelos privados por locus, solo el locus *SeI002* presentó uno. La riqueza alélica fue de un valor mínimo de 3.8 a un máximo de 18 alelos, en los loci *Sdu46* y *Sdu21*, respectivamente. La heterocigosidad observada fue de 0.118 a 0.941, con un promedio de 0.737 (DE=0.289); la heterocigosidad esperada varió de 0.509 a 0.934, con un valor medio de 0.799 (DE=0.136). Con respecto al Equilibrio de Hardy-Weinberg se observó sólo el locus *Sdu46* en desequilibrio altamente significativo ( $p < 0.001$ ), asociado con un evidente déficit de heterocigotos asociado posiblemente a la alta frecuencia (32.8%) de alelos nulos en este locus. Los valores del coeficiente de endogamia variaron de -0.128 (*SeI001*) a 0.852 (*Sdu46*) con un valor promedio de 0.130 (DE=0.283). Sólo el locus *Sdu46* presentó un valor de Fis significativamente diferente de cero, mostrando alta endogamia.

#### 3.5.2.2 Ejido Eréndira, BC, México

La población silvestre del Ejido Eréndira estuvo compuesta por 24 organismos. El número de alelos se mantuvo en un rango de 4 (*SeI002*) a 24 (*SeI017*). Los loci *SeI017*, *Sdu21* y *Sdu46* presentaron alelos privados. Paralelamente, la riqueza alélica varió de 3.5 (*SeI002*) a 17.6 (*SeI017*), promediando 9.87 (DE=4.3) alelos por locus. La heterocigosidad observada varió de 0.348 para el locus *Sdu21* hasta 0.833 en los loci *SeI011* y *SeI017*, con un promedio de 0.664 (DE=0.179). En cuanto a la heterocigosidad esperada, sus valores fueron de 0.568 en el locus *SeI002* a 0.934 en el locus *SeI017*, el valor medio fue de 0.802 (DE=0.136). Sólo el locus *Sdu21* tuvo desviación altamente significativa del equilibrio de Hardy-Weinberg ( $p < 0.001$ ). Con relación al coeficiente de endogamia, la población presentó un nivel de endogamia moderado (en promedio 0.189 con DE=0.175), con un rango de 0.046 a 0.629. Sin embargo, sólo el locus *Sdu21* reflejó un coeficiente de endogamia alto y significativo (0.629;  $p < 0.001$ ), mientras que el resto de los loci no presentaron valores de Fis significativamente diferentes de cero. La frecuencia de alelos nulos fue menor al 6.5%, excepto para el locus *Sdu21* que fue del 32.7%.; **Anexo 3 tabla 7**).

### 3.5.2.3 Bahía Magdalena, BCS, México

El número de alelos en la población de Bahía Magdalena ( $n=30$ ) varió de 5 en el locus *SeI002* a 24 en el locus *Sdu21*. En cuanto al número de alelos privados los loci: *SeI008*, *SeI011*, *Sdu21*, y *Sdu46* presentaron un alelo privado. Por otra parte, la riqueza alélica observada fue de 4.9 en el locus *SeI002* a 24 en el locus *Sdu21*. En cuanto a la heterocigosidad observada, la media obtenida fue de 0.765 ( $DE=0.197$ ) cuyos valores fueron de 0.267 en *Sdu46* a 0.900 en *SeI011*. En contraste, el promedio de la heterocigosidad esperada fue de 0.791 ( $DE=0.192$ ) que varió de 0.324 en el locus *Sdu46* a 0.939 en el locus *Sdu21*. Solamente el locus *Sdu46* presentó una desviación altamente significativa al equilibrio de Hardy-Weinberg ( $p<0.001$ ). Este grupo, presentó un coeficiente de endogamia promedio bajo (0.054 y  $DE=0.094$ ), y puede considerarse en panmixia dado que la mayoría de los valores de Fis no fueron significativos. Sin embargo, para el locus *Sdu21* el valor de Fis fue significativo y ligeramente endogámico (0.190). Además, cinco loci presentaron alelos nulos con una frecuencia de 0.6 a 6.4% (**Anexo 3 tabla 8**).

### 3.5.2.4 Bahía de los Ángeles, BC, México

Para evaluar la diversidad genética de la población de Bahía de los Ángeles se usó un total de 45 individuos silvestres. El número de alelos varió de 5 en el locus *Sdu002* a 34 en el locus *SeI017*. Cinco loci presentaron alelos privados (**Anexo 3, Tabla 9**), el locus *SeI017* presentó nueve alelos privados, *SeI019* presentó cinco, *SeI011* mostró dos y los loci *Sdu21* y *Sdu32* tuvieron solo uno. La riqueza alélica estuvo en un rango de 4.2 (*Sdu002*) a 17.7 (*SeI017*). La heterocigosidad observada en promedio fue de 0.733 ( $DE=0.107$ ) variando de 0.578 en *Sdu46* a 0.889 en *SeI017*. De manera similar, la heterocigosidad esperada varió de 0.544 en *Sdu46* a 0.941 en *SeI017*, en promedio 0.816 ( $DE=0.134$ ). En cuando al modelo de equilibrio de Hardy-Weinberg, dos loci (*Sdu21* y *Sdu32*) presentaron desviaciones significativas ( $p<0.001$ ). En cuanto al coeficiente de endogamia se encontró que los loci *Sdu21* y *Sdu32* presentaron valores de Fis significativos y con un grado moderado de endogamia (0.361 y 0.152, respectivamente). El resto no presentó valores significativos diferentes de cero; sin embargo, de manera global se observó una ligera tendencia endogámica con un Fis promedio de 0.102 ( $DE=0.115$ ). Siete loci tuvieron presencia de alelos nulos, variando de 1.9 (*SeI008*) a 21.1% (*Sdu21*).

### 3.5.2.5 Antofagasta, Chile

La población proveniente de Antofagasta, Chile estuvo integrada por 50 individuos. El número mínimo de alelos fue de 4 en el locus *SeI002* mientras que el número máximo fue de 18 en el locus *Sdu21*. Tres de los nueve loci presentaron alelos privados, el locus *SeI001* presentó dos, mientras que el *SeI017* tuvo el valor máximo de alelos, que fue de cinco (**Anexo 3, Tabla 10**). La riqueza alélica varió de 3.4 (*SeI002*) a 12.75 (*Sdu21*). La heterocigosidad observada fue de 0.689 (DE=0.157) con un valor mínimo de 0.480 en el locus *SeI008* y un valor máximo de 0.891 en el locus *Sdu21*. En cuanto a la heterocigosidad esperada se obtuvo un promedio de 0.718 (DE=0.150) con un valor mínimo de 0.470 en el locus *SeI008* y un máximo 0.915 en *Sdu21*. Se presentaron desviaciones significativas ( $p < 0.05$ ) al equilibrio de Hardy-Weinberg en los loci *SeI001* y *SeI002*. El coeficiente de endogamia varió de -0.96 a 0.171, en promedio fue de 0.051, y el locus *SeI001* fue el único que presentó un nivel de endogamia moderado de 0.171 ( $p < 0.05$ ). La frecuencia de alelos nulos varió de 1.4 a 6.9%.

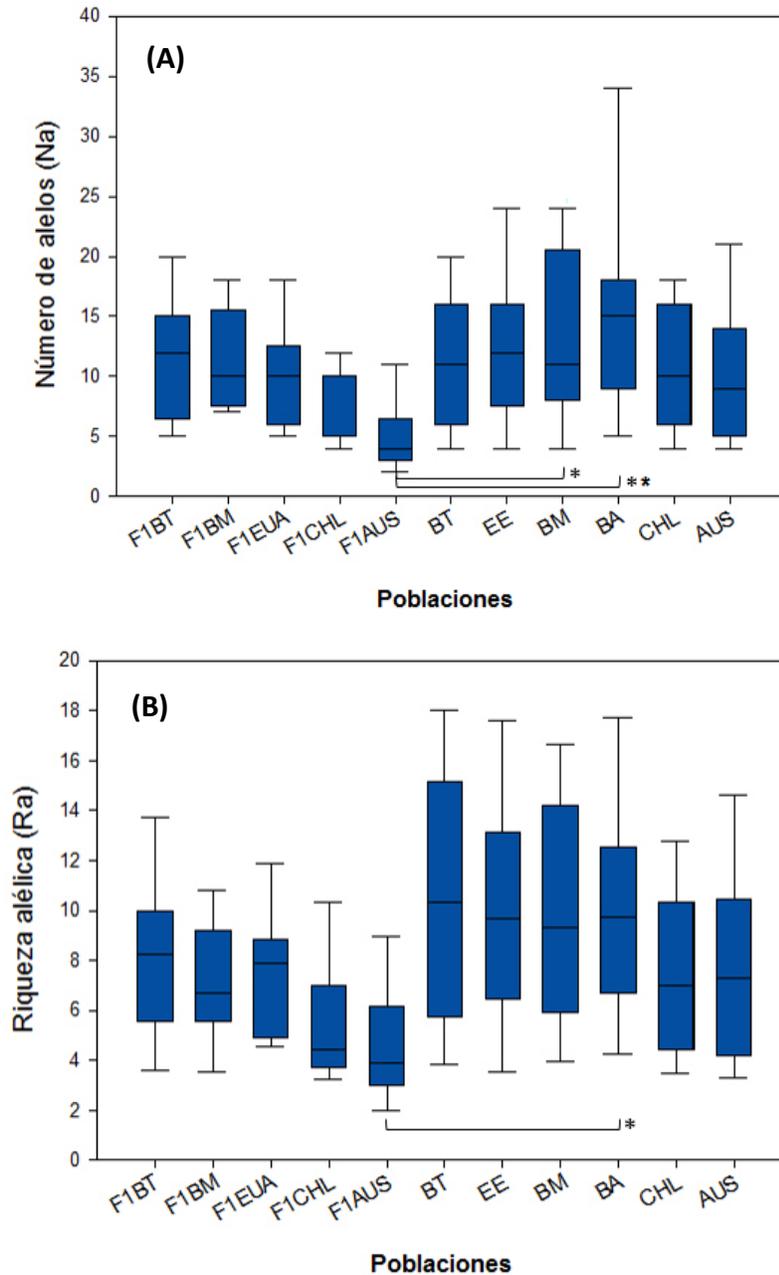
### 3.5.2.6 Nueva Gales del Sur, Australia

El número de alelos en la población silvestre de Australia ( $n=39$ ) varió de 4 alelos en el locus *SeI002* a 21 en el locus *Sdu21*. Cinco loci presentaron entre uno y dos alelos privados (**Anexo 3, Tabla 11**). La riqueza alélica varió de 3.27 (*SeI002*) a 14.64 (*Sdu21*). La heterocigosidad observada fue de 0.716 (DE=0.204) con un valor mínimo de 0.395 en el locus *SeI002* y un máximo de 0.923 en el locus *Sdu21*, mientras que la heterocigosidad esperada fue de 0.696 (DE=0.190) con un valor mínimo de 0.351 en el locus *SeI008* y un valor máximo de 0.933 en el locus *Sdu21*. Todos los loci estuvieron en equilibrio de Hardy-Weinberg. En general, esta población tuvo una tendencia a la panmixia, sin embargo, el locus *SeI002* mostró un grado de endogamia alto (0.243,  $p < 0.05$ ). Por otra parte, sólo en dos loci se evidenció la presencia de alelos nulos, variando la frecuencia de 1.9 a 9.9% en *SeI017* y *SeI002*, respectivamente.

### 3.5.2.7 Análisis estadístico

La prueba de Kruskal-Wallis para el número de alelos mostró diferencias significativas ( $p < 0.01$ ). Posteriormente, mediante la prueba de Dunn, se identificaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre la población de cultivo australiana con las poblaciones silvestres provenientes de las localidades de Bahía Magdalena y de Bahía de los Ángeles (**Fig. 12A**). Asimismo, la riqueza alélica mostró diferencias

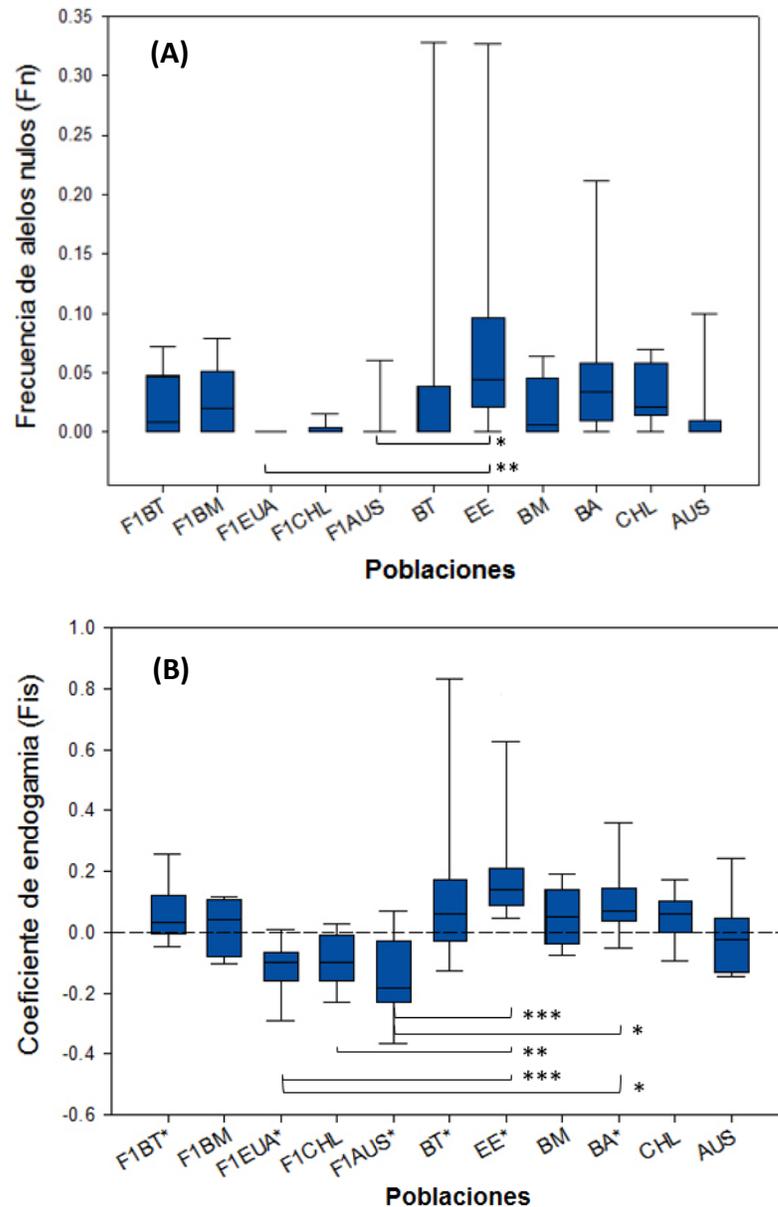
significativas ( $p < 0.05$ ) entre la población de cultivo de Australia con la población mexicana de Bahía de los Ángeles (**figura 12B**).



**Figura 12.** Representación del número de alelos (Na) y riqueza alélica (Ra) en los nueve loci microsatélites por población, las barras representan los valores máximos y mínimos, la línea dentro de las cajas representa la mediana. Las comparaciones múltiples entre las poblaciones según valor de significancia [ $^*(p < 0.05)$ ,  $^{**}(p < 0.01)$ ,  $^{***}(p < 0.001)$ ], están representados por la línea exterior.

Con referencia a la frecuencia de alelos nulos ( $F_n$ ) se identificaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre las poblaciones cultivadas de EUA y AUS con la población silvestre del Ejido Eréndira (EE) (**Fig. 13A**). De

igual manera, el coeficiente de endogamia (Fis) reveló diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre las poblaciones F1 de EUA y AUS con las poblaciones del Ejido Eréndira y las del Bahía de los Ángeles (BA). Por su parte, el grupo F1 de CHL tuvo diferencias muy significativas ( $p < 0.01$ ) con el grupo del Ejido Eréndira (Fig. 13B). Los resultados para la heterocigosidad esperada (He) y observada (Ho) así como para el número de alelos privados no mostraron diferencias significativas entre ninguna de las poblaciones (Anexo 4, Figs. 1-2).



**Figura 13.** Representación de la frecuencia de alelos nulos (Fn) y coeficiente de endogamia (Fis) en los nueve loci microsatélites por población, las barras representan los valores máximos y mínimos. la línea dentro de las cajas representa la mediana. Las comparaciones múltiples entre las poblaciones según el valor de significancia [\* ( $p < 0.05$ ), \*\* ( $p < 0.01$ ), \*\*\* ( $p < 0.001$ )], están representados por la línea exterior. \* en las localidades representa que su Fis difiere de cero.

## 3.6 Análisis de estructura genética

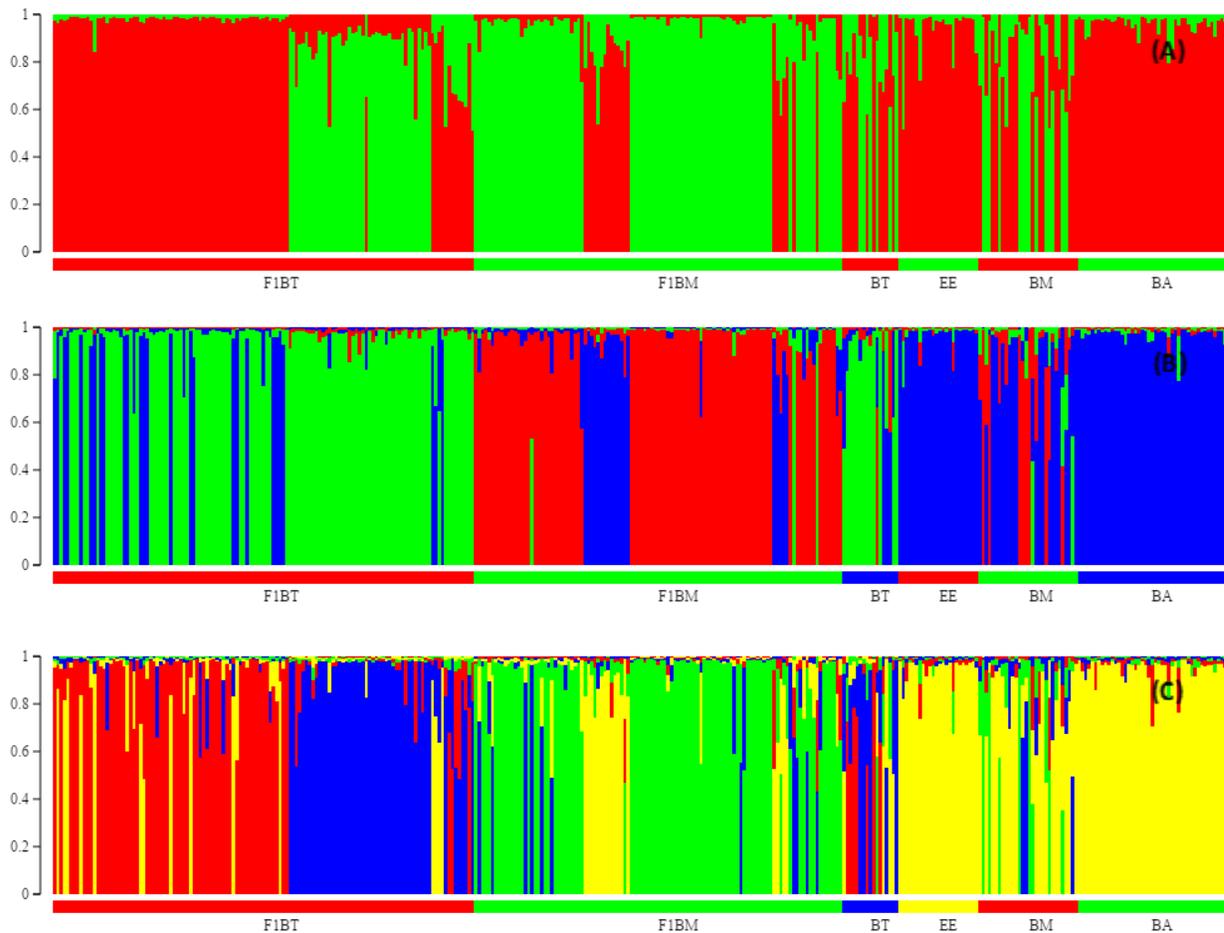
### 3.6.1 Análisis de grupos y asignación de individuos

Se realizó un análisis exploratorio de grupos y asignación de individuos a “n” componentes genéticos (K), posteriormente se calculó el número más probable de componentes genéticos (DK) en las poblaciones estudiadas. El primer análisis consideró solamente las muestras de origen mexicano (silvestres y de cultivo, **Fig. 14**) mientras que en el segundo se incluyeron muestras de diferente origen geográfico (**Fig. 15**). Las gráficas representan individualmente el porcentaje de asignación del genoma a cada uno de los componentes genéticos K inferidos. Por ejemplo, en el análisis de K=3 (**Fig. 14B**) el primer individuo de la población F1BT muestra que el 79% de su genoma corresponde a un componente genético (designado con color azul), mientras que el 21% restante corresponde a un componente genético distinto (color verde). Con base en lo anterior, es posible visualizar gráficamente la estructura genética de las poblaciones considerando la prevalencia de un componente genético determinado y/o hacer inferencias sobre la migración entre poblaciones silvestres.

En la **figura 14** se resumen los resultados obtenidos en las **poblaciones mexicanas** considerando la presencia de dos a cuatro componentes genéticos (K). Cuando el número de K fue igual a dos las poblaciones silvestres del Ejido Eréndira y Bahía de los Ángeles resultaron ser muy parecidas genéticamente, mientras que, las poblaciones de Bahía de Todos Santos y Bahía Magdalena mostraron un patrón similar de componentes genéticos (**Fig. 14A**). Sin embargo, cuando se analizaron las poblaciones considerando tres componentes genéticos (K=3, **Fig. 14B**) la población de Bahía de Todos Santos se diferenció del resto. De manera similar al análisis anterior las poblaciones del Ejido Eréndira y de Bahía de los Ángeles fueron muy parecidas. En este análisis, las poblaciones en cautiverio correspondieron a su contraparte silvestre, es decir, los individuos de la F1BT mostraron un componente genético característico de la población silvestre de Bahía de Todos Santos (verde), de igual manera la F1BM mostró predominancia del color rojo que es característico de la población silvestre de Bahía Magdalena (**Fig. 14B**).

