

# RECURSOS GENÉTICOS DE PECES MARINOS DE INTERÉS EN ACUICULTURA

**C. Infante y M. Manchado**

IFAPA Centro *El Toruño*, Junta de Andalucía

## Resumen

El desarrollo de una acuicultura sostenible requiere la evaluación y el conocimiento de la diversidad genética de las poblaciones en cautividad, a fin de evitar los efectos negativos derivados de la endogamia. Dicha diversidad genética está íntimamente ligada a los recursos genéticos naturales, ya que la mayoría de reproductores de la especie criadas en cautividad proceden de capturas en el medio natural. Por tanto, la preservación de los recursos genéticos naturales debe ir en paralelo con el desarrollo de las actividades acuícolas. En el presente estudio se analizan los distintos factores que contribuyen a la diferenciación y estructuración genética de poblaciones marinas de peces. Además, se comparan las características genética en el medio natural de 9 especies con interés en acuicultura: dorada, lubina, rodaballo, lenguado común, lenguado senegalés, besugo, sargo común, urta y mero. Estos datos se han comparado con la diversidad genética de poblaciones criadas en cautividad. Los resultados demuestran como, en el medio natural, cada especie posee un patrón de estructuración genético singular debido a la combinación de factores biológicos, oceanográficos, ambientales y/o antropogénicos. Además, los análisis comparativos de poblaciones criadas en cautividad con respecto a la naturales muestran, en todos los casos, pérdidas significativas de la variabilidad genética.



### **Abstract**

*Development of a sustainable aquaculture involves the assessment and knowledge of genetic diversity of populations in captivity, in order to avoid the negative effects of inbreeding. Such genetic diversity is closely linked to natural genetic resources since most of broodstocks for aquaculture are captured from the natural environment. Hence, preservation of natural genetic resources should be undertaken in parallel with the development of aquaculture activities. In the present study, we analyze the different factors affecting the genetic differentiation and structuring of marine fish populations. Moreover, we compare the genetic characteristics in the natural environment of 9 species involved in aquaculture: gilthead seabream, european seabass, turbot, common sole, senegal sole, black seabream, redbanded seabream, and dusky grouper. These data have been compared with the genetic diversity of farmed populations. Results demonstrate that each species exhibits a particular pattern of population genetic structuring in the wild as a consequence of biological, oceanographic, environmental, and/or anthropogenic factors. Moreover, the comparative analyses of farmed with respect to natural populations reveal, in all cases, a significant loss of genetic variability.*

## **1. IMPORTANCIA DE LOS RECURSOS GENÉTICOS EN ACUICULTURA**

La acuicultura marina está íntimamente ligada a los recursos naturales pesqueros. Por un lado, la mayoría de reproductores de peces marinos en cautividad proceden generalmente de capturas realizadas en el medio salvaje más próximo, para evitar la endogamia. Además, el engorde de las principales especies acuícolas marinas en España se lleva a cabo en jaulas, donde existe una interacción directa con el medio natural. Esta interacción entre recursos naturales y acuicultura hace que no se pueda entender una pesca sin una acuicultura responsable. Dicha interrelación ha sido reconocida por la FAO (WELCOMME y BARG 1997) estableciendo para la gestión de los recursos genéticos en acuicultura la necesidad de mantener la diversidad genética para i) evitar la endogamia; ii) mantener la integridad genética de los stocks



naturales; *iii*) reducir la transferencia entre stocks diferenciados genéticamente. Asimismo, recoge la necesidad de llevar a cabo análisis periódicos para determinar el grado de diversidad genética en los lotes de animales mantenidos en cautividad. Estas líneas son especialmente relevantes en la acuicultura de especies amenazadas y protegidas, como el mero, destinadas a su liberación en el medio natural con fines de repoblación (Art. 9.3.5).

La acuicultura marina es una actividad en continua expansión. Según datos de la Secretaría General de Pesca Marítima (MAPYA), la producción acuícola española supuso en 2004 un 31,12% de la producción pesquera total. En cantidades absolutas, la producción acuícola ha experimentado un espectacular crecimiento, pasando de 7.842,1 Tm en 1996 a 30.393,46 Tm en 2005 (revisado y desarrollado en «La acuicultura marina de peces en España», APROMAR 2006). Este crecimiento en la actividad acuícola ha ido paralelo a una sobreexplotación de los recursos pesqueros. La sobrepesca, la contaminación ambiental, el cambio climático o combinaciones de estos factores, han provocado una importante reducción en las capturas de algunas especies marinas. Se ha estimado que el tamaño efectivo poblacional de más de 230 poblaciones se ha reducido en más del 83% (HUTCHINGS y REYNOLDS 2004). De ellas, sólo unas pocas se recuperarán en un corto período de tiempo (necesitan una media de 15 años) en función del hábitat, ciclo vital o respuesta genética a la explotación. Estas fluctuaciones de las poblaciones naturales tienen una importante repercusión sobre su estructuración y variabilidad genética, que debe ser considerada en aras de la sostenibilidad de los programas de producción acuícola.

