

Diversidad y estructura genética poblacional del langostino argentino (*Pleoticus muelleri*) mediante el análisis de secuencias de ADN mitocondrialde región control

Genetic diversity and population structure of the argentine shrimp (*Pleoticus muelleri*) employing analysis of mitochondrial control region sequences

Valeria C. Marcucci, Estefanía S. Gesto, Bibiana Rogel, Melisa Sazatornil, Juan Carlos Braccalenti, Pedro San Martin Prata y Pedro De Carli
valeriamarcucci@hotmail.es

Universidad Nacional de la Patagonia Austral – Unidad Académica Río Gallegos
Departamento de Ciencias Exactas y Naturales
Campus Universitario - Río Gallegos - Santa Cruz - Argentina

Recibido: 31/10/2017 Aceptado: 20/12/2017

RESUMEN

El langostino argentino (*Pleoticus muelleri*) se distribuye a lo largo de las costas del Océano Atlántico Sudoccidental, entre los 20°y 40° de Latitud S. En Argentina constituye en la actualidad uno de los recursos de mayor importancia para la actividad pesquera. En la década de 1980 comienza su pesca en Patagonia, y a partir de la década de 1990, casi la totalidad del desembarque declarado de esta especie proviene de la pesquería patagónica (96%). El elevado valor comercial de este crustáceo en los mercados internacionales lo ha situado como uno de los principales productos de exportación pesquera argentina, representando una participación del 58,4% del total de exportaciones del sector, con un ingreso anual superior a los 1.000 millones de dólares estadounidenses (DEP-SPyA, 2017).

En la actualidad, no se dispone de una caracterización genética del langostino (*P.muelleri*). Contar con la misma podría aumentar la plus valía del producto de exportación, y no se correría el riesgo de que se vea comprometida su comercialización en el futuro en un mercado competitivo, que demanda certificaciones que apliquen los últimos avances tecnológicos disponibles en términos de trazabilidad.

En este trabajo se analizaron 184 secuencia de la región control de ADN mitocondrial de 8 sitios de muestreos localizados a lo largo de su distribución geográfica. Se encontraron 82 haplotipos diferentes, siendo Rio Grande do Sul las mas variable ($Hd=0,983$) y Rio de Janeiro la menos variable ($Hd=0,849$). Los índices analizados indican que *P. muelleri* es una gran población panmíctica con un alto grado de flujo génico.

Palabras clave: pesquería; genética poblacional; crustáceos; Mar Argentino

ABSTRACT

The Argentine shrimp (*Pleoticus muelleri*) is distributed along the coasts of the South West Atlantic Ocean, between 20° and 40° Latitude S. In Argentina, it is currently one of the most important resources for fishing activity. In the 1980s fishing began in Patagonia, and since the 1990s, almost all of the reported landings of this species have come from the Patagonian



fishery (96%). The high commercial value of this crustacean in the international markets has placed it as one of the main products of Argentine fishing exports, representing a 58.4% share of the total exports of the sector, with an annual income of over 1 billion US Dollars (DEP-SPyA, 2017).

At present, there is no genetic characterization of the argentinian shrimp (*P. muelleri*). Having this could increase the value of the export product, and would not run the risk of future marketing being compromised in a competitive market, requiring certifications that apply the latest technological advances available in terms of traceability.

In this work we analyzed the sequences of mitochondrial DNA control region of 8 sampling sites located along its geographic distribution. We found 82 different haplotypes, being Rio Grande do Sul the most variable ($Hd = 0.983$) and Rio de Janeiro the least variable ($Hd = 0.849$). The analyzed indexes indicate that *P. muelleri* is a large panmictic population with a high degree of gene flow.

Key words: fishery; population genetic; crustacean; Mar Argentino

INTRODUCCIÓN

El langostino argentino *Pleoticus muelleri* (Bate, 1888) se distribuye a lo largo de las costas del Océano Atlántico desde Espíritu Santo, Brasil (20° S), hasta las costas de Santa Cruz, Argentina (50° S) (Boschi *et al.*, 1992). Es sin dudas uno de los recursos de mayor importancia para la historia del desarrollo de la actividad pesquera en Argentina. En la década de 1980 dicha actividad da inicio en Patagonia, y a partir de la década de 1990, casi la totalidad (96%) del desembarque declarado de esta especie proviene de la pesquería patagónica. El elevado valor comercial de este crustáceo en los mercados internacionales lo ha situado como uno de los principales productos de exportación pesquera argentina, representando para el año 2016 el 58,4% del total de exportaciones del sector, y un ingreso anual superior a los 1.000 millones de dólares estadounidenses (DEP-SPyA, 2017).

La investigación del recurso se inicia en el litoral patagónico en la década de 1980 junto con el desarrollo de la pesquería. En el año 1984 la provincia de Santa Cruz establece la primera zona de veda total en Mazarredo al sur del Golfo San Jorge, prohibiendo la actividad de pesca en un área delimitada para proteger los fondos de cría y crecimiento de langostino. En el año 1988 las provincias de Chubut y Santa Cruz firman un Convenio de Administración Conjunta declarando al Golfo San Jorge como una unidad biológica y económica para la explotación del recurso langostino, y en la década de 1990 la Subsecretaría de Pesca de Santa Cruz estableció un sistema de manejo adaptativo, mediante el empleo de áreas de veda dinámicas con el objetivo de evitar la sobrepesca del crecimiento. Las capturas anuales de langostino presentan importantes variaciones en sus números, con mínimos en los años 1987, 1995 y 2005 (Fischbach *et al.*, 2006). A partir del año 2008, con una captura total anual de 47.400 t, la actividad comienza a concentrar su capacidad pesquera en aguas de jurisdicción nacional y se inicia un proceso de reducción del esfuerzo pesquero en aguas del Golfo San Jorge. De ahí en más, las capturas totales se incrementan anualmente de manera sostenida, hasta alcanzar en el año 2016 un total de 172.800 t (MINAGRI, 2017).

