

**COMPARACIÓN DE LOS CARIOTIPOS DE LAS POBLACIONES
CENTRAL Y SUREÑA DE LA ANCHOVETA *Engraulis mordax*,
GIRARD 1854 (ENGRAULIDAE, PISCES)**

**COMPARISON OF THE KARYOTYPES OF THE CENTRAL AND
SOUTHERN POPULATIONS OF THE NORTHERN ANCHOVY
Engraulis mordax, GIRARD 1854 (ENGRAULIDAE, PISCES)**

Manuel Uribe-Alcocer
Néstor Valdés-Morales
Píndaro Díaz-Jaimes
Yolanda Hornelas-Orozco
Virgilio Arenas

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado postal 70-305
04510 México DF

Recibido en mayo de 1995; aceptado en mayo de 1996

RESUMEN

La anchoveta *Engraulis mordax* es un importante recurso pesquero. En este trabajo se evaluó la posibilidad de distinguir las poblaciones central y sureña de la anchoveta mediante sus cariotipos y su patrón de bandas C. El cariotipo de ambas poblaciones está formado por 48 cromosomas acrocéntricos y coincide con el publicado por Ohno *et al.* (1968), probablemente proveniente de la población central. El número cromosómico común, la totalidad de sus cromosomas de tipo unirrámeo, la concordancia en sus patrones de bandas C y la ausencia de diferencias estadísticamente significativas en las tallas cromosómicas entre ambas poblaciones, no proporcionan rasgos que puedan ser considerados distintivos de las poblaciones analizadas.

Palabras clave: *Engraulis mordax*, anchoveta, cromosomas, citogenética, Engraulidae, Corriente de California.

ABSTRACT

The northern anchovy *Engraulis mordax* is an important fishery resource. The karyotypes of the central and southern populations of the northern anchovy, as well as their C-banding patterns were studied as potential genetic markers. The karyotype of both populations has 48 acrocentric chromosomes and agrees with the one reported by Ohno *et al.* (1968), probably from the central population. The common chromosome number, the entirety of their chromosomes of uni-armed type, the agreement in their C-banding pattern and the absence of statistically significant differences between the lengths of the chromosome pairs of both populations, do not provide features that could be considered distinctive of the populations analyzed.

Key words: *Engraulis mordax*, anchovy, chromosomes, cytogenetics, Engraulidae, California Current.

INTRODUCCIÓN

La pesquería de la anchoveta *Engraulis mordax* es una de las más importantes de México, junto con la de la sardina y el atún, y se localiza en una zona de surgencia de alta productividad, la Corriente de California. Esta pesquería llegó a constituir hasta un 20% de las capturas totales a nivel nacional en 1980 y 1981, año en que se lograron volúmenes de captura de más de 300 mil toneladas (Escudero, 1984; Secretaría de Pesca, 1987), para declinar posteriormente hasta sólo 49 toneladas en 1990 (Secretaría de Pesca, 1992). Aunque no es utilizada para consumo humano directo, representa una fuente importante de proteínas y de aceite con fines comestibles e industriales.

La aplicación de la genética al manejo de las pesquerías tiene gran importancia a corto plazo, puesto que la abundancia y las características deseables de las poblaciones pesqueras no pueden ser conservadas únicamente mediante el equilibrio entre las capturas y el reclutamiento de individuos, ya que la propia captura puede modificar la composición genética de las poblaciones (Allendorf *et al.*, 1987).

La preservación de los recursos genéticos de una población se basa principalmente en el mantenimiento de su diversidad genética. Su disminución puede llevar a la pérdida del potencial de adaptabilidad poblacional, por ejemplo, a través de la disminución de la frecuencia de genotipos heterocigotos, los que presentan a menudo índices de supervivencia o tasas de crecimiento relativo superiores (FAO/UNEP, 1984). Por ello, es importante la determinación de la estructura genética de las poblaciones explotadas por las pesquerías, mediante la identificación de las entidades que las conforman, debido a que, mediante las propias pesquerías, podría ejercerse una presión selectiva en algún sector específico de la población que disminuyera su potencial de variabilidad y produjera daño a sus recursos genéticos.

Diversos estudios han registrado que las anchovetas norteñas se han diversificado en diferentes entidades subespecíficas. Hubbs, en 1925, basándose en características merísticas y morfométricas, así como en hábitos y distribución, estableció dos subespecies:

INTRODUCTION

The northern anchovy (*Engraulis mordax*) fishery is one of the most important in Mexico, together with that of the sardines and tuna, and it occurs in an upwelling zone of high productivity, the California Current. This fishery amounted to 20% of the total catches of the country during 1980 and 1981, when catch volumes of more than 300 thousand tons were obtained (Escudero, 1984; Secretaría de Pesca, 1987), declining to only 49 tons in 1990 (Secretaría de Pesca, 1992). Even though it is not used for direct human consumption, it represents an important source of proteins and oil for food and industrial use.

The application of genetics to fisheries management is relevant in the short term. The abundance and the presence of advantageous characters in the exploited populations cannot be maintained only by the balance between the catch and the recruitment of individuals, since the catch itself might modify the genetic composition of populations (Allendorf *et al.*, 1987).

The preservation of the genetic resources of a population is based mainly on the maintenance of its genetic diversity. Its decline might bring about a reduction in the population adaptability potential, for instance, through the decrease in the frequency of heterozygous genotypes, which often present better survival rates or higher relative growth rates (FAO/UNEP, 1984). This supports the relevance of the establishment, in genetic terms, of the structure of the populations exploited by fisheries through the identification of the subpopulations which may exist, since a selective pressure on a specific sector by the fisheries might decrease its variability potential and thus damage its genetic resources.

Several studies have found that northern anchovies have diversified into different sub-specific entities. Hubbs, in 1925, based on meristic and morphometric characters, as well as on habits and distribution, established two subspecies: *Engraulis mordax mordax* and *Engraulis mordax nanus*.

McHugh (1951), based on meristic and morphometric studies, reported the presence of

Engraulis mordax mordax y *Engraulis mordax nanus*.

McHugh (1951), basado en estudios de caracteres merísticos y morfométricos, documentó la presencia de tres poblaciones. Sus límites fueron ubicados de la siguiente manera: (1) para la población norte, de las costas de Columbia Británica hasta el sur de California; (2) para la población central, del sur de California hasta el norte de Baja California; (3) para la población sureña, de las costas de la parte central del estado de Baja California hasta el extremo sur de la península (fig. 1).

