

# Variación genética en el copépodo *Acartia lilljeborgii* en la Península de Yucatán

TELLO<sup>1</sup> J. A. , J. B. ESCAMILLA<sup>1</sup>, A. I. REYNA<sup>1</sup>, L. M. GÓMEZ<sup>1</sup>

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

## RESUMEN

El copépodo *Acartia lilljeborgii* es una especie cosmopolita y una de las cuatro especies de mayor abundancia encontradas en las colectas de plancton en las costas de la Península de Yucatán, estas especies son propias de ambientes costeros-estuarinos. Las líneas de investigación referentes a *A. lilljeborgii* se han enfocado mayormente al estudio de su morfología, taxonomía y su biología, siendo muy escasos los trabajos referentes a su estructura genética. Se pretende determinar su estructura genética poblacional y sus implicaciones dentro de la cadena trófica. La colecta y manejo de organismos de acuerdo al método utilizado por Trujillo, 1995. El método electroforético se hizo de acuerdo a Brewer, 1970. Se utilizaron 9 sistemas. Se utilizó el programa TFPGA versión 1.3 para procesar los datos de frecuencias génicas de aloenzimas de las poblaciones de estudio. Los resultados mostraron la existencia de un flujo genético, que se considera probablemente dado a través de una dispersión pasiva de los huevos diapáusicos que produce esta especie. El polimorfismo y heterocigosis de las poblaciones aquí estudiadas al ser comparados con los de otros copépodos genéticamente caracterizados, resultaron ser bajos. Las tres poblaciones de *A. lilljeborgii* analizadas en la Península de Yucatán, presentaron una baja variabilidad y diferenciación genética entre las poblaciones, a pesar de tener un hábitat restringido a cuerpos de agua semicerradas, como los esteros y lagunas costeras, lo cual origina que estas poblaciones estén parcialmente aisladas. Sin embargo debido a que *A. lilljeborgii* produce huevos diapáusicos o de reposo, éstos pueden ser transportados fuera o dentro de éstos cuerpos de agua, es probable que esta condición mantenga las frecuencias alélicas y genotípicas similares o muy cercanas entre sí.

PALABRAS CLAVE: Copépodo, Variación genética, electrofóresis.

## Genetic Variation in the Copepod *Acartia lilljeborgii* in the Yucatan Peninsula

Copepod *Acartia lilljeborgii* is a cosmopolitan specie and one of the four found species of greater abundance found in collect of plankton in the coasts of the Yucatan Peninsula, these species are own of environments slabs-estuarinos. Referring lines of investigation to *A. lilljeborgii* have focused mainly to the study of its morphology, taxonomy and its Biology, being very little the referring works to its genetic structure. It is tried to determine its population genetic structure and its implications within the trofica chain. It collects and handling of organisms according to the method used by Trujillo, 1995. Electrophoretic method used according to Brewer, 1970. Nine systems were used. Program TFPGA was used version 1.3 to process the data of genic frequencies of aloenzimas of the study populations. The results showed the existence of a genetic flow, that considers probably through a passive dispersion of the diapáusicos eggs that produces this species. The polymorphism and heterozygosity of compared the populations studied here to the being with those of other copépodos genetically characterized, they turned out to be low. The three populations of *A. lilljeborgii* analyzed in the Yucatan Peninsula, presented a low variability and genetic differentiation between the populations, in spite of having a restricted habitat to semienclosed water bodies, like the coastal lagoons, which originates that these populations are partially isolated. Nevertheless because *A. lilljeborgii* produces diapáusicos eggs or of rest, these can outside be transported or within these water bodies, it is probable that this condition maintains the frequencies to each other alélicas and genotípics similars or very near.

KEY WORDS: Copepod, genetic variation, isozymes.

