

## EVIDENCIA DE LA ESTABILIDAD CARIOTÍPICA DURANTE LA DIVERGENCIA EVOLUTIVA ENTRE *Paralabrax maculatofasciatus* Y *P. nebulifer* (PERCIFORMES: SERRANIDAE)

Martínez-Brown, J. M.<sup>1</sup>, J. D. Medel-Narváez<sup>1</sup>,  
N. K. Hernández-Ibarra<sup>2</sup> & J. L. Ortiz-Galindo<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Biología Experimental, CICIMAR-IPN, Av. Instituto Politécnico Nacional, Col. Playa Palo de Santa Rita S/N, C.P. 23096, La Paz, Baja California Sur, México. <sup>2</sup>Departamento de Acuicultura, CIIDIR-IPN, Unidad Sinaloa, Bulevar Juan de Dios Bátiz Paredes 250, C. P. 81101, Guasave, Sinaloa, México. email: paralabrax2004@yahoo.com.mx.

**RESUMEN.** La información sobre la estructura cromosómica es básica dentro del conocimiento biológico de cualquier especie y fundamental para la comprensión de fenómenos citogenéticos que subyacen a procesos fisiológicos, ontogénicos y evolutivos. En este último ámbito, el conocimiento del grado de similitud de los cromosomas de especies filogenéticamente cercanas complementa la información necesaria para plantear hipótesis causales sobre procesos de divergencia evolutiva. El objetivo del presente estudio fue determinar la similitud citogenética entre *Paralabrax maculatofasciatus* y *P. nebulifer*, especies filogenéticamente cercanas que se distribuyen en el Pacífico oriental, mediante la comparación del número, tipo y tamaño de los cromosomas. El examen de células mitóticas de eleuteroembriones en ambas especies mostró un cariotipo constituido por 48 cromosomas acrocéntricos ( $2n = 48A$ ; número fundamental = 48), sin la presencia de cromosomas heteromórficos. No se detectaron diferencias significativas entre especies, tanto en el tamaño promedio, como en la longitud relativa (LR) de los pares cromosómicos homeólogos que presentaron un valor máximo de 4  $\mu\text{m}$  (LR = 5.5 %; par 1) y un mínimo de 1.7  $\mu\text{m}$  (LR = 2.3 %; par 24). Este cariotipo es considerado ancestral dentro del Orden Perciformes y está presente en la mayoría de las especies de la Familia Serranidae. Con base en estos resultados se sustenta la hipótesis de que la divergencia evolutiva entre *P. maculatofasciatus* y *P. nebulifer* se originó a través del establecimiento de barreras reproductivas precopulatorias sin alteración cariotípica ni formación de barreras postcopulatorias, tanto precigóticas como postcigóticas.

**Palabras clave:** citogenética, cariotipo, cromosomas, divergencia evolutiva.

### EVIDENCE OF KARYOTYPIC STASIS DURING THE EVOLUTIONARY DIVERGENCE BETWEEN *Paralabrax maculatofasciatus* AND *P. nebulifer* (PERCIFORMES: SERRANIDAE)

**ABSTRACT.** Information on chromosome structure is basic within the biological knowledge of any species and fundamental to the understanding of the cytogenetic phenomena underlying physiological, ontogenic and evolutionary processes. Knowledge on the degree of similarity of chromosomes in phylogenetically close species supplements the necessary information to raise causal hypotheses on the processes of evolutionary divergence. The objective of this study was to determine the cytogenetic similarity between *Paralabrax maculatofasciatus* and *P. nebulifer*, closely (phylogenetically) related species distributed in the Eastern Pacific, by comparing number, type and size of chromosomes of these taxa. The examination of mitotic cells from eleutheroembryos of both species showed a karyotype consisting of 48 acrocentric chromosomes ( $2n = 48A$ ; fundamental number = 48), without the presence of heteromorphic chromosomes. No significant differences between species were observed in size and relative length (RL) of homeologous chromosome pairs which showed maximum and minimum values of 4  $\mu\text{m}$  (RL = 5.5 %; pair 1) and 1.7  $\mu\text{m}$  (RL = 2.3 %; pair 24), respectively. This karyotype is considered ancestral within the Order Perciformes and is present in most of the species of the Family Serranidae. The results found in this study supported the hypothesis that evolutionary divergence between *P. maculatofasciatus* and *P. nebulifer* occurred through the establishment of pre-mating reproductive barriers, without karyotype modification or formation of post-mating barriers, either pre-zygotic or post-zygotic.

**Keywords:** cytogenetics, karyotype, chromosomes, evolutionary divergence.

Martínez-Brown, J. M., J. D. Medel-Narváez, N. K. Hernández-Ibarra & J. L. Ortiz-Galindo. 2012. Evidencia de la estabilidad cariotípica durante la divergencia evolutiva entre *Paralabrax maculatofasciatus* y *P. nebulifer* (Perciformes: Serranidae). *CICIMAR Oceánides*, 27(1): 25-34.

### INTRODUCCIÓN

La Familia Serranidae, una de las ocho familias más diversas de peces teleósteos (Nelson, 2006), está constituida por 526 especies válidas (Eschmeyer, 2011) agrupadas en las subfamilias Serraninae, Anthiinae y Epinephelinae (Kendall, 1984). El Género *Paralabrax* es uno de los 13 géneros que constituyen a la subfamilia Serraninae (Nelson, 2006); conforma un grupo monofilético de distribución anfiamericana (Pondella *et al.*, 2003) compuesto

por nueve especies válidas (Eschmeyer, 2011) divididas en dos grupos filogeográficos: 1) el grupo de Norteamérica, compuesto por *P. clathratus*, *P. auroguttatus*, *P. nebulifer* y *P. maculatofasciatus*, y 2) el grupo de Centro y Sudamérica, conformado por *P. humeralis*, *P. loro*, *P. albomaculatus*, *P. callaensis* y *P. dewegeri* (Pondella *et al.*, 2003).

