

**GEOGRAPHIC PATTERN OF GENETIC VARIATION IN *Modiolus capax*  
(Conrad, 1837) FROM THE GULF OF CALIFORNIA**

**PATRÓN GEOGRÁFICO DE LA VARIACIÓN GENÉTICA EN  
*Modiolus capax* (Conrad, 1837) DEL GOLFO DE CALIFORNIA**

Jorge de la Rosa-Vélez<sup>1</sup>

Claudia Farfán<sup>2</sup>

Miguel A. Cervantes-Franco<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Marinas  
Universidad Autónoma de Baja California  
Km.106 carretera Tijuana-Ensenada  
Ensenada, C.P. 22860, Baja California, México  
E-mail: jdrosa@faro.ens.uabc.mx

<sup>2</sup> Departamento de Acuicultura  
Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada  
Km. 107 carretera Tijuana-Ensenada  
Ensenada, C.P. 22860, Baja California, México

*Recibido en junio de 1999; aceptado en agosto de 2000*

**ABSTRACT**

The genetic variation of the two largest *Modiolus capax* (Conrad, 1837) populations that occur on the west coast of the Gulf of California was studied by the allozyme analysis of eight polymorphisms of twelve isozyme loci. Genetic variation was examined in about 200 mussels collected from three levels of the intertidal zone and from three sublittoral demes. Two loci (*LAP\** and *GPI\**) displayed particularly high allelic diversity (18 and 19 alleles, respectively), many of which were rare ( $p < 0.1$ ). Heterozygote deficiency was a common feature across all loci, probably explained by the Wahlund effect. The genetic structure of the population was analyzed using Wright's *F*-statistics, and its significance was assessed by permutation and numerical resampling methods. There was a lower degree of genetic divergence among intertidal levels ( $F_{ST} = 0.042$ ) than among sublittoral demes ( $F_{ST} = 0.080$ ), yet both values were significant. Comparisons between grouped genotype frequencies for each extreme locality (San Felipe vs La Paz) revealed a low but significant level of genetic divergence ( $F_{ST} = 0.049$ ), which suggests genetic flow over vast geographic distances (approximately 1100 km), but slight local genetic divergence due to physical or biological factors acting over the larval dispersal and settlement.

*Key words:* *Modiolus capax*, mytilids, allozyme variation, genetic divergence.

**RESUMEN**

La variación genética de las dos poblaciones mayores de *Modiolus capax* (Conrad, 1837) presentes en la costa oeste del Golfo de California se estudió mediante el análisis aloenzimático de ocho polimorfismos

de doce loci isozímicos. La variación genética se analizó en alrededor de 200 mejillones recolectados en tres diferentes niveles de la zona intermareal y en tres demos sublitorales. Dos loci (*LAP\** y *GPI\**) presentaron un alto número de variantes (18 y 19 alelos, respectivamente), muchas de las cuales fueron raras ( $p < 0.1$ ). La deficiencia de heterocigotos a través de los loci estudiados fue común y se explica por un probable efecto de Wahlund. La estructura genética de la población se analizó mediante el estadístico *F* de Wright, y su significancia fue evaluada mediante métodos de remuestreo y permutación. Se detectó un menor grado de divergencia genética entre los niveles del intermareal ( $F_{ST} = 0.042$ ) que entre los demos sublitorales ( $F_{ST} = 0.080$ ), aunque ambos valores fueron significativos. La comparación entre frecuencias genotípicas agrupadas para cada localidad extrema (San Felipe vs La Paz) revelaron una baja divergencia genética, aunque significativa ( $F_{ST} = 0.049$ ), lo que sugiere flujo genético en vastas distancias geográficas (aproximadamente 1100 km), pero ligera divergencia genética debida a factores físicos o biológicos que actúan sobre la dispersión y el asentamiento larvario.

*Palabras clave:* *Modiolus capax*, mitílidos, variación alozímica, divergencia genética.

## INTRODUCTION

Genetic divergence among populations of the *Mytilus edulis* species complex has been extensively reported (Koehn, 1991). Although early studies suggested a high genetic divergence for these species, it is now known that within the four existing species (*Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, *M. trossolus* and *M. californianus*), the populations are relatively homogeneous over most of their distribution range and that large genetic differences over small geographic distances generally indicate contact and hybridization between species (Varvio *et al.*, 1988; McDonald and Koehn, 1988; McDonald *et al.*, 1991; Sarver and Foltz, 1993).

Biochemical-genetic variation in other mussel species has been less thoroughly investigated, and the few available reports on geographic surveys of allozyme variation suggest differential levels of intraspecific genetic divergence (Levinton and Suchanek, 1978; Sin *et al.*, 1990). For *Modiolus* spp. there is some information on genetic variation (Levinton, 1973; Koehn *et al.*, 1973; Schope *et al.*, 1975; Chaisson *et al.*, 1976; Gosling, 1979; Skibinski *et al.*, 1980), revealing a marked divergence among geographic localities, which has been

## INTRODUCCIÓN

La divergencia genética entre el complejo de especies de *Mytilus edulis* ha sido extensamente reportada (Koehn, 1991). Aunque en los primeros estudios se sugirió un alto nivel de divergencia genética entre estas especies, ahora se sabe que al seno de las cuatro especies existentes (*Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, *M. trossolus* y *M. californianus*), sus poblaciones son relativamente homogéneas en la mayor parte de su ámbito de distribución y que, generalmente, las considerables divergencias genéticas encontradas en cortas distancias geográficas representan contacto e hibridación entre especies (Varvio *et al.*, 1988; McDonald y Koehn, 1988; McDonald *et al.*, 1991; Sarver y Foltz, 1993).

La variación genético-bioquímica de otras especies de mejillones ha sido menos estudiada. Los pocos estudios sobre variación alozímica existentes sugieren niveles diferenciales de divergencia genética intraespecífica (Levinton y Suchanek, 1978; Sin *et al.*, 1990). Para las especies del género *Modiolus*, existen algunos reportes sobre variación genética (Levinton, 1973; Koehn *et al.*, 1973; Schope *et al.*, 1975; Chaisson *et al.*, 1976; Gosling, 1979; Skibinski *et al.*, 1980), que revelan, en

explained as adaptation to microhabitats or to temperature gradients; however, studies of allozyme variation over large geographic areas are lacking.

In particular, for the fat horse mussel *Modiolus capax* (Conrad, 1837) there are no previously published studies. This species is widely distributed in the eastern tropical Pacific and Gulf of California, a region where taxa from the *Mytilus* species complex are absent (Brusca, 1980). It has a wide distribution range, from California, USA, to Paita, Peru. This species inhabits coastal environments, is gregarious, large in size, relatively abundant in some areas but scarce in others, resulting in gaps in occurrence. These characteristics have elicited some interest in studying its ecology (Ochoa-Báez, 1987), population dynamics (Garza-Aguirre and Bückle-Ramírez 1989a,b; Aguirre-Hinojosa and Bückle-Ramírez, 1992) and feasibility for commercial culture (Orduña-Rojas and Farfán, 1991).

In this paper, genetic variation within and between the two largest *M. capax* populations along the west coast of the Gulf of California (distance range approximately 1100 km) was characterized to determine their degree of genetic divergence.

## MATERIALS AND METHODS

About 60 specimens of *M. capax* were collected per subsample in three intertidal levels of the northernmost accessible mussel beds on the west coast of the Gulf of California, close to San Felipe, Baja California (31°01'N, 114°50'W) in May 1994. The levels selected were 0%, 10% and 20% of average annual cumulative desiccation time (AACDT). These were established from average monthly tide predictions considering insulation periods from 6:00 a.m. to 6:00 p.m. The reference levels of 100%, 50% and 0% of AACDT correspond,

términos generales, una marcada divergencia entre sitios, explicada como adaptación a microhábitats o a gradientes de temperatura. Sin embargo, no se han efectuado estudios de la variación alozímica que incluyan extensas áreas de distribución geográfica.

En particular, no existen reportes previos sobre variación genética en el mejillón *Modiolus capax*. Esta especie está ampliamente distribuida en el Pacífico tropical oriental y el Golfo de California, donde no habitan las especies del género *Mytilus* (Brusca, 1980). Tiene una amplia distribución geográfica desde California, EE.UU., hasta Paita, Perú. Habita en ambientes costeros, es gregaria, de gran tamaño y es relativamente abundante en algunas áreas, aunque escasa en otras, lo que genera un patrón de largos intervalos espaciales sin la presencia de organismos. Estas características han motivado el interés para efectuar estudios sobre su ecología (Ochoa-Báez, 1987), su dinámica poblacional (Garza-Aguirre y Bückle-Ramírez, 1989a, b; Aguirre-Hinojosa y Bückle-Ramírez, 1992) y su factibilidad para el cultivo comercial (Orduña-Rojas y Farfán, 1991).

