

Diversidad genética del sargo en las Islas Canarias

Ana Isabel Fazerer Malheiro

José Juan Castro Hernández (director del trabajo)

El sargo, *Diplodus sargus cadenati*, es una de las especies demersales de mayor importancia económica en las Islas Canarias. Se utiliza la técnica de la electroforesis molecular para estudiar la diversidad genética de la población de sargo capturada en cuatro islas: Gran Canaria, La Palma, Tenerife y Lanzarote. El análisis de los parámetros indica que la variabilidad genética es similar entre islas, y se concluye que no existe diferenciación a nivel geográfico, por lo que el sargo está formado por una única población en el todo el Archipiélago.

The white seabream, Diplodus sargus cadenati, is one of the most important economical demersal species in the Canary Islands. Molecular electrophoresis was used to research the genetic structure of white seabream population captured in four islands: Gran Canaria, La Palma, Tenerife and Lanzarote. The results revealed a similar level of genetic variability among islands. No differences were found among islands, and it is concluded that the white seabream belongs to a single population in the Archipelago.

Introducción

La pesca constituye una de las actividades con mayor tradición cultural e importancia económica en el Archipiélago Canario. En las franjas costeras de las islas se practican distintos tipos de pesquerías, destacando la de los recursos demersales. Esta se trata de una pesquería de fondo que proporciona una gran variedad de especies, que son explotadas por embarcaciones de pequeñas dimensiones y a la cual se dedica buena parte de la flota insular. Más de 80 especies de peces son capturadas con esta explotación multiespecífica, pero algunas de ellas son consideradas especies objetivo debido a la abundancia de sus capturas y a su interés económico. En general, los espáridos son

el grupo de mayor importancia, donde se incluye el sargo o sargo blanco (*Diplodus sargus cadenati* de La Paz, Bauchot & Daget, 1974).

El sargo es una especie bentodemersal de hábitos costeros, que vive en zonas de fondo rocoso o rocoso-arenoso de todo el Archipiélago Canario. Es frecuente en la zona litoral de rompientes, viviendo hasta los 150 m de profundidad, aunque generalmente no sobrepasa los 50m (Bas *et al.*, 1995). Durante la primavera los juveniles habitan aguas someras, relacionadas con las praderas de algas *Cymodocea nodosa*, y se desplazan hacia zonas más profundas a finales del otoño (Bauchot *et al.*, 1981). Es una especie gregaria que forma agrupaciones numerosas, aunque los individuos jóvenes suelen formar

grupos más reducidos con estructuración jerárquica lineal.

Es una especie abundante y de apreciable importancia económica en Canarias, constituyendo entre el 1 y 7% de la captura total realizada por la flota artesanal. Sus capturas se realizan mediante artes de enmalle (trasmallos), trampas (nasas), aparejos (palangres, cordeles o líneas, cañas), arrastres desde playa (chinchorros) y cercos (redes salameras). Es una especie explotada prácticamente durante todo el año, con máximos de captura generalmente a finales de la primavera. Desgraciadamente, en la última década, las capturas de sargo han experimentado un fuerte descenso.

Por otro lado, en Canarias, la ordenación de los recursos pesqueros está basada en los Decretos



154 y 155 de 9 de octubre de 1986, que regulan las artes y modalidades de pesca, y también las tallas mínimas de captura, que en el caso del sargo se fija en 22 cm. La normativa vigente es de carácter generalista, ya que asume que el sargo constituye una única población en el Archipiélago. Sin embargo, es probable que existan diferentes stocks insulares, en particular de las especies bento-demersales, debido a las grandes profundidades que separan a las islas y las diferencias climáticas entre las mismas. Las características geomorfológicas y oceanográficas que se verifican a lo largo del Archipiélago son suficientes como para provocar una distribución íctica diferenciada en cada isla (Brito *et al.*, 1996).

En este sentido, hay diversas técnicas para verificar la existencia de stocks circunscritos a determinadas áreas geográficas, y entre ellos, el análisis genético constituye un criterio importante. La aplicación de las técnicas moleculares, como la electroforesis isoenzimá-

tica, en los estudios de las pesquerías ha supuesto un gran avance en el conocimiento de la estructura genética de los peces y, por lo tanto, constituye una herramienta imprescindible en la gestión de los recursos marinos.