Del grupo de Norteamérica, *P. maculatofasciatus* y *P. nebulifer* son las especies filogenéticamente más cercanas y derivadas

(Graves *et al.*, 1990; Pondella *et al.*, 2003). *P. maculatofasciatus* se distribuye desde el centro de California, E. U. A., hasta Mazatlán, Sinaloa, México y es una de las especies más conspicuas del noroeste del Golfo de California (Thomson *et al.*, 2000). *P. nebulifer* se distribuye desde el centro de California, E. U. A. hasta Bahía Magdalena, Baja California Sur, México (Miller & Lea, 1972). Ambas especies representan un recurso importante para la pesca ribereña y deportiva a lo largo de su distribución (Heemstra, 1995).

La información sobre la estructura cromosómica es básica dentro del conocimiento biológico de cualquier especie y puede permitir la comprensión de los fenómenos citogenéticos que subyacen a procesos fisiológicos, ontogénicos y evolutivos. En este último campo, el conocimiento del cariotipo y en particular del grado de similitud de la estructura cromosómica, así como la confirmación de la presencia de cromosomas sexuales, complementan la información necesaria para plantear hipótesis causales sobre la divergencia evolutiva de especies filogenéticamente cercanas. Se han efectuado estudios citogenéticos en los que se ha abordado la relación entre la divergencia evolutiva y la cariotípica en especies de las familias Serranidae (Molina *et al.*, 2002), Gerreidae (Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer, 2004), Balistidae, Diodontidae, Tetraodontidae (Sá-Gabriel & Molina, 2005), Lutjanidae (Rocha & Molina, 2008), Pomacanthidae (Takai & Izutsu, 2008), Grammatidae (Molina *et al.*, 2011) y Haemulidae (Neto *et al.*, 2011a y 2011b), entre otras.

Los estudios citogenéticos realizados sobre los Serranidae son escasos. Se ha descrito el cariotipo del 6.3 % de las especies válidas de esta familia (33 especies: 10 de Serraninae y 23 de Epinephelinae) y en el 60 % de las especies caracterizadas está constituido por 48 cromosomas acrocéntricos. A la fecha, no existe información citogenética publicada de las especies de *Paralabrax*.

Este informe es el primero que presenta la caracterización citogenética básica de *P. maculatofasciatus* y *P. nebulifer*, basada en la evaluación del número cromosómico y descripción del tipo y tamaño de los cromosomas de ambas especies, con el objetivo de determinar la condición cariotípica que resultó de la divergencia evolutiva entre estos taxa.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Origen de los especímenes

Para la descripción del cariotipo de ambas especies se utilizaron eleuteroembriones de 48 h de edad, obtenidos de desoves volunta-

rios de reproductores silvestres mantenidos en cautiverio. Los reproductores de *P. maculatofasciatus* y *P. nebulifer* fueron capturados en la Bahía de La Paz (24°18'30"N, 110°24'34"W) y en la localidad de Las Barrancas (25°56'64"N, 112°19'29"W), Baja California Sur, México, respectivamente. La reproducción de ambas especies se indujo de forma simultánea en un sistema de recirculación, por medio del mantenimiento de la temperatura en 20 ± 1 °C, del fotoperiodo en 13 h luz y 11 h oscuridad, y de la alimentación con peces juveniles (*Eucinostomus* spp. y *Harengula thrissina*).

### Obtención de cromosomas de células en metafase

Un grupo de aproximadamente 500 eleuteroembriones de cada especie se incubaron durante 2 h en una solución de colchicina al 0.05 % en agua de mar (Baksi & Means, 1988). Posteriormente se sometieron a un choque hipotónico en una solución de citrato de sodio al 1 % por 60 min (Thorgaard & Disney, 1990). Inmediatamente, los eleuteroembriones fueron fijados en solución Carnoy (metanol: ácido acético, 3:1) durante 60 min, con un cambio del fijador cada 20 min (Chourrout & Happe, 1986). Después se tomaron 30 eleuteroembriones fijados y se realizó la disgregación celular por medio de maceración con adición de una gota de ácido acético al 60 % (Baksi & Means, 1988). Una vez obtenida la suspensión celular, se colocaron tres gotas de dicha suspensión sobre un portaobjetos previamente lavado con alcohol etílico y se dejó secar al aire por 24 h. Las preparaciones fueron teñidas en una solución de Giemsa al 10 % amortiguada con fosfatos (pH 6.9), durante 10 ó 20 min (Miyaki *et al.*, 1997).

### Observación de los cromosomas y elaboración del cariotipo

La visualización de los cromosomas se realizó con un microscopio óptico (Olympus BX41) acoplado a una cámara digital (CoolSNAP-Pro, Media Cybernetics) que operó mediante el programa informático Image-Pro Plus v. 4.1. Se tomaron microfotografías digitales de campos cromosómicos a 1000X, de los cuales se obtuvo la cuenta de los cromosomas. Se seleccionaron ocho imágenes de los mejores campos cromosómicos de *P. maculatofasciatus* y diez de *P. nebulifer* para realizar la medición de los cromosomas. Debido a que los cromosomas fueron monorrámeos en todos los casos, solo se midió el brazo *q*. Una vez obtenidas las medidas, se calculó la longitud relativa con la siguiente ecuación:

$$LR = \left( \frac{Lq}{Lh} \right) 100$$

En donde  $LR$  es la longitud relativa,  $Lq$  la longitud del brazo  $q$  y  $Lh$  la longitud del complemento haploide (Insua & Thiriót-Quévieux, 1992). Para la elaboración del cariotipo, los cromosomas fueron organizados de forma descendente con base en su medida (Denton, 1973). La categorización de los cromosomas se realizó tomando como referencia la clasificación propuesta por Levan *et al.* (1964) y la abreviación nomenclatural de acuerdo con Arai (2011). El número fundamental (NF) fue calculado como el número total de brazos del complemento haploide, asignando el valor de uno para los cromosomas acrocéntricos (Denton, 1973). La comparación, tanto de la longitud de  $q$ , como la longitud relativa media de los cromosomas homeólogos (ésta última comparación fue efectuada con datos transformados con la función arcoseno) entre las especies, se realizó mediante la prueba  $t$  de student ( $p < 0.05$ ) cuando los valores fueron normales y con la prueba de suma de rangos de Mann-Whitney ( $p < 0.05$ ) cuando no se ajustaron a la normalidad (Zar, 2010).

