

UNIVERSIDAD DE SONORA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS

VARIABILIDAD GENÉTICA DE LA TRUCHA YAQUI (*Oncorhynchus* sp.)
EN LA REGIÓN DE MESA TRES RÍOS, SONORA



CARLOS ALONSO BALLESTEROS CÓRDOVA

Hermosillo, Sonora

Agosto de 2011.

Repositorio Institucional UNISON



**“El saber de mis hijos
hará mi grandeza”**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

FORMATO DE APROBACIÓN

Los miembros del Comité de Tesis designado para revisar la Tesis de Carlos Alonso Ballesteros Córdova la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito para obtener el Título de Licenciado en Biología con Opción en Biotecnología.

Dr. Alejandro Varela Romero
Director de Tesis

Dra. Reyna Amanda Castillo Gámez
Sinodal Secretario

Dr. Faustino Camarena Rosales
Sinodal

Dr. José Manuel Grijalva Chon
Suplente

DEDICATORIA

A mi familia, amigos y todas esas personas importantes que siempre me han apoyado y han estado ahí en cada momento de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Sonora y todo el personal académico de la Licenciatura en Biología por brindarme la formación académica para superarme, además de darme la oportunidad de realizar este trabajo de tesis.

Al Instituto de Acuacultura del Estado de Sonora, por brindar apoyo económico para llevar a cabo este estudio.

A mi director de tesis, Dr. Alejandro Varela por su apoyo, consejos, dedicación, paciencia y amistad durante la realización de esta tesis.

A mi comité de tesis Dra. Reyna Amanda Castillo Gámez, Dr. José Manuel Grijalva Chon, Dr. Faustino Camarena Rosales, por sus consejos, sugerencias, apoyo y dedicación en la elaboración de esta investigación.

A las personas que se encontraron en el Laboratorio de Ecología Molecular del DICTUS, Josefina y Tania, que siempre me aconsejaron, apoyaron y ayudaron en todo lo que pudieron durante mi trabajo.

A todos mis compañeros del grupo Z11, quienes me dieron grandes lecciones y ayudaron a disfrutar más la carrera de Biología.

A la gente del Ejido El Largo por asistirnos y brindarnos alojamiento durante las recolectas, además de mis compañeros Irais, Leo, "Tito" y Jairo quienes también apoyaron durante las salidas de campo y las hicieron más entretenidas.

A todos los alumnos de la carrera de Biología que me ayudaron en el laboratorio mientras realizaba mi trabajo.

A mi familia, amigos y personas importantes que siempre me han motivado y apoyado para lograr mis metas.

CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE TABLAS	vi
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
RESUMEN	viii
I.- INTRODUCCIÓN	1
II.- ANTECEDENTES	4
III.-JUSTIFICACIÓN	9
IV. HIPOTESIS	11
V.- OBJETIVOS	12
V.1.-Objetivo General	12
V.2.- Objetivos Específicos	12
VI.- METODOLOGÍA	13
VI.1.- Área de Estudio	13
VI.2.- Recolecta de ejemplares	15
VI.3.- Extracción y Análisis de ADN	17
VI.3.1.- Amplificación de la región control del ADNmt	17
VI. 3.2. Condiciones de la PCR	17
VI. 3.3. Electroforesis de los productos de PCR	18
VI. 3.4. Secuenciación y análisis de los productos de PCR	18
VI. 3.5. Análisis de secuencias	19
VII. RESULTADOS	20
VIII.- DISCUSIÓN	26
IX.- CONCLUSIONES	31
X.- RECOMENDACIONES	32
XI.- LITERATURA CITADA	33

LISTA DE TABLAS

Tabla I	Relación de localidades de recolecta de especímenes de trucha Yaqui en la región de Mesa Tres Ríos, Sonora y número total de secuencias de ADNmt obtenidas.	21
Tabla II	Distribución de las frecuencias haplotípicas en las localidades de estudio.	23
Tabla III	Índices de diversidad molecular de las dos localidades de estudio.	24
Tabla IV	Análisis molecular de varianza (AMOVA) de las dos localidades de muestreo.	25

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Composición hidrográfica y ríos principales de la cuenca del Río Yaqui.	14
Figura 2	Mapa de la región de Mesa Tres Ríos, Sonora, donde se muestra el área de estudio y los principales arroyos sujetos a muestreo. Los asteriscos representan los arroyos muestreados en este trabajo.	16
Figura 3	Diagrama de la localización de la región control en el ADN mitocondrial de la trucha Yaqui.	22
Figura 4	Diversidad de gene (barra negra) y de nucleón (barra gris) en el análisis de secuencias comparativas entre las dos localidades de estudio.	24

RESUMEN

Las truchas son peces que habitan zonas de aguas frías en regiones montañosas del hemisferio Norte. Existen alrededor de 10 géneros y cerca de 70 especies. Debido a su valor comercial han sido propagadas en diferentes partes del mundo. El Norte de México ha presentado registros de especies nativas del género *Oncorhynchus* aún no descritas formalmente por la ciencia, entre ellas la trucha Yaqui. Algunos estudios moleculares consideran a la trucha del Río Yaqui como una forma muy cercana a la trucha arcoíris. Recientes estudios genéticos y morfológicos de truchas autóctonas a la Sierra Madre Occidental reconocen su identidad específica, sugiriéndola como nativa de las cuencas de los Ríos Yaqui y Mayo. Sin embargo el conocimiento de este pez es escaso por lo que este trabajo propone determinar la estructura genética y el estado de conservación de las poblaciones de la trucha Yaqui en la región de Mesa Tres Ríos, Sonora, para el manejo de esta especie. Se muestrearon dos vertientes geográficas de la región de Mesa Tres Ríos para así comparar su estructura genética intraespecífica. Se recolectaron 62 ejemplares de las dos vertientes de las que se obtuvieron 49 secuencias de la región control del ADN mitocondrial para el análisis de variabilidad genética. Se detectaron un total de 24 haplotipos, dos de ellos encontrados en ambas vertientes. En base a los resultados se obtuvo un bajo índice de diferenciación genética poblacional y un alto número de migrantes evidenciando la ausencia de estructura genética a diferencia de datos publicados para otras especies, sugiriendo la existencia de una sola población de truchas habitando los arroyos del área estudiada. Se concluye que la población de trucha Yaqui de la región de Mesa Tres Ríos es una unidad evolutiva susceptible de protección y manejo para su conservación.

I. INTRODUCCIÓN

El nombre trucha se utiliza para referirse a un grupo de peces de la familia Salmonidae que habitan zonas de aguas frías en regiones montañosas, originalmente en el hemisferio Norte y actualmente en gran parte del mundo debido a su gran valor comercial. También el nombre trucha hace referencia a la trucha Arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), un pez exótico de buena carne y excelente sabor que ha sido ampliamente utilizado para la acuicultura y pesca deportiva en casi todo el mundo, que fue introducido en el territorio nacional desde el siglo XIX y su distribución se ha ampliado notablemente por lo que es posible encontrarla en diversos cuerpos de agua artificiales y naturales de alta montaña, así como en más de 700 granjas de producción acuícola ubicadas en diversas regiones del país, algunas de ellas localizadas en el estado de Sonora (Espinosa-Pérez et al., 2007).

Existen alrededor de 10 géneros y cerca de 70 especies de truchas que desovan en agua dulce. Su historia taxonómica es bastante accidentada, Hendrickson et al. (2003) y Mayden et al. (2011) han ofrecido una extensa revisión sobre el status, biología, consideraciones taxonómicas, necesidades de manejo y conservación de estos salmónidos nativos del noroeste de México. Actualmente se conoce la presencia de especies nativas del género *Oncorhynchus* en el Norte de la República Mexicana. Varias poblaciones no descritas de truchas nativas se han referido como especies diferentes de la trucha Dorada Mexicana (*O. chrysogaster*) desde el punto de vista evolutivo (Mayden, 2004), distribuidas tanto al Norte como al Sur de la trucha Dorada Mexicana (Behnke, 1991; Hendrickson et al., 2003; Ruiz-Campos et al., 2003; Mayden, 2004). Las formas norteñas incluyen las truchas de los Ríos Yaqui y Mayo en Sonora; mientras que las formas sureñas se encuentran en los Ríos San Lorenzo, Piaxtla, Presidio, Baluarte y Acajoneta en Sinaloa, Durango y Nayarit, todas estas aun no descritas para la ciencia (Ruiz-Campos et al., 2003; Mayden et al., 2011). La trucha Yaqui, al igual que las poblaciones de truchas nativas distribuidas en cuencas hidrológicas aisladas en la Sierra Madre Occidental (SMO) en el noroeste de México se consideran unidades evolutivas independientes, o especies nuevas, que representan genomas nativos nuevos para la ciencia a pesar de no contarse con las descripciones formales hasta el momento, tal y como lo menciona Mayden et al. (2011). Además, se han reconocido impactos sobre sus poblaciones

relacionados con modificaciones de los hábitats naturales por la construcción de caminos y presas, contaminación e hibridación con la trucha Arcoíris exótica (Hendrickson et al., 2003; Varela-Romero y Hendrickson, 2010; Mayden et al., 2011).

La sistemática molecular es muy útil para la determinación de especies y su historia evolutiva (Nielsen et al., 1997). El uso de métodos moleculares para definir unidades biológicas o poblaciones está basado en la suposición de que una unidad se encuentra aislada reproductivamente de otras por lo menos parcialmente, en consecuencia las diferencias genéticas se acumulan entre ellas por diversos procesos naturales como la deriva génica, la selección natural y el flujo genético restringido, todos estos procesos están influenciados por componentes bióticos y abióticos. Estas diferencias genéticas hacen de cada unidad un componente importante en la evolución de la especie. Se han presentado avances importantes en la conservación y manejo de las especies utilizando la determinación genética de unidades biológicas (Nielsen et al., 1997).