## INTRODUCCIÓN

Dentro del zooplancton uno de los grupos mayormente representados es el de los copepodos en la mayoría de los océanos en el mundo. Su gran biomasa, combinada con sus hábitos alimenticios hacen de ellos el principal ligamiento entre los niveles tróficos basales y superiores. Debido a su gran abundancia, los copépodos constituyen una parte considerable de la alimentación de animales marinos, como por ejemplo las larvas de peces. Matsushita (1991) destaca el papel de los copépodos en las pesquerías, indicando que también los estadios naupliares de los copépodos juegan un relevante papel para la alimentación de las larvas de peces que tienen poca movilidad y de varios peces con importancia económico-pesquera como la anchoveta, la

sardina, el arenque y otros (Browman y Marcotte, 1987; Uye y Yamaoka, 1990). Se han realizado numerosos análisis para definir el papel de los copépodos como alimento de las larvas de peces (Bollens, 1988; Poulet y Williams, 1991); se ha encontrado que son varias las características (bioquímicas, ecológicas, distribucionales) propias de los copépodos que tienen una influencia directa o indirecta en la supervivencia de las larvas de pez, con su efecto implícito en las pesquerías.

Sin embargo, desde el punto de vista de Mitton (1994), un área que es de relevante importancia, es la determinación de la situación geográfica de las poblaciones de un recurso basada en la variación genética de las mismas, para con ello poder establecer la estructura genética

de las poblaciones y a final de cuentas definir si son en realidad una sola población o bien varias en el rango de distribución

La caracterización de la estructura genética poblacional es vital para especies de importancia comercial y ecológica ya que ésta nos indica la heterogeneidad u homogeneidad de poblaciones sobre grandes regiones geográficas (Bates y Innes, 1995). Esta heterogeneidad, como establecen McMillen et al., (1994) han demostrado que es reflejo de la variación genética de los individuos que componen la población, ya que la variación genética es uno de los parámetros fundamentales en el proceso evolutivo. Aunado a esto, un análisis estadístico profundo y el desarrollo de modelos matemáticos que integran los valores genotípicos con las teorías propuestas (Dowling y Moore, 1982), han propiciado un análisis más detallado de los valores de variación determinados, así como un avance significativo en la aplicación de estos resultados en forma práctica en el manejo y conservación de los recursos biológicos.

Las especies de copepodos *Acartia tonsa* y *A. lilljeborgii* son dos de las cuatro especies que se ha encontrado que componen mayormente las colectas de plancton en las costas de la Península de Yucatán, Estas especies son propias de ambientes costeros-estuarinos (Suarez, 1995).

Las líneas de investigación referentes a *Acartia lilljeborgii* se han enfocado mayormente al estudio de su morfología, taxonomía y su biología, siendo muy escasos los trabajos referentes a su estructura genética (Trujillo et al., 1995).

En el caso de *Acartia lilljeborgii*, su importancia se basa en que estos son organismos cosmopolitas y por lo cual es de interés establecer si son poblaciones aisladas o bien si pertenecen a una sola población ampliamente distribuida.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron muestras del copépodo *Acartia lilljeborgii* (Figura 1), mediante arrastres subsuperficiales, durante las condiciones de marea alta utilizando una red estándar de plancton con copo de pvc. La colecta de organismos se llevó a cabo en tres sitios de la Península de Yucatán: Río Lagartos, Chelem y Celestún (Figura 2).

Estos sitios fueron seleccionados debido a la importancia comercial pesquera de la región. En el laboratorio las muestras se dejaron reposar durante una hora y después utilizando el fototactismo positivo (Trujillo et al., 1995) que presenta *A. lilljeborgii* se realizó la separación de éstos copépodos del resto de los zooplánctones, se tomaron alícuotas del medio en donde se encontraban los copépodos y se colocaron en cajas de petri para ser revisados bajo el microscopio estereoscópico de acuerdo a sus características morfoanatómicas, éstos se colocaron en unos tubos que contenían 150 µL de buffer de LiOH (solución A) como medio de extracción de las enzimas de las muestras. La electroforesis se realizó en un medio nativo, en donde se utilizaron condiciones no desnaturalizantes, (Hames y