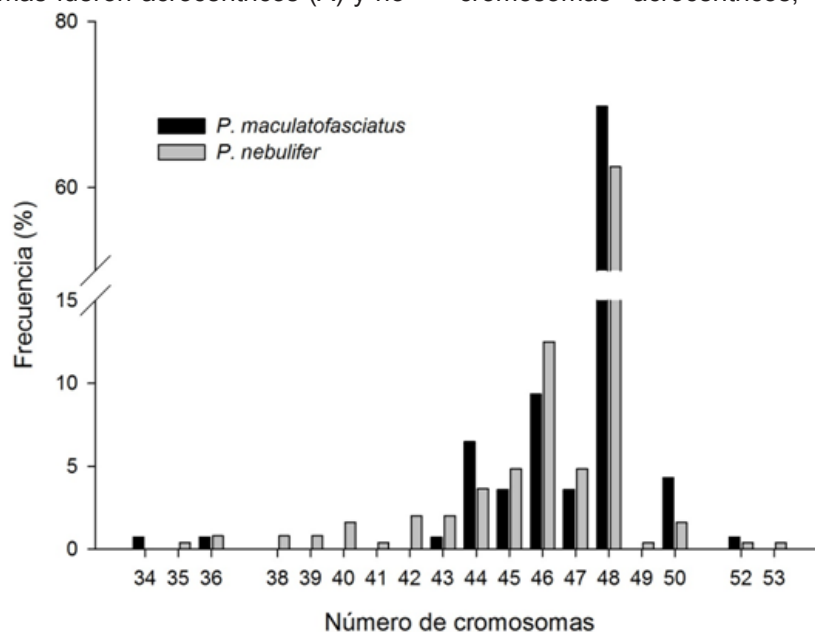
## RESULTADOS

La moda del número cromosómico diploide obtenido del examen de 139 campos cromosómicos de *P. maculatofasciatus* y de 248 de *P. nebulifer* fue 48 cromosomas ( $2n = 48$ ), con una frecuencia del 70 y 62.5 %, respectivamente (Fig. 1). En todos los casos, los cromosomas fueron acrocéntricos (A) y no

se observó la presencia de cromosomas heteromórficos (Fig. 2). En *P. maculatofasciatus* las longitudes promedio del brazo  $q$  presentaron un valor máximo de  $4.08 \mu\text{m}$  (par 1) y un mínimo de  $1.75 \mu\text{m}$  (par 24), mientras que en *P. nebulifer* fue de  $4.06 \mu\text{m}$  (par 1) y  $1.65 \mu\text{m}$  (par 24), respectivamente (Tabla 1). En *P. maculatofasciatus* la longitud relativa promedio mayor fue de 5.55 % (par 1) y la menor de 2.44 % (par 24), y en *P. nebulifer* fue de 5.48 % (par 1) y 2.24 % (par 24), respectivamente (Tabla 1). En ambas especies la longitud relativa disminuyó de forma gradual, con una diferencia del 0.3 al 0.1 % entre cromosomas sucesivos desde el par 1 hasta el par 23 (Fig. 3). La longitud del par 24 en ambos casos fue notablemente menor con respecto al resto de los cromosomas (41 y 44 % de la longitud del par 1 para *P. nebulifer* y *P. maculatofasciatus*, respectivamente). No se detectaron diferencias significativas, tanto en la longitud promedio de  $q$  como en la longitud relativa de los pares cromosómicos homeólogos entre las dos especies ( $t$ -student y Mann-Whitney,  $p > 0.05$ ). Por lo anterior, se establece que la fórmula cariotípica de *P. maculatofasciatus* y *P. nebulifer* es de 48 cromosomas acrocéntricos ( $2n = 48A$ ), con un número fundamental de 48 (NF = 48).

## DISCUSIÓN

*Paralabrax maculatofasciatus* y *P. nebulifer* presentan un cariotipo conformado por 48 cromosomas acrocéntricos, que comparten



**Figura 1.** Frecuencia del número diploide de cromosomas de células mitóticas de eleutheroembriónes de *Paralabrax maculatofasciatus* ( $n = 139$  células, barras negras) y *P. nebulifer* ( $n = 248$  células, barras grises).

**Figure 1.** Frequency of the diploid number of chromosomes from mitotic cells of eleutheroembryos of *Paralabrax maculatofasciatus* ( $n = 139$  cells, black bars) and *P. nebulifer* ( $n = 248$  cells, grey bars).

**Tabla 1.** Longitud de *q* y longitud relativa (media  $\pm$  D.E.) de cromosomas mitóticos de eleutheroembriones de *Paralabrax maculatofasciatus* (P. m.) y *P. nebulifer* (P. n.). A= acrocéntrico. No se detectaron diferencias significativas entre las especies (prueba t-student y Mann-Whitney,  $p > 0.05$ ).

**Table 1.** Length of *q* and relative length (mean  $\pm$  S.D.) of mitotic chromosomes from eleutheroembryos of *Paralabrax maculatofasciatus* (P.m.) and *P. nebulifer* (P.n.). A= acrocentric. No significant differences were found between species (t-student and Mann-Whitney tests,  $p > 0.05$ ).