Metodología

Muestreo y electroforesis

Para el estudio se analizaron un total de 165 ejemplares y se consideraron cuatro localidades: Gran Canaria, La Palma, Tenerife y Lanzarote (Fig. 2). El tamaño de la muestra obtenida para cada isla fue de 50 individuos, excepto para la de Tenerife, de la que sólo se dispuso de 15 individuos. Todas las muestras fueron capturadas por pequeñas embarcaciones dedicadas a la pesquería artesanal. Una vez capturados, los peces eran congelados a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta la remoción de los órganos.

Los tejidos analizados fueron hígado, músculo y ojo. Los procedi-

mientos utilizados en la extracción de tejidos, la electroforesis y la visualización de las bandas siguieron el método propuesto por Aebersold *et al.* (1987). La electroforesis se realizó en geles horizontales de almidón al 12%. La interpretación genética de los patrones de bandas obtenidos se ha realizado según d'Utter *et al.* (1987). La nomenclatura utilizada para la designación de los loci y alelos ha sido la propuesta por Shaklee *et al.* (1990). Los loci utilizados para el análisis fueron obtenidos a partir de los siguientes sistemas enzimáticos: Enzima Máfica (*MEP**), Esterasa (*EST**), Fosfoglucomutasa (*PGM**), Fosfogluconato deshidrogenasa (*PGDH**), Fumarato hidratada (*FH**), Glucosa-fosfato isomerasa (*GPI**), L-iditol deshidrogenasa (*IDDH**), Isocitrato deshidrogenasa (*IDHP**), L-lactato deshidrogenasa (*LDH**), Malato deshidrogenasa (*MDH**), Superóxido dismutasa (*SOD**). La designación de los alelos ha sido realizada en función de la distancia relativa respecto al alelo más común, al cual se asignó el valor 100.

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados con el programa BYOSIS (Swofford & Selander, 1981). Se estimaron las frecuencias alélicas y genotípicas. La variabilidad genética se estudió para determinar los niveles de polimorfismo y heterocigocidad. Un locus se consideró polimórfico cuando la frecuencia del alelo más común fue ≤ 0.95 (criterio del 95%).



Islas Canarias

Se verificó si cada una de las muestras se encontraba en el equilibrio de Hardy-Weinberg (Hardy, 1908; Weinberg, 1908) a través del índice de fijación F (Wright, 1969). La comparación de las frecuencias alélicas de la totalidad de las muestras se realizó con un análisis de contingencia χ^2 (Sokal & Rolf, 1981). Para evaluar la diversidad genética se utilizó el estadístico F de Wright (1951): F_{IT} (desviación con respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg en el total de la población), F_{IS} (desviación a cada subpoblación) y F_{ST} (grado de divergencia entre subpoblaciones). La diferenciación genética se estimó mediante la aplicación del índice de Nei (1972) y de la distancia de cuerda de Cavalli-Sforza & Edwards (1967). Los respectivos árboles filogenéticos se construyeron a partir del algoritmo UPGMA (Sneath & Sokal, 1973) y del algoritmo Neighbor-Joining (Satitou & Nei, 1987). El método de bootstrap (Felsenstein, 1985) se utilizó para testar la robustez de las distancias obtenidas en los árboles.

Resultados

Para el análisis genético de las poblaciones de *Diplodus sargus cadenatis* se han considerado 11 enzimas, que han codificado un total de 16 loci. De estos, 9 han resultado ser monomórficos para todas las muestras: *MEP-1**, *MEP-2**, *IDDH**, *LDH-1**, *LDH-2**, *SOD-1**, y *SOD-2**. Los demás loci han presentado variación en al menos una de las muestras, siendo altamente poli-

mórficos los loci *FH**, *MDH**, *PGM**, *IDHP**, y *PGDH**. En la Tabla 1 se resumen las frecuencias alélicas observadas para todos los loci polimórficos en la totalidad de muestras.