Vrooman *et al.* (1981), basados en estudios morfométricos, merísticos y electroforéticos, corroboraron la presencia de dichas poblaciones, encontrando que la distribución de las frecuencias de los cuatro alelos codominantes de las transferrinas concordaba con la distribución geográfica de las poblaciones. Estos autores ubicaron el límite entre las poblaciones central y sureña en la parte norte de la Bahía de Sebastián Vizcaíno. Sin embargo, los límites de las poblaciones no han sido definidos con precisión, ya que son alterados por las modificaciones de las condiciones oceanográficas a lo largo del año. La población central se extiende aproximadamente desde el norte de San Francisco hasta la región de Punta Baja, Baja California, zona donde se mezcla con la población sureña en grado variable (Parrish *et al.*, 1985). Esta continúa hasta Cabo San Lucas y, recientemente, se ha extendido al Golfo de California (Hammann y Cisneros-Mata, 1989).

Los patrones de edad y crecimiento de las anchovetas fueron analizados por Gallardo (1985a, b), Parrish *et al.* (1985, 1986) y Chiappa (1988), quienes registraron nuevas subentidades diferenciadas en la población central. Arenas (1992) sugirió la posibilidad de una mezcla incompleta de las poblaciones manifestada en las diferencias regionales de crecimiento por edades.

El análisis del complemento cromosómico es un recurso que ha sido utilizado para caracterizar las poblaciones, ya que permite detectar diferencias a nivel celular en el número y estructura de los cromosomas. El cariotipo es un rasgo normalmente estable en una población y, de acuerdo a la evidencia con que se cuenta

three populations. Their limits were set as follows: (1) for the northern population, from the coasts of British Columbia to southern California; (2) for the central population, from southern California to the north of Baja California; (3) for the southern population, from the coasts of central Baja California to its southern end (fig. 1).

Vrooman *et al.* (1981), based on morphometric, meristic and electrophoretic studies, corroborated the presence of these populations. They found that the distribution of the frequencies of the four codominant alleles of the transferrins coincided with the geographic distribution of the populations. These authors set the boundary between the central and the southern populations in the northern part of Sebastián Vizcaíno Bay. However, the limits between populations have not been precisely defined, since oceanographic conditions modify them throughout the year. The central population extends approximately from the north of San Francisco to the region of Punta Baja, Baja California, where it mixes with the southern population to a different degree (Parrish *et al.*, 1985). This population continues to Cape San Lucas, and has recently extended to the Gulf of California (Hammann and Cisneros-Mata, 1989).

The age and growth patterns of the anchovies were analyzed by Gallardo (1985a, b), Parrish *et al.* (1985, 1986) and Chiappa (1988), who detected different subunits within the central population. Arenas (1992) suggested, through studies of regional differences in growth by ages, the possibility of a partial mixing of the populations.

The analysis of the chromosome complement has been used to characterize populations. It can detect differences at cellular level through the determination of the number and structure of chromosomes. The karyotype is a particularly stable feature in populations and, according to known evidence, in vertebrates it is not subject to direct environmental selective pressures. For this reason it is a reliable feature in the characterization of populations (Uribe-Alcocer, 1988).

Some studies have shown intraspecific chromosome polymorphisms in some fish

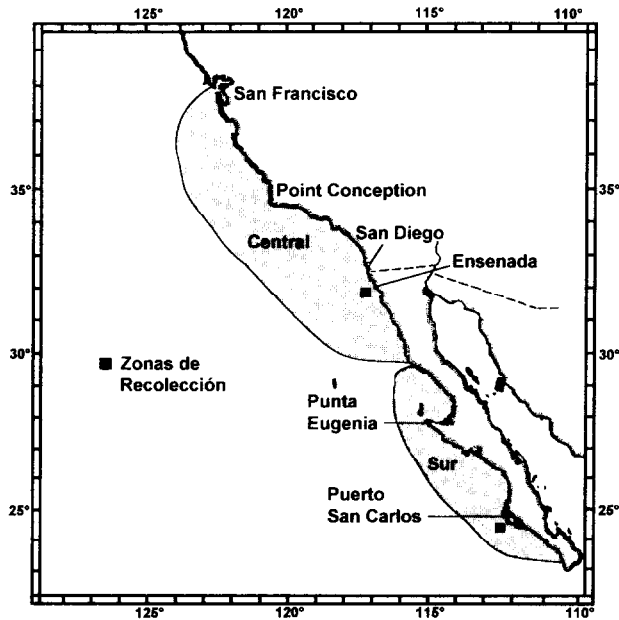


Figura 1. Zonas de recolección de muestras de las poblaciones central y del sur de la anchoveta *Engraulis mordax*.

Figure 1. Collecting sites for the central and southern populations of the anchovy *Engraulis mordax*.

actualmente, en los vertebrados no está sujeto a presiones selectivas ambientales directas, por lo que constituye un rasgo confiable en la caracterización de las poblaciones (Uribe-Alcocer, 1988).

No obstante, existen algunos estudios que han demostrado que en algunas especies de peces existe polimorfismo cromosómico intra-específico. Esto puede manifestarse en diversos aspectos, como en el polimorfismo en el número cromosómico en *Ictalurus punctatus* (Hudson, 1976), *Noturus flavus* (LeGrande y Cavender, 1980), *N. albaater* (LeGrande, 1981), *Gymnotus carapo* (Foresti et al., 1984), *Gobius niger* (Vitturi y Catalano, 1989) y *Gobius paganellus* (Amores et al., 1990), o por la presencia de cromosomas supernumerarios, como en *Prochilus scrofa* (Pauls y Bertollo, 1983). El polimorfismo se puede manifestar también como variación de los patrones de bandas NOR, como en *Salvelinus alpinus* (Phillips et al., 1988), o como variación del patrón de bandas C en diversas poblaciones de truchas (Phillips et al., 1989).

species. These include chromosome number polymorphism in *Ictalurus punctatus* (Hudson, 1976), *Noturus flavus* (LeGrande and Cavender, 1980), *N. albaater* (LeGrande, 1981), *Gymnotus carapo* (Foresti et al., 1984), *Gobius niger* (Vitturi and Catalano, 1989) and *Gobius paganellus* (Amores et al., 1990), and the presence of supernumerary chromosomes, as in *Prochilus scrofa* (Pauls and Bertollo, 1983). Polymorphism may also occur as a variation in NOR banding patterns, as in *Salvelinus alpinus* (Phillips et al., 1988), or in C-banding patterns in different lake trout populations (Phillips et al., 1989).

These antecedents justify the search for chromosome polymorphisms coincident with the spatial separation of the central and southern populations of the northern anchovy, that can be used as genetic markers of these entities.

The conventional karyotype of the northern anchovy *Engraulis mordax* was previously published by Ohno et al. (1968) and it is formed by 48 acrocentric chromosomes of

Estos antecedentes justifican la búsqueda de un posible polimorfismo que pudiera ser coincidente con la separación de las poblaciones central y sureña de la anchoveta, susceptible de ser utilizado como marcador genético de estas entidades.

