

**VARIABILIDAD GENÉTICA EN POBLACIONES SILVESTRES Y LOTES CULTIVADOS DE *CAQUETAIA KRAUSSII* (PETENIA) Y *ASTRONOTUS* CF *OCELLATUS* (PAVONA) (PERCIFORMES: CICHLIDAE)**

**GENETIC VARIABILITY IN NATURAL AND CULTURED POPULATIONS OF *CAQUETAIA KRAUSSII* (PETENIA) AND *ASTRONOTUS* CF *OCELLATUS* (PAVONA) (PERCIFORMES: CICHLIDAE)**

*Julia Medina*<sup>1,2</sup> y *Ana Bonilla*<sup>3</sup>

1. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA). medinagi@cantv.net. 2. Postgrado en Zoología, Facultad de Ciencias, UCV. 3. Laboratorio de Genética y Morfología Evolutiva de Peces, Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, UCV. abonilla@ciens.ucv.ve

RESUMEN

En acuicultura, la selección de un reducido número de reproductores y el cruce de individuos cercanamente emparentados induce una reducción de la variabilidad genética en los lotes cultivados. La caracterización electroforética es una de las técnicas empleadas para el monitoreo de la variabilidad genética de los lotes, de manera de garantizar el mantenimiento de la misma. En Venezuela, es necesario impulsar la realización de estudios genéticos en los organismos acuáticos cultivados o potencialmente cultivables, si se desea actuar responsablemente en el desarrollo de la piscicultura. Un componente importante de la ictiofauna nacional son los cíclidos, con especies reconocidas por su aprovechamiento con fines deportivos y comerciales, destacando *Caquetaia kraussii* (Petenia) y *Astronotus cf ocellatus* (Pavona), debido a ciertas ventajas para su cultivo. El objetivo del trabajo fue determinar la variación enzimática en poblaciones silvestres y lotes cultivados de petenia y pavona, a fin de estudiar los posibles efectos de las técnicas de selección del cultivo sobre la variabilidad genética de las mismas. Para ello, ejemplares de ambas especies fueron colectados en los tanques y lagunas de cultivo de la Estación Experimental Guanapito, en el Embalse Guanapito y en los Esteros de Camaguán, Estado Guárico, Venezuela. Para el análisis de la variabilidad genética se revelaron veintiseis sistemas enzimáticos, siguiendo la técnica de electroforesis en gel de almidón al 10%, en extractos crudos de músculo e hígado. Al menos veintisiete loci presuntivos fueron analizados para ambas especies, obteniéndose valores bajos de heterocigosidad promedio y del porcentaje de loci polimórficos en las poblaciones silvestres; estos valores se redujeron notablemente para los lotes cultivados de ambas especies. La mayoría de los loci polimórficos se encuentran en desequilibrio con las proporciones Hardy-Weinberg y el efecto de la endogamia se observa muy claramente en los lotes cultivados. Los estudios de variabilidad genética permiten realizar un monitoreo genético de los grupos de peces seleccionados para los cultivos, promoviendo la permanencia de los lotes de mayor variabilidad enzimática, los cuales serán, probablemente, los más resistentes a diferentes condiciones de cultivo.

ABSTRACT

In aquaculture practices matings from a small number of breeding parents and crossbreeding of closely related individuals induces reductions of the genetic variability of cultivated stocks. Cichlids are an important component of the venezuelan ichthyofauna with several species recognized by their utilization in sport-fishing or commercial purposes. *Caquetaia kraussii* (Petenia) and *Astronotus cf ocellatus* (Pavona), used in this study belong in this important family of fishes. To study the possible effects of parental selection methods on the genetic variability of petenia and pavona, the enzymatic variation of both species was determined in wild (Camaguán, Guárico State) and cultivated (culture ponds, Experimental Station, Guanapito) populations. To monitor and maintain the genetic variability of stocks of cultivated fishes starch gel electrophoresis is one of the most common and cost-effective techniques used. For the analysis of genetic

variability twenty-six enzymatic systems were revealed by 10% starch gel electrophoresis in crude extracts of muscle and liver. For wild populations of both species twenty-seven presumptive loci analyzed showed low values of average heterozygosity and percentage of polymorphic loci. Values for the cultivated specimens of both species were considerably lower. Most of the polymorphic loci in cultivated stocks of petenia and pavona showed deviations from Hardy-Weinberg proportions so that the inbreeding effect was clearly evidenced. Studies of genetic variability allows for genetic monitoring of fish selected for culturing and promotes the preservation of those specimens with high genetic variability, a trait that presumably confers resistance to different culture conditions. To responsibly develop fish farming in Venezuela it is necessary to stimulate genetic studies and monitoring of cultivated or potentially cultivable aquatic organisms.

**Palabras Clave:** cíclidos, isoenzimas, acuicultura

**Keywords:** cichlids, isozymes, aquaculture

## INTRODUCCIÓN

La selección de un pequeño número de reproductores a los fines de acuicultura, puede inducir a la reducción de la variabilidad genética (Kincaid, 1983; Morales y col., 1998; Alarcón y Álvarez, 1999; Kohlmann y Kersten, 1999; Desvignes y col. 2001). Cuando se seleccionan continuamente los reproductores de individuos cercanamente emparentados se promueve la consanguinidad de generación en generación, o endogamia. La endogamia por sí sola no produce cambios en las frecuencias alélicas dentro de un lote bajo cultivo, pero si existe selección, entonces las frecuencias alélicas pueden cambiar con la endogamia (Allendorf y Utter, 1979; Kincaid, 1983; Tave, 1999).

El efecto de la endogamia puede cuantificarse comparando la proporción de genotipos heterocigos entre organismos emparentados ( $H_1$ ) con la proporción de genotipos heterocigos esperados con cruce al azar ( $H_0$ ). Esta relación ( $H_0 - H_1 / H_0$ ) se denota con el símbolo  $F$  llamado coeficiente de endogamia. El índice de fijación o coeficiente de endogamia para una subpoblación,  $F$ , es equivalente al estadístico  $F$  de Wrigth del tipo  $F_{IS}$ , y representa la probabilidad de que dos genes homólogos en un organismo bajo endogamia sean idénticos por descendencia (Hartl y Clark, 1997).