El nivel de variabilidad genética de esta especie se ha estimado a partir del porcentaje de loci polimórficos y del valor heterocigocidad calculados para el total de las muestras (Tabla 2). Sin utilizar nin-

Locus	Alelo	Gran Canaria (48)	La Palma (46)	Lanzarote (44)	Tenerife (10)
FH*	*100	0.583	0.533	0.557	0.700
	*200	0.417	0.467	0.443	0.300
PGM*	*100	0.730	0.700	0.710	0.833
	*70	0.250	0.250	0.290	0.167
	*30		0.020		
	*115	0.020	0.020		
MDH*	*100	0.670	0.745	0.690	0.667
	*50	0.330	0.255	0.310	0.333
PGDH*	*100	0.840	0.906	0.894	0.900
	*75	0.160	0.094	0.106	0.100
IDHP*	*100	0.830	0.855	0.890	0.767
	*160	0.170	0.115	0.110	0.233
EST-1*	*100	1.000	0.990	1.000	1.000
	*105		0.010		
EST-2*	*100	0.990	0.990	0.990	1.000
	*105	0.010	0.010	0.010	
GPI-1*	*100	0.990	0.980	0.980	0.967
	*70		0.010		0.033
	*160	0.010	0.010	0.020	
GPI-2*	*100	0.930	0.980	0.940	1.000
	*70	0.070	0.020	0.060	

Tabla 1. Frecuencias alélicas observadas para todos los loci polimórficos en las muestras analizadas (n° individuos analizados entre paréntesis).

Muestra	N	N° medio de alelos	P (%)	P 0.05(%)	Ho±s.e	He±s.e
Gran Canaria	48	1.56	50	37.50	0.127±0.047	0.130±0.046
La Palma	46	1.81	56.25	31.25	0.114±0.045	0.115±0.044
Lanzarote	44	1.50	50	37.50	0.110±0.041	0.119±0.044
Tenerife	10	1.38	37.50	31.25	0.085±0.033	0.113±0.044

Tabla 2. Porcentaje de loci polimórficos (P, $P_{0.05}$) y valor de Heterocigocidad observada (H_o) y esperada (H_e) para cada una de las muestras analizadas (s.e., error estándar).

gún criterio, se ha verificado que el porcentaje de loci polimórfico se sitúa en el intervalo 37.50 – 56.25%. Al utilizar el criterio del 95% se ha verificado una disminución del porcentaje de loci polimórficos, obteniéndose valores del 31.25% para La Palma y Tenerife, y del 37.50% para Gran Canaria y Lanzarote. El valor de heterocigocidad media esperada para todas las muestras ha estado en 0.119 ± 0.044 , situándose entre 0.113 (Tenerife) y 0.130 (Gran Canaria).

Para verificar la homogeneidad de cada una de las muestras estudiadas se han comparado las frecuencias genotípicas observadas con las esperadas en el Equilibrio de Hardy-Weinberg. Los resultados obtenidos no han indicado diferencias significativas (Tabla 3), lo que significa que las muestras son homogéneas. Al comparar las frecuencias alélicas de todas las muestras con un análisis de contingencia χ^2 , no se han encontrado diferencias significativas para ningún de los loci considerados (Tabla 4).

Se ha calculado la distancia genética entre las muestras, utilizando diferentes índices. Para el índice de Nei (1972), los valores obtenidos entre los pares de muestras analizadas han sido bajos, oscilando entre 0.0004 y 0.0047 (Tabla 5). La representación gráfica de las distancias, utilizando el algoritmo UPGMA (Fig. 1), ha demostrado una clara separación geográfica de la muestra de Tenerife, con respecto a las demás. Las restantes muestras no han presentado

un patrón geográfico muy demarcado, confirmado por el bajo valor de bootstrap obtenido ($n= 675$). Para el índice de distancia de cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards (1967), los

valores obtenidos entre los pares de muestras han oscilado entre 0.0060 y 0.0401 (Tabla 5). El algoritmo Neighbor-Joining (Fig. 2), indica que las muestras se han agrupado si-

Locus	Gran Canaria	La Palma	Lanzarote	Tenerife
FH*	0.557	1.000	0.219	0.130
PGM*	0.731	1.000	0.512	0.248
MDH*	0.752	1.000	0.507	1.000
PGDH*	0.313	0.338	0.066	1.000
IDHP*	1.000	0.475	1.000	1.000
EST-1*	-	1.000	-	-
EST-2*	1.000	1.000	1.000	-
GPI-1*	1.000	1.000	1.000	1.000
GPI-2*	0.201	1.000	1.000	-

Tabla 3. Teste de probabilidades exactas para el ajuste al Equilibrio de Hardy-Weinberg de cada una de las muestras.