Al considerarse cuatro componentes genéticos (**Fig. 14C**), las poblaciones del Ejido Eréndira y Bahía de los Ángeles siguieron siendo parecidas. Sin embargo, la población de Bahía de Todos Santos se subdividió, surgió un nuevo componente (azul) en mayor proporción en esa población, pero presente también en la población de Bahía Magdalena en donde también hubieron individuos con características genéticas distintas (verdes), pero que tuvieron un éxito reproductivo mayor en cautiverio (Ver población F1BM, **Fig. 14C**). En la F1BT surgió una subdivisión, dirigida principalmente por el aporte parental de los reproductores originarios de BT, quienes al parecer se reprodujeron en proporciones similares. La prueba de Evanno

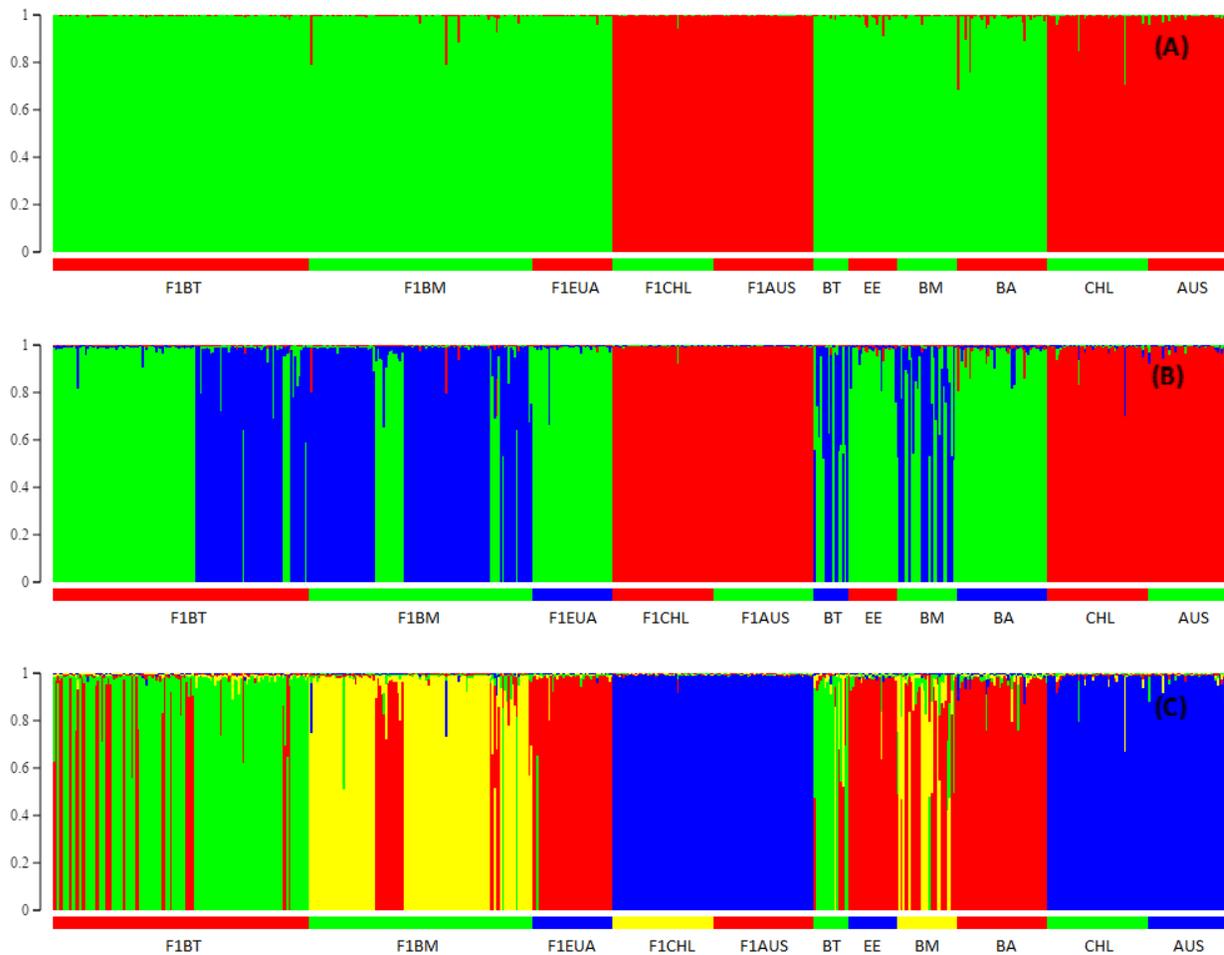
mostró que el número más probable de componentes genéticos en las poblaciones mexicanas es igual a tres (**Anexo 5, Fig. 1**).



**Figura 14.** Estructura genética de las poblaciones de *Seriola lalandi* mexicanas para dos (A), tres (B) y cuatro (C) componentes genéticos (valor de K asignado). Poblaciones de cultivo: F1BT= F1 de Bahía de Todos Santos, F1BM= F1 de Bahía Magdalena, y silvestres: BT= Bahía de Todos Santos, EE= Ejido Eréndira, BM= Bahía Magdalena y BA= Bahía de los Ángeles.

Los resultados del segundo análisis de estructura genética, que incluyó poblaciones mexicanas y otras extranjeras se muestran en la **figura 15**. Al considerarse dos componentes genéticos ( $K=2$ ) las poblaciones se agruparon en dos grandes grupos: las poblaciones del hemisferio norte (verde) y las poblaciones del hemisferio sur (rojo; **Fig. 15A**). En la **figura 15B** se expone el resultado del análisis empleando una K de tres. Se observa que las poblaciones de Chile y Australia silvestres, así como las de cultivo comparten la misma estructura genética (rojo), sin embargo, dentro de las poblaciones del Pacífico norte se observa una subestructura genética, la primera agrupa a los individuos de F1 de Estados Unidos, Ejido Eréndira y Bahía de los Ángeles (verde) y la segunda a los individuos de Bahía de Todos Santos y Bahía Magdalena.

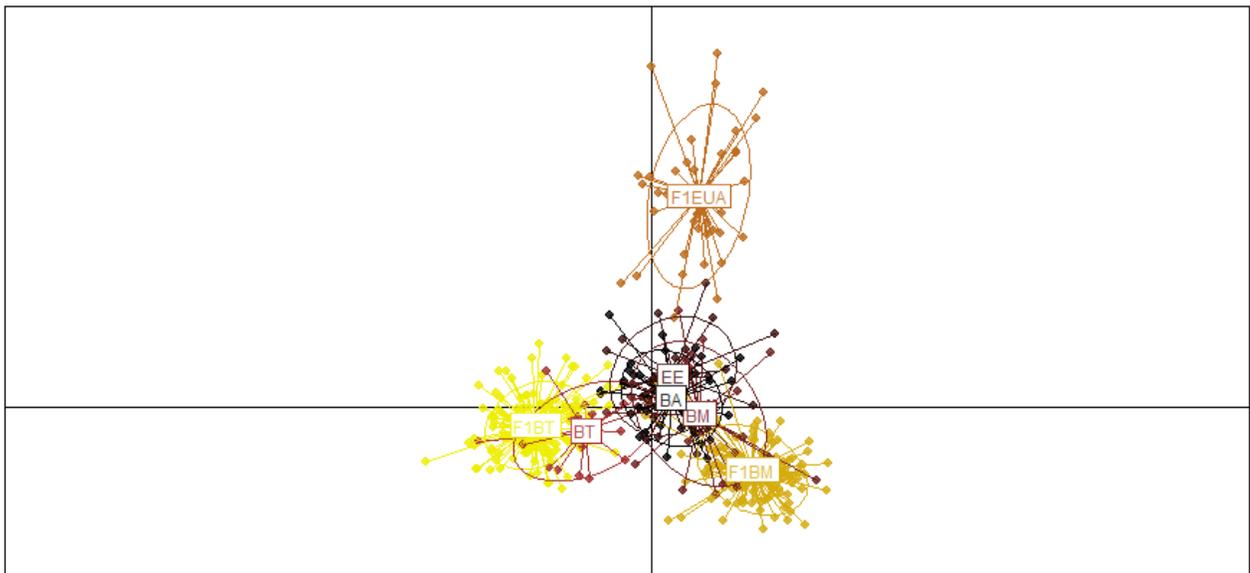
Finalmente, al emplear una K de cuatro, la población de BT se diferenció del resto de las poblaciones mexicanas, como en el análisis anterior. Se observó además, que la población de BM estaba mezclada con individuos de otros grupos y presentaba un componente genético característico (amarillo; **Fig. 15C**). Por otro lado, las poblaciones del hemisferio sur permanecieron agrupadas (**Figura 15C**). La prueba de Evanno demostró que el número más probable de componentes genéticos en este análisis fue de tres (**Anexo 5, Fig. 2**).



**Figura 15.** Estructura genética de las poblaciones de *Seriola lalandi* mexicanas y extranjeras para dos (A), tres (B) y cuatro (C) componentes genéticos (valor de K asignado). Poblaciones de cultivo: F1BT= F1 de Bahía de Todos Santos, F1BM= F1 de Bahía Magdalena, F1EUA= F1 de Estados Unidos, F1CHL= F1 de Antofagasta, Chile, F1AUS= F1 de Nueva Gales del Sur, Australia, y silvestres: BT= Bahía de Todos Santos, EE= Ejido Eréndira, BM= Bahía Magdalena, BA= Bahía de los Ángeles, CHL= Chile y AUS= Australia.

### 3.6.2 Análisis discriminante de componentes principales

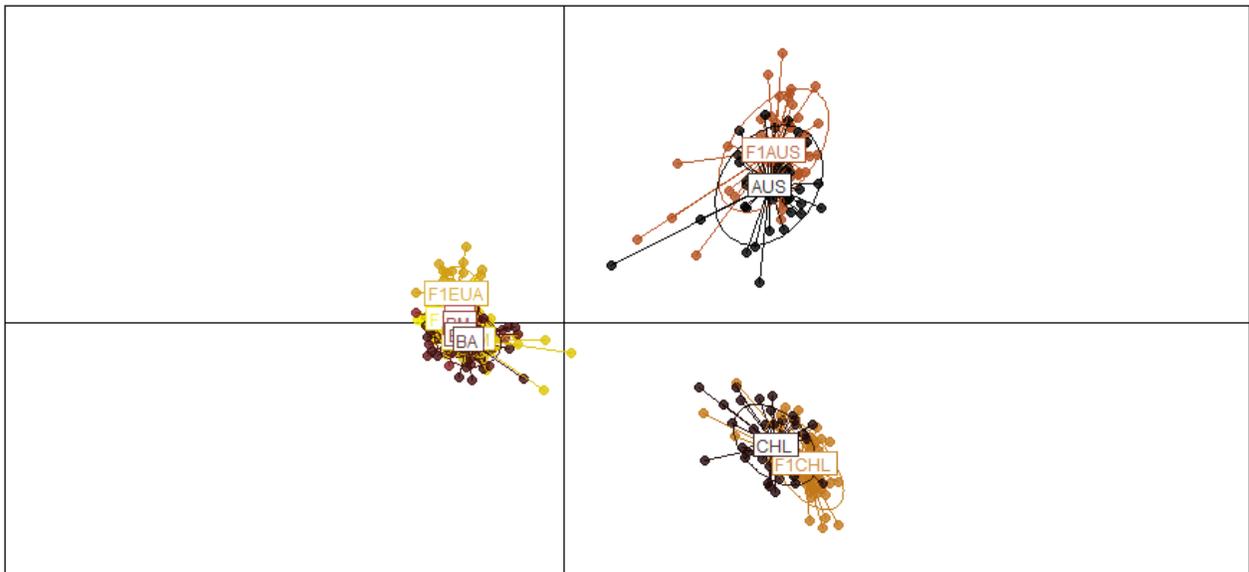
En la **figura 16** se presenta en forma gráfica el resultado del análisis discriminante de componentes principales, el eje de las abscisas (x) explica la varianza entre las poblaciones mientras el eje de las ordenadas (y) explica la varianza dentro de las poblaciones. Los puntos representan a los individuos, mientras que el ovalo agrupa al 95% de los individuos en la población. Se puede observar, que existe poca divergencia genética entre las poblaciones del Ejido Eréndira (EE), Bahía Magdalena (BM) y Bahía de los Ángeles (BA). Sin embargo, el grupo de Bahía de Todos Santos (BT) es el que tiene una divergencia mayor al resto de las poblaciones silvestres. Por otro lado, las poblaciones de cultivo son las que presentan una divergencia genética mayor.



**Figura 16.** Plano cartesiano del análisis discriminante de componentes principales para las poblaciones del noreste del pacífico. Poblaciones de cultivo: F1BT= F1 de Bahía de Todos Santos, F1BM= F1 de Bahía Magdalena, F1EUA= F1 de Estados Unidos; y silvestres: BT= Bahía de Todos Santos, EE= Ejido Eréndira, BM= Bahía Magdalena y BA= Bahía de los Ángeles.

El análisis discriminante de componentes principales para las poblaciones de diversas partes del mundo (**Fig. 17**) evidenció una clara estructura genética entre las poblaciones muestreadas en el hemisferio norte y las del hemisferio sur que coincidió con los resultados obtenidos mediante el programa STRUCTURE presentados en la sección anterior (**Fig. 15**). Por otra parte, se puede observar una mayor diversidad

genética entre las poblaciones de CHL y AUS, en comparación con las poblaciones mexicanas y de EUA que muestran ser más parecidas entre ellas.



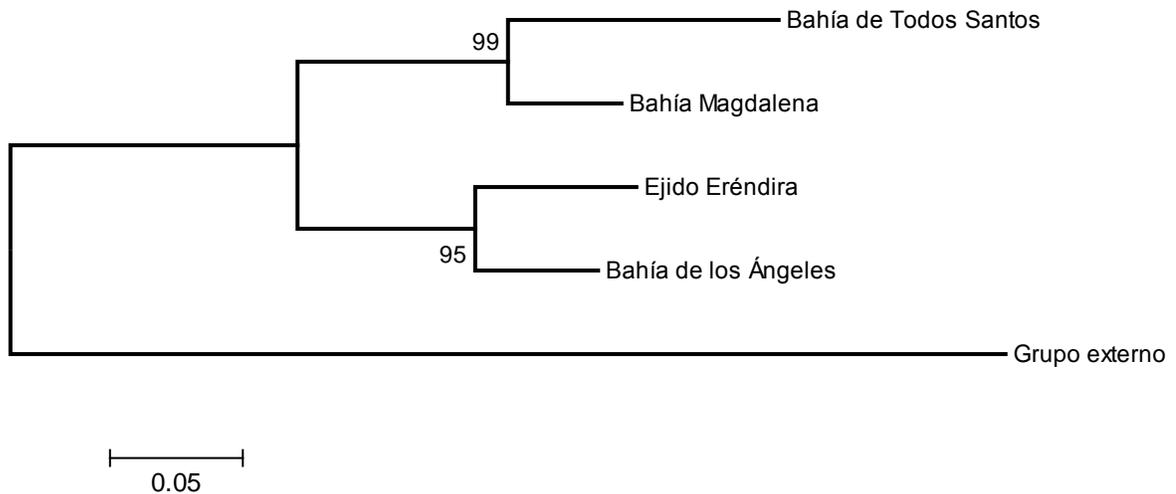
**Figura 17.** Plano cartesiano del análisis discriminante de componentes principales para las poblaciones del noroeste del Pacífico (poblaciones mexicanas y de EUA) y del hemisferio sur (Chile y Australia). Poblaciones de cultivo: F1BT= F1 de Bahía de Todos Santos, F1BM= F1 de Bahía Magdalena, F1EUA= F1 de Estados Unidos, F1CHL= F1 de Antofagasta, Chile, F1AUS= F1 de Nueva Gales del Sur, Australia, y silvestres: BT= Bahía de Todos Santos, EE= Ejido Eréndira, BM= Bahía Magdalena, BA= Bahía de los Ángeles, CHL= Chile y AUS= Australia

### 3.6.3 Similitud genética entre poblaciones

Para la construcción de los dendrogramas se emplearon las distancias genéticas de Nei considerando los alelos compartidos ( $D_a$ ) y el algoritmo del método del vecino más cercano (en inglés Neighbor-Joining o NJ). Posteriormente, se realizaron pruebas de proporciones de *bootstrapping* (10000 veces) para determinar la confiabilidad de la topología obtenida. En el caso de las poblaciones locales, en el dendrograma se utilizó una población genéticamente distinta (enraizamiento), con la finalidad de inferir la topología adecuada.

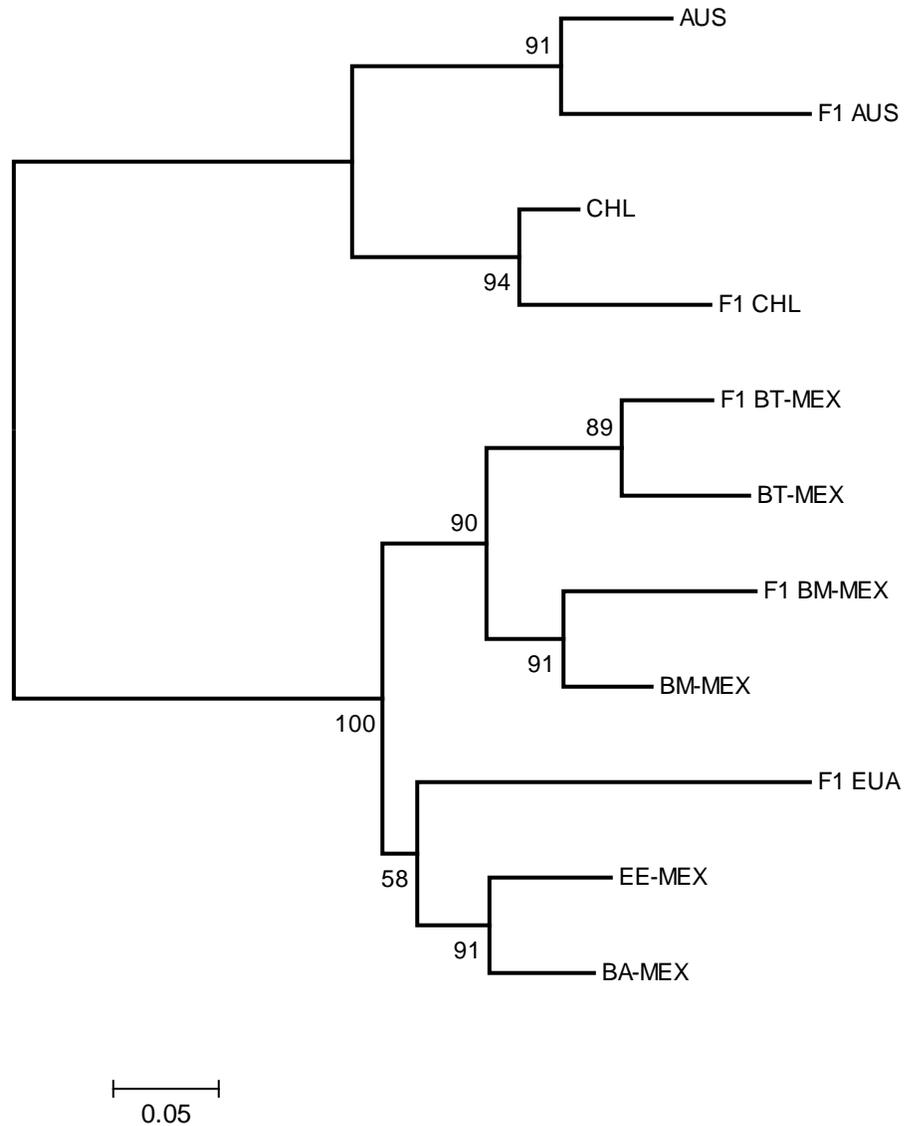
A nivel regional se observó un clado principal (**Fig. 18**), conformado por dos clados secundarios el primero soportado con un 99% de confiabilidad agrupó a los individuos de Bahía de Todos Santos y de Bahía

Magdalena, el segundo, reunió a los del Ejido Eréndira y Bahía de los Ángeles con una confiabilidad del 95%. En la **figura 18** se puede observar las similitudes genéticas entre las poblaciones silvestres regionales.



**Figura 18.** Dendrograma inferido por el método del vecino más cercano a través de la Distancia genética de Nei (Da) en las poblaciones mexicanas, anclado a un grupo externo genéticamente diferente (AUS).

En el dendrograma inferido con las poblaciones extranjeras (**Fig. 19**) se observaron dos clados principales soportados con el 100% de confiabilidad que concuerdan con la ubicación geográfica de los organismos, agrupando a los del hemisferio norte en un grupo bien definido y en otro, a los del hemisferio sur. En el caso de las poblaciones del hemisferio sur, se encontró un ligero grado de diferenciación entre las poblaciones silvestres y las mantenidas en cautiverio, así como entre las poblaciones de Chile y Australia. Por otra parte, se puede observar que la composición genética entre EUA, Eréndira y Bahía de los Ángeles fue similar, a pesar de que el clado que soportó a este grupo tuvo una confiabilidad del 58%.



**Figura 19.** Dendrograma inferido por el método del vecino más cercano a través de la Distancia genética de Nei (Da) en las poblaciones a nivel global.

### 3.6.4 Diferenciación genética poblacional

En la **tabla 6** se observan los valores de diferenciación genética obtenidos con el  $F_{st}$  y el  $R_{st}$ . En general, las poblaciones del hemisferio norte mostraron un alto grado de diferenciación genética al ser comparadas con las poblaciones del hemisferio sur ( $F_{st} > 0.21$ ;  $R_{st} > 0.42$ ).

En las poblaciones de cultivo, el valor mínimo de  $F_{st}$  fue presentado por las poblaciones F1BT y F1BM quienes obtuvieron un valor moderado de  $F_{st}$  de 0.0729 ( $p < 0.05$ ), mientras que, las poblaciones de F1EUA y F1CHL evidenciaron un alto grado de diferenciación genética ( $F_{st} = 0.2894$ ;  $p < 0.05$ ). En las poblaciones silvestres se observó que la composición genética entre el Ejido Eréndira y Bahía de los Ángeles es la misma ( $F_{st} = -0.0013$ ;  $p > 0.05$ ). Por otra parte, se notó que existe una baja diferenciación genética ( $F_{st} = 0.0299$ ;  $p < 0.05$ ) entre las poblaciones de BT y BM, así como un nivel moderado de diferenciación entre BT y EE-BA ( $F_{st} = 0.08$ ;  $p < 0.05$ ). En las poblaciones de CHL y AUS se observó un grado de diferenciación genética moderado ( $F_{st} = 0.1120$ ;  $p < 0.05$ ).

Considerando el motivo de repetición ( $R_{st}$ ), se encontró una diferenciación genética muy alta ( $R_{st} > 0.42$ ;  $p < 0.05$ ) entre las poblaciones silvestres y en cautiverio de ambos hemisferios, similar al resultado anterior con el  $F_{st}$ . Sin embargo, a pesar de que la población F1EUA no difirió significativamente de las poblaciones silvestres mexicanas, si mostró un nivel moderado de diferenciación genética ( $R_{st} = 0.0896$ ;  $p < 0.05$ ) con la población F1BM y un grado muy alto de diferenciación ( $R_{st} > 0.60$ ;  $P < 0.05$ ) con las poblaciones de cultivo del hemisferio sur. En cuanto a las poblaciones silvestres, el  $R_{st}$  menor se presentó entre las poblaciones de AUS y CHL ( $R_{st} = 0.0005$ ;  $p > 0.05$ ), mientras que CHL y BT presentaron un grado muy alto de diferenciación genética ( $R_{st} = 0.7351$ ;  $p < 0.05$ ). Por otro lado, ninguna de las poblaciones silvestres mexicanas difirió significativamente entre ellas.

