

## Manejo de las poblaciones de bagres *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* (Siluriformes, Pimelodidae) del Orinoco, a partir de análisis de variabilidad genética

María D. Escobar y Donald C. Taphorn

**Resumen.** La variabilidad genética de las especies de bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* (Siluriformes, Pimelodidae) que habitan en la cuenca del Orinoco (Venezuela) fue estudiada utilizando el método de electroforesis de proteínas. Se encontraron valores altos de variabilidad genética en comparación con otros peces de aguas dulces del Neotrópico, lo que demuestra su amplia distribución y adaptación al medio. En *P. fasciatum* el promedio de polimorfismo fue  $P(0,95) = 0,19$  y de heterocigosidad de  $H = 0,049$  y en *P. tigrinum* fueron de  $P(0,95) = 0,22$  y  $H = 0,059$ . En ambas especies se encontró desequilibrio genético por la deficiencia de heterocigotos causado, probablemente, por la división de las poblaciones. La distancia genética muestra jerarquización dentro de cada una de las poblaciones, encontrando mayor flujo génico en *P. tigrinum* que *P. fasciatum*. La heterogeneidad de las poblaciones en *P. fasciatum* y *P. tigrinum* sugiere que son de cortas migraciones y pueden llegar a existir varios lugares de desove y cría en la cuenca del Orinoco.

**Palabras clave.** Bagre rayado. *Pseudoplatystoma* spp. Conservación. Orinoco. Venezuela.

Management of catfish populations *Pseudoplatystoma fasciatum* and *Pseudoplatystoma tigrinum* (Siluriformes, Pimelodidae) in Orinoco Basin, from genetic variability analysis

**Abstract.** The genetic variation of the Striped Catfishes (Siluriformes: Pimelodidae) *Pseudoplatystoma fasciatum* and *Pseudoplatystoma tigrinum* from the Venezuela Orinoco Basin was studied using protein electrophoresis. High values were obtained in comparison with other neotropical freshwater fishes, reflecting a large distribution range and adaptation to local conditions. In *P. fasciatum* the mean for polymorphism was  $P(0,95) = 0,19$  and for heterozygosity  $H = 0,049$ ; in *P. tigrinum* the values were  $P(0,95) = 0,22$  and  $H = 0,059$ . In both species we observed genetic disequilibrium because of a lack of heterozygotes, probably caused by the division of the populations. The genetic distance showed hierarchical relationships among the populations of each species, with more gene flow in evidence for *P. tigrinum* than for *P. fasciatum*. The heterogeneity of the populations of these catfish suggests that they make only short migrations, and that there are probably several different spawning and nursery areas in the Orinoco Basin.

**Key words.** Striped Catfishes. *Pseudoplatystoma* spp. Conservation. Orinoco. Venezuela.

### Introducción

Los peces en Suramérica constituyen uno de los grupos más diversificados y abundantes de los vertebrados modernos. Dominan las aguas gracias a la gran variedad de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas que les permite vivir

en diferentes regiones y ambientes, los cuales han sido formados por un conjunto de factores tales como la edad geológica, heterogeneidad espacial, estabilidad climática, competencia y depredación (Machado-Allison 1993).

Los bagres Siluriformes dentro de los Ostariophysi son el orden de mayor diversidad y distribución geográfica de las aguas continentales en Suramérica, agrupados en 30 familias, 412 géneros y aproximadamente 2400 especies (Nelson 1994). En Venezuela los bagres representan el 30% de la ictiofauna y muchas de sus especies son cotizadas en el mercado como comercial y/u ornamental (Machado-Allison 1993). La familia más representativa, Pimelodidae, es ecológicamente la más diversificada y al mismo tiempo una de las más importantes como recurso pesquero (Mago *et al.* 1986, Castillo 1990).

Los pimelódidos en su ámbito de distribución geográfica, son abundantes desde México hasta Argentina, aunque pocos géneros están presentes en la ictiofauna de Argentina, Chile, Panamá y Costa Rica. Se conocen más de 60 géneros que abarcan alrededor de 300 especies. En Venezuela se han señalado 33 géneros con aproximadamente 96 especies, entre las cuales hay varias comunes en las pesquerías comerciales (Mago *et al.* 1986, Tallarico 1997, Taphorn *et al.* 1997).

El género *Pseudoplatystoma* comprende algunos de los grandes bagres de la familia Pimelodidae, con sus tres especies reconocidas: *P. fasciatum*, *P. tigrinum* y *P. coruscans*, distribuidas desde la parte norte y oriental de Suramérica hasta el oriente de los Andes y sur de Paraná (Welcomme 1985, Petrere 1995 en Tallarico 1997). En Venezuela hasta la fecha se han reportado las dos primeras especies que son simpátricas en las cuencas del Orinoco, Amazonas y Esequibo (Barbarino y Taphorn 1995). Los bagres rayados como comúnmente se les llama a *P. fasciatum* y *P. tigrinum*, tienen reproducción sincrónica, la que probablemente está influenciada por el ciclo hidrológico del ambiente, motivándolos a migrar. La maduración ocurre al inicio de la temporada de las lluvias cuando las aguas suben, momento aprovechado por los bagres maduros para la dispersión de sus productos reproductivos, mientras que la cría es disgregada por la corriente hacia las zonas inundadas donde se alimenta y crece refugiándose en la vegetación acuática (Reid 1983, Castillo 1988).