El conocimiento de la estructura genética poblacional en especies con potencial pesquero como el langostino patagónico, es particularmente importante para su manejo y conservación. En especies pelágicas y demersales se ha encontrado una débil estructuración genética poblacional, incluso a través de grandes distancias geográficas (Ward *et al.*, 1994). En el caso del langostino, los huevos se liberan al mar, y el desarrollo larval comienza con una larva nauplius simple, continuando con las protozoas y mysis, hasta llegar a postlarva (Iorio *et al.*,

1990). Los huevos tienden a ser bentónicos pero las larvas son planctónicas, y suposición en la columna de agua varía según la luminosidad, turbulencia y transparencia (Boschi, 1989). En aguas marinas abiertas, sin aparentes barreras para la migración, especies con alta capacidad de dispersión y tamaños poblacionales grandes, podrían representar idealmente una única población genéticamente homogénea (panmíctica) con un alto flujo genético (Machado Schiaffino *et al.*, 2011; Palumbi, 1994). Sin embargo, Machado Schiaffino y colaboradores (2011) menciona que organismos con gran capacidad de dispersión, pueden exhibir una estructura genética poblacional determinada por el ambiente o por la historia de vida de la especie.

A partir de la información biológica y pesquera de patagonia se propuso la diferenciación de la población en tres unidades ecológico extractivas: litoral de Rawson, norte del Golfo San Jorge y sur del Golfo San Jorge (De Carli *et al.*, 2012).

El único estudio de distribución de la variabilidad genética para esta especie (De Carli, 2012) fue insuficiente para poner a prueba la existencia de estructuración genética, ya que sólo se investigó para una región del gen citocromo oxidasa subunidad I (COI) de individuos pertenecientes a localidades en el extremo sur de su rango de distribución.

El gen mitocondrial de la región control resulta ser un marcador altamente polimórfico, ideal para el estudio de estructura genética poblacional y se caracteriza por poseer regiones con tasa de evolución rápida (Machado Schiaffino *et al.*, 2009), y ha demostrado ser útil para analizar las relaciones de taxones que divergieron recientemente, como entre las poblaciones o especies estrechamente relacionadas (Stepien y Kocher, 1997).

En este estudio se analizó la variabilidad genética del langostino *P.muelleri* en toda su área de distribución geográfica mediante el análisis de un fragmento de ADN mitocondrial correspondiente al extremo 5' del gen región control (CR), con la finalidad de aportar conocimiento de base acerca de su diversidad genética y diferenciación poblacional, que pueda ser utilizado para diseñar estrategias de manejo sustentable y conservación.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio abarcó el área de distribución geográfica del langostino argentino, desde la provincia de Santa Cruz (Argentina) hasta el estado de Río de Janeiro (Brasil). El muestreo de ejemplares de langostino para su análisis genético se realizó a partir de las capturas obtenidas por buques pesqueros comerciales en ocho estaciones de muestreo (Figura 1): cuatro en Argentina: Sur del Golfo San Jorge (SG), Norte del Golfo San Jorge (NG), litoral de Rawson (RW), Golfo San Matías (SM), Punta del Diablo en Uruguay (UR), y tres en Brasil: Rio Grande do Sul (RG), Santa Catarina (SC) y Rio de Janeiro (RJ). A cada ejemplar se le registró sexo y estado reproductivo, longitud del cefalotorax (a 0,1 mm), y se conservó tejido muscular del abdomen en etanol al 96% para la extracción de ADN.

Para la extracción de ADN total se utilizó el protocolo salino modificado a partir de Aljanabi y Martínez (1997). Se amplificó un fragmento de ADN mitocondrial comprendido entre el extremo 3' del gen de ARN ribosómico subunidad 12S, y el extremo 5' del gen región control, para ello se utilizaron los cebadores FOR690: 5'-GCTGCTGGCACAAATTTAGC-3' y REV1900: (5'-CCTTTTTCAGGCACTTCATT-3' (San Martín Prata, 2017). La reacción en cadena de la polimerasa se llevó a cabo en un termociclador MultiGene™ OptiMax (LabNet) según especificaciones del fabricante (Taq Pegasus de PB-L, Quilmes, Argentina). El protocolo de PCR consistió en una desnaturalización inicial de 94°C por 60 s; seguida de 42 ciclos de desnaturalización a 94°C por 10 s, hibridación a 55°C por 45 s y una extensión a 68°C por 75 s, seguido de una extensión final a 68°C por 5 minutos. El producto de la amplificación fue analizado mediante electroforesis en gel de agarosa al 1% y purificados mediante kit comercial de columna (ADN Clean-up de PB-L, Quilmes, Argentina). La

reacción de secuenciación se realizó mediante electroforesis capilar automática en laboratorio Macrogen Inc. Korea.

La secuencia de CR fue confirmada por alineamiento con genomas mitocondriales completos de especies de peneidos disponibles en la base de datos GenBank. Se realizó el recorte, alineamiento y edición mediante Geneious 10.2 (Kearse *et al.*, 2012) y MEGA 7.0 (Kumaret *al.*, 2016), eliminando el segmento correspondiente al gen de ARNr 12S ubicado en el extremo 5' del producto de amplificación. Los análisis se realizaron en función de un fragmento de 616 pb obtenido de 184 individuos. La diversidad genética (H_d), diversidad nucleotídica (π), número de sitios segregantes (s), número de haplotipos (h) y promedio de diferencia de nucleótidos (k), test de neutralidad y demografía histórica se calculó con DnaSP5.0 (Librado y Rozas, 2009).

Se calculó el índice F_{st} (Wright, 1965) para analizar las diferencias genéticas de a pares entre localidades utilizando Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010). A partir de los valores de F_{st} entre sitios, se agruparon y se realizó el análisis de varianza molecular (AMOVA) para probar divisiones geográficas entre las muestras.