Rickwood, 1986). Un total de 9 sistemas enzimáticos fueron utilizados para obtener la expresión genética de los copépodos (Tabla I). El soporte de electroforesis consistió en un gel homogéneo de poliacrilamida al 7,7%, la solución se vertió entre dos placas (12,5 x 26 cm.) de vidrio, separadas por un espacio de 0,2 cm., (Tello, 1986). Para el corrido electroforético se utilizaron cámaras para sistema horizontal modelo (A3-1) a las cuales se les añadió el buffer de hidróxido de litio (solución A) como buffer de corrido electroforético; una fuente de poder marca (AWL) con un rango de voltaje de 0-150 v y 0-100 mA. El corrido electroforético se realizó en condiciones de voltaje constante a 120 volts por un tiempo aproximado de 4 horas. Una vez terminado el corrido electroforético, se llevo a cabo la tinción y revelado del gel de acuerdo a los métodos propuestos por diversos autores (Brewer, 1970; Shaw y Prasad, 1970; Brewer, et al., 1974, Shaklee y Keenan, 1986) y modificados por Tello, (2003). Los loci presumidos y alelos fueron designados por medio del sistema de nomenclatura utilizado por Shaklee y Keenan (1986). Los múltiples loci de una enzima en particular se designaron numéricamente (1, 2, 3, etc.) considerando el de más rápida a más baja movilidad anódica. Alelos de un locus en particular fueron designados por su movilidad anódica relativa y nombrando al alelo más frecuente como 100 y los demás por arriba y por debajo de este con los valores respectivos.

Los loci y alelos se designaron de acuerdo al sistema de nomenclatura propuesto por Shaklee y Keenan (1986). Un locus se consideró polimórfico si el alelo más frecuente tiene una probabilidad menor que 95 %. (Towsend y Shing, 1984) y el nivel de heterocigosis relativa con relación a la ley de Equilibrio de Hardy-Weinberg. Se utilizó el programa denominado TFGA versión 1.3 (Tools for population genetic analyses), para efectuar el análisis de datos genéticos de aloenzimas de poblaciones (Miller, 2000). Los diversos parámetros determinados fueron: Estadística descriptiva, Estadística F, Distancia Genética, Pruebas de robustez para Hardy - Weinberg y UPGMA.

## RESULTADOS

Se utilizaron 9 sistemas enzimáticos de los cuales 8 presentaron actividad enzimática (Tabla I). Fueron resueltos 30 loci del análisis de 9 sistemas enzimáticos efectuados en *A. lilljeborgii*, de estos 22 no fueron monomórficos y se utilizaron para determinar cuales de ellos eran polimórficos de acuerdo al criterio establecido de que si la frecuencia del alelo más común era menor o igual al 95 %. Todos los 30 loci fueron utilizados para el análisis poblacional, independientemente de que si eran o no polimórficos.

Un número de 4,4 y 2 loci polimórficos correspondientes a las localidades de Celestún, Chelem y Río Lagartos fueron determinados en estos sitios, siendo los loci EST 2 y PGM1 los que estuvieron presentes y mostraron variación en los tres sitios de muestreo.

En la localidad de Celestún, los valores de heterocigo-

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

fueron los valores mínimos.

En el análisis global de la estadística descriptiva poblacional de todos los loci que presentaron variación en todas las poblaciones (Tabla II) se puede observar que la PGM 1 presentó los mayores valores de heterocigosis con 0,4728; de heterocigosis insesgada con 0,4808 y de heterocigosis directa con 0,2333, mientras que los menores valores de heterocigosis con 0,3200; 0,3254 y 0,1333 los presentó la GPI 1.

En la Tabla III se presentan los valores de heterocigosis y polimorfismo global para todas las poblaciones, desta-

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

Sistemas Totales	Abreviatura	Nº De Clasificación	Estructura
Arginina Quinasa	ARGK	2,7,3,3	Monómera
Esterasa	EST	3,1,1,2	Monómera
Fosfoglucomutasa	PGM	2,7,5,1	Monómera
Fructosa 1,6 Difosfato	FBP	4,1,1,13	Monómera
Glucosa Fosfato Isomerasa	GPI	1,1,1,49	Dímera
Glucosa 6 Fosfato Des-	G6PDH	5,3,1,9	Dímera
hidrogenasa			
Hexoquinasa	HK	2,7,1,1	Monómera
Lactato Deshidrogenasa	LDH	1,1,1,27	Tetrámera
Malato Deshidrogenasa	MDH	1,1,1,37	Dímera

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

Locus	Alelo	Obs	Frec Alelica	Número Hetero	Frec Heteros	Heterocigosis
EST2	1	45	0,7500	9,0000	0,3000	
	2	15	0,2500	0,3000	0,3000	0,3750
FBP1	1	40	0,6667	4,0000	0,1333	
	2	20	0,3333	4,0000	0,1333	0,4444
PGI1	1	48	0,8000	4,0000	0,1333	
	2	12	0,2000	4,0000	0,1333	0,3200
PGM1	1	37	0,6167	7,0000	0,2333	
	2	23	0,3833	7,0000	0,2333	0,4728

cándose los mayores valores para la localidad de Celestún y los menores para la localidad de Río Lagartos.