Ambas especies son altamente comercializadas a nivel nacional e internacional, gracias a la aceptación que tienen por presentar grandes tamaños, buena calidad de la carne y pocas espinas (Castillo 1990, Kossowski 1999), ocupando el segundo lugar en las pesquerías comerciales después del coporo *Prochilodus mariae* (Castillo 1990). En la actualidad las poblaciones de bagres rayados han disminuido a causa de factores como la deforestación, contaminación acuática y sobre-explotación. Si no se toman medidas de manejo a tiempo las pesquerías puedan llegar al colapso (Castillo com. pers.). Datos registrados por el Servicio Autónomo de los Recursos Pesqueros y Acuáticos (SARPA) de 1990 a 1998, muestran las altas cifras de captura que se ha ejercido sobre estas especies. Para el año 1990 se capturó un total de 2908527 toneladas, cifra que fue aumentando 11265340 toneladas en 1995. A partir de entonces

la producción empezó a disminuir para llegar a capturar 6011148 toneladas en 1998, descendiendo en tan solo tres años 47% de la producción anual (Figura 1).

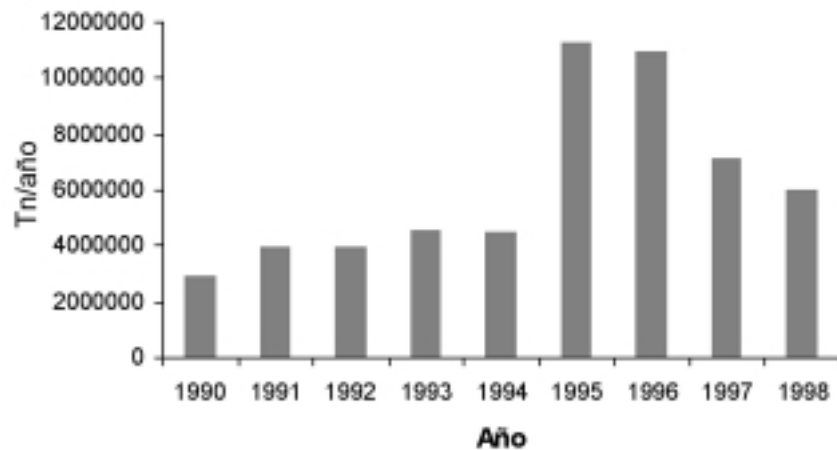


Figura 1. Captura comercial de bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum*.

La importancia del conocimiento de la variabilidad genética en el uso del recurso biológico es la detección de la estructura de la población. Los peces están frecuentemente compuestos por “stocks” discretos de modo que las relaciones entre ellos pueden ser independientes en un cierto grado. El conocimiento de la estructura en cada “stock” es importante para mejorar la explotación comercial (Carvalho y Hauser 1994 en Ramón y Castro 1996). Uno de los aspectos más importantes que tiene en cuenta la estructura genético poblacional es la variabilidad genética dentro de la población y la variabilidad genética interpoblacional. Este último aspecto puede ser desglosado en otros componentes para completar un análisis jerárquico de toda la estructura poblacional (diversidad genética entre áreas geográficas, diversidad debida a los ríos dentro de áreas geográficas, etc.). Igualmente, permite la diferenciación de especies, especialmente aquellas que son difíciles de distinguir por poseer características morfológicas muy parecidas, tales como las especies gemelas o especies crípticas. Estas diferencias están determinadas por los marcadores genéticos, que pueden ser detectados por análisis bioquímicos a través de la electroforesis (Gale 1988).

La caracterización genética de las poblaciones de peces en conjunto con la distribución geográfica y factores ambientales que condicionan selectivamente la adaptación, ayuda a detectar las áreas de manejo especial. Por ejemplo, zonas de aprovechamiento y de desove y cría de una población que ayudan a la preservación de la especie y al aumento de la producción pesquera. Esta determinación en la actualidad es muy importante debido a que los peces sufren drásticas fluctuaciones en

cuanto al tamaño y distribución de las poblaciones como resultado del interés del hombre por la pesca y de las modificaciones ambientales producidas por la contaminación química y física en los cuerpos de agua (Moritz *et al.* 1994).

En el caso de los bagres rayados que han sido tan fuertemente afectados por la acción antrópica, se hizo necesario un estudio de la primera aproximación del conocimiento de la estructura genético poblacional aplicándolo a la posible distribución de las poblaciones y al manejo tanto para el aprovechamiento como de conservación de las especies.

## Materiales y Métodos

### Área de estudio

El estudio se realizó en la cuenca del Orinoco venezolano, tomando en cuenta la división geomorfológica de alto, medio y bajo Orinoco. Se ubicaron cuatro áreas de muestreo que se describen a continuación (Figura 2).

#### Puerto Ayacucho

Ubicado en el medio Orinoco, su topografía es abrupta y no permite el desbordamiento (Zink 1982, Colonnello 1990). Las aguas del río son de color claro, por la carga moderada de compuestos orgánicos (pH= 6) y con pocos sedimentos en suspensión (< 63 mg/l). Esta zona se observa hasta los raudales de Atures y Maipures (Weibezahn *et al.* 1989 en por Colonnello 1990).

#### La Florida

Ubicado en el parte media del río Portuguesa al margen izquierdo del Orinoco medio. Es de origen andino por lo que sus aguas son turbias (blancas), básicas con alta concentración de nutrientes. En épocas de lluvia se desborda e inunda grandes regiones (Colonnello 1990).

#### Maripa

Localizado en el río Caura al margen derecho del Orinoco medio, recorre altiplanicies del Escudo de Guyana, sus aguas son de color rojizo oscuro, con moderada a alta acidez y baja concentración de nutrientes (MARNR 1983, Colonnello 1990).

#### Barrancas

Se encuentra en la bifurcación del río Orinoco en el delta del Orinoco. Se caracteriza por tener tierras muy bajas que presentan innumerables ríos y caños que se comunican entre sí, con abundancia de pequeñas islas, lagunas y ciénagas (Zink 1982 en Colonnello 1990).