El cariotipo convencional de la anchoveta norteña *Engraulis mordax* fue publicado previamente por Ohno *et al.* (1968) y está formado por 48 cromosomas acrocéntricos de talla muy semejante, que decrecen progresivamente. Aunque esos autores no registran el origen de su muestra, la ubicación de su laboratorio en Duarte, California, indica que probablemente provenga de la población central.

El objetivo de este estudio fue estudiar los cromosomas de las poblaciones central y del sur de la anchoveta *Engraulis mordax*, para evaluar las posibilidades de utilizarlos en la caracterización de sus poblaciones. Para ello: (1) se determinó el cariotipo de la población sureña de la anchoveta; (2) se verificó el cariotipo de la población central, descrito previamente (Ohno *et al.*, 1968); (3) se obtuvieron los parámetros cromosómicos requeridos para comparar las dos poblaciones estudiadas; (4) se determinó y comparó el patrón de bandas C de los cariotipos de las poblaciones central y sureña.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las anchovetas fueron obtenidas en muestreos realizados en localidades ubicadas dentro de los ámbitos de distribución exclusivos de las poblaciones estudiadas: en el puerto de Ensenada, Baja California (31.52°N, 116.37°O), en el caso de la población central, y en el Puerto San Carlos, Baja California Sur (24.59°N, 112.05°O), en el de la población del sur. La estrategia del muestreo se basó en la recolección de muestras en las zonas más alejadas entre sí dentro del territorio nacional, asequible con nuestros medios, con la hipótesis de que, si hubiera surgido polimorfismo cromosómico en las subpoblaciones intermedias, la probabilidad de detectarlo sería mayor en estos muestreos en zonas geográficamente lejanas.

Debido a la influencia de las corrientes en las diversas épocas del año (Hickey, 1979) para la migración de las anchovetas, los muestreos se

similar size that decrease progressively. Even though these authors do not report the origin of the sample, the location of their laboratory in Duarte, California, indicates that it probably comes from the central population.

The aim of this study was to examine the chromosomes of the central and southern populations of the northern anchovy *Engraulis mordax*, in order to evaluate the possibility of using this feature in the characterization of the populations. To attain this objective: (1) the karyotype of the southern population was determined; (2) the karyotype of the central population, described previously (Ohno *et al.*, 1968), was verified; (3) the chromosome parameters required to compare both populations were obtained; (4) C-banding patterns of the karyotype of both populations were determined and compared.

MATERIALS AND METHODS

Anchovies were sampled in locations within the exclusive ranges of the populations studied: in Ensenada, Baja California (31.52°N, 116.37°W), for the central population, and in Puerto San Carlos, Baja California Sur (24.59°N, 112.05°W), for the southern population. The sampling strategy was based on the collection of specimens in the farthest zones of their range within the Mexican territory, accessible with our means, assuming that if chromosome polymorphisms had arisen in intermediate populations, the probability of detecting them would be greater in the samples obtained in these geographically distant zones.

Due to the seasonal influence of currents (Hickey, 1979) on the migration of anchovies, samples were collected, under different oceanographic conditions, at the beginning of summer and in the fall, so as to obtain a more representative sample of the population (table 1).

As live fish were needed for the cytogenetic techniques, in Ensenada samples were obtained from the fish cages where anchovies are kept after having been captured in nearby bays, to be used as live bait for the sport fishing boats. In Puerto San Carlos, fish were collected from tuna baitboats, which also use anchovies as

Tabla 1. Localidad y fechas de los muestreos.
Table 1. Collecting sites and dates of the samples.

Muestreo	Localidad	Fecha	Especímenes procesados
Población central:			
2	Ensenada, BC	Julio 1988	6
3	Ensenada, BC	Octubre 1988	7
Población sureña:			
1	Puerto San Carlos, BCS	Junio 1988	5
4	Puerto San Carlos, BCS	Octubre 1989	9

realizaron a inicios del verano y en otoño, buscando que las diferentes condiciones oceanográficas permitieran obtener una muestra más representativa de la población (tabla 1).

Dada la necesidad de recolectar organismos vivos para realizar las técnicas citogenéticas, las muestras fueron obtenidas de los viveros de las embarcaciones de pesca deportiva en el puerto de Ensenada, donde las anchovetas son utilizadas como carnada. En Puerto San Carlos fueron recolectadas de las embarcaciones atuneras, que también las utilizan como carnada en Bahía Magdalena o en las costas de la Isla Magdalena (fig. 1).

La obtención de los cromosomas se realizó mediante los procedimientos descritos por Uribe-Alcocer *et al.* (1983) y Maldonado-Monroy *et al.* (1985). Las bandas C fueron obtenidas siguiendo una modificación a las técnicas de Arrighi y Hsu (1971), Sumner *et al.* (1971) y Sumner (1972), hecha por Lee y Elder (comunicación personal), como sigue: preparaciones cromosómicas secadas al aire fueron sometidas a la acción de una solución de ácido clorhídrico (0.2 N) durante 15 minutos. Después de enjuagarlas cinco o seis veces en agua desionizada, se dejaron secar al aire. Fueron entonces incubadas a 60°C durante 25 minutos y se dejaron enfriar a temperatura ambiente. Se cubrieron con una solución saturada de hidróxido de bario, se les colocaron cubreobjetos y se dejaron reposar durante 15 minutos. Después de lavarlas y secarlas fueron colocadas en una cámara húmeda (caja de petri con papel filtro húmedo), donde fueron cubiertas con una

bait in Magdalena Bay or along the coasts of Magdalena Island (fig. 1).

Chromosome preparations were obtained following the procedures described by Uribe-Alcocer *et al.* (1983) and Maldonado-Monroy *et al.* (1985). C-banding patterns were obtained following a modification to the techniques of Arrighi and Hsu (1971), Sumner *et al.* (1971) and Sumner (1972), made by Lee and Elder (personal communication), as follows: air-dried chromosome slides were placed in a 0.2 N hydrochloric acid solution for 15 minutes. After rinsing them five or six times in deionized water, they were air-dried and incubated at 60°C for 25 minutes, and then cooled to room temperature. Slides were immersed in a freshly prepared saturated solution of barium hydroxide for 15 minutes and covered with a glass cover. After washing and drying, they were placed in a humidity chamber (petri dish with wet filter paper) where they were flooded with a 2 × SSC solution (pH 7.0), and incubated for 45 minutes at 65°C. Slides were then immersed in a cold 2 × SSC solution (4°C), rinsed in two ethanol changes (70 and 90%) and air-dried. The preparations were stained with a 4% Giemsa solution prepared in a phosphate buffer, pH 7, for 10 minutes.

The diploid number was determined by the analysis of 315 mitotic fields of 13 specimens from two samples of the central population, and of 328 fields of 14 specimens of the southern population, also from two samples.