En la actualidad, las técnicas genéticas utilizando la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y la secuenciación de ADN nuclear y mitocondrial han sido usadas ampliamente en estudios poblacionales, sistemáticos y filogenéticos (Nielsen, 1996 y 1997; Nielsen et al., 1997 y 1998; Camarena-Rosales et al., 2008; Mayden et al., 2011). El ADN mitocondrial (ADNmt) ha sido fundamental en la revolución de los estudios moleculares, pues es una molécula pequeña, haploide, sencilla, que al parecer no es recombinante y es heredada a través de las mitocondrias presentes en los gametos maternos, además de que presenta regiones hipervariables y conservadas (Randi, 2000). El ADNmt evoluciona más rápido (de 5 a 10 veces) que los genes nucleares y acumula variabilidad genética dentro y entre poblaciones en cortos periodos de tiempo evolutivo (Avice, 1994). En el genoma mitocondrial, una de las regiones de mayor utilidad para estudios interespecíficos es la región hipervariable o región control, que si bien no codifica para ninguna proteína o molécula de ARN como el resto de la molécula, se encuentra involucrada en la replicación y transcripción del genoma mitocondrial (Randi, 2000).

Los estudios moleculares sobre truchas Yaquis incluyen las técnicas de microsatélites, secuenciación de un pequeño fragmento de la región control y polimorfismos de los fragmentos de restricción (RFLP por sus siglas en inglés) y fueron diseñados para conocer su relación con la trucha Arcoíris en el norte de México y los Estados Unidos de América (EUA)

y para determinar la relación genética entre las poblaciones de la trucha Yaqui con el resto de las truchas nativas de la SMO (Nielsen, 1996, 1997; Nielsen et al., 1997, 1998; Nielsen y Sage, 2001; Camarena-Rosales et al., 2007; Mayden et al., 2011). El presente trabajo es el único diseñado para conocer la estructura poblacional de la trucha Yaqui en Sonora. El posible aislamiento geográfico y ecológico (térmico) que pudiera existir entre las poblaciones de éste pez en ésta región puede promover el aislamiento reproductivo con una consecuente diferenciación poblacional y fragmentación del genoma, procesos conocidos como promotores de especiación dentro de la distribución de las especies. La trucha Yaqui, como ha sido evidente, es una especie poco estudiada y en riesgo de desaparecer como linaje nativo en la región de Mesa Tres Ríos, por lo que es importante conocer su estructura genética poblacional y su distribución actual para tener claro su estado de conservación y el impacto a sus poblaciones en la región. El conocimiento de la estructura poblacional resulta ser entonces una herramienta robusta para el manejo de las especies de truchas por lo que se plantea la utilización de la secuencia nucleotídica de la región control del genoma mitocondrial para conocer si existe o no estructura poblacional en la trucha Yaqui de la Región de Mesa Tres Ríos, Sonora.

II. ANTECEDENTES

La trucha silvestre nativa del noroeste de México se encuentra representada por dos especies reconocidas por la ciencia, la trucha de Nelson, *Oncorhynchus mykiss nelsoni*, la cual es una subespecie de la arcoíris que es endémica de la Sierra San Pedro Mártir en Baja California (Evermann, 1908; Nelson, 1921; Snyder, 1926; Smith, 1991; Ruiz-Campos y Pister, 1995) y la trucha Dorada Mexicana, *O. chrysogaster*, de la SMO (Needham y Gard, 1959; Behnke, 2002; Hendrickson et al., 2003; Ruiz-Campos et al., 2003).

La distribución natural de la trucha Arcoíris de Nelson se extiende a través de un segmento de 24 km del Río Santo Domingo entre el Rancho San Antonio y una alta cascada que limita su movimiento río arriba (Evermann, 1908; Snyder, 1926; Ruiz-Campos y Pister, 1995). Entre 1929 y 1942 esta trucha fue translocada a otros afluentes del Río Santo Domingo (La Misión, La Grulla, La Zanja y El Potrero) al igual que en el Río San Rafael, incrementando así su distribución en la Sierra de San Pedro Mártir (Ruiz-Campos y Pister, 1995).

La trucha Dorada Mexicana es endémica de los afluentes de las cabeceras de los Ríos Fuerte, Sinaloa y Culiacán en la SMO (Needham y Gard, 1964; 1964; Miller, 1950; Behnke, 1991, 2002; Hendrickson et al., 2003; Ruiz-Campos et al., 2003). Actualmente se conoce la presencia de especies nativas del género *Oncorhynchus* aún no descritas formalmente para la ciencia en el Norte de la República Mexicana que coexisten algunas de ellas con la trucha Dorada Mexicana. Esto se determinó debido a recientes expediciones en la SMO, donde se percató de la existencia de por lo menos seis linajes diferentes de truchas aún no descritas como especies independientes (Hendrickson et al., 2003; Ruiz-Campos et al., 2003; Mayden, 2004; Camarena-Rosales et al., 2007; Varela-Romero y Hendrickson, 2010; Mayden et al., 2011). Tales especies requieren ser formalmente reconocidas en términos tanto taxonómicos como nomenclaturales y eventualmente incluirlas en un listado nacional. Para el caso de las truchas de Sonora, por medio del ADN mitocondrial se ha reconocido a la trucha del género *Oncorhynchus* que habita la cuenca del Río Yaqui en Sonora como una forma muy cercana a la trucha Arcoíris exótica (*O. mykiss*; Nielsen, 1996, 1997; Nielsen et al., 1997, 1998).

Sin embargo, estudios posteriores de fragmentos del genoma mitocondrial (Camarena-Rosales et al., 2007) y la morfología (Ruiz-Campos et al., 2003) de las truchas nativas de la SMO reconocen su identidad específica como una especie independiente sugiriéndola como la única especie de trucha nativa de las cuencas de los Ríos Yaqui y Mayo. Recientemente, Mayden et al. (2011) analizaron el estado actual de la información de las poblaciones de truchas nativas distribuidas en cuencas hidrológicas aisladas en la SMO en el noroeste de México, donde incluyen a la trucha Yaqui y recomiendan el considerar a estos linajes como unidades evolutivas independientes, o especies nuevas, que representan a genomas nativos nuevos para la ciencia a pesar de no contarse con las descripciones formales hasta el momento.

Los primeros estudios en especies de truchas pertenecientes al género *Oncorhynchus* en la costa del Pacífico de América se basaron en diferentes marcadores moleculares disponibles hasta ese momento como alozimas, RFLPs y microsatélites. Estos trabajos han revelado en general relaciones positivas entre distancias genéticas y distancias geográficas dentro de sus mismas poblaciones (Allendorf y Waples, 1996; Olsen et al., 1998). Además, otros estudios también encontraron un considerable grado de diferenciación genética dentro de poblaciones de truchas nativas habitando diversos sistemas acuáticos, ya sean ríos o lagunas (Stahl, 1987; Ferguson, 1989; Verspoor, 1997; Olsen et al., 1998). Finalmente, Ryman et al. (1979) y Ferguson y Mason (1981) indicaron que la diferenciación genética también puede incluso ocurrir en escalas geográficas más pequeñas, como puede ser dentro de los mismos ríos o lagunas y dentro de las poblaciones de arroyos que se encuentran próximos entre ellos (Ryman, 1981; Skaala y Naevdal, 1989; Hansen y Loeschcke, 1996; Estoup et al., 1998).

Posteriormente, trabajos recientes sobre la variabilidad genética en truchas del género *Oncorhynchus* pertenecientes a otras regiones de América han evidenciado la presencia de estructura genética poblacional. Cegelski et al. (2006) trabajaron con microsatélites de la trucha Degollada (*O. clarki clarki*) en la cuenca del Río Snake en Idaho, EUA, encontraron presencia de estructura genética debido principalmente a la fragmentación de su hábitat, adicionalmente observaron la sobreexplotación de sus poblaciones y la introducción de especies no nativas. Neraas y Spruell (2001) en un análisis con microsatélites de la trucha Toro (*Salvelinus confluentus*) en la base de la presa Cabinet Gorge en Montana, EUA, encuentran que las barreras antropogénicas pueden impedir el movimiento natural de las truchas impactando la estructura genética de su población, sus resultados muestran que las

truchas nativas de las cabeceras de los arroyos por arriba de la presa están protegidas de las exóticas introducidas por escapes de granjas reproductoras arroyo abajo.

Por otra parte Van Houdt et al. (2005) en su trabajo con la trucha Café (*Salmo trutta*) descubrió que las barreras naturales y las construidas por el hombre limitan la migración de truchas introducidas y protegen a las truchas nativas de la introgresión genética de las truchas exóticas provenientes de criaderos, sus análisis indicaron que la presencia de estos últimos organismos se encontraban limitados e incluso ausentes en poblaciones separadas por barreras físicas. Otro estudio por medio de microsatélites en la trucha Degollada (*O. clarki lewisi*) en la parte Este de Columbia Británica, Canadá realizado por Taylor et al. (2003) indican que la construcción de diques para presas, los canales y la pérdida periódica de flujo dentro de un cauce natural y otras prácticas en el uso de agua y del suelo pueden impedir el movimiento de los peces afectando el flujo de genes y los patrones de biodiversidad reduciendo el tamaño de la población. Es también conocido que las barreras naturales como cauces secos y levantamientos en caídas de agua provenientes de movimientos tectónicos pueden influenciar de manera similar el movimiento de las truchas, en este caso la marca genética por pérdida de alelos puede resultar diferente a la provocada por el ser humano. Esto también fue documentado por Farrington et al. (2004) en su trabajo con alosimas de la trucha Arcoíris Australiana (*O. mykiss*). Además, Whiteley et al. (2006) recolectaron truchas Toro (*S. confluentus*) en las cabeceras de más de 20 arroyos que drenan dentro de tres subcuencas independientes del Río Boise en Idaho, EUA, donde realizaron un análisis de microsatélites y encontraron la presencia de estructura genética a fina escala en dos subcuencas atribuido a la reducción en el flujo de genes y a la colonización por diversas fuentes.

Wenburg et al. (1998) mediante el uso de microsatélites en la trucha Degollada (*O. clarki clarki*) en el Norte de EUA encontró pruebas de diferenciación genética significativa en las frecuencias genotípicas mediante pruebas pareadas entre 13 poblaciones contiguas analizadas en la región y sugirió que estas poblaciones de truchas se encuentran genéticamente estructuradas a nivel de arroyos individuales. El resultado en ese análisis es atribuible a que existe un balance en la dinámica del flujo de genes y la deriva génica en las poblaciones de ese pez lo que debe favorecer un alto grado de diferenciación genética.