En casos extremos, la endogamia puede resultar en homocigosidad de genes raros y/o desfavorables, condición comúnmente denominada depresión endogámica. Este efecto adverso se puede disminuir manteniendo un nivel aceptable de entrecruzamiento y previniendo la deriva génica dentro del cultivo, lo cual puede lograrse controlando los cruces entre

hembras y machos y/o el número efectivo de reproductores (número de machos y hembras que producen descendencia viable) (Tave, 1999).

Resulta entonces de gran importancia conocer la estructura genética de los lotes con que se trabaja en los sistemas de cultivos. En el desarrollo sostenido de la piscicultura en las últimas décadas, la electroforesis ha sido extensivamente empleada como análisis rutinario en la caracterización genética de poblaciones o lotes de peces cultivados con fines comerciales (Linloekken y col., 1999). La información obtenida se emplea para el monitoreo de la variabilidad genética de estos lotes, de manera de garantizar el mantenimiento de la misma.

Entre las especies cultivadas mejor caracterizadas electroforéticamente destaca la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), donde cabe mencionar las investigaciones realizadas por Danzmann y col. (1987; 1988), quienes utilizando electroforesis en almidón con muestras de tejidos de músculo, hígado y ojo, lograron detectar el polimorfismo producto de 10 aloenzimas y determinar la correlación entre heterocigosidad – adaptabilidad, lo cual les facilitó concluir que los organismos más heterocigotos presentan un metabolismo más eficiente. Otro buen ejemplo lo representa el trabajo de van der Bank y col. (1992), quienes realizaron un estudio comparativo de dos poblaciones de cultivos comerciales (domesticadas) y una población silvestre de bagre (*Clarias gariepinus*) en USA, determinando una disminución significativa de la variabilidad genética en las poblaciones cultivadas.

En el país, hasta los actuales momentos no se ha implementado un verdadero plan para aumentar

la producción íctica y conservar este recurso genético; a este respecto, Pérez (1996) manifiesta la necesidad de estudios genéticos en los organismos acuáticos cultivados o potencialmente cultivables, si se desea actuar responsablemente en el desarrollo de los cultivos piscícolas. Como ejemplo de trabajos genéticos enfocados directamente a la actividad acuicultora, destacan el de Pompa y Pérez (1995), quienes estudiaron electroforéticamente dos especies de coporo, *Prochilodus rubrotaeniatus* y *Prochilodus mariae* (Prochilodontidae), provenientes de dos localidades del río Orinoco; los autores señalan una baja variabilidad genética, indicando que es posible obtener cepas puras y efectuar un mejoramiento genético de la especie, en beneficio de la piscicultura. Con miras a establecer un programa de mejoramiento de *Chaetodipterus faber* (Ehippidae), conocida comúnmente como pagüara, Narváez y col. (2000) realizaron la determinación de su cariotipo ( $n = 48$ ) y estudiaron la variación genética mediante diez sistemas enzimáticos, obteniendo un índice de polimorfismo de 10.34 % y una heterocigosidad promedio de 0.228.

Dentro de nuestra íctiofauna continental, los cíclidos son un componente importante, con especies reconocidas por su aprovechamiento con fines deportivos y comerciales, además de contar con una considerada proporción de especies con alto potencial para piscicultura (Luengo, 1979). Esta familia incluye más de 600 especies, con aproximadamente 60 de ellas de gran valor para la piscicultura (Cervigón, 1983), destacando *Caquetaia kraussii* (Petenia, Mojarra de Río, Pez bocón, Pavón dorado, Mojarra amarilla, Lora o San Pedro) y *Astronotus cf ocellatus* (Pavona, Oscar, Vieja, Viejita) (Lasso y Machado-Allison, 2000).

*Caquetaia kraussii* es una especie descrita originalmente para el Río Magdalena, Colombia. En territorio venezolano, Pellegrin (1903, citado por Infante, 1979) sugiere que proviene de la cuenca del Lago de Maracaibo, aunque actualmente se encuentra en casi todas las cuencas hidrográficas de nuestro territorio debido principalmente a introducciones voluntarias e involuntarias (Infante, 1979; Barbarino y Taphorn, 1995). *Astronotus cf ocellatus* se localiza en las cuencas del Amazonas y el Orinoco, presentando en el país una distribución geográfica más restringida que *C. kraussii*,

habitando principalmente en lagunas marginales de los ríos Orinoco, Apure, Arauca, Portuguesa, Guanare, Guariquito, Esteros de Camaguán y Módulos de Mantecal, según señalan Barbarino y Taphorn (1995). Es importante destacar que Lasso y Machado-Allison (2000) plantean que el estatus taxonómico de *A. ocellatus* en la cuenca del Orinoco es incierto, por lo cual se denominará *Astronotus cf ocellatus*, siguiendo la sugerencia de los autores antes mencionados.

Ambas especies tienen especial relevancia para la acuicultura debido a ciertas ventajas, tales como sabor exquisito de su carne, resistencia a la manipulación, resistencia a cambios bruscos de oxígeno disuelto, adaptación a cambios de pH del agua, reproducción en los cuerpos de agua cerrados y alta cotización como pez ornamental. Entre las desventajas que presentan estas especies para su cultivo están: reproducción precoz (lo cual induce a una superpoblación y a un reducido crecimiento corporal), enanismo y poco crecimiento a densidades moderadas en petenia y color negro en pavona, el cual en algunos casos es más pronunciado dependiendo de las características del cuerpo de agua donde se encuentre. Tales razones hacen pertinente conocer la estructura genética de dichas especies en pro de una planificación de mejoramiento genético para la exploración de las posibilidades de obtener un mayor crecimiento y mejoras en la coloración.