## 2. MARCADORES MOLECULARES

Los marcadores moleculares son biomoléculas que se pueden relacionar con un rasgo genético. En particular, nosotros nos vamos a centrar en aquellos marcadores moleculares destinados a evaluar el grado de diversidad y estructuración genética en poblaciones naturales y de crianza. Según la biomolécula objeto de análisis, los marcadores se clasifican en marcadores de proteínas y ADN. Respecto a los primeros, hay que considerar los estudios de *aloenzimas* e *isoenzimas*. Las aloenzimas son



los diferentes alelos observados en un mismo locus génico, mientras que las isoenzimas comprenden todas las formas enzimáticas con función similar producidas por diferentes *loci* génicos. En ambos casos, se trata de marcadores codominantes que muestran herencia mendeliana, muy utilizados por su bajo coste. Sin embargo, a veces, no siguen una evolución neutral y, en general, poseen un grado de polimorfismo bajo.

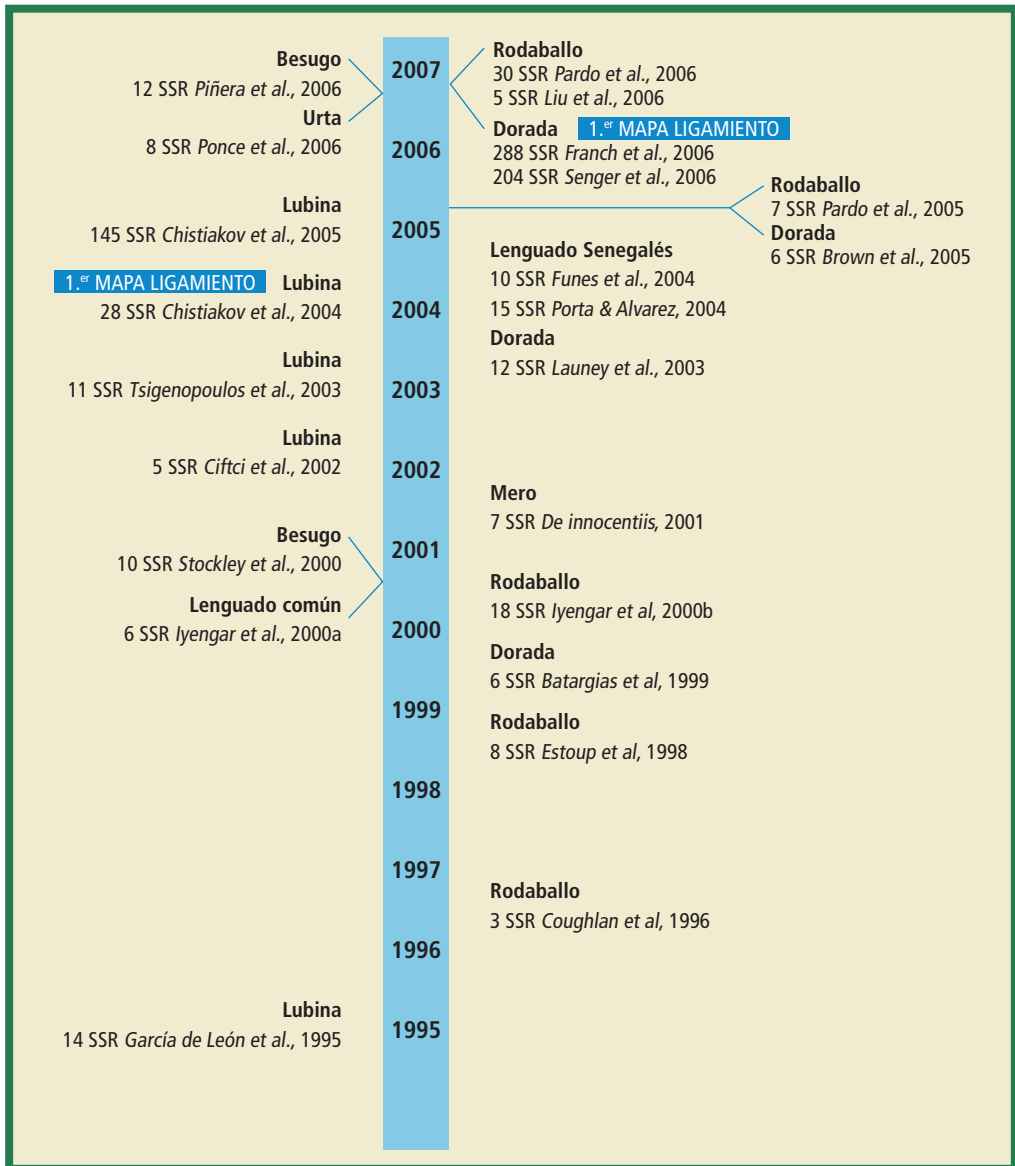
Respecto a los **marcadores de ADN**, se pueden diferenciar aquellos basados en ADN mitocondrial o ADN nuclear. El *ADN mitocondrial* (ADNmt) en teleósteos tiene un tamaño aproximado de 16.000 pares de bases (pb) y codifica para 37 genes que son transcritos a partir de un único promotor. Además, posee 2 zonas no codificantes conocidas, región de control (o D-loop) y OriL. Este tipo de marcador se caracteriza por su abundancia celular (miles de copias), carácter homoplásmico (copias idénticas, aunque en algunas especies como la lubina existe heteroplasma), la ausencia de recombinación (si bien hay datos recientes en algunos organismos de este fenómeno) y herencia materna. Esta última característica hace que el tamaño efectivo poblacional para el ADNmt sea más pequeño que para el nuclear, y por tanto sea muy sensible a fenómenos poblacionales tales como cuellos de botella («*bottlenecks*») o hibridaciones. Además, este marcador es muy interesante para estudiar diferencias en el flujo génico entre sexos, de tal forma que si éste tiene lugar principalmente o exclusivamente a través de los machos (como al parecer ocurre entre lubinas atlánticas y mediterráneas), la divergencia estimada entre poblaciones será mucho mayor en base al ADNmt que con marcadores nucleares.