**Tabla 6.** Valores de  $F_{st}$  (debajo de la diagonal) y  $R_{st}$  (arriba de la diagonal) obtenidos por pares de poblaciones.

	F1BT	F1BM	F1EUA	F1CHL	F1AUS	BT	BM	EE	BA	CHL	AUS
F1BT	-	0.1046***	<b>0.0118</b>	0.4947***	0.4928***	<b>0.0075</b>	<b>0.0058</b>	<b>0.0153</b>	<b>0.0053</b>	0.4865***	0.4519***
F1BM	0.0729***	-	0.0896***	0.4653***	0.4698***	0.2391***	<b>0.0563</b>	<b>0.0681</b>	0.0794***	0.4539***	0.4259***
F1EUA	0.0954***	0.1162***	-	0.6099***	0.6098***	<b>0.0399</b>	<b>-0.0009</b>	<b>0.0050</b>	<b>-0.0036</b>	0.5883***	0.5484***
F1CHL	0.2359***	0.2588***	0.2894***	-	0.0882***	0.7593***	0.5797***	0.6763***	0.5774***	<b>0.0299</b>	<b>0.0052</b>
F1AUS	0.2207***	0.2453***	0.2443***	0.1749***	-	0.7578***	0.5798***	0.6759***	0.5754***	<b>0.0203</b>	0.0605***
BT	<b>0.0196</b>	0.0530***	0.1327***	0.2641***	0.2587***	-	<b>0.0462</b>	<b>0.0632</b>	<b>0.0394</b>	0.7351***	0.6983***
BM	0.0577***	0.0325***	0.0985***	0.2734***	0.2587***	0.0299**	-	<b>-0.0122</b>	<b>-0.0096</b>	0.5578***	0.5113***
EE	0.0520***	0.0746***	0.0530***	0.2538***	0.2417***	0.0843***	0.0457***	-	<b>-0.0111</b>	0.6430***	0.6112***
BA	0.0486***	0.0723***	0.0559***	0.2362***	0.2285***	0.0888***	0.0528***	<b>-0.0013</b>	-	0.5568***	0.5158***
CHL	0.2142***	0.2339***	0.2489***	0.0282***	0.1374***	0.2296***	0.2386***	0.2195***	0.2091***	-	<b>0.0005</b>
AUS	0.2233***	0.2457***	0.2610***	0.1438***	0.0417***	0.2432***	0.2492***	0.2364***	0.2288***	0.1120***	-

[\*( $p < 0.05$ ), \*\*( $p < 0.01$ ), \*\*\*( $p < 0.001$ )]. **F1BT**= Población de cultivo de Bahía de Todos Santos, **F1BM**= Población de cultivo de Bahía Magdalena, **F1EUA**= Población de cultivo de Estados Unidos, **F1CHL**= Población de cultivo de Antofagasta, Chile, **F1AUS**= Población de cultivo de Nueva Gales del Sur, Australia, **BT**= Bahía de Todos Santos, **BM**= Bahía Magdalena, **EE**= Ejido Eréndira, **BA**= Bahía de los Ángeles, **CHL**= Chile, **AUS**= Australia.

### 3.6.5 Análisis de varianza molecular (AMOVA)

Para realizar el análisis molecular de varianza se establecieron tres grupos con base en los resultados previamente obtenidos mediante el análisis de similitudes genéticas (**Fig. 18**). Los tres grupos que se establecieron para probar estructura genética en las poblaciones mexicanas fueron los siguiente: grupo uno (F1BT, BT), grupo dos (F1BM, BM) y grupo tres (EE, BA). En el caso de las poblaciones extranjeras se consideraron solo dos grupos para la determinación de diferenciación genética que representaron al hemisferio norte (F1BT, F1BM, F1EUA, BT, EE, BM, BA) y al hemisferio sur (F1CHL, F1AUS, CHL, AUS).

El análisis de varianza molecular entre las poblaciones mexicanas reveló que no hay estructura genética significativa entre los grupos de poblaciones cultivadas y silvestres estudiadas (Porcentaje de variación = 4.67%,  $p > 0.05$ ; **Tabla 7**). Sin embargo se puede notar, que el mayor porcentaje de variación ocurre dentro de las mismas poblaciones (93.53%;  $p < 0.0001$ ) y un porcentaje mucho menor (1.80%) entre las poblaciones dentro de los grupos.

**Tabla 7.** Resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA) basado en microsatélites en tres grupos de poblaciones: grupo uno (F1BT, BT), grupo dos (F1BM, BM), y grupo tres (EE, BA).

Recurso de variación	g.l	Suma de cuadrados	Componentes de varianza	Porcentaje de variación	Índices de fijación	P valor
<b>Entre grupos</b>	2	83.609	0.13712	4.67	FCT: 0.06467	0.068
<b>Entre poblaciones dentro grupos</b>	3	19.587	0.05287	1.80	FSC: 0.01888	0.000
<b>Dentro poblaciones</b>	700	1923.446	2.74778	93.53	FST: 0.07354	0.000
<b>Total</b>	705	2026.642	2.93777			

F1BT= F1 Bahía de Todos Santos, F1BM= F1 Bahía Magdalena, F1EUA= F1 Estados Unidos de América, BT= Bahía de Todos Santos, EE= Ejido Eréndira, BM= Bahía Magdalena, BA= Bahía de los Ángeles.

Con relación al análisis entre los grupos de poblaciones entre hemisferios, se obtuvo un porcentaje significativo de variación del 16.64% ( $p < 0.01$ ) entre las muestras obtenidas en el hemisferio norte y aquellas del hemisferio sur. Asimismo, el mayor porcentaje de variación se le atribuyó a las diferencias dentro de las poblaciones quienes presentaron un 76.77% ( $p < 0.0001$ ) de variación (**Tabla 8**).

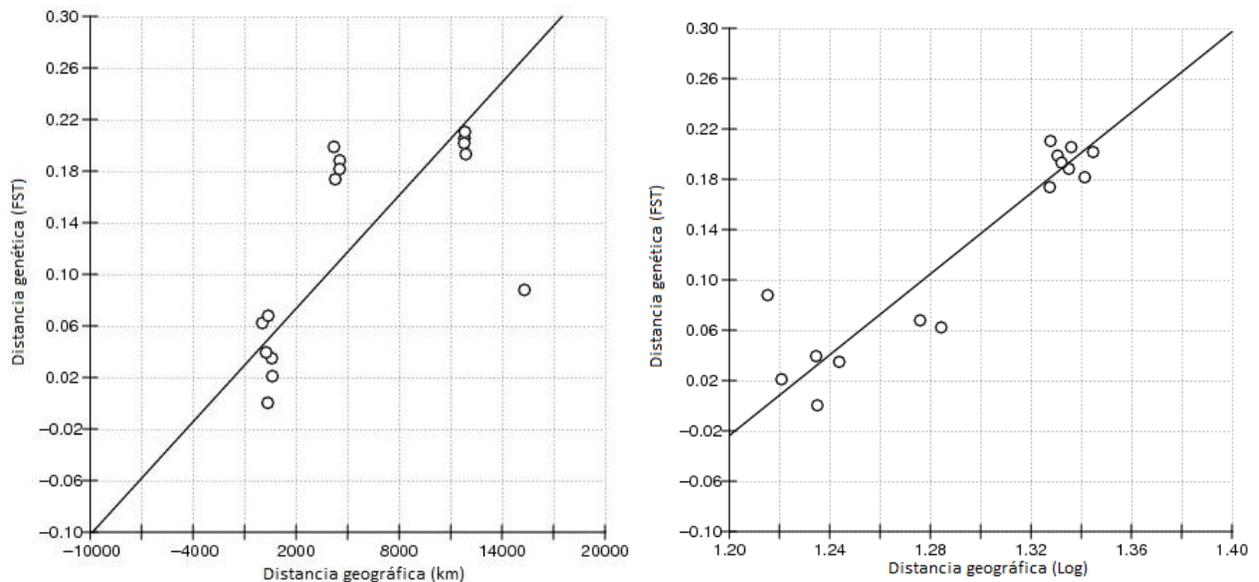
**Tabla 8.** Resultados del análisis de varianza molecular (AMOVA) basado en microsatélites entre dos grupos de poblaciones: Hemisferio norte (F1BT, F1BM, F1EUA, BT, EE, BM, BA), y hemisferio sur (F1CHL, F1AUS, CHL, AUS).

Recurso de variación	g.l	Suma de cuadrados	Componentes de varianza	Porcentaje de variación	Índices de fijación	P valor
Entre grupos	1	308.556	0.54826	16.64	FCT: 0.16637	0.003
Entre poblaciones dentro grupos	9	217.631	0.21733	6.59	FSC: 0.07911	0.000
Dentro poblaciones	1153	2916.899	2.52983	76.77	FST: 0.23232	0.000
<b>Total</b>	<b>1163</b>	<b>3443.087</b>	<b>3.29542</b>			

F1BT= F1 Bahía de Todos Santos, F1BM= F1 Bahía Magdalena, F1EUA= F1 Estados Unidos de América, F1CHL= F1 Chile, F1AUS= F1 Australia, BT= Bahía de Todos Santos, EE= Ejido Eréndira, BM= Bahía Magdalena, BA= Bahía de los Ángeles, CHL= Chile, AUS= Australia.

### 3.6.6 Aislamiento por distancia

En la **figura 20** se puede observar la correlación lineal que existe entre la distancia genética (Fst) y la distancia geográfica (km) determinada mediante la Prueba de Mantel, y ajustada utilizando una transformación logarítmica (Log). En el análisis empleando las distancias geográficas en km se obtuvo una correlación positiva media ( $r=0.65$ ;  $p<0.05$ ) entre ambas distancias, que podría explicar gran parte de la estructura genética entre las poblaciones más alejadas entre sí. De forma similar, cuando se transformaron las distancias geográficas a sus logaritmos se evidenció una correlación positiva muy fuerte ( $r=0.92$ ;  $p<0.01$ ) entre ambas matrices indicando que el 86% de las diferencias en las distancias genéticas entre las poblaciones es explicada por la distancia geográfica, es decir, entre más distantes geográficamente se encuentren las poblaciones habrá mayor diferenciación genética entre ellas (**tabla 9**).



**Figura 20.** Correlación entre la distancia geográfica (km) y la distancia genética (Fst) de las poblaciones obtenidas.

**Tabla 9.** Resultados de la Prueba de Mantel para la correlación lineal entre la distancia genética ( $F_{st}$ ) y la distancia geográfica expresada en kilómetros (km) y transformada a su logaritmo (Log).

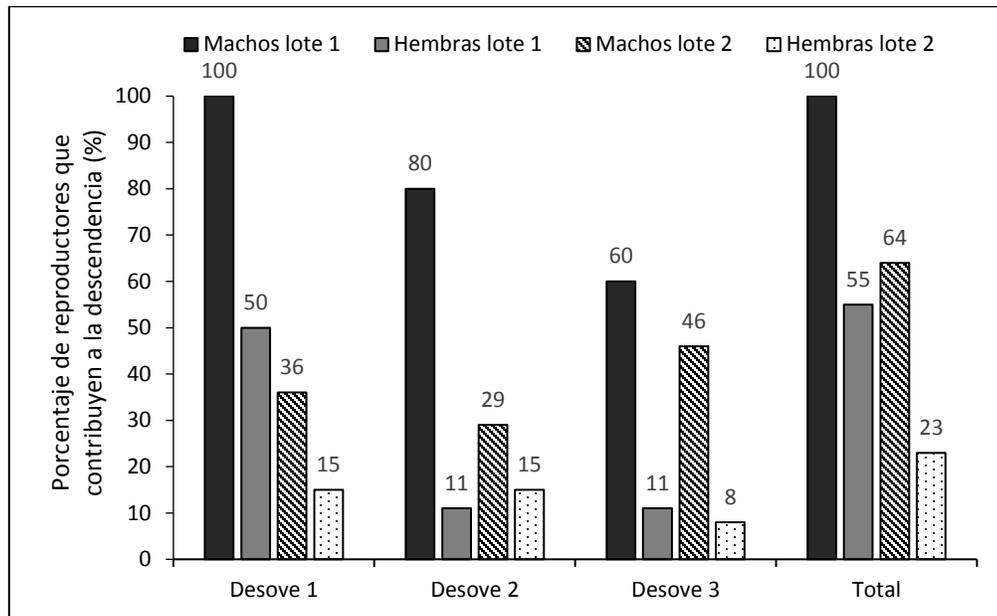
	Intercepto	Pendiente	n	Z	r	R <sup>2</sup>	P Valor
<b>Modelo lineal (km):</b>							
Estimado	0.04411	1.462e-05	15	1465.8486	0.6535	0.427	0.0264
Error estándar	0.02341	3.069e-06					
<b>Modelo lineal (Log):</b>							
Estimado	-0.5911	0.03628	15	39.1141	0.9287	0.862	0.0014
Error estándar	0.0740	0.00373					

### 3.7 Análisis de asignación parental

#### 3.7.1 Contribución parental general

Con base en los resultados de los análisis de parentesco, se puede observar que el porcentaje de reproductores machos que contribuyeron a la descendencia en los tres desoves evaluados fue del 100, 80 y 60%, respectivamente, **Fig. 21**. En contraste, las hembras participaron en menor proporción teniendo una mayor participación durante el primer evento de desove en el que del total de las hembras disponibles el 50% contribuyó a la descendencia. En el segundo y tercer desove del mismo lote la proporción de hembras participantes disminuyó notablemente, y solo el 11 % contribuyó a la descendencia.

En cuando al lote dos de reproductores, la participación parental fue menor en comparación con los reproductores del lote uno; sin embargo, el comportamiento reproductivo fue relativamente similar, el 64% de los machos contribuyeron, mientras que, solo el 23% de las hembras lo hizo. El porcentaje de contribución parentale) cuyas proporciones variaron dependiendo del desove (**Fig. 21**). Durante el tercer desove se observó la mayor participación de los machos, el 46% aportó a la progenie, mientras que solo el 8% de las hembras contribuyeron al mismo desove.



**Figura 21.** Porcentaje de reproductores que contribuyen a la descendencia por desove y total.

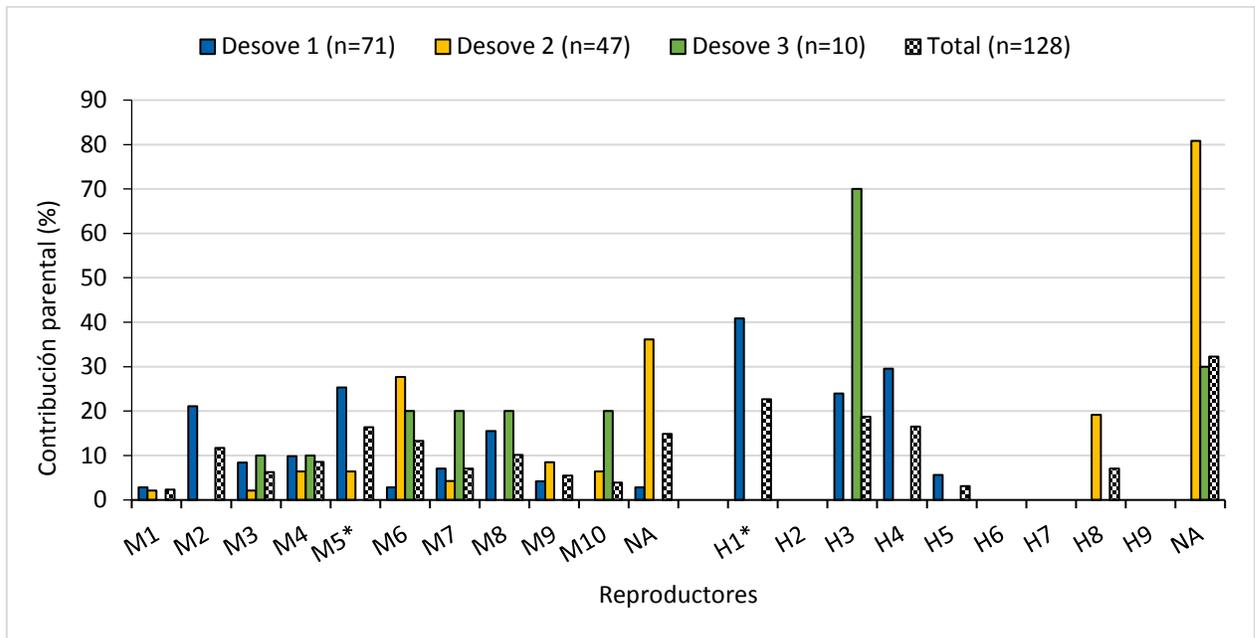
### 3.7.2 Aporte parental individual

#### 3.7.2.1 Lote uno

En el primer desove natural del lote uno de reproductores de Bahía de Todos Santos, de abril de 2014 donde se evaluaron 71 crías, los resultados muestran que los nueve machos contribuyeron a la F1, y los machos M2 y M5 en conjunto contribuyeron con el 46% de la progenie evaluada. Sin embargo, en el caso de las hembras dos de ellas (H1, H4) contribuyeron con el 71% de las crías (**Fig. 22**). Para el primer desove la mayoría de los juveniles pudieron ser asignados exitosamente.

Posterior al primer evento de desove, fueron introducidos dos reproductores provenientes de Bahía Magdalena que se anexaron al análisis para calcular las proporciones de los desoves restantes (**Fig. 22**). Durante el segundo evento de desove el macho M6 y la hembra H8 resultaron ser los que participaron en mayor proporción con el 29 y 19%, respectivamente. Sin embargo, en particular en el segundo desove, el porcentaje de la progenie que no pueden ser asignadas fue alto (36% padre y 81% madre). De forma similar, en el desove tres solo una hembra (H3) contribuyó al desove en un 70%, mientras que, cuatro machos (M6, M7, M8 y M10) participaron con una proporción homogénea individual del 20%.

Considerando la participación mayoritaria a la contribución total, el macho M5 se identificó como el más exitoso, debido a que aportó el 16% de la descendencia total, seguido del M6 que contribuyó con el 14%. En cuanto al aporte materno individual, se identificó como la mejor reproductora a la hembra H1 con el mayor número de descendencia total (22%), seguida de la hembra H3 (19%) y la hembra H4 (16%).

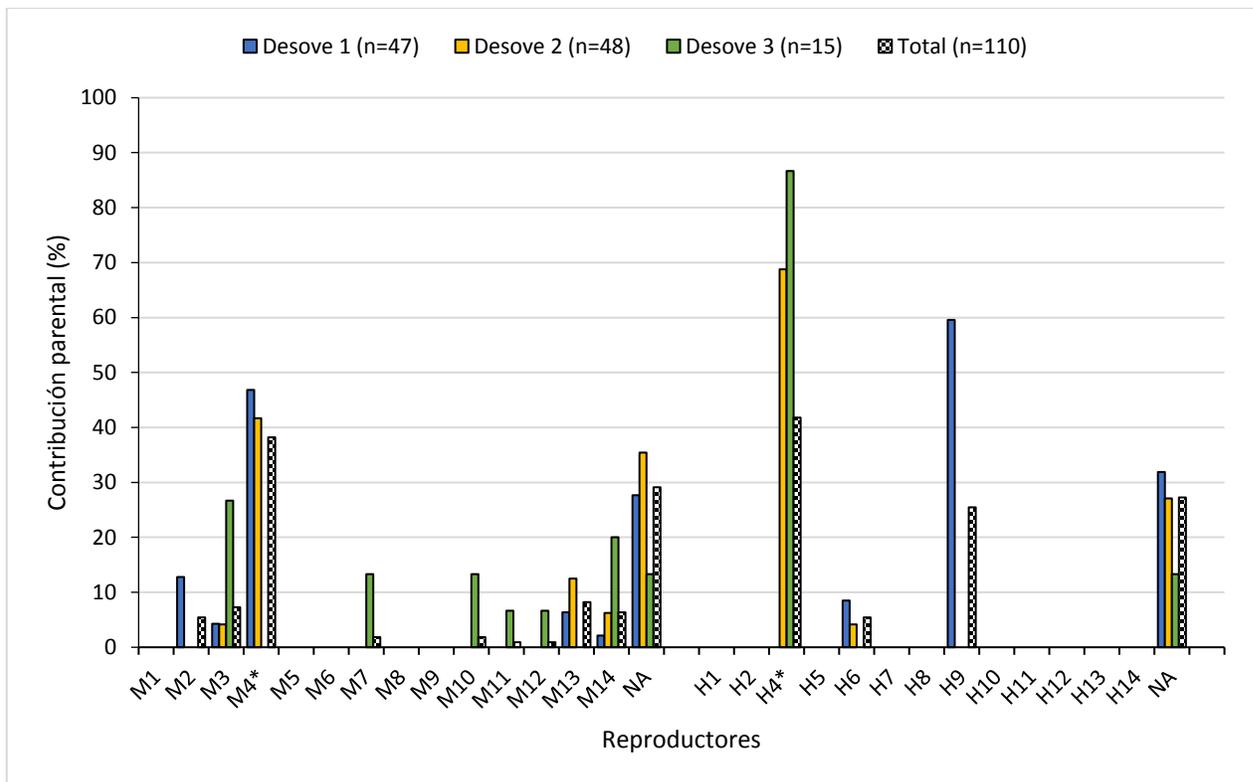


**Figura 22.** Contribución parental individual del lote uno durante los tres eventos de desove. La letra M representa a los machos mientras que la letra H a las hembras. \* = Reproductor con mayor contribución. NA = porcentaje de crías no asignadas.

### 3.7.2.2 Lote dos

Es importante recalcar que en el lote dos, de reproductores de Bahía Magdalena, había nueve reproductores de sexo indefinido dado que no presentaban desarrollo gonadal al momento del sexado, de los cuales, solo dos (M11, M12) contribuyeron a la progenie. Debido a que sus descendientes se les pudo asignar una madre, fue posible inferir su sexo mediante la comparación de los genotipos de los posibles padres. Los reproductores M11 y M12 se consideraron como machos, sin embargo, los siete individuos restantes sin sexo definido se excluyeron del análisis por lo que no se contabilizaron en las proporciones de contribución.