Para el caso de las truchas nativas de Norteamérica, nueve truchas nativas se registran para la parte continental de EUA entre las que se cuentan las truchas del Gila (*Oncorhynchus*

gilae) y Apache (*O. apache*), distribuidas en la cuenca del Río Gila en Arizona y Nuevo Mexico, cercanas a la distribución de la trucha Yaqui (Behnke, 2002). Las truchas del Gila y Apache son las especies norteadas más próximas en distribución con respecto a la de la trucha Yaqui, además de considerarse cercanas a ella por que comparten un ancestro común relativo a la trucha Arcoíris (Riddle et al., 1998), al igual que la trucha Yaqui. Riddle et al. (1998) utilizaron secuencias nucleotídicas de la región control del ADNmt y sitios de restricción en todo el genoma mitocondrial para analizar su variación a nivel poblacional y el estatus filogenético de la especie en el suroeste de Nuevo México. Los resultados indicaron la presencia de un linaje único de trucha del Gila en cuatro relictos poblacionales en los Ríos Gila y San Francisco. Esto apoyó al reconocimiento de las truchas Gila y Apache como unidades evolutivas independientes y como amenazadas en su supervivencia. Adicionalmente detectaron que las poblaciones en el Río Gila están conectadas históricamente a través de dinámicas metapoblacionales, por lo que se propuso ser tratada como una unidad de manejo independiente.

Hendrickson et al. (2003) resumen que los impactos sobre las poblaciones de truchas nativas están presentes a todo lo largo de su distribución en territorio mexicano, y detalla que el establecimiento de aserraderos, construcción de caminos y sobrepastoreo se cuentan entre los impactos más drásticos para las truchas. Adicionalmente, muchos arroyos muestran efectos de erosión, sedimentación, contaminación y descenso de los flujos de aguas en hábitats naturales. El establecimiento de criaderos de la trucha Arcoíris exótica (*O. mykiss*) amenaza la integridad genética de la trucha Yaqui en la SMO principalmente por introgresión genética y/o competencia con las formas nativas e incluso depredación, ya que se han recolectado truchas Arcoíris introducidas en cauces naturales en la SMO y más aún, híbridos de trucha Arcoíris con truchas nativas. Desafortunadamente la presencia de la trucha Yaqui en la SMO y la inherente amenaza potencial de especies introducidas han sido ignoradas por las agencias del gobierno mexicano en sus programas de apoyo a la acuicultura rural. El mal manejo de estos criaderos de la trucha Arcoíris exótica ha dado lugar al escape de individuos cultivados en corrientes adyacentes y ha sido registrado en el pasado (Ruiz-Campos et al., 2003; Varela-Romero y Hendrickson, 2010). El conocimiento de la distribución, abundancia, relaciones taxonómicas y filogenéticas de las truchas nativas, además de la ecología y la biología

poblacional, como la estructura genética de las poblaciones permanece sin un conocimiento adecuado (Hendrickson et al., 2003).

Además de la necesidad de que la protección y conservación de las especies de truchas y sus formas no descritas es un tema crítico para la conservación del germoplasma nacional y de Norteamérica que debe ser atendido por esfuerzo multi-institucional que involucre a todos los niveles de gobierno, instituciones académicas, organizaciones privadas, grupos no lucrativos, Mayden et al. (2011) menciona que la diversidad genética de las especies debe ser parte de un plan de sustentabilidad ambiental y de uso de recursos naturales para el mantenimiento de la biodiversidad local.

III. JUSTIFICACIÓN

Debido a que la trucha Yaqui es una especie poco estudiada y en grave riesgo de desaparecer como linaje, es importante conocer su estructura genética y distribución actual para identificar su estado de conservación y el impacto de sus poblaciones en la región de Mesa Tres Ríos, Sonora. El aislamiento geográfico y ecológico que pudiera existir entre las poblaciones de éste pez en esta región puede causar aislamiento reproductivo, diferenciación poblacional y fragmentación del genoma, todos estos, procesos conocidos como promotores de especiación dentro de la distribución de las especies.

El aporte de este trabajo sobre la estructura genética de la trucha Yaqui en la región de Mesa Tres Ríos, servirá para la determinación de la diferenciación genética intraespecífica que pudiera existir entre las poblaciones de este pez en esa región. El generar más datos sobre la genética intraespecífica de la especie facilitará y mejorará su interpretación ecológico-evolutiva y ayudará a la comprensión de la influencia de los factores bióticos y abióticos en su estructura poblacional. La información obtenida sobre la sistemática y sobre la biología de la especie, además de la relacionada con el hábitat, permitirá tener mayor información requerida para el manejo adecuado. Esto será de gran ayuda al momento de su repoblamiento potencial en los arroyos de Mesa Tres Ríos, promoviendo la conservación de los recursos genéticos. También se espera que se promueva la recuperación de hábitats de ocupación de la trucha Yaqui, para promover nuevos sitios de ocupación y tener una mayor distribución de truchas por arroyo.

El fomento de la pesca deportiva de especies nativas, como es el caso de la trucha Yaqui en el noroeste de México, forma parte de una actividad ecoturística prometedora ya que éste pez posee un valor agregado al ser una especie nativa. Esta actividad en la región de Mesa Tres Ríos ayudará a la mitigación del impacto causado por la introducción de especies exóticas, además de ser una práctica potencialmente rentable para los dueños de las granjas de esa región, considerando que tendrán las mayores ganancias por la venta de cada individuo capturado durante las expediciones de los turistas comparado con el precio de un lote de truchas cultivadas. Tomando en cuenta lo anterior y considerando a la conservación como una actividad que puede reeditar ingresos a los pobladores de la región, esta iniciativa está

involucrada en el manejo sustentable del recurso, ya que promueve la mitigación de los impactos de escapes de truchas exóticas e impulsa el establecimiento de una nueva actividad económica.

Adicionalmente, los resultados de este trabajo podrán ser comparados con otros estudios relacionados y servirá como referencia y apoyo en el diseño metodológico para atender problemáticas similares tanto de truchas como de otros peces. La descripción formal de la trucha Yaqui, resolverá el problema taxonómico de este organismo lo que está siendo atendido por el Dr. Richard Mayden de la Universidad de San Luis, EUA, quien prepara su descripción oficial (Mayden et al., 2011). La trucha Yaqui, al llegar a ser una especie descrita formalmente por la ciencia (especie nominal), será reconocida legalmente y podrá ser incluida en listados de protección y ser sujeto de apoyo financiero para proyectos de manejo por las diversas agencias gubernamentales.

IV. HIPOTESIS

La trucha Yaqui en la región de Mesa Tres Ríos, Sonora se distribuye en diferentes arroyos tributarios aislados por barreras geográficas y ecológicas, por lo que existe más de una población de truchas y se evidencian por medio de la variación en la secuencia de la región control de su genoma mitocondrial.

V. OBJETIVOS

V.1. Objetivo General

Describir la estructura genética intraespecífica de la trucha Yaqui *Oncorhynchus* sp. en arroyos de aguas frías en la región de Mesa Tres Ríos, Sonora por medio del análisis de la secuencia de la región control del genoma mitocondrial.

V.2. Objetivos Específicos

Cuantificar la diversidad genética de la especie en los arroyos de aguas frías de la región de Mesa Tres Ríos, Sonora por medio del análisis de la secuencia de la región control del genoma mitocondrial.

Estimar el grado de estructura genética de las poblaciones.

Comparar la estructura genética intraspecífica de la trucha Yaqui en dos vertientes de la región de Mesa Tres Ríos (vertiente del Arroyo La Cueva contra la vertiente del Arroyo El Largo).

Proponer medidas de manejo y conservación de la trucha Yaqui en la región de Mesa Tres Ríos, Sonora.

VI. MÉTODOLÓGÍA

VI.1. Área de Estudio

El Río Yaqui es el sexto de mayor tamaño en el noroeste de México, esto es debido a que su cuenca drena un área de 73,000 km² entre los 34° N y 32° N de latitud en los Estados de Sonora y Chihuahua, además del extremo sureste de Arizona. Los ríos principales de la cuenca del Ríos Yaqui los Ríos Bavispe, Papigochic, Sirupa, Aros, Mulatos, Moctezuma y Nacozari. La mayor parte de los escurrimientos de la cuenca en la zona de mayor elevación provienen de su territorio en el Estado de Chihuahua. La cuenca del Río Yaqui está formada por cuatro subcuencas, la subcuenca del Río Bavispe, la subcuenca de los Ríos Papigochic, Sirupa y Aros, la subcuenca de los Ríos Nacozari y Moctezuma y la subcuenca del Bajo Río Yaqui (Figura 1). Las dos primeras son las subcuencas principales que cubren más de la mitad de su territorio. La subcuenca de los Ríos Papigochic, Sirupa y Aros nace en el Estado de Chihuahua y se une al Río Bavispe en Sonora para formar el canal principal de la cuenca conocido como Río Yaqui. La segunda subcuenca principal es la subcuenca del Río Bavispe, la cual nace en el Estado de Chihuahua y hace un giro amplio, justo al Sur de la frontera con internacional con Arizona, añadiéndose al sistema de flujo del Río San Bernardino (sistema que se deriva de Arizona) (Hudson et al., 2005).

La región de Mesa Tres Ríos se encuentra en el municipio de Nácori Chico en la parte oriental del Estado de Sonora en la Sierra Madre Occidental, colindante con el Estado de Chihuahua entre una elevación de 1,600 a 2,600 msnm y una superficie de 2,748.67 km² que representa el 1.48 % del total estatal y una densidad de población de 0.81 habitantes por kilómetro cuadrado. El clima es templado en las partes altas de la cuenca (INEGI, 2000a, 2000b). Las temperaturas medias mensuales oscilan entre 11° C en enero a 26° C en julio, con un promedio anual de 18.4° C. Las temperaturas diarias nocturnas, sin embargo, están comúnmente por debajo de 0° C en invierno en las altas elevaciones. Las temperaturas diurnas en elevaciones bajas y medias frecuentemente exceden los 40° C en verano. A lo largo de las cuencas, la mayoría de las precipitaciones en forma de lluvia ocurren en julio y agosto (más de 11cm/mes). La precipitación es mayor en las montañas más altas del Este, donde las

acumulaciones importantes de nieve son comunes dos veces al año y son menores en las montañas bajas y colinas de la parte occidental de la cuenca.