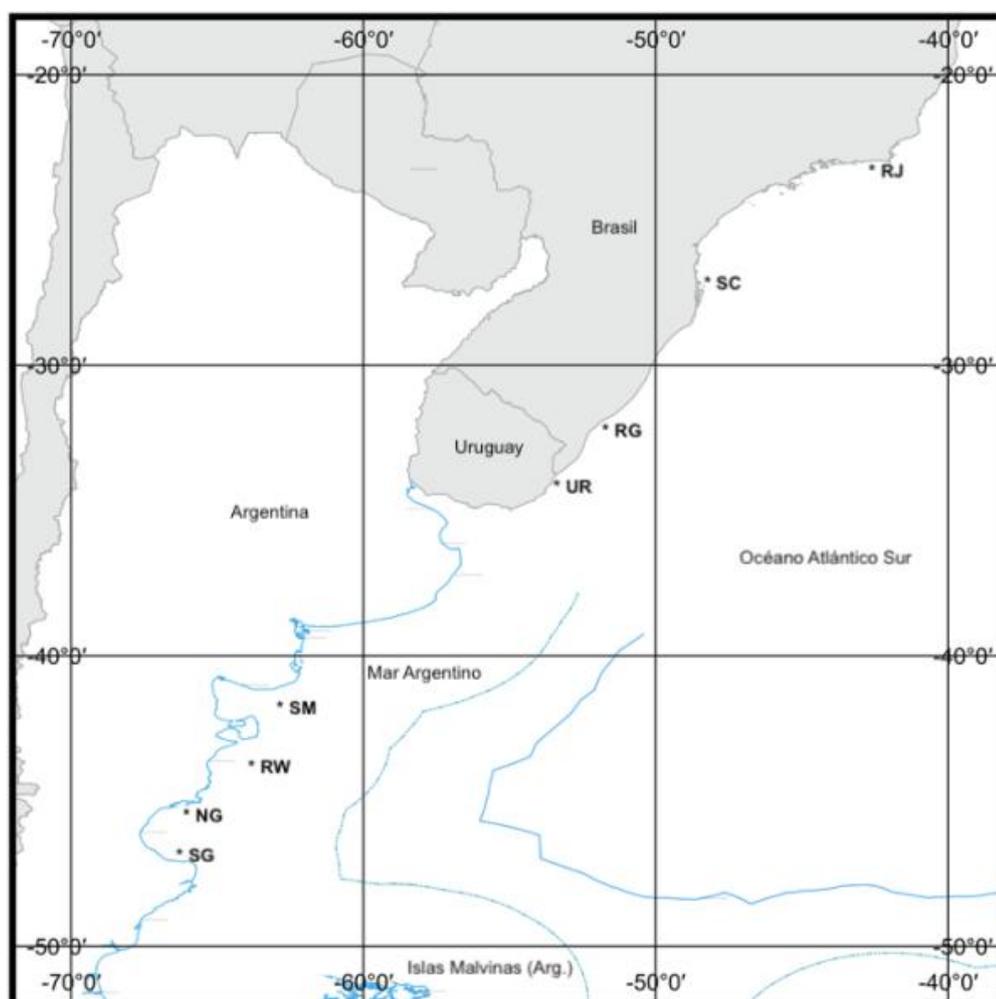


Figura 1 – Sitios de muestreo de *Pleoticus muelleri* en el Océano Atlántico Sudoccidental (RJ: Río de Janeiro, SC: Itajaí - Santa Catarina, RG: Río Grande, UR: Punta del Diablo – Uruguay, SM: Golfo San Matías, RW: Rawson, NG: Norte del Golfo San Jorge, SG: Sur del Golfo San Jorge).

Para probar la hipótesis de que todas las mutaciones observadas en los haplotipos son selectivamente neutrales, se utilizó la prueba de Tajima (Tajima, 1989) y de Fu (Fu, 1997). También se utilizó la prueba R_2 de Ramos-Onsins y Rozas (2002), que emplea la teoría de coalescencia y se basa en el número de mutaciones únicas (singleton), el número promedio de diferencias nucleotídicas y el número de sitios segregantes.

Para corroborar la hipótesis de una expansión poblacional, se utilizó la distribución de las diferencias por pares entre las secuencias (mismatch), con los programas Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010) y DnaSP (Librado y Rozas, 2009).

Se realizó un análisis de redes de expansión mínima entre haplotipos, utilizando el método de unión por la mediana (Bandelt *et al.*, 1999) implementado en el programa PopART 4.7.

RESULTADOS

Como resultado de la amplificación de ADN genómico de langostino *Pleoticus muelleri* con los cebadores FOR690 y REV1900 se obtuvieron productos de PCR de aproximadamente 1200 pb. El tamaño final de la secuencias para el análisis, luego de su edición y recorte, se consensó en 616 pb correspondientes a la región control y de buena calidad ($Q > 20$), sin incluir ningún gap.

La composición nucleotídica del fragmento analizado indica que es una secuencia rica en A-T (36,8 % de T, 11,6% de C, 44,1% de A y 7,5% de G) como es usual en este fragmento para varias especies de invertebrados.

Se observaron un total de 58 sitios variables. El promedio de la diferencia en nucleótidos para los ocho sitios de muestreo fue de 3,4 con valores que variaron entre 2,9 (SM) y 3,9 (SG). La diversidad haplotípica (H_d) fue alta para todas las poblaciones, con un promedio de 0,938, con valores que variaron entre 0,849 (RJ) y 0,983 (SC) (Tabla 1).