En los dos primeros desoves el macho M4 tuvo una participación mayoritaria con el 47 y 42% a cada desove, mientras que en el tercer evento, el macho M3 aportó en mayor proporción (27%, **Fig. 23**). Con relación a las hembras, estas contribuyeron de forma minoritaria en comparación con los machos, pero en mayor proporción. La hembra H9 aportó el 60% durante el primer desove, sin embargo, durante el segundo y el tercer evento de desove la hembra H4 tomó el liderazgo contribuyendo con el 69 y 87% al desove correspondiente. Los individuos con mayor éxito reproductivo fueron el M4 y la H4, debido a que sus aportaciones al total evaluado fueron del 38 y 42%, respectivamente.

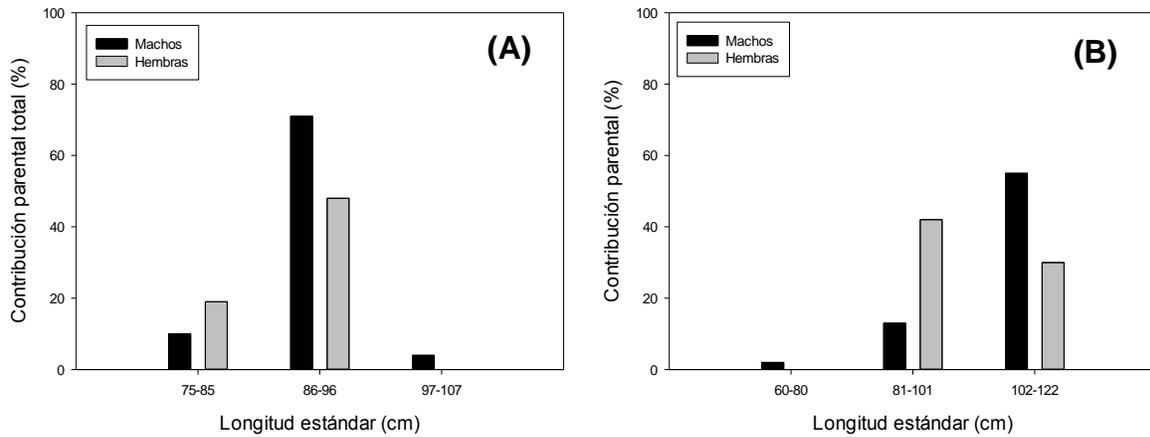


**Figura 23.** Contribución parental individual del lote dos durante los tres eventos de desove. La letra M representa a los machos mientras que la letra H a las hembras. \* = Reproductor con mayor contribución.

### 3.7.3 Fenotipo y contribución parental

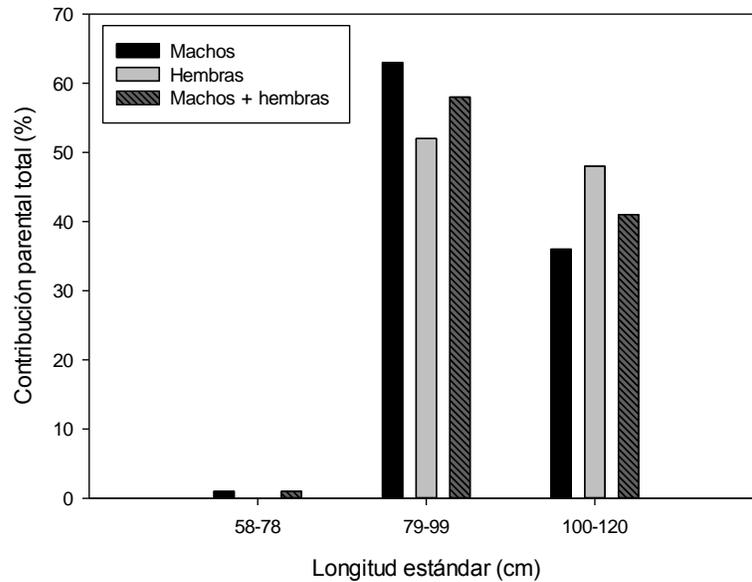
Los datos para estimar la relación entre el fenotipo (con base en la longitud estándar) y la contribución parental, mostraron que en el lote uno los reproductores medianos (86-96 cm) de ambos sexos contribuyen en mayor proporción (**Fig. 24A**). En el lote dos los machos de mayor tamaño (102-122 cm) contribuyeron con más del 50% a la progenie, mientras que las hembras medianas (81-101 cm) fueron las

que presentaron un mayor aporte (**Fig. 24B**). Sin embargo, debe considerarse que la variabilidad en tamaños en el lote uno fue menor en relación al lote dos, por lo que el número de reproductores por categoría fue desigual.



**Figura 24.** Relación entre la longitud estándar (cm) y la contribución parental en reproductores del lote uno **(A)** y dos **(B)**.

Para considerar una clasificación más homogénea se realizó un nuevo agrupamiento, considerando a los reproductores de ambos lotes. En la **Figura 25** se puede observar que los reproductores medianos (79-99 cm) contribuyeron con el 58% del total de la descendencia muestreada, seguida de los reproductores grandes (100-120 cm) que aportaron el 41%. Los reproductores de una longitud entre 58 a 78 cm tuvieron un aporte insignificante a la descendencia (1%).



**Figura 25.** Relación entre la longitud estándar (cm) y la contribución parental total (%) considerando la totalidad de reproductores disponibles.

### 3.7.4 Grado de parentesco genético entre reproductores

Se determinó el estado actual de parentesco dentro de cada lote. Considerando la totalidad de reproductores, en el lote uno se estimó que existen 90 cruzas probables que representan el 100%. La mayor cantidad de cruzas ocurre en organismos no emparentados (57%), mientras que el 22, 13 y 8% se da entre parejas de primos segundos, primos hermanos y medios hermanos, respectivamente (**Tabla 10**). En el lote dos el número de cruzas posible fue de 156 (100%), de ese número más del 50% se da entre parejas no emparentadas, mientras que el 41% de las cruzas es entre primos y solo el 4% corresponde a cruzas entre medios hermanos.

El grado de parentesco a nivel global ( $r_{xy}$  global) fue similar y bajo en ambos lotes. El lote uno presentó una media de endogamia ( $F$ ) de  $0.110 \pm 0.103$ , mientras que, en el lote dos el promedio fue de  $0.081 \pm 0.069$ . El grado más alto de endogamia lo presentaron las hembras en el lote uno ( $0.157 \pm 0.108$ ) y los machos en el lote dos ( $0.103 \pm 0.074$ ).

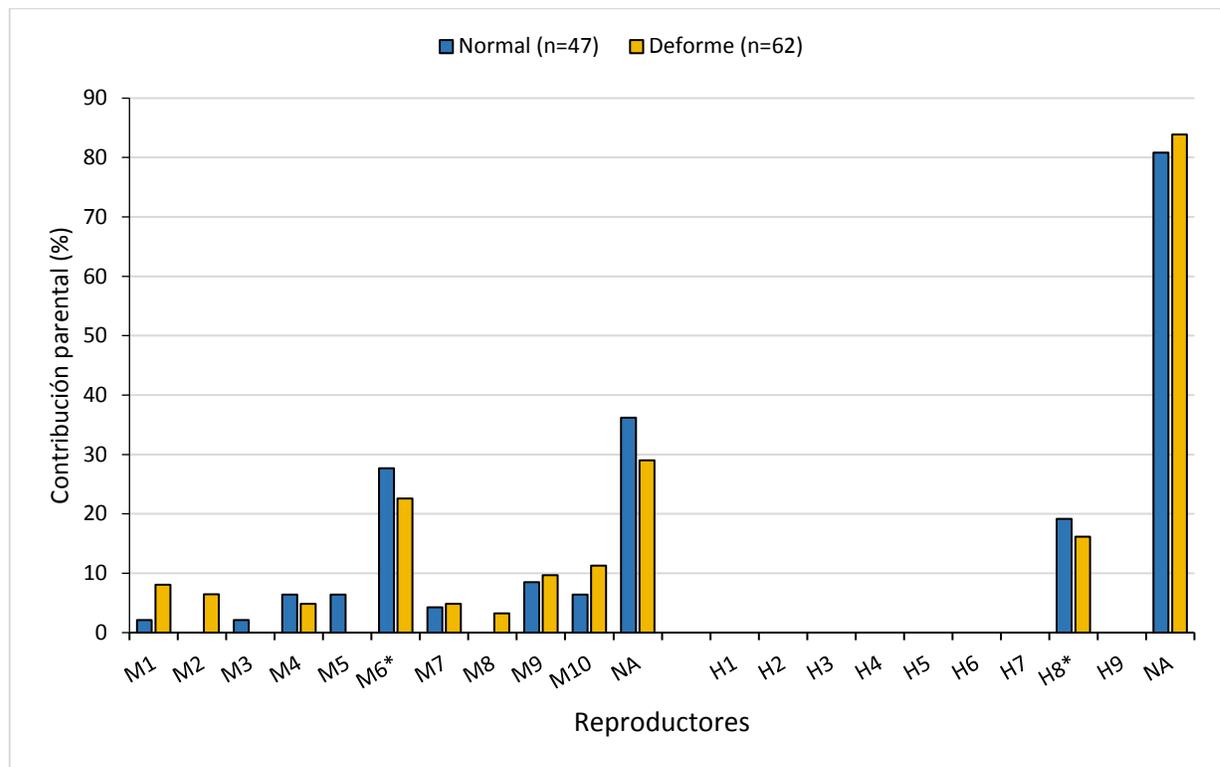
**Tabla 10.** Grado de parentesco entre reproductores de cada lote

Grado de parentesco	$r_{xy}$ real	Lote uno	Lote dos
		90 cruzas probables (100%)	156 cruzas probables (100%)
Gemelos monocigóticos	1	0 %	0 %
Hermanos completos	0.5	0 %	0 %
Medios hermanos	0.25	8 %	4 %
Primos hermanos	0.13	13 %	19 %
Primos segundos	0.03	22 %	22 %
Sin parentesco	0	57 %	54 %
Estimados del TrioML			
$r_{xy}$ global		0.053 ± 0.077	0.052 ± 0.072
F global		0.110 ± 0.103	0.081 ± 0.069
F Machos		0.067 ± 0.082	0.103 ± 0.074
F Hembras		0.157 ± 0.108	0.060 ± 0.058

$r_{xy}$  = Parentesco por pares;  $r_{xy}$  real = Coeficiente de parentesco real por pares de individuos. Es el criterio empleado para inferir el grado de parentesco entre pares de genotipos. Ej. Si dos individuos comparten el 100% ( $r_{xy}$  real = 1) de sus genotipos son considerados gemelos monocigóticos; TrioML = Método de probabilidad triádica; F = Endogamia

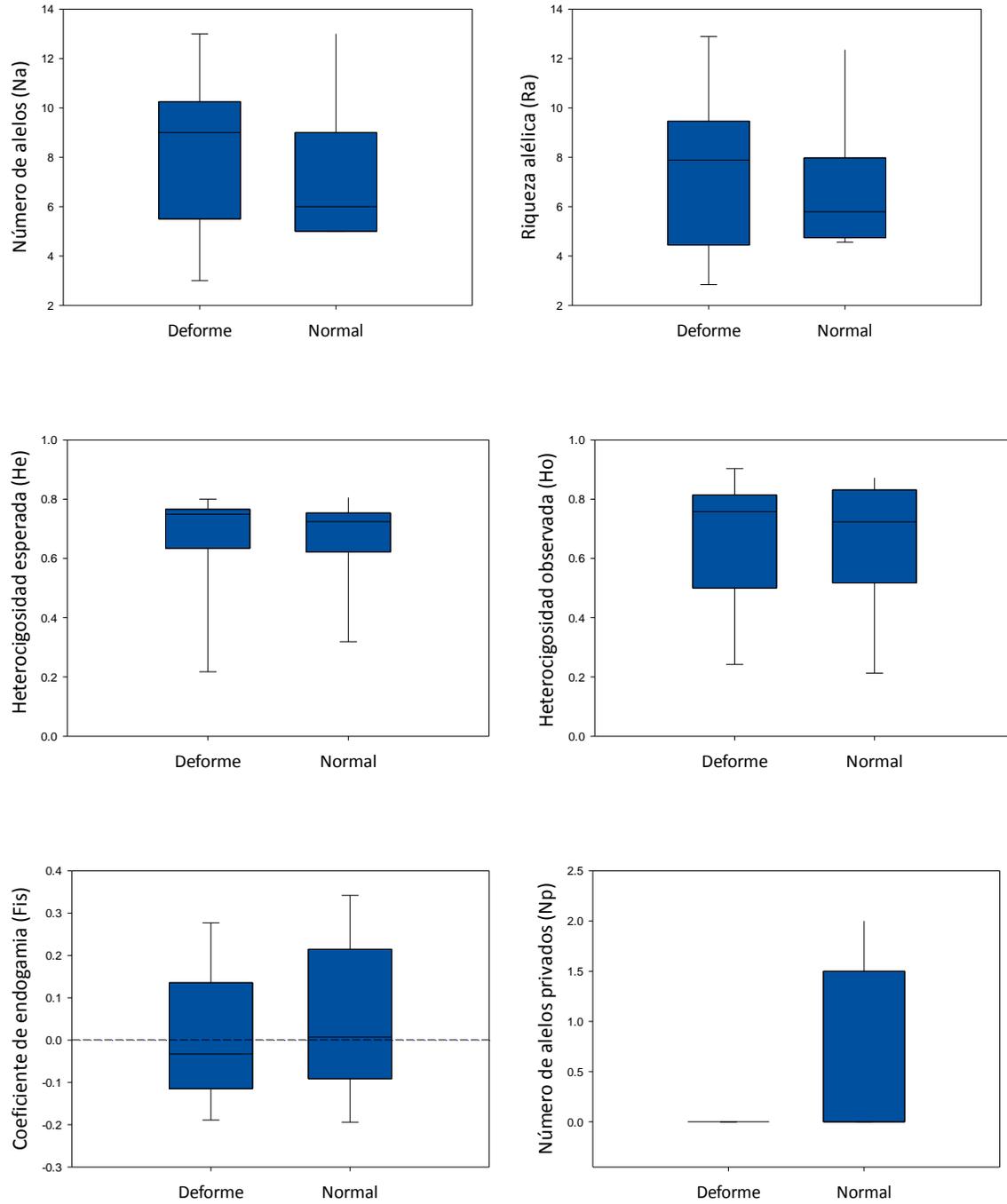
### 3.7.5 Deformidades

Esta sección representa una aproximación inicial con un enfoque genético a las deformidades en *Seriola lalandi* en cautiverio. Se comparó el aporte parental de un evento de desove (segundo desove del lote uno) en dos subgrupos: uno considerado normal y otro como deforme. El comportamiento reproductivo de machos y hembras fue similar en ambos subgrupos, evidenciando que los reproductores más exitosos tienen una mayor probabilidad de producir individuos deformes (**Fig. 26**).



**Figura 26.** Contribución parental (%) a la descendencia normal y deforme durante el mismo evento de desove. \*Reproductor con mayor contribución, NA = no asignados.

Con relación a la variabilidad genética (**Fig. 27**), los valores en cuanto al número de alelos ( $N_a$ ) estuvieron en un rango de tres (*SeI002*) a 13 (*Sdu21*) en el grupo deforme y de cinco (*SeI002*, *SeI019*, *Sdu21*) a 13 (*Sdu21*) en el grupo normal. La heterocigosidad observada en promedio fue de 0.672 (DE=0.216), ligeramente mayor que en el grupo normal en donde el promedio fue de 0.657 (DE=0.217). El grupo deforme no presentó alelos privados a pesar que el tamaño de la muestra fue mayor (62 organismos). En contraste, el promedio de alelos privados fue de  $0.556 \pm 0.882$  en los normales. Respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg en el grupo deforme, dos loci (*SeI019*, *Sdu32*) presentaron desviación al modelo con valores significativos ( $p < 0.05$ ). Mientras que en el grupo normal se desviaron tres loci (*SeI002*, *Sdu21*; *Sdu21*;  $p < 0.05$ ). Sin embargo, estadísticamente, las diferencias en los parámetros genéticos entre los grupos no fueron significativas en ninguno de los parámetros evaluados (**Anexo 6, tabla 3**).



**Figura 27.** Variabilidad genética en organismos deformes y normales.

## Capítulo 4. Discusión

---

En la presente investigación se describieron tres principales aspectos: **1)** la diversidad genética (**Capítulo 3 sección 3.5**) de las poblaciones silvestres y en cautiverio de *S. lalandi* a escala regional y global; **2)** la estructura genética (grado de diferenciación; **Capítulo 3 sección 3.6**) dentro de las poblaciones mexicanas, así como en aquellas de diferentes partes del mundo; para concluir con **3)** el éxito reproductivo (**Capítulo 3 sección 3.7**) de los reproductores cautivos, a través de la contribución parental a la descendencia. En el punto anterior, se realizó también una aproximación inicial al estudio de las deformidades craneales desde una perspectiva genética.

Con base en los resultados obtenidos se puede deducir lo siguiente: **1)** No existen diferencias significativas entre las poblaciones silvestres estudiadas y la primera generación filial cultivada, **2)** Los individuos de las localidades silvestres de *S. lalandi* en México corresponden a una sola población genéticamente homogénea, mientras que, las poblaciones extranjeras muestreadas (EUA, CHL, AUS) en ambos hemisferios, presentan un grado de diferenciación genética muy alto; y finalmente **3)** la contribución parental de los reproductores en cautiverio difiere en términos de proporciones y frecuencias.

A partir de lo anterior, se discutirán los principales hallazgos de la investigación comenzando con las generalidades respecto a los microsatélites empleados en el estudio, para posteriormente profundizar en cada una de las secciones en relación a las preguntas de la investigación.

### 4.1 Generalidades de los microsatélites

La caracterización genética en poblaciones de *Seriola lalandi* se ha basado principalmente en el uso de microsatélites desarrollados y aislados a partir de una especie diferente (heterólogos). Los estudios en los que se utilizaron microsatélites de *Seriola dumerili*, se hicieron en poblaciones de *S. lalandi* de distintas regiones geográficas como: Japón (tres microsatélites; Nugroho *et al.*, 2001), Australia y Nueva Zelanda (siete microsatélites; Miller *et al.*, 2011) y Sudáfrica (seis microsatélites; Swart *et al.*, 2016). Los estudios que engloban poblaciones de Estados Unidos (Purcell *et al.*, 2015) y Chile (Fernández *et al.*, 2015) emplearon una combinación de microsatélites de *S. dumerili* y *S. quinqueradiata*. Otros trabajos con *S. lalandi*, combinan los microsatélites con otro tipo de marcadores moleculares, a partir de secuencias de

genes del DNA mitocondrial y DNA nuclear, para obtener una mayor cantidad de información molecular (Swart, 2014; Purcell *et al.*, 2015 ).

La desventaja en el uso de microsatélites heterólogos se ve reflejada en la ausencia de amplificación (alelos nulos). En el 2013, Whatmore *et al.*, diseñaron un set de microsatélites especialmente para *S. lalandi* a partir de secuencias transcriptómicas del hígado y del sistema digestivo, lo que podría facilitar en el futuro la identificación de loci de rasgos cuantitativos (QTL's por sus siglas en Inglés). Sin embargo, las secuencias de los cebadores no están depositadas en el GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) debido a restricciones de la empresa que financió el desarrollo de los mismos (Dr. Knibb, University of the Sunshine Coast, 2016. Com. Pers.).

En este estudio se emplearon seis loci microsatélites específicos para *S. lalandi* y tres heterólogos (aislados de *S. dumerili*) para la caracterización genética de las poblaciones silvestres y en cautiverio de *Seriola lalandi*, así como para el análisis de asignación parental. Aproximadamente el 80% de los loci resultaron ser altamente informativos (Índice de información polimórfica 0.86). En general, la frecuencia de alelos nulos fue baja ( $2.7\% \pm 2.0\%$ ), sin embargo, las poblaciones silvestres mexicanas de Bahía de Todos Santos (BT), Ejido Eréndira (EE), y Bahía de los Ángeles (BA) presentaron una frecuencia de alelos nulos mayor al 20% en los loci heterólogos *Sdu46*, *Sdu21* y *Sdu21*, respectivamente. La mayor frecuencia de alelos nulos en los loci *Sdu46* y *Sdu21* ( $4.9 \pm 1.9\%$ ), aislados y caracterizados en *S. dumerili* (Renshaw *et al.*, 2006, 2007), especie que habita en las regiones tropicales y subtropicales, se debe a su lejanía filogenética con *S. lalandi*. Recientemente, Swart y colaboradores (2015) describen las relaciones filogenéticas basadas en análisis moleculares de las nueve especies que conforman el género *Seriola*, y calculan que el grupo de las especies tropicales/subtropicales entre las que se encuentra *S. dumerili*, y el grupo de las especies templadas, donde se ubica *S. lalandi* se separaron hace aproximadamente 55 millones de años.

## 4.2 Diversidad genética

### 4.2.1 Caracterización genética regional de las poblaciones silvestres de *Seriola lalandi*

El número de alelos, así como, la heterocigosidad son considerados los parámetros genéticos principales para cuantificar la diversidad genética (Nugroho *et al.*, 2001). En las poblaciones de Baja California el número de alelos varió de 4 a 34 (**Anexo 3, tablas 7 a 9**). Además, se observó un nivel moderado de

endogamia en tres de las poblaciones locales (BT Fis= 0.13; EE Fis= 0.19; BA Fis= 0.10; **Anexo 3, tablas 6, 7 y 9**). El grado de endogamia observado en las poblaciones silvestres puede estar asociado a dos factores principales: la presencia de alelos nulos y al comportamiento social. La alta frecuencia de alelos nulos en las localidades de BT ( $4.8 \pm 10.6\%$  en 4 loci), EE ( $7.9 \pm 9.9\%$  en 8 loci) y BA ( $5 \pm 14\%$ , en 7 loci) podría explicar el nivel moderado de endogamia observado en dichas poblaciones, atribuible a un déficit de heterocigotos. Este déficit pudo deberse a mutaciones en los sitios de reconocimiento de los cebadores de uno o más de los alelos presentes analizados (Aranguren-Méndez *et al.*, 2005).

Respecto al comportamiento social, Sakakura y Tsukamoto (1998) encontraron que la organización dentro de los cardúmenes en *Seriola quinqueradiata* está determinada por el grado de agresividad de los organismos a los cuales dividieron en tres categorías: los individuos dominantes, presentes en una proporción de 10 a 20% , los intermedios (10 a 20%) que tienen la capacidad de asumir el liderazgo si el grupo dominante desaparece, y finalmente, los subordinados que son el grupo mayoritario (60 a 80%). El comportamiento gregario, además de incrementar la probabilidad de sobrevivencia individual y del cardumen en el medio natural (comportamiento antipredatorio), posiblemente también beneficia la eficaz transferencia de estrategias de caza a las nuevas generaciones como ocurre en otros vertebrados. Sin embargo, la gran desventaja de este comportamiento social es la mayor probabilidad de cruzamiento entre organismos con algún grado de parentesco genético. Dado que se ha sugerido que algunas especies de peces (ej. *Phoxinus phoxinus*; Barber y Wright, 2001) muestran preferencia por agrupamientos con los que han pasado un tiempo determinado de su vida.