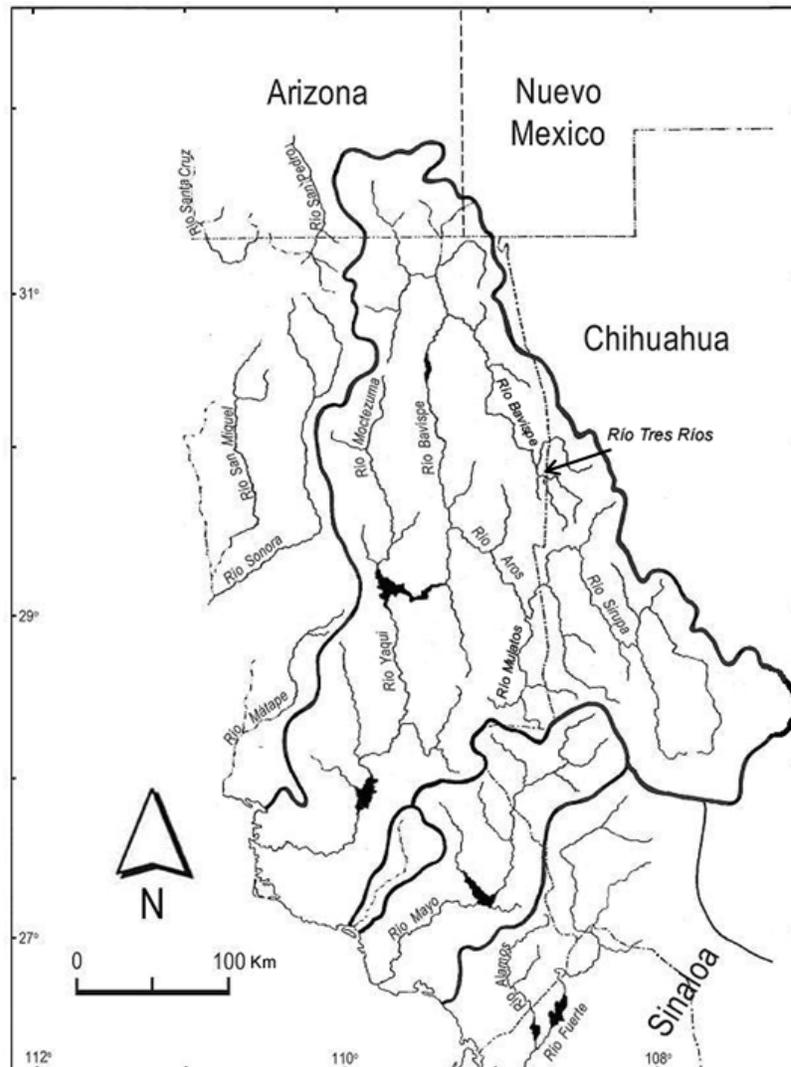


Figura 1. Composición hidrográfica y ríos principales de la cuenca del Río Yaqui.

La región de Mesa Tres Ríos es la porción centro noreste de la cuenca del Río Bavispe justo en el límite de los estados de Sonora y Chihuahua, está localizada en el bosque de coníferas del Estado de Sonora donde la vegetación se encuentra conformada principalmente por pinos (*Pinus* spp.), táscale (*Juniperus* spp.), sabinos (*Taxodium* sp.) y alisos (*Platanus* spp.). El área de estudio se compone de una serie de arroyos tributarios, que forman parte de la subcuenca del Río Bavispe y sólo un arroyo de la subcuenca del Río

Papigochic/Sirupa/Aros. Para fines de este estudio estas dos vertientes fueron nombradas como localidad 1 (Subcuenca de los Arroyos El Largo y El Mocho Bill) y Localidad 2 (Subcuenca del Arroyo La Cueva) respectivamente (Figura 2) que representan la distribución geográfica de las truchas nativas en la zona de estudio, todos estos arroyos mencionados son de aguas frías. Para la Localidad de la vertiente Oriental del área de estudio sólo se conoce el Arroyo El Largo (localidad 1), que drena hacia el Arroyo El Arco que terminan por desembocar al Río Negro. El Arroyo El Mocho Bill es parte de la Localidad 1 sin embargo es parte de la subcuenca de los ríos Papigochic/Sirupa/Aros y es considerado parte de la región oriental de la zona de estudio ya que se ha registrado la translocación de una población de truchas Yaquis provenientes del Arroyo El Largo (Francisco Fimbres. 2008. Comunicación personal. Ejido El Largo, Sonora; Granja Trutícola Ejido El Largo). Los arroyos de la subcuenca de Arroyo La Cueva que conforman la Localidad 2 en la región de Mesa Tres Ríos en su vertiente Norte son El Arroyo La Cueva y sus tributarios los arroyos La Presita, El Palmilloso y La Cebadilla que drenan directamente al Río Tres Ríos y este último es tributario del Bavispe. El Arroyo San Antonio es parte de ésta localidad 2 y drena directamente al Río Tres Ríos, que a partir de esta unión se reconoce como Río Bavispe.

VI.2. Recolecta de Ejemplares

Para obtener las muestras de organismos se realizaron tres salidas de campo durante los meses de mayo, julio y noviembre del 2008 autorizadas por el permiso de recolecta de Pesca de Fomento DGOPA.02191.110309.0667 y SGPA/DGVS/00505/10 expedidos por la SAGARPA y SEMARNAT, respectivamente. Se recorrieron transectos de aproximadamente 100 a 200 m por arroyo en la Localidad 1 (Arroyos El Largo y El Mocho Bill) y en la Localidad 2 (Arroyos La Presita, El Amplio, La Cueva, El Palmilloso, El Rubí y La Cebadilla), muestreando los distintos tipos de hábitats encontrados. Debido a que el muestreo no era selectivo se capturaron todos los peces encontrados en sus hábitats naturales utilizando electropesca. De las truchas nativas recolectadas, todas fueron procesadas y del resto de la comunidad íctica, sólo se tomó una muestra representativa de su composición. Se tomaron muestras en vivo de las aletas pélvica y pectoral derecha de cada trucha recolectada, posteriormente fueron

VI.3. Extracción y Análisis del ADN

El ADN total se obtuvo a partir de 25 mg tejido de las aletas trituradas con un homogenizador de Kontes para microtubos. Después el homogenizado fue digerido con proteinasa K y ARNasa para obtener el DNA que es precipitado con etanol de acuerdo a lo especificado en el kit QIAamp DNA Mini Kit de la compañía QIAGEN. Se determinó la calidad y pureza del ADN por medio de un espectrofotómetro NanoDrop ND-1000 a absorbancias de 260 y 280 nm y la calidad se analizó por electroforesis en geles de agarosa al 1%.

VI.3.1. Amplificación de la región control del ADNmt

Para el análisis de PCR se estandarizaron los métodos en el laboratorio de Ecología Molecular del DICTUS siguiendo las recomendaciones de Avise (1994) y Hoebel (1992). Se buscó obtener un número mínimo de 30 organismos por cada región geográfica muestreada y mediante el uso de PCR se amplificó la región control del ADNmt utilizando los oligonucleótidos: FW-LN20: 5'-ACCACTAGCACCCAAAGCTA-3' y RV-HN20: 5'-GTGTTATGCTTTAGTTAAGC-3'. Estos oligonucleótidos fueron diseñados a partir de secuencias de otras truchas reportadas en el GenBank.

VI.3.2. Condiciones de la PCR

Las reacciones de PCR se realizaron utilizando las esferas PCR PuRe Taq Ready-to-Go (GE Healthcare). Cada esfera contiene 200 μ M de cada dNTP (dATP, dCTP, dGTP), 2.25 unidades de PuRe Taq ADN polimerasa, 10 mM Tris-HCl (pH 9.0), 50 mM KCl, 1.5 mM MgCl₂, estabilizadores y BSA. A cada esfera se agregaron 16 μ l de agua estéril milli-Q repartiendo el producto en dos tubos de 0.5 ml en partes iguales con 8 μ l cada uno. A cada tubo se le colocó 1.25 μ l con una concentración de 10 μ M de cada oligonucleotido FW-LN20 y RV-HN20, finalmente se añadieron 2 μ l de ADN de cada uno de los individuos de trucha para así obtener

un volumen final de 12.5 μ l en cada tubo. Para la reacción se utilizó un termociclador BioRad DNA engine PTC 0200, para el cual se diseñó un programa con la finalidad de amplificar la región control del ADNmt, que consta de los siguientes pasos: desnaturalización inicial por 5 minutos a 94° C, seguida de 34 ciclos de 50 segundos a 94° C, 1 minuto a 50° C y 1 minuto a 72° C. La extensión final se realizó a 72° C durante 10 minutos. Los productos de PCR fueron almacenados a -20° C.

VI.3.3. Electroforesis de los productos de PCR

Para determinar si el producto de PCR obtenido era del tamaño esperado (>1000 pb) se tomó una muestra de 2 μ l, se corrió en electroforesis y se visualizó utilizando geles de agarosa (Sigma-Aldrich) preparados al 1% con bromuro de etidio (Sigma-Aldrich). Se utilizó un marcador de peso molecular de 1000 pb (Invitrogen) para estimar el peso molecular de la banda obtenida. Las imágenes de los geles expuestos a luz UV fueron capturadas con la ayuda de un fotodocumentador MiniBis Pro (DNR Bio_Imaging System).

VI.3.4. Secuenciación y análisis de los productos de PCR

Los productos de PCR del tamaño esperado para la región control de cada uno de los individuos de truchas Yaqui fueron enviados a MacroGen, Inc. (Seúl, Corea) según las especificaciones de la compañía para su purificación y secuenciación en ambos sentidos de la cadena de ADNmt. Las secuencias obtenidas fueron editadas utilizando el programa Chromas Pro (versión 1.41) y alineadas por medio del ClustalW (Thompson et al., 1994). Se utilizó el análisis BLAST (Altschul et al., (1990) para comparar las secuencias obtenidas con las existente en GenBank.