Eight representative karyotypes of both populations were set up, four for each popula-

solución 2 × SSC (pH 7.0) e incubadas durante 45 minutos a 65°C. Posteriormente fueron inmersas en una solución 2 × SSC fría (4°C). Las preparaciones fueron lavadas con dos cambios de etanol al 70 y 95% y se dejaron secar. La tinción se llevó a cabo con Giemsa al 4% diluido en una solución de buffer de fosfatos a pH 7 durante 10 minutos.

Se determinó el número diploide mediante el análisis de 315 campos mitóticos provenientes de 13 individuos de la población central de dos muestras, y de 328 campos de 14 individuos de la población sur, obtenidos también en dos muestreos.

Se montaron ocho cariotipos representativos, cuatro de cada población, y se midieron las longitudes de los diferentes elementos cromosómicos. Estas medidas fueron transformadas a unidades de longitud relativa en cada cariotipo, expresadas en unidades por mil, y promediadas para obtener la longitud relativa correspondiente a cada par cromosómico en ambas poblaciones.

Se compararon los promedios de longitud relativa de ambas poblaciones mediante la prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney para la comparación de medianas poblacionales (Siegal y Castellan, 1988). La longitud relativa promedio de cada par cromosómico fue comparada con la del par correspondiente de la otra población por medio de la prueba de comparación de medias de Student.

RESULTADOS

En la tabla 2 se muestran los números cromosómicos encontrados en 643 campos mitóticos analizados. El número cromosómico modal de los campos mitóticos fue considerado como el número diploide de ambas poblaciones: $2n = 48$. El número fundamental fue igualmente de $NF = 48$. No hubo diferencias entre las modas de números diploides entre las distintas muestras ni entre las poblaciones. Se considera, siguiendo el criterio generalmente aceptado por los citogenetistas, que los números inferiores al número modal, por su baja frecuencia y por no mostrar un patrón repetitivo, más que mostrar polimorfismo cromosómico, se deben a la

tion, and chromosome lengths were measured. Measurements were expressed as units of relative length per thousand, and the mean relative length for each chromosome pair of each population was calculated.

Mean relative lengths of the chromosome pairs for both populations were assayed by the Wilcoxon-Mann-Whitney test for comparison of population medians (Siegal and Castellan, 1988). The mean relative length of each chromosome pair was compared with that of the corresponding pair of the other population by Student's comparison of means.

RESULTS

Table 2 shows the chromosome numbers found in the 643 mitotic plates analyzed. The modal chromosome number of the mitotic fields was considered the diploid number of both populations: $2n = 48$. The fundamental number found was also $NF = 48$. No differences were found among the diploid numbers of the samples or between the populations. Following the criterion generally accepted by cytogeneticists, numbers lower than the modal number, because of its low frequency and lack of a repetitive pattern, were considered a random loss of chromosomes during the process to obtain cell dispersion rather than chromosome polymorphism.

The conventional karyotypes for both populations (figs. 2, 3) have 48 acro-telocentric chromosomes, and no evidence was found of sexual heterochromosomes.

The chromosome banding technique used showed C-bands only in centromeric regions in all chromosomes for both populations.

Table 3 shows the means of the relative lengths of the chromosome pairs of both populations and their standard deviations. The chromosome pairs exhibit very similar lengths, which decrease slightly but progressively. For instance, in the central population, the longest pair has $5.61 \pm 0.19\%$ of the total length of the haploid complement, while the shortest has $3.24 \pm 0.15\%$, which implies that the mean difference between the relative lengths of a chromosome pair and the next is almost 0.1%.

Tabla 2. Distribución de los números cromosómicos de las poblaciones analizadas.
Table 2. Distribution of the chromosome numbers of the populations studied.

Población	No. de células analizadas	Distribución de los números cromosómicos					
		45	46	47	48	49	50
Central							
Muestreo 2	146	1	8	12	122	3	0
Muestreo 3	169	2	7	6	149	3	2
Global	315	3	15	18	271	6	2
Porcentaje		0.95	4.76	5.71	86.03	1.90	0.63
Sur							
Muestreo 1	119	1	3	12	100	2	1
Muestreo 4	209	4	6	16	179	2	2
Global	328	5	9	28	279	4	3
Porcentaje		1.52	2.74	8.54	85.06	1.22	0.91

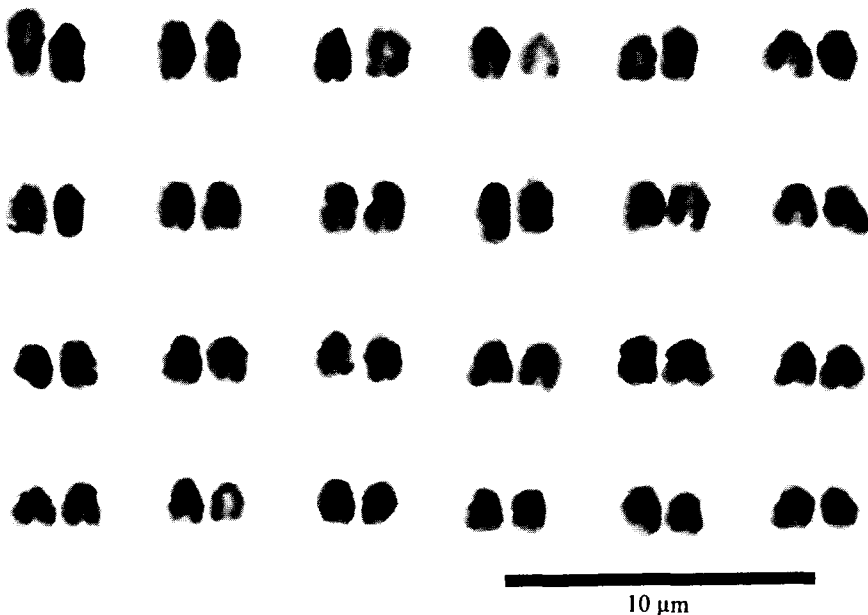


Figura 2. Cariotipo representativo de la población central de la anchoveta *Engraulis mordax*, con un número diploide de $2n = 48$. Todos sus cromosomas son acro-telocéntricos de tamaño que disminuye gradualmente.

Figure 2. Representative karyotype of the anchovy *Engraulis mordax* of the central population, with a diploid number of $2n = 48$. All its chromosomes are acro-telocentric and gradually decrease in size.