#### 4.2.2 Diversidad genética en poblaciones silvestres extranjeras

La variabilidad genética en términos de heterocigosidad observada ( $H_o$ ) en las poblaciones estudiadas fue alta y varió de 0.689 a 0.716 para los nueve loci microsatélites evaluados (**Anexo 3, tablas 10 y 11**). En general, este parámetro registro valores similares a los reportados en diversos estudios: Nugroho *et al.* (2001) en poblaciones de *S. lalandi* de Australia (0.782), Nueva Zelanda (0.650) y Japón (0.750); Swart (2014) en cinco regiones Sudafricanas (0.700); Purcell *et al.* (2015) en una población silvestre de las costas de California (0.700) y Fernández *et al.* (2015) en dos poblaciones chilenas (0.710)

Sin embargo, la heterocigosidad observada para la población de Nueva Gales del Sur, Australia en este estudio (0.716; **Anexo 3, tablas 10 y 11**) fue diferente de la reportada por Miller *et al.* (2011) en las poblaciones Nueva Zelanda (0.420) y de Australia (0.420). Una diferencia importante entre el estudio de

Miller *et al.* (2001) y el presente, es el tipo y número de microsatélites analizados, en el primer caso fueron siete loci microsatélites diseñados para *S. dumerili*, mientras que en este trabajo fueron nueve, seis específicos y tres heterólogos, por lo cual los resultados obtenidos son mas informativos.

Con relación a las estimaciones de los coeficientes de endogamia (Fis) solamente la población chilena proveniente de la región de Antofagasta, presentó una tendencia al cruzamiento aleatorio (panmixia; Fis = 0.051). Lo anterior difiere de lo reportado por Fernández *et al.* (2015) en dos poblaciones silvestres chilenas de *S. lalandi* capturadas en Punta Frodden y Bahía Inglesa, cuyos coeficientes de endogamia fueron moderados (0.11 y 0.23, respectivamente).

#### 4.2.3 Variabilidad genética en el cultivo de *S. lalandi*

La diversidad genética, considerando el número de alelos corregido por el tamaño de la muestra (Riqueza alélica; Ra) en los organismos producidos en cautiverio (F1), varió de 2 a 13.747 (**Anexo 3, tablas 1 a 5**). En comparación con las poblaciones silvestres, las F1 de Bahía de Todos Santos (BT), Bahía Magdalena (BM), Antofagasta, Chile, y Nueva Gales del Sur, Australia, presentaron una reducción aproximada de la riqueza alélica (Ra) del 23, 46, 28 y 38%, respectivamente.

Está reducción en la variabilidad genética se debe principalmente a un efecto fundador, el cual erosiona la variabilidad genética en cautiverio mediante la selección de pocos reproductores en comparación con el medio silvestre (Norris *et al.*, 1999). Asimismo, la pérdida de los alelos de forma aleatoria (deriva genética) se vio reflejada principalmente en las poblaciones F1AUS y F1BM, mediante la desaparición de los alelos privados (presentes en menor frecuencia) en comparación con sus respectivas poblaciones silvestres (**Anexo 3, tablas 8 y 11**).

Solamente F1BT evidenció un ligero grado de endogamia (Fis= 0.068) posiblemente asociado al reducido tamaño del grupo reproductor (n=19), que presentó un coeficiente moderado de endogamia (BT Fis = 0.13) (**Tabla 10; Anexo 3, tabla 6**). En contraste, la progenie F1EUA (Fis= -0.11) y F1AUS (Fis= -0.14) mostraron un nivel moderado de exogamia que puede estar relacionado con la introducción de reproductores de diferentes áreas geográficas y/o las estrategias de crianza selectiva, como el cruzamiento entre familias diferentes, que siguen las tres empresas comerciales muestreadas para la producción de jurel en cautiverio, disminuyendo así la probabilidad de cruzamiento entre parientes. Los lotes de crías F1BM y F1CHL estuvieron en panmixia (**Figura 13, Anexo 3 tabla 2 y 4**), indicativo de un apareamiento aleatorio.

Con respecto al Equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW), que postula que la heterocigosidad observada es estadísticamente igual a la heterocigosidad esperada, se determinó que en los lotes producidos en cautiverio en México (F1BT y F1BM) siete de nueve loci se encuentran en desequilibrio con un nivel de significancia de alto a muy alto ( $p < 0.01$  a  $0.001$ ; **Anexo 3, tablas 1 y 2**), mientras, que la F1 de CHL y AUS, presentaron uno y tres loci en desequilibrio, respectivamente. El lote F1EUA estuvo en Equilibrio de Hardy-Weinberg en todos los loci (**Anexo 3, tablas 3, 4 y 5**).

El desequilibrio de Hardy-Weinberg en la mayoría de los loci de las poblaciones mexicanas, así como, la reducción en la riqueza alélica ( $R_a$ ) del 23% en la F1 de Bahía de Todos Santos y del 46% en la F1 de Bahía Magdalena, son evidencia de la falta de manejo genético del, hasta hoy día, único criadero de Jurel de Castilla en México. Cabe resaltar, que aunque existió un cultivo piloto experimental de engorda de organismos silvestres de esta especie en BCS en el año 2001 (Avilés y Castelló, 2004), no fue sino hasta el año 2014, que se estableció el primer laboratorio comercial (Luening, 2014; Scarratt, 2014). Por otra parte, en Australia se inició el cultivo comercial en el año 2000, y las empresas están fuertemente asesoradas por investigadores de universidades reconocidas (Dr. Knibb, University of the Sunshine Coast, 2016. Com. Pers.), siendo el mismo caso de las empresas privadas en Chile, en donde además, el gobierno tiene como prioridad la diversificación de la acuicultura (Fernández et al., 2015; Orellana et al., 2014). Mientras, que en el caso de EUA, el Instituto de Investigación de Hubbs-Sea World (HSWRI, por sus siglas en inglés), que lleva a cabo la reproducción de la especie, cuenta con un programa de crianza basado en marcadores moleculares (Stuart y Drawbridge, 2013).

La introducción de alevines de diversas partes del mundo, con la finalidad de emplearlos posteriormente como reproductores en los criaderos de jurel, podría desencadenar dos tipos de respuestas: la primera posibilidad es el vigor híbrido, es decir, que en la primera generación filial producto de la cruce de las poblaciones locales y extranjeras se observe una mejora respecto a los progenitores en algunas características deseables, por ejemplo en la tasa de crecimiento (Refstie y Gjedrem, 1975). Sin embargo, es posible que tenga un efecto contrario debido a la depresión exogámica que puede provocar un desequilibrio en complejos de genes coadaptados para fortalecer el sistema inmunológico (Goldberg et al., 2005), o la pérdida de adaptaciones locales en las poblaciones (Houde et al., 2011). Un ejemplo de depresión exogámica se observó en la lobina *Micropterus salmoides* donde se mezclaron reproductores de orígenes geográficos diferentes y se demostró que la segunda generación filial (F2), expuesta a agentes patógenos, tuvo una supervivencia significativamente inferior debido al incremento en la susceptibilidad al patógeno (Goldberg et al., 2005).

En acuicultura, el vigor híbrido así como la depresión exogámica tienen consecuencias económicas, por lo tanto, la introducción de reproductores de *S. lalandi* de regiones diferentes es una decisión muy seria que debería estar respaldada por estudios específicos de cruas controladas y seguimiento de varias líneas genéticas y generaciones, para poder dilucidar su efecto a largo plazo. Dado que *S. lalandi* es un complejo de tres especies (Martinez-Takeshita *et al.*, 2015) el peligro mayor es que se introduzca al criadero una especie distinta a las locales.

## 4.3 Estructura genética

### 4.3.1 Estructura genética de las poblaciones mexicanas

En el dendrograma de similitudes genéticas de las poblaciones mexicanas se observó un clado principal con dos agrupamientos (clados secundarios): el primero entre las poblaciones de Bahía de Todos Santos (BT) y de Bahía Magdalena (BM) y el segundo entre las poblaciones del Ejido Eréndira (EE) y el de Bahía de los Ángeles (BA) (**Fig. 18**). Este último resultado fue inesperado dado que el Ejido Eréndira, ubicado en la costa del Pacífico, está geográficamente más cerca de BT y BM, que de Bahía de los Ángeles, ubicada en el Golfo de California (**Fig. 5B**). Sin embargo, cabe destacar que el muestreo de Bahía de los Ángeles se realizó en el 2015, mientras que el de Eréndira se hizo en abril de 2016, por lo que la similitud podría deberse a un evento migratorio, dado que la migración del jurel de poblaciones mexicanas, incluyendo las del Golfo de California, hacia el norte (EUA) ocurre en las épocas de primavera y verano (Baxter, 1960). El análisis bayesiano apoya esta posibilidad ya que reveló similitudes genéticas entre las poblaciones del Ejido Eréndira (EE) y Bahía de los Ángeles (BA) (**Fig. 14B**).

El análisis discriminante de componentes principales evidenció un alto flujo genético entre las poblaciones silvestres mexicanas. Lo anterior coincidió con los valores no significativos en el índice de diferenciación ( $R_{st}$ , **Tabla 6**), en el análisis de varianza molecular (AMOVA, **Tabla 7**), así como con el clado principal observado en el dendrograma (**Fig. 18**). Por lo que se puede aceptar la hipótesis planteada en este trabajo y considerar que las muestras de las diferentes localidades silvestres son, en realidad una población genéticamente homogénea. Lo anterior difiere de lo observado por Baxter (1960) quien sugirió la presencia de dos poblaciones en el Pacífico mexicano con base al comportamiento migratorio del jurel, señalando a Isla Cedros, México como el punto de divergencia. La ausencia de estructura genética en las

poblaciones mexicanas de *Seriola lalandi* es atribuible a su alto potencial de migración (Baxter, 1960; Gillanders *et al.*, 2001)

#### 4.3.2 Diferenciación genética en poblaciones mundiales de *Seriola*

En relación con el nivel de diferenciación genética entre las poblaciones mundiales de ambos hemisferios, los resultados obtenidos a partir de los nueve loci microsatélites en los diversos análisis realizados (Análisis bayesiano, **Fig. 15**; Análisis discriminante de componentes principales, **Fig. 17**; Dendrograma de distancias genéticas, **Fig. 19** ; Índice de diferenciación ( $R_{st}$ ) **Tabla 6**; Análisis de varianza molecular, **Tabla 8**; Aislamiento por distancia, **Tabla 9**), demostraron la presencia de dos acervos genéticos completamente distintos (**Fig. 15A**), el del hemisferio norte que agrupa a las poblaciones de MEX-EUA y el del hemisferio sur que comprende las poblaciones de CHL y AUS. Los resultados del presente estudio coinciden con publicaciones recientes que sugieren que las diferencias genéticas a nivel geográfico son suficientes para dividir el complejo de *Seriola lalandi* en varias especies (Swart, 2014; Swart *et al.*, 2015; Martinez-Takeshita *et al.*, 2015; Purcell *et al.*, 2015).

Miller *et al.* (2011) analizaron varios loci microsatelitales en las poblaciones de *S. lalandi* de Australia y Nueva Zelanda y encontraron diferencias significativas entre las poblaciones del oeste con el resto de las regiones en Australia y Nueva Zelanda. Esas diferencias fueron atribuidas a barreras geográficas o ambientales existentes, o del pasado, en virtud de que varias especies de peces de la región presentan un patrón de diferenciación genética similar. Por otra parte Nugroho *et al.* (2001) detectaron diferencias genéticas significativas entre las poblaciones de *S. lalandi* de Australia-Nueva Zelanda (hemisferio sur) y de Japón (Pacífico Noroeste), lo cual justificaría el que al jurel de Australia-Nueva-Zelanda se le conociera comúnmente como *Seriola lalandi lalandi* mientras que al de Japón como *Seriola lalandi aureovittata*.

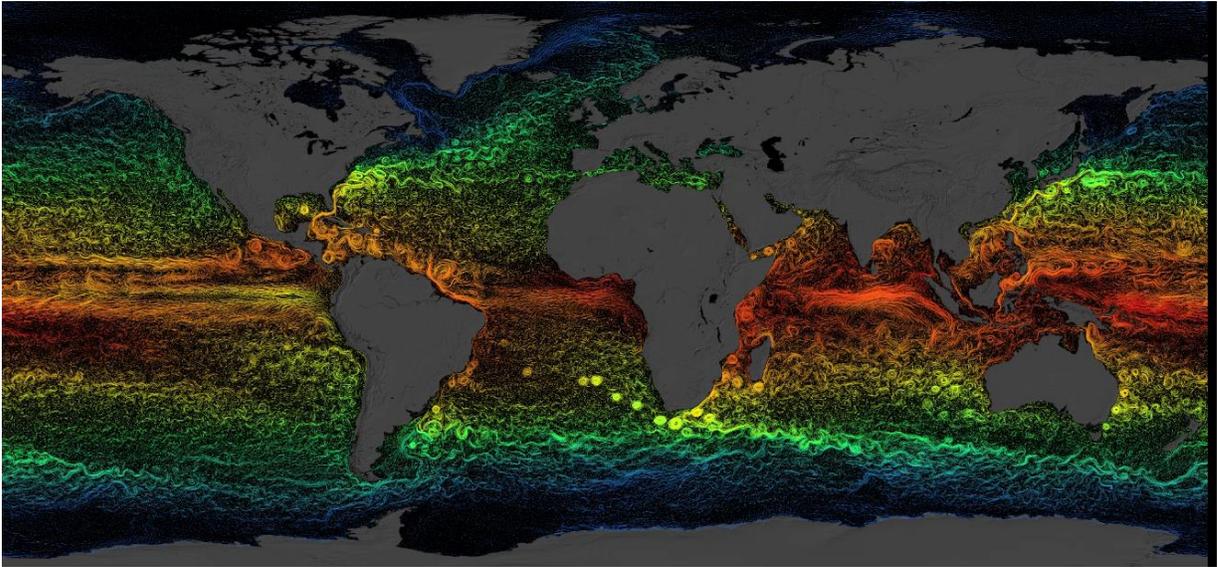
La posibilidad de que las poblaciones de jurel del hemisferio norte y sur fueran diferentes fue también propuesto por Ochoa-Saloma (2015) quien determinó variaciones en el tamaño genómico de dos poblaciones de *Seriola lalandi*, una originaria de México, y la otra proveniente de Chile, los cuales, presentaron un tamaño genómico de 0.82 y 0.79 pg, respectivamente; por lo que el autor sugirió se trataba de especies distintas.

En un trabajo reciente, Martinez-Takeshita *et al.* (2015) analizaron la estructura genética de *Seriola lalandi* de distintas regiones geográficas (México, EUA, Australia, Chile, Japón, Sudáfrica) con dos genes

mitocondriales (CR y COI) y cuatro genes nucleares (RAG2, EHHADH, UBE3A, MLL) y observaron la existencia de diferencias genéticas altamente significativas, suficientes para proponer la separación del complejo *S. lalandi* en tres especies distintas: *Seriola aureovittata* (Pacífico noroeste, Japón), *Seriola dorsalis* (Pacífico noreste, México) y *Seriola lalandi* (Hemisferio sur). Con base en esta información los autores concluyen que deben reclasificarse taxonómicamente las poblaciones de Japón de *Seriola lalandi* a *Seriola aureovittata* y las del Noroeste del Pacífico de *Seriola lalandi* a *Seriola dorsalis*. Otro estudio reciente (Purcell *et al.*, 2015) confirmó los resultados de Martínez-Takeshita *et al.* (2015) y detectó otro grupo divergente en el Océano atlántico (Sudáfrica) que podría representar una cuarta especie dentro del complejo *Seriola lalandi*.

La incertidumbre taxonómica en especies crípticas podría resolverse mediante estudios citogenéticos. Esto es posible debido a que el número, tamaño, forma y estructura de los cromosomas difieren entre especies (Cipriano *et al.*, 2014; Nirchio y Oliveira, 2014; Perazzo *et al.*, 2011). A la fecha, solo se ha realizado un estudio citogenético en *Seriola lalandi*, en organismos de Australia, en el que se comparó el cariotipo de *Seriola quinqueradiata* de Japón (Chai *et al.*, 2009). Ambas especies tienen 48 cromosomas pero difieren en un par de cromosomas metacéntricos. Un estudio de este tipo en las poblaciones del Pacífico, incrementaría las evidencias de la existencia de diferentes especies en el complejo de *S. lalandi*.

Entre las causas que influyen en la diferenciación genética de *Seriola lalandi*, se ha sugerido que las variaciones entre las temporadas reproductivas entre los hemisferios norte y sur dificultan el flujo genético entre ellas (Purcell *et al.*, 2015). La reproducción de la especie en el hemisferio norte ocurre en primavera verano (marzo – agosto; Baxter, 1960; Stuart y Drawbridge, 2013) mientras que en el hemisferio sur se presenta de octubre a diciembre (Gillanders *et al.*, 1999). Otros factores asociados a la divergencia entre poblaciones de ambos hemisferios, son las condiciones térmicas y corrientes oceánicas en la línea Ecuatorial (**Figura 29**) que actúan como una barrera geográfica restringiendo el intercambio genético entre regiones oceánicas (Swart, 2014; Swart *et al.*, 2015; Purcell *et al.*, 2015). Swart *et al.* (2016) proponen que *S. aureovittata*, *S. dorsalis* y *S. lalandi*, posiblemente se originaron en el océano Pacífico hace aproximadamente 115 000 – 500 000 años, en el Pleistoceno tardío; debido al establecimiento del gradiente térmico en el océano, después del periodo interglacial (Domínguez-López *et al.*, 2010).



**Figura 28.** Barrera térmica ecuatorial. Fuente: NASA's Goddard Space Flight Center, <http://svs.gsfc.nasa.gov/10953>

#### 4.4 Éxito reproductivo en cautiverio (BC)

Los cultivos de peces marinos que son, hoy en día, rentables a nivel mundial, son aquellos que han logrado obtener de forma controlada juveniles, y no dependen del medio silvestre para la recolección de organismos para su engorda (e.g., industria del salmón). En general, para obtener huevos en cantidad y calidad se necesita un manejo adecuado de los reproductores, y estos reproductores, cuando se inicia el cultivo de una nueva especie, son obtenidos mediante captura en el mar. Tal es el caso de la empresa Ocean Baja Labs, que inicio operaciones en México en el año 2012, y adquirió su primer lote de reproductores provenientes de Bahía Todos Santos, BC, en mayo y junio de 2013. Posteriormente, en el año 2014 adquirió un segundo lote de reproductores en las proximidades de Bahía Magdalena, BCS.

Para el lote de reproductores originarios de Bahía de Todos Santos (lote uno) se observó una contribución a la descendencia del 100% de los machos y el 55% de las hembras, considerando los tres desoves evaluados (2014-2015;). A diferencia del grupo de reproductores de Bahía Magdalena (lote dos), en donde se observó una participación de los machos del 64% y del 23% de las hembras (2015; **Fig. 21**). Estas diferencias podrían estar relacionadas propiamente con las características de los reproductores capturados y al manejo de los lotes, desde su captura hasta el primer evento de desove en cautividad.

En el caso del lote uno, cuando los reproductores ingresaron al criadero en 2013 ( $n=19$ ), el peso promedio fue de  $4.2 \pm 1.7$  kg y una biomasa total de 79.5 kg. Este lote presentó sus primeros eventos de desove

natural a finales de marzo de 2014, y el primer evento de desove muestreado fue el de abril de 2014, nueve meses después de su llegada al plantel y después de haber duplicado su peso, alcanzando un promedio de  $9.5 \pm 1.7$  kg (biomasa total de 179.7 kg). A los cuatro-cinco meses después de su ingreso al criadero, se identificó su sexo mediante una biopsia de las gónadas, además, cabe considerar, que la distancia de transporte desde la zona de colecta a la granja es de aproximadamente 100 kms por carretera.

En el caso del lote dos de reproductores, su ingreso fue en junio de 2014 ( $n=35$ ), con un peso promedio de  $10 \pm 3.8$  kg y una biomasa total de 350 kg, y los primeros eventos de desove fueron registrados a finales de enero de 2015, seis meses después de su arribo al plantel, cuando alcanzaron un peso de  $13.6 \pm 5.4$  kg con una biomasa total de 420.7 kg en el estanque de mantenimiento. Cuando los reproductores ingresaron al plantel, también fueron sexados mediante biopsia y algunos fueron inducidos al desove mediante implantes con hormonas. La distancia de transporte de la zona de colecta a la granja es de aproximadamente 1000 kms por carretera.

Tomando estos datos del cultivo en consideración, se observó que la biomasa y densidad de organismos del lote dos respecto al uno fue del doble, y aunque ambos estanques mantenían una proporción de sexos de aproximadamente 1:1, el desempeño en el estanque de menor densidad fue mejor asociado quizás al mayor tiempo de acondicionamiento de éstos organismos a las condiciones de cultivo (9 vs 6 meses), su menor edad al ingresar al plantel (4.2 vs 10 kgs), un menor estrés de manejo en la captura (diferencias en zona de capturas y tiempos de confinamiento en transporte hasta plantel en Ejido Eréndira, 100 vs 1000 km), menor estrés en periodo de acondicionamiento (no hubo sexado inmediato ni inducción hormonal) y mejores condiciones generales de cultivo, dado que la cantidad de alimento, la competencia, la carga parasitaria/bacteriana y los parámetros de calidad de agua se ven influenciados directamente por la biomasa y densidad de organismos en un estanque de tamaño y volumen limitado.

El impacto del manejo de los reproductores en su maduración y desove ha sido documentado en otros peces marinos, por ejemplo en el pez *Centropomus undecimalis* se observa una ausencia de actividad reproductiva en peces que son sometidos mensualmente a la toma de biopsias por canulación y muestras de sangre, con el objeto de monitorear el ciclo reproductivo a través del perfil de hormonas esteroideas; mientras que en tanques donde no se realizó este proceso, se registraron 16 eventos de desove durante la temporada reproductiva (Rhody *et al.*, 2014). Asimismo, el manejo para la inducción hormonal, mediante inyección o implantes en la musculatura del pez, puede tener efectos negativos en la

maduración y desove de algunas especies dado que puede suprimir la circulación de hormonas reproductivas en el organismo (Barton, 2002).