Figura 2. Lugares de muestreo (1= Puerto Ayacucho, 2= La Florida, 3= Maripa, 4= Barrancas).

La región del Orinoco se caracteriza por tener elevada temperatura y una estacionalidad marcada por las precipitaciones. La temperatura es prácticamente constante a lo largo del año, presentando oscilaciones muy leves. El mes más cálido es marzo con 29 °C, y el mes más fresco es agosto con 25 °C. La diferencia de temperatura entre el día y la noche es algo mayor de 9,5 °C (Ramo 1982). La estacionalidad está regida por las precipitaciones de 1827,6 mm/año, siendo los meses de mayo a septiembre los más lluviosos y de diciembre a febrero los más secos. Debido a ello se conocen dos épocas: la época seca, que en el llano se denomina “verano” y que comprende los meses de diciembre a marzo; y la época húmeda o “invierno” que corresponde a los meses de mayo a octubre (Ayarzagüena 1983).

### **Muestreo y procesamiento**

El muestreo se realizó durante la época seca o verano, entre los meses de noviembre de 1999 a febrero de 2000, temporada correspondiente a las aguas bajas. Las salidas de campo tuvieron una duración de cuatro a cinco días, visitando los

principales puntos de acopio pesquero de cada lugar, donde se tomaron muestras de tejido (hepático y muscular blanco) a los ejemplares, en horas de la mañana al llegar los pescadores de sus faenas normales. Los tejidos extraídos se mantuvieron congelados a  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  hasta el momento de ser procesados en laboratorio.

El análisis de la estructura genética poblacional fue estudiada mediante la técnica física de electroforesis de proteínas analizando 12 sistemas enzimáticos: Glucosa Fosfato Isomerasa (GPI, EC 5.3.1.9), Glucosa 6 Fosfato Deshidrogenasa (G6PDH, EC 1.1.1.49), Alfa Glicerofosfato Deshidrogenasa ( $\alpha$ GPDH, EC 1.1.1.8), Lactato Deshidrogenasa (LDH, EC 1.1.1.27), Alcohol Deshidrogenasa (ADH, EC 1.1.1.1), Aldehído Oxidasa (AO, EC 1.2.3.1), Octanol Deshidrogenasa (ODH, EC 1.1.1.73), Alfa Esterasa ( $\alpha$ EST, EC 3.1.1.1), Enzima Málica (ME, EC 1.1.1.40), Malato Deshidrogenasa (MDH, EC 1.1.1.37), Fosfoglucomutasa (PGM, EC 5.4.2.2) y Superoxido Dismutasa (SOD, EC 1.15.1.1). La nomenclatura de los locus y alelos utilizados siguieron las recomendaciones de la Comisión Internacional de Bioquímica (Harris y Hopkinson 1976, Murphy *et al.* 1996).

En el laboratorio las muestras de tejido fueron maceradas y homogenizadas en agua destilada en frío para no alterar la naturaleza de las proteínas y luego llevadas de nuevo a congelación a  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  hasta el momento de la electroforesis. Este procesamiento se realizó del sobrenadante obtenido, tomando alícuotas que fueron colocadas en una placa de gel de almidón a la cual se aplicó una corriente eléctrica continua de 150 a 200 V utilizando como conductores solución buffer de TC (Tris Citrato) pH 7 y TBE (Tris Borato EDTA) pH 9, por un tiempo de cuatro a seis horas, a una temperatura de  $4\text{ }^{\circ}\text{C}$  momento en el cual las proteínas han migrado aproximadamente 4 a 5 cm.

### **Análisis de datos**

Los datos se expresaron en términos de frecuencias genotípicas y alélicas los cuales fueron evaluados con la prueba de Equilibrio de Hardy-Weinberg y Chi-cuadrado. Los parámetros que se utilizaron para la variación genética de las poblaciones fueron el porcentaje de loci polimórficos ( $P > 95\%$ ) y heterocigosidad (H). La estructura de las poblaciones se estimó empleando el índice de Wright (F-estadísticos jerárquicos o índices de Endogamia) (Hard 1994) mientras que la distancia genética se determinó utilizando en índice propuesto por Nei (1972). Los cálculos en todos los casos se efectuaron manualmente excepto el cluster UPGMA que se realizó con el programa Statistica.

Finalmente se hizo una revisión e identificación del género en cuatro colecciones ictiológicas: Museo de Biología, Universidad Central de Venezuela (MBUCV); Museo de Ciencias Naturales de Guanare (MCNG); Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS), Venezuela e Instituto de Ciencias Naturales de Colombia (ICN), a partir de las descripciones propuestas por Reid (1983), tomando individualmente la longitud total, longitud estándar y lugar de captura de cada ejemplar. Aunque los datos no fueron numerosos ofrecieron una idea sobre la distribución de cada una de los especies con tamaños de 3 cm hasta 30 cm de LT en la cuenca del Orinoco.

## Resultados

El estudio genético se realizó a 348 ejemplares de bagres rayados capturados en la cuenca del río Orinoco: 187 correspondieron a la especie *Pseudoplatystoma fasciatum* y 161 a la especie *P. tigrinum*. Las enzimas analizadas tuvieron variación en cuanto al grado de expresión y especificidad tisular revelando cinco sistemas enzimáticos en tejido hepático y tejido muscular blanco ( $\alpha$ GPDH, LDH, MDH, ME y SOD) y siete sistemas enzimáticos únicamente en tejido hepático (ADH, AO,  $\alpha$ EST, G6PDH, GPI, ODH y PGM). En ambas especies los análisis definieron 12 sistemas enzimáticos con 17 loci génicos y 33 genotipos (Tablas 1, 2 y 3).