Con respecto al ADN nuclear, los marcadores más utilizados son los microsatélites o SSR. Los microsatélites son secuencias cortas de 2-5 nucleótidos distribuidas por todo el genoma que aparecen repetidas en tándem un número variable de veces, incluso hasta cientos de veces, lo que determina su carácter hipervariable. El desarrollo de microsatélites para especies con importancia en acuicultura ha crecido enormemente (Figura 1) en los últimos años dada su utilidad para la identificación y diferenciación de stocks, control de endogamia y grado de parentesco, mapas de ligamiento, programas de selección genética asistida por marcadores o para manipulaciones genéticas relacionadas con poliploidías o ginogénesis (revisado en CHISTIAKOV *et al.* 2006).



FIGURA 1.

Representación temporal del desarrollo de microsatélites en dorada, lubina, rodaballo, lenguado común, lenguado senegalés, besugo, urta y mero. Se indican el número de *loci* microsatélites (SSR) y los autores. Para dorada y lubina, se señala la primera descripción del mapa de ligamiento.





### 3. FUENTES DE DIFERENCIACIÓN

Para definir la estructuración genética entre poblaciones se utiliza el índice de fijación  $F_{ST}$  de WRIGHT (1978), el cual sirve para indicar el grado en el que 2 o más poblaciones se diferencian entre sí (revisado en HARTL y CLARK 1997). Mientras que un valor de 0 indica panmixia, un valor de 1 corresponde a un aislamiento total entre poblaciones. De esta forma, los valores de  $F_{ST}$  están inversamente relacionados con la tasa de flujo génico existente entre poblaciones: cuanto mayor sea el número de migrantes entre poblaciones por generación, menor será el valor de  $F_{ST}$ .

Muchas especies marinas se caracterizan por presentar una amplia distribución geográfica. Esto se debe a fenómenos de dispersión pasiva, durante el período larvario (siguiendo las corrientes oceánicas), o bien de forma activa, a través de la migración de individuos juveniles y adultos. Esta característica, unida a la combinación de otros factores tales como la ausencia de grandes barreras geográficas en el mar, tamaños poblacionales elevados así como tasas de fecundidad altas, favorecen la ausencia de diferenciación genética entre poblaciones (WARD *et al.* 1994; TURNER *et al.* 2002). Sin embargo, cada vez más estudios demuestran la existencia de subdivisión poblacional en algunas especies marinas. Entre las causas que favorecen la estructuración y diferenciación poblacionales están (Tabla 1):

a) Características biológicas de la especie

- Fecundidad. Altas tasas se asocian a panmixia.
- Edad y tamaño de madurez. Las especies que maduran precozmente y a menor tamaño generalmente tienen más éxito reproductivo, lo que favorece la panmixia.
- Duración de larva en fase planctónica, que determina el período de dispersión pasivo.
- Comportamiento «homing» en reproductores. En determinadas especies, los animales regresan al mismo lugar para la reproducción en lugar de buscar otro igualmente probable (GERKING 1959). En peces, este comportamiento se asocia a familias diádomas, pero también se ha observado en especies marinas con una gran territorialidad como el mero (LEMBO *et al.* 2002).