Cabe señalar también que para el lote uno, se registraron un total de 29 desoves en la temporada 2014 (marzo-julio) y 35 desoves en 2015 (marzo-junio); mientras que en el lote dos, se registraron sólo 22 eventos de desove durante 2015 (enero-junio). Las puestas de ambos lotes variaron entre 50 - 370 mil huevos a lo largo de la temporada de desove, y se registraron desoves cada 2-5 días, como ha sido reportado con anterioridad para esta especie (Moran *et al.*, 2007, Smith *et al.*, 2016). Resultados similares se han documentado para reproductores de *S. dorsalis (lalandi)* capturados al sur de California, donde los periodos de desove natural se dan de marzo a septiembre en organismos mantenidos en condiciones ambientales y fotoperiodos naturales (Smith *et al.*, 2016). Durante las temporadas 2013 y 2014, Smith *et al.* (2016) monitorearon 130 eventos de desove con 19 (2013) y 37 (2014) reproductores presentes, en proporciones 1:1. Sus resultados muestran que una sólo hembra, contribuyó con el 40% de toda la progenie, desovando cada 5-6 días durante ambas temporadas. Mientras que la contribución de los padres fue relativamente similar durante las temporadas y eventos de desove. Resultados que también concuerdan con las observaciones sobre la estrategia reproductiva de *S. lalandi* en cultivo en Australia, donde el número de hembras que participan en los desoves es menor (14 al 67% en cuatro estanques independientes), respecto al número de machos (80-100%, Knibb, *et al.*, 2016).

El porcentaje de asignación parental total, considerando los dos lotes de reproductores y los seis desoves evaluados, fue del 70% con una confiabilidad superior al 95% considerando los nuevos loci microsatélites. El 30% de las muestras no pudieron ser asignadas a una pareja de reproductores. Whatmore *et al.*, (2013), utilizando estos mismos marcadores, más otro loci heterólogo (un total de 10 loci), fue capaz de asignar el 84% con una confiabilidad mayor al 95% y 8% con una confiabilidad entre 80 y 95%. Las diferencias entre estos resultados pueden deberse al uso de un marcador más en este estudio, así como al control de calidad de la asignación de genotipos realizada en una progenie específica de 90 crías provenientes de un número conocido de reproductores, donde el 98% de los animales fue correctamente asignado a su grupo parental conocido. Sin embargo, este resultado de asignación parental fue mayor al reportado en el salmón de río *Brycon orbignyanus*, en donde se obtuvo un porcentaje de asignación de solo el 50% derivado quizás del bajo número de alelos por el uso de cuatro loci microsatélites heterólogos (Lopera-Barrero *et al.*, 2010).

La dificultad de asignar el 100% de la progenie en los estudios, se puede atribuir principalmente a errores en el genotipado, ya sea por falta de producto amplificado o errores en la asignación de alelos, por lo cual se recomienda que el genotipificado se realice dos veces de forma independiente en las muestras

tomadas, o bien que se cuente con un método de control de calidad de genotificado en cruzas dirigidas; sin embargo, el costo de los estudios aumenta significativamente y para muchas especies aún no se cuenta con un sistema de cruzamiento para la obtención de alevines. En el caso de especies de peces marinos de gran talla, como con las especies de *Seriola* spp, que además son promiscuos, es complicado tener estanques con parejas seleccionadas. Sin embargo, una alternativa podría ser usar un número reducido de reproductores con genotipos diferentes conocidos.

Por otra parte, en el nuevo contexto de que la especie de *Seriola* que se tiene en aguas mexicanas es *dorsalis* y no *lalandi*, y las diferencias genéticas ya reportadas entre ellas, los marcadores desarrollados por Whatmore *et al.*, (2013) utilizados aquí deben considerarse heterólogos y no especie-específicos. En el caso de los lotes de reproductores, para cinco de ellos no fue posible obtener su genotipo con el marcador *Sdu21*, que significa un 2.5% de datos perdidos. Mientras que para los lotes F1BT se tuvieron 30 genotipos faltantes en marcadores *Sel017* (1), *Sel019* (7) y *Sdu21* (22) y para el lote de crías F1BM se tuvo un total de 82 genotipos faltantes en marcadores *Sel001* (1), *Sel017* (3), *Sel019* (21) y *Sdu21* (53); lo que representa un 2.6 y un 8.2% de datos perdidos, respectivamente. Aunado a esta pérdida de información, también se reporta la posible presencia de alelos nulos (máximo de 7.2 y 7.9% en F1BT y F1BM). Además, en el caso del lote dos de reproductores no fue posible obtener muestras de todos los organismos presentes en el estanque. Tomando todo esto en consideración, el 30% de la progenie que no pudo ser asignada responde a esta pérdida de información, y por lo tanto, debe considerarse desarrollar nuevos marcadores microsatélites para el análisis parental en esta especie.

Sin embargo, considerando el 70% de asignación parental es factible rechazar la hipótesis planteada al inicio del proyecto, sobre la contribución homogénea del jurel en cautiverio.

#### **4.4.1 Relación entre el fenotipo y la contribución parental**

Los reproductores con una talla, en términos de longitud estándar, mayor a 79 cm contribuyeron con el 99% de la descendencia, mientras que el 1% restante se les atribuyó a individuos de menor tamaño. Estos resultados sugieren, que los individuos menores a 79 cm no estaban maduros sexualmente. Comparando con Poortenaar *et al.* (2001) en un estudio sobre la fisiología reproductiva en *S. lalandi*, las longitudes furcales mínimas en las que se observó madurez sexual fueron 77.5 cm y 75 cm en hembras y machos, respectivamente, por lo que las medidas obtenidas en el presente estudio fueron mayores. En el mismo

trabajo se observó que el 100% de los individuos alcanzaron la madurez reproductiva a los 127.5 cm en hembras y 92.5 cm en machos.

Smith *et al.*, (2016) concluyen que los reproductores más chicos, desovan menos veces que los grandes durante la temporada reproductiva, y que una hembra más grande (21 kg) tiene una mayor fecundidad ( $\approx$  490 mil ovocitos por desove y alrededor de 23 millones de ovocitos/año) con respecto a la hembra más chica (8.4 kg y  $\approx$  35 mil ovocitos por desove), y es por consecuencia la hembra más exitosa y que mas aporta a la progenie total.

En este estudio, el lote uno de reproductores, evaluados una vez terminada su primer temporada de desove en cautiverio (julio de 2014), presentó un peso de entre 8-17 kg en machos y 7-16 kg en hembras; mientras que, en el lote dos, evaluado antes del inicio de la temporada de desoves (enero/2015), los machos presentaron un peso promedio de 8-20 kg y las hembras 4-24 kg. No se observó una relación entre el peso y la contribución parental total de los padres. El aporte parental de los reproductores varió de acuerdo al desove, por lo que para la determinación del reproductor más exitoso se consideró el aporte total en relación al número de crías. Los padres que contribuyeron con un mayor número de descendientes en el lote 1 (M5/H1; **Fig. 22**) y en el lote 2 (M4/H4; **Fig. 23**) tuvieron un peso de entre 10 y 12 kgs. lo que indica que no todos los reproductores presentaban un desarrollo gonadal adecuado para desovar y la mayoría de las hembras se encontraban inmaduras.

Knibb *et al.* (2016), señala en su estudio, que de 54 reproductores disponibles, un máximo de 37 (69%) contribuyen a la progenie, debido a que el resto se encuentran inmaduros. Asimismo señala que de 30 machos, 27 desovan y de 24 hembras, solo 10 lo hacen, por lo que menciona que existen relativamente más machos maduros que hembras. Esto concuerda con lo puntualizado por el trabajo de Poortenaar y colaboradores (2001) donde se evidencia que los machos alcanzan la madurez reproductiva en una menor talla que las hembras.

#### **4.4.2 Deformidades en el cultivo de *S. dorsalis***

Las deformidades están determinadas por la interacción entre factores ambientales y genéticos (Nguyen *et al.*, 2016). Algunos estudios sugieren que en los peces, la presencia de deformidades puede estar asociada a una reducción en la variabilidad genética, al grado de endogamia entre progenitores y podrían estar ligadas a una característica de interés económico (Tiira *et al.*, 2006; Whatmore *et al.*, 2013; Nguyen

*et al.*, 2016). En el cultivo de *S. lalandi* las deformidades craneales (mandibulares, operculares) son las de mayor prevalencia (Cobcroft y Battaglione, 2013; Cobcroft *et al.*, 2004).

Por lo anterior, en la presente sección, se exploró la posibilidad de que las deformidades craneales se relacionaran con el cruzamiento entre reproductores emparentados en el cultivo de *S. dorsalis*. En este trabajo no se observó un patrón determinante en relación a los reproductores que produjeron larvas deformes. El progenitor con mayor contribución de larvas normales fue el mismo que presentó una mayor proporción de larvas deformes, por lo que los resultados no son concluyentes (**Fig. 26**). Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas en el coeficiente de endogamia entre ambos grupos así como tampoco, en el resto de los parámetros de la diversidad genética, de los organismos deformes y sin deformidades craneales (**Fig. 27**).

Nguyen *et al.* (2016) determinaron que las características como el crecimiento y el rendimiento de carne en *S. lalandi* están correlacionados genéticamente con las deformidades mandibulares, esto significa que a mayor crecimiento mayor porcentaje de deformidades. Por lo anterior, sugirieron considerarlas en los planes de selección genética, aunque el porcentaje heredable en deformidades mandibulares sea del 16%.

En relación a los hallazgos observados en esta tesis, la endogamia no fue un factor determinante en la aparición de las deformidades craneales. Lo anterior difiere a lo propuesto por Nguyen *et al.*, (2016) quienes reportaron variaciones en las 22 familias de hermanos completos y medios hermanos de *S. lalandi* empleados en su estudio, que alcanzan hasta el 63% en el porcentaje de deformidades craneales (mandíbula, opérculo, erosión nasal). Respecto a la diversidad genética Tiira *et al.*, (2006) observaron una menor variabilidad genética en larvas deformes (espiral en espina dorsal, presencia de dos cabezas) en Salmón del atlántico (*Salmo salar*), así como una disminución significativa en la heterocigosidad. A partir de esos resultados concluyeron que debido a su baja variabilidad genética *Salmo salar* presenta una mayor susceptibilidad a la endogamia, y por ende, exhibe mayor probabilidad de presentar deformidades óseas.

A pesar de que los factores ambientales tienen un mayor efecto en la incidencia de deformidades, el desarrollo diferencial de estas entre individuos, aún cuando las condiciones ambientales son las mismas, sugiere la existencia de un factor genético asociado a ellas. Un análisis transcriptómico entre larvas deformes y normales sometidas a las mismas condiciones experimentales podría sugerir genes asociados a su desarrollo o regeneración. Por lo que se deben realizar nuevos análisis en el área.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

La diversidad genética de las poblaciones silvestres mexicanas es alta. Sin embargo, la pérdida de variabilidad en la primera generación en cautiverio de Bahía de Todos Santos y de Bahía Magdalena fue del 23 y 46%, por lo que se debe implementar un manejo reproductivo adecuado.

No se encontró estructura genética significativa entre las poblaciones mexicanas, sin embargo, se debe considerar la captura de nuevos reproductores de las localidades del Ejido Eréndira o Bahía de los ángeles con la finalidad de preservar en cautiverio la mayor parte de la diversidad genética silvestre.

Con base en los análisis con nueve microsatélites, las poblaciones de Bahía de Todos Santos, Ejido Eréndira, Bahía Magdalena, Bahía de los Ángeles, y California, Estados Unidos en el hemisferio norte presentaron un alto grado de diferenciación genética en comparación con las poblaciones de Nueva Gales del Sur, AUS y Antofagasta, CHL en el hemisferio sur, sugiriendo la presencia de dos especies distintas, de acuerdo al concepto filogenético de especie. Dada la importancia en la conservación de las especies locales, la población del hemisferio sur debe mantener el nombre de *Seriola lalandi*, mientras que la del Noreste del Pacífico debe ser renombrada a: *Seriola dorsalis* como anteriormente fue descrita. Debiéndose restringir la translocación de la población no solo del Hemisferio sur, sino también de la especie japonesa *Seriola aureovitata*, por el riesgo ecológico y en la erosión genética que representan para la especie local.

La contribución parental del jurel en cautiverio es desigual. El éxito reproductivo de las hembras es inferior al de los machos, sin embargo, las hembras contribuyen en mayor proporción a la descendencia, por lo que el número de machos que se utilizan en los laboratorios se puede reducir. Bajo estas condiciones, las hembras juegan un papel determinante en la conservación de la diversidad genética en cautiverio, que debería considerarse en el manejo reproductivo futuro.

No se encontraron evidencias que relacionen la diversidad genética con deformidades, por lo que se deben realizar nuevas aproximaciones en relación con esta problemática.

## Literatura citada

---

- Abbink, W., Blanco Garcia, A., Roques, J. A. C., Partridge, G. J., Kloet, K., & Schneider, O. (2012). The effect of temperature and pH on the growth and physiological response of juvenile yellowtail kingfish *Seriola lalandi* in recirculating aquaculture systems. *Aquaculture*, 330-333, 130–135. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.11.043>
- Aljanabi, S. M., y Martinez, I. (1997). Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, 25(22), 4692–4693. <http://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
- Allendorf, F. W. (1991). Ecological and Genetic Effects of Fish Introductions: Synthesis and Recommendations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48(1), 178–181.
- Aranguren-Méndez, J. A., Román-Bravo, R., Isea, W., Villasmil, Y., & Jordana, J. (2005). Los microsatélites (STR's), marcadores moleculares de ADN por excelencia para programas de conservación: una revisión (Microsatellites (STR's), ADN Molecular Markers for Excellency for conservation programs: A review).
- Avilés, A., & Castelló, F. (2004). Manual para el Cultivo de *Seriola lalandi* (Pisces: Carangidae) en Baja California Sur, México. (J. P. Cuellar & C. O. Cadena, Eds.) (1a ed.). Mexico: Instituto Nacional de la Pesca (INAPESCA).
- Bailly, N. (2015). *Seriola lalandi* Valenciennes, 1833. Retrieved October 23, 2016, from <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=218436>
- Barber, I., & Wright, H. A. (2001). How strong are familiarity preferences in shoaling fish?. *Animal Behaviour*. 61(5). Doi: 10.1006/anbe.2000.1665
- Barton, B. A. (2002). Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. *Integrative and comparative biology*, 42(3), 517-525.
- Baxter, J. L. (1960). *A Study of The Yellowtail Seriola Dorsalis (Gill)*. Calif. Dept. Fish Game, Fish. Bull. 110:1-91.
- Brody, T., Wohlfarth, G., Hulata, G., & Moav, R. (1981). Application of electrophoretic genetic markers to fish breeding. *Aquaculture*, 24, 175–186. [http://doi.org/10.1016/0044-8486\(81\)90054-5](http://doi.org/10.1016/0044-8486(81)90054-5)
- Chai, X., Li, X., Lu, R., & Clarke, S. (2009). Karyotype analysis of the yellowtail kingfish *Seriola lalandi* (Perciformes: Carangidae) from South Australia. *Aquaculture Research*, 40(15), 1735–1741. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02278.x>
- Charles, A. T., & Leith, J. (1999). Social and Economic Approaches to Biodiversity Conservation: An Annotated Bibliography with Emphasis on Aquaculture.
- Chauhan, T., & Rajiv, K. (2010). Molecular markers and their applications in fisheries and aquaculture. *Advances in Bioscience and Biotechnology*, 01(04), 281–291. <http://doi.org/10.4236/abb.2010.14037>

- Cipriano, R. R., Noletto, R. B., Kantek, D. L. Z., Da Silva Cortinhas, M. C., & Cestari, M. M. (2014). Comparative cytogenetic analysis of marine needlefishes (Beloniformes) from southern Brazil. *Cytotechnology*. <http://doi.org/10.1007/s10616-014-9809-x>
- Cobcroft, J. M., & Battaglione, S. C. (2013). Skeletal malformations in Australian marine finfish hatcheries. *Aquaculture*, 396-399(2013), 51–58. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.02.027>
- Cobcroft, J. M., Pankhurst, P. M., Poortenaar, C., Hickman, B., & Tait, M. (2004). Jaw malformation in cultured yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*) larvae. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 38(1), 67–71. <http://doi.org/10.1080/00288330.2004.9517218>
- Collins, J. E., White, S., Searle, S. M. J., & Stemple, D. L. (2012). Incorporating RNA-seq data into the Zebrafish Ensembl genebuild. *Genome Research*, 2067–2078. <http://doi.org/10.1101/gr.137901.112>
- CONAPESCA, C. N. de A. y P. (2013). Anuario estadístico de Acuicultura y Pesca 2013. Mazatlán, Sinaloa, México.
- Coombs, J. A., Letcher, B. H., & Nislow, K. H. (2008). CREATE: a software to create input files from diploid genotypic data for 52 genetic software programs. *Molecular Ecology Resources*, 8(3), 578–580. [http://doi.org/10.1007/SpringerReference\\_38033](http://doi.org/10.1007/SpringerReference_38033)
- CROOKE, S. J. (1983). YELLOWTAIL, SERIOLA LALANDEI VALENCIENNES. CalCOFI Rep., Vol. XXIV.
- Dekkers, J. C.M., Gibson, J. Bijma, P., Van Arendonk, J. A.M. (2004). Design and optimisation of animal breeding programmes. Iowa State University.
- Domínguez-López, M., Uribe-Alcocer, M., Díaz-Jaimes, Píndaro. (2010). Phylogeography and historical demography of the Pacific Sierra mackerel (*Scomberomorus sierra*) in the Eastern Pacific. *BMC genetics*.
- Earl, D. A., & vonHoldt, B. M. (2012). STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2), 359–361. <http://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8), 2611–2620. <http://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Excoffier, L., Laval, G., & Schneider, S. (2005). Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1(47).
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. C. (1996). Introducción a la genética cuantitativa (4th ed.). Zaragoza, España: ACRIBIA S.A.
- FAO. (1995). Code of Conduct for Responsible Fisheries. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*.
- FAO. (1998). FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. K. E. Carpenter & V. H. Niem, Eds. Vol. 2. Rome.
- FAO. (2016). The State of World Fisheries and Aquaculture. Rome. Retrieved from <http://www.fao.org/3/a-i5555e.pdf>

- FAO/UNEP. (1981). Conservation of the genetic resources of fish: problems and recommendations. Report of the Expert Consultation on the genetic resources of fish. Rome.
- Fernández, G., Cichero, D., Patel, A., & Martínez, V. (2015). Genetic structure of Chilean population of *Seriola lalandi* Genetic structure of Chilean populations of *Seriola lalandi* for the diversification of the national aquaculture in the north of Chile. *J. Aquat. Res*, 43(2), 374–379. <http://doi.org/10.3856/vol43-issue2-fulltext-14>
- Frankham, R., Ballou, J. D., & Briscoe, D. A. (2002). Introduction to Conservation Genetics. *Forest Ecology and Management*, 617. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.12.001>
- Gill, T. N. (1863). Catalogue of the fishes of Lower California, in the Smithsonian Institution, collected by Mr. J. Xantus. Part IV. In *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* (pp. 15:80–88). Retrieved from <http://www.biodiversitylibrary.org/page/1958344#page/90/mode/1up>
- Gillanders, B. M., Ferrell, D. J., & Andrew, N. L. (1999). Aging methods for yellowtail kingfish, *Seriola lalandi*, and results from age- and size-based growth models. *Fishery Bulletin*, 97(4), 812–827.
- Gillanders, B. M., Ferrell, D. J., & Andrew, N. L. (1999). Size at maturity and seasonal changes in gonad activity of yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*; Carangidae) in New South Wales, Australia. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 33(3), 457–468. <http://doi.org/10.1080/00288330.1999.9516891>
- Gillanders, B. M., Ferrell, D. J., & Andrew, N. L. (2001). Estimates of movement and life-history parameters of yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*): How useful are data from a cooperative tagging programme? *Marine and Freshwater Research*, 52(2), 179–192. <http://doi.org/10.1071/MF99153>
- Gjedrem, T. (2005). Selection and Breeding Programs in Aquaculture. In *New York* (pp. 1–364). <http://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2005.01440.x>
- Gjedrem, T. (2012). Genetic improvement for the development of efficient global aquaculture: A personal opinion review. *Aquaculture*, 344-349(0044), 12–22. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.03.003>
- Gjedrem, T., & Baranski, M. (2009). Selective Breeding in Aquaculture: An Introduction, Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries 10 (Vol. 10). Norway: Springer Science+Business Media B.V. [http://doi.org/10.1007/978-90-481-2773-3\\_1](http://doi.org/10.1007/978-90-481-2773-3_1)
- Gjedrem, T., & Kolstad, K. (2012). Development of Breeding Programs for Aquatic Species Should be Given High Priority. *World Aquaculture Magazine*, (September), 10–13.
- Goldberg, T. L., Grant, E. C., Inendino, K. R., Kassler, T. W., Claussen, J. E., & Philipp, D. P. (2005). from Outbreeding Depression. *Conservation Biology*, 19(2), 455–462. <http://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00091.x>
- Goudet, J. (1995). FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*, 86(6), 485–486.
- Graham, C. M. (2009). Metodologías de mejoramiento genético en la acuicultura. (FAO) (Ed.), *Desarrollo de la acuicultura. Gestion de los recursos geneticos* (pp. 34–59).

- Herbinger, C. ., Doyle, R. ., Pitman, E. ., Paquet, D., Mesa, K. ., & Morris, D. B. (1995). DNA fingerprint based analysis of paternal and maternal effects on offspring growth and survival in communally reared rainbow trout. *Aquaculture*, *137*, 245–256. [http://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)01109-9](http://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01109-9)
- Herlin, M., Delghandi, M., Wesmajervi, M., Taggart, J. B., McAndrew, B. J., & Penman, D. J. (2008). Analysis of the parental contribution to a group of fry from a single day of spawning from a commercial Atlantic cod (*Gadus morhua*) breeding tank. *Aquaculture*, *274*(2-4), 218–224. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.11.034>
- Houde, A. L. S., Fraser, D. J., O'Reilly, P., & Hutchings, J. A. (2011). Relative risks of inbreeding and outbreeding depression in the wild in endangered salmon. *Evolutionary Applications*, *4*(5), 634–647. <http://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2011.00186.x>
- ICES, International Council for the Exploration of the Sea. (2005). ICES Code of Practice on the Introductions and Transfers of Marine Organisms 2005.
- IUCN, I. U. for C. of N., UNEP, U. N. E. P., & WWF, W. W. F. (1980). World Conservation Strategy. World Conservation Strategy: Living Resource Conservation for Sustainable Development. <http://doi.org/10.2305/IUCN.CH.1980.9>
- Jombart, T. (2008). Adegenet: A R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, *24*(11), 1403–1405. <http://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129>
- Jombart, T., Devillard, S., Balloux, F., Falush, D., Stephens, M., Pritchard, J., ... Nei, M. (2010). Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*, *11*(1), 94. <http://doi.org/10.1186/1471-2156-11-94>
- Jones, O. R., & Wang, J. (2010). COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources*, *10*(3), 551–555.
- Kalinowski, S. T., & Taper, M. L. (2006). Maximum likelihood estimation of the frequency of null alleles at microsatellite loci. *Conservation Genetics*, *7*(6), 991–995. <http://doi.org/10.1007/s10592-006-9134-9>
- Kalinowski, S. T., Taper, M. L., & Marshall, T. C. (2007). Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology*, *16*(5), 1099–1106.
- Kapuscinski., A. R. (2008). Risk assessment and monitoring in genetic improvement programmes. In F. and A. O. FAO (Ed.), *Aquaculture development. 3. Genetic resource management* (p. 125). Rome. <http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Knibb, W. (2000). Genetic improvement of marine fish - which method for industry ? *Aquaculture Research*, *31*, 11–23. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2000.00393.x>
- Knibb, W., Miller, A., Quinn, J., D'Antignana, T., Nguyen, N. H. (2016). Comparison of lines shows selection response in kingfish (*Seriola lalandi*). *Aquaculture*. Doi: 10.1016/j.aquaculture.2015.11.015
- Kolkovski, S., & Sakakura, Y. (2004). Yellowtail kingfish , from larvae to mature fish – problems and opportunities. *Avances en Nutrición Acuícola VII*. Hermosillo, Sonora, México.