| Cromosoma (Par) | Longitud de <i>q</i> ( $\mu$ m) |                 | Longitud relativa (%) |                 | Clasificación |       |
|-----------------|---------------------------------|-----------------|-----------------------|-----------------|---------------|-------|
|                 | P. m.                           | P. n.           | P. m.                 | P. n.           | P. m.         | P. n. |
| 1               | 4.08 $\pm$ 1.29                 | 4.06 $\pm$ 0.76 | 5.55 $\pm$ 0.21       | 5.48 $\pm$ 0.24 | A             | A     |
| 2               | 3.85 $\pm$ 1.16                 | 3.86 $\pm$ 0.74 | 5.25 $\pm$ 0.17       | 5.20 $\pm$ 0.13 | A             | A     |
| 3               | 3.70 $\pm$ 1.16                 | 3.75 $\pm$ 0.75 | 5.03 $\pm$ 0.12       | 5.04 $\pm$ 0.15 | A             | A     |
| 4               | 3.61 $\pm$ 1.12                 | 3.65 $\pm$ 0.72 | 4.91 $\pm$ 0.11       | 4.91 $\pm$ 0.14 | A             | A     |
| 5               | 3.54 $\pm$ 1.06                 | 3.56 $\pm$ 0.69 | 4.82 $\pm$ 0.11       | 4.78 $\pm$ 0.13 | A             | A     |
| 6               | 3.44 $\pm$ 0.99                 | 3.50 $\pm$ 0.69 | 4.69 $\pm$ 0.08       | 4.70 $\pm$ 0.11 | A             | A     |
| 7               | 3.36 $\pm$ 0.96                 | 3.44 $\pm$ 0.69 | 4.59 $\pm$ 0.09       | 4.63 $\pm$ 0.11 | A             | A     |
| 8               | 3.28 $\pm$ 0.92                 | 3.38 $\pm$ 0.63 | 4.50 $\pm$ 0.09       | 4.56 $\pm$ 0.08 | A             | A     |
| 9               | 3.23 $\pm$ 0.91                 | 3.33 $\pm$ 0.61 | 4.42 $\pm$ 0.07       | 4.49 $\pm$ 0.06 | A             | A     |
| 10              | 3.18 $\pm$ 0.92                 | 3.26 $\pm$ 0.61 | 4.35 $\pm$ 0.06       | 4.38 $\pm$ 0.06 | A             | A     |
| 11              | 3.13 $\pm$ 0.93                 | 3.20 $\pm$ 0.62 | 4.27 $\pm$ 0.06       | 4.31 $\pm$ 0.07 | A             | A     |
| 12              | 3.10 $\pm$ 0.93                 | 3.14 $\pm$ 0.59 | 4.22 $\pm$ 0.07       | 4.23 $\pm$ 0.07 | A             | A     |
| 13              | 3.05 $\pm$ 0.90                 | 3.09 $\pm$ 0.56 | 4.16 $\pm$ 0.08       | 4.17 $\pm$ 0.07 | A             | A     |
| 14              | 3.00 $\pm$ 0.86                 | 3.05 $\pm$ 0.53 | 4.10 $\pm$ 0.08       | 4.11 $\pm$ 0.08 | A             | A     |
| 15              | 2.95 $\pm$ 0.84                 | 2.99 $\pm$ 0.53 | 4.03 $\pm$ 0.09       | 4.03 $\pm$ 0.07 | A             | A     |
| 16              | 2.89 $\pm$ 0.80                 | 2.93 $\pm$ 0.54 | 3.95 $\pm$ 0.09       | 3.94 $\pm$ 0.07 | A             | A     |
| 17              | 2.83 $\pm$ 0.77                 | 2.86 $\pm$ 0.53 | 3.88 $\pm$ 0.10       | 3.85 $\pm$ 0.09 | A             | A     |
| 18              | 2.78 $\pm$ 0.78                 | 2.80 $\pm$ 0.54 | 3.81 $\pm$ 0.08       | 3.76 $\pm$ 0.11 | A             | A     |
| 19              | 2.72 $\pm$ 0.77                 | 2.73 $\pm$ 0.53 | 3.72 $\pm$ 0.09       | 3.67 $\pm$ 0.12 | A             | A     |
| 20              | 2.63 $\pm$ 0.73                 | 2.66 $\pm$ 0.53 | 3.60 $\pm$ 0.09       | 3.57 $\pm$ 0.10 | A             | A     |
| 21              | 2.56 $\pm$ 0.69                 | 2.58 $\pm$ 0.49 | 3.51 $\pm$ 0.10       | 3.47 $\pm$ 0.13 | A             | A     |
| 22              | 2.40 $\pm$ 0.70                 | 2.50 $\pm$ 0.45 | 3.28 $\pm$ 0.23       | 3.37 $\pm$ 0.13 | A             | A     |
| 23              | 2.15 $\pm$ 0.67                 | 2.29 $\pm$ 0.44 | 2.94 $\pm$ 0.33       | 3.09 $\pm$ 0.23 | A             | A     |
| 24              | 1.75 $\pm$ 0.40                 | 1.65 $\pm$ 0.30 | 2.44 $\pm$ 0.36       | 2.24 $\pm$ 0.31 | A             | A     |

con el 60 % de las especies de la Familia Serranidae estudiadas hasta el momento (Tabla 2). Este cariotipo fue inicialmente considerado como la condición ancestral de los vertebrados (Ohno *et al.*, 1967). Actualmente se acepta que el complemento haploide ancestral del grupo de los Teleostei estuvo constituido por 12-13 cromosomas (Nakatani *et al.*, 2007), el cual después de experimentar una duplicación genómica completa (por poliploidía) pasó por ocho eventos de reconfiguración cromosómica a gran escala que incluyeron fusiones, fisiones y translocaciones, y que llevaron eventualmente al establecimiento del complemento haploide de 23-24 cromosomas (Sato & Nishida, 2010). Esta condición cariotípica es considerada un carácter conservado en el grupo de los Teleostei (Mank & Avise, 2006). El cariotipo compuesto exclusivamente por 48 cromosomas acrocéntricos ha sido propuesto como un carácter apomórfico del grupo de los Euteleostei (Brum, 1996) y plesiomórfico para el Orden Perciformes (Galetti *et al.*, 2000 y 2006). Al ser considerado el Género *Paralabrax* basal dentro de la Subfamilia Serraninae (Pondella *et al.*, 2003), y ésta a su vez la menos derivada dentro de los Serranidae (Kendall, 1984), puede inferirse que esta condición

citogenética encontrada en *P. maculatofasciatus* y *P. nebulifer* es ancestral para Serranidae, e incluso para el Orden Scorpaeniformes, si se considera la propuesta taxonómica de Smith & Craig (2007). Recientemente, estos autores propusieron una serie de cambios taxonómicos en los Perciformes, basados en caracteres moleculares. Uno de estos cambios consistió en retirar la Familia Serranidae del Orden Perciformes y reubicarla dentro del Suborden Scorpaenoidei (Scorpaeniformes). De las 502 especies válidas que constituyen el orden Scorpaeniformes (Eschmeyer, 2011), 101 han sido caracterizadas citogenéticamente y todas presentan un número fundamental mayor a 48 (Arai, 2011), lo cual es considerado un carácter derivado (Sena & Molina, 2007; Accioly & Molina, 2008; Molina *et al.*, 2011). Por lo tanto, la condición citogenética ancestral encontrada en *P. maculatofasciatus* y *P. nebulifer* apoya la hipótesis sobre la posición basal de *Paralabrax* dentro de Serranidae y de esta familia dentro de Scorpaeniformes.