Tabla 1. Lista de enzimas analizadas, buffer utilizado, tejidos (M= músculo y H = hígado) y grado de expresión (\* Locus con baja expresión, \*\* Locus con expresión intermedia y \*\*\* Locus con alta expresión).

Abreviación	Enzima	E.C. Número	Buffer	Tejido	Expresión
ADH	Alcohol Deshidrogenasa	1,1,1,1	TBE	H	*
AO	Aldehído Oxidasa	1,2,3,1	TBE	H	*
$\alpha$ EST	Alfa Esterasa	3,1,1,1	TC-TBE	H	**
$\alpha$ GPDH	Alfa Glicerofosfato Deshidrogenasa	1,1,1,8	TBE	M-H	**
G6PDH	Glucosa 6 Fosfato Deshidrogenasa	1,1,1,49	TBE	H	**
GPI	Glucosa Fosfato Isomerasa	5,3,1,9	TBE	H	***
LDH	Lactato Deshidrogenasa	1,1,1,27	TC	M-H	***
MDH	Malato Deshidrogenasa	1,1,1,37	TC	M-H	**
ME	Enzima Malica	1,1,1,40	TC-TBE	M-H	**
ODH	Octanol Deshidrogenasa	1,1,1,73	TBE	H	*
PGM	Fosfoglucomutasa	5,4,2,2	TBE	H	***
SOD	Superoxido Dismutasa	1,15,1,1	TBE	M-H	**

Tabla 2. Frecuencias genotípicas observadas para *Pseudoplatystoma. fasciatum*. n= tamaño de la muestra, \*= alozima que presenta desequilibrio genético ( $P > 0,05$ ) y P= Polimorfismo ( $P > 0,01$ ).

Locus/Genotipos	Puerto Ayacucho	La Florida	Maripa	Barrancas
ADH				
n	26	35	16	30
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
AO				
n	21	35	33	29
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
$\alpha$ EST				
P				
n	17	33	16	25
100/100	* 0,53	* 0,82	* 0,44	* 0,60
98/100	0,12	0,18	0,25	----
98/98	0,35	----	0,31	----
104/104	----	----	----	0,40
$\alpha$ GPDH*1				
n	28	34	21	30
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
$\alpha$ GPDH*2				
n	27	56	32	45
100/100	1,00	1,00	1,00	----

Tabla 2. Continuación.

Locus/Genotipos	Puerto Ayacucho	La Florida	Maripa	Barrancas
G6PDH				
n	22	20	13	21
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
GPI*1				
n	27	33	33	36
100/100	1,00	1,00	* 0,03	* 0,36
104/100	----	----	----	0,36
104/104	----	----	0,97	0,28
LDH*1 P				
n	28	57	43	43
100/100	* 0,71	* 0,93	* 0,93	* 0,91
104/100	0,29	0,07	0,07	0,09
LDH*2 P				
n	22	34	24	35
100/100	----	0,09	0,13	----
105/100	* 0,30	* 0,44	* 0,29	* 0,50
105/105	0,70	0,47	0,58	0,50
MDHs*1 P				
n	18	35	23	30
100/100	1,00	* 0,71	1,00	1,00
105/100	----	0,23	----	----
110/100	----	0,06	----	----
MDHs*2				
n	27	56	36	45
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
ME*1				
n	27	42	32	45
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
ME*2 P				
n	20	13	32	28
100/100	* 0,90	1,00	1,00	1,00
98/98	0,10	----	----	----
ODH				
n	26	35	33	39
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
PGM*1				
n	28	24	24	44
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
SOD*2 P				
n	28	24	19	42
100/100	* 0,96	* 0,58	1,00	1,00
95/95	0,04	----	----	----
103/103	----	0,08	----	----
106/106	----	0,16	----	----
103/100	----	0,08	----	----
103/106	----	0,08	----	----
SOD*1				
n	27	49	44	42
100/100	1,00	1,00	1,00	----



Tabla 3. Frecuencias genotípicas observadas para *Pseudoplatystoma tigrinum*. n= tamaño de la muestra \* = alozima que presenta desequilibrio genético ( $P > 0,05$ ) P= polimorfismo ( $P > 0,01$ ).

Locus / Genotipos	Puerto Ayacucho	La Florida	Maripa	Barrancas
ADH				
n	29	19	4	27
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
AO				
n	29	21	10	27
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
$\alpha$ EST P				
n	11	22	8	26
100/100	* 0,73	* 0,86	0,62	* 0,77
101/100	0,18	0,05	0,38	----
101/101	0,09	0,09	----	----
104/100	----	----	----	0,06
104/104	----	----	----	0,16
$\alpha$ GPDH*1 P				
n	28	27	10	32
100/100	1,00	0,85 *	1,00	1,00
101/100	----	0,15	----	----
$\alpha$ GPDH*2				
n	34	43	11	44
100/100	1,00	1,00	1,00	----
G6PDH				
n	25	22	10	23
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
GPI*1 P				
n	25	23	10	32
100/100	* 0,84	1,00	* 0,20	0,41
102/102	0,04	----	----	----
102/100	0,12	----	----	----
105/105	----	----	0,60	0,12
105/100	----	----	0,20	0,47
LDH*1 P				
n	16	37	11	39
100/100	0,75	1,00	1,00	0,75
104/100	0,25	----	----	0,25
LDH*2 P				
n	29	27	10	27
100/100	----	0,11	0,10	0,03
105/100	0,39	0,30	0,60	0,30
105/105	* 0,61	* 0,59	* 0,30	0,67
MDH <sub>s</sub> *1				
n	29	28	10	27
100/100	1,00	0,96	1,00	1,00
103/100	----	0,04	----	----
MDH <sub>s</sub> *2				
n	34	35	7	43
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
ME*1				
n	34	23	11	44
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
ME*2				
n	29	13	10	25
100/100	1,00	0,92	1,00	1,00
98/100	----	0,08	----	----

Tabla 3. Continuación.