- Lind, C. E., Ponzoni, R. W., Nguyen, N. H., & Khaw, H. L. (2012). Selective breeding in fish and conservation of genetic resources for aquaculture. *Reproduction in Domestic Animals*, 47(SUPPL.4), 255–263. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0531.2012.02084.x>
- Liu, Z. J., & Cordes, J. F. (2004). DNA marker technologies and their applications in aquaculture genetics. *Aquaculture*, 238(1-4), 1–37. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.05.027>
- Lopera-Barrero, N. M., Vargas, L., Nardez-Sirol, R., Pereira-Ribeiro, R., Aparecido-Povh, J., Streit Jr, D. P., & Cristina-Gomes, P. (2010). Genetic Diversity and Reproductive Contribution of *Brycon orbignyanus* Offspring in the semi-natural reproductive system, using microsatellites markers. *Agrociencia*, 44, 171–181.
- Luening, E. (2014). Mexican yellowtail farm debuts first harvest at Boston seafood show an Interview with Blue Goose turns its focus to fish Distributing Yellowtail. *Aquaculture North America*, 5(3), 11–12.
- Martinez-Takeshita, N., Purcell, C. M., Chabot, C. L., Craig, M. T., Paterson, C. N., Hyde, J. R., & Allen, L. G. (2015). A Tale of Three Tails: Cryptic Speciation in a Globally Distributed Marine Fish of the Genus *Seriola*. *Copeia*, 103(2), 357–368. <http://doi.org/10.1643/CI-124-224>
- McDonald, G. J., Danzmann, R. G., & Ferguson, M. M. (2004). Relatedness determination in the absence of pedigree information in three cultured strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 233(1-4), 65–78. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.08.003>
- Miller, P. A., Fitch, A. J., Gardner, M., Hutson, K. S., & Mair, G. (2011). Genetic population structure of Yellowtail Kingfish (*Seriola lalandi*) in temperate Australasian waters inferred from microsatellite markers and mitochondrial DNA. *Aquaculture*, 319(3-4), 328–336. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.05.036>
- Moran, D., Smith, C. K., Gara, B., & Poortenaar, C. W. (2007). Reproductive behaviour and early development in yellowtail kingfish (*Seriola lalandi* Valenciennes 1833). *Aquaculture*, 262(1), 95-104.
- Nakada, M. (2002). Yellowtail culture development and solutions for the future. *Reviews in Fisheries Science*, 10(3-4), 559–575. <http://doi.org/10.1080/20026491051794>
- Nakada, M. (2008). Capture-based aquaculture of yellowtail. In A. Lovatelli & P. . Holthus (Eds.), *Capture-Based Aquaculture. Global Overview*. (Vol. No. 508, pp. 199–215). Rome: FAO Fisheries Technical Paper.
- Nguyen, N. H., Whatmore, P., Miller, A., & Knibb, W. (2016). Quantitative genetic properties of four measures of deformity in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* Valenciennes, 1833. *Journal of Fish Diseases*, 39(2), 217–228. <http://doi.org/10.1111/jfd.12348>
- Nirchio, M., & Oliveira, C. (2014). Artículo de revisión agrobiología citogenética como herramienta taxonómica en peces. *Universidad de Oriente*, 26(4), 361–372.
- Norris, A. ., Bradley, D. ., & Cunningham, E. . (1999). Microsatellite genetic variation between and within farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Aquaculture*, 180(3-4), 247–264. [http://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00212-4](http://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00212-4)
- Norris, A. T., Bradley, D. G., & Cunningham, E. P. (2000). Parentage and relatedness determination in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellite markers. *Aquaculture*, 182, 73–83.

- Nugroho, E., Ferrell, D. J., Smith, P., & Taniguchi, N. (2001). Genetic divergence of kingfish from Japan , Australia and New Zealand inferred by microsatellite DNA and mitochondrial DNA control region markers. *Fisheries Science*, *67*, 843–850.
- Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P., & Shipley, P. (2004). MICROCHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, *4*(3), 535–538.
- Orellana, J., Waller, U., & Wecker, B. (2014). Culture of yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*) in a marine recirculating aquaculture system (RAS) with artificial seawater. *Aquacultural Engineering*, *58*, 20–28. <http://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2013.09.004>
- Ottolenghi, F., Silvestri, C., Giordano, P., Lovatelli, A., & B.New, M. (2004b). Capture-based aquaculture. The fattening of eels, groupers, tunas and yellowtails. Retrieved from <http://www.fishbase.org/summary/Seriola-lalandi.html>
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2006). GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, *6*(1), 288–295. <http://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2012). GenALEX 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics*, *28*(19), 2537–2539. <http://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Perazzo, G., Noleto, R. B., Vicari, M. R., Machado, P. C., Gava, A., & Cestari, M. M. (2011). Chromosomal studies in *Crenicichla lepidota* and *Australoheros facetus* (Cichlidae, Perciformes) from extreme Southern Brazil. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *21*(3), 509–515. <http://doi.org/10.1007/s11160-010-9170-x>
- Poortenaar, C. W., Hooker, S. H., & Sharp, N. (2001). Assessment of yellowtail kingfish (*Seriola lalandi lalandi*) reproductive physiology, as a basis for aquaculture development. *Aquaculture*, (201), 271–286.
- Porta, J., Porta, J. M., Martínez-Rodríguez, G., & Alvarez, M. C. (2006). Genetic structure and genetic relatedness of a hatchery stock of Senegal sole (*Solea senegalensis*) inferred by microsatellites. *Aquaculture*, *251*(1), 46–55. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.05.019>
- Price, E. O. (1984). Behavioral Aspects of Animal Domestication. *The Quarterly Review of Biology*. Accessed: <http://www.jstor.org/stable/2827868> .
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, *155*(2), 945–959. <http://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x>
- Purcell, C. M., Chabot, C. L., Craig, M. T., Larry, N. M., & John, G. A. (2015). Developing a genetic baseline for the yellowtail amberjack species complex , *Seriola lalandi* sensu lato , to assess and preserve variation in wild populations of these globally important aquaculture species. *Conservation Genetics*, *16*(6), 1475–1488. <http://doi.org/10.1007/s10592-015-0755-8>
- Refstie, T., & Gjedrem, T. (1975). Hybrids between Salmonidae species. Hatchability and growth rate in the freshwater period. *Aquaculture*, *6*(4), 333–342. [http://doi.org/10.1016/0044-8486\(75\)90112-X](http://doi.org/10.1016/0044-8486(75)90112-X)

- Renshaw, M. a, Patton, J. C., Rexroad, C. E., & Gold, J. R. (2006). PCR primers for trinucleotide and tetranucleotide microsatellites in greater amberjack, *Seriola dumerili*. *Molecular Ecology Notes*, 6(4), 1162–1164. <http://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01474.x>
- Renshaw, M. a., Patton, J. C., Rexroad, C. E., & Gold, J. R. (2007). Isolation and characterization of dinucleotide microsatellites in greater amberjack, *Seriola dumerili*. *Conservation Genetics*, 8(4), 1009–1011. <http://doi.org/10.1007/s10592-006-9221-y>
- Rhody, N. R., Puchulutegui, C., Taggart, J. B., Main, K. L., & Migaud, H. (2014). Parental contribution and spawning performance in captive common snook *Centropomus undecimalis* broodstock. *Aquaculture*, 432, 144-153
- Rice, W. E. R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*. <http://doi.org/10.2307/2409177>
- Rimmer, M.A. and Ponia, B. (2007). A review of cage aquaculture: Oceania. Cage aquaculture – Regional reviews and global overview, pp. 208–231. FAO Fisheries Technical Paper. No. 498. Rome, FAO. 2007. 241 pp.
- SAGARPA. (2012). *Carta nacional acuícola*. México.
- Sakakura, Y., & Tsukamoto, K. (1998). Social rank in schools of juvenile yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. *Journal of Applied Ichthyology*, 14(1-2), 69–73. Retrieved from <http://hdl.handle.net/10069/35745>
- Sala, E., Aburto-Oropeza, O., Paredes, G., & Thompson, G. (2003). Spawning aggregations and reproductive behavior of reef fishes in the Gulf of California. *Bulletin of Marine Science*, 72(1), 103–121. <http://doi.org/10.1126/science.1075284>
- Savolainen, V., Powell, M. P., Davis, K., Reeves, G., & Corthals, A. (2006). DNA and Tissue Banking for Biodiversity and Conservation Theory, Practice and Uses. Kew Publishing.
- Scarratt, D. (2014). First spawnings for new hatchery in Mexico. *Hatchery International. The Magazine for Fish Managers*, 15(4), 11–13. Retrieved from <http://hatcheryinternational.com/Profiles/first-spawnings-for-new-yellowtail-hatchery-in-mexico/>
- Sekino, M., Sugaya, T., Hara, M., & Taniguchi, N. (2004). Relatedness inferred from microsatellite genotypes as a tool for broodstock management of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Aquaculture*, 233(1-4), 163–172. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.11.008>
- SEPESCABC, Secretaría de Pesca y Acuicultura de Baja California (2014a). *Carta Estatal Acuicola de Baja California*.
- SEPESCABC, Secretaría de Pesca y Acuicultura de Baja California. (2014b). *Carta Estatal Pesquera de Baja California*. <http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Shiraishi, T. , Ohshimo, S. and Yukami, R.(2010). Age, growth and reproductive characteristics of gold striped amberjack in the waters off western Kyushu, Japan. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 44: 2, 117 — 127. DOI: 10.1080/00288330.2010.488787
- Sicuro, B., & Luzzana, U. (2016). The State of *Seriola spp.* Other Than Yellowtail ( *S. quinqueradiata* ) Farming in the World. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 24(4), 314–325. <http://doi.org/10.1080/23308249.2016.1187583>

- Smith, Elizabeth K.; Drawbridge, Mark MS; Hyde, John PhD; and Morse, Geoffrey PhD. (2015). Evaluation of reproductive strategies in captive California yellowtail (*Seriola dorsalis*) using genetic parentage analyses. Theses. Paper 6. <http://digital.sandiego.edu/theses/6>
- Stuart, K. R., & Drawbridge, M. A. (2013). Captive spawning and larval rearing of California yellowtail (*Seriola lalandi*). *Aquaculture Research*, 44(5), 728–737. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2011.03077.x>
- Sumida, B. Y., Moser, H. G., Ahlstrom, E. H., Cali-, S., & La, C. (1985). Descriptions of larvae of California yellowtail, *seriola lalandi*, and three other carangids from the eastern tropical Pacific: *chloroscombrus orquina*, *caranx caballus*, and *caranx sexfasciatus*. Larvae are described for four species of jacks, fami- four, XXVI, 139–159.
- Swart, B. L. (2014). The evolutionary history of the genus *Seriola* and the phylogeography and genetic diversity of *S. lalandi* (yellowtail) across its distribution range. Stellenbosch University. Retrieved from <http://scholar.sun.ac.za>
- Swart, B. L., von der Heyden, S., Bester-van der Merwe, A., & Roodt-Wilding, R. (2015). Molecular systematics and biogeography of the circumglobally distributed genus *Seriola* (Pisces: Carangidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93, 274–280. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.08.002>
- Swart, B., Bester-van der Merwe, A., Kerwath, S., & Roodt-Wilding, R. (2016). Phylogeography of the pelagic fish *Seriola lalandi* at different scales: confirmation of inter-ocean population structure and evaluation of southern African genetic diversity. *African Journal of Marine Science*, 2338(November), 1–12. <http://doi.org/10.2989/1814232X.2016.1238410>
- Symonds, J., Walker, S., Pether, S., Gublin, Y., McQueen, D., King, a, ... Bruce, M. (2014). Developing yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*) and hāpuku (*Polyprion oxygeneios*) for New Zealand aquaculture. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 48(3), 371–384. <http://doi.org/10.1080/00288330.2014.930050>
- Takezaki, N., Nei, M., & Tamura, K. (2010). POPTREE2: Software for constructing population trees from allele frequency data and computing other population statistics with windows interface. *Molecular Biology and Evolution*, 27(4), 747–752. <http://doi.org/10.1093/molbev/msp312>
- Tautz, D. (1989). Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Research*, 17(16), 6463–6471.
- Temminck, C. J., & Schlegel, H. (1845). In: *Temminck and Schlegel 1843. Fauna Japonica, sive description animalium quae in itinere per Japoniam*. Retrieved from <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k970324/f117.item.zoom>
- Thorpe, J. E., and j. F. Koonce, D. Borgeson, B. Henderson, A. Lamsa, P. S. Maitland, M. A. Ross, R. C. Simon, and C. Walters. (1981). Assessing and managing man's impact on fish genetic resources. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1899- 1907.
- Tiira, K., Piironen, J., & Primmer, C. R. (2006). Evidence for reduced genetic variation in severely deformed juvenile salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(12), 2700–2707. <http://doi.org/10.1139/f06-154>

- Toro, M. ., & Caballero, a. (2005). Characterization and conservation of genetic diversity in subdivided populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1459), 1367–1378. <http://doi.org/10.1098/rstb.2005.1680>
- Valenciennes, A. (1833). Histoire naturelle des poissons. Tome neuvième. Suite du livre neuvième. Des Scombréoides. Histoire naturelle des poissons. (G. Cuvier & A. Valenciennes, Eds.). Retrieved from <http://www.biodiversitylibrary.org/item/25879#page/245/mode/1up>
- Wang, J. (2011). Coancestry: A program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources*, 11(1), 141–145. <http://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02885.x>
- Wasko, A. P., Martins, C., Oliveira, C., & Foresti, F. (2003). Non-destructive genetic sampling in fish. An improved method for DNA extraction from fish fins and scales. *Hereditas*, 138(3), 161–165. <http://doi.org/10.1034/j.1601-5223.2003.01503.x>
- Whatmore, P., Nguyen, N. H., Miller, A., Lamont, R., Powell, D., D'Antignana, T. Knibb, W. (2013). Genetic parameters for economically important traits in yellowtail kingfish *Seriola lalandi*. *Aquaculture*, 400-401, 77–84. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.03.002>
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Watson, R. (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science (New York, N.Y.)*, 314(5800), 787–90. <http://doi.org/10.1126/science.1132294>
- Yang, S. G., Ji, S. C., Lim, S. G., Hur, S. W., & Jeong, M. (2016). Management of Sexual Maturation and Natural Spawning of Captive- Reared Yellowtail Kingfish , *Seriola lalandi* , in an Indoor Rearing Tank, 20(2), 141–147.
- Yousefian, M., & Nejati, A. (2008). Inbreeding Depression by Family Matching in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 3(6), 284–391.

## Anexos

---

### Anexo 1

**Tabla 1.** Relación de reproductores de Bahía de Todos Santos (lote 1).

Identificación	Sexo	Peso (kg)	Longitud estándar (mm)
M1	Macho	11.7	92.5
M2	Macho	11.8	93
M3	Macho	10	91
M4	Macho	9	87
M5	Macho	10.3	91.5
M6	Macho	9.3	89
M7	Macho	9.8	90
M8	Macho	8.3	82
M9	Macho	9.6	89
**M10	Macho	8.6	99
H1	Hembra	11.2	91
H2	Hembra	9.6	90
H3	Hembra	9.6	88
H4	Hembra	8	84
H5	Hembra	8.4	85
H6	Hembra	4.2	75
H7	Hembra	8.7	89
H8	Hembra	10.1	91
**H9	Hembra	11.7	105

\*\* Individuos originarios de Bahía Magdalena transferidos a este lote el 27 de junio de 2014.

**Tabla 2.** Relación de los reproductores del lote dos.

Identificación	Sexo	Peso (kg)	Longitud estándar (mm)	Fecha de muerte
**M1	*Macho	4.7	71	
M2	Macho	9.1	100	
M3	Macho	13.9	107	
M4	Macho	13	114	
M5	Macho	10.3	105	
M6	Macho	9.6	100	22/08/2015
M7	*Macho	13.3	105	
M8	Macho	11.3	104	28/02/2015
M9	Macho	10.8	102	
M10	*Macho	9.8	92	
**M11	Macho	4.3	67	
**M12	Macho	3.9	64	
M13	Macho	10.9	102	
M14	Macho	8.1	98	
H1	Hembra	9.2	95	
**H2	Hembra	3.5	63	
**H3	Hembra	4.2	67	23/03/2015
H4	Hembra	9.9	100	
H5	Hembra	12.9	110	
H6	Hembra	16.1	111	
H7	Hembra	11.6	104	
H8	Hembra	12.3	109	
H9	Hembra	11.9	103	
H10	Hembra	12	108	
H11	Hembra	15.6	117	
H12	Hembra	15.1	112	
H13	Hembra	11.4	102	
H14	Hembra	9.6	98	
**I1	Indefinido	3.7	64	
**I2	Indefinido	4.2	67	24/02/2015
**I3	Indefinido	4.5	68	
I4	Indefinido	12.3	101	21/10/2015
I5	Indefinido	15.3	112	25/02/2015
I6	Indefinido	12.3	105	
**I7	Indefinido	2.7	63	

\*Incertidumbre en el sexado

\*\*Individuos originarios de Hubbs (F1)

## Anexo 2

**Tabla 1.** Clasificación y marcaje de los dos grupos de microsatélites utilizados

<b>Grupo</b>	<b>Loci</b>	<b>Tamaño (pb)*</b>	<b>Fluorocromo usado</b>	<b>Color</b>
Grupo 1	<i>Sel008</i>	123-136	FAM	Azul
Grupo 1	<i>Sel011</i>	110-157	VIC	Verde
Grupo 1	<i>Sel017</i>	133-165	NED	Amarillo
Grupo 1	<i>Sel019</i>	213-234	PET	Rojo
Grupo 2	<i>Sel001</i>	202-219	PET	Rojo
Grupo 2	<i>Sel002</i>	114-137	NED	Amarillo
Grupo 2	<i>Sdu21</i>	280-380	PET	Rojo
Grupo 2	<i>Sdu32</i>	96-131	FAM	Azul
Grupo 2	<i>Sdu46</i>	216-246	FAM	Azul

pb = pares de bases; \* Tamaño esperado

### Anexo 3

**Tabla 1.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población F1 de Bahía de Todos Santos.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	127	7	0	5.774	0.795	0.785	-0.009	ns	0.011	**
Sel002	127	8	0	6.046	0.551	0.740	0.258	*	0.072	***
Sel008	127	14	0	9.331	0.850	0.867	0.023	ns	0.001	***
Sel011	127	12	0	8.211	0.803	0.828	0.034	ns	0	ns
Sel017	126	16	1	10.588	0.794	0.887	0.109	*	0.036	**
Sel019	120	6	0	5.385	0.792	0.753	-0.047	ns	0	ns
Sdu21	105	20	0	13.747	0.933	0.926	-0.004	ns	0.003	***
Sdu32	127	13	0	9.036	0.795	0.858	0.077	ns	0.008	**
Sdu46	127	5	1	3.593	0.567	0.650	0.131	ns	0.058	***
Promedio		11.222	0.222	7.968	0.765	0.810	0.064	*	0.021	
DE		5.069	0.441	3.115	0.125	0.086	0.093		0.028	
Mediana		12.000	0.000	8.211	0.795	0.828	0.034		0.008	
Mínimo		5.000	0.000	3.593	0.551	0.650	-0.047		0.000	
Máximo		20.000	1.000	13.747	0.933	0.926	0.258		0.072	

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

**Tabla 2.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población F1 de Bahía Magdalena.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	110	9	0	5.653	0.809	0.739	-0.091	ns	0.000	ns
Sel002	111	7	0	5.489	0.712	0.746	0.05	ns	0.030	***
Sel008	111	13	0	9.058	0.946	0.854	-0.103	*	0.000	***
Sel011	111	10	0	6.689	0.829	0.772	-0.069	ns	0.000	*
Sel017	108	18	0	9.259	0.741	0.818	0.099	ns	0.079	***
Sel019	90	8	0	6.681	0.722	0.813	0.117	ns	0.045	**
Sdu21	58	18	0	10.826	0.845	0.874	0.042	ns	0.020	ns
Sdu32	111	13	0	9.097	0.784	0.879	0.112	*	0.058	***
Sdu46	107	7	0	3.512	0.551	0.514	-0.067	ns	0.018	***
Promedio		11.444	0.000	7.363	0.771	0.779	0.010	ns	0.028	
DE		4.333	0.000	2.336	0.110	0.112	0.092		0.028	
Mediana		10.000	0.000	6.689	0.784	0.813	0.042		0.020	
Mínimo		7.000	0.000	3.512	0.551	0.514	-0.103		0.000	
Máximo		18.000	0.000	10.826	0.946	0.879	0.117		0.079	

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

**Tabla 3.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población F1 de Estados Unidos de América.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	40	7	1	5.135	0.750	0.577	-0.289	*	0.000	ns
Sel002	40	5	0	4.567	0.800	0.671	-0.18	ns	0.000	ns
Sel008	39	10	0	7.872	0.897	0.824	-0.076	ns	0.000	ns
Sel011	40	10	0	8.219	0.925	0.833	-0.099	ns	0.000	ns
Sel017	39	18	3	11.879	0.949	0.884	-0.06	ns	0.000	ns
Sel019	40	6	0	5.547	0.775	0.772	0.009	ns	0.000	ns
Sdu21	39	12	3	8.8	0.949	0.839	-0.119	ns	0.000	ns
Sdu32	40	13	1	8.924	0.925	0.851	-0.075	ns	0.000	ns
Sdu46	40	6	0	4.717	0.675	0.588	-0.137	ns	0.000	ns
Promedio		9.667	0.889	7.296	0.849	0.760	-0.114	*	0.000	
DE		4.213	1.269	2.473	0.101	0.118	0.084		0.000	
Mediana		10.000	0.000	7.872	0.897	0.824	-0.099		0.000	
Mínimo		5.000	0.000	4.567	0.675	0.577	-0.289		0.000	
Máximo		18.000	3.000	11.879	0.949	0.884	0.009		0.000	