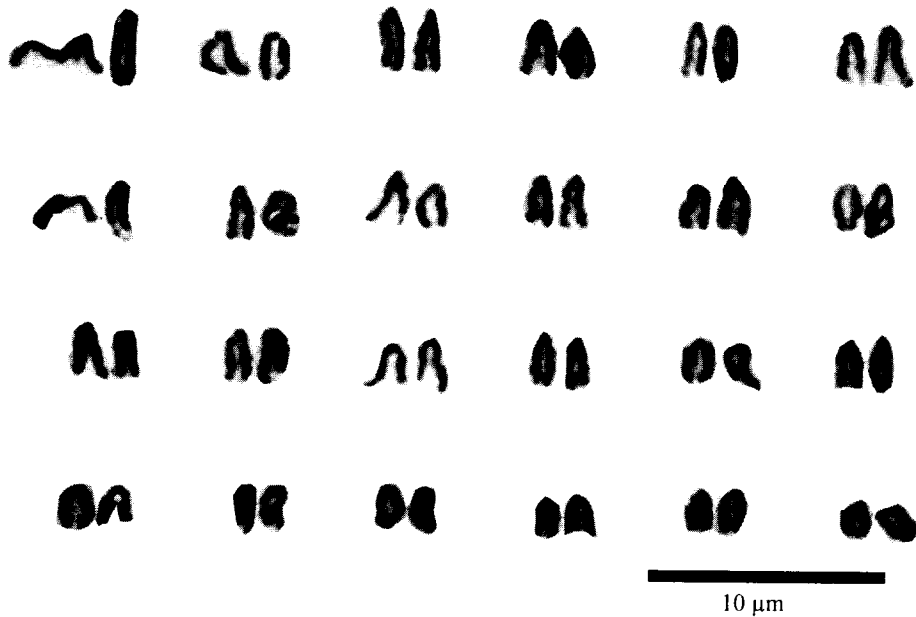


Figura 3. Cariotipo representativo de la población sureña de la anchoveta *Engraulis mordax* proveniente de una metafase temprana, con las mismas características mencionadas en la fig. 2.

Figure 3. Representative karyotype of the anchovy *Engraulis mordax* of the southern population from an early metaphase plate, with the same features mentioned in fig. 2.

pérdida fortuita de algunos elementos cromosómicos durante el proceso para obtener la dispersión celular.

Los cariotipos convencionales de ambas poblaciones (figs. 2, 3) constan de 48 elementos cromosómicos acro-telocéntricos y no se encontró evidencia de heterocromosomas sexuales.

La técnica de bandeo cromosómico utilizada mostró, en ambas poblaciones, bandas C únicamente en la región centromérica en todos los cromosomas.

En la tabla 3 se muestran las longitudes relativas promedio de los pares cromosómicos de ambas poblaciones con los valores de desviación estándar. Los pares cromosómicos presentan un tamaño muy similar que decrece ligera pero progresivamente de talla. Así, el par mayor de la población central tiene $5.61 \pm 0.19\%$ de la longitud total del complemento haploide, mientras que el menor tiene $3.24 \pm 0.15\%$, lo que implica que la diferencia promedio de

The mean differences detected in the southern population (between $5.44\% \pm 0.26$ of the longest chromosome pair and $3.31 \pm 0.16\%$ of the shortest) are even smaller.

No significant statistical differences were detected between the mean relative lengths of the different chromosome pairs for both populations ($P > 0.05$). With the Wilcoxon-Mann-Whitney test, a $P = 0.8732$ was obtained, meaning that, besides the absence of significant differences, there is a high degree of homogeneity between the karyotypes of the populations studied.

DISCUSSION

The anchovy is a pelagic fish that can migrate over large distances (Messersmith, 1967; Haugen *et al.*, 1969; Wood and Collins, 1969), so it can be argued that the collecting sites were not appropriate. Nonetheless, the farthest

Tabla 3. Promedios de las longitudes cromosómicas relativas de los cariotipos de las poblaciones central y del sur de la anchoveta *Engraulis mordax*.

Table 3. Means of the relative lengths of the chromosome pairs of the central and southern populations of the anchovy *Engraulis mordax*.

Par cromosómico	Población central Longitud relativa \pm desviación estándar	Población del sur Longitud relativa \pm desviación estándar
1	56.10 \pm 1.90	54.36 \pm 2.62
2	50.44 \pm 0.49	49.56 \pm 1.43
3	48.81 \pm 1.14	47.71 \pm 0.75
4	46.99 \pm 1.50	45.98 \pm 1.44
5	46.14 \pm 1.18	45.48 \pm 1.18
6	45.32 \pm 0.66	44.49 \pm 0.69
7	44.84 \pm 0.94	44.49 \pm 0.69
8	43.92 \pm 0.62	44.49 \pm 0.69
9	43.30 \pm 0.85	43.01 \pm 1.01
10	42.48 \pm 0.61	42.52 \pm 0.72
11	41.74 \pm 0.56	40.85 \pm 0.97
12	41.31 \pm 0.70	40.54 \pm 0.97
13	40.84 \pm 0.39	40.29 \pm 0.79
14	40.30 \pm 0.56	39.80 \pm 0.58
15	39.75 \pm 0.39	39.55 \pm 0.11
16	39.21 \pm 0.60	39.55 \pm 0.11
17	38.46 \pm 0.76	38.80 \pm 0.74
18	38.01 \pm 0.84	38.56 \pm 0.91
19	37.54 \pm 0.96	38.56 \pm 0.91
20	36.65 \pm 0.73	37.81 \pm 1.68
21	35.99 \pm 1.25	37.57 \pm 1.84
22	35.27 \pm 1.22	37.32 \pm 2.10
23	34.18 \pm 1.18	35.59 \pm 1.41
24	32.41 \pm 1.51	33.12 \pm 1.56

longitud relativa entre un par cromosómico y el siguiente es de casi 0.1%. Las diferencias promedio detectadas en la población sureña (entre 5.44% \pm 0.26 del par cromosómico mayor y 3.31 \pm 0.16% del menor) son incluso menores.

No se detectaron diferencias estadísticas significativas entre las longitudes relativas promedio de los pares cromosómicos correspondientes en ambas poblaciones ($P > 0.05$). Por otra parte, mediante la prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney, se obtuvo un valor $P = 0.8732$,

southern point where the presence of the central population has been reported is 26.5°N (Parrish *et al.*, 1985). Due to the distance of approximately 300 km between Puerto San Carlos, our collecting site, and this point, we considered that the probability of including specimens of the central population in our samples of the southern population was practically null. On the other hand, the farthest northern zone where the presence of specimens of the southern population has been reported is

indicativo de que, además de no existir diferencias significativas, existe alto grado de homogeneidad entre los cariotipos de las poblaciones estudiadas.