- Cortejo. La necesidad de un cortejo previo a la reproducción es un factor muy importante en cuanto a la estructuración temporal y geográfica entre poblaciones. Este es el caso del mero, en el que la población reproductiva se estructura en función de la territorialidad de los machos. Durante el período reproductivo, los machos dominantes cambian de color y desarrollan un comportamiento agresivo. Esto permite desarrollar una estructura social a escala local en la que se establece una ratio de machos activos y hembras adultas de 1:7 (ZABALA *et al.* 1997).
- b) Parámetros demográficos:
- Reclutamiento, que permiten explicar diferencias temporales
  - Crecimiento
  - Reproducción, hermafrodita o dioica, reproductor múltiple
  - Movimientos de gametos, larvas o juveniles con fines productivos. El tráfico de huevos o alevines sin atender al origen geográfico de la muestra puede alterar los patrones de estructuración genética, principalmente por los escapes en jaulas. Esta causa se ha citado como la más probable para explicar algunas discrepancias observadas entre poblaciones de lubinas y doradas y su origen geográfico (BAHRI-SFAR *et al.* 2000; DE INNOCENTIIS *et al.* 2004).
  - Mortalidad, inducida por la pesca, por la contaminación, o por el cambio climático. Por ejemplo, en el besugo, al ser una especie hermafrodita protandria, los individuos de mayor tamaño, y por tanto sobre los que se ha producido el mayor impacto de la sobrepesca, son hembras. Como consecuencia, la población ha respondido con una inversión sexual precoz, haciendo que los machos cambien de sexo a un tamaño menor que el esperado (KRUG 1998).

Respecto a los factores demográficos es muy importante diferenciar entre *tamaño censal* (N) y *tamaño efectivo poblacional* (Ne). El primero se refiere al número total de individuos dentro de una población, mientras que el segundo hace alusión al conjunto de animales que contribuyen con su descendencia a la siguiente generación. Aquellas poblaciones con valores reducidos de Ne sufren una disminución



importante de la diversidad debido a la deriva genética, con pérdida y fijación de alelos (revisado en HARTL y CLARK 1997). De forma genérica, dada la alta fecundidad y la gran varianza existente en el éxito reproductivo entre individuos dentro de una misma especie marina, Ne puede llegar a ser entre 3-5 órdenes de magnitud menor que N (HAUSER *et al.* 2002; HEDGECOCK 1994; TURNER *et al.* 2002).

c) Aislamiento geográfico por barreras físicas:

- Cambios bruscos en los gradientes de temperatura y salinidad. Por ejemplo, se ha sugerido que la temperatura es un factor condicionante del desarrollo y diferenciación genética en el lenguado común (KOTOULAS *et al.* 1995). Por otro lado, el desarrollo de la lubina en ambientes con distinta salinidad provoca alteraciones en las frecuencias de algunos marcadores aloenzimáticos como adaptación al medio (ALLEGRUCCI *et al.* 1997; LEMAIRE *et al.* 2000).
- Corrientes hidrodinámicas que favorezcan la retención larvaria. Como ejemplo típico tenemos el frente oceanográfico Almería-Orán (TINTORE *et al.* 1988). El Mar de Alborán es una zona de transición entre el Océano Atlántico y el Mar Mediterráneo, en el que tiene lugar la entrada de una corriente atlántica de agua en superficie que cambia de salinidad al mezclarse con agua de origen mediterráneo. Esta corriente atlántica forma dos giros anticiclónicos que determinarían una barrera a la dispersión de larvas entre ambas cuencas, como se ha propuesto en el caso de la lubina (NACIRI *et al.* 1999) o el dentón (BARGELLONI *et al.* 2003).
- Historia geológica. La existencia de dos haplotipos mitocondriales filogenéticamente divergentes de origen atlántico y mediterráneo, en especies tales como la lubina (ALLEGRUCCI *et al.* 1999; LEMAIRE *et al.* 2005) o el dentón (BARGELLONI *et al.* 2003) se ha asociado a los cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno. Como consecuencia de las glaciaciones ocurridas durante este período el nivel del mar disminuyó más de 100 m con respecto al nivel actual, lo que redujo el flujo génico entre las cuencas atlántica y mediterránea.

d) Causas genéticas tales como selección, mutación, flujo génico y deriva genética (revisado en HARTL y CLARK 1997).





**TABLA 1.**  
Fuentes de diferenciación genética entre poblaciones

Características biológicas de la especie
Fecundidad
Edad y tamaño de madurez
Duración de la larva planctónica
Homing en reproductores
Cortejo
Factores demográficos
Reclutamiento
Crecimiento
Reproducción
Movimientos de gametos, larvas o juveniles
Mortalidad
Aislamiento geográfico por barreras físicas
Gradientes de temperatura y salinidad
Corrientes hidrodinámicas
Historia geológica
Causas genéticas
Selección
Mutación
Flujo génico
Deriva genética

Cada especie marina se ha visto afectada diferencialmente por los factores anteriormente mencionados. Por ello, a continuación se hará una síntesis de los principales estudios genéticos sobre poblaciones salvajes y criadas en cautividad de especies de peces marinos, así como de los principales factores que explicarían su estructuración y diferenciación genética.