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

**Tabla 4.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población F1 de Chile.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	48	8	0	5.603	0.729	0.742	0.027	ns	0.002	ns
Sel002	49	4	0	3.257	0.612	0.591	-0.025	ns	0.005	ns
Sel008	50	5	1	3.618	0.360	0.315	-0.133	ns	0.000	ns
Sel011	50	5	0	4.683	0.800	0.719	-0.103	ns	0.000	ns
Sel017	50	5	0	4.186	0.640	0.516	-0.231	*	0.000	ns
Sel019	50	5	2	3.749	0.740	0.620	-0.184	ns	0.000	ns
Sdu21	47	12	0	10.317	0.915	0.897	-0.01	ns	0.000	ns
Sdu32	48	12	0	8.391	0.854	0.834	-0.014	ns	0.015	*
Sdu46	47	5	0	4.419	0.702	0.634	-0.097	ns	0.000	ns
Promedio		6.778	0.333	5.358	0.706	0.652	-0.086	ns	0.002	
DE		3.153	0.707	2.413	0.162	0.174	0.087		0.005	
Mediana		5.000	0.000	4.419	0.729	0.634	-0.097		0.000	
Mínimo		4.000	0.000	3.257	0.360	0.315	-0.231		0.000	
Máximo		12.000	2.000	10.317	0.915	0.897	0.027		0.015	

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

**Tabla 5.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población F1 de Australia.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	40	4	0	3.996	0.750	0.725	-0.021	ns	0.000	ns
Sel002	49	2	0	2	0.531	0.425	-0.239	ns	0.000	ns
Sel008	48	4	0	3.91	0.792	0.576	-0.365	*	0.000	*
Sel011	49	5	0	4.944	0.776	0.740	-0.038	ns	0.000	ns
Sel017	48	3	0	3	0.667	0.614	-0.076	ns	0.000	ns
Sel019	42	4	0	3.558	0.786	0.658	-0.182	ns	0.000	ns
Sdu21	40	11	0	8.951	0.800	0.850	0.071	ns	0.060	***
Sdu32	44	8	0	7.314	0.955	0.796	-0.188	ns	0.000	***
Sdu46	43	3	0	2.999	0.767	0.621	-0.225	ns	0.000	ns
Promedio		4.889	0.000	4.519	0.758	0.667	-0.140	*	0.007	
DE		2.848	0.000	2.241	0.113	0.128	0.135		0.020	
Mediana		4.000	0.000	3.910	0.776	0.658	-0.182		0.000	
Mínimo		2.000	0.000	2.000	0.531	0.425	-0.365		0.000	
Máximo		11.000	0.000	8.951	0.955	0.850	0.071		0.060	

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

**Tabla 6.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población silvestre de Bahía de Todos Santos, BC, México.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	17	8	0	7.47	0.941	0.813	-0.128	ns	0.000	ns
Sel002	17	5	1	4.79	0.412	0.509	0.220	ns	0.040	ns
Sel008	17	13	0	11.70	0.824	0.848	0.059	ns	0.030	ns
Sel011	17	11	0	10.33	0.941	0.848	-0.080	ns	0.000	ns
Sel017	17	20	0	17.76	0.941	0.931	0.019	ns	0.000	ns
Sel019	17	7	0	6.64	0.706	0.779	0.123	ns	0.037	ns
Sdu21	14	18	0	18.00	0.929	0.934	0.042	ns	0.000	ns
Sdu32	17	14	0	12.50	0.824	0.867	0.080	ns	0.000	ns
Sdu46	17	4	0	3.82	0.118	0.664	0.832	*	0.328	***
Promedio		11.111	0.111	10.339	0.737	0.799	0.130	*	0.048	
DE		5.622	0.333	5.190	0.289	0.136	0.283		0.106	
Mediana		11.000	0.000	10.337	0.824	0.848	0.059		0.000	
Mínimo		4.000	0.000	3.824	0.118	0.509	-0.128		0.000	
Máximo		20.000	1.000	18.000	0.941	0.934	0.832		0.328	

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

**Tabla 7.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población del Ejido Eréndira, BC, México.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	24	10	0	8.482	0.750	0.836	0.124	ns	0.040	ns
Sel002	24	4	0	3.517	0.500	0.568	0.14	ns	0.026	ns
Sel008	24	12	0	9.671	0.750	0.860	0.149	ns	0.065	ns
Sel011	24	13	0	10.423	0.833	0.854	0.046	ns	0.016	ns
Sel017	24	24	2	17.619	0.833	0.934	0.129	ns	0.044	ns
Sel019	24	7	0	6.154	0.750	0.777	0.056	ns	0.000	ns
Sdu21	23	17	2	14.087	0.348	0.905	0.629	*	0.327	***
Sdu32	24	15	0	12.187	0.750	0.903	0.19	ns	0.085	ns
Sdu46	24	8	1	6.73	0.458	0.583	0.234	ns	0.106	ns
Promedio		12.222	0.556	9.874	0.664	0.802	0.189	*	0.079	
DE		5.995	0.882	4.323	0.179	0.136	0.175		0.099	
Mediana		12.000	0.000	9.671	0.750	0.854	0.140		0.044	
Mínimo		4.000	0.000	3.517	0.348	0.568	0.046		0.000	
Máximo		24.000	2.000	17.619	0.833	0.934	0.629		0.327	

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

**Tabla 8.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población de Bahía Magdalena, BCS, México.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	30	9.000	0	8.856	0.867	0.788	-0.074	ns	0.000	ns
Sel002	30	5.000	0	4.933	0.700	0.682	-0.006	ns	0.006	ns
Sel008	30	18.000	1	17.516	0.867	0.896	0.049	ns	0.000	ns
Sel011	30	11.000	1	10.863	0.900	0.853	-0.038	ns	0.000	ns
Sel017	30	24.000	0	23.249	0.867	0.929	0.087	ns	0.015	ns
Sel019	30	9.000	0	8.797	0.833	0.818	-0.039	ns	0.000	ns
Sdu21	28	24.000	1	24	0.821	0.939	0.149	*	0.064	ns
Sdu32	30	18.000	1	17.33	0.767	0.887	0.128	ns	0.045	ns
Sdu46	30	7.000	0	6.73	0.267	0.324	0.19	ns	0.046	***
Promedio		13.889	0.444	13.586	0.765	0.791	0.050	ns	0.020	
DE		7.253	0.527	7.123	0.197	0.192	0.094		0.025	
Mediana		11.000	0.000	10.863	0.833	0.853	0.049		0.006	
Mínimo		5.000	0.000	4.933	0.267	0.324	-0.074		0.000	
Máximo		24.000	1.000	24.000	0.900	0.939	0.190		0.064	

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

**Tabla 9.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población de Bahía de los Ángeles, BCS, México.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	45	10	0	7.492	0.711	0.814	0.137	ns	0.040	ns
Sel002	45	5	0	4.264	0.644	0.646	0.013	ns	0.000	ns
Sel008	45	18	0	11.931	0.822	0.874	0.071	ns	0.019	ns
Sel011	45	14	2	9.76	0.800	0.844	0.063	ns	0.030	ns
Sel017	45	34	9	17.727	0.889	0.941	0.066	ns	0.034	ns
Sel019	45	15	5	9.729	0.778	0.860	0.107	ns	0.044	ns
Sdu21	42	18	1	13.105	0.595	0.917	0.361	*	0.211	***
Sdu32	45	16	1	11.791	0.778	0.905	0.152	*	0.072	***
Sdu46	45	8	0	5.852	0.578	0.544	-0.051	ns	0.000	ns
Promedio		15.333	2.000	10.183	0.733	0.816	0.102	*	0.050	
DE		8.322	3.082	4.070	0.107	0.134	0.115		0.064	
Mediana		15.000	1.000	9.760	0.778	0.860	0.071		0.034	
Mínimo		5.000	0.000	4.264	0.578	0.544	-0.051		0.000	
Máximo		34.000	9.000	17.727	0.889	0.941	0.361		0.211	

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

**Tabla 10.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población de Antofagasta, Chile.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	46	11	2	6.95	0.609	0.725	0.171	ns	0.069	***
Sel002	49	4	0	3.483	0.510	0.552	0.086	ns	0.068	***
Sel008	50	6	0	4.531	0.480	0.470	-0.011	ns	0.014	ns
Sel011	50	10	0	7.47	0.840	0.759	-0.096	ns	0.000	ns
Sel017	50	15	5	9.128	0.720	0.721	0.012	ns	0.021	ns
Sel019	50	10	3	6.965	0.740	0.802	0.087	ns	0.022	ns
Sdu21	46	18	0	12.755	0.891	0.915	0.037	ns	0.019	ns
Sdu32	49	17	0	11.532	0.857	0.900	0.058	ns	0.014	ns
Sdu46	49	6	0	4.268	0.551	0.616	0.115	ns	0.049	ns
Promedio		10.778	1.111	7.454	0.689	0.718	0.051	ns	0.031	
DE		5.019	1.833	3.211	0.157	0.150	0.078		0.025	
Mediana		10.000	0.000	6.965	0.720	0.725	0.058		0.021	
Mínimo		4.000	0.000	3.483	0.480	0.470	-0.096		0.000	
Máximo		18.000	5.000	12.755	0.891	0.915	0.171		0.069	

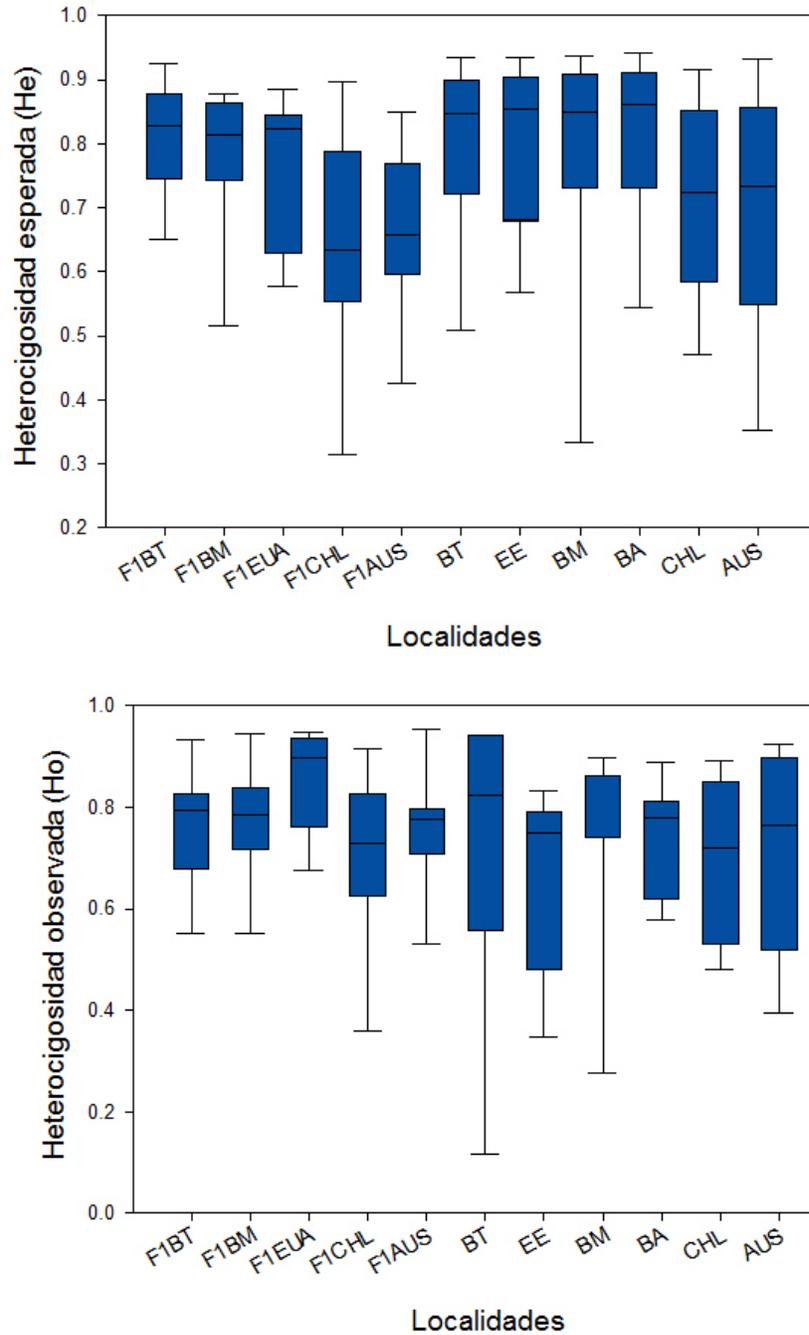
N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

**Tabla 11.** Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en la población de Nueva Gales del Sur, Australia.

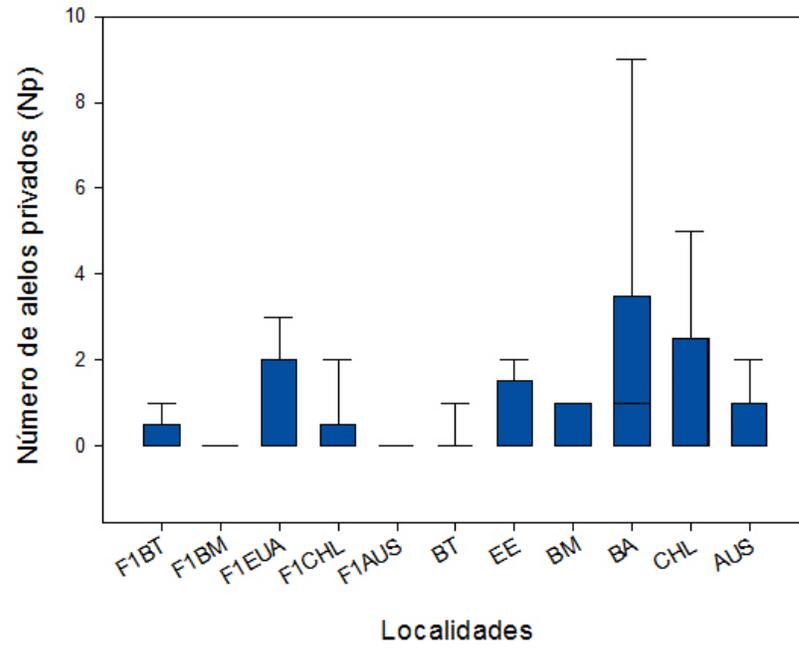
Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	38	5	0	4.351	0.763	0.658	-0.146	ns	0.000	ns
Sel002	38	4	1	3.276	0.395	0.513	0.243	ns	0.099	ns
Sel008	37	5	1	4.009	0.405	0.351	-0.14	ns	0.000	ns
Sel011	38	9	1	7.305	0.895	0.785	-0.127	ns	0.000	ns
Sel017	36	11	0	8.071	0.694	0.734	0.068	ns	0.019	ns
Sel019	37	9	2	7.612	0.838	0.806	-0.025	ns	0.000	ns
Sdu21	39	21	1	14.644	0.923	0.933	0.023	ns	0.000	ns
Sdu32	39	17	0	12.826	0.897	0.904	0.021	ns	0.000	ns
Sdu46	38	6	0	4.321	0.632	0.583	-0.069	ns	0.000	ns
Promedio		9.667	0.667	7.379	0.716	0.696	-0.017	ns	0.013	
DE		5.852	0.707	4.026	0.204	0.190	0.125		0.033	
Mediana		9.000	1.000	7.305	0.763	0.734	-0.025		0.000	
Mínimo		4.000	0.000	3.276	0.395	0.351	-0.146		0.000	
Máximo		21.000	2.000	14.644	0.923	0.933	0.243		0.099	

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coeficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nullos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

## Anexo 4

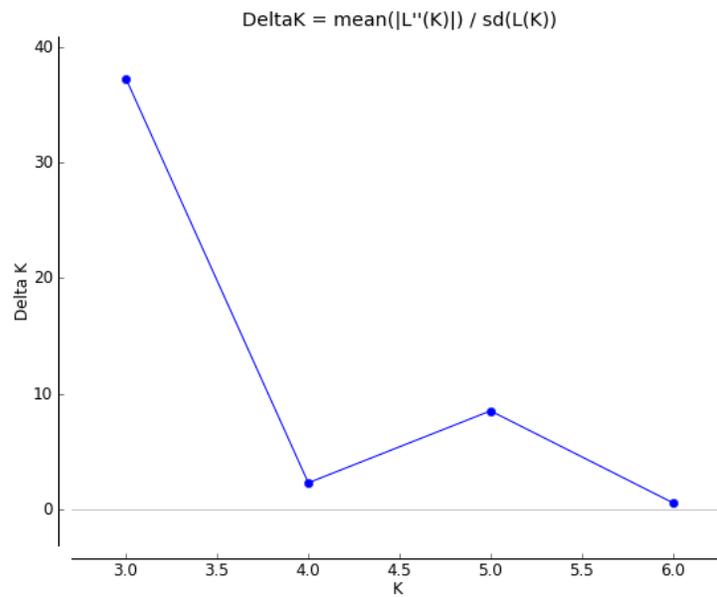


**Figura 1.** Heterocigosidad esperada (He) y observada (Ho) en los nueve loci microsatélites por población, las barras representan los valores máximos y mínimos. \*=Diferencias significativas  $p < 0.05$ .

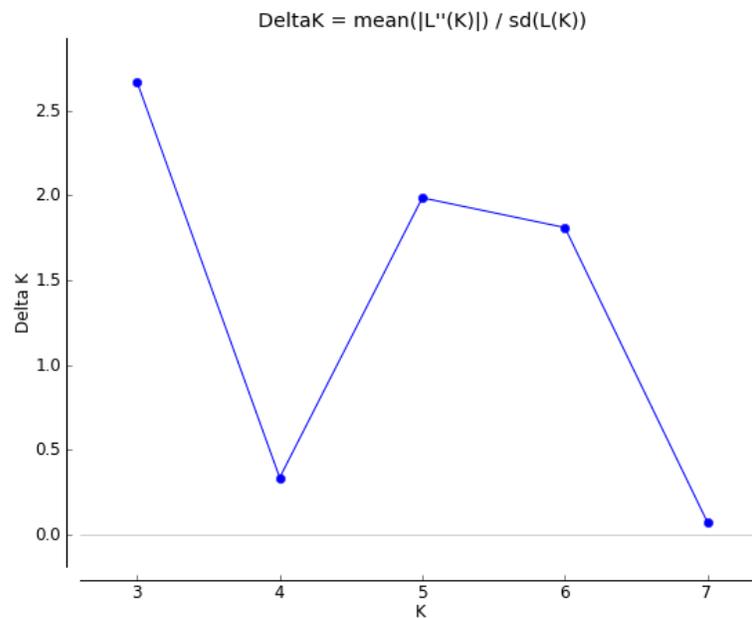


**Figura 2.** Representación del número de alelos privados ( $N_p$ ) en los nueve loci microsatélites por población, las barras representan los valores máximos y mínimos. \*=Diferencias significativas  $p < 0.05$ .

## Anexo 5



**Figura 1.** Delta k obtenida mediante la prueba de Evanno, que indica el número más probable de componentes genéticos ( $k = 3$ ) para las poblaciones mexicanas.



**Figura 2.** Delta k obtenida mediante la prueba de Evanno, que indica el número más probable de componentes genéticos ( $k = 3$ ) a escala global.

## Anexo 6

Tabla 1. Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en el grupo normal.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	47	6.000	0.000	5.791	0.872	0.724	-0.194	ns	-0.0945	ns
Sel002	47	5.000	2.000	4.561	0.213	0.319	0.342	*	0.2067	***
Sel008	47	9.000	2.000	7.964	0.766	0.739	-0.026	ns	-0.0313	ns
Sel011	47	6.000	0.000	5.577	0.723	0.675	-0.061	ns	-0.0354	ns
Sel017	46	8.000	0.000	7.23	0.609	0.687	0.125	ns	0.0663	ns
Sel019	40	5.000	0.000	4.7	0.850	0.749	-0.122	ns	-0.0648	ns
Sdu21	32	13.000	0.000	12.357	0.813	0.806	0.007	ns	-0.0075	ns
Sdu32	47	9.000	0.000	7.982	0.638	0.758	0.168	ns	0.086	ns
Sdu46	47	5.000	1.000	4.775	0.426	0.568	0.261	ns	0.1428	**
Promedio		7.333	0.556	6.771	0.657	0.669	0.056	ns	0.030	7.333
DE		2.693	0.882	2.496	0.217	0.148	0.180		0.101	2.693
Mediana		6.000	0.000	5.791	0.723	0.724	0.007		-0.008	6.000
Mínimo		5.000	0.000	4.561	0.213	0.319	-0.194		-0.095	5.000
Máximo		13.000	2.000	12.357	0.872	0.806	0.342		0.207	13.000

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coefficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.

Tabla 2. Parámetros genéticos estimados para los nueve loci en el grupo deforme.

Locus	N	Na	Np	Ra	Ho	He	Fis	P	F(n)	EHW
Sel001	62	7.000	0.000	6.598	0.903	0.754	-0.189	*	-0.0963	ns
Sel002	62	3.000	0.000	2.838	0.242	0.217	-0.105	ns	-0.0579	ns
Sel008	62	9.000	0.000	7.884	0.726	0.697	-0.033	ns	-0.0166	ns
Sel011	62	9.000	0.000	8.115	0.806	0.712	-0.125	ns	-0.0676	ns
Sel017	62	11.000	0.000	9.941	0.758	0.749	-0.004	ns	-0.0003	ns
Sel019	62	6.000	0.000	5.439	0.823	0.760	-0.075	ns	-0.0441	*
Sdu21	29	13.000	0.000	12.895	0.793	0.800	0.026	ns	-0.0017	ns
Sdu32	62	10.000	0.000	8.979	0.565	0.773	0.277	*	0.1519	***
Sdu46	62	7.000	0.000	6.598	0.903	0.754	-0.189	*	-0.0963	ns
Promedio		8.000	0.000	7.349	0.672	0.670	0.002	ns	0.000	8.000
DE		3.279	0.000	3.177	0.216	0.182	0.161		0.086	3.279
Mediana		9.000	0.000	7.884	0.758	0.749	-0.033		-0.017	9.000
Mínimo		3.000	0.000	2.838	0.242	0.217	-0.189		-0.096	3.000
Máximo		13.000	0.000	12.895	0.903	0.800	0.277		0.152	13.000

N=Número de muestras, Na=número de alelos, Np=número de alelos privados, Ra=riqueza alélica, Ho=heterocigosidad observada, He=heterocigosidad esperada, Fis=Coefficiente de endogamia, P=Significancia para el valor de Fis, F(n)=Frecuencia de alelos nulos, EHW= Equilibrio de Hardy- Weinberg.