Locus	Nº Alelos	χ^2	g.l.	P
FH*	2	2.026	3	0.56705
PGM*	5	10.935	12	0.53452
MDH*	2	1.565	3	0.66736
PGDH*	2	2.322	3	0.50840
IDHP*	2	4.150	3	0.24572
EST-1*	2	2.307	3	0.5118
EST-2*	2	0.303	3	0.95951
GPI-1*	3	6.114	6	0.41049
GPI-2*	2	4.798	3	0.18719
Totales	-	34.519	39	0.67431

Tabla 4. Análisis de Contingencia de Chi-Cuadrado para todos los loci aplicado al total de muestras.

Muestra	1	2	3	4
1 Gran Canaria	*****	0.0101	0.0060	0.0285
2 La Palma	0.0011	*****	0.0105	0.0401
3 Lanzarote	0.0006	0.0004	*****	0.0301
4 Tenerife	0.0025	0.0047	0.0039	*****

Tabla 5. Matriz de distancias genéticas entre todas las muestras, utilizando como Índice la distancia de Nei (1972) (debajo de la diagonal) y la distancia de cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards (1967) (sobre la diagonal).

guiendo un patrón geográfico claro, de tal manera que la muestra de Tenerife ha aparecido separada de las restantes. Para las demás muestras, se ha verificado una ligera proximidad geográfica entre Lanzarote y Gran Canaria, con respecto a La Palma, aunque el valor de bootstrap obtenido haya sido bajo ($n = 584$). Además, el análisis de la diversidad genética entre todas las muestras ha indicado valores bajos para F_{ST} , incluyendo el valor medio muestras (0.012) (Tabla 6).

Conclusiones

El nivel de variabilidad genética encontrada para *Diplodus sargus cadenati* es similar a otros resultados descritos para especies de la misma familia. Esta variabilidad es explicada por el número de loci polimórficos encontrados, un total de 9 sobre 16 loci detectados. Además, la mayoría de estos se han considerado loci altamente polimórficos (FH^* , PGM^* , $IDHP^*$, MDH^* , $PGDH^*$).

Por otro lado, la diversidad genética también se refleja en los valores de porcentaje de loci polimórficos. Al comparar las diferentes muestras, se ha verificado que estos son elevados ($P = 37.50-56.25\%$). El valor más bajo se ha observado para Tenerife, aunque es atribuible al reducido tamaño de la muestra ($n = 10$). Sin embargo, al utilizar el criterio del 95% los valores disminuyeron, oscilando entre 31.25 y 37.50%. Estos resultados fueron muy similares para todas las muestras,

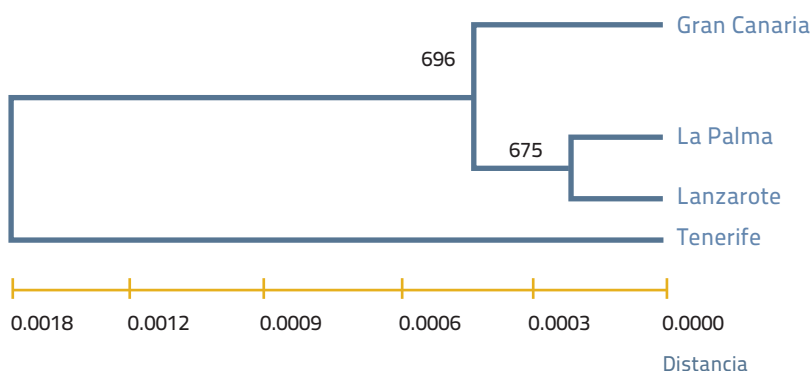


Figura 1. Representación gráfica de la distancia genética de Nei (1972) entre las áreas de *Diplodus sargus cadenati* utilizando el algoritmo UPGMA. Los valores de las bifurcaciones indican la frecuencia de asociación después de 1000 réplicas.