Diversas pruebas estadísticas como los son los de Chi cuadrada y la de Bondad de ajuste de Haldane, fueron utilizadas para establecer el nivel de equilibrio en las poblaciones y la posible variación entre las mismas.

En la prueba de Chi cuadrada para establecer el equilibrio de Hardy-Weinberg se observó que en ninguna localidad los sistemas se apartaron de la condición de equilibrio.

En la Tabla IV se muestra un resumen de los datos de la prueba de Chi cuadrada efectuada en todas las poblaciones y en función de este análisis se puede observar que de los 4 sistemas efectuados, 3 sistemas se señalan apartándose de la condición de equilibrio siendo éstos FBP 1, GPI 1 y PGM 1.

La prueba de Haldane, utilizada para corroborar los resultados de la prueba de Chi cuadrada, expresó que en ninguna localidad las enzimas presentaron que algún loci

se aparte del equilibrio.

Sin embargo al realizar el análisis global (Tabla V) tres de los cuatro sistemas se apartan del equilibrio siendo éstos FBP 1, GPI 1 y PGM 1 y siendo coincidente este dato con los obtenidos en el análisis de Chi cuadrada en cuanto al numero de loci significativos y en relación a que loci se apartan y cuales no del equilibrio.

Los valores de Fis, nivel de relación entre los individuos en las poblaciones y las Fst, nivel de relación entre las poblaciones se representan en la Tabla VI y en ella en función del análisis efectuado en los 4 sistemas utilizados, nos señalan valores de 0,7619 como máximo y de 0,2308 como mínimo.

En cuanto a la Fst, la PGM 1 con un valor de -0,0798 y la FBP 1 con un valor de 0,5899 estos fueron los sistemas con el menor y mayor valor, y con un valor promedio de 0,5537 para Fis y el valor de 0,2448 para Fst.

Los valores de distancias o identidades genéticas se presentan en la Tabla VII. Todas las poblaciones son comparadas en forma pareada, los valores establecidos por el modelo de distancia insesgada de Nei (1978) presento el valor mas bajo en todas las poblaciones y las de Roger mo-

**Tabla 3.** Resultados de estadística descriptiva para las poblaciones y el total en el copépodo *Acartia lilljeborgii*.

PARÁMETRO	CELESTÚN	CHELEM	RIO LAGARTOS	GLOBAL
Tamaño promedio de muestra	10,0000	10,0000	10,0000	30,0000
Heterocigosis promedio	0,1196	0,1043	0,0454	0.1152
Heterocigosis promedio insesgada	0,1259	0,1098	0,0477	0.1171
Heterocigosis promedio directa	0,0643	0,0714	0,0357	0.0571
% Loci polimórficos sin criterio	28,5714	28,5714	14,2857	28,5714
% Loci polimórficos 99 %	28,5714	28,5714	14,2857	28,5714
% Loci polimórficos 95 %	28,5714	28,5714	14,2857	28,5714

**Tabla 4.** Prueba de Bondad de ajuste, Chi cuadrada, para el equilibrio de Hardy- Weinberg en el copépodo *Acartia lilljeborgii* para todas las poblaciones sobre todos los loci.

Locus	Genotipo	Observados	Esperados	X2	p ≤0.05
EST 2	11	18	16,8750		
	12	9	11,2500		
	22	3	1,8750	1,2000	0,2733
FBP 1	11	18	13,3333		
	12	4	13,3333		
	22	8	3,3333	14,7000	***0,0001
	GPI 1	11	22	19,2000	
	12	4	9,6000		
	22	4	1,2000	10,2083	***0,0014
PGM 1	11	15	11,4083		
	12	7	14,1833		
	22	8	4,4083	7,6951	***0,0055

dificada por Wright señalaron el mayor valor en todos los casos de análisis pareado entre todas las poblaciones y ocurriendo lo mismo en cuanto al valor de identidad independientemente del modelo que se utilice.