En este estudio, se caracterizó la variación genética de las dos poblaciones más conspicuas de *M. capax* presentes en la costa oeste del Golfo de California (distantes 1100 km, aproximadamente), con el objetivo de determinar el grado de divergencia genética existente dentro y entre éstas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se recolectaron alrededor de 60 especímenes de *M. capax* por submuestra en tres niveles del intermareal de los bancos de mejillón accesibles, ubicados en el extremo norte de la costa oeste del Golfo de California, cercanos a San Felipe, Baja California (31°01'N, 114°50'W), en mayo de 1994. Los

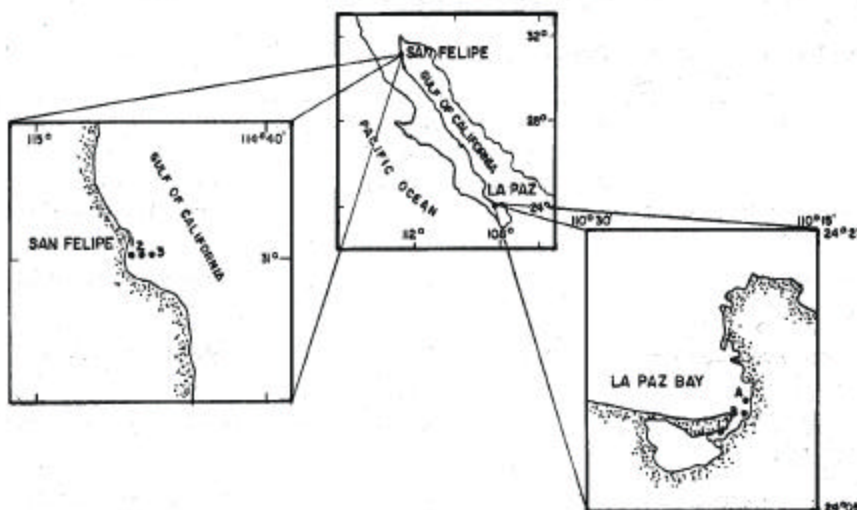
respectively, to the mean high high water (MHHW), mean tide level (MTL) and mean low low water (MLLW). The other sampling area was the southernmost accessible mussel beds, which are located in La Paz Bay, Baja California Sur (24°09'N, 110°18'W), where *M. capax* is entirely subtidal. Samples consisting of about 60 specimens per deme were taken via SCUBA from three different mussel beds: two were taken in shallow areas (less than 3 m in depth) and less than 100 m from the shoreline (fig. 1, sites A and B); the third subsample (fig. 1, site C) was taken from deeper waters (approximately 10 m depth) and farther from shore (approximately 1 km). These samples were collected in September 1994. Sampling was carried out exclusively on adult specimens larger than 6.0 cm in length to avoid age-dependent interactions (Zouros *et al.*, 1980).

Mussels were transported live to the laboratory, kept for several days in running seawater, and fed with *Chaetoceros* sp. Prior to dissection, the organisms were starved for 48 hours to avoid gut content contamination. For electrophoretic analysis, part of the digestive gland was removed and the remaining tissue homogenized with one to two volumes of the following buffer: Tris-HCl 0.1 M, pH 7.0, NAD<sup>+</sup>, NADP<sup>+</sup> and polyvinyl pyrrolidone; 10:1:1:100; v:w:w:w. Homogenates were centrifuged at 4°C at 12,000 rpm for 20 minutes; the supernatants were recovered and stored at -70°C for later analysis. The 11 protein-staining systems used throughout the study (12 presumptive loci revealed) are shown in table 1, along with the buffer systems and references of the histochemical staining techniques used to resolve them in 12% starch gels (Sigma S-4501). Nomenclature used to name loci followed the recommendations of Shaklee *et al.* (1990).

Allozyme data were analyzed using Biosys-1 (Swofford and Selander, 1989) and

niveles seleccionados fueron 0%, 10% y 20% de tiempo de desecación promedio anual acumulativa (AACDT); éstos fueron establecidos a partir de las predicciones de marea mensual promedio, considerando periodos de aislamiento de las 6:00 a.m. a las 6:00 p.m. Los niveles de referencia de 100%, 50% y 0% de AACDT corresponden, respectivamente, al promedio de las aguas altas (MHHW), nivel promedio de marea (MTL) y promedio de las aguas bajas (MLLW). La otra área de recolección fueron los bancos accesibles ubicados más al sur, los cuales están localizados en la Bahía de La Paz, Baja California Sur (24°09'N, 110°18'W), donde *M. capax* es completamente submareal. Las muestras consistieron en alrededor de 60 especímenes por deme y se tomaron mediante buceo SCUBA de tres bancos diferentes: dos fueron en zonas someras (menores a 3 m de profundidad) y a menos de 100 m de la línea de costa (fig. 1, sitios A y B); la tercer submuestra (fig. 1, sitio C) fue tomada de agua más profunda (aproximadamente 10 m de profundidad) y más alejada de la línea de costa (aproximadamente 1 km) (fig. 1). Estas muestras fueron recolectadas en septiembre de 1994. Se recolectaron exclusivamente especímenes adultos mayores que 6.0 cm de longitud, para evitar interacciones genéticas dependientes de la edad (Zouros *et al.*, 1980).

Los mejillones se transportaron vivos al laboratorio, donde se conservaron varios días en agua de mar corriente, alimentados con *Chaetoceros* sp. Previo a la disección, los organismos fueron sometidos a inanición por 48 horas para evitar contaminación por el contenido digestivo. Para efectuar el análisis electroforético, se eliminó la glándula digestiva, y el tejido restante se homogenizó con uno o dos volúmenes de solución amortiguadora Tris-HCl 0.1 M, pH 7.0, NAD<sup>+</sup>, NADP<sup>+</sup> y polivinil pirrolidona; 10:1:1:100; v:p:p:p. Los homogenados se centrifugaron en frío a 4°C, a



**Figure 1.** Map of the Gulf of California depicting the two sampling areas, San Felipe and La Paz, and their respective subsampling points: San Felipe 1, 2 and 3; La Paz A, B and C.

**Figura 1.** Mapa del Golfo de California y la ubicación de las áreas de recolección, San Felipe y La Paz, con sus respectivos puntos de subrecolección: San Felipe 1, 2 y 3; La Paz A, B y C.

Genepop 1.2 (Raymond and Rousset, 1995a). Genetic variation was quantified using descriptive statistics: allelic and genotypic frequencies, observed and expected heterozygosities, genetic distances and Wright's hierarchical  $F$ -statistics. Significance levels of  $F_{IS}$  and  $F_{ST}$  were assessed by permutation tests and numerical resampling methods (Raymond and Rousset, 1995b). A dendrogram was constructed from Nei's (1978) genetic distances using UPGMA algorithm.

## RESULTS

Of the twelve loci assayed, four ( $XDH^*$ ,  $MDH^*$ ,  $G6PDH^*$  and  $PROT^*$ ) were monomorphic in all subsamples. Of the eight polymorphic loci,  $LAP^*$  and  $GPI^*$  displayed a particularly high number of alleles (18 and 19,

12,000 rpm por 20 minutos, y las fracciones sobrenadantes fueron recuperadas y almacenadas a  $-70^{\circ}\text{C}$ , para su posterior análisis. Los 11 sistemas proteicos empleados durante el estudio (que resolvieron 12 presuntos loci) se describen en la tabla 1, así como los sistemas amortiguadores y las referencias de las tinciones histoquímicas empleadas para revelarlos en geles de almidón al 12% (Sigma S-4501). La nomenclatura usada para nombrar los loci fue la recomendada por Shaklee *et al.* (1990).

Los datos alozímicos crudos fueron analizados mediante los programas para computadora personal Biosys-1 (Swofford y Selander, 1989) y Genepop 1.2 (Raymond y Rousset, 1995a). La variación genética se cuantificó mediante estadísticos descriptivos: frecuencias alélicas y genotípicas, heterocigosidades

**Table 1.** Proteins and buffer systems used in the study of the genetic variation of *Modiolus capax* from the Gulf of California.

**Tabla 1.** Proteínas y sistemas amortiguadores usados en el estudio de la variación genética de *Modiolus capax* del Golfo de California.