#### 4. DORADA: *Sparus aurata* (LINNAEUS, 1758)

La dorada es actualmente la especie marina cuya cría en cautividad está más extendida en los países mediterráneos, tanto en sistemas extensivos como en intensivos. Su distribución abarca todo el Mar Mediterráneo, aunque escasamente presente en el Mar Negro, y el Océano Atlántico, desde las Islas Británicas hasta Cabo Verde y alre-



dedor de las Islas Canarias (BAUCHOT y HUREAU 1986). La producción de dorada en acuicultura comenzó a ser importante ya en 1992, cuando por primera vez superó a las capturas totales de la pesca extractiva, con más de 10.000 Tm. En el año 2004, la producción total en acuicultura alcanzó las 90.000 Tm. En el Mediterráneo, los mayores productores de dorada son Grecia, Turquía y España, con unas producciones totales en el año 2004 de 36.000, 20.000 y 14.000 Tm, respectivamente (FAO, 2006).

### 4.1. Diferenciación poblacional según su origen geográfico (Tabla 2)

En el **área mediterránea**, se ha observado un grado moderado de estructuración genética. Dentro de un ámbito local, se diferenciaron dos grupos genéticamente divergentes a lo largo de las costas de Túnez ( $F_{ST} = 0,093$ ) mediante el análisis de 21 *loci* aloenzimáticos. Las poblaciones del norte, con un mayor grado de diversidad genética, se podían diferenciar de las del sur del país (BEN SLIMEN *et al.* 2004). De igual forma, el análisis de 6 poblaciones del Mar de Cerdeña, Mar Tirreno y Mar Adriático en base a 4 *loci* microsatélites mostró que estas poblaciones formaban un grupo genéticamente heterogéneo ( $F_{ST}$  máximo de 0,028), siendo la población del Mar Adriático la más diferenciada, con valores de  $F_{ST}$  entre 0,011 y 0,025 (DE INNOCENTIIS *et al.* 2004). Los resultados de estos estudios se podrían extender a toda la cuenca mediterránea, ya que el análisis de 23 *loci* aloenzimáticos y 3 microsatélites en poblaciones naturales tan alejadas como Murcia, Trieste (Mar Adriático) y Mesoluggi (Mar Jónico) confirmaron una diferenciación genética moderada en el Mediterráneo ( $F_{ST} = 0,005-0,024$  y  $0,013-0,025$  con aloenzimas y microsatélites, respectivamente) (ALARCÓN *et al.* 2004).

Respecto a la diferenciación entre **poblaciones atlánticas y mediterráneas** de dorada se ha observado, igualmente, un nivel moderado de estructuración genética. El análisis conjunto de una población atlántica (Golfo de Cádiz) y 6 mediterráneas con 4 *loci* aloenzimáticos resultó en un valor bajo, aunque significativo, de  $F_{ST}$  (0,010) (DE INNOCENTIIS *et al.* 2004). Mayor diferenciación se encontró entre 3 poblaciones atlánticas (costa suroeste francesa, norte de Portugal y Golfo de Cádiz)



**TABLA 2.**  
Diferenciación genética de poblaciones de dorada.

Área geográfica	Marcador	Diferenciación	Autor
Mediterráneo	Aloenzimas 21 loci	$F_{ST} = 0,093^*$	Ben Slimen <i>et al.</i> , 2004
	Microsatélites 4 loci	$F_{ST} = 0,028^*$	De Innocentiis <i>et al.</i> , 2004
	Aloenzimas 23 loci	$F_{ST} = 0,005-0,024^*$	
	Microsatélites 3 loci	$F_{ST} = 0,013^*-0,025^{**}$	Alarcón <i>et al.</i> , 2004
Atlántico vs Mediterráneo	Microsatélites 4 loci	$F_{ST} = 0,010^{***}$	De Innocentiis <i>et al.</i> , 2004
	Aloenzimas 23 loci	$F_{ST} = 0,031$	Alarcón <i>et al.</i> , 2004
	Microsatélites 3 loci	$F_{ST} = 0,036$	
Atlántico	Aloenzimas 23 loci	$F_{ST} = 0,010-0,023^*$	Alarcón <i>et al.</i> , 2004
	Microsatélites 3 loci	$F_{ST} = 0,011-0,047^{**}$	
Cautividad vs salvajes	Aloenzimas 23 loci	$F_{ST} = 0,021^*-0,065^{**}$	Alarcón <i>et al.</i> , 2004
	Microsatélites 3 loci	$F_{ST} = 0,018^{**}-0,069^{**}$	

y 2 mediterráneas (Murcia y Mesologgi) ( $F_{ST}$  global de 0,031 y 0,036 en base a aloenzimas y microsatélites, respectivamente) (ALARCÓN *et al.* 2004). Habría que destacar la ausencia de diferenciación entre poblaciones del Atlántico y Mar Adriático (ALARCÓN *et al.* 2004; DE INNOCENTIS *et al.* 2004) y que se discutirá posteriormente.