**DISCUSIÓN**

Las tres poblaciones de *Acartia lilljeborgii* analizadas en la Península de Yucatán, presentaron una baja variabilidad y diferenciación genética entre si, lo cual puede ser atribuido a su hábitat restringido a cuerpos de agua semicerradas, como los esteros y lagunas costeras lo cual origina que estas poblaciones estén parcialmente aisladas, sin embargo, la baja heterocigocidad detectada en el presente

**Tabla 5.** Prueba de Bondad de ajuste, Haldane 1954, para el equilibrio de Hardy – Weinberg en el copépodo *Acartia lilljeborgii* en todas las poblaciones.

Locus	Genotipo	Observado	Esperados	p<0.05
EST2	11	18	168,750	0,3268
	12	9	112,500	
	22	3	18,750	
FBP1	11	18	133,333	***0,0002
	12	4	133,333	
	22	8	30,000	
GPI1	11	22	192,000	***0,0048
	12	4	96,000	
	22	4	12,000	
PGM1	11	15	114,083	

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

Loci	Alelo	θ
EST2	1	0,0598
	2	0,0598
	Alelos totales	0,0598
FBP1	1	0,5899
	2	0,5899
	Alelos totales	0,5899
GPI1	1	0,3333
	2	0,3333
	Alelos totales	0,3333
PGM1	1	-0,0798
	2	-0,0798
	Alelos totales	-0,0798
TODOS LOS LOCI		0,2448

estudio podría ser atribuida a factores, tales como que *A. lilljeborgii* produce huevos diapáusicos o de reposo, y éstos pueden ser transportados fuera o dentro de éstos cuerpos de agua, por lo que es probable que esta condición mantenga las frecuencias alélicas y genotípicas similares o muy cercanas entre sí.

Los resultados determinados en este trabajo soportan la idea original de que no existe diferenciación entre las poblaciones y que estas podrían estar estructuradas geográficamente. Las desviaciones del equilibrio de la ley de Hardy – Weinberg, las cuales ocurren en un mínimo de loci, podrían deberse a errores de interpretación o bien a un proceso de selección. La baja diversidad genética observada en las poblaciones puede ser atribuida a su hábitat restringido a cuerpos de agua semicerradas, como los esteros y lagunas costeras lo cual origina que estas poblaciones estén parcialmente aisladas, sin embargo, la baja heterocigocidad detectada en el presente estudio podría ser atribuida a factores, tales como que *A. lilljeborgii* produce huevos diapáusicos o de reposo, y éstos pueden ser transportados fuera o dentro de éstos cuerpos de agua, por lo que es probable que esta condición mantenga las frecuencias alélicas y genotípicas similares o muy cercanas entre sí.

La diferenciación entre las poblaciones basada en los loci examinados fue baja, en función de los valores de Fst y de distancia genética. El flujo de genes entre las poblacio-

**Tabla 7.** Distancias e identidades para el copépodo *Acartia lilljeborgii* en todas las poblaciones

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

1.- Celestún, 2.- Chelem, 3.- Río lagartos

nes de invertebrados en el medio ambiente marino es probablemente el resultado del intercambio de larvas y organismos planctónicos inter poblacionales y que uno puede decir, en función del estado de vida larval, el orden de magnitud de la dispersión y los límites geográficos de las poblaciones panmíticas., en el caso de las poblaciones de *Acartia*, este intercambio se da con los flujos marinos ocasionados por las mareas. Sin embargo, está bien establecido que la estructura genética de poblaciones naturales de invertebrados marinos no pueden ser fácilmente inferidas de sus capacidades de dispersión y considerando el hecho de que un restringido flujo de genes, en especies de una alta capacidad de dispersión, puede dar lugar a procesos de diferenciación de poblaciones, se puede concluir que procesos estocásticos y de selección son posiblemente los que más contribuyen a la diferenciación de las poblaciones de *A. lilljeborgii* analizadas en este trabajo.