En base a lo anteriormente planteado, el propósito fundamental de este trabajo fue determinar la variación iso y aloenzimática en lotes de *Caquetaia kraussii* y *Astronotus cf ocellatus* cultivadas en la Estación Experimental Guanapito (Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, INIA) desde el año 1985 y en las poblaciones silvestres provenientes de los sitios de colecta de los reproductores, a fin de estudiar los posibles efectos de las técnicas de selección del cultivo sobre la variabilidad genética de las mismas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares de *Caquetaia kraussii* (petenia) y *Astronotus cf ocellatus* (pavona) fueron colectados en los tanques y lagunas de cultivo de la Estación Experimental Guanapito (lotes cultivados

de petenia y pavona), en el Embalse Guanapito (población silvestre de petenia) y en los esteros de Camaguán (población silvestre de pavona), estado Guárico, con la ayuda de diferentes artes de pesca (chinchorros y salabardos). Los individuos se trasladaron vivos hasta los laboratorios de la Estación Experimental Local Guanapito (INIA – Guárico), donde se realizó la preservación en hielo seco de los ejemplares completos y de los tejidos necesarios (hígado y músculo), hasta transportarlos al Laboratorio de Genética y Morfología Evolutiva de Peces (IZT, Facultad de Ciencias, UCV) para conservarlos en un ultra-congelador a  $-80^{\circ}\text{C}$ , hasta su procesamiento.

Se analizaron veinticinco (25) ejemplares de cada lote cultivado y población silvestre de *Caquetaia kraussii* y *Astronotus cf ocellatus* (Figura 1). Los análisis electroforéticos, basados en la determinación de los patrones iso y aloenzimáticos, se realizaron con extractos crudos de proteínas provenientes de homogenatos (buffer Tris/EDTA pH: 7.0) de muestras de músculo esquelético de la región dorsal y de hígado de ejemplares adultos de ambas especies. Las soluciones buffer para la corrida (electrodos) y para los geles al 10% (continuos o discontinuos) se prepararon según las indicaciones de Shaw y Prasad, (1970); McAndrew y Majumdar (1983); Buth y Murphy (1990) y Soudsuk (1993), con ligeras modificaciones del pH.

En cada una de las cuatro poblaciones se ensayaron veintiséis sistemas enzimáticos, cuyas mejores condiciones de corrida se muestran en la Tabla 1: Aspartato Aminotransferasa (AAT, E. C. 2.6.1.1), Fosfatasa ácida (ACP, E.C.3.1.3.2), Adenosin deaminasa (ADA, E.C.3.5.4.4), Alcohol deshidrogenasa (ADH, E.C.1.1.1.1), Aconitato hidrataza (AH, E.C.4.2.1.3), Alanina Aminotransferasa (ALAT, E.C.2.6.1.2), Adenilato kinasa (AK, E.C. 2.7.4.3), Creatina kinasa (CK, E.C.2.7.3.2), Dihidrolipoamida deshidrogenasa (DDH, E.C.1.8.1.4), Esterasa generales (EST, E.C.3.1.1), Fructosa bifosfato aldolasa (FBALD, E.C.4.1.2.13), Fumarato hidratasa (FH, E.C.4.2.1.2), Glicerol-3-fosfato deshidrogenasa (G3PDH, E.C.1.1.1.8), Glucosa deshidrogenasa (GDH, E.C.1.1.1.47), Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (G6PDH, E.C. 1.1.1.49), Guanina deaminasa (GDA, E.C.3. 5.4.3), Glucosa-6-fosfato isomerasa (GPI, E.C.5.3.1.9), Isocitrato deshidrogenasa (IDH, E.C. 1.1.1.42), L-Iditol des-

hidrogenasa (IDDH, E.C.1.1.1.14), L-Lactato deshidrogenasa (LDH, E. C.1.1.1.27), Malato deshidrogenasa (MDH, E.C.1.1.1.37), Enzima málica (ME, E.C.1.1.1.40), Manosa-6-fosfato isomerasa (MPI, E.C.5.3.1.8), Fosfogluconato deshidrogenasa (PGDH, E.C.1.1.1.44), Fosfoglucomutasa (PGM, E.C.5.4.2.2), Superóxido dismutasa (SOD, E.C.1.15.1.1), además de proteínas generales (PG).

Los sistemas enzimáticos fueron revelados siguiendo a Aebersold y col. (1987), Buth y Murphy (1990) y Sodsuk (1993) y preservados en solución Metanol:Ácido acético:Agua destilada, 1:5:5 (Buth y Murphy, 1990) en frío. La interpretación de los patrones de bandas obtenidos (loci presuntivos y variación alélica) permitió la determinación de los genotipos individuales para cada locus en las cuatro poblaciones de las dos especies en estudio. La nomenclatura para loci y alelos sigue la propuesta de Shaklee y col. (1990) para publicaciones de trabajos electroforéticos en peces. Los genotipos individuales sirvieron de entrada al programa BIOSYS-1 versión 1.7 (Swofford y Selander, 1989), de manera de calcular las frecuencias alélicas, la variabilidad genética intra-específica (porcentaje de polimorfismo,  $P$  y heterocigosidad promedio,  $H$ ), las desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg de cada locus (mediante una prueba  $\chi^2$ ), el coeficiente de deficiencia o exceso de heterócigos ( $D$ ) y los estadísticos  $F$  de Wright ( $F_{IS}$  coeficiente de endogamia y  $F_{ST}$  coeficiente de divergencia genética).

## RESULTADOS

De los veintiséis sistemas enzimáticos analizados en músculo e hígado de los lotes cultivados y poblaciones silvestres de *Caquetaia kraussii* (petenia) y *Astronotus cf ocellatus* (pavona), veintitrés revelaron bandas suficientemente nítidas para establecer los patrones iso y aloenzimáticos. Estos sistemas dieron como resultado 29 loci presuntivos para las poblaciones de petenia y 31 para las poblaciones de pavona, con los cuales se realizó el cálculo de las frecuencias alélicas, proporción de individuos heterócigos encontrados en los loci analizados ( $h$ ), porcentaje de polimorfismo ( $P$ ), heterocigosidad promedio ( $H$ ), desviaciones de las proporciones Hardy-Weinberg, coeficiente de



A



B

**Figura 1.** Ejemplares de *Coquetaia kraussii* (A) y *Astronotus cf. ocellatus* (B) utilizados en este estudio.

**Tabla 1.** Sistemas enzimáticos estudiados para las especies *Caquetaia kraussii* y *Astronotus cf ocellatus*: loci revelados, sistemas de buffer más idóneos y nivel de expresión enzimática.