En las especies de la Familia Serranidae estudiadas hasta el momento, como en la mayoría de las especies marinas, no se ha informado la presencia de cromosomas sexuales (Galetti *et al.*, 2000). En las especies herma-

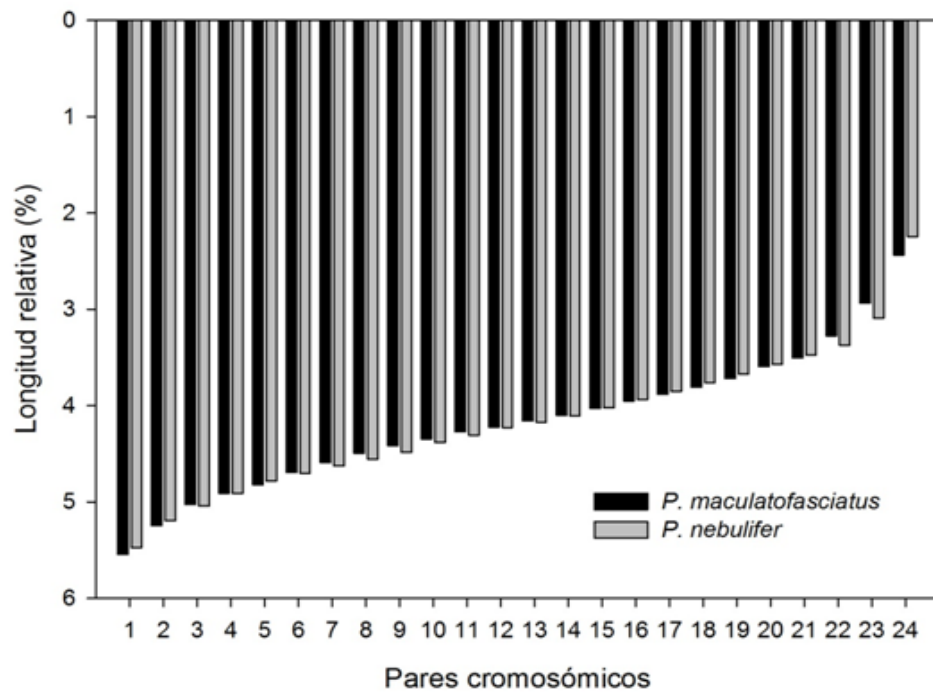


**Figura 2.** Cariotipo de eleutheroembrios de *Paralabrax maculatofasciatus* (a) y *P. nebulifer* (b) con 24 pares de cromosomas acrocéntricos (fórmula cariotípica  $2n = 48A$ ). Tinción Giemsa. Barra = 5  $\mu$ m.

**Figure 2.** Karyotype of eleutheroembryos of *Paralabrax maculatofasciatus* (a) and *P. nebulifer* (b) with 24 pairs of acrocentric chromosomes (karyotypic formula  $2n = 48A$ ). Giemsa dye. Bar = 5  $\mu$ m.

froditas *Anthias squamipinnis* (Serranidae) y *Thalassoma bifasciatum* (Labridae) no fue posible distinguir cromosomas sexuales a nivel molecular con pruebas específicas para detectar genes sexuales (Wachtel *et al.*, 1991; en Galetti *et al.*, 2000; Ruiz-Carus, 2002). La ausencia de cromosomas heteromórficos, asociada al hermafroditismo y al gonocorismo secundario reportados en *P. maculatofasciatus* y *P. nebulifer* (Hovey & Allen, 2000; Baca-Hovey *et al.*, 2002), indica que la determinación sexual en ambas especies está especificada por un sistema poligénico (los genes que participan en la determinación sexual se encuen-

tran distribuidos en diferentes cromosomas autosómicos) y no por cromosomas sexuales (genes ubicados en un solo cromosoma) (Bull, 1985; Devlin & Nagahama, 2002; Guerrero-Estévez & Moreno-Mendoza, 2010). Por lo tanto, una consecuencia de la carencia de cromosomas sexuales en estas especies es que la diferenciación sexual inicial, o el cambio de sexo, pueden ser inducidos por factores ambientales, en particular por las interacciones sociales. Dentro de los factores sociales que estimulan o inhiben la transformación sexual en especies hermafroditas se encuentran las interacciones que ocurren entre individuos durante la for-



**Figura 3.** Idiograma elaborado con la longitud relativa del complemento haploide de eleutheroembriónes de *Paralabrax maculatofasciatus* (barras negras) y *P. nebulifer* (barras grises). En el eje Y, 0 indica la posición del centrómero.

**Figure 3.** Idiogram build from relative length of the haploid complement of the eleutheroembryos of *Paralabrax maculatofasciatus* (black bars) and *P. nebulifer* (grey bars). Zero in the Y axis represent the position of the centromere.

mación de unidades reproductivas estructuradas por jerarquías de dominación, que resultan de la densidad poblacional (Ross, 1990; Desjardins & Fernald, 2009; Godwin, 2009). Este mecanismo ha sido propuesto para explicar el hermafroditismo y el gonocorismo observado en distintas poblaciones de *P. maculatofasciatus* (Hovey & Allen, 2000).

El tamaño de los cromosomas homeólogos fue similar entre *Paralabrax maculatofasciatus* y *P. nebulifer* y resultó parecido al encontrado en *Epinephelus guttatus* (Ruiz-Carus, 2002). El tamaño notablemente menor del par 24 encontrado en ambas especies fue encontrado también en *E. marginatus* (Sola *et al.*, 2000), *E. guttatus* (Ruiz-Carus, 2002), *E. adscensionis* y *Alphistes afer* (Molina *et al.*, 2002), que presentan la fórmula cariotípica  $2n = 48A$ . La similitud del tamaño de los cromosomas homeólogos entre *Paralabrax maculatofasciatus* y *P. nebulifer* indica poca o nula reconfiguración de la estructura cromosómica y estabilidad en el contenido de heterocromatina durante su divergencia evolutiva. La divergencia evolutiva con conservación del cariotipo constituido por 48 cromosomas acrocéntricos y de un contenido de heterocromatina bajo ha sido encontrado en las familias Serranidae (Molina *et al.*, 2002), Lutjanidae (Rocha & Molina, 2008) y Haemulidae (Neto *et al.*, 2011a y 2011b). Por otro

lado, el alto contenido de heterocromatina que ha sido encontrada en especies de la Familia Scienidae, taxón considerado con alto grado de estabilidad citogenética (la mayoría de las especies estudiadas de esta familia poseen un complemento diploide  $2n = 48A$ ), indica una vía alterna de diversificación cariotípica e independiente de los principales mecanismos de reconfiguración cromosómica encontrados en el Orden Perciformes, tales como inversiones pericéntricas o cambios en el número de cromosomas (Accioly & Molina, 2008).