En relación a las **poblaciones atlánticas**, también se ha detectado un grado de estructuración genética moderado. Alarcón y colaboradores (2004) observaron diferencias significativas entre una población de Portugal y otra del Golfo de Cádiz en base a aloenzimas y microsatélites ( $F_{ST} = 0,023$  y  $0,041$ , respectivamente), así como entre el Golfo de Cádiz y Francia ( $F_{ST} = 0,047$ ), sólo con microsatélites.

El patrón de estructuración detectado en las poblaciones mediterráneas y atlánticas de dorada resulta difícil de explicar en base a factores geográficos u oceanográficos. Por ello, se ha propuesto que dicha estructuración podría deberse a un efecto combinado de otros factores tales como fluctuaciones en  $N_e$  con efectos de cuello de botella y expansiones posteriores, o bien tasas de flujo génico variables entre poblaciones, ligadas a la actividad acuícola llevada a cabo por el hombre (ALARCÓN *et al.* 2004; DE INNOCENTIS *et al.* 2004).



## 4.2. Diferenciación entre doradas salvajes y en cautividad

De forma genérica, la comparación de doradas criadas en cautividad con aquellas procedentes del medio natural más próximo (Portugal, Golfo de Cádiz, Alicante, Mar Adriático y Mar Egeo/Jónico) ha puesto de manifiesto una pérdida de variabilidad genética tanto en el número de alelos por *locus* como en los valores de heterocigosidad (ALARCÓN *et al.* 2004). Estas diferencias en las frecuencias alélicas para los distintos *loci* han favorecido la diferenciación entre poblaciones criadas en cautividad con respecto a las poblaciones naturales ( $F_{ST}$  entre 0,021 y 0,065 para aloenzimas; entre 0,018 y 0,069 con microsatélites). Tales niveles de diferenciación se explicarían por múltiples factores: un efecto fundador en la creación de los lotes de reproductores originales, existencia de un  $N_e$  pequeño dentro de los lotes en cautividad, o la incorporación de animales procedentes de generaciones F1 o incluso F2. A este respecto hay que destacar que al determinar el origen geográfico de los reproductores de 2 instalaciones acuícolas mediterráneas, en un alto porcentaje se identificaron como de origen atlántico (DE INNOCENTIIS *et al.* 2005). Esto explicaría la homogeneidad genética existente entre las poblaciones naturales del Atlántico y las del Adriático, al haber dado lugar a la introgresión de genes atlánticos en las poblaciones mediterráneas, por ejemplo, como consecuencia de escapes accidentales en jaulas (DE INNOCENTIIS *et al.* 2004).

## 5. LUBINA: *Dicentrarchus labrax* (LINNAEUS, 1758)

La lubina es una especie eurihalina y euritérmica que habita tanto en lagunas como en estuarios y medios marinos. El área geográfica de distribución es muy amplia, abarcando desde Noruega a Marruecos en el Atlántico nororiental, y desde el Mediterráneo occidental hasta el Mar Negro (TORTONESE 1986a). Dada su importancia comercial, se han llevado a cabo numerosos estudios encaminados a determinar la estructuración y diferenciación genética de poblaciones naturales según su origen geográfico o hábitat, así como con respecto a poblaciones cultivadas.



### 5.1. Diferenciación poblacional según su origen geográfico (Tabla 3)

En el **área mediterránea** se han identificado dos unidades genéticas bien diferenciadas: *Mediterráneo oriental* y *occidental*. Esta estructuración ha sido confirmada con todos los marcadores moleculares analizados. En base a aloenzimas (28 *loci*) Allegrucci y colaboradores (1997) diferenciaron las poblaciones del Golfo de León y de las procedentes del Mar Tirreno y Jónico. Los mayores niveles de diferenciación se observaron entre el Golfo de León y una población ubicada en Grecia ( $F_{ST} = 0,565$ ). Estos valores tan altos de  $F_{ST}$  se debieron a que esta última población correspondía a una F1 en la que solaparían efectos de erosión genética a causa de la cría en cautividad. Estos datos fueron confirmados mediante el análisis de *RAPDs* (CACCONE *et al.* 1997), secuenciación del gen mitocondrial citocromo *b* (1140 pb) (ALLEGRUCCI *et al.* 1999), la caracterización de repeticiones en tándem de la región de control mitocondrial (CESARONI *et al.* 1997), así como con marcadores microsatélites (BAHRI-SFAR *et al.* 2000). Hay que destacar la mayor heterogeneidad genética de las poblaciones del Mediterráneo oriental, que se explicaría por factores hidrodinámicos de las distintas cuencas (Mar Tirreno, Adriático, Jónico, Egeo) así como por la posible influencia de la acuicultura, tal como se verá más adelante.