SISTEMA ENZIMÁTICO	E.C.	LOCUS	SISTEMA DE BUFFER	EXPRESIÓN <i>C. kraussii</i>	EXPRESIÓN <i>A. cf ocellatus</i>
Asparato aminotransferasa	2.6.1.1	<i>AAT*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.5 200 v	****	****
Fosfatasa ácida	3.1.3.2	<i>ACP*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.5 200 v	***	***
Adenosin deaminasa	3.5.4.4	<i>ADA-1*</i> <i>ADA-2*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.5 200 v	--- ****	**** ****
Alcohol deshidrogenasa	1.1.1.1	<i>ADH*</i>	Tris/citrato (TC) pH: 8.0 100 v	****	****
Aconitato hidratasa	4.2.1.3	<i>AH*</i>		---	---
Alanina aminotransferasa	2.6.1.2	<i>ALAT*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.5 200 v	***	***
Adenilato kinasa	2.7.4.3	<i>AK*</i>		---	---
Creatina kinasa	2.7.3.2	<i>CK*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.0 150 v	***	***
Dihidrolipoamida deshidrogenasa	1.8.1.4	<i>DDH*</i>	Tris/citrato (TC) pH: 7.0 200 v	****	***
Esterasa generales	3.1.1	<i>EST-1*</i> <i>EST-2*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.0 150 v	**** ***	**** ---
Fructosa bifosfato aldolasa	4.1.2.13	<i>FBALD*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.0 150 v	****	****
Fumarato hidratasa	4.2.1.2	<i>FH-1*</i> <i>FH-2*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.5 200 v	**** ****	*** ***
Glucosa Deshidrogenasa	1.1.1.47	<i>GDH*</i>	Fosfato/citrato (FC) pH: 7.0 100 v	---	***
Glicerol-3-fosfato Deshidrogenasa	1.1.1.8	<i>G3PDH*</i>	Tris/citrato/litio/borato (TCB) pH: 8.0 100 mA	****	****
Glucosa-6-fosfato deshidrogenasa	1.1.1.49	<i>G6PDH</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.0 150 v	***	***
Glucosa-6-fosfato isomerasa	5.3.1.9	<i>GPI-1*</i> <i>GPI-2*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.0 150 v	*** ---	*** ***
Guanina deaminasa	3.5.4.3	<i>GDA*</i>		---	---
Isocitrato deshidrogenasa	1.1.1.42	<i>IDH*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.0 150 v	***	***
L-Iditol deshidrogenasa	1.1.1.14	<i>IDDH*</i>	Fosfato/citrato (FC) pH: 7.0 100 v	***	****
L-lactato deshidrogenasa	1.1.1.27	<i>LDH-1*</i> <i>LDH-2*</i>	Tris/citrato (TC) pH: 8.0 100 v	*** ***	**** ***
Malato deshidrogenasa	1.1.1.37	<i>MDH-1*</i> <i>MDH-2*</i> <i>MDH-3*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.0 150 v	**** *** ***	**** *** ***
Enzima málica	1.1.1.40	<i>ME*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.0 150 v	***	***
Manosa-6-fosfato isomerasa	5.3.1.8	<i>MPI*</i>	Tris/citrato (TC) pH: 7.0 200 v	***	***
Fosfogluconato deshidrogenasa	1.1.1.44	<i>PGDH*</i>	Tris/citrato/litio/borato (TCB) PH: 8.0 100 mA	***	***
Fosfoglucomutasa	5.4.2.2	<i>PGM*</i>	Tris/borato/EDTA (TBE) pH: 8.0 150 v	***	***
Superoxido dismutasa	1.15.1.1	<i>SOD*</i>	Fosfato/citrato (FC) pH: 7.0 100 v	****	****
Proteínas generales		<i>PG-1*</i> <i>PG-2*</i>	Fosfato/citrato (FC) pH: 7.0 100 v	**** ****	**** ****

Sin expresión: ---

Baja expresión: \*

Moderada expresión: \*\*

Buena expresión: \*\*\*

Excelente expresión: \*\*\*\*

endogamia ( $F_{IS}$ ) y coeficiente de divergencia genética ( $F_{ST}$ ), para ambas especies.

Los datos obtenidos para la población silvestre y el lote cultivado de *Caquetaia kraussii* (petenia) (Tabla 2) indican que la población silvestre presentó tres loci polimórficos ( $EST-1^*$ ,  $GPI-1^*$  y  $G6PDH^*$ ), mientras que el lote cultivado muestra un único locus polimórfico ( $G6PDH^*$ ). En la misma tabla se puede observar que la heterocigosidad promedio ( $H$ ), tanto en la población silvestre como en el lote cultivado de petenia es bastante baja (intervalo de valores entre 0.000 y 0.006, cultivadas y silvestres, respectivamente). En relación a los porcentajes de loci polimórficos ( $P$ ), la población silvestre de petenia presentó valores mayores que el lote cultivado (10.30% vs 3.4%). Los resultados obtenidos de las pruebas de chi-cuadrado ( $X^2$ , 95% confianza), indican que la población silvestre de petenia presenta solamente el locus  $GPI-1^*$  en proporción con el equilibrio Hardy-Weinberg (1 grado de libertad), mientras que los loci  $EST-1^*$  y  $G6PDH^*$  muestran desviación significativa de estas proporciones (1 y 3 grados de libertad, respectivamente). En la población cultivada de petenia, el único locus polimórfico ( $G6PDH^*$ ) también mostró una desviación significativa del equilibrio H-W (3 grados de libertad). El coeficiente D indica que el locus  $GPI-1^*$  en las petenias silvestres es el único con exceso de heterocigos, mientras que los loci restantes presentan deficiencia, resaltando el locus  $G6PDH^*$  con un coeficiente  $D = -1.000$ . El análisis de contingencia ( $X^2$ ) para cuantificar la heterogeneidad entre loci mostró que existen diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre la petenias cultivadas y silvestres en relación a los loci  $EST-1^*$  ( $p = 0.0017$ ) y  $GPI-1^*$  ( $p = 0.04$ ).