Protein	Buffer system*	Number of loci	Reference
Isocitrate dehydrogenase (IDH) (EC 1.1.1.42)	A	1	Abreu-Grobois (1983)
Esterase (EST) (Nonspecific)	B	2	Shaw and Prasad (1970)
Leucinaminopeptidase (LAP) (EC 3.4.11.1)	B	1	Shaw and Prasad (1970)
Xantine dehydrogenase (XDH) (EC 1.1.1.204)	B	1	Schaal and Anderson (1974)
Malate dehydrogenase (MDH) (EC 1.1.1.37)	C	1	Schaal and Anderson (1974)
Aspartate aminotransferase (AAT) (EC 2.6.1.1.)	C	1	Schaal and Anderson (1974)
Glucose-6-phosphate dehydrogenase (G6PDH) (EC 1.1.1.49)	C	1	Schaal and Anderson (1974)
Glucose-6-phosphate isomerase (GPI) (EC 5.3.1.9)	C	1	Schaal and Anderson (1974)
Phosphoglucomutase (PGM) (EC 5.4.2.2)	C	1	Schaal and Anderson (1974)
Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) (EC 1.2.1.12)	C	1	Schaal and Anderson (1974)
Total protein (PROT) (Nonspecific)	C	1	Rosa-Vélez (1986)

respectively). *GPI*\* showed frequencies higher than 0.45 for the most common allele in every other subsample, and an effective number of alleles ( $n_e$ ), between 1.41 and 3.43. *LAP*\* was the most variable of all the loci assayed, displaying seven alleles with frequencies over 0.201 in at least one of the subsamples per population, and  $n_e$  values between 4.31 and

observadas y esperadas, distancias genéticas y el estadístico  $F$  de Wright. Los niveles de significancia de  $F_{IS}$  y  $F_{ST}$  fueron evaluados por pruebas de permutación y métodos de remuestreo numérico (Raymond y Rousset, 1995b). Se construyó un dendrograma con las distancias genéticas de Nei (1978), aplicando el algoritmo UPGMA.

6.50. Likewise, *IDH\** and *PGM\** scored a relatively high number of allelomorphs (seven and eight, respectively), although frequencies for most of the variants was low (table 2). In the latter pair of loci (*IDH\** and *PGM\**), the most common allele occurred at a frequency greater than 0.77 in every other subsample, with  $n_e$  between 1.03 and 1.59.

*Modiolus capax* showed an overall pattern of heterozygote deficiency, according to the  $F_{IS}$  values obtained (table 2). A large fraction of these (51.2%) was significant ( $P \leq 0.01$ ), and only 21.8% were nonsignificant. All significant values were positive, indicating heterozygote deficiency. *PGM\** and *GAPDH\** loci were 100% homozygous.

Genetic variation in the six subsamples was similar, with an effective number of alleles per locus ( $n_e$ ) ranging from 1.20 to 1.38, and expected heterozygosities ( $H_e$ ) between 0.17 and 0.27. These values were higher than the observed heterozygote frequencies ( $H_o$ ) (table 3).

The degree of population structure estimated by Wright's  $F_{ST}$  index is shown in table 4. Because of the heterozygote deficiency displayed, comparisons were made on the basis of genotypic frequencies (Weir, 1996) and the significance computed by permutation test (Raymond and Rousset, 1995b). The results show a lower degree of genetic divergence along the intertidal zone in San Felipe than among the three subtidal and relatively distant demes sampled in La Paz ( $F_{ST}$  values of 0.042 and 0.080, respectively). At the macrogeographic scale, the  $F_{ST}$  values were low, indicating poor subdivision. The average  $F_{ST}$  value at this level was 0.049.

The UPGMA dendrogram from Nei's (1978) genetic distances (fig. 2) groups the subsamples of every population separately with no mixing among them.

## RESULTADOS

De doce loci analizados, cuatro (*ADH\**, *MDH\**, *G6PDH\** y *PROT\**) fueron monomórficos en todas las submuestras. De los ocho loci polimórficos, *LAP\** y *GPI\** presentaron un número particularmente grande de variantes alélicas (18 y 19, respectivamente). *GPI\** presentó frecuencias mayores que 0.45 para el alelo más común en todas las submuestras y un número efectivo de alelos ( $n_e$ ), entre 1.41 y 3.43. *LAP\** fue el más variable de todos los loci, con siete alelos con frecuencias mayores que 0.201 en al menos una de las submuestras por población y valores de  $n_e$  entre 4.31 y 6.50. Asimismo, *IDH\** y *PGM\** mostraron un número relativamente alto de alelomorfos (siete y ocho, respectivamente), aunque la frecuencia de la mayoría de las variantes fue baja (tabla 2). En este último par de loci, el alelo más común tuvo una frecuencia mayor que 0.77 en todas las submuestras y un número efectivo de alelos ( $n_e$ ) entre 1.03 y 1.59.

*Modiolus capax* mostró un patrón global de deficiencia de heterocigotos, según los valores obtenidos de  $F_{IS}$  (tabla 2). Una amplia fracción de éstos (51.2%) fue significativa ( $P \leq 0.01$ ) y sólo 21.8% fueron no significativos. Todos los valores significativos fueron positivos, lo que indica deficiencia de heterocigotos. Los loci *PGM\** y *GAPDH\** fueron 100% homocigotos.

La variación genética en las seis submuestras fue similar, con números efectivos de alelos por locus ( $n_e$ ) en el intervalo de 1.20 a 1.38, y heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) entre 0.17 y 0.27, la cual siempre fue superior que las frecuencias de heterocigotos observados ( $H_o$ ) (tabla 3).

El grado de estructuración de la población, estimada mediante la  $F_{ST}$  de Wright está dada en la tabla 4. Debido a la deficiencia de

**Table 2.** Genetic variation of eight polymorphic loci in six subpopulations of *Modiolus capax* of the Gulf of California.  $N$  = sample size;  $H$  = observed heterozygosity;  $F_{IS}$  = mean value of Wright's  $F_{IS}$ . Significant deviations from Hardy-Weinberg equilibrium: (\*) =  $P < 0.05$ ; (\*\*) =  $P < 0.01$ ; (\*\*\*) =  $P < 0.001$ .

**Tabla 2.** Variación genética de ocho loci polimórficos en seis subpoblaciones de *Modiolus capax* del Golfo de California.  $N$  = tamaño de muestra;  $H$  = heterocigosidad observada;  $F_{IS}$  = valor promedio de la  $F_{IS}$  de Wright. Desviaciones significativas del equilibrio de Hardy-Weinberg: (\*) =  $P < 0.05$ ; (\*\*)= $P < 0.01$ ; (\*\*\*) =  $P < 0.001$ .

Locus	Alleles	Sublittoral demes			Intertidal levels			Mean $F_{IS}$
		La Paz			San Felipe			
		A	B	C	1	2	3	
<i>IDH</i> *	110	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.394
	108	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.033	
	106	0.000	0.033	0.017	0.000	0.033	0.000	
	104	0.150	0.000	0.000	0.033	0.000	0.000	
	100	0.817	0.967	0.967	0.950	0.950	0.950	
	94	0.000	0.000	0.017	0.000	0.017	0.017	
	92	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
	$N$	60	60	60	60	60	60	
	$H$	0.067	0.000	0.067	0.033	0.100	0.100	
	$F_{IS}$	0.791 (***)	1.000 (***)	-0.009	0.633 (*)	-0.024	-0.024	
<i>LAP</i> *	113	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	
	112	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	
	111	0.000	0.050	0.000	0.067	0.000	0.000	
	109	0.067	0.000	0.050	0.000	0.033	0.017	
	108	0.000	0.000	0.000	0.067	0.000	0.033	
	107	0.000	0.233	0.100	0.000	0.000	0.000	
	106	0.117	0.033	0.117	0.167	0.283	0.200	
	105	0.200	0.217	0.000	0.000	0.000	0.000	
	104	0.000	0.050	0.000	0.033	0.050	0.033	
	103	0.000	0.200	0.200	0.133	0.000	0.000	
	102	0.217	0.000	0.000	0.067	0.100	0.117	



Table 2 (Cont.)