VI.3.5. Análisis de secuencias

Para determinar la heterogeneidad en la distribución de las frecuencias haplotípicas entre las Localidades 1 y 2 se realizó una prueba de χ^2 con aleatorización de Monte Carlo con 10,000 réplicas de acuerdo al procedimiento del programa CHI2MCS de Danzmann e Ihssen (1995). Se utilizó el programa Arlequín 3.0 (Excoffier et al., 2005) para los análisis de diversidad de gene, número de loci analizados, sitios polimórficos (S), diversidad nucleotídica, frecuencia haplotípica y análisis molecular de varianza (AMOVA) (Excoffier et al., 2005). El valor obtenido del coeficiente de diferenciación genética (Fst) en el análisis de AMOVA se probó mediante la hipótesis $Fst = 0$ usando la fórmula $\chi^2 = 2NFst(k-1)$, con g.l. = $(k-1)(s-1)$, en donde k es el número de alelos diferentes, N el número de organismos y s el número de muestras (Workman y Niswander, 1970). Se estimó el número de migrantes por generación de acuerdo a $N_e m = (Fst^{-1} - 1) / 2$ (Hartl, 1988).

VII. RESULTADOS

Durante los tres muestreos realizados se recolectaron 62 ejemplares de trucha Yaqui (*Oncorhynchus* sp.) de los arroyos El Largo, El Mocho Bill, La Presita y La Cebadilla. Los arroyos con mayor abundancia de truchas nativas fueron los Arroyos El Largo y El Mocho Bill con 37 y 16 ejemplares respectivamente y menos abundantes en los Arroyos La Presita y La Cebadilla con ocho y dos respectivamente, representando las dos vertientes sujetas a estudio (Tabla I). Adicionalmente se probaron 24 muestras de truchas Yaquis del Laboratorio de Vertebrados de la UABC para obtener un tamaño de muestra igual o mayor a 30 ejemplares dentro del análisis para la región geográfica de la localidad 2 en la subcuenca del Arroyo La Cueva (Arroyos La Presita y San Antonio), resultando un total de 85 ejemplares. Sin embargo, sólo fue posible amplificar la región control de 1 ejemplar del Arroyo La Presita y dos ejemplares del Arroyo San Antonio (Tabla I). El Arroyo San Antonio se adiciona como un arroyo más a los mencionados en las recolectas para el área de estudio.

De todas las muestras recolectadas y obtenidas se generó un total de 49 secuencias de la región control completa cuya longitud osciló entre los 1019 a 1024 pb. En su comparación mediante un análisis de BLAST a la secuencia de la región control del ADNmt de la trucha Arcoíris (*O. mykiss*) reportada en el GenBank (Número de acceso AF_044137) se detectó que las secuencias de la trucha Yaqui tiene una homología de hasta el 95 %. Las secuencias inician con 8 bases del gen del ARN de transferencia de Prolina y continúan con la totalidad de la región control y terminan con 35 bases del gen del ARN de transferencia de Fenilalanina (Figura 3) que fueron incluidas para desarrollar el análisis de las secuencias.

En el análisis de los datos obtenidos en la distribución de frecuencias haplotípicas de la región control agrupadas por región geográfica en la Localidad 1 (subcuenca del Arroyo El Largo/El Mocho Bill) y La Localidad 2 (subcuenca del Arroyo La Cueva/La Presita/La Cebadilla/San Antonio) se encontraron un total de 24 haplotipos, sólo dos (4 y 12) están presentes en los arroyos de ambas vertientes (El Largo/El Mocho Bill y La Presita) y 21 haplotipos resultaron ser únicos para el resto de los arroyos muestreados (Tabla II).

Tabla I.- Relación de localidades de recolecta de especímenes de trucha Yaqui en la región de Mesa Tres Ríos, Sonora y número total de secuencias de ADNmt obtenidas.

Localidad	Fecha de colecta	Número de Catálogo	Coordenadas Geográficas	Altitud (msnm)	Número de Organismos	Secuencias Obtenidas
Subcuenca Arroyo El Largo (Localidad 1)						
Arroyo El Largo a 5 km al Este del Ejido Arroyo Largo	16-05-08	USON-1108				
	02-11-08	USON-1227	29°43'42.2''N	2200	37	26
	02-11-08	USON-1234	108°37'29.4''O			
Arroyo El Mocho Bill al cruce del camino del Cerro La India (Sub cuenca del Río Aros)	03-11-08	USON- 1230	29°43'36.3''N 108°40'22''O	2000	16	10
Total					53	36
Subcuenca Arroyo La Cueva (Localidad 2)						
Arroyo La Presita, tributario del Arroyo La Cueva	15-05-08	USON-1105 USON-114	29°48'32.8''N 108° 43'12.6''S	1640	8	8
	23-04-01	“Z”				
Arroyo La Cebadilla desde el inicio con el Arroyo El Palmilloso	09-07-08	USON-1154	29°49'11.3''N 108°44'4.9''O	2200	2	2
Sonora, Arroyo San Antonio, sobre el Rancho San Antonio	23-04-01	“SA”	29°52'46.5''N 108°44'03.6''S	1610	14	2
Total					32	13

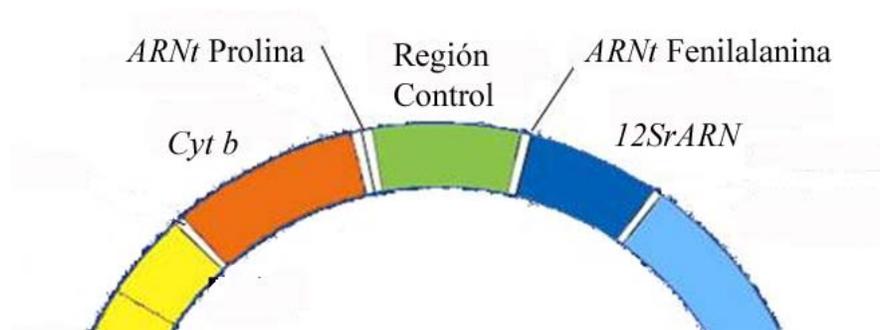


Figura 3. Diagrama de la localización de la región control en el ADN mitocondrial de la trucha Yaqui.

El haplotipo 3 se encontró exclusivamente en la Localidad 1 en ambos arroyos. El resto de los 21 haplotipos resultaron ser únicos para los arroyos muestreados en ambas localidades del área de estudio: 12 haplotipos únicos para la localidad 1, de estos, nueve en el Arroyo El Largo (2, 8, 14, 15, 17, 19, 20, 21 y 22) y 4 en el Arroyo El Mocho Bill (6, 7, 11 y 18). Para la localidad 2 se registraron 8 haplotipos únicos, de estos, cuatro para el Arroyo La Presita (1, 9, 13 y 16), dos para el Arroyo La Cebadilla (5 y 10) y dos para el Arroyo San Antonio (23 y 24, Tabla II).

El análisis de las secuencias demuestra que las truchas Yaquis pertenecientes a la Localidad 2 (Subcuenca Arroyo La Cueva) presenta el mayor valor de diversidad genética 0.9231 ± 0.0694 , mientras que la Localidad 1 (Subcuenca Arroyo El Largo) presentó un valor de 0.8556 ± 0.0455 (Figura 4). El valor promedio del total de la población analizada fue de 0.88935 ± 0.05745 . Los valores de diversidad nucleotídica en los diferentes arroyos muestran un promedio de 0.0092205 ± 0.005023 , siendo el Arroyo La Cueva el que presenta un mayor valor con 0.015993 ± 0.008557 , mientras que el valor del Arroyo El Largo fue de 0.002448 ± 0.001489 .

Tabla II. Distribución de las frecuencias haplotípicas en las localidades de estudio.

Haplotipo	Localidad 1		Localidad 2		
	Arroyo El Largo	Arroyo El Mocho Bill	Arroyo La Presita	Arroyo La Cebadilla	Arroyo San Antonio
1			1		
2	3				
3	6	1			
4	8	4	4		
5				1	
6		1			
7		1			
8	1				
9			1		
10				1	
11		1			
12	1	1	1		
13			1		
14	1				
15	1				
16			1		
17	1				
18		1			
19	1				
20	1				
21	1				
22	1				
23					1
24					1
Total	12	7	6	2	2

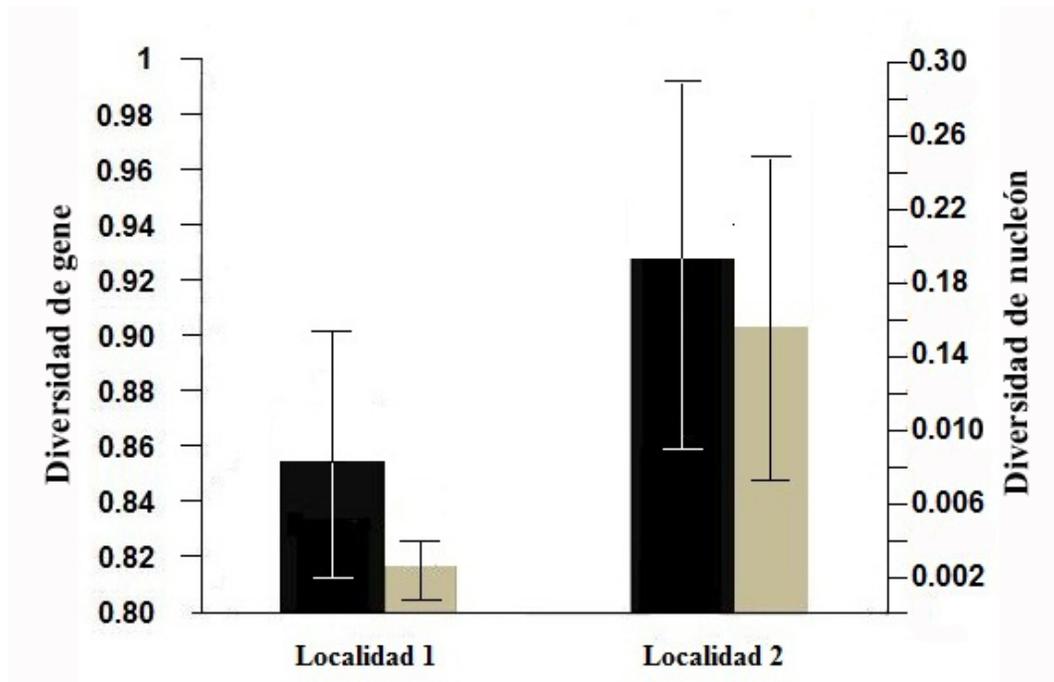


Figura 4. Diversidad de gene (barra negra) y de nucleótido (barra gris) en el análisis de secuencias comparativas entre las dos localidades de estudio.