Las frecuencias alélicas calculadas para *Astronotus cf ocellatus* (pavona) (Tabla 2) muestran que de los 31 loci analizados, 27 resultaron ser monomórficos. Las población silvestre y el lote cultivado presentaron 3 loci polimórficos cada una, con  $EST-1^*$  y  $PGM^*$  común para ambas,  $G6PDH^*$  para la población cultivada y  $GPI-1^*$ , para la silvestre. Los valores de  $H$  para la población silvestre y lote cultivado mostraron valores muy similares, ubicándose en 0.020 y 0.018, respectivamente. Para ambos grupos de individuos, los

porcentajes de polimorfismo resultaron idénticos (9.70%). Los resultados obtenidos mediante la prueba de chi-cuadrado ( $X^2$ , 95% confianza) para las pavonas, indican que los loci  $PGM^*$  y  $GPI-1^*$  correspondientes a la población silvestre se encuentran en equilibrio H-W (1 grado de libertad), mientras que el locus  $EST-1^*$  se aleja de la proporción de manera significativa (1 grado de libertad); en el lote cultivado de pavona, solamente el locus  $EST-1^*$  se muestra en equilibrio (1 grado de libertad), mientras que los loci  $PGM^*$  y  $G6PDH^*$  presentan desviación significativa (1 y 3 grados de libertad, respectivamente). El único locus que muestra exceso de heterocigos es  $GPI-1^*$  para las pavonas silvestres; los demás loci revelaron valores entre bajos y moderados ( $EST-1^*$  y  $PGM^*$ ) y elevados ( $G6PDH^*$ ) de deficiencia de heterocigos. El análisis de heterogeneidad reveló diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre las pavonas cultivadas y silvestres, para los loci  $EST-1^*$  ( $p = 0.023$ ) y  $G6PDH^*$  ( $p = 0.041$ ).

El coeficiente de endogamia,  $F_{IS}$  (Tabla 3), calculado como promedio para las petenias silvestres y cultivadas mostró un valor de 0.878, con una elevada contribución del locus  $G6PDH^*$  (1.000) en ambas poblaciones, seguido por el locus  $EST-1^*$  silvestre (0.864). En el caso de las pavonas el coeficiente de endogamia indica un valor promedio moderado de este parámetro (0.422); los loci que más contribuyen de manera individual son  $G6PDH^*$  (1.000) y  $PGM^*$  (0.491), ambos del lote cultivado. Los valores promedio de  $F_{IS}$  para el locus  $GPI-1^*$  fueron bajos para ambas especies.

El cálculo del estadístico  $F_{ST}$  (Tabla 3) mostró un coeficiente de diferenciación génica promedio de 0.035 entre la población silvestre y el lote cultivado de *C. kraussii* (petenia), con  $EST-1^*$  como el locus que mayormente contribuye con tal diferenciación (0.099). En el caso de *A. cf ocellatus* (pavona) se obtuvo un  $F_{ST}$  promedio de 0.033, siendo nuevamente  $EST-1^*$  el locus que brinda mayor aporte (0.052). Es importante señalar que el locus  $G6PDH^*$  se reveló como fijado en la población silvestre y polimórfico en la cultivada, resultado contrario a lo observado para los demás loci analizados, donde se refleja una disminución en la variabilidad por efecto del cultivo.

**Tabla 2.** Frecuencias alélicas de los loci polimórficos (FrecA), heterocigosidad por locus ( $h$ ), número de heterócigos observados (Obs) y esperados (Esp), valores de  $X^2$ , coeficiente para deficiencia o exceso de heterócigos ( $D$ ), coeficiente de endogamia ( $F_{IS}$ ), porcentaje de polimorfismo ( $P$ ) y heterocigosidad promedio ( $H$ ) para las poblaciones silvestres y lotes cultivados de *Caquetaia kraussii* y *Astronotus cf ocellatus*.

Locus	Alelo	FrecA	$h$	Obs	Esp	$X^2$	$D$	$F_{IS}$
<b><i>Caquetaia kraussii</i> (petenia) silvestre</b> N = 25 P = 10.30 H = 0.007 (0.006)								
EST-1*	*93	0.180	0.295	1	7.380	18.684*	-0.864	0.864
	*95	0.820						
G6PDH*	*100	0.565	0.552	0	12.696	46.000*	-1.000	1.000
	*102	0.087						
	*105	0.348						
GPI-1*	*98	0.080	0.147	4	3.680	0.189	0.087	-0.087
	*100	0.920						
<b><i>Caquetaia kraussii</i> (petenia) cultivada</b> N = 25 P = 3.45 H = 0.000 (0.000)								
EST-1*	*93	0.000	0.000	-	-	-	-	-
	*95	1.000						
G6PDH*	*100	0.458	0.642	0	15.417	48.000*	-1.000	1.000
	*102	0.250						
	*105	0.292						
GPI-1*	*98	0.000	0.000	-	-	-	-	-
	*100	1.000						
<b><i>Astronotus cf ocellatus</i> (pavona) silvestre</b> N = 25 P = 9.70 H = 0.020 (0.012)								
EST-1*	*98	0.160	0.269	4	6.720	4.096*	-0.405	0.405
	*100	0.840						
G6PDH*	*98	0.000	0.000	-	-	-	-	-
	*100	1.000						
	*102							
GPI-1*	*98	0.060	0.113	3	2.820	0.102	0.064	-0.064
	*100	0.940						
PGM*	*98	0.458	0.497	8	11.917	2.593	-0.329	0.329
	*100	0.542						
<b><i>Astronotus cf ocellatus</i> (pavona) cultivada</b> N = 25 P = 9.70 H = 0.018 (0.014)								
EST-1*	*98	0.360	0.461	10	11.520	0.435	-0.132	0.132
	*100	0.640						
G6PDH*	*98	0.080	0.218	0	5.440	50.000*	-1.000	1.000
	*100	0.880						
	*102	0.040						
GPI-1*	*98	0.000	0.000	-	-	-	-	-
	*100	1.000						
PGM*	*98	0.583	0.486	4	11.667	10.364*	-0.657	0.657
	*100	0.417						



**Tabla 3.** Valores promedio del estadístico F de Wright para los loci polimórficos analizados en las especies *Caquetaia kraussii* y *Astronotus cf ocellatus*.