Tabla 1.- Índices de diversidad genética de secuencias parciales del gen mitocondrial CR de langostino, estimados para cada estación de muestreo (**n**: número de secuencias, **S**: número de sitios polimórficos, **h**: número de haplotipos, **H_d**: diversidad haplotípica, **SD**: desviación estándar, **pi**: diversidad nucleotídica, **Theta**: desde S (Theta-W), **k**: número promedio de diferencias nucleotídicas).

| Estación | Código | n | S | h | H _d | SD | pi (.10 ⁻²) | SD (.10 ⁻²) | Theta (.10 ⁻²) | SD (.10 ⁻²) | k |
|-----------------------|--------|-----|----|----|----------------|-------|----------------------------|----------------------------|-------------------------------|----------------------------|------|
| Brasil | | | | | | | | | | | |
| Rio de Janeiro | RJ | 26 | 15 | 14 | 0,849 | 0,065 | 0,476 | 0,066 | 0,638 | 0,255 | 2,93 |
| Santa Catarina | SC | 22 | 15 | 19 | 0,983 | 0,021 | 0,567 | 0,053 | 0,668 | 0,273 | 3,49 |
| Rio Grande do Sul | RG | 26 | 22 | 18 | 0,942 | 0,034 | 0,573 | 0,060 | 0,936 | 0,351 | 3,53 |
| Uruguay | | | | | | | | | | | |
| Punta del Diablo | UR | 29 | 14 | 17 | 0,916 | 0,040 | 0,519 | 0,050 | 0,579 | 0,231 | 3,19 |
| Argentina | | | | | | | | | | | |
| Golfo San Matías | SM | 10 | 8 | 7 | 0,911 | 0,077 | 0,473 | 0,065 | 0,459 | 0,237 | 2,91 |
| Rawson | RW | 28 | 16 | 17 | 0,950 | 0,024 | 0,494 | 0,045 | 0,667 | 0,261 | 3,04 |
| Norte Golfo San Jorge | NG | 22 | 17 | 17 | 0,974 | 0,022 | 0,625 | 0,064 | 0,757 | 0,303 | 3,85 |
| Sur Golfo San Jorge | SG | 21 | 19 | 14 | 0,933 | 0,040 | 0,638 | 0,065 | 0,857 | 0,339 | 3,93 |
| Total | | 184 | 58 | 82 | 0,938 | 0,012 | 0,552 | 0,021 | 1,626 | 0,214 | 3,40 |

Todos los valores de F_{st} fueron bajos (Tabla 2), en quince de los veintiocho casos posibles de comparaciones los valores fueron negativos, indicando que la variación dentro fue mayor que

la variación entre sitios. Sólo resultaron significativos los valores de F_{st} para los pares de sitios Río de Janeiro con Santa Catarina, Río de Janeiro con Norte del Golfo San Jorge, Santa Catarina con Punta del Diablo, Santa Catarina con Golfo San Matías y Santa Catarina con Sur del Golfo San Jorge, pero los F_{st} resultaron levemente mayores de cero.

A partir de este resultado, se realizó un AMOVA entre los sitios Río de Janeiro, Santa Catarina, y el agrupamiento del resto de los sitios desde el sur de Brasil hasta el Sur del Golfo San Jorge (SUR), que indicó que la variación dentro de las poblaciones contribuye con el 98,25% de la variación total, y que no puede ser detectada ninguna estructura geográfica estadísticamente significativa.

Tablas 2.- Valores de F_{st} por pares de sitios de muestreo de secuencias parciales del gen mitocondrial CR en el langostino argentino (sobre la diagonal se presentan los valores de P y bajo la diagonal los valores de F_{st} , **RJ**: Río de Janeiro, **SC**: Santa Catarina, **RG**: Rio Grande do Sul, **UR**: Punta del Diablo, **SM**: Golfo San Matías, **RW**: litoral de Rawson, **NG**: Norte del Golfo San Jorge, y **SG**: Sur del Golfo San Jorge, *: valores de $p < 0,05$).

| | RJ | SC | RG | UR | SM | RW | NG | SG |
|-----------|--------------|---------------|-----------|---------------|---------------|-----------|---------------|---------------|
| RJ | - | *0,001 | 0,265 | 0,521 | 0,911 | 0,141 | *0,031 | 0,133 |
| SC | 0,067 | - | 0,188 | *0,008 | *0,030 | 0,061 | 0,768 | *0,021 |
| RG | 0,006 | 0,009 | - | 0,588 | 0,785 | 0,489 | 0,593 | 0,466 |
| UR | -0,004 | 0,034 | -0,048 | - | 0,938 | 0,646 | 0,088 | 0,525 |
| SM | -0,037 | 0,033 | -0,017 | -0,027 | - | 0,858 | 0,590 | 0,568 |
| RW | 0,014 | 0,016 | -0,002 | -0,006 | -0,023 | - | 0,453 | 0,264 |
| NG | 0,037 | -0,005 | -0,005 | 0,017 | -0,008 | -0,001 | - | 0,145 |
| SG | 0,015 | 0,027 | -0,002 | -0,004 | -0,009 | 0,006 | 0,012 | - |

Tabla 3. - Demografía histórica, pruebas de neutralidad de Tajima (D_T), $F_u(F_s)$ Rosas-Onsins y Rozas (R_2 ; p : por análisis de coalescencia).

| | n | D_T | p | F_s | p | R_2 | p |
|------------------------------------|----------|-------------------------|-----------------|-------------------------|----------|-------------------------|-----------------|
| Río de Janeiro | 26 | -0,885 | 0,19 | -6,470 | <0,001 | 0,083 | 0,09 |
| Santa Catarina | 22 | -0,544 | 0,33 | -17,015 | <0,001 | 0,097 | 0,17 |
| Al sur de Rio Grande do Sul | 136 | -1,954 | <0,05 | -81,101 | <0,01 | 0,030 | <0,01 |
| Total | 184 | -1,999 | <0,05 | -34,262 | <0,01 | 0,027 | <0,01 |

Al realizar el agrupamiento de los sitios desde el sur de Brasil hasta el Sur del Golfo San Jorge, los estadísticos de neutralidad D_T de Tajima y F_s de Fu resultaron ambos negativos y significativos ($D_T = -1,954$, $P < 0,01$; $F_s = -81,101$, $P < 0,01$), al igual que considerando la totalidad de la población ($D_T = -1,999$, $P < 0,01$; $F_s = -34,262$, $P < 0,01$). Los valores negativos y significativos indican una desviación de la neutralidad, debido a un exceso de polimorfismo de baja frecuencia.

Los test de neutralidad D_T de Tajima y F_s de Fu, fueron desarrollados para medir el efecto que tienen los cambios demográficos de las poblaciones sobre las secuencias de ADN. Los análisis mostraron que en los sitios RJ y SC, ambos test F_s de Fu y D_T de Tajima tuvieron valores no significativos (Tabla 3), indicando que las mutaciones producidas no favorecen ni desfavorecen al organismo y por lo tanto no se ejerce presión de selección sobre ellas.