La poca diferencia existente entre las poblaciones de Chelem con las de Celestún y Río Lagartos, apoyada en 4 de los 22 loci examinados fue baja, en función de los valores de *Fst* y de la distancia genética. Esta baja o nula diferenciación entre las poblaciones se debe en muchas ocasiones al flujo transversal de agua influenciado por las mareas (Flores et al., 1995), transportan los huevos diapáusicos o de reposo de esta especie, fuera o dentro de éstos cuerpos de agua, por lo que es probable que esta condición mantenga las frecuencias alélicas y genotípicas similares o muy cercanas entre sí.

#### LITERATURA CITADA

- Alvarez-Cadena, J. N. 1990. Algunos factores físicos y biológicos que afectan las poblaciones naturales de *Acartia tonsa* y *Acartia lilljeborgii* (copepoda: acartiidae) en el estero de Urías, Sinaloa, México. *Inv. Mar. CICIMAR*, **5** (1):69-77.
- Ayala, F.J. 1983. Genetic polymorphism: from electrophoresis to DNA sequences. *Experientia*. 39:813 - 823 Birkhauser Verlag CH- 4010 Basel/Switzerland.
- Barnes, R. D. 1969. Zoología de los invertebrados. Gettysburg College, Pennsylvania. 957pp.
- Battaglia, B, and Beardmore, J.A. 1978. Marine Organisms: Genetics, Ecology and Evolution. Plenum Press, New York. pp. 813-823 Birkhauser Verlag CH- 4010 Basel/Switzerland.
- Battaglia, B., Bisol, P.M. and Fava, G. 1978. Genetic variability in relation to the environment in some marine invertebrates. In: B. Battaglia y J.A. Beardmore (eds.), *Marine Organisms: Genetics, Ecology and Evolution*, Plenum Press, New York, pp. 53-70.
- Björnberg, T. K. S. 1981. Copepoda. In: Boltovskoy, D. (ed). *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental*. I.N.I.D.E.P., Mar de Plata: 587-679.
- Brewer, G. Y. 1970. An introduction to isozyme techniques. Academic Press. N. Y. 186 pp.
- Brewer, J. M.; Pesce, A. J. and Ashworth, R. B. 1974. *Experimental techniques in Biochemistry*. Edit. Prentice-Hall, Inc. Cap. 5 pp 128-159.
- Browman, H.I. and B.M. Marcotte. 1987. The effect of zooplankton abundance on feeding behaviour and prey size selection in Atlantic Salmon, *Salmo salar*, alevins. *Holarctic Ecol* **10**:163-170.
- Bucklin, A. M. M. Rienecker and C.N.K. Mooers. 1996. The population genetics of *Calanus finmarchicus* in the North Atlantic. *Ophelia* **44**: 29-45.
- Bulnheim, H.P. and Scholl, A., 1981. Genetic variation between geographic populations of the amphipods *Gammarus zaddchi* and *G. salinus*. *Mar. Biol* **64**:103-115.
- Burton, R. S. and Feldman, M.W. 1982. Population genetics of *Tigriopus californicus*. II. Differentiation among neighboring populations. *Evolution* **35**: 1192-1205.
- Creasey, S., Rogers, A.D., and Tyler, P.A. 1996. Genetic comparison of two populations of deep sea vent shrimp *Rimicaris exoculata* (Decapoda: Bresiliidae) from the mid-Atlantic ridge. *Mar. Biol* **125**:473-482.
- Escamilla; Suarez-Morales; Gasca. 2001. Distribución del zooplankton durante flujos de marea opuestos en el complejo lagunar de Chelem, Yucatán, México. *Rev. Biol. Trop* **49** (1).
- Farran, G.P. 1948 y Farran, G.P. y Vervoort, W. 1951. Copepoda Calanoida. *Fich. Ident. Zoopl. Cons. Int. Explor. Mer.* **11**-40.
- Ferguson, A. 1980.- Systematic of *Iris* char as indicated by electrophoresis analysis of tissue proteins. *Biochemical, Systematic and Ecology* **9**(23):225-252.
- Fernandez, L.L., Sterza, J.M., Pereira, J.B., and Costa, D., 1998. Preliminary assesment of morphological alterations in the copepod *Acartia lilljeborgii* due to environmental changes in the Vitória estuarine system, Vitória, es, Brazil. *NAPULIUS*, Río Grande, **6**:199-200.
- Ganz, H. H. and R.S. Burton. 1995. Genetic differentiation and reproductive incompatibility among Baja California populations of the copepod *Tigriopus californicus*. *Marine Biology* **123**: 821-827.
- Gauld, D. T. 1967. Copulation in calanoid copepods. *Science*. 180:510.
- Herrera-Silveira, J. A., and J. Ramirez-Ramirez. 1998. Salinity and nutrients in the coastal lagoons of Yucatán, México. *Verh. Internat. Verein. Limnol* **26**: 1473-1478.
- Marc, G. Boileau. 1990. A genetic determination of cryptic species (Copepoda: calanoida and their postglacial biogeography in North America. *Zoological Journal of the Linnean*, **102**:375-396.
- Miller, M. 2000. TFPGA, a windows program for the analyses of allozyme and molecular population genetic data. Versión 1.3. Dept. of Biological Sciences. Northern Arizona University.
- Park, T. 1970. Calanoid Copepods from the Caribbean Sea and Gulf of México. 2. Two species and new records from plankton samples. *Bull. Mar. Sci* **20**(2):472-546.
- Rider, C. C. and C. B. Taylor. 1990. *Isozymes*. Chapman