<i>Caquetaia kraussii</i> (petenia)		
Locus	F <sub>IS</sub>	F <sub>ST</sub>
<i>EST-1</i> *	0.864	0.099
<i>G6PDH</i> *	1.000	0.017
<i>GPI-1</i> *	-0.087	0.042
<b>PROMEDIO</b>	0.878	0.035
<i>Astronotus cf ocellatus</i> (pavona)		
Locus	F <sub>IS</sub>	F <sub>ST</sub>
<i>EST-1</i> *	0.232	0.052
<i>G6PDH</i> *	1.000	0.049
<i>GPI-1</i> *	-0.064	0.031
<i>PGM</i> *	0.491	0.016
<b>PROMEDIO</b>	0.422	0.033

## DISCUSIÓN

En el presente trabajo se analizaron genéticamente poblaciones silvestres y lotes cultivados de *Caquetaia kraussii* y *Astronotus cf ocellatus*, cíclidos muy abundantes en el país, de importancia desde el punto de vista comercial y con grandes posibilidades de explotación en piscicultura. Con respecto a las poblaciones silvestres estudiadas, es importante destacar que los ejemplares de *A. cf ocellatus* (pavona) fueron colectados de su entorno natural (Esteros de Camaguán), mientras que los individuos de *Caquetaia kraussii* (petenia) no provienen de un ambiente estrictamente natural, sino que son el producto de una introducción en un reservorio artificial construido en el año 1963 (Embalse de Guanapito). La población de petenia establecida en Guanapito posiblemente esté experimentando un cambio en sus frecuencias alélicas por deriva génica, ya que proviene de un número determinado de "fundadores" extraídos de una localidad natural. Al respecto, se observa que la mayoría de sus loci polimórficos no se encuentran en proporción según la Ley Hardy-Weinberg, mos-

trando en correspondencia una elevada deficiencia de heterocigos. A diferencia de lo que ocurre en la población de petenia, los loci polimórficos determinados en la población silvestre de pavona se muestran predominantemente en equilibrio H-W.

En concordancia con lo anterior, se observa que las poblaciones silvestres de petenia y pavona muestran valores comparables en cuanto al porcentaje de loci polimórficos ( $P=10.30\%$  vs  $9.70\%$ ), pero una heterocigosidad promedio poblacional mucho más bajos para petenia ( $H=0.007$  vs  $0.020$ ). Estos valores de heterocigosidad determinados para *C. kraussii* y *A. cf ocellatus*, si bien resultan ser bajos en comparación con los promedios señalados para poblaciones silvestres de 49 especies de peces de agua dulce ( $H = 0.046 \pm 0.005$ ) (Ward y col., 1994), se encuentran dentro del intervalo característico para las poblaciones naturales de cíclidos, cuya variabilidad genética es generalmente muy baja ( $H = 0.000 - 0.103$ ;  $P = 0.000 - 0.260$ ; Nevo, 1978). Esta última aseveración es propiamente cierta para el grupo de las tilapias, tal como lo refleja el trabajo de Feresu-Shonhiwa y Howard (1998), donde indican un porcentaje de loci polimórficos de  $0.000\%$  y un promedio de heterocigosidad de  $0.000$  en poblaciones silvestres de *Tilapia rendalli*, y de  $21.1\%$  y  $0.0095$  en poblaciones silvestres de *Oreochromis mossambicus*. Los valores más elevados de  $H$  para el grupo de las tilapias son los encontrados por Macararas y Fujio (1990), quienes indican  $0.073$  para *O. niloticus* y  $0.022$  para *O. mossambicus*.

La extracción de un número determinado de ejemplares de estas poblaciones silvestres de petenia y pavona, para iniciar y mantener programas de cultivo en la Estación Experimental Guanapito (INIA, Guárico), se realizó de la siguiente manera: para el cultivo de petenia se recolectaron 80 reproductores del Embalse Guanapito en el año 1992, se incorporaron y mezclaron otros 120 ejemplares como reproductores en 1996 y de allí en adelante, los reproductores se extrajeron de los desoves de los tanques. Es decir, a partir del año 1996 es cuando comienzan formalmente los cruces consanguíneos para petenias. En el caso de las pavonas, el programa se inició en 1985, con la recolecta de 22 ejemplares en los Esteros de Camaguán, incorporándose progresivamente una cantidad

de ejemplares extraídos de la población natural, hasta alcanzar un total de 140 reproductores para el 2002; a partir de esta fecha se comenzaron a seleccionar los individuos producto de los desoves como futuros reproductores. Entonces, los cruces de individuos cercanamente emparentados de pavona se realizaron en una fecha mucho más reciente que los de petenia, prácticamente coincidente con el desarrollo del presente trabajo.