DISCUSIÓN

La anchoveta es un pez pelágico que puede recorrer grandes distancias (Messersmith, 1967; Haugen *et al.*, 1969; Wood y Collins, 1969) y, por ello, se podría argumentar que los sitios de recolección no fueron adecuados. No obstante, el punto más lejano hacia el sur en el que se ha documentado la presencia de la población central es de 26.5°N (Parrish *et al.*, 1985). Por la distancia de aproximadamente 300 km que media entre Puerto San Carlos, nuestro sitio de recolección, y este punto, se considera que la probabilidad de incluir individuos de la población central en las muestras de la población sureña sea prácticamente nula. Por otra parte, la zona más lejana hacia el norte en el que se ha documentado la presencia de individuos de la población sureña ha sido la latitud 30.3°N, región cercana a Punta Baja (Parrish *et al.*, 1985), que se considera como el límite norte de esta población, ubicada a 230 km al sur del sitio de nuestro muestreo. Por lo anterior, se considera que ambos sitios de recolección fueron adecuados, además de que, a fin de obtener una muestra más representativa de las poblaciones estudiadas, los muestreos fueron realizados en distintas estaciones, con condiciones oceanográficas diferentes.

El cariotipo convencional de la población central encontrado en este estudio corresponde al publicado por Ohno *et al.* (1968) en el número, posición del centrómero y tamaño de sus elementos. Esta concordancia de resultados de investigaciones independientes verifica el cariotipo de la población central encontrado en este trabajo.

El número cromosómico común de $2n = 48$, la totalidad de sus cromosomas de tipo unirrámico, la concordancia en sus patrones de bandas C, la semejanza del tamaño entre los diferentes pares y la ausencia de diferencias estadísticamente significativas en sus tallas entre ambas poblaciones, no proporcionan rasgos poblacionales específicos porque no se

latitud 30.3°N. This region is close to Punta Baja (Parrish *et al.*, 1985), considered the northern boundary of this population, and is 230 km south of our collecting site. Therefore, it is considered that both collecting sites were appropriate. Furthermore, specimens were collected in seasons with different oceanographic conditions, in order to obtain representative samples of the populations studied.

The conventional karyotype of the central population found in this study agrees with the one published by Ohno *et al.* (1968) in the number, position of the centromere and size of its elements. This agreement between independent investigations verifies the karyotype of the central population found in this work.

The common chromosome number of $2n = 48$, the entirety of their chromosomes of uniarmed type, the agreement in their C-banding pattern, the size similarity between the different chromosome pairs, and the absence of statistically significant differences in the chromosome lengths between both populations, do not provide specific population features that could be considered distinctive between the populations analyzed.

The anchovy diploid number and the acrocentric type of their chromosomes are primitive karyotype features shared by many teleosts (Roberts, 1964). For this reason it is considered that, rather than being the result of evolutionary convergences in many different fish groups, it corresponds to the ancestral fish karyotype transmitted without important structural modifications to many fish taxa (Ohno, 1970).

The stability of the chromosome numbers in the populations of schooling pelagic fish, as is the case of the anchovy, probably reflects what has been found in mammals, in which the species formed by demes with a large number of outbreeding individuals tend to maintain their karyotypes without modifications (Bush *et al.*, 1977), since chromosome mutations that arise spontaneously in a few individuals will tend to disappear or be kept only by a few carriers, due to the slim probability that they might mate and produce offspring homozygous for the chromosome rearrangement and that, eventually, these homozygous carriers may

encuentran cromosomas ni rasgos cromosómicos que se puedan considerar distintivos entre las poblaciones analizadas.

El número diploide y el tipo acrotelocéntrico de los cromosomas de la anchoveta muestran rasgos cariotípicamente primitivos compartidos por una gran cantidad de teleósteos (Roberts, 1964), ya que se considera que, más que ser el producto de una gran cantidad de convergencias evolutivas que se hayan presentado en diferentes grupos de peces, corresponde al cariotipo ancestral heredado sin modificaciones estructurales importantes a muchos *taxa* de peces (Ohno, 1970).

La estabilidad de los números cromosómicos de las poblaciones de peces pelágicos formadores de grandes cardúmenes, como es el caso de la anchoveta, probablemente refleje lo que se ha encontrado en los mamíferos, en los que las especies compuestas por demes con un gran número de individuos y, por ello, con un importante número efectivo de reproductores que se cruzan panmícticamente, tienden a mantener sus cariotipos sin modificaciones (Bush *et al.*, 1977), ya que las mutaciones cromosómicas aparecidas espontáneamente en algunos pocos individuos tienden a desaparecer o a ser mantenidas sólo por pocos portadores debido a la escasa probabilidad de que dos de éstos se lleguen a cruzar, a producir descendencia homocigótica para la mutación y de que, posteriormente, los portadores homocigóticos lo extiendan a toda la población a través de procesos semejantes.

La detección de una cantidad pequeña, pero significativa, de heterogeneidad genética en diversas muestras de la población central (Hedgecock *et al.*, 1989, 1994; Hedgecock, 1994) puede atribuirse a que, a pesar de tener una importante capacidad de dispersión en sus diferentes estadios de desarrollo que pudiera contribuir a su homogeneización genética poblacional, el número efectivo de reproductores se reduce significativamente debido a que sólo los cigotos que encuentran ventanas oceanográficas que permiten la supervivencia, el crecimiento, la retención y posteriormente el reclutamiento (Cury y Roy, 1989), contribuyen a la composición genética de la siguiente generación.

spread it to the whole population through similar processes.

The detection of a small, but significant, amount of genetic heterogeneity in several samples of the central population (Hedgecock *et al.*, 1989, 1994; Hedgecock, 1994), notwithstanding the significant dispersion potential through the different developmental stages that should contribute to the genetic population homogeneity, may be attributed to a reduction of the effective number of breeding individuals, since only zygotes within oceanographic windows that allow survival, growth, retention and posterior recruitment (Cury and Roy, 1989) contribute to the genetic composition of the next generation.

The probability that a chromosome mutation might extend in these circumstances does not increase with the decrement of the effective number of breeding individuals, since these might be considered a random segment of the whole population, and the probability that a carrier be included in such a segment, as well as that their gametes might meet the gametes of other carriers, are comparable to the limited probabilities that this occurred in a panmictic setting. On the other hand, there does not seem to be an intrinsic adaptive component in the survival of their offspring, but rather a response to a circumstantial placement in locations favorable for growth and development. This might be one of the reasons for which most of the schooling fishes have a diploid number of 48 chromosomes or a number close to it (table 4).

CONCLUSIONS

The karyotypes of the central and southern populations of the anchovy *Engraulis mordax* do not show structural, size or C-band features that might be considered specific of these populations. Other chromosome characters or genetic markers ought to be surveyed in order to find the desired populational markers.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was undertaken with the financial support of the Consejo Nacional de Cien-

Tabla 4. Números cromosómicos conocidos de peces formadores de cardúmenes.