Locus	Alleles	Sublittoral demes			Intertidal levels			Mean $F_{IS}$
		La Paz			San Felipe			
		A	B	C	1	2	3	
	101	0.000	0.000	0.083	0.000	0.050	0.017	
	100	0.350	0.217	0.283	0.267	0.267	0.400	
	98	0.000	0.000	0.033	0.000	0.000	0.033	
	97	0.050	0.000	0.000	0.167	0.217	0.117	
	96	0.000	0.000	0.133	0.000	0.000	0.000	
	95	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	
	90	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	
	$N$	60	60	60	60	60	60	
	$H$	0.633	0.733	0.767	0.700	0.833	0.667	
	$F_{IS}$	0.194	0.106 (*)	0.091	0.184 (**)	-0.044	0.149 (**)	0.113
<i>EST-1*</i>	110	0.067	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
	106	0.383	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
	105	0.000	0.000	0.000	0.200	0.200	0.150	
	104	0.000	0.172	0.183	0.000	0.000	0.000	
	100	0.550	0.793	0.817	0.800	0.800	0.850	
	97	0.000	0.034	0.000	0.000	0.000	0.000	
	$N$	60	58	60	60	60	60	
	$H$	0.033	0.069	0.167	0.133	0.000	0.100	
	$F_{IS}$	0.941 (***)	0.804 (***)	0.457 (*)	0.611 (**)	1.000 (***)	0.618 (**)	0.738
<i>EST-2*</i>	104	0.217	0.000	0.417	0.000	0.000	0.000	
	100	0.617	0.638	0.583	0.633	0.633	0.750	
	97	0.167	0.276	0.000	0.000	0.000	0.000	
	96	0.000	0.086	0.000	0.367	0.367	0.250	
	$N$	60	58	60	60	60	60	

Table 2 (Cont.)

Locus	Alleles	Sublittoral demes			Intertidal levels			Mean $F_{IS}$
		La Paz			San Felipe			
		A	B	C	1	2	3	
	<i>H</i>	0.433	0.448	0.567	0.400	0.467	0.367	
	$F_{IS}$	0.221(*)	0.137	-0.149	0.155	0.045	0.039	0.075
<i>PGM*</i>	104	0.121	0.000	0.000	0.037	0.037	0.000	
	103	0.000	0.093	0.000	0.000	0.000	0.000	
	102	0.000	0.000	0.074	0.000	0.000	0.000	
	100	0.879	0.870	0.926	0.778	0.778	0.983	
	98	0.000	0.037	0.000	0.000	0.000	0.000	
	96	0.000	0.000	0.000	0.148	0.148	0.000	
	95	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	
	94	0.000	0.000	0.000	0.037	0.037	0.000	
	<i>N</i>	58	54	54	54	54	60	
	<i>H</i>	0.034	0.037	0.074	0.074	0.000	0.033	
	$F_{IS}$	0.843 (***)	0.846 (***)	0.475	0.807 (***)	1.000 (***)	-	0.792
<i>GPI*</i>	110	0.000	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000	
	108	0.000	0.000	0.000	0.033	0.000	0.000	
	106	0.067	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	
	105	0.000	0.000	0.000	0.033	0.000	0.000	
	104	0.050	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	
	103	0.000	0.000	0.034	0.000	0.000	0.000	
	102	0.000	0.000	0.000	0.067	0.000	0.000	
	101	0.033	0.093	0.000	0.000	0.000	0.000	
	100	0.467	0.537	0.724	0.633	0.700	0.833	
	99	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
	98	0.233	0.000	0.034	0.000	0.000	0.067	
97	0.000	0.000	0.000	0.200	0.000	0.000		

Table 2 (Cont.)

Locus	Alleles	Sublittoral demes			Intertidal levels			Mean $F_{IS}$
		La Paz			San Felipe			
		A	B	C	1	2	3	
	96	0.033	0.296	0.017	0.000	0.200	0.100	
	95	0.000	0.000	0.069	0.033	0.000	0.000	
	94	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
	93	0.017	0.037	0.000	0.000	0.000	0.000	
	91	0.000	0.019	0.000	0.000	0.017	0.000	
	90	0.000	0.000	0.086	0.000	0.067	0.000	
	88	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	
	<i>N</i>	60	54	58	60	60	60	
	<i>H</i>	0.033	0.074	0.241	0.133	0.033	0.000	
	$F_{IS}$	0.954 (***)	0.883 (***)	0.489 (***)	0.765 (***)	0.931 (***)	1.000 (***)	0.837
<i>GAPDH*</i>	104	0.067	0.100	0.067	0.000	0.000	0.000	
	100	0.933	0.900	0.833	0.933	0.800	0.933	
	98	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	
	97	0.000	0.000	0.000	0.067	0.200	0.067	
	<i>N</i>	60	60	60	60	60	60	
	<i>H</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
	$F_{IS}$	1.000 (***)	1.000 (***)	1.000 (***)	1.000 (***)	1.000 (***)	1.000 (***)	1.000
<i>AAT*</i>	103	0.000	0.067	0.000	1.000	1.000	1.000	
	100	1.000	0.933	1.000	0.000	0.000	0.000	
	<i>N</i>	60	60	60	60	60	60	
	<i>H</i>	–	0.000	–	–	–	–	
	$F_{IS}$	–	1.000 (***)	–	–	–	–	
<b>Mean <math>F_{IS}</math></b>		<b>0.706</b>	<b>0.722</b>	<b>0.336</b>	<b>0.591</b>	<b>0.558</b>	<b>0.540</b>	<b>0.575</b>

**Table 3.** Summary of the genetic variation of six subpopulations of *Modiolus capax* from the Gulf of California.  $L$  = number of loci analyzed,  $N$  = sample size ( $\pm$  SD),  $n_e$  = effective number of alleles,  $H_o$  = mean observed heterozygosity ( $\pm$  SE) and  $H_e$  = mean expected heterozygosity ( $\pm$  SE).

**Tabla 3.** Resumen de la variación genética de seis subpoblaciones de *Modiolus capax* del Golfo de California.  $L$  = número de loci analizados,  $N$  = tamaño de la muestra ( $\pm$  DE),  $n_e$  = número efectivo de alelos,  $H_o$  = heterocigosidad observada promedio ( $\pm$  DE) y  $H_e$  = heterocigosidad esperada promedio ( $\pm$  DE).

	Sublittoral demes			Intertidal levels		
	La Paz			San Felipe		
	A	B	C	1	2	3
$L$	12	12	12	12	12	12
$N$	58.8 (0.2)	58.6 (0.6)	58.4 (0.6)	58.6 (0.4)	58.6 (0.4)	60.0 (0.0)
$n_e$	1.375	1.321	1.279	1.316	1.304	1.205
$H_o$	0.103 (0.060)	0.113 (0.067)	0.157 (0.073)	0.123 (0.062)	0.119 (0.075)	0.106 (0.059)
$H_e$	0.273 (0.088)	0.243 (0.080)	0.218 (0.078)	0.240 (0.080)	0.233 (0.078)	0.170 (0.067)

## DISCUSSION

The genetic variation in *M. capax*, in terms of both expected and observed heterozygosity ( $H_e$  and  $H_o$ , respectively), was within the range previously reported for mytilids, as revealed by the allozymes. For *Mytilus galloprovincialis* and *M. trossolus* from the west coast of North America, the corresponding  $H_e$  ranges found by Sarver and Foltz (1993) were 0.24–0.43 and 0.31–0.41. For *M. edulis* from Denmark, Grant and Cherry (1985) estimated an  $\bar{H}_e$  of 0.180, and for populations from South Wales, Ahmad *et al.* (1977) and Skibinski *et al.* (1980) reported 0.095 and 0.212, respectively. Also found within the  $H_e$  range thus far reported for *Mytilus* spp. are the populations of *Modiolus modiolus* from Ireland (0.173),

heterocigotos encontrada, las comparaciones se hicieron con base en las frecuencias genotípicas (Weir, 1996), y las significancias se calcularon por pruebas de permutación (Raymond y Rousset, 1995b). Los resultados muestran un menor grado de divergencia genética a lo largo de la zona intermareal en San Felipe que entre los tres bancos submareales, relativamente más alejados entre sí, recolectados en La Paz ( $F_{ST} = 0.042$  y 0.080, respectivamente). En el nivel macrogeográfico, los valores de  $F_{ST}$  fueron bajos, lo que indica un grado pobre de subdivisión. El valor promedio de  $F_{ST}$  en este nivel fue de 0.049.

El dendrograma UPGMA basado en las distancias genéticas de Nei (1978) (fig. 2), agrupa las submuestras de las dos poblaciones sin mezclarlas entre ellas.