Estas diferencias en cuanto al manejo de los lotes cultivados de las dos especies, se ve reflejado en el marcada disminución de la heterocigosidad promedio de las petenias cultivadas ( $H=0.000$ ), condicionado principalmente por la fijación de alelos en los loci *EST-1\** y *GPI-1\** y en la desviación de las proporciones H-W en el único locus polimórfico (*G6PDH\**). En las pavonas cultivadas también se observa una tendencia hacia la homocigosidad, pero únicamente para el locus *GPI-1\**, así como desequilibrio en dos loci polimórficos (*G6PDH\** y *PGM\**). El locus *G6PDH\** de pavona presenta un caso particular, puesto que se muestra fijado en la población silvestre y polimórfico en el lote cultivado, lo cual puede ser resultado del método de extracción de los reproductores del ambiente natural, ya que el muestreo abarcó diferentes localidades cercanas dentro de todo el área que comprenden los Esteros de Camaguán. La pérdida de las proporciones H-W y la disminución de la variabilidad en los lotes cultivados de petenia, más que en pavona, posiblemente estén relacionadas con un cambio en sus frecuencias alélicas debido a la selección continua de individuos reproductores dentro de un lote de peces endogámicos. El efecto endogámico se observa claramente en los lotes cultivados de petenia ( $F_{IS} = 0.864$ ), siendo éste más moderado para pavona ( $F_{IS} = 0.422$ ).

Diferentes publicaciones relacionadas con variabilidad génica en peces, tales como: Macaranas y Fujio, 1990; Sodsuk y McAndrew, 1991; Norris y col., 1999; Kohlmann y Kersten, 1999, señalan una menor heterocigosidad en lotes cultivados en relación con las poblaciones silvestres. Estos últimos autores presentan un trabajo realizado en dos poblaciones silvestres y dos lotes cultivados de la carpa común (*Cyprinus carpio* L.), donde se pone de manifiesto una reducción de la variabilidad genética en los lotes cultivados, reflejado en el número pro-

medio de alelos por locus (1.9-1.8 silvestres; 1.4-1.5 lotes) y en el porcentaje de loci polimórficos (50%-45% silvestres y 25%-40% lotes). Igualmente destaca el reporte de Norris y col. (1999) sobre el estudio de poblaciones cultivadas y silvestres del salmón del atlántico (*Salmo salar*), donde la población cultivada mostró porcentajes de variabilidad menor, acotando los investigadores que las prácticas inadecuadas de cruzamiento de los ejemplares cultivados pueden resultar en la erosión de la variabilidad genética; este efecto es obviamente desfavorable por ser la variabilidad genética la materia prima a partir de la cual las diversas poblaciones de una especie se adaptan a los cambios en su medio ambiente, resisten a las presiones y pueden sobrevivir. En este sentido, Tave (1999) señala que valores del coeficiente de endogamia mayores de 25% indican que esa generación es producto de cruces directos entre hermanos, además de ser un porcentaje indicativo de un posible proceso de depresión endogámica.

El estadístico  $F_{ST}$ , que representa la cantidad de diferenciación genética entre sub-poblaciones en relación a la población total, generalmente se interpreta de la siguiente manera: 0.00-0.05 poca diferenciación genética; 0.05-0.15 moderada diferenciación genética; 0.15-0.25 gran diferenciación genética; sobre 0.25 diferenciación genética muy grande (Wright, 1978 citado por Hartl y Clark, 1997). Los resultados del parámetro  $F_{ST}$  denotan que la diferenciación genética entre las poblaciones silvestres y lotes cultivados de ambas especies es baja (0.033 y 0.035, pavona y petenia, respectivamente); sin embargo, teniendo en cuenta el poco tiempo que tienen estos cultivos, este valor de  $F_{ST}$  es indicio de un cambio en la estructura genética de los lotes cultivados, sobre todo si se interpreta en conjunto con los estadísticos que miden variabilidad y divergencia genética. En este sentido, los mayores valores de polimorfismo y heterocigosidad promedio, así como el moderado nivel de endogamia, que indican una mejor condición genética en las pavonas cultivadas, muy probablemente son el resultado de las incorporaciones continuas de ejemplares silvestres de esta especie.

Los estudios de variabilidad genética permiten alertar y tomar medidas para solventar la situación de degradación genética en los cultivos piscícolas.

Esto puede lograrse manteniendo un monitoreo genético de los grupos de peces seleccionados para los cultivos, de manera de promover la permanencia de los lotes de mayor variabilidad enzimática, porque éstos probablemente serán los más resistentes a diferentes condiciones de cultivo. No debe olvidarse que cada especie debe ser examinada como un caso único, reconociendo en primer lugar las variaciones intraespecíficas. Además, es necesario buscar las alternativas de desarrollo piscícola más adecuadas para cada región en particular, tratando de garantizar que se cubran las necesidades reales de toda la comunidad; para lograr este objetivo debe existir una integración entre el

trabajo de los productores, los consumidores, el gobierno y la comunidad científica.

## AGRADECIMIENTOS.

Los autores desean expresar su agradecimiento al personal obrero de la Estación Experimental INIA-Guanapito, quienes facilitaron la colección de los ejemplares empleados en este estudio. Este reporte forma parte del Trabajo de Grado de Maestría (Postgrado en Zoología, UCV) de la M.Sc. Julia G. Medina de García.