A escala más local, el grado de estructuración en el Mediterráneo es pequeño. Por ejemplo, se han conseguido diferenciar, en base a 6 *loci* microsatélites, poblaciones del Golfo de León y de Valencia, aunque con valores muy moderados de  $F_{ST}$  (0,004-0,007) (GARCÍA DE LEÓN *et al.* 1997). De hecho, esta estructuración no fue confirmada por Naciri y colaboradores (1999), al ampliar el estudio a otras 5 poblaciones del Mediterráneo occidental ( $F_{ST} = 0,002$ , no significativa).

Todos los marcadores moleculares utilizados para el estudio de **poblaciones atlánticas y mediterráneas** de lubina también han mostrado la existencia de una clara diferenciación genética entre ambas cuencas. A nivel mitocondrial se han identificado 2 linajes (mitotipos) según su origen atlántico o mediterráneo (ALLEGRUCCI *et al.* 1999). Al estudiar su distribución en 10 poblaciones atlánticas (incluyendo Mar de Alborán) y 8 mediterráneas se comprobó como ambos mitotipos se distribuían claramente según el origen geográfico, dando



**TABLA 3.**  
Diferenciación genética de poblaciones de lubina.

Área geográfica	Marcador		Diferenciación	Autor
Mediterráneo	Aloenzimas	28 loci	$F_{ST} = 0,339^{**}$	Allegrucci <i>et al.</i> , 1997
	RAPDs	107 bandas	Distancia Nei 0,212-0,240	Caccone <i>et al.</i> , 1997
	Mitocondrial	citocromo <i>b</i>	Bootstrap 75-88	Allegrucci <i>et al.</i> , 1999
	Mitocondrial	D-loop (VNTRs)	4.3% entre poblaciones	Cesaroni <i>et al.</i> , 1997
	Microsatélites	6 loci	$F_{ST} = 0,0136^{***}$	Bahri-Sfar <i>et al.</i> , 2000
Mediterráneo Occidental	Microsatélites	6 loci	$F_{ST} = 0,004-0,007^{*}$	García de León <i>et al.</i> , 1997
	Microsatélites	6 loci	$F_{ST} = 0,0014$ ns	Bahri-Sfar <i>et al.</i> , 2000
	Microsatélites	6 loci	$F_{ST} = 0,002$ ns	Naciri <i>et al.</i> , 1999
Atlántico vs Mediterráneo	Aloenzimas	28 loci	Bootstrap 83	Allegrucci <i>et al.</i> , 1997
	Mitocondrial	citocromo <i>b</i>	Bootstrap 77-88	Allegrucci <i>et al.</i> , 1999
	Microsatélites	6 loci	$F_{ST} = 0,023^{***}$	Naciri <i>et al.</i> , 1999
	Mitocondrial	citocromo <i>b</i>	$F_{ST} = 0,676^{***}$	Lemaire <i>et al.</i> , 2005
	Microsatélites	6 loci	$F_{ST} = 0,023^{***}$	
Atlántico	Aloenzimas	38 loci	$F_{ST} = 0,0108^{**}$	Castilho & McAndrew, 1998
	Microsatélites	6 loci	$F_{ST} = 0,010^{***}$ Efecto temporal	Naciri <i>et al.</i> , 1999
	Microsatélites	8 loci	$F_{ST} = 0,001$ ns	Fritsch <i>et al.</i> , 2006
Laguna vs Mar	Aloenzimas	28 loci	$F_{ST} = 0,112^{**}$	Allegrucci <i>et al.</i> , 1997
	RAPDs	107 bandas	11 de 107	Caccone <i>et al.</i> , 1997
	Aloenzimas	13 loci	$F_{ST} = 0,114^{***}$	Lemaire <i>et al.</i> , 2000
	Microsatélites	6 loci	$F_{ST} = 0,0169^{***}$	
Cautividad vs salvajes	Aloenzimas	34 loci	Déficit heterocigotos	Martínez-Rodríguez <i>et al.</i> , 1998
	Aloenzimas	35 loci	Déficit heterocigotos	Sola <i>et al.</i> , 1998
	Mitocondrial	citocromo <i>b</i>	Haplotipos diferentes	Patarnello <i>et al.</i> , 1993
	Microsatélites	6 loci	No correspondencia con origen geográfico	Bahri-Sfar <i>et al.</i> , 2000
	Microsatélites	6 loci	Menor diversidad alélica	Bahri-Sfar <i>et al.</i> , 2005
	Mitocondrial	citocromo <i>b</i>	No correspondencia con origen geográfico	Abdel <i>et al.</i> , 2004
	Microsatélites	4 loci	Déficit heterocigotos	



lugar a valores muy altos de  $F_{ST}$  (0,67) (LEMAIRE *et al.* 2005). Sólo en 2 poblaciones del Mar de Alborán se encontraron proporciones similares de ambos mitotipos, sugiriendo un papel como zona de transición (LEMAIRE *et al.* 2005). Las distancias medias estimadas para los mitotipos atlántico y mediterráneo (0,09), también confirmadas con aloenzimas (0,236), están próximas a los valores de diferenciación entre especies tales como *D. labrax* y *Dicentrarchus punctatus* (ALLEGRUCCI *et al.*, 1997; ALLEGRUCCI *et al.*, 1999). Los mayores valores de diversidad haplotípica y nucleotídica en las poblaciones atlánticas apoyarían la idea de que el mitotipo mediterráneo se podría haber originado a partir del primero tras un período de aislamiento geográfico durante las glaciaciones ocurridas en el Pleistoceno.