Conforme a lo anterior, es factible plantear la hipótesis de que *Paralabrax maculatofasciatus* y *P. nebulifer* se originaron por cladogénesis, a partir del establecimiento de barreras de aislamiento reproductivo precopulatorios (conductuales) que habrían causado divergencia genética sin la formación de cromosomas sexuales ni especialización cromosómica. Una consecuencia que se deduce de la inexistencia de cromosomas heteromórficos (sexuales) y de la similitud en la estructura cromosómica (en términos del tamaño de los cromosomas y número de brazos), aunado a la cercanía filogenética entre ambas especies, es la complementariedad de las regiones cromosómicas entre los cromosomas homeólogos. Por lo tanto, en ausencia de restricciones estructurales para el acoplamiento de los cromosomas homeólo-

**Tabla 2.** Información citogenética de especies de la Familia Serranidae**Table 2.** Cytogenetic information on species of the Family Serranidae

| Subfamilia/especie<br>Epinephelinae | 2n | Fórmula<br>cariotípica/NF | Origen       | Referencias                           |
|-------------------------------------|----|---------------------------|--------------|---------------------------------------|
| <i>Alphesthes afer</i>              | 48 | 48A/48                    | Brasil       | Molina <i>et al.</i> (2002)           |
| <i>Chromileptes altivelis</i>       | 48 | 2ST+46A/50                | Indopacífico | Takai & Ojima (1995)4                 |
| <i>Epinephelus adscensionis</i>     | 48 | 48A/48                    | Brasil       | Molina <i>et al.</i> (2002)           |
| <i>E. alexandrinus</i>              | 48 | 48A/48                    | SD           | Martínez <i>et al.</i> (1989)3        |
| <i>E. akaara</i>                    | 48 | 5ST+43A/48                | China        | Wang <i>et al.</i> (2004)             |
| <i>E. awoara</i>                    | 48 | 48A/48                    | SD           | Hong & Yang (1988)3                   |
| <i>E. caninus</i>                   | 48 | 48A/48                    | España       | Rodríguez-Doga <i>et al.</i> (1993)3  |
| <i>E. coioides</i>                  | 48 | 2SM+46A/50                | China        | Wang <i>et al.</i> (2004)             |
| <i>E. diacanthus</i>                | 48 | 2SM+46A/50                | India        | Natarajan & Subrahmanyam (1974)4      |
| <i>E. fario</i>                     | 48 | 4M+6SM+4ST+34A/62         | China        | Zheng <i>et al.</i> (2005)3           |
| <i>E. fasciatus</i>                 | 48 | 48A/48                    | China        | Li & Peng (1994)3                     |
| <i>E. fasciatus</i>                 | 48 | 48A/48                    | China        | Li & Peng (1994)3                     |
| <i>E. fuscoguttatus</i>             | 48 | 2SM+46A/50                | China        | Liao <i>et al.</i> (2006)             |
| <i>E. guaza</i>                     | 48 | 48A/48                    | Brasil       | Galetti <i>et al.</i> (2006)          |
| <i>E. guttatus</i>                  | 48 | 48A/48                    | Costa Rica   | Ruiz-Carus (2002)                     |
| <i>E. malabaricus</i>               | 48 | 48A/48                    | SD           | Zou <i>et al.</i> (2005)3             |
| <i>E. marginatus</i>                | 48 | 48A/48                    | Mediterráneo | Sola <i>et al.</i> (2000)             |
| <i>E. merra</i>                     | 48 | 4M+6SM+4ST+34A/62         | SD           | Zheng <i>et al.</i> (2005)3           |
| <i>E. moara</i>                     | 48 | 2ST+46A/50                | SD           | Guo <i>et al.</i> (2006)              |
| <i>E. septemfasciatus</i>           | 48 | 48A/48                    | SD           | Zhong <i>et al.</i> (2010)            |
| <i>E. sexfasciatus</i>              | 48 | 2SM+46A/50                | China        | Chen <i>et al.</i> (1990)4            |
| <i>E. tauvina</i>                   | 48 | 2SM+46A/50                | India        | Patro & Prasad (1979)4                |
| <i>E. ongus</i>                     | 48 | 48A/48                    | India        | Rishi & Haobam (1984)4                |
| <i>Mycteroperca acutirostris</i>    | 48 | 48A/48                    | Brasil       | Aguilar (1993)2                       |
| <i>M. rubra</i>                     | 48 | 48A/48                    | Brasil       | Aguilar & Galetti (1997)1             |
| Serraninae                          |    |                           |              |                                       |
| <i>Centropristis ocyurus</i>        | 48 | 28M+20SM/96               | México       | Durán & Laguarda (1990 <sup>a</sup> ) |
| <i>Diplectrum eumelum</i>           | 48 | 2M+4SM+42A/54             | México       | Durán & Laguarda (1990b)              |
| <i>D. formosum</i>                  | 48 | 2SM+46A/50                | Brasil       | Brum <i>et al.</i> (1992)2            |
| <i>D. radiale</i>                   | 48 | 48A/48                    | Brasil       | Brum <i>et al.</i> (1991)2            |
| <i>Serranus cabrilla</i>            | 48 | 48A/48                    | Italia       | Vitturi <i>et al.</i> (1993)4         |
| <i>S. flaviventris</i>              | 48 | 48A/48                    | Brasil       | Molina <i>et al.</i> (2002)           |
| <i>S. hepatus</i>                   | 48 | 48A/48                    | España       | Cano <i>et al.</i> (1982)4            |
| <i>S. scriba</i>                    | 48 | 48A/48                    | Italia       | Vitturi <i>et al.</i> (1993)4         |
| <i>Paralabrax nebulifer</i>         | 48 | 48A/48                    | México       | Este estudio                          |
| <i>P. maculatofasciatus</i>         | 48 | 48A/48                    | México       | Este estudio                          |