El análisis de la distribución mismatch no mostró diferencias significativas respecto a la distribución unimodal esperada para una población que ha sufrido una expansión demográfica reciente (Figura 2, Tabla 4).

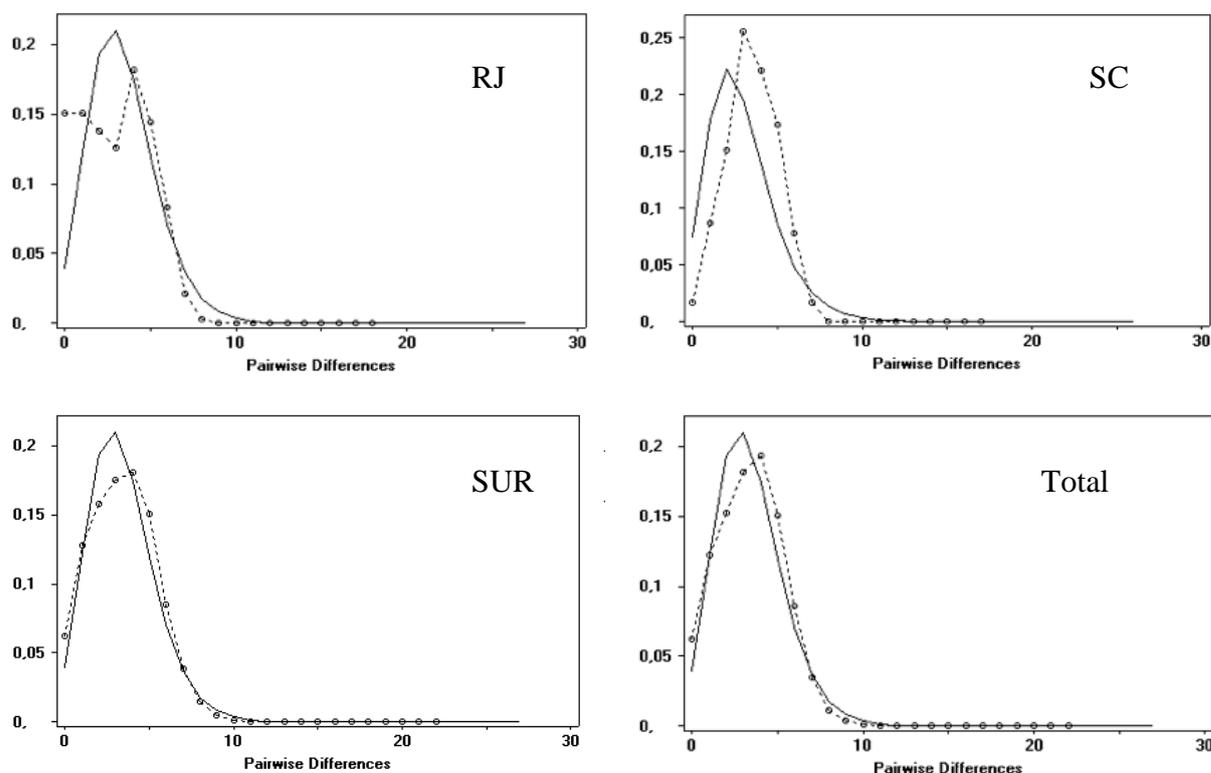


Figura 2. - Distribución de diferencias pareadas (*mismatch*) de secuencias de región control para *P. muelleri* (con línea sólida se representa la distribución esperada y con la línea punteada la observada), para los sitios Río de Janeiro (RJ), Santa Catarina (SC) y el resto de los sitios al sur de éstos (SUR), y para toda la población.

Tabla 4.—Análisis de distribución de las diferencias por pares de secuencias o mismatch (*SSD*: suma de cuadrados de las desviaciones, *r*: índice de irregularidad, *p*: valor de significancia mayor que 0,05 para aceptar la hipótesis de poblaciones en expansión, θ_0 : teta inicial, θ_f : teta final, τ : tiempo desde la expansión expresado en unidades de tiempo mutacional).

| | <i>SSD</i> | <i>p</i> | <i>r</i> | <i>p</i> | θ_0 | θ_f | τ |
|--|------------|----------|----------|----------|------------|------------|--------|
| Rio de Janeiro | 0,0050 | 0,84 | 0,0126 | 0,99 | 0,000 | 6,52 | 4,4 |
| Santa Catarina | 0,0064 | 0,12 | 0,0363 | 0,11 | 0,000 | 3.414,98 | 3,5 |
| Al sur de Rio Grande do Sul (SUR) | 0,0011 | 0,71 | 0,0136 | 0,75 | 0,017 | 18,05 | 3,9 |
| Total | 0,0013 | 0,55 | 0,0148 | 0,65 | 0,002 | 21,02 | 3,9 |

Para determinar el tiempo real desde la expansión poblacional se empleó el valor de tau (τ) del CR, el cual fue de 3,9 (IC al 95%: 1,9–5,7). Considerando el tiempo generacional del langostino de 2 años y una tasa mutacional de CR para peneidos de 19%/millones de años (McMillen-Jackson & Bert, 2003), la estimación del tiempo en el que se inició la expansión

poblacional fue de aproximadamente 8.000 (4.000 – 12.000) años atrás. Los valores de θ_0 y θ_1 resultaron de 0,0 (IC al 95%: 0,000–1,835) y 21,015 (IC al 95%: 7,907 – 245,712) respectivamente, a partir de los cuales es posible estimar el tamaño efectivo de la población al inicio de la expansión (N_0) como 0,00 (IC al 95%: 0,00 – $3,92 \times 10^3$), y actual (N_1) como $4,49 \times 10^4$ (IC al 95%: $1,69 \times 10^4$ – $5,25 \times 10^5$).

En la Figura 3 se representada la red de haplotipos para las 8 poblaciones estudiadas. Puede apreciarse un fuerte flujo génico entre las poblaciones, por lo que no habría una agrupación por su localización geográfica.