**Table 4.** Population structure of *Modiolus capax* from the Gulf of California based on  $F_{ST}$  values. Analysis at the micro- and macrogeographic scales. Significance of Wright's  $F_{ST}$ : (\*) =  $P < 0.05$ ; (\*\*)= $P < 0.01$ ; (\*\*\*) =  $P < 0.001$ ; – = no data.

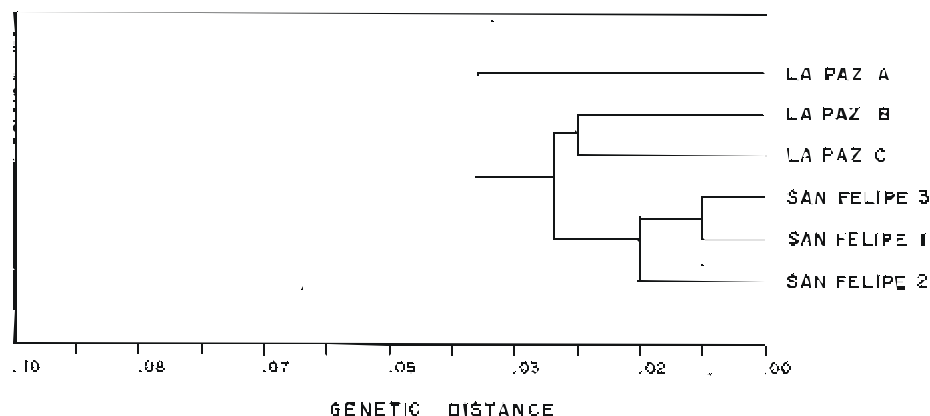
**Tabla 4.** Estructura de la población de *Modiolus capax* del Golfo de California basada en valores de  $F_{ST}$ . Análisis en las escalas micro y macrogeográficas. Significancia de la  $F_{ST}$  de Wright: (\*) =  $P < 0.05$ ; (\*\*)= $P < 0.01$ ; (\*\*\*) =  $P < 0.001$ ; – = sin datos.

Loci	Microgeographic scale		Macrogeographic scale
	Sublittoral demes	Intertidal levels	Gulf of California (La Paz, San Felipe)
	La Paz (A, B, C)	San Felipe (1, 2, 3)	
<i>IDH</i> *	0.069 (*)	0.000	0.003
<i>LAP</i> *	0.069 (***)	0.009	0.042 (***)
<i>EST-1</i> *	0.149 (***)	0.139 (***)	0.027 (*)
<i>EST-2</i> *	0.097 (***)	0.009	0.136 (***)
<i>G6PDH</i> *	–	0.000	0.005
<i>PGM</i> *	0.022	0.075 (**)	0.000
<i>GPI</i> *	0.077 (***)	0.053 (*)	0.022 (*)
<i>GAPDH</i> *	0.000	0.026	0.036 (*)
<i>AAT</i> *	0.034	–	0.011
<b>Mean values</b>	<b>0.080 (***)</b>	<b>0.042 (***)</b>	<b>0.049 (***)</b>

*Aulocomya ater regia* from the Kerguelen Islands (0.22–0.29) and *Perna canaliculus* from New Zealand (0.118–0.161) (Skibinski *et al.*, 1980; Bolt *et al.*, 1987; Sin *et al.*, 1990). The lowest heterozygosities reported in mytilids are those estimated for *Crenomytilus grayanus* from the Sea of Japan ( $\bar{H}_e = 0.079$ ) and for the *Perna perna* populations from Venezuela ( $H_e = 0.048$ –0.057) (Pompa *et al.*, 1990). However, the opposite degree of heterozygosity ( $H_e = 0.961$ ) has been demonstrated for *P. perna* from introduced and natural populations in the Gulf of Mexico, when

## DISCUSIÓN

La variación genética de *M. capax*, en términos de heterocigosidad observada y esperada ( $H_e$  y  $H_o$ , respectivamente), se encontró dentro del intervalo reportado previamente para mitílidos, según lo han revelado las alozimas. En *Mytilus galloprovincialis* y *M. trossolus*, ambos de la costa oeste de Norteamérica, los intervalos de  $H_e$  encontrados por Sarver y Foltz (1993) fueron de 0.24 a 0.43 y de 0.31 a 0.41. Grant y Cherry (1985) estimaron una  $H_e$  promedio de 0.180 para una población de



**Figure 2.** Dendrogram showing relationships based on Nei's (1978) genetic distances of six subpopulations of *Modiolus capax* from the Gulf of California. (See location of sites in fig. 1.)

**Figura 2.** Dendrograma basado en las distancias genéticas de Nei (1978) de seis subpoblaciones de *Modiolus capax* del Golfo de California. (Ver ubicación de los sitios en la fig. 1.)

genetic variability was assessed with microsatellites (Holland, personal communication).

In terms of protein polymorphism, *GPI\** and *LAP\** exhibited an unusually high number of alleles. While for *GPI\** similar results have been reported, for *LAP\**, the number of scored electromorphs is unprecedented. In bivalves, *GPI\** is usually the locus with the largest number of electromorphs. For example, in oysters, it is common to find up to 10 allelic variants (Buroker, 1979, 1983); in scallops, from 10 to 13 (Beaumont and Beveridge, 1984; Steven 1992); and in mussels, from 7 to 11, although, for *Mytilus* spp. the number of electromorphs thus far reported is much larger. Koehn *et al.* (1984), in a genetic divergence study of *M. edulis* in eastern North America, report at least 20 electromorphs present among all samples, and from 7 to 12 electromorphs in every single sample. These authors also mention that in other studies, the frequencies of several rare alleles were pooled with the common ones (composite alleles). On the other hand, for *LAP\**, the number of allelic variants reported ranges only from 3 to 10, and although in some

*M. edulis* en Dinamarca. Para la misma especie, Ahmad *et al.* (1977) y Skibinski *et al.* (1980) reportaron valores de 0.095 y 0.212, respectivamente. Dentro del intervalo de  $H_e$  reportado para *Mytilus* spp., se encuentran también las poblaciones estudiadas de *Modiolus modiolus* de Irlanda (0.173), *Aulocomya ater regia* de las islas Kerleguen (0.22 a 0.29) y *Perna canaliculatus* de Nueva Zelanda (0.118 a 0.161) (Skibinski *et al.*, 1980; Bolt *et al.*, 1987; Sin *et al.*, 1990). Las menores heterocigosidades reportadas hasta ahora en mitílidos son las de *Crenomytilus grayanus* del Mar de Japón (0.079) y de las poblaciones de *Perna perna* de Venezuela (0.048 a 0.057) (Pompa *et al.*, 1990). Sin embargo, el grado opuesto de heterocigosidad ( $H_e = 0.961$ ) ha sido demostrado en poblaciones introducidas y naturales de *Perna perna* del Golfo de México, cuando se han empleado microsatélites para evaluar la variabilidad genética (Holland, comunicación personal).

En términos de polimorfismo proteico, en *GPI\** y *LAP\** se encontró un número considerable de variantes alélicas. Mientras que para

studies the statistical analyses were performed using composite alleles (3–4), there is no indication that more than 4 rare alleles were pooled with the common ones. In the work of Sin *et al.* (1990) there is a comment about a very complex pattern in *LAP\**, suggesting that at least 7 alleles were present, and David *et al.* (1995) reported 10 *LAP\** alleles in a heterosis study on the marine bivalve *Spisula ovalis*.

Although *LAP\** displayed a very high number of allelic variants and number of effective alleles, it was in Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) in three out of six subsamples, as well as in the overall estimations from the two populations analyzed. Similar results, i.e. HWE in *LAP\**, have been reported for *Aulocomya ater regia*, *Perna perna* and *Choromytilus choro* (Bolt *et al.*, 1987; Pompa *et al.*, 1990; Galleguillos and Troncoso, 1989). Thus, the *LAP\** heterozygous deficit is not a generalized feature in mussels as previously thought (Clogan, 1981). The other locus in HWE was *EST-2\**, but the rest of the loci presented a generalized heterozygote deficiency. This phenomenon is commonly reported in electrophoretic studies of bivalves (Zouros and Foltz, 1984; Zouros, 1987; Beaumont, 1990; Koehn, 1991). The explanations advanced to account for it include inbreeding, self-fertilization, aneuploidy, presence of null alleles, the Wahlund effect and directional selection (see Zouros and Foltz, 1984). Although in most cases these evolutionary forces have been individually invoked to explain the heterozygous deficiency of a given bivalve, Gaffney *et al.* (1990) propose that most likely it is not a single factor acting, but a combination of factors, that might result in the observed pattern.