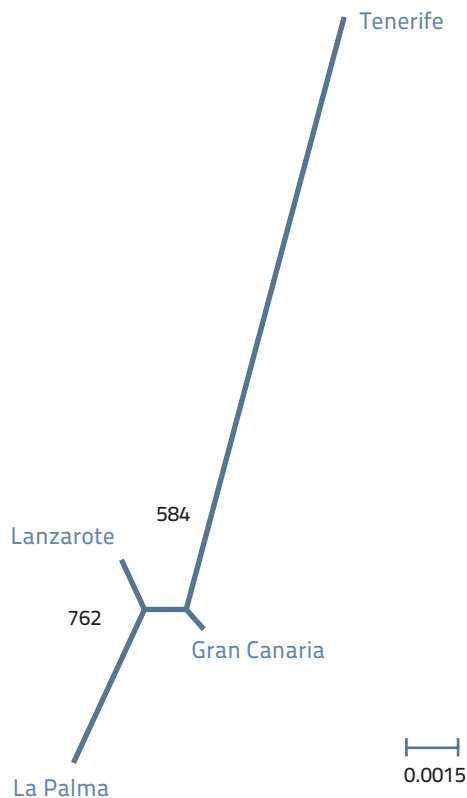


Figura 2. Representación gráfica de la distancia de cuerda de Cavalli-Sforza y Edwards (1967) entre las áreas de *Diplodus sargus cadenati* utilizando el algoritmo de Neighbor-Joining. Los valores de las bifurcaciones indican la frecuencia de asociación después de 1000 réplicas.

Locus	F _{IS}	F _{IT}	F _{ST}
FH*	0.142	0.157	0.017
PGM*	0.022	0.034	0.013
MDH*	0.063	0.067	0.005
PGDH*	0.125	0.131	0.007
IDHP*	- 0.002	0.017	0.019
EST-1*	- 0.010	- 0.003	0.008
EST-2*	- 0.010	- 0.008	0.003
GPI-1*	- 0.023	- 0.016	0.007
GPI-2*	0.079	0.100	0.023
Totales	0.070	0.082	0.012

Tabla 6. Análisis de diversidad genética en la totalidad e las muestras mediante un resumen del estadístico F para todos los loci.

ya que este criterio no considera los alelos raros. Asimismo, la heterocigocidad media esperada fue elevada (0.120). Estudios recientes han estimado valores de 0.144 y 0.093 para las especies *Diplodus sargus* L. y *Diplodus vulgaris*, respectivamente (Lenfant & Planes, 1996; Arcuelo *et al.*, 2003). Estos últimos bastante más próximos a los obtenidos en el presente estudio. Así, la variabilidad genética encontrada para el sargo es similar a otras especies de la misma familia.

En el estudio no se han observado desviaciones en el equilibrio de Hardy-Weinberg, lo que indica una homogeneidad genética de las muestras. Por otro lado, la comparación de las frecuencias alélicas fue no significativa, con lo cual se puede considerar la misma frecuencia alélica para todas las muestras. Además, la diversidad genética fue baja y no significativa, al igual que los valores obtenidos para las distancias genéticas de Nei (1972) y

Cavalli-Sforza & Edwards (1967). En ambos casos, la representación gráfica separa claramente la isla de Tenerife de las demás. Estos resultados deben ser analizados con precaución, ya que el tamaño de la muestra (n = 10) es reducido, y además, carecen de soporte estadístico. Es decir, en ningún momento se han observado diferencias significativas para el conjunto total de las muestras. Finalmente, los resultados indican que la población de *Diplodus sargus cadenati* no presenta una subestructuración espacial en islas, y que se trata de una única población panmíctica en el Archipiélago.

En general, los teleósteos marinos suelen exhibir homogeneidad aloenzimática entre poblaciones geográficamente separadas. La limitada subestructuración genética encontrada en muchas de las especies pelágicas está relacionada con el elevado flujo genético que existe entre las poblaciones marinas, ya que, en general, el ambiente

marino no suele suponer una barrera real para el desplazamiento de determinadas fases de desarrollo de los peces (Ward *et al.*, 1994). Sin embargo, existen determinadas características físicas que pueden condicionar el flujo genético entre poblaciones. Algunas pueden llegar a constituir barreras infranqueables que dan lugar al aislamiento genético entre poblaciones, permitiendo explicar incluso fenómenos de especiación (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). En el medio marino, la estructuración genética parece estar relacionada con limitaciones geográficas y ecológicas, tales como la capacidad de dispersión, la partición del nicho o la adaptación local (Palumbi, 1994).