---

## LITERATURA CITADA

---

- AEBERSOLD, P.B., G.A. WINANS, D.J. TEEL, G.B. MILNER AND F.M. UTTER.**  
1987. Manual for starch gel electrophoresis: A method for the detection of genetic variation. NOAA Technical Report NMFS No. 61. 19 p.
- ALARCÓN, J. AND C. ALVAREZ**  
1999. Genetic identification of sparid species by isozyme markers: application to interspecific hybrids. *Aquaculture*, 173:95-103.
- ALLENDORF, F.W. AND F. UTTER**  
1979. Population genetics. In: *Fish Physiology*, vol. VIII. (407-454). W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett, Eds. Academic Press.
- ALLENDORF, F.W. AND S. R. PHELPS**  
1981. Use of allelic frequencies to describe population structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38:1507-1514.
- BARBARINO, A. Y D. TAPHORN**  
1995. *Especies de la pesca deportiva. Una guía de identificación y reglamentación de los peces de agua dulce en Venezuela.* Unellez - Fundación Polar, ediciones Arte, C. A. 155 p.
- BUTH, D.G. AND R. W. MURPHY**  
1990. Enzyme staining formulas. In: *Molecular Systematics* (99-126). Hillis, D.M. and C. Moritz, Ed. Sinauer Associates, Inc.
- CERVIGÓN, F.**  
1983. *La acuicultura en Venezuela. Estado actual y perspectivas.* Caracas. Venezuela. 122 p.
- CHEVERUD, J.**  
1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution*, 42: 958-968.
- DANZMANN, R., M. FERGUSON AND F. W. ALLENDORF**  
1988. Heterozygosity and components of fitness in a strain of rainbow trout. *Biol. J. Linn. Soc.*, (33):285-304.
- DANZMANN, R., FERGUSON, M. F. AND F. W. ALLENDORF**  
1987. Heterozygosity and oxygen consumption rate as predictors of growth and developmental rate in rainbow trout. *Physiol. Zool.*, 60:211-220.
- DESIGNES, J. F., J. LAROCHE, J. D. DURANT AND V. BOUVED**  
2001. Genetic variability in reared stock of common carp (*Cyprinus carpio* L.) based on allozymes and microsatellites. *Aquaculture*, 194: 294-301
- FERESU-SHONHIWA, F. AND J. H. HOWARD**  
1998. Electrophoretic identification and phylogenetic relationships of indigenous tilapiine species of Zimbabwe. *Journal of Fish Biology*, 53 (6): 1178-1206.
- HARTL, D. AND A. G. CLARK**  
1997. Principles of Population Genetics. Third Edition. Sinauer Associates, Inc., 542 p.
- INFANTE, O.**  
1979. Some aspect of the biology of *Petenia kraussii*. Steindachner (Pisces: Cichlidae) in lake Valencia, Venezuela. *Journal of Fish Biology*, 10:243-249.
- KINCAID, H. L.**  
1983. Inbreeding in fish populations used for aquaculture. *Aquaculture*, 33:215-227.
- KOHLMANN, K. AND P. KERSTEN**  
1999. Genetic variability of German and foreign common carp (*Cyprinus carpio* L.) populations. *Aquaculture*, 173: 435-445.

## LASSO, C. Y A. MACHADO-ALLISON

2000. *Sinopsis de las especies de peces de la familia Cichlidae presentes en la cuenca del Río Orinoco. Claves, diagnosis, aspectos bio-ecológicos e ilustraciones.* Serie Peces de Venezuela. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Instituto de Zoología Tropical, 150 p.

## LINLOEKKEN, A., T. TAUGBL, T. NAESS, O. T. INGLAND, A. HUSEBOE AND J. B. LAYZER

1999. A comparison of genetic variability in artificial and natural populations of brown trout in a regulated river system. *Research and Management*, 15(1-3): 159-168.

## LUENGO, J.

1979. Nota sobre Cíclidos de Venezuela (Pisces). Instituto Oceanográfico, Universidad de Oriente Cumaná, Venezuela. *Lagena*, (25-26): 27-36.

## MCANDREW, B. J. AND K. C. MAJUMDAR

1983. Tilapia stock identifications using electrophoretic markers. *Aquaculture*, 30:249 - 261.

## MACARANAS, J. M. AND Y. FUJIO

1990. Strain differences in cultured fish - isozymes and performance traits as indicators. *Aquaculture*, 85: 69-82.

## MORALES, R., G. ESPINOZA, Y. BORRELL, L. TÁPANES, M. ESTRADA AND J. FUENTE

1998. Characterization of the genetic Background of the IG - 91/ 03 F70 strain of supertilapia. II. Isoenzymes: *Biología Aplicada*, 15(3):149-153.

## NARVÁEZ, L., M. NIRCHIO, D. GONZÁLEZ Y A. GÓMEZ

2000. Cariotipo y variación genética de *Chatodipterus faber* (Broussonet, 1782) (Pisces: Ehippidae). *Acta Científica Venezolana*, 51(sup.2): 107-112.

## NEVO, E.

1978. Genetic variation in natural populations: patterns and theory. *Theoretical Population Biology*, 13:121-177.

## NORRIS, A.T., D. G. BRADLEY AND E. P. CUNNINGHAM

1999. Microsatellite genetic variation between and within farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Aquaculture*, 180: 247-264.

## PÉREZ, J.

1996. *Mejoramiento Genético en Acuicultura.* Universidad de Oriente. Instituto Oceanográfico de Venezuela. Cumana, Venezuela. 179 p.

## POMPA, L. A Y J. E. PÉREZ

1995. Estudio sobre la composición genética de dos especies de coporo: *Prochilodus rubrotaeniatus* y *P. Mariae*. Memorias. III Encuentro Nacional de Acuicultura. Táchira, Venezuela: p. 139.

## SHAKLEE, J. B., F. W. ALLENDORF, D. C. MORIZOT AND G. S. WHITT

1990. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119:2-15.

## SHAW, C. R. AND R. PRASAD

1970. Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. *Biochemical Genetics*, 4:297-320.

## SODSUK, P. K.

1993. Molecular genetics and systematics of Tilapiine Cichlids using allozymes and morphological characters, PhD thesis. University of Stirling, Stirling, UK. 268 p.

## SODSUK, P. AND B. J. MCANDREW

1991. Molecular systematics of three tilapiine genera *Tilapia*, *Sarotherodon* and *Oreochromis* using allozyme data. *Journal of Fish Biology*, 39:301-308.

## SWOFFORD, D.L. AND R.B. SELANDER

1989. BIOSYS-1: a Computer Program for the Analysis of Allelic Variation in Population Genetic and Biochemical Systematics, Release 1.7. Urbana IL: University of Illinois. Illinois Natural History Survey. 43p.

## TAVE, D.

1999. Inbreeding and brood stock management. Fisheries Technical Paper 392. Rome, FAO 122 p.

## VAN DER BANK, F. H., J. P. GROBLER AND H. H. DU PREEZ

1992. A comparative biochemical genetic study of three populations of domesticated and wild African catfish (*Clarias gariepinus*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 101(B): 387-390.

## WARD, R.D., M. WOODWARK AND D. O. F. SKJBINSKI

1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater and anadromous fish. *Journal of Fish Biology*, 44, 213-232