Locus / Genotipos	Puerto Ayacucho	La Florida	Maripa	Barrancas
ODH				
n	29	17	5	32
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
PGM*1				
n	26	14	10	37
100/100	1,00	1,00	1,00	1,00
SOD*2				
P				
n	29	28	10	37
100/100	1,00	0,82	1,00	1,00
101/100	----	0,18	----	----
SOD*1				
n	34	40	11	44
100/100	1,00	0,97	1,00	----
101/100	----	0,03	----	----

De los 33 genotipos observados se encontró que  $\alpha$ EST, GPI\*1, LDH\*1, LDH\*2, ME\*2, MDHs\*1 y SOD\*2 en *Pseudoplatystoma fasciatum* y  $\alpha$ EST,  $\alpha$ GPDH\*1, GPI\*1 y LDH\*2 en *P. tigrinum*, presentan desequilibrio genético de Hardy-Weinberg. Igualmente se detectaron seis loci polimórficos que representan el 35% de los loci estudiados correspondiendo en *P. fasciatum* a los loci  $\alpha$ EST, LDH\*1, LDH\*2, MDHs\*1, ME\*2 y SOD\*2 y en *P. tigrinum* a los loci  $\alpha$ EST,  $\alpha$ GPDH\*1, GPI\*1, LDH\*1, LDH\*2 y SOD\*2 (Anexos 1 y 2).

El grado de polimorfismo y heterocigosidad varió dentro y entre las poblaciones estudiadas. De esta manera, en *P. fasciatum* el promedio de polimorfismo fue de 0,19 y de heterocigosidad de 0,049. Los valores más altos de variabilidad genética se encontraron en los ejemplares de La Florida mientras que los más bajos fueron los de Maripa. Las diferencias significativas en los valores de heterocigosidad demuestran que hay desequilibrio genético causado por la deficiencia de heterocigotos (Tabla 4).

En *P. tigrinum* el promedio de polimorfismo fue de 0,22 y de heterocigosidad de 0,059. Al igual que la especie anterior se observaron diferencias de variabilidad genética en cada lugar de muestreo, siendo los ejemplares de Maripa los que muestran menor valor de polimorfismo y los de La Florida el menor valor de heterocigosidad. Aunque los valores de heterocigosidad no tienen diferencias significativas también indican desequilibrio genético causado por deficiencia de heterocigotos (Tabla 5).

Para analizar la deficiencia de heterocigotos se evaluaron los estadísticos de endogamia y la distancia genética revelando que tanto en *P. fasciatum* como en *P. tigrinum* existe aislamiento reproductivo causado por la división de las poblaciones formando grupos o subpoblaciones jerárquicas. Según los valores de FST, *P. fasciatum* tiene mayor aislamiento reproductivo que *P. tigrinum* (0,1309 vs 0,1055), lo que genera diferencias en las poblaciones (Tablas 6 y 7).

Tabla 4. Polimorfismo (P), heterocigosidad observada (Ho), heterocigosidad esperada (He) y tamaño de la muestra (n) para *Pseudoplatystoma fasciatum*. \* P < 0,05.

Lugares de muestreo	n	P(0,95)	Ho	He
Puerto Ayacucho	24	0,23	0,042*	0,068
La Florida	37	0,23	0,063	0,065
Maripa	27	0,12	0,036*	0,059
Barrancas	35	0,18	0,056	0,056
<b>Total</b>	<b>123</b>	<b>0,19</b>	<b>0,049</b>	<b>0,062</b>

Tabla 5. Polimorfismo (P), heterocigosidad observada (Ho), heterocigosidad esperada (He) y tamaño de la muestra (n) para *Pseudoplatystoma tigrinum*. \* P < 0,05.

Lugares de muestreo	n	P (0,95)	Ho	He
Puerto Ayacucho	26	0,23	0,055	0,059
La Florida	26	0,23	0,049	0,061
Maripa	9	0,18	0,069	0,071
Barrancas	33	0,23	0,063	0,077
<b>Total</b>	<b>94</b>	<b>0,22</b>	<b>0,059</b>	<b>0,067</b>

Tabla 6. Estadísticos FIS, FST, FIT para *Pseudoplatystoma fasciatum*. \*\* P (0,99).

Loci	FIS	FST	FIT
$\alpha$ EST	0,5133**	0,4238**	0,7196**
GPI*1	0,3570**	0,6952**	0,8040**
LDH*1	-0,1818	0,0248	-0,1525
LDH*2	-0,0408	0,0134	-0,0268
MDHs*1	-0,1500	0,2647**	0,1544**
ME*2	1,0000**	0,7110**	1,0000**
SOD*2	0,7275**	0,2460**	0,7945**
Promedio (17)	0,1309**	0,1399**	0,1937**

Tabla 7. Estadísticos FIS, FST, FIT para *Pseudoplatystoma tigrinum*. \*\* P (0,99).