Table 4. Known chromosome numbers of schooling pelagic fishes.

	Nombre científico	2n	Referencia
Anchovetas	<i>Engraulis mordax</i>	48	Ohno <i>et al.</i> (1968) Presente estudio
Arenques y sardinas	<i>Alosa pseudoharengus</i>	48	Mayers y Roberts (1969)
	<i>Clupea harengus harengus</i>	52	Roberts (1966)
	<i>Clupea harengus pallasii</i>	52	Ohno <i>et al.</i> (1968)
	<i>Clupea pallasii</i>	52	Ida <i>et al.</i> (1991)
	<i>Sardinella zunasi</i>	48	Ida <i>et al.</i> (1991)
	<i>Sardinops melanostictus</i>	48	Ida <i>et al.</i> (1991)
Atunes	<i>Thunnus thynnus</i>	48	Ida <i>et al.</i> (1978)
	<i>Thunnus alalunga</i>	48	Ratty <i>et al.</i> (1986)
		48	Song Yunchun (1987)
	<i>Thunnus albacares</i>	48	Ratty <i>et al.</i> (1986)
		48	Song Yunchun (1987)
	<i>Katsuwonus pelamis</i>	48	Ratty <i>et al.</i> (1986)
		48	Song Yunchun (1987)
	<i>Scomber tapeinocephalus</i>	48	Ida <i>et al.</i> (1978)
Bacalao y merluza	<i>Gadus morhua</i>	46	Nygren <i>et al.</i> (1974)
	<i>Pollachius virens</i>	40	Nygren <i>et al.</i> (1974)
	<i>Pollachius pollachius</i>	30	Nygren <i>et al.</i> (1974)
	<i>Raniceps raninus</i>	48	Nygren <i>et al.</i> (1974)
	<i>Trisopterus minutus</i>	48	Nygren <i>et al.</i> (1974)

La probabilidad de que una mutación cromosómica pueda extenderse en estas circunstancias no se incrementa con la disminución del número efectivo de reproductores, ya que tales reproductores pueden considerarse como un segmento de la población total seleccionado al azar, y ya que la probabilidad tanto de que un portador se encontrara en dicho segmento, como de que sus gametos se unieran con otros gametos portadores, son equiparables a las escasas probabilidades de que esto sucediera en una situación de panmixia. Por otra parte, no parece existir un componente adaptativo intrínseco en la supervivencia de su progenie, sino una respuesta a su ubicación circunstancial en sitios favorables para su desarrollo y crecimiento. Ésta puede ser una de las causas por la que la mayoría de peces formadores de grandes cardúmenes tengan un número diploide de 48 cromosomas o un número cercano a éste (tabla 4).

cia y Tecnología (project PCCNCNA 050810) and of the Organization of American States, through the Regional Program of Scientific and Technological Development. The authors thank Lorenzo Rodríguez, Guadalupe Soqui and Francisco Ley Lou for their assistance in different stages of the study, and Carlos Márquez Becerra for providing logistic and space facilities at the Facultad de Ciencias of the Universidad Autónoma de Baja California.

English translation by the authors.

CONCLUSIONES

Los cariotipos de las poblaciones central y del sur de la anchoveta *Engraulis mordax* no presentan rasgos estructurales, de talla o de patrones de bandas C que puedan ser considerados específicos de las poblaciones, por lo que habrá

de recurrirse a otros rasgos cromosómicos o marcadores genéticos a fin de encontrar los marcadores poblacionales deseados.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se realizó con recursos aportados por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (proyecto PCCNCNA 050810) y por la Organización de los Estados Americanos, mediante el Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Los autores agradecen a Lorenzo Rodríguez, Guadalupe Soqui y Francisco Ley Lou su colaboración en diversas etapas del trabajo y a Carlos Márquez Becerra su ayuda y el espacio de trabajo proporcionado en las instalaciones de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Baja California.

REFERENCIAS

- Allendorf, F.W., Ryman, N. and Utter, F.M. (1987). Genetics and fishery management. In: N. Ryman and F. Utter (eds.), *Population Genetics and Fishery Management*. Wash. Sea Grant Program. University of Washington Press, Seattle, pp. 1-19.
- Amores, A., Giles, V., Thode, G. and Álvarez, C. (1990). Adaptive character of a Robertsonian fusion in chromosomes of the fish *Gobius paganellus* (Pisces, Perciformes). *Heredity*, 65: 151-155.
- Arenas, P. (1992). Spatial behavior of fish and fishermen; the use of habitat selection and optimal foraging theory in fisheries. NMFS, SWFC. Adm. Rep. L.J. 92-09.
- Arrighi, F.E. and Hsu, T.C. (1971). Localization of heterochromatin in human chromosomes. *Cytogenetics*, 10: 81-86.
- Bush, G.L., Case, S.M., Wilson, A.C. and Patton, J.L. (1977). Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 71: 3942-3946.
- Chiappa, C.F.X. (1988). Consideraciones biológicas sobre la alimentación, crecimiento, hábitos alimenticios y contenido calórico de la dieta de las poblaciones de anchoveta *Engraulis mordax* Girard, localizadas en las costas occidentales de Baja California. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 131 pp.
- Cury, P. and Roy, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 670-680.
- Escudero, M. (1984). Estudio de la pesquería de la anchoveta (*Engraulis mordax*), en aguas mexicanas. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 93 pp.
- FAO/UNEP (1984). Conservación de los recursos genéticos de los peces. Problemas y recomendaciones. Informe de la consulta a expertos sobre recursos genéticos de los peces. Roma, 8 a 13 de junio de 1980. FAO Fish Tech. Paper, 217.
- Foresti, F., De Almeida Toledo, F. and De Almeida Toledo, S. (1984). Chromosome studies in *Gymnotus carapo* and *Gymnotus* sp. (Pisces, Gymnotidae). *Caryologia*, 37: 141-146.
- Gallardo, C.M. (1985a). Determinación de la edad de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard en aguas de Baja California Norte (Pisces: Engraulidae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM*, 12(1): 221-234.
- Gallardo, C.M. (1985b). Análisis del crecimiento de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard en aguas de Baja California Norte (Pisces: Engraulidae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM*, 12(1): 235-252.
- Hammann, M.G. and Cisneros-Mata, A. (1989). Range extension and commercial capture of the northern anchovy *Engraulis mordax* Girard, in the Gulf of California, Mexico. *Calif. Fish and Game*, 75(1): 49-53.
- Haugen, C.W., Messersmith J.D. and Wickwire, R.H. (1969). Progress report in anchovy tagging off California and Baja California, March 1966 through May 1969. *Calif. Dept. Fish and Game, Fish. Bull.*, 147: 75-89.
- Hedgecock, D. (1994). Temporal and spatial genetic structure of marine animal populations in the California Current. *CalCOFI Rep.*, 35: 73-82.
- Hedgecock, D., Hutchinson, E.S., Li, G., Sly, F.L. and Nelson, K. (1989). Genetic and morphometric variation in the Pacific sar-