Un factor responsable del flujo genético es la migración o desplazamientos de individuos entre poblaciones establecidas o del establecimiento de poblaciones enteras. Leary & Booke (1992) apuntan que una tasa de migración media de un solo individuo por generación entre dos poblaciones previene que ambas sean completamente divergentes para alelos selectivamente neutrales en cualquier loci. Este modelo indica que el flujo genético es un recurso poderoso en la homogeneización de subpoblaciones. Otro factor que contribuye a este efecto es el transporte activo o pasivo de huevos pelágicos y larvas. En la especie *Diplodus sargus sargus* se ha observado que los huevos están presentes en aguas superficiales, a profundidades del orden de los 5 m, y que las larvas pueden

permanecer en mar abierto entre 3 a 4 semanas hasta que encuentren sitios favorables para reclutarse a la fase bento-demersal (Lenfant & Planes, 1996).

Un comportamiento similar será de esperar también en la especie *Diplodus sargus cadenati*, dado que la homogeneidad genética observada parece estar relacionada con características oceanográficas inherentes al Archipiélago, que permiten el flujo genético entre las islas, y entre éstas y el continente Africano. Estas singularidades sólo facilitan la deriva de huevos y larvas, ya que el desplazamiento de ejemplares adultos es impedido por las grandes profundidades que se verifican entre islas, y entre estas y el continente próximo (entre los 2000 y 3000 m). Una de las características oceanográficas más conocidas es el efecto del afloramiento noroeste africano en las islas más occidentales (Bas *et al.*, 1995),

que da lugar a zonas de gran productividad biológica, y permite el intercambio esporádico de huevos, larvas y fases juveniles pelágicas entre el continente y las islas (Rodríguez *et al.*, 1999). Otro aspecto a considerar es la existencia de circunstancias ambientales determinadas, como son los desplazamientos de los frentes térmicos, los cambios de dirección de corrientes, etc., que pueden ocasionar intercambios de individuos adultos o juveniles entre diferentes áreas geográficas (Cuyás *et al.*, 2004).

Además, se ha observado que algunas especies de peces se asocian a estructuras flotantes, lo que hace suponer que éstas constituyen el medio de transporte idóneo para la dispersión de larvas y juveniles. Es posible que estos mecanismos, u otros similares, faciliten el intercambio de material genético entre las islas y el continente y que, a la vez, propicien el apareamiento

y la colonización de nuevas especies. Estudios recientes hacen referencia a la presencia de nuevas especies tropicales y ecuatoriales en las aguas de Canarias (e.g. Castro & Ramos, 2002). Sin embargo, el asentamiento de estas especies en las islas depende en gran medida de sus requerimientos ambientales, y de su capacidad de adaptación a nuevas condiciones bioecológicas.

Por otro lado, la homogeneidad genética del conjunto de la población no descarta la posibilidad de que existan diferencias genéticas entre islas, dado que las isoenzimas son marcadores genéticos estables que no cambian ante variaciones ambientales. Por ello, en estudios futuros es de especial interés la aplicación conjunta de estas técnicas, ya que podrán proporcionar información adicional y no considerada hasta el momento.