Loci	FIS	FST	FIT
$\alpha$ EST	0,4123**	0,043	0,4376**
$\alpha$ GPDH*1	-0,3636	0,2985	0,0434
GPI*1	0,2404**	0,3882**	0,5358**
LDH*1	-0,0869	0,0535	-0,0287
LDH*2	-0,0743	0,0324	-0,0395
MDHs*1	0,0000	0,000	0,0000
ME*2	0,0000	0,945**	0,9450**
SOD*2	-0,0588	0,0341	-0,0227
SOD*1	0,2500**	0,0000	0,2500**
Promedio (17)	0,0188	0,1055**	0,1248**

La jerarquización en las poblaciones está representada en las figuras 3 y 4, donde se observa la distancia genética que se presenta en cada uno de los grupos muestreados para cada población estudiada. En la figura 3, que representa la población de *P. fasciatum*, se observa la formación de tres grupos, uno formado por las subpoblaciones de La Florida y Puerto Ayacucho que muestran tener una distancia genética muy baja representada por 3,4%; el segundo grupo formado por la subpoblación de Barrancas con mayor distanciamiento genético de aproximadamente 5,4% en relación con el primer grupo, y un tercer grupo formado por la subpoblación de Maripa con un distanciamiento de aproximadamente 12,2%. La figura 4 que representa la jerarquización en *P. tigrinum*, muestra que las distancias son mucho menores y presenta el mismo orden de relación al encontrado en *P. fasciatum*. Los valores son de 0,3% en el primer grupo formado por las subpoblaciones de La Florida y Puerto Ayacucho, un segundo grupo con 2,7% de distanciamiento genético entre el primer grupo y los ejemplares de Barrancas, y un 6,5% de distanciamiento entre la subpoblación de Maripa y las demás subpoblaciones.

## Discusión

Los sistemas enzimáticos estudiados mostraron tener especificidad tisular revelado por la ausencia o presencia y grado de nitidez de las bandas, característica que está dada por la función y cantidad del producto que cada loci génico tiene en el metabolismo de los tejidos.

Según los resultados obtenidos de variabilidad genética en las dos poblaciones estudiadas, se encontró que  $p=0,19$  y  $h=0,22$  para *P. fasciatum* y  $p=0,22$  y  $h=0,059$  para *P. tigrinum*. Estos son valores altos con respecto al polimorfismo citado por Chiari y Sodre (1999) en Brasil para tres especies de pimelódidos ( $p=0,067-0,20$ ), y el valor de heterocigosidad reportado por Gyllensten (1985) para peces de aguas dulces ( $h=0,043$ ).

La alta variabilidad genética que muestran tener las poblaciones estudiadas puede ser producto de la respuesta evolutiva que tienen las especies para responder a los fuertes cambios ambientales a los que están sometidos (Hard 1994), factor propio de la región del Orinoco donde se presenta un clima monomodal caracterizado por una época de sequía y una época de lluvias, cada una de ellas con una duración de seis meses. Durante las lluvias los ríos aumentan su caudal hasta el punto de inundar las sabanas ofreciendo a la fauna acuática un amplio hábitat con gran oferta de alimento y refugio, mientras que en la época seca se produce escasez de agua disminuyendo la oferta alimenticia, el hábitat y adicionalmente, las elevadas temperaturas hacen el lugar poco favorable para la supervivencia. Esto hace que algunas especies de peces como es el caso de *P. fasciatum* y *P. tigrinum*, se desplacen a otros lugares para escapar a condiciones adversas, dinámica que está reflejada con estrategias de vida como la alta fecundidad, capacidad de almacenamiento de energía en forma de tejido adiposo y la reproducción estacional.

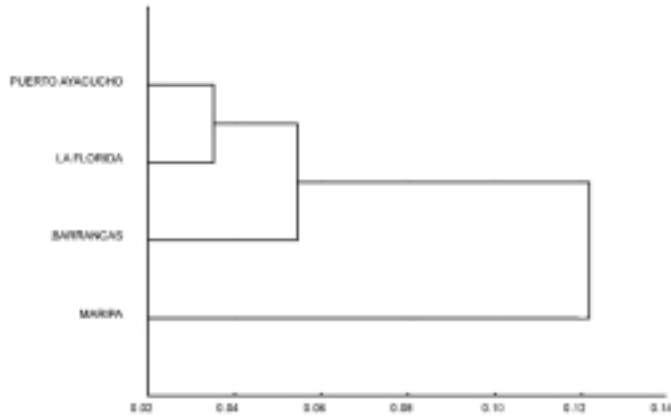


Figura 3. Dendograma basado en la distancia genética con todos los loci para *Pseudoplatystoma fasciatum*.

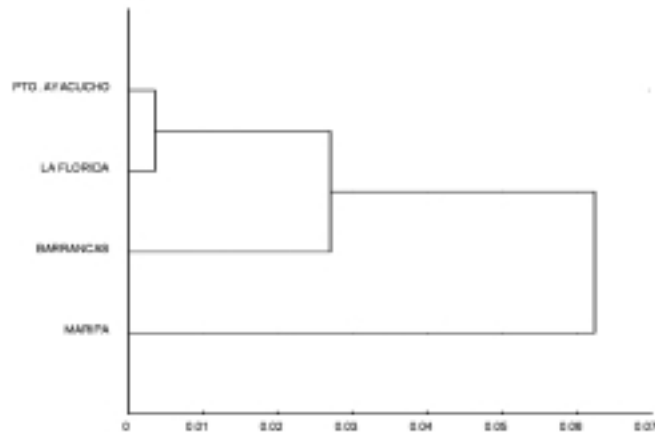


Figura 4. Dendograma basado en la distancia genética con todos los loci para *Pseudoplatystoma tigrinum*.