- dine, *Sardinops sagax caerulea*: Comparisons and contrasts with historical data and with variability in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull., 87: 653-671.
- Hedgecock, D., Hutchinson, E.S., Li, G., Sly, F.L. and Nelson, K. (1994). The central stock of northern anchovy (*Engraulis mordax*) is not a randomly mating population. CalCOFI Rep., 35: 121-137.
- Hickey, B.M. (1979). The California Current System: hypotheses and facts. Prog. Oceanogr., 8: 191-279.
- Hubbs, C.L. (1925). Racial and seasonal variation in the Pacific herring, California sardine and California anchovy. Calif. Fish and Game, Comm. Fish. Bull., 8:1-23.
- Hudson, R.C. (1976). A comparison of karyotypes and erythrocytes DNA quantities of several species of catfish (Siluriformes) with phylogenetic implications. Ph.D. dissertation, North Carolina State University.
- Ida, H., Murofushi, M., Fujiwara, S. and Fujino, K. (1978). Preparation of fish chromosomes by *in vitro* colchicine treatment. Jap. J. Ichthyol., 24(4): 281-284.
- Ida, H., Oka, N. and Hayashigaki, K.I. (1991). Karyotypes and cellular DNA contents of three species of the subfamily Clupeinae. Jap. J. Ichthyol., 38: 289-294.
- LeGrande, W.H. (1981). Chromosomal evolution in North American catfishes (Siluriformes; Ictaluridae) with particular emphasis on the madtom, *Noturus*. Copeia, 1981: 33-52.
- LeGrande, W.H. and Cavender, T.M. (1980). The chromosome complement of the stonecat madtom, *Noturus flavus* (Siluriformes: Ictaluridae), with evidence for the existence of a possible chromosomal race. Copeia, 1980(2): 341-344.
- Maldonado-Monroy, M.C., Uribe-Alcocer, M., Arreguín-Espinosa, J. and Castro-Pérez, A. (1985). Karyotypical studies on *Dormitor maculatus* Bloch and *Gobiomorus dormitor* Lacepède (Gobiidae: Perciformes). Cytologia Tokyo, 50: 15-21.
- Mayers, L.J. and Roberts, F.L. (1969). Chromosomal homogeneity of five populations of alewives *Alosa pseudoharengus*. Copeia, 1969: 313-317.
- McHugh, J.L. (1951). Meristic variations and populations of the northern anchovy (*Engraulis mordax*). Bull. Scripps Inst. Oceanogr., 6: 123-160.
- Messersmith, J.D. (1967). Tagged anchovies move from southern California to Monterey Bay. Calif. Fish and Game, 53(3): 209.
- Nygren, A., Bergkvist, G., Windahl, T. and Jahnke, G. (1974). Cytological studies in Gadidae (Pisces). Hereditas, 76: 173-178.
- Ohno, S. (1970). The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication. Trans. Am. Fish Soc., 99(1): 120-130.
- Ohno, S., Wolf, U. and Atkin, B.N. (1968). Evolution from fish to mammals by gene duplication. Hereditas, 59: 169-187.
- Parrish, R.H., Mallicoate, D.L. and Mais, K.F. (1985). Regional variations in the growth and age composition of northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull., 83(4): 483-496.
- Parrish, R.H., Mallicoate, D.L. and Klingbeil, R.A. (1986). Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull., 84(3): 503-517.
- Pauls, E. and Bertollo, L.A.C. (1983). Evidence for a system of supernumerary chromosomes in *Prochilodus scrofa* Steindachner, 1881 (Pisces, Prochilodontidae). Caryologia, 36: 307-314.
- Phillips, R.B., Pleyte, K.A. and Hartley, S.E. (1988). Stock specific differences in the number and chromosome positions of the nucleolar organizer regions in the Arctic char (*Salvelinus alpinus*). Cytogenet. Cell Genet., 48: 9-12.
- Phillips, R.B., Zanicke, K.C. and Ihssen, P.E. (1989). Population differences in chromosome banding polymorphisms in lake trout. Trans. Am. Fish Soc., 118: 64-73.
- Ratty, F.J., Song, Y.C. and Laurs, R.M. (1986). Chromosomal analysis of albacore, *Thunnus alalunga*, yellowfin, *Thunnus albacares*, and skipjack, *Katsuwonus pelamis*, tuna. Fish. Bull., 84: 469-476.
- Roberts, F.L. (1964). A chromosome study of twenty species of Centrarchidae. J. Morphol., 115: 401-418.

- Roberts, F.L. (1966). Cell culture of fibroblasts from *Clupea harengus* gonads. *Nature*, 212: 1592-1593.
- Secretaría de Pesca (1987). Análisis de la Actividad Pesquera. Dirección General de Información, Estadística y Documentación, 12: 28.
- Secretaría de Pesca (1992). Anuario Estadístico de Pesca 1990. Dirección General de Informática y Registros Pesqueros, p. 28.
- Siegel, S. and Castellan, N.J. Jr. (1988). Non-parametric statistics for the behavioral sciences. Second edition. International Edition. McGraw-Hill Book Co., Singapore, pp. 128-137.
- Song Yunchun (1987). Studies on karyotypes and C-banding patterns of three fish species in Scombridae. *Oceanol. Limnol. Sin.*, 18(4): 352-356.
- Sumner, A.T. (1972). A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Exptl. Cell. Res.*, 75: 304-306.
- Sumner, A.T., Evans, H.J. and Buckland, R. (1971). New technique for distinguishing between human chromosomes. *Nat. New Biol.*, 232: 31-32.
- Uribe-Alcocer, M. (1988). The karyotype of three ariid catfishes from Mexico. *Genome*, 30 (Suppl. 1): 256.
- Uribe-Alcocer, M., Arreguín-Espinosa, J., Torres-Padilla, A. y Castro-Pérez, A. (1983). Los cromosomas de *Dormitator latifrons* (Pisces: Gobiidae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM*, 10(1): 23-30.
- Vitturi, R. and Catalano, E. (1989). Multiple chromosome polymorphism in the gobiid fish *Gobius niger jazo* L. 1758 (Pisces, Gobiidae). *Cytologia*, 2: 231-235.
- Vrooman, A.M., Paloma, A.P. and Zweifel, R.J. (1981). Electrophoretic, morphometric and meristic studies of subpopulations of northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Calif. Fish and Game*, 67(1): 39-51.
- Wood, R. and Collins, R.A. (1969). First report of anchovy tagging in California. *Calif. Fish and Game*, 55(2): 141-148.