- Hall Ltd. New York, USA 78 pp.
- Rocha-Olivares, A., Fleeger, J. W. , and Foltz, D. W. 2001. Decoupling of Molecular and Morphological Evolution in Deep Lineages of a Meiobenthic Harpacticoid Copepod. *Molecular Biology and Evolution* **18**:1088-1102.
- Shaklee, J. B. and C. P. Keenan. 1986. A practical laboratory guide to the techniques and methodology of electrophoresis and its application to fish fillet identification. CSIRO. Marine Research Laboratories. Australia.
- Shaw, R. Ch. and R. Prasad. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. *Biochemical Genetics*. **4**:297-320.
- Suarez, E. 1995. Clave ilustrada para la identificación de los copéodos plancticos de la Bahía de Chetumal, México. *AvaCient*, **12(17)**:25-40.
- Tello, J. A. 1986. Patrón tisular para esterazas y proteínas de *Cichlasoma urophthalmus* (Gunder). Tesis. 47 pp.
- Tello, J.A. 2003. Genética poblacional del caracol Rosado *Strombus gigas*, en la península de Yucatán: Implicaciones para su manejo y pesquería. Tesis. 62 p.
- Tello, J.A., Rodríguez, L.A., Salas, M. 2004. Estructura genética del pulpo *Octopus maya* en las costas de la Península de Yucatán. TecnoINTELECTO, órgano de Divulgación Científica, ITCV, **1(2)**79-83.
- Tello, J.A. 2005. Genética poblacional del caracol Rosado *Strombus gigas*, en la península de Yucatán: Implicaciones para su manejo y pesquería. *Ciencias Marinas* **31 (2)**:379-386.
- Towsend, D. R. and R. S. Shing, 1984. Genetic variation for a monomer and dimer equilibria of Esterase 5 in *Drosophila pseudoobscura*, *D. Persimilis* y *D. Miranda*. *Can. J. Gen. Cytol.* **28**:374-381.
- Trinast, E. M. 1975. Tidal currents and *Acartia* distribution in Newport Bay, California. *Est. Coast. Mar. Sei.* **3**: 165-176.
- Trujillo *et al.* (1995). Variación genética en dos poblaciones del copéodo calanoide marino *Acartia californiensis* trinast. *Ciencias Marinas* **21(1)**:39-58.
- Ward, R.D. and D.O.F. Skibinski. 1985. Observed relationship between protein heterozygosity and protein genetic distance and comparisons with neutral expectations. *Genetic Res. Camb.* **45**:315-340.
- Zaballa J. D. and Gaudy, R. 1996. Seasonal variations in the zooplankton and in the population structure of *Acartia tonsa* in a very eutrophic area: La Habana Bay (Cuba). *Journal of Plankton Research.* **7**: 1125-1135