Estudios realizados en *Pseudoplatystoma fasciatum* en Colombia demuestran como la variabilidad genética difiere de acuerdo al sistema ecológico que ocupa. Así la población de la cuenca del Magdalena presenta baja heterocigosidad de  $h = 0,000321$  (Gallo 2000) con respecto a la población de la cuenca del Amazonas  $h = 0,023-0,051$  (Montaño 2000) y la población en estudio del Orinoco venezolano. Esta diferencia bien marcada de heterocigosidad puede estar influenciada por la estructura relativamente sencilla que la cuenca del Magdalena presenta con poca complejidad ambiental a diferencia del Orinoco y Amazonas, cuencas que son más antiguas, con gran variedad de ambientes y fluctuaciones ambientales muy drásticas, lo que hace

que las especies que allí conviven desarrollen mayores estrategias evolutivas reflejadas en la alta variabilidad genética. Este aspecto es explicado por Markert (1968), Markert y Ursprung (1971) y Jonson (1974), citados por D'Avila *et al.* (1991), quienes afirman que los altos valores de polimorfismo y heterocigosidad en una población, aumentan el "fitness" de los organismos proporcionando compensaciones metabólicas para las fluctuaciones ambientales y es característico de especies que están ampliamente dispersas.

El desequilibrio genético encontrado en *P. fasciatum* y *P. tigrinum* producido por la deficiencia de heterocigotos puede ser debido a la pérdida o ganancia de migrantes, deriva genética, selección natural, mutación o apareamientos preferenciales que dan origen a la formación de grupos o subpoblaciones ordenados jerárquicamente. Las figuras 3 y 4 exponen la organización que se produce en cada una de las poblaciones estudiadas. De esta manera en *P. fasciatum* las subpoblaciones de La Florida (río Portuguesa), Puerto Ayacucho (río Orinoco) y Barrancas (delta del Orinoco) muestran estar más relacionadas por el flujo genético que la subpoblación de Maripa (río Caura), siendo ésta la que presenta menor variabilidad genética. El factor o factores que aíslan esta subpoblación no fueron determinados en este estudio, pero se considera que puede estar asociado al tipo de aguas ya que el río Caura se caracteriza por tener aguas negras de color té rojizo muy transparentes, diferentes a las de los otros tres lugares muestreados que son de aguas blancas, turbias y más alcalinas. Además la cuenca del río Caura es una de las mejor conservadas del trópico (Huber 1996) y con pocos impactos humanos, característica que sí presentan los demás lugares estudiados donde la alteración del hábitat es uno de los factores que más ha provocado el descenso de las poblaciones y posiblemente el cambio en las estrategias evolutivas de las especies.

En *P. tigrinum* se observa que la organización jerárquica es muy similar a *P. fasciatum*, sin embargo, la distancia genética entre las subpoblaciones de *P. tigrinum* es mucho menor que las encontradas en *P. fasciatum*. Esta mayor cercanía genética es quizás producto del espacio que ocupan las especies dentro del hábitat acuático, de tal manera que *P. tigrinum* que es un pez que prefiere los ríos grandes con fuertes corrientes y hábitat mas amplios como el río Apure y río Orinoco, tiene mayor posibilidad de encuentro con las subpoblaciones cercanas por lo que permite mayor flujo genético y mayor variabilidad genética. Esta preferencia de hábitat está reflejada morfológicamente por un cuerpo más hidrodinámico y de mayor tamaño que en *P. fasciatum*, especie que prefiere ocupar espacios más cerrados, ríos pequeños de poca profundidad como el río Portuguesa, río Caura y lagunas. Esto probablemente determina que exista mayor distancia entre los lugares de preferencia, haciendo menos probable el encuentro entre subpoblaciones y por lo tanto que haya menor flujo genético y menos variabilidad genética con respecto a su especie similar *P. tigrinum*.

Pocos son los trabajos que se han realizado para la explicación de las migraciones en especial de los bagres rayados. Datos reportados por el INDERENA (1973) señalan que *P. fasciatum* del río Magdalena (Colombia) tiene desplazamientos de aproximadamente 500 km desde las ciénagas hasta las áreas de reproducción. Mientras que

Loubens y Panfili (2000) hacen referencia a que las migraciones de *Pseudoplatystoma* en la región de Trinidad (Bolivia) tienen una amplitud de 300 km, desplazamientos que son muy cortos al compararlos con los de *Brachyplatystoma vaillanti* y *B. flavicans* en el Amazonas, donde Barthem y Goulding (1997) afirman que se han observado viajes de 3300 km desde los estuarios del Amazonas (Brasil) a los lugares de desove en las zonas altas de la cuenca (Bolivia y Perú).

Al analizar los desplazamientos registrados para *Pseudoplatystoma* con la extensión de la cuenca del río Orinoco de 1100000 km<sup>2</sup> es probable que estas especies tengan lugares establecidos para sus migraciones y formen grupos representados por las subpoblaciones, por lo que cada subpoblación puede tener su propio lugar de desove o reproducción y su propio lugar de cría. Observando los mapas de distribución para cada especie con tallas pequeñas, se encuentra que hay ejemplares con la misma talla distribuidos en diferentes lugares de la cuenca del Orinoco, tal es el caso de la talla 10-15 cm de *P. fasciatum* que se encuentra tanto en la parte media del Orinoco como en la parte baja; característica similar se observa en *P. tigrinum*. Esto confirma que las poblaciones estudiadas tienen cortas migraciones y varias zonas de desove y cría (Figuras 5, 6 y 7).