In general, two kind of arguments have been invoked to explain this phenomenon: (1) arguments that give weight to the metabolism of sessile invertebrates as the most important element for their adaptation to the external conditions; and (2) arguments that assume the

*GPI\** se han reportado semejantes resultados, para *LAP\**, el número registrado de electromorfos no tiene precedente. En bivalvos, *GPI\** es generalmente el locus con mayor número de electromorfos; por ejemplo, en ostiones, no es poco común encontrar hasta 10 variantes alélicas (Buroker, 1979, 1983); en escalopas, de 10 a 13 (Beaumont y Beveridge, 1984; Stiven, 1992); y en mejillones, de 7 a 11, aunque para *Mytilus* spp., el número de electromorfos hasta ahora reportado es mucho mayor. Koehn *et al.* (1984), en un estudio sobre divergencia genética de *M. edulis* del este de Norteamérica, reportó que al menos 20 electromorfos estaban presentes entre todas las muestras y de 7 a 12 en cada muestra sencilla. Estos autores mencionan también que en otros estudios las frecuencias de varios alelos raros fueron agrupadas con los comunes (alelos compuestos). Por otro lado, el número de variantes alélicas reportado para *LAP\** varía sólo de 3 a 10, y aunque en algunos estudios el análisis estadístico fue realizado con alelos compuestos (3–4), no hay ninguna indicación de que más de 4 alelos raros hayan sido agrupados con los comunes. Por último, Sin *et al.* (1990) comentan acerca de un patrón muy complejo en el locus *LAP\** con al menos 7 alelos presentes en la muestra, y David *et al.* (1995) reportan 10 alelos en el locus *LAP\** en un estudio sobre heterosis del bivalvo marino *Spisula ovalis*.

Aunque *LAP\** presenta un muy alto número de variantes alélicas y de alelos efectivos, estuvo en equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) en tres de seis submuestras, así como en las estimaciones globales de las dos poblaciones extremas analizadas. Resultados similares, i.e. *LAP\** en HWE, han sido reportados para *Autocomya ater regia*, *Perna perna* y *Choromytilus choro* (Bolt *et al.*, 1987; Pompa *et al.*, 1990; Galleguillos y Troncoso, 1989). Por lo tanto, el déficit de heterocigotos en *LAP\** no es una característica generalizada en mejillones, como previamente se había

neutrality of the allozyme polymorphism that, however, indirectly reflects variation at fitness loci through genetic correlations promoted by some deviations from HWE (Bierne *et al.*, 1998).

Both models take into account the reproductive biology and population dynamics of the species studied; thus, since most marine bivalves are highly fecund, form large populations, show external fertilization and have extensive larval dispersal, it can be supposed that they occur in large, homogeneous, randomly mating populations. However, recent evidence challenges that idea. It has been demonstrated that large variation in reproductive success leads to a reduced effective population size (Avice, 1994), and that variation in recruitment due to physical (transportation of larvae) or biological (food availability) factors can give place to genetic differentiation between cohorts (David *et al.*, 1997). Thus, heterozygote deficiencies can be generated by nonrandom mating or within-sample structure (Wahlund effect) (Bierne *et al.*, 1998).

Assuming the model that considers the allozyme polymorphisms as mere neutral markers, partial inbreeding and linkage disequilibrium may create indirect correlations between heterozygosity and fitness (Zouros, 1993). Thus, heterozygote deficiencies may not be directly related to a selection against the heterozygote genotype, but may only be a reflection of some local or general effect (*sensu* David *et al.*, 1995).

From that stated above, our data on genotype frequencies may be explained as an outcome of a structured population reflecting heterozygote deficiency due mainly to the Wahlund effect. This hypothesis was corroborated since significant  $F_{ST}$  estimator values were obtained (table 4).

The resampling methods used to calculate the confidence intervals and significance of the  $F_{ST}$  estimators were appropriate in combination

supuesto (Clogan, 1981). El otro locus en HWE fue *EST-2\**, pero los loci restantes presentaron deficiencia de heterocigotos generalizada. Este fenómeno está comúnmente reportado en estudios electroforéticos de bivalvos (Zouros y Foltz, 1984; Zouros, 1987; Beaumont, 1990; Koehn, 1991). Se han propuesto una serie de explicaciones a este fenómeno, las cuales incluyen: endogamia, autofertilización, aneuploidía, presencia de alelos nulos, efecto de Wahlund y selección direccional (ver Zouros y Foltz, 1984). Aunque en la mayoría de los casos estas fuerzas evolutivas han sido invocadas individualmente para explicar la deficiencia de heterocigotos de algún bivalvo dado, Gaffney *et al.* (1990) proponen que muy probablemente no es un solo factor, sino la combinación de factores actuando, lo que conduce a una población a presentar un patrón de deficiencia de heterocigotos.

En general, dos tipos de argumentos han sido invocados para explicar este fenómeno: (1) argumentos que ponderan el metabolismo de los invertebrados sésiles como el elemento más importante para su adaptación a las condiciones externas; y (2) argumentos que suponen la neutralidad de los polimorfismos alozímicos que, no obstante, reflejan indirectamente la variación en loci para la aptitud a través de correlaciones genéticas promovidas por algunas desviaciones del HWE (Bierne *et al.*, 1998).

Ambos modelos toman en cuenta la biología reproductiva y la dinámica de las poblaciones de las especies en estudio, por lo que debido a que la mayoría de los bivalvos son altamente fecundos, forman poblaciones de gran tamaño, presentan fertilización externa y poseen amplia capacidad de dispersión larvária, se puede suponer que sus poblaciones serán grandes, homogéneas y con reproducción al azar. Sin embargo, la evidencia reciente desafía esa idea. Se ha demostrado que la gran variación en el éxito reproductivo conduce a un



with the estimators proposed by Weir and Cockerham (1984), since there are no assumptions concerning the number of populations, sample size or heterozygote frequencies.

At the macrogeographic scale, an overall pattern of slight genetic divergence due mainly to locus *EST-2\** and the hyper-variable *LAP\** was demonstrated ( $F_{ST} = 0.049$ ). At the microgeographic scale, the sublittoral demes of the La Paz population duplicated the San Felipe intertidal population values (0.080 vs 0.042). These results suggest better larval dispersal or settlement conditions in the intertidal than in the sublittoral levels; however, this may be considered a low degree of divergence.

All the  $F_{ST}$  averages computed were highly significant, so it can be assumed that the average  $F_{ST}$  values are larger than zero; this indicates structure among samples. However, since  $F_{ST} = s^2/p(1-p)$ , i.e. it represents the standardized variance of the individuals within samples compared to the whole population, the low figures obtained both at the micro- and macrogeographical level may be the outcome of a small difference between the genetic composition of the individuals in the entire population. The mean  $F_{IS}$  (0.575, see table 2) accounts for a high level of inbreeding, which supports the hypothesis of relative homogeneity among genetic compositions.

Larval dispersal and settlement occurs as a random process in many marine bivalves. The time of permanence as planktonic larvae, the patterns and velocities of marine currents, substrate preferences, chemical signaling from preexisting banks, are just some of the chief parameters involved in these processes. A complex combination of such factors is likely to prevail in every area along the distribution range of the species. As a consequence of the interaction of those biological and physical factors, different numbers of immigrant larvae reach their ideal place to settle. The slight degree of genetic divergence shown by the

tamaño efectivo de población reducido (Avice, 1994), así como la variación en el reclutamiento debido a factores físicos (transportación de larvas) o biológicos (disponibilidad de alimento), pueden resultar en diferenciación genética entre cohortes (David *et al.*, 1997). Por lo tanto, se pueden generar deficiencias de heterocigotos por apareamiento selectivo o estructuración dentro de la muestra (efecto de Wahlund) (Bierne *et al.*, 1998).

Si se asume el modelo que considera los polimorfismos alozímicos como meros marcadores neutrales, la endogamia parcial y el desequilibrio de ligamiento pueden crear correlaciones indirectas entre la heterocigosidad y la aptitud (Zouros, 1993). Por tanto, las deficiencias de heterocigotos pueden no estar directamente relacionadas a la selección en contra del genotipo heterocigoto, sino sólo ser un reflejo de algún efecto local o general (*sensu* David *et al.*, 1995).

De lo estipulado con anterioridad, nuestros datos de frecuencias genotípicas pueden ser explicados como el resultado de una población estructurada que refleja deficiencia de heterocigotos debido principalmente al efecto de Wahlund. Esta hipótesis se corroboró ya que se obtuvieron valores significativos del estimador  $F_{ST}$  (tabla 4).