CONCLUSIONES

El conocimiento del grado de variabilidad y estructura de las poblaciones a partir del uso de herramientas a nivel genético, en donde se emplean análisis de ADN mitocondrial, han permitido explicar las diferencias en los rasgos de historia de vida de las especies, las cuales son observadas en características como las tasas de crecimiento, la fecundidad, la abundancia y distribución espacial, factores que contribuyen a su capacidad de adaptación a largo plazo, la existencia y la resistencia a las perturbaciones antropogénicas y ambientales (Cao y Li, 2016). De ahí que su conocimiento y comprensión resulten de importancia tanto para el avance de la ciencia, como para planear estrategias de aprovechamiento y conservación de las especies y recursos genéticos.

La región control del ADN mitocondrial se utiliza a menudo en estudios de población, debido a su alto nivel de polimorfismo (Lee *et al.*, 1995). Los elevados valores de diversidad haplotípica (H_d) y moderados de diversidad nucleotídica (π) observados en *P. muelleri* (Tabla 1) han sido reportados en varias especies marinas. Esto se ha atribuido a la expansión después de un período de pequeño tamaño efectivo de población, ya que el crecimiento rápido de la población aumenta la retención de nuevas mutaciones (Avise *et al.*, 1984, Watterson, 1984).

Dos factores diferentes, pero no excluyentes, podrían ser responsables de este bajo nivel de divergencia: el flujo genético contemporáneo y el aislamiento reciente. Teóricamente, el flujo genético a razón de unos cuantos individuos por generación sería suficiente para evitar la acumulación de deriva genética significativa entre lugares geográficamente distantes (Hartl y Clark, 1989).

Los valores diversidad haplotípica (H_d), diversidad nucleotídica (π), e índices de neutralidad (D_t , F_s y R_2) para la región control indican que esta población es estable con una historia evolutiva larga o bien que es el resultado del contacto secundario entre poblaciones que fueron aisladas geográficamente y que posteriormente sufrieron un proceso de expansión.

Los análisis de estructura genética de *Pleoticus muelleri* realizados para la región control, dieron a conocer que hay una sola población a lo largo de su distribución, sugiriendo que las diferencias están dadas por variaciones dentro de las poblaciones más no entre poblaciones.

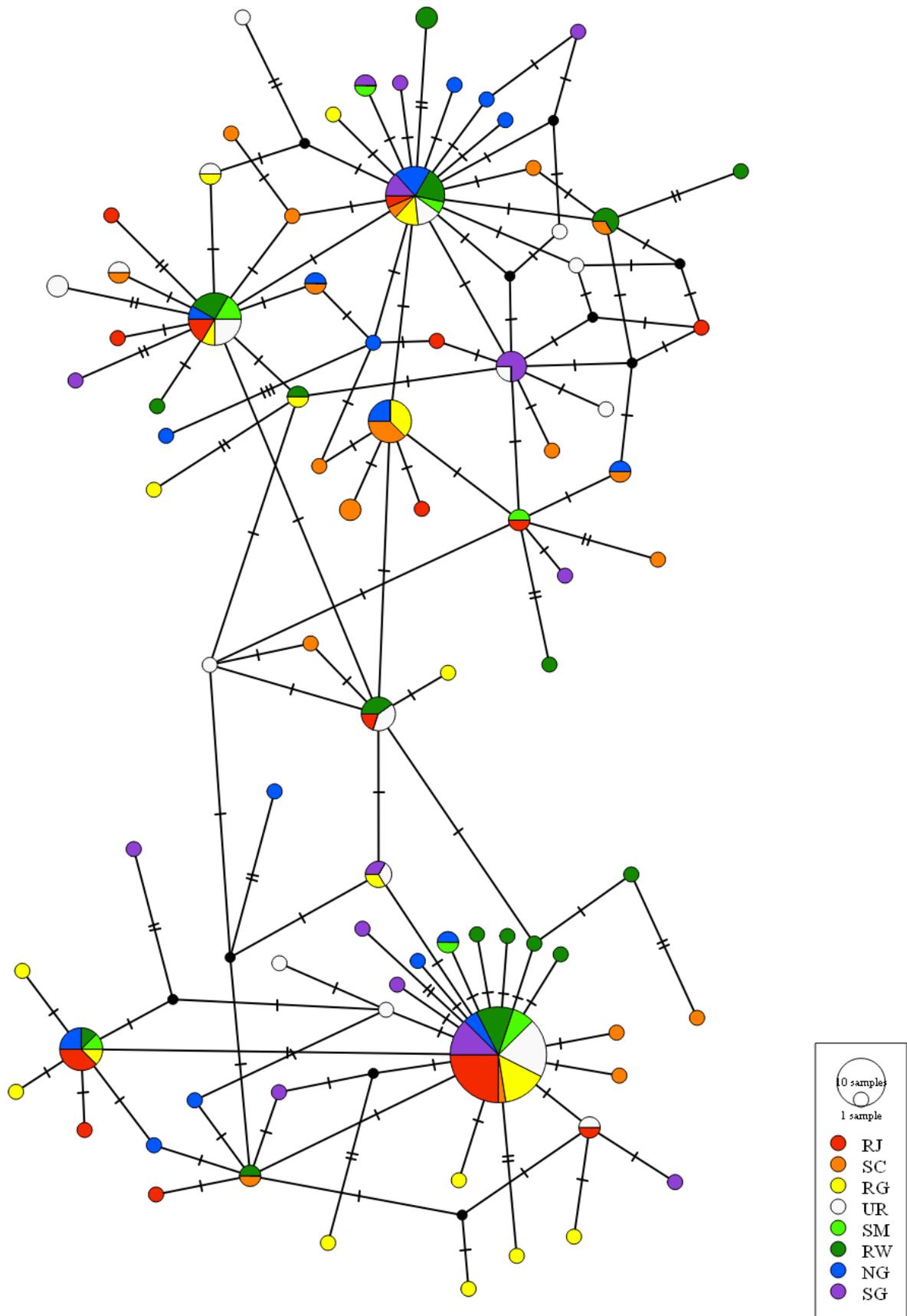


Figura 3. - Red de haplotipos de langostino argentino para las 8 poblaciones mediante *median joining* (Bandelt *et al.*, 1999). El tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia.