Referencias bibliográficas

- Aebersold P.B., Winans G.A., Steel D.J., Milner G.B. & Utter F.M. (1987): "Manual for Starch Gel Electrophoresis: a method for detection of gel variation", NOAA Tech. Rep., N°. 1, pp. 1-19.
- Bauchot, M. L., Hureau J.C. & Miquel J.C. (1981): "*Sparidae*". In: Fischer, W. G. Bianchi, & W. B. Scott (eds). *FAO species identification sheets for fishery purpose. Eastern Central Atlantic; fishing areas 34, 47 (in part)*. Canada funds-in-Trust. Ottawa, Department of fisheries and Oceans Canada, by arrangement with the Food Agriculture and Organization of the United Nations.
- Bas C., Castro J.J., Hernández-García V., Lorenzo J.M., Moreno T., Pajuelo J.G. y Ramos A.G. (1995): *La pesca en Canarias y áreas de influencia*. Ediciones del Cabildo Insular de Gran Canaria. 331 pp.
- Brito A., Lozano I.J., Falcón J.M., Rodríguez F. M. y Mena J. (1996): Análisis biogeográfico de la ictiofauna de las Islas Canarias. En: Llinas, O., J.A. González y M. J. Rueda. (eds.). *Oceanografía y Recursos Marinos en el Atlántico Centro-oriental*. Instituto Canario de Ciencias Marinas, págs. 241-270.
- Cavalli-Sforza L.L. & Edwards A.W. F. (1967): "Phylogenetic analysis models and estimation procedures". *Evolution*, 32: 550-570.

- Cuyás C., Castro J.J., Santana-Ortega A.T. & Carbonell E. (2004): "Insular stocks identification of *Serranus atricauda* (Pisces, Serranidae) through the presence of *Ceratothoa steindachneri* (Isopoda, Cymothoidae) and *Pentacapsula cutanea* (Myxozoa, Pentacapsulidae), off the Canary Islands". *Scientia Marina*, 68 (1): 159-163.
- Felsenstein, J. (1985). "Confidence limits on phylogenetics: an approach using the bootstrap". *Evolution*, 39: 783-791.
- Hardy, G. H. (1908). "Mendelian proportions in a mixed population". *Science*, 28: 49-50.
- Leary R.F. & Booke H.E. (1990): "Starch gel electrophoresis and species distinctions". In: C. B. Schreck & P.B. Moyle (eds.). *Methods for fish biology*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, pp. 141-170.
- Lenfant P. & Planes, S. (1996): "Genetic differentiation of white sea bream within the Lion's Gulf and the Ligurian Sea (Mediterranean Sea)". *J. Fish. Biol.*, 49: 613-621.
- Nei, M. (1972): "Genetic distances between populations". *Am. Nat.*, 106: 283-292.
- Palumbi, S. R., 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 25: 547-572.
- Rodríguez J.M., Hernández-León S. & Barton E.D. (1999): "Mesos-scale distribution of fish larvae in relation to an upwelling filament off Northeast Africa". *Deep Sea Research Part-1, Oceanographic Research Papers*, 46 (11): 1969-1984.
- Saitou N. & Nei M. (1987): "The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees". *Mol. Biol. Evol.*, 4: 406-425.
- Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot, D.C. & Whitt, G.S. (1990): "Gene Nomenclature for Protein-Coding Loci in Fish". *Transactions of the American Fisheries Society*, 119: 2-15.
- Sneath P.H.A. & Sokal R.R. (1973): *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- Swofford D.L. & Selander R.B. (1981): "BYOSIS-1: a Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics." *Heredity*, 72: 281-283.
- Utter F.M., Aebersold P. & Winans G. (1987): "Interpreting genetic variation detected by electrophoresis". In: N. Ryman and F. M. Utter (eds.): *Population Genetics and Fishery Management*. pp. 21-45. University of Washington Press.
- Ward R.D., Woodwark M. & Skibinski D.O.F. (1994): "A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes". *J. Fish Biol.*, 44: 213-232.
- Weinberg, W. (1908). "Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen". *Jahresh. Verein. F. Vaterl. Naturk. In Württemberg*, 64: 368-382.
- Wright, S. (1951): "The genetical structure of populations". *Ann. Eugen.*, 15: 323-354.
- Wright, S. (1969): *Evolution and the genetics of populations*. Vol. II. Chicago University Press, Chicago.

Reseña curricular

Ana Isabel Fazeres Malheiro. Licenciada por la Universidad de Évora (Portugal) en julio de 1999. Comienza sus estudios de Doctorado en la ULPGC en el año 2000. Ha participado en varios proyectos de investigación financiados por la Conserjería de Pesca del Gobierno de Canarias

y realizados bajo la dirección del Prof. Dr. José Juan Castro. Asimismo, ha colaborado en varios proyectos de la Unión Europea (INTERREG). Actualmente realiza una labor docente en la "Universidade Fernando Pessoa" (Delegación de Las Palmas).