2n = diploide, NF = número fundamental, M = metacéntrico, SM = submetacéntrico, ST = subtelocéntrico, A = acrocéntrico, SD = sin datos; 1 = citado en Galetti *et al.* (2006), 2 = citado en Cipriano *et al.* (2008), 3 = citado en Wang *et al.* (2004), 4 = citado en Arai (2011)

gos entre *P. maculatofasciatus* y *P. nebulifer*, se plantea la posibilidad de producción de descendencia híbrida viable y fértil en, por lo menos, una dirección de hibridación.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Carmen Rodríguez Jaramillo y Eulalia Meza Chávez del Laboratorio de Histología del CIBNOR por el apoyo técnico brindado; a Ana María Ibarra Humphries del Laboratorio de Genética Acuicola del CIBNOR por el apoyo con material; a Eduardo Santiago Núñez por la edición del resumen en inglés; a David Siqueiros Beltrones y a los revisores anónimos por la crítica realizada al presente trabajo que contribuyó

en mejorarlo. Este estudio fue financiado por el Instituto Politécnico Nacional a través del proyecto con número de registro SIP 20113266 y por el CONACYT, a través de la beca de posgrado con número de registro 22822 otorgada al primer autor.

### REFERENCIAS

- Accioly, I.V. & W.F. Molina. 2008. Cytogenetic studies in Brazilian marine Sciaenidae and Sparidae fishes (Perciformes). *Genet. Mol. Res.*, 7: 358–370.
- Arai, R. 2011. *Fish Karyotypes: A Check List*. Springer, Tokyo, 342 p.

- Baca-Hovey, C., L.G. Allen & T.E. Hovey. 2002. Reproductive pattern of the barred sand bass (*Paralabrax nebulifer*) from southern California. *Cal. Coop. Ocean. Fish. Inv. Rep.*, 43: 174–181.
- Baksi, S.M. & J.C. Mean. 1988. Preparation of chromosomes from early stages of fish for cytogenetic analysis. *J. Fish Biol.*, 32: 321–325.
- Brum, M.J.I. 1996. Cytogenetic studies of Brazilian marine fish. *Braz. J. Genet.* 19: 421–427.
- Bull, J.J. 1985. Sex determining mechanisms: an evolutionary perspective. *Experientia*, 41: 1285–1296.
- Chourrout, D. & A. Happe. 1986. Improved methods of direct chromosome preparation in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Aquaculture*, 52: 255–261.
- Cipriano, R.R., A.S. Fenocchio, R.F. Artoni, W. Molina, R.B. Noleto, D.L.Z. Kantek & M.M. Cestari. 2008. Chromosomal studies of five species of the marine fishes from the Paranaguá bay and the karyotypic diversity in the marine Teleostei of the Brazilian coast. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, 51: 303–314.
- Denton, T.E. 1973. *Fish Chromosome Methodology*. Thomas Publ., Illinois, 166 p.
- Desjardins, J.K. & R.D. Fernald. 2009. Fish sex: why so diverse? *Curr. Opin. Neurobiol.*, 19: 648–653.
- Devlin, R.H. & Y. Nagahama. 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture*, 208: 191–364.
- Durán-González, A.L. & A. Laguarda-Figuera. 1990a. Cytogenetic study of *Centropristes ocyurus* Jordan and Everman (Pisces: Serranidae). *An. Centro Cienc. Mar Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 17: 55–62.
- Durán-González, A.L. & A. Laguarda-Figuera. 1990b. Cytogenetic study of *Diplectrum eumelum* Rosenblatt and Johnson, 1974 (Pisces: Serranidae). *An. Centro Cienc. Mar Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 17: 63–72.
- Eschmeyer, W.N. 2011. Catalog of Fishes; electronic version. <http://research.calacademy.org/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Galetti, P.M., C.T. Aguilar & W.F. Molina. 2000. An overview of marine fish cytogenetics. *Hydrobiologia*, 420: 55–62.
- Galetti, P.M., W.F. Molina, P.R.A.M. Affonso & C.T. Aguilar. 2006. Assessing genetic diversity of Brazilian reef fishes by chromosomal and DNA markers. *Genetica*, 126: 161–177.
- Godwin, J. 2009. Social determination of sex in reef fishes. *Semin. Cell Dev. Biol.*, 20: 264–270.
- Graves, J.E., M.J. Curtis, P.A. Oeth & R.S. Waples. 1990. Biochemical genetics of southern California basses of the genus *Paralabrax*: species identification of fresh and ethanol-preserved individual eggs and early larvae. *Fish. Bull.*, 88: 49–66.
- Guerrero-Estévez, S. & N. Moreno-Mendoza. 2010. Sexual determination and differentiation in teleost fish. *Rev. Fish. Biol. Fisher.*, 20: 101–121.
- Guo, F., J. Wang, Y. Su, D. Wang & L. Xu. 2006. Study on three karyotypes of *Epinephelus moara*. *Marine Sciences/Haiyang Kexue*, 30: 1–3.
- Heemstra, P.C. 1995. Serranidae. 1565–1613. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (Ed.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca, Pacífico centro-oriental*, vol. III. FAO, Roma, 1201–1813.
- Hovey, T.E. & L.G. Allen. 2000. Reproductive patterns of six populations of the spotted sand bass, *Paralabrax maculatofasciatus*, from southern and Baja California. *Copeia*, 2000: 459–468.
- Insua, A. & C. Thiriou-Quévieux. 1992. Karyotypes of *Cerastoderma edule*, *Venerupis pullastra* and *Venerupis rhomboides* (Bivalvia, Veneroidea). *Aquat. Living Resour.*, 5: 1–8.
- Kendall, A.W. 1984. Serranidae: Development and relationships, 499–510. En: Moser, H.G., W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall & S.L. Richardson (Ed.) *Ontogeny and Systematics of Fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, La Jolla, 760 p.
- Levan, A., K. Fredga & A. Sandberg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, 52: 201–220.