El hecho de que exista cierta diferencia entre Santa Catarina con el resto de los sitios muestreados, puede deberse a la existencia de un sistema oceanográfico que actúa en el Atlántico suroeste con la presencia estacional del Agua Central del Atlántico Sur (SACW), dando lugar a la afloración Cabo Frio, que se extiende desde los 23° a los 29° de latitud S (Silveira *et al.*, 2004), y la creación de una barrera biogeográfica conspicua en el Atlántico Suroccidental (Santos *et al.*, 2006). Esta masa de agua transporta un agua fría y rica en nitratos hacia la costa (Acha *et al.*, 2004), alterando las condiciones físicas y aumentando las concentraciones de nutrientes del agua (Valentin, 1984). Sin embargo, la región control al presentar una alta diversidad haplotípica, muchos de los haplotipos se muestran con baja frecuencia, dando un alto porcentaje de haplotipos únicos. Esto es debido probablemente a la alta variabilidad de esta región del ADN mitocondrial sumado a tamaños poblacionales grandes. Al no existir una barrera claramente establecida entre Santa Catarina y con diferencias que son levemente significativas se puede decir que nos hallamos frente a una población panmíctica, es decir, una comunidad de intercambio genético en la que existe apareamiento aleatorio. Así mismo, los índices de fijación F_{st} no dieron cuenta de una variación significativa entre localidades, resultando en que esta especie no muestra un patrón de distribución geográfico selectivo.

Los resultados obtenidos a partir de la red de haplotipos son concordantes con los de F_{st} . Este fenómeno puede ser comúnmente atribuido a los altos niveles de flujo genético como resultado de una gran habilidad de dispersión de las especies propias de ambientes marinos y el hecho de que las áreas marinas son hábitats casi ilimitados y por lo tanto, tiene lugar un constante intercambio de migrantes (Machado Schiaffino *et al.*, 2011).

En algunas especies de peneidos, como es el caso de *Fenneropenaeus chinensis*, con el estudio de marcadores mitocondriales como Región Control fue suficiente para establecer la existencia de estructura genética (Zhang *et al.*, 2012; Wanga *et al.* 2014). En otras, tales como *Litopenaeus schmitti*, fue necesario el estudio de marcadores microsatélites para lograrlo (Maggioni *et al.* 2003; Borell *et al.*, 2004). Por esto, se puede decir que aunque las poblaciones analizadas de *P. muelleri* no presenten una clara estructuración genética con el marcador mitocondrial utilizado, no quiere decir que no exista. Para corroborar estos resultados y poner a prueba la existencia de diferencias entre los sitios geográficos analizados se tendrían que estudiar marcadores moleculares que habitualmente presentan mayor variabilidad, como los ya mencionados microsatélites de ADN nuclear.

AGRADECIMIENTOS

Esta publicación es resultado del trabajo llevado a cabo por el grupo de investigación de genética de poblaciones de la UNPA UARG, gracias al aporte de los subsidios PFIPO-COFECYT SC05/2009, PI UNPA 29/A330 y PDTS UNPA 29/A381, y la beca de investigación para estudiantes de posgrado UNPA.

BIBLIOGRAFÍA

ACHA, E.M., MIANZAN, H.W., GUERRERO, R.M., FAVERO, M.y BAVA J. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South American physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*. 44, 83-105. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.09.005>



- ALJANABI, S.M. y MARTINEZ, I. (1997). Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*. 25(22), 4692-4693. <https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
- AVISE, J.C., NEIGEL, J.E. y ARNOLD, J. (1984). Demographic influences on mitochondrial DNA lineage survivorship in animal populations. *J Mol Evol* 20, 99-105. <https://doi.org/10.1007/BF02257369>
- BANDELT, H., FORSTER, P. y RÖHL, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*. 16(1), 37-48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- BORRELL, Y., ESPINOSA, G., ROMO, J., BLANCO, G., VÁZQUEZ, E., & SÁNCHEZ, J. A. (2004). DNA microsatellite variability and genetic differentiation among natural populations of the Cuban white shrimp *Litopenaeus schmitti*. *Marine Biology*, 144(2), 327-333. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1198-1>
- BOSCHI, E.E. (1989). *Biología pesquera del langostino del litoral patagónico de Argentina (Pleoticus muelleri)*. Contribución Instituto Nacional de Desarrollo Pesquero (INIDEP) N° 646. Mar del Plata, Argentina. 71 pp.
- BOSCHI, E.E., FISCHBACH, C.E. y IORIO, M.I. (1992). Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo*. 10, 7-94.
- CAO, Y.Y. y LI, Z.B. (2016). Genetic diversity and population structure of *Fenneropenaeus penicillatus* determined by mitochondrial DNA analyses. *Genetics and Molecular Research*. 15(3), gmr.15038503.. <https://doi.org/10.4238/gmr.15038503>
- DE CARLI, P. (2012). *Pesquería del langostino (Pleoticus muelleri, Bate 1888) en patagonia argentina: estructura genética poblacional y manejo sustentable*. Tesis de Maestría. Universidad de Magallanes. Punta Arenas, Chile.
- DE CARLI, P., BRACCALENTI, J.C., GARCIA DE LEON, F.J. y ACUÑA GOMEZ E.P. (2012) La pesquería del langostino argentino *Pleoticus muelleri* (Crustacea: Penaeidae) en patagonia, ¿un único stock? *Anales Instituto de la Patagonia (Chile)*. 40(2), 102-112. <https://doi.org/10.4067/S0718-686X2012000200009>
- DEP-SPyA (2017). *Exportaciones pesqueras: comportamiento de los principales mercados*. Dirección de Economía Pesquera. Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Argentina. 20 pp.
- EXCOFFIER, L. y LISCHER H.E.L. (2010) Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. 10: 564-567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- FISCHBACH, C., DE LA GARZA, J. y BERTUCHE, D. (2006). *La pesquería del langostino patagónico 1991-2005*. Inf. Téc. INIDEP N° 3. 21 pp. Mar del Plata. Argentina.
- FU Y.X. (1997). Statistical test of neutrality of mutation against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*. 147, 915-925.
- HARTL, D.L. y CLARK, A.G. (1989). *Principles of Population Genetics*. 3rd edition. Sinauer, Sunderland, 682 pp.
- IORIO, M.I., SCELZO M.A. Y BOSCHI, E.E. (1990). Desarrollo larval y post-larval del langostino *Pleoticus muelleri* Bate, 1888 (Crustacea, Decapoda, Solenoceridae). *Scientia Marina*. 54(4), 329-341.
- KEARSE, M., MOIR, R., WILSON, A., STONES-HAVAS, S., CHEUNG, M., STURROCK, S., BUXTON, S., COOPER, A., MARKOWITZ, S., DURAN, C., THIERER, T., ASHTON, B., MENTJIES, P. y DRUMMOND, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*. 28(12), 1647-1649. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>