Los métodos de remuestreo utilizados para calcular los intervalos de confianza y significancias de los estimadores de  $F_{ST}$  fueron apropiados en combinación con los estimadores propuestos por Weir y Cockerham (1984), ya que no hay suposiciones acerca del número de poblaciones, tamaño de muestra y frecuencias de heterocigotos, para su aplicación.

En el nivel macrogeográfico, un patrón global de ligera divergencia genética debido principalmente al locus *EST-2\** y al hipervariable *LAP\** pudo demostrarse ( $F_{ST} = 0.049$ ). En el nivel microgeográfico, los demos sublitorales de la población de La Paz duplicaron los valores de la población intermareal de San Felipe

populations assayed may be related to a certain number of larvae having enough dispersal capacity and environmental conditions to provide the degree of homogeneity the data revealed.

Nei's genetic distance is the negative logarithm of a ratio of the proportion of alleles that are alike between and within populations (Weir, 1996); thus, it is an estimator related to  $F_{ST}$ . From the genetic distance measurements, the dendrogram depicted in figure 2 shows the slight degree of divergence at both geographic scales. In the La Paz population, demes B and C are closer, probably due to their more coastal position, and deme A is closer to them than to the intertidal demes from San Felipe that are more tightly clustered, representing a higher degree of homogeneity than the sublittoral demes of La Paz. Besides, it is also apparent that the genetic distance between the populations in the extreme localities of the Gulf of California is low, supporting the idea of slight genetic divergence among populations.

Intermediate populations of *M. capax* along the east coast of Baja California could not be sampled because of their inaccessibility, but some samples from those small and scarce banks would be of huge value to corroborate the pattern inferred from this study. On the other hand, the use of some other kind of genetic marker (microsatellites, for example) could be interesting in order to know the degree of variation at the DNA level.

Finally, the genetic characterization of *M. capax*, based on the analysis of allozyme variation reported here, depicts a marine bivalve with high genetic variability whose populations are slightly differentiated. From an ecological point of view, this species has rendered a genetic variation device highly similar to other bivalve species studied in the past. For aquacultural purposes, the genetic resource may be considered as rich in terms of genetic variability both in the northernmost population of

(0.080 vs 0.042). Estos resultados sugieren mejores condiciones de dispersión o asentamiento larvario en el intermareal que en el sublittoral; sin embargo, puede considerarse como un grado bajo de divergencia.

Todos los valores promedio de  $F_{ST}$  calculados fueron significativos, lo que permite suponer estos valores mayores que cero. Lo anterior indica estructura entre muestras. Sin embargo, ya que  $F_{ST} = s^2/p(1-p)$ , es decir, representa la varianza estandarizada de los individuos dentro de las muestras comparados contra la población entera, las cifras bajas obtenidas tanto en el nivel micro como macrogeográfico pueden ser el resultado de diferencias pequeñas entre la composición genética de los individuos en la población entera. El  $F_{IS}$  promedio (0.575, ver tabla 2) da cuenta del alto nivel de endogamia, lo que apoya la hipótesis de la relativa homogeneidad entre composiciones genéticas.

La dispersión y el asentamiento larvario sucede como un proceso azaroso en muchos bivalvos marinos. El tiempo de permanencia como larva planctónica, los patrones y velocidades de las corrientes marinas, las preferencias de substrato, las señales químicas procedentes de bancos preexistentes, son sólo algunos de los principales parámetros involucrados en los procesos. Una combinación compleja de dichos factores está presente en cada área a lo largo del intervalo de distribución de las especies. Como una consecuencia de la interacción de estos factores biológicos y físicos, diferentes cantidades de larvas inmigrantes alcanzan el sitio ideal para asentarse. El ligero grado de divergencia genética que mostraron las poblaciones analizadas puede relacionarse con un cierto número de larvas con capacidad de dispersión y condiciones ambientales suficientes para dar lugar al grado de homogeneidad que los datos revelaron.

La distancia genética de Nei es el logaritmo negativo de una razón de la proporción de

San Felipe and in the southernmost population of La Paz.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We are indebted to four anonymous reviewers who provided valuable comments and suggestions that substantially improved the first draft of the manuscript.

#### REFERENCES

- Abreu-Grobois, A. (1983). Population genetics of *Artemia*. Ph.D. dissertation, University College of Swansea, UK, 438 pp.
- Aguirre-Hinojosa, E. y Bückle-Ramírez, L.F. (1992). Fijación y crecimiento del mejillón *Modiolus capax* sobre sustratos artificiales en la Bahía de los Ángeles Baja California, México. *Ciencias Marinas*, 18(2): 33–48.
- Ahmad, M., Skibinski, D.O.F. and Beardmore, J.A. (1977). An estimate of the genetic variation in the common mussel, *Mytilus edulis*. *Biochem. Genet.*, 15: 833–846.
- Avice, J.C. (1994). *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, New York, 511 pp.
- Beaumont, A.R. (1990). Genetic studies of laboratory-reared mussels, *Mytilus edulis*: Heterozygote deficiencies, heterozygosity and growth. *Biol. J. Linn. Soc.*, 44: 273–285.
- Beaumont, A.R. and Beveridge, C.M. (1984). Electrophoretic survey of genetic variation in *Pecten maximus*, *Chlamys opercularis*, *C. varia* and *C. distorta* from the Irish Sea. *Mar. Biol.*, 81: 299–306.
- Bierne, N., Launey, S., Naciri-Graven, Y. and Bonhomme, F. (1998). Early effect of inbreeding as revealed by microsatellite analyses on *Ostrea edulis* larvae. *Genetics*, 148: 1893–1906.
- Bolt, M., Soyer, J. and Thiriou-Quievreux, C. (1987). Preliminary data on the genetic differentiation of *Mytilus desolationis* Lamy 1936 and *Aulocomyater regia* Powell 1957 (Bivalvia, Mytilidae) in the Kerguelen Islands (Terres Australes et Antarctiques Françaises). *Polar Biol.*, 7: 1–9.
- alelos semejantes entre y dentro de las poblaciones (Weir, 1996); por tanto, es un estimador relacionado con  $F_{ST}$ . De las mediciones de distancia genética, el dendrograma presentado en la figura 2 muestra el ligero grado de divergencia en ambos niveles geográficos. En la población de La Paz, los demos B y C están más cercanos, probablemente debido a su posición más costera, y el demo A es más cercano a ellos que a los demos intermareales de San Felipe, los cuales están más estrechamente agrupados; esto significa un mayor grado de homogeneidad que los demos sublitorales de La Paz. Además, es evidente que la distancia genética entre las poblaciones de las localidades extremas del Golfo de California es baja, lo que apoya la idea de divergencia genética ligera entre poblaciones.

Las poblaciones intermedias de *M. capax* a lo largo de la costa este de Baja California no pudieron ser recolectadas debido a su inaccesibilidad; no obstante, algunas muestras de estos pequeños y escasos bancos serían de enorme valor para corroborar el patrón inferido en este estudio. Por otro lado, el uso de algún otro tipo de marcador genético (microsatélites, por ejemplo) sería interesante, con el fin de conocer el grado de variación en el nivel del ADN.

Finalmente, la caracterización genética de *M. capax*, basada en el análisis de la variación alozímica aquí reportada, describe un bivalvo marino con alta variabilidad genética cuyas poblaciones están ligeramente diferenciadas. Desde una visión ecológica, esta especie posee un esquema de variación genética altamente similar a otras especies de bivalvos estudiadas con anterioridad. Para propósitos acuaculturales, el recurso genético puede ser considerado como rico en términos de variabilidad genética, tanto en la población norteña de San Felipe como en la sureña de La Paz.