En el análisis de secuencias para obtener la diversidad molecular se observaron 1068 loci para todas las secuencias ya que cada posición de base corresponde un locus. Así, tenemos que se obtuvieron 17 loci polimórficos para la Localidad 1 y 67 para Localidad 2, con un valor promedio de 42 y un número de haplotipos de 16 y 10 respectivamente (Tabla III).

Tabla III. Índices de diversidad molecular de las dos localidades de estudio.

	No. copias de genes	No. de haplotipos	No. de loci	No. loci utilizados	No. de sitios polimórficos
Localidad 1	36	16	1068	1068	17
Localidad 2	13	10	1068	1067	67

Para determinar la estructura genética se realizó un análisis AMOVA que indicó que el 99.37% de la varianza molecular total ocurre dentro de las poblaciones, mientras que el 0.63% se presenta entre las poblaciones. El valor de $F_{st} = 0.00631$ indica un nivel de diferenciación muy pequeño que no es diferente de cero entre las dos vertientes analizadas (Tabla IV). El número de migrantes por generación, considerando el valor de F_{st} , fue de 79.2, lo que sugiere un gran número de migrantes cada generación.

Tabla IV. Análisis molecular de varianza (AMOVA) de las dos localidades de muestreo.

Origen de la variación	d.f.	Suma de cuadrados	Componentes de varianza	Porcentaje de varianza
Entre poblaciones	1	0.489	0.00277 Va	0.63
Dentro de poblaciones	47	20. 511	0.43640 Vb	99.37
Total	48	21.000	0.43917	
Índice de fijación $F_{st} = 0.00631$				

VIII. DISCUSIÓN

Los primeros estudios sobre la estructura poblacional de truchas en el noroeste de México fueron realizados mediante microsatélites y secuencias de ADNmt en truchas de la Sierra Madre Occidental pertenecientes a los Ríos Yaqui, Mayo, Casas Grandes y el Río Bavispe y su relación con la trucha Dorada Mexicana localizada en el Río Sinaloa y otras truchas de Norteamérica encontrando diferencias genéticas para todas ellas (Nielsen, 1996, 1997; Nielsen et al., 1997, 1998). Posteriormente, Nielsen y Sage, 2001 mostraron un alto grado de diferenciación genética entre las poblaciones de truchas en diferentes localidades a lo largo de la Sierra Madre Occidental ($F_{st} = 0.43$), corroborando la existencia de varias poblaciones de este pez en el noroeste de México. Adicionalmente Ruiz-Campos et al. (2003) desarrollaron un análisis morfométrico donde se reconocieron dos grupos distintivos de poblaciones de truchas nativas en el noroeste de México, una para *Oncorhynchus mykiss nelsoni* en la Sierra de San Pedro Mártir en Baja California y el otro grupo para las truchas pertenecientes a la Sierra Madre Occidental. Según este análisis el último grupo quedó dividido en cuatro subgrupos, (1) *O. chrysogaster* para los Ríos Fuerte y Culiacán y *O. mykiss* ssp. para el Río Piaxtla; (2) *O. mykiss* spp. para los Ríos San Lorenzo, Baluarte y Acaponeta; (3) *O. mykiss* sp. para los Ríos Yaqui y Mayo y finalmente *O. chrysogaster* para el Río Sinaloa. El trabajo reflejó la presencia de varias poblaciones de truchas en el noroeste de México derivado de las diferencias morfométricas determinadas del total de organismos analizados. De esta forma, en ambos estudios se evidenció la diferencia que existe entre las truchas del Río Yaqui con las truchas pertenecientes a la costa del Pacífico y con la trucha Dorada Mexicana, mostrándola como una población independiente.

Otro trabajo dirigido a conocer la estructura poblacional de las truchas nativas en el noroeste de México considerando el resultado del análisis morfométrico de Ruiz-Campos et al. (2003), se realizó mediante el análisis de los polimorfismos de los fragmentos de restricción (RFLP) en una región de 2354 pb del ADNmt localizada entre el citocromo b y la región control (Camarena-Rosales et al., 2008). En el análisis se identificaron 15 haplotipos y fueron clasificados en cuatro grupos. En el primer grupo se encontró un haplotipo restringido para la trucha de Nelson (*O. mykiss nelsoni*), en el segundo grupo cuatro haplotipos para las truchas de los Ríos Yaqui y Mayo, en el tercer

grupo seis haplotipos para la trucha Dorada Mexicana con dos subgrupos y finalmente uno exclusivo para la trucha del Río Piaxtla. Para la cuenca del Río Yaqui este análisis mostró una diversidad genética de 0.385 y 0.648 y la diversidad nucleotídica fue 0.009 y 0.018 para los arroyos La Presita y San Antonio, respectivamente. A pesar de que la diferencia en las técnicas de análisis de la variación genética de los RFLPs de Camarena-Rosales et al. (2008) que subestiman la variación, comparados con los valores obtenidos por medio del análisis de la secuenciación de la región control, es posible observar que las tendencias de ambos estudios no muestran reducción en la variabilidad genética. En el presente trabajo la subcuenca del Arroyo La Cueva que incluyen los arroyos La Presita y San Antonio, los valores de diversidad genética y nucleotídica fueron de 0.9231 y 0.015993 respectivamente y el valor promedio de la variabilidad genética para este estudio fue de 0.88935, parecidos entonces a los resultados reportados por Camarena-Rosales et al. (2008) a pesar de haber pasado siete años desde la toma de muestras para sus análisis con respecto a los del presente trabajo.

En el caso de la distribución de frecuencias haplotípicas, en el presente trabajo sólo dos haplotipos (4 y 12) están presentes en tres de los cinco arroyos muestreados de ambas vertientes, representando 19 de los 49 organismos analizados que se encontraron en ambas subcuencas. La presencia de estos haplotipos en ambas localidades se puede deber a la migración de forma natural de las truchas hacia esos arroyos utilizando su conexión con el Río Negro y el Río Tres Ríos (Bavispe) en los que los arroyos de las localidades 1 y 2 desembocan, como un evento de reproducción o desove en el área de estudio. Este fenómeno ya ha sido reportado en estudios anteriores para otras truchas de Norteamérica (Thurrow et al., 1988; Henderson et al., 2000).

Para el resto de los haplotipos, 21 resultaron ser únicos para el resto de los arroyos muestreados lo que indica que no todos los individuos de un arroyo son susceptibles de participar en un evento de migración con posibles fines reproductivos. Así, una parte importante de la diversidad genética de la especie es exclusiva de cada uno de los arroyos muestreados y posiblemente de los arroyos aún no muestreados que mantienen poblaciones de truchas Yaquis en la región de Mesa Tres Ríos. En la localidad 2, donde existen un mayor número de arroyos tributarios y por consiguiente una mayor heterogeneidad de hábitat, se observaron 50 loci polimórficos más que en la localidad 1, donde la mayoría de los ejemplares provienen sólo de dos arroyos. Estos haplotipos exclusivos son componentes importantes de la diversidad genética y posiblemente jueguen un papel importante en el mantenimiento de la diversidad

genética de la especie en la región. La existencia de un gran número de haplotipos únicos puede deberse al efecto fundador en la colonización inicial de estos hábitats. Esta característica ha sido observada para otras truchas nativas de Norteamérica (Riddle et al., 1998) y de otras regiones (Wenburg et al., 1998; Whiteley et al., 2006).

La estructura genética de las poblaciones de truchas se ha estudiado inicialmente en especies de truchas del Pacífico (*Oncorhynchus* spp.) utilizando alozimas, RFLPs y microsatélites y han revelado la existencia de estructura genética, un grado considerable de diferenciación genética dentro de poblaciones de truchas nativas habitando diversos sistemas acuáticos naturales y artificiales (Stahl, 1987; Ferguson, 1989; Verspoor, 1997; Allendorf y Waples, 1996; Olsen et al., 1998), e incluso indican que estas diferencias pueden ocurrir a escalas geográficas pequeñas, como dentro de los mismos ríos o lagunas y dentro de las poblaciones de arroyos que se encuentran próximos entre ellos (Ryman et al., 1979; Ferguson y Mason, 1981; Ryman, 1981; Skaala y Naevdal, 1989; Hansen y Loeschcke, 1996; Estoup et al., 1998). Adicionalmente, los altos grados de diferenciación genética en poblaciones dentro de una misma vertiente pueden ser atribuidos a una separación por barreras geográficas, como puede ser el caso de caídas de agua imposibles de traspasar y subdivisiones entre los tributarios (Carlsson et al., 1999). Sin embargo, en el área de estudio de este trabajo, no se han detectado hasta el momento barreras geográficas naturales y no se conoce de alguna estructura física colocada por el hombre que sirva para este fin. Debido a que no existen series de datos de temperaturas de los arroyos de aguas frías donde se distribuyen las truchas ni de las temperaturas de los ríos donde estos arroyos desembocan (Río Negro, Río Tres Ríos y Río Bavispe), no es posible comparar las diferencias de temperatura entre estos y evaluar así que estos ríos funcionen como barreras térmicas para la dispersión de las truchas nativas, considerando que no existen registros de estas truchas en los mencionados ríos fuera de los arroyos de aguas frías.

A pesar de que los trabajos que reportan estructura genética en truchas encuentran la presencia de barreras naturales y artificiales (Neraas y Spruell, 2001; Taylor et al., 2003; Farrington et al., 2004; Cegelski et al., 2006; Van Houdt et al., 2005; Whiteley et al., 2006), Wenburg et al. (1998) encontraron pruebas de diferenciación genética significativa en las frecuencias genotípicas en la trucha Degollada (*Oncorhynchus clarki clarki*) entre 13 poblaciones contiguas analizadas en la región en el estado de Washington y sugirieron que existe un balance en la dinámica del flujo de genes y la deriva génica en las poblaciones de ese pez lo que debe favorecer un

alto grado de diferenciación genética. Sin embargo, la aparentemente inexistencia de barreras para las truchas que habitan los arroyos de la región de Mesa Tres Ríos y los resultados encontrados en este trabajo indican que poseen un grado muy bajo de diferenciación genética ($F_{st} = 0.00631$), por lo que se sugiere sean consideradas como una sola población, teniendo en cuenta que existe un alto número de migrantes por generación (79), a diferencia de los trabajos reportados para este género donde el número de migrantes es comparablemente inferior (Wenburg et al., 1998; Cegelski et al., 2006). Este resultado probablemente es debido a la presencia de un mayor flujo de genes entre las truchas de esos arroyos, una de las razones de este resultado puede ser debido, como se mencionó anteriormente, a la ausencia de barreras geográficas que realmente impidan un flujo entre las truchas que habitan esas vertientes.