- KUMAR, S., STECHER, G. y TAMURA, K. (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*. 33, 1870-1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- LEE, W.J., CONROY, J., HOWELL, W.H. y KOCHER, T.D. (1995). Structure and evolution of teleost mitochondrial control regions. *J Mol Evol.* 41, 58-66. <https://doi.org/10.1007/BF00174041>
- LIBRADO, P. y ROZAS J. (2009). DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics.* 25, 1451-1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- LIU, P., MENG, X.H., KONG, J., ZHUANG, Z.M., MA, C.Y. y WANG, Q.Y. (2004). Genetic diversity analysis of *Penaeus chinensis* by microsatellite DNA. *Pro. Nat. Sci.* 14(3), 333-338.
- MACHADO SCHIAFFINO, G., CAMPO, D. y GARCIA VAZQUEZ, E. (2009). Strong genetic differentiation of the Austral hake (*Merluccius australis*) across the species range. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 53(1), 351-356. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.02.017>
- MACHADO SCHIAFFINO, G., JUANES, F. y GARCIA VAZQUEZ, E. (2011). Identifying unique populations in long-dispersal marine species: Gulfs as priority conservation areas. *Biological Conservation.* 144(1), 330-338. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.010>
- MAGGIONI, R., ROGERS, A. D., & MACLEAN, N. (2003). Population structure of *Litopenaeus schmitti* (Decapoda: Penaeidae) from the Brazilian coast identified using six polymorphic microsatellite loci. *Molecular Ecology*, 12(12), 3213-3217. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01987.x>
- MCMILLEN-JACKSON, A.L. y BERT, T.M. (2004). Genetic diversity in the mtDNA control region and population structure in the pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum*. *Journal of Crustacean Biology.* 24, 101-109. <https://doi.org/10.1651/C-2372>
- MINAGRI. (2017). *Desembarques de pesca marítima*. Subsecretaría de Pesca y Acuicultura. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Nación Argentina, en: http://www.agroindustria.gob.ar/sitio/areas/pesca_maritima/informes/economia/index.php.
- PALUMBI, S.R. (1994). Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 25(1), 547-572. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002555>
- RAMOS ONSINS S.E. y ROZAS J. (2002). Statistical properties of new neutrality test against population growth. *Molecular Biology and Evolution.* 19, 2092-2100. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a004034>
- SAN MARTIN PRATA, P.F. (2017). *Ocorrência do neuropigmento lipofuscina e estrutura populacional do camarão vermelho *Pleoticus muelleri* (Decapoda: Solenoceridae) no Atlântico Sul Ocidental*. Tesis de Doctorado. Universidade Federal do Rio Grande, Brasil.
- SANTOS, S., HRBEK, T., FARIAS, I.P., SCHNEIDER, H. y SAMPAIO, I. (2006). Population genetic structuring of the king weakfish *Macrodon ancylodon* (Scianidae) in Atlantic Coastal Waters of South America: deep genetic divergence without morphological change. *Molecular Ecology.* 15, 4361-4373. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03108.x>
- SILVEIRA, I.C.A., SCHMIDT, A.C.K., CAMPOS, E.J.D., GODOI, S.S. y IKEDA, Y. (2000). A Corrente do Brasil ao largo da costa leste brasileira. *Bull. Inst. Paul. Oceanogr.* 48(2), 171-183.

- STEPIEN, C.A. y KOCHER, T.D. (1997). *Molecules and morphology in studies of fish evolution*. En: Kocher, T.D. y Stepien, C.A. (eds.). *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press, San Diego, 1-11 pp. <https://doi.org/10.1016/B978-012417540-2/50002-6>
- TAJIMA, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. 123, 585-595.
- VALENTIN, J.L. (1984). Analyses des parameters hydrobiologiques dans la remontée de Cabo Frio (Brasil). *Marine Biology*. 82, 259-276. <https://doi.org/10.1007/BF00392407>
- WANGA, L., YANGA, J., SUNA, M., YANGA, C., CUIA, Z., JANGC, I. K., & SONGA, L. (2014). The genetic diversity and differentiation of shrimp *Fenneropenaeus chinensis* in the Yellow Sea revealed by polymorphism in control region of mitochondrial DNA. *ISJ*, 11, 309-318.
- WARD, R.D., WOODWARK, M. y SKIBINSKI, D.O.F. (1994). A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *Journal of Fish Biology*. 44(2), 213-232. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb01200.x>
- WATTERSON, G.A. (1984). Allele frequencies after a bottleneck. *Theoretical Population Biology*. 26, 387-407. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(84\)90042-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(84)90042-X)
- WRIGHT, S. (1965). The interpretation of population structure by F- statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*. 19, 395-420. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1965.tb01731.x>
- ZHANG, H., LI, P., GAO, T., ZHUANG, Z., & JIN, X. (2012). Structure of mitochondrial DNA control region of *Fenneropenaeus chinensis* and phylogenetic relationship among different populations. *Mitochondrial DNA*, 23(3), 216-222. <https://doi.org/10.3109/19401736.2012.668896>