- Brusca, R.C. (1980). Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. 2nd ed. Univ. Arizona Press, 513 pp.
- Buroker, N.E. (1979). Overdominance of a muscle protein (Mp-1) locus in the Japanese oyster, *Crassostrea gigas* (Ostreidae). J. Fish. Res. Board Can., 36: 1313–1318.
- Buroker, N.E. (1983). Population genetics of the American oyster *Crassostrea virginica* along the Atlantic coast and the Gulf of Mexico. Mar. Biol., 75: 99–112.
- Chaisson R.E.A., Serunian, L.A. and Schopf, T.J. (1976). Allozyme variation between two marshes and possible heterozygote superiority within a marsh in the bivalve *Modiolus demissa*. Biol. Bull., 151: 404.
- Clogon, D.J. (1981). Spatial and temporal variation in the genotypic frequencies of the mussel *Brachiodontes rostratus*. Heredity, 6(2): 197–208.
- David, P., Delay, B., Berthou, P. and Jarne, P. (1995). Alternative models for allozyme-associated heterosis in the marine bivalve *Spisula ovalis*. Genetics, 139: 1719–1726.
- David, P., Perdieu, M.-A., Pernod, A.-F. and Jarne, P. (1997). Fine-grained spatial and temporal population genetic structure in the marine bivalve *Spisula ovalis*. Evolution, 51: 1318–1322.
- Gaffney, P.M., Scott, T.M. Koehn, R. and Diehl, W.J. (1990). Interrelationships of heterozygosity, growth rate and heterozygote deficiencies in the coot clam, *Mulinia lateralis*. Genetics, 124: 687–699.
- Galleguillos, G. y Troncoso, G.L. (1989). Variación proteica en el ostión del norte *Argopecten purpuratus* y en el choro *Choromytilus chorus*. En: Cultivo de Moluscos en América Latina. Mem. Segunda Reunión, Grupo de Trabajo Técnico. Ancud, Isla Chiloe, Chile, 7–11 de noviembre de 1989, pp. 73–82.
- Garza-Aguirre, M. del C. y Bückle-Ramírez, L.F. (1989a). Ciclo reproductivo del mejillón *Modiolus capax* (Conrad, 1837) (Bivalvia, Mytilidae, Anisomarya) en Bahía de los Ángeles, Baja California, México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM, 16(1): 157–170.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores están en deuda con cuatro revisores anónimos que contribuyeron con comentarios y sugerencias valiosas que mejoraron substancialmente una primera versión de este documento.

Traducido al español por los autores.

- 
- Garza-Aguirre, M. del C. y Bückle-Ramírez, L.F. (1989b). Estructura de tallas, reclutamiento y crecimiento del mejillón *Modiolus capax* (Conrad) (Bivalvia: Mytilidae) en Bahía de los Ángeles, Baja California, México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM, 16(2): 245–254.
- Gosling, E. (1979). Hidden genetic variability in two populations of a marine mussel. Nature, 279: 713–715.
- Grant, W.S. and Cherry, M.I. (1985). *Mytilus galloprovincialis* Lmk in South Africa. Exp. Mar. Biol. Ecol., 90: 179–191.
- Koehn, R.K. (1991). The genetics and taxonomy of species in the genus *Mytilus*. Aquaculture, 94: 125–145.
- Koehn, R.K., Turano, F.J. and Mitton, J.B. (1973). Population genetics of marine pelecypods. II. Genetic differences in microhabitats of *Modiolus demissus*. Evolution, 27: 100–105.
- Koehn, R.K., Hall, J.G., Innes, D.J. and Zera, J.A. (1984). Genetic differentiation of *Mytilus edulis* in eastern North America. Mar. Biol., 79: 118–126.
- Levinton, J. (1973). Genetic variation in a gradient of environmental variability: Marine bivalvia (Mollusca). Science, 180: 75–76.
- Levinton, J.S. and Suchanek, T.H. (1978). Geographic variation, niche breadth and genetic differentiation at different geographic scales in the mussels *Mytilus californianus* and *M. edulis*. Mar. Biol., 49: 363–375.
- McDonald, J.H. and Koehn, R.K. (1988). The mussels *Mytilus galloprovincialis* and *M. trossolus* on the Pacific coast of North America. Mar. Biol., 99: 111–118.

- McDonald, J.H., Seed, R. and Koehn, R.K. (1991). Allozymes and morphometric characters of three species of *Mytilus* in the Northern and Southern Hemispheres. *Mar. Biol.*, 111: 323–333.
- Nei, M. (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583–590.
- Ochoa-Báez, R.I. (1987). Aspectos de la biología del mejillón *Modiolus capax* (Conrad) en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. M.Sc. thesis, CICIMAR, La Paz, Baja California Sur, México, 173pp.
- Orduña-Rojas, J. and Farfán, C. (1991). Induced spawning and ontogeny of *Modiolus capax* Conrad (Bivalvia: Mytilidae). *Veliger*, 34(3): 302–308.
- Pompa, L.A., Espinoza, J. and Pérez, J.E. (1990). Genetic variation in Venezuelan molluscs. The mussel, *Perna perna* (L.). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 29(1, 2): 97–101.
- Poulik, M.D. (1957). Starch gel electrophoresis in a discontinuous system of buffers. *Nature*, 180: 1477–1479.
- Raymond, M. and Rousset, F. (1995a). GENEPOP (version 1.2): A population genetics software for exact test and ecumenism. *J. Hered.*, 86: 248–249.
- Raymond, M. and Rousset, F. (1995b). An exact test for population differentiation. *Evolution*, 49: 1280–1283.
- Rosa-Vélez, J. (1986). Variabilidad genética poblacional en ostiones de la especie *Crassostrea virginica* del Golfo de México. Ph.D. dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, 124 pp.
- Sarver, S.K. and Foltz, D.W. (1993). Genetic population structure of a species' complex of blue mussels (*Mytilus* spp.). *Mar. Biol.*, 114: 105–112.
- Schaal, B.A. and Anderson, W.W. (1974). An outline of techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Tech. Rep. Ser. Georgia Mar. Sci. Cent.*, 74(3): 18 pp.
- Schope, T.J., Ohman, M.D. and Bleiweiss, R. (1975). Significant age-dependent and locality-dependent changes occur in gene frequencies in the ribbed mussel *Modiolus demissus* from a single salt marsh. *Biol. Bull.*, 149: 446.
- Shaklee, J.B., Allendorf, F.W., Morizot, D.C. and Whitt, G.S. (1990). Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 119: 2–15.
- Shaw, C.R. and Prasad, R. (1970). Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. *Biochem. Genet.*, 4: 297–320.
- Sin, F.J.T., Khoo, J. and Parker, G.R. (1990). Enzyme variation between littoral and sublittoral populations of the green lipped mussel *Perna canaliculus*. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 958(2): 419–422.
- Skibinski, D.O.F., Cross, T.F. and Ahmad, M. (1980). Electrophoretic investigation of systematic relationships in the marine mussels *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulis* L., and *Mytilus galloprovincialis* (Mytilidae: Mollusca). *Biol. J. Linn. Soc.*, 13: 65–73.
- Spencer, N., Hopkinson, D.A. and Harris, H. (1964). Phosphoglucomutase polymorphism in man. *Nature*, 204: 742–745.
- Stiven, A.E. (1992). Genetic structure in a population of the ribbed mussel *Geukensia demissa* (Dellwyn) in a North Carolina salt marsh tidal gradient. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 164: 31–44.
- Swofford, D.L. and Selander, R.B. (1989). BIOSYS-1: A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. Release 1.7. Illinois Natural History Survey, 43 pp.
- Utter, F.M., Hodgins, H.O. and Allendorf, F.W. (1974). Biochemical genetics studies of fishes: Potentials and limitations. In: D.C. Maling and J.R. Sargent (eds.), *Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology*. Vol. 1. Academic Press, London, pp. 213–238.
- Varvio, S.L., Koehn, R.K. and Vainola, R. (1988). Evolutionary genetics of the *Mytilus edulis* complex in the North Atlantic region. *Mar. Biol.*, 98: 51–60.
- Weir, B.S. (1996). *Genetic Data Analysis*. II. Sinauer Publ. Sunderland, MA, 445 pp.
- Weir, B.S. and Cockerham, C.C. (1984). Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358–1370.
- Yamanaka, R. and Fujio, Y. (1984). Heterogeneity within and between geographical populations of the bay mussel *Mytilus edulis*. *Tohoku J. Agric. Res.*, 34: 73–84.

- Zouros, E. (1987). On the relation between heterozygosity and heterosis: An evaluation of the evidence from marine mollusks. In: M.C. Rattazzi, J.G. Scandalios and G.S. Witt (eds.), *Isozymes: Current Topics in Biological and Medical Research*. Vol. 15. Alan R. Liss, New York, pp. 255–279.
- Zouros, E. (1993). Associative overdominance: Evaluating the effects of inbreeding and linkage disequilibrium. *Genetica*, 89: 35–46.
- Zouros, E. and Foltz, D.W. (1984). Possible explanations of heterozygote deficiency in bivalve mollusks. *Malacologia*, 25: 583–591.
- Zouros, E., Singh, M. and Miles, H.E. (1980). Growth rate in oysters, an overdominant phenotype and its possible explanations. *Evolution*, 34: 856–867.