Esta diferenciación entre Océano Atlántico y Mar Mediterráneo también se ha observado con microsatélites. Datos obtenidos a partir de 6 *loci* en 12 poblaciones del Atlántico y 5 del Mediterráneo occidental así lo confirman, con un valor de  $F_{ST}$  de 0,023 muy significativo. La inclusión de 6 poblaciones del Norte de Marruecos permitió establecer la zona de discontinuidad genética en el frente oceanográfico Almería-Orán (NACIRI *et al.* 1999). Sin embargo, esta barrera hidrogeográfica explicaría sólo parte de la diferenciación, aquella relativa a la dispersión de larvas. Por ello, algunos autores sugieren además la existencia de una barrera genética para explicar las discrepancias en los niveles de diferenciación entre marcadores mitocondriales y nucleares ( $F_{ST}$  ~30 veces superior en base a marcadores mitocondriales que microsatélites) (LEMAIRE *et al.* 2005). Estos autores proponen que los híbridos de lubina (según mitotipo) se diferenciarían preferentemente hacia macho, sesgando la transmisión de carácter materno, y favoreciendo un alto grado de estructuración a nivel mitocondrial.

Respecto a las **poblaciones atlánticas**, los diferentes estudios llevados a cabo muestran resultados contradictorios. Castilho y McAndrew, en base a aloenzimas y microsatélites, encontraron un grado de diferenciación moderado entre las poblaciones del Algarve y las del Norte de Portugal (CASTILHO y McANDREW, 1998b). En un estudio poblacional más amplio que incluía localizaciones desde Amberes (Mar del Norte, Bélgica) hasta Nador (Mar de Alborán) también se encontraron diferencias poblacionales moderadas ( $F_{ST}$  global = 0,01),



mostrándose Amberes como la más distante. No obstante, parte de esta diferenciación se debía a diferencias de carácter temporal e inter-cohortes, ya que las muestras recogidas en un mismo área geográfica pero en fechas diferentes no se agrupaban filogenéticamente (NACIRI *et al.* 1999). Un estudio más reciente (FRITSCH *et al.* 2006) basado en 8 *loci* microsatélites tampoco detectó estructuración poblacional ( $F_{ST} = 0,001$ ) entre el Golfo de Vizcaya y el Canal de la Mancha, a pesar de que sólo un pequeño porcentaje de lubinas (4% de recapturados) era capaz de cambiar de cuenca en un período de tiempo corto tras la liberación.

### 5.2. Diferenciación en base a su ecología

Si bien los estudios de diferenciación genética según el origen geográfico han demostrado una fuerte estructuración de las poblaciones de lubina en el Mar Mediterráneo, así como entre el Mediterráneo y el Atlántico, la diversidad de hábitats en los que esta especie vive ha propiciado el desarrollo de estudios encaminados a determinar la diferenciación genética según el hábitat (marino o lagunas interiores).

Tanto las aloenzimas como los RAPDs han puesto de manifiesto diferenciación según el hábitat sea laguna o marino (ALLEGROCCI *et al.* 1997; CACCONE *et al.* 1997; LEMAIRE *et al.* 2000). Por el contrario, no se ha observado diferenciación con microsatélites (LEMAIRE *et al.* 2000). Tal discrepancia entre marcadores se debería a que las aloenzimas y bandas de RAPDs no seguirían un modelo de evolución neutral, estando ligados bien directa o indirectamente a procesos metabólicos implicados en la capacidad de adaptación y supervivencia a condiciones fluctuantes de salinidad. Esta hipótesis de selección adaptativa (LEMAIRE *et al.* 2000) vendría avalada por los cambios en frecuencias alélicas para algunas aloenzimas (ALLEGROCCI *et al.* 1994) o en los patrones de RAPDs (ALLEGROCCI *et al.* 1995) tras exponer lubinas a distintas condiciones de salinidad.

### 5.3. Diferenciación entre lubinas salvajes y en cautividad

Es práctica habitual en los centros de producción de especies marinas la creación de lotes de reproductores a partir de animales del medio natural y de descendientes (bien F1 o F2) de aquellos lotes que históricamente tuvieron un comportamiento productivo óptimo.