- Liao, J.Q., S.W. Yin, G.H. Chen, H. Huang, C.G. Lei & T.T. Lou. 2006. The karyotype of grouper *Epinephelus fuscoguttatus*. *Fish. Sci. Shuichan Kexue*, 25: 567–569.
- Mank, J.E. & J.C. Avise. 2006. Phylogenetic conservation of chromosome numbers in Actinopterygian fishes. *Genetica*, 127: 321–327.
- Miller, D.J. & R.N. Lea. 1972. *Guide to the coastal marine fishes of California*. Calif. Fish Game, Sacramento, 249 p.
- Miyaki, K., O. Tabeta & H. Kayano. 1997. Karyotypes of two species of abalone *Nordotis discus* and *N. gigantea*. *Fisheries Sci.* 63: 179–180.
- Molina, W.F., F.A. Maia-Lima & P.R.A.M. Affonso. 2002. Divergence between karyotypical pattern and speciation events in Serranidae fish (Perciformes). *Caryologia*, 55: 299–305.
- Molina, W.F., G.W.W.F. Costa, M.B. Cioffi & L.A.C. Bertollo. 2011. Chromosomal differentiation and speciation in sister-species of Grammatidae (Perciformes) from the western Atlantic. *Helgol. Mar. Res.*, doi 10.1007/s10152-011-0276-x.
- Nakatani, Y., H. Takeda, Y. Kohara & S. Morishita. 2007. Reconstruction of the vertebrate ancestral genome reveals dynamic genome reorganization in early vertebrates. *Genome Res.* 17: 1254–1265.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the World*. Wiley, New Jersey, 601 p.
- Neto, C.C.M., M.B. Cioffi, L.A.C. Bertollo & W.F. Molina. 2011a. Molecular cytogenetic analysis of Haemulidae fish (Perciformes): Evidence of evolutionary conservation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 407: 97–100.
- Neto, C.C.M., M.B. Cioffi, L.A.C. Bertollo & W.F. Molina. 2011b. Extensive chromosomal homologies and evidence of karyotypic stasis in Atlantic grunts of the genus *Haemulon* (Perciformes). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 401: 75–79.
- Ohno, S., U. Wolf & N.B. Atkin. 1968. Evolution from fish to mammals by gene duplication. *Hereditas*, 59: 169–187.
- Pondella, D.J., M.T. Craig & J.P.C. Franck. 2003. The phylogeny of *Paralabrax* (Perciformes: Serranidae) and allied taxa inferred from partial 16S and 12S mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 29: 176–184.
- Rocha, E.C. & W.F. Molina. 2008. Cytogenetic analysis in western Atlantic snappers (Perciformes, Lutjanidae). *Genet. Mol. Biol.*, 31: 461–467.
- Ross, R.M. 1990. The evolution of sex-change mechanisms in fishes. *Environ. Biol. Fish.*, 29: 81–93.
- Ruiz-Carus, R. & M. Uribe-Alcocer. 2004. Karyotype analysis of *Eucinostomus argenteus*, *E. gula*, *E. harengulus*, and *Eugerres plumieri* (Teleostei, Gerreidae) from Florida and Puerto Rico. *Environ. Biol. Fish.*, 67: 269–276.
- Ruiz-Carus, R. 2002. Chromosome analysis of the sexual phases of the protogynous hermaphrodites *Epinephelus guttatus* and *Thalassoma bifasciatum* (Serranidae and Labridae; Teleostei). *Caribb. J. Sci.*, 38: 44–51.
- Sá-Gabriel, L.G. & W.F. Molina. 2005. Karyotype diversification in fishes of the Balistidae, Diodontidae and Tetraodontidae (Tetraodontiformes). *Caryologia*, 3: 229–237.
- Sato, Y. & M. Nishida. 2010. Teleost fish with specific genome duplication as unique models of vertebrate evolution. *Environ. Biol. Fish.*, 88: 169–188.
- Sena, D.C.S. & W.F. Molina. 2007. Chromosomal rearrangements associated with pelagic larval duration in Labridae (Perciformes). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 353: 203–210.
- Smith, W.L. & M.T. Craig. 2007. Casting the percomorph net widely: the importance of broad taxonomic sampling in the search for the placement of serranid and percid fishes. *Copeia*, 2007: 35–55.
- Sola, L., S. Innocentiis, E. Gornung, S. Papalia, A.R. Rossi, G. Marino, P. Marco & S. Cataudella. 2000. Cytogenetic analysis of *Epinephelus marginatus* (Pisces: Serranidae), with the chromosome localization of the 18S and 5S rRNA genes and of the (TTAGGG)<sub>n</sub> telomeric sequence. *Mar. Biol.*, 137: 47–51.
- Takai, A. & H. Izutsu. 2008. Diversified chromosomal characteristics in *Centropyge* fishes (Pomacanthidae, Perciformes). *Hydrobiologia*, 603:15–23.

- Thomson, D.A., L.T. Findley & N. Kerstitch. 2000. *Reef Fishes of the Sea of Cortez: The rocky shore fishes of the Gulf of California*. University of Texas Press, Austin, 353 p.
- Thorgaard, G.H. & J.E. Disney. 1990. Chromosome preparation and analysis, 171–190. En: Schreck, C.B. & P.B. Moyle (Ed.) *Methods for Fish Biology*. American Fisheries Society, Maryland, 684 p.
- Wachtel, S., S. Demas, T. Tiersch, P. Pechan & D. Shapiro. 1991. Bkm satellite DNA and ZFY in the coral reef fish *Anthias squamipinnis*. *Genome*, 34: 612–617.
- Wang, Y.X., H.D. Wang, H.F. Zhang & Y.Z. Liufu. 2004. Karyotypes of *Epinephelus coioides* and *Epinephelus akaara*. *J. Zhanjiang Ocean Univ.*, 24: 4–7.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Pearson Prentice-Hall, New Jersey, 944 p.
- Zhong, S., C. Chen, J. Wang, Z. Liu, S. Liu, L. Zhu & Z. Zhuang. 2010. Chromosome karyotype of sevenband grouper *Epinephelus septemfasciatus* (Thunberg, 1793). *J. Fish. Sci. China*, 17: 150–155.