El análisis molecular de varianza (AMOVA) mostró que el 99.37% de la varianza molecular total ocurre dentro de las poblaciones, mientras que el 0.63% se presenta entre ambas. Estos datos dieron como resultado un índice de fijación muy pequeño para las dos vertientes analizadas, mientras que los demás datos obtenidos en el mismo análisis de AMOVA y los de diversidad genética comparados con los otros estudios citados no muestran evidencia de pérdida genética dentro de la población de la localidad 2 que fue posible comparar con datos publicados (Camarena-Rosales et al., 2008). Por otra parte los resultados de este estudio permiten inferir que no existe fragmentación aparentemente del hábitat y que no existe evidencia de sobreexplotación de las truchas en esa área debido a que no se detectó una actividad regular desarrollada por turistas o locales, donde estos últimos la pescan ocasionalmente pues es más fácil obtener truchas Arcoíris de las granjas engordadoras.

Los resultados en este estudio sugieren que las truchas que habitan la región de Mesa Tres Ríos deben ser consideradas como una sola población distribuida en las dos vertientes del área estudiada. Se han documentado trabajos en truchas del género *Oncorhynchus* donde el flujo de genes tiene mayor influencia que la deriva génica en poblaciones con distancias geográficas menores, resultando una población panmíctica. La falta de diferenciación genética entre los arroyos puede ser debida a la migración o a un reciente ancestro en común (Cegelski et al., 2006). Sin embargo existen otros factores que también pudieran estar provocando la poca variación genética en esa región, como es la falta de presiones ambientales selectivas y la presencia de dispersión dentro de la población (Gresswell et al., 1997). Algunas truchas son propensas a moverse en grandes distancias (50 km) durante la primavera, este movimiento ha sido

atribuido al desove (Thurow et al., 1988; Henderson et al., 2000). Estos aspectos sobre la biología y ecología de las truchas nativas pudieran explicar las principales causas en la falta de estructura genética en las truchas de la región de Mesa Tres Ríos, Sonora.

Sin embargo, la translocación artificial de truchas nativas hacia otros arroyos de otras localidades fue registrada en este trabajo, evento relatado por el propietario de la granja trutícola Ejido El Largo cuando años atrás trasladó truchas Yaquis del Arroyo El Largo hacia el Arroyo El Mocho Bill, transgrediendo el límite natural de distribución de las truchas. Anteriormente, este último arroyo no mantenía ninguna población natural ni introducida de trucha. Probablemente éste no ha sido el único evento de translocación realizadas por los dueños de las granjas trutícolas de la región promoviendo la dispersión y distribución de haplotipos de truchas Yaquis en los arroyos muestreados. Sin establecerse la existencia de una barrera entre las truchas que habitan, al menos las de las localidades 1 y 2 de este estudio, es posible que no sólo la migración natural esté promoviendo la falta de estructura genética. La baja diferenciación genética encontrada en las localidades 1 y 2 y el elevado número de migrantes, puede indicar que el proceso de migración es masivo en un corto periodo de tiempo, sugiriendo que el papel de translocación de grupos de truchas Yaqui entre los arroyos ha sido una práctica más común de lo que se pudiera pensar en el pasado reciente. Es posible que el reciente interés de los engordadores de truchas de la región por adecuar la trucha Yaqui a las condiciones de cultivo por ser más tolerante a temperaturas más altas y tener además un valor agregado para los turistas interesados en la pesca de la trucha por tratarse de una trucha nativa, haya promovido translocaciones recientes en el área.

Espinoza-Pérez et al. (2007), Hendrickson et al. (2003), Varela-Romero y Hendrickson (2010) y Mayden et al. (2011) indican que la conservación de estos recursos genéticos locales únicos es de gran importancia para el desarrollo de la sustentabilidad en la región. La población de trucha Yaqui de la región de Mesa Tres Ríos, Sonora, representa una unidad de manejo genético poblacional que tiene un potencial importante en un plan de sustentabilidad ambiental y de uso de recursos naturales para el mantenimiento de la biodiversidad local y promoción de la economía local a través del ecoturismo. Vastas áreas de la cuenca del Río Yaqui en el noroeste de México se encuentran aún inexploradas para este recurso y la información existente es insuficiente para el manejo de las poblaciones actualmente detectadas.

IX. CONCLUSIONES

La variabilidad genética detectada en la trucha Yaqui en la región de Mesa Tres Ríos, Sonora resultó más alta que la proporcionada por los estudios publicados para la especie.

No se detectó estructura genética poblacional para la región de Mesa Tres Ríos, por lo tanto se trata de una sola población que ocupa los arroyos de aguas frías de la región.

Sólo tres haplotipos fueron abundantes para los Arroyos El Largo, El Mocho Bill y La Presita en ambas vertientes, el resto de los 21 haplotipos detectados representan individuos distribuidos en los cinco arroyos de muestreo.

No se detectó evidencia de extracción por pesca sobre la población de trucha Yaqui en la región de Mesa Tres Ríos.

Se documentó la translocación de individuos de la trucha Yaqui desde el Arroyo El Largo en la subcuenca del Río Bavispe al Arroyo El Mocho Bill de la subcuenca de los Ríos Papigochic, Sirupa y Aros, ambos de la cuenca del Río Yaqui.

El análisis de la secuencia de la región control del ADN mitocondrial de la trucha Yaqui representa una herramienta muy útil y valiosa para la descripción de su variabilidad genética y la estructura poblacional.

La población de trucha Yaqui en la región de Mesa Tres Ríos representa una unidad evolutiva susceptible de manejo para su protección, conservación y uso como recurso acuícola.

X. RECOMENDACIONES

Proteger la población natural de trucha Yaqui en la región de Mesa Tres Ríos, Sonora.

Expandir los análisis de la estructura genética poblacional de la trucha Yaqui al resto de la distribución conocida de la especie y promover la utilización de otras herramientas moleculares como micorsatélites y secuenciación de genomas completos.

Promover el inventario sistemático de poblaciones de trucha Yaqui en el resto de la cuenca del Río Yaqui en el noroeste de México.

Desarrollar un estudio para conocer los eventos de translocaciones de truchas Yaquis en la región de Mesa Tres Ríos.

Promover la restauración de hábitats y cosecha de agua en arroyos de aguas frías con distribución de trucha Yaqui en Sonora.

Monitoreo sistemático de las condiciones poblacionales de la trucha Yaqui en Sonora.

Evaluar la variación morfológica de la trucha Yaqui en la totalidad de su distribución.

Estudiar la ecología de la trucha Yaqui y el resto de las truchas nativas.

Promover la educación ambiental, el uso y manejo de las actividades de pesca recreativa y de restauración, el uso y manejo apropiado del suelo y la conservación de la trucha Yaqui en los centros poblacionales donde se distribuye la especie.

Se recomienda el planteamiento de un programa de cultivo de la trucha Yaqui para la repoblación de juveniles utilizando los resultados de este estudio como parte de la estrategia de aprovechamiento y conservación de la población.

XI. LITERATURA CITADA

- Allendorf, F. W. y R. S. Waples. 1996. Conservation and genetics of salmonid fishes. 238–273 p. En: Avise, J.C. y Hamrick, J.L. (Eds.), Conservation genetics: case histories from nature. Chapman and Hall, New York.
- Altschul, F., G. Gish, W. Miller, E. W. Myers y D. J. Lipman. 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*. 215: 403-410.
- Avise, J. C. 1994. Molecular markers natural history and evolution. Chapman-Hall. New York.
- Behnke, R. J. 1991. Mexican golden trout *Oncorhynchus chrysogaster*. 300–303 p. En: Stolz J, Schnell J (Eds.), Trout. The Wild Life Series. Stackpole Books, Harrisburg, PA.
- Behnke, R. J. 2002. Trout and Salmon of North America. The Free Press, New York.
- Camarena-Rosales, F., G. Ruiz-Campos, J. De La Rosa-Vélez, R. Manden, D.A. Hendrickson, A. Varela-Romero y F. García De León. 2008. Mitochondrial haplotype variation in wild trout populations (Teleostei: Salmonidae) from northwest Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18: 33-45.
- Carlsson, J., H. K. Olsen, J. Nilsson, O. Overli y O. B. Stabell. 1999. Microsatellites reveal fine-scale genetic structure in stream-living brown trout. *Journal of Fish Biology*, 55: 1290-1303.
- Cegelski, C. C., M. R. Campbell, K. A. Meyer y M. S. Powell. 2006. Multiscale genetic structure of Yellowstone Cutthroat trout in the upper Snake River basin. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135: 711-726.
- Danzmann, R. G. y P. E. Ihssen. 1995. A phylogeographic survey of brook charr (*Salvelinus fontinalis*) in Algonquin Park, Ontario based upon mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology*. 4: 681-697.
- Espinosa-Pérez, H., F. García de León, G. Ruíz, A. Varela., I. Barriga, J. Arredondo, Hendrickson, F. Camarena y A. De los Santos. 2007. Las truchas Mexicanas. *Especies*, 16: 9-14.
- Estoup, A., F. Rousset, Y. Michalakis, J. M. Cornuet, M. Adriamanga y R. Guyomard. 1998. Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: a case study investigating microgeographic differentiation in Brown trout (*Salmo trutta*). *Molecular Ecology*, 7: 339-353.

- Evermann, B. W. 1908. Descriptions of a new species of trout (*Salmo nelsoni*) and a new cyprinodont (*Fundulus meeki*) with notes on other fishes from Lower California. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 21: 19-30.
- Excoffier, L., G. Laval y S. Schneider. 2005. Arlequin ver. 3.0: An Integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics*, 1: 47-50.
- Farrington, L. W., C. M. Austin, C. P. Burrige, G. J. Gooley, B. A. Ingram y B. Talbot. 2004. Allozyme diversity in Australian rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Fisheries Management and Ecology*. 11: 97–106.
- Ferguson, A. y F. M. Mason. 1981. Allozyme evidence for reproductively isolated sympatric populations of brown trout, *Salmo trutta*, in Lough Melvin, Ireland. *Journal of Fish Biology*, 18: 629-642.
- Ferguson, A. 1989. Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshwater Biology*, 21: 35-46.
- Gresswell, R. E., W.J. Liss, G. L. Larson y P. J. Bartlein. 1997. Influence of basin- scale physical variables on life history characteristics in Yellowstone Lake. *North American Journal of Fisheries Management*, 17: 1046–1064.
- Hartl, D. L. 1988. *A Primer of Population Genetics*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Hansen, M. M. y V. Loeschcke. 1996. Genetic differentiation among Danish Brown trout populations, as detected by RFLP analysis of PCR amplified mitochondrial DNA segments. *Journal of Fish Biology*, 48: 422-436.
- Henderson, R., J. L. Kershner y C. A. Toline. 2000. Timing and location of spawning by nonnative wild Rainbow trout and native Cutthroat trout in the south fork Snake River, Idaho, with implications for hybridization. *North American Journal of Fisheries Management*, 20: 584-596.
- Hendrickson, D. A., H. Espinosa-Pérez, L. T. Findley, W. Forbes, J. R. Tomelleri, R. L. Mayden, J. L. Nielsen, B. Jensen, G. Ruiz-Campos, A. Varela-Romero, A. Van der Heiden, F. Camarena-Rosales y F. García de León. 2003. Mexican native trouts: a review of their history and current systematic and conservation status. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 12: 273-316.
- Hoazel, A. R. 1992. Conservation genetics of whales and dolphins. *Molecular Ecology*. 1: 119-125.

- Hudson, P. F., D. A. Hendrickson, A. C. Benke, A. Varela-Romero, A. Rodiles-Hernández y W. L. Minckley. 2005. Rivers of Mexico. En: Benke, A. C. y C. E. Cushing, (Eds.), Rivers of North America. Elsevier Academic Press, Toronto, Canadá.
- INEGI. 2000a. Síntesis de información geográfica del estado de Chihuahua. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México D.F.
- INEGI. 2000b. Síntesis de información geográfica del estado de Sonora. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México D.F.
- Mayden, R. L. 2004. Biodiversity of Mexican trout (Teleostei: Salmonidae: *Oncorhynchus*): recent findings conservation concerns, and management recommendations. 269-282 p. En: Lozano-Vilano, M. L. y Contreras-Balderas A. J. (Eds.), Homenaje al Doctor Andrés Reséndez Medina. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.
- Mayden, R. L., C. B. Dillman, H. Espinosa-Pérez, J. R. Tomelleri, B. R. Kuhajda, D.A. Hendrickson, G. Ruiz-Campos, A. B. De los Santos-Camarillo, F. García De León, A. Varela-Romero, D. L. Propst, J. E. Brooks, L. T. Findley, A. L. George, D. A. Neely, I. A. Barriga-Sosa, y K. E. Mayden. 2011. Evolution and Diversity of Trout Species in México. 134-144. En: Carline, R. F. y Lo Sapio, C. (Eds.) Proceedings of the X Wild Trout Symposium, Bozeman, Montana. September 28-30, 2010, West Yellowstone, MT.
- Miller, R. R. 1950. Notes on the Cutthroat and Rainbow trout with the description of a new species from the Gila River, New Mexico. Museum of Zoology of the Michigan University, 529: 1-43.
- Needham, P. R. y R. Gard. 1959. Rainbow trout in Mexico and California with notes on the cutthroat series. University of California, Publications in Zoology, 67: 1-124.
- Needham, P. R. y R. Gard. 1964 A new trout from Central Mexico: *Salmo chrysogaster*, the Mexican golden trout. Copeia, 1964, 169-173.
- Nelson, E. W. 1921. Lower California and its natural resources. Memories of the National Academy of Science, 16: 1-194.
- Neraas, L. P. y P. Spruell. 2001. Fragmentation of riverine systems: the genetic effects of dams on Bull trout (*Salvelinus confluentus*) in the Clark Fork River system. Molecular Ecology, 10: 1153-1164.
- Nielsen, J. L. 1996. Using mitochondrial and nuclear DNA to separate hatchery and wild stocks of Rainbow trout in California and Mexico. 139-147 p. En: Donaldson,

- E. M y MacKinlay, D. D. (Eds.), Aquaculture Biodiversity Symposium Proceedings. International Congress on the Biology of Fishes, Julio 14-18. San Francisco, California.
- Nielsen, J. L. 1997. Molecular genetics and evolutionary status of the trout of the Sierra Madre. 103-109 p. En: Gresswell, R.E., Dwyer, P. y Hamre R.H. (Eds.), Wild trout VI: Putting the native back in wild trout. Montana State University, Bozeman, Montana.
- Nielsen, J. L., M. C. Fountain y J.M. Wright. 1997. Biogeographic analysis of Pacific trout (*Oncorhynchus mykiss*) in California and Mexico based on mitochondrial DNA and nuclear microsatellites. 53-73 p. En: Kocher, T. D. y Stepien, C. A. (Eds.), Molecular Systematics of Fishes. Academic Press. San Diego, California.
- Nielsen, J. L., M. C. Fountaun, J. Campoy-Favela, K. Cobble y B. L. Jensen. 1998. *Oncorhynchus* at the southern extent of their range: A study of mtDNA control-region sequence with special reference to an undescribed subspecies of *O. mykiss* from Mexico. Environmental Biology of Fishes, 51: 7-23.
- Nielsen, J. L. y G. K. Sage. 2001. Microsatellite analyses of the trout of northwest Mexico. Genetica, 111: 269-278.
- Olsen, J. B., P. Bentzen y J. E. Seeb. 1998. Characterization of seven microsatellite loci derived from pink salmon. Molecular Ecology, 7: 1087-1089.
- Randi, E. 2000. Mitochondrial DNA. 136-167 p. En: Baker, A. (Ed.), Molecular Methods in Ecology. Blackwell Science, Malden.
- Riddle, B. R., D. L. Propst y T. L. Yates. 1998. Mitochondrial DNA variation in Gila trout *Oncorhynchus gilae*: implications for management of an endangered species. Copeia, 1998: 33-39.
- Ruiz-Campos, G. y E. P. Pister. 1995. Distribution, habitat, and current status of the San Pedro Martir Rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss nelsoni*. Bulletin of South California Academy of Science, 94: 131-148.
- Ruiz-Campos, G., F. Camarena-Rosales, A. Varela-Romero, S. Sánchez-González y J. De la Rosa-Vélez. 2003. Morphometric variation of native trout populations from Northwestern Mexico (Pisces: Salmonidae) Review in Fish Biology and Fisheries, 13: 91-110.
- Ryman, N. 1981. Conservation of genetic resources: experience from the brown trout (*Salmo trutta*). 61-74 p. En: Ryman, N. (Ed.), Fish Gene Pools-preservation of Genetic Resources in Relation to Wild Fish Stock, Ecological Bulletins. Stockholm.

- Ryman, N., F. W. Allendorf y G. Stahl. 1979. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric populations of Brown trout (*Salmo trutta*). *Genetics*, 92: 247-262.
- Skaala, O. y G. Naevdal, 1989. Genetic differentiation between freshwater resident and anadromous Brown trout, *Salmo trutta*, within watercourses. *Journal of Fish Biology*, 34: 597-605.
- Smith, R. H. 1991. Rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. 304–322 p. En: Stolz J, Schenell. (Eds.), Trout. The wild life series trout. Stackpole Books, Harrisburg.
- Snyder, J. O. 1926. The trout of the Sierra San Pedro Martir, Lower California. *University of California Publications in Zoology*, 21: 419-426.
- Stahl, G, 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon. 12-74 p. En: Ryman, N. y Utter. F. (Eds.), Population genetics & fishery management. Washington Sea Grant Program, University of Washington Press, Seattle.
- Taylor, E. B., M. D. Stamford y J. S. Baxter. 2003. Population subdivision in west slope Cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki lewisi*) at the northern periphery of its range: evolutionary inferences and conservation implications. *Molecular Ecology* 12(10): 2609-2622.
- Thompson J. D., D. G. Higgins y T. J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acid Research*. 22: 4673-4680.
- Thurrow, R. F., C. E. Corsi y V.K. Moore. 1988. Status, ecology, and management of Yellowstone Cutthroat trout in the upper Snake River drainage, Idaho. 25–36 p. En: Gresswell, R. E. (Ed.), Status and management of interior stocks of Cutthroat trout. American Fisheries Society, Symposium 4, Bethesda, Maryland.
- Van Houdt, J. K., J. Pinceel, M. C., Flamand, M. Briquet, E. Dupont, F. A. M. Volckaert, y P. V. Baret. 2005. Migration barriers protect indigenous Brown trout (*Salmo trutta*) populations from introgression with stocked hatchery fish. *Conservation Genetics* 6(2): 175-191.
- Varela-Romero, A. y D. A. Hendrickson. 2010. Los peces dulceacuícolas de Sonora. En: F. Molina-Fraener, T. Van Devender. (Eds.), Diversidad Biológica de Sonora. UNAM, México.
- Verspoor, E. 1997. Genetic diversity among Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *ICES Journal of Marine Science*. 54: 965-973.

- Wenburg, J. K., P. Bentzen y C.J. Foote. 1998. Microsatellite analysis of genetic population structure in an endangered salmonid: the coastal Cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki clarki*). *Molecular Ecology*. 7: 733-749.
- Whiteley, A. R., Spruell, P., Rieman, B. E., Allendorf, F. W. 2006. Fine-scale genetic structure of Bull trout at the southern limit of their distribution. *Transactions of the American Fisheries Society* 135: 1238-1253.
- Workman, P. L. y J. D. Niswander. 1970. Population studies on Southwestern Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *American Journal of Human Genetics*. 22: 24-29.