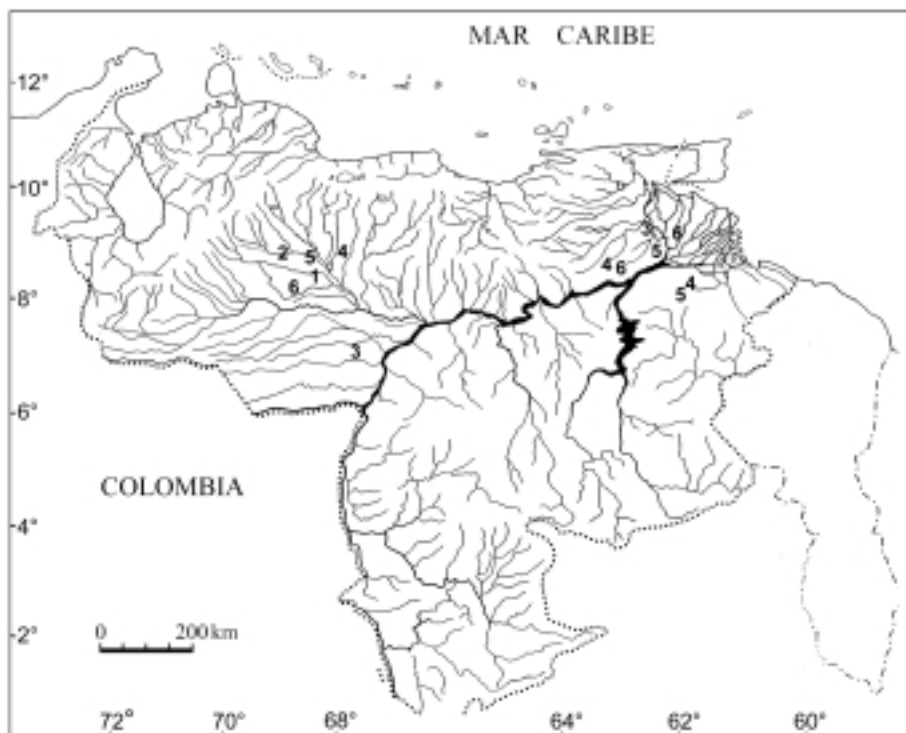


Figura 5. Distribución por tallas de *P. fasciatum*. 1= tallas de 0-5 cm, 2= tallas de 5-10 cm, 3= tallas de 10-15 cm, 4= tallas de 15-20 cm, 5= tallas de 20-25 cm, 6= tallas de 25-30 cm.

Las zonas de desove o reproducción se encuentran en las partes altas de algunos ríos tributarios del Orinoco como por ejemplo el río Portuguesa y el río Meta en Colombia, mientras que las zonas de cría se encuentran en las partes bajas y de inundación como por ejemplo el bajo Apure y Arauca.

Una de las recomendaciones es realizar estudios de ictioplancton en diferentes lugares de la cuenca del río Orinoco para la detección de zonas de desove y cría, las cuales deben ser zonas de protección y conservación para estas especies en particular y de otras especies acuáticas en general, labor que debe ser realizada conjuntamente con Colombia, ya que el Orinoco es una cuenca binacional al igual que ciertos recursos pesqueros. Igualmente es necesario realizar estudios de Biología, Ecología y Biología Pesquera para cada subpoblación, ya que las características biológicas pueden variar de forma poco perceptible e influir en los parámetros de historia de vida (tasa de crecimiento, fecundidad, abundancia, tasa de mortalidad, talla, edad, etc). Por esto, la legislación establecida para las tallas mínimas de captura pueden variar de un lugar a otro y no pueden regirse con un estudio puntual a menos que se tratara de una población uniforme.

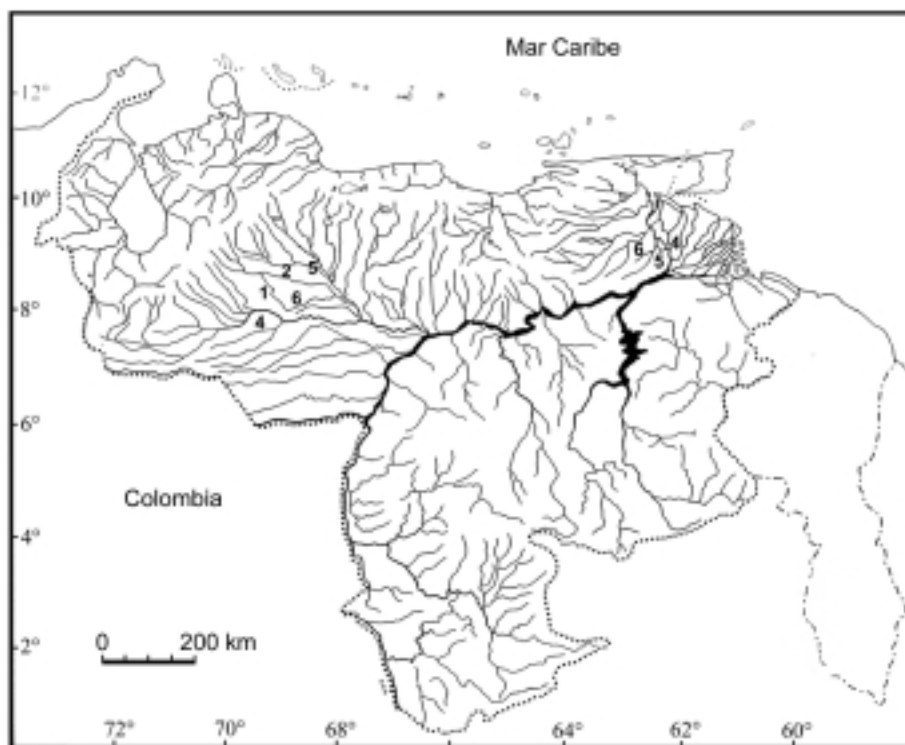


Figura 6. Distribución por tallas de *P. fasciatum*. 1= tallas de 0-5 cm, 2= tallas de 5-10 cm, 3= tallas de 10-15 cm, 4= tallas de 15-20 cm, 5= tallas de 20-25 cm, 6= tallas de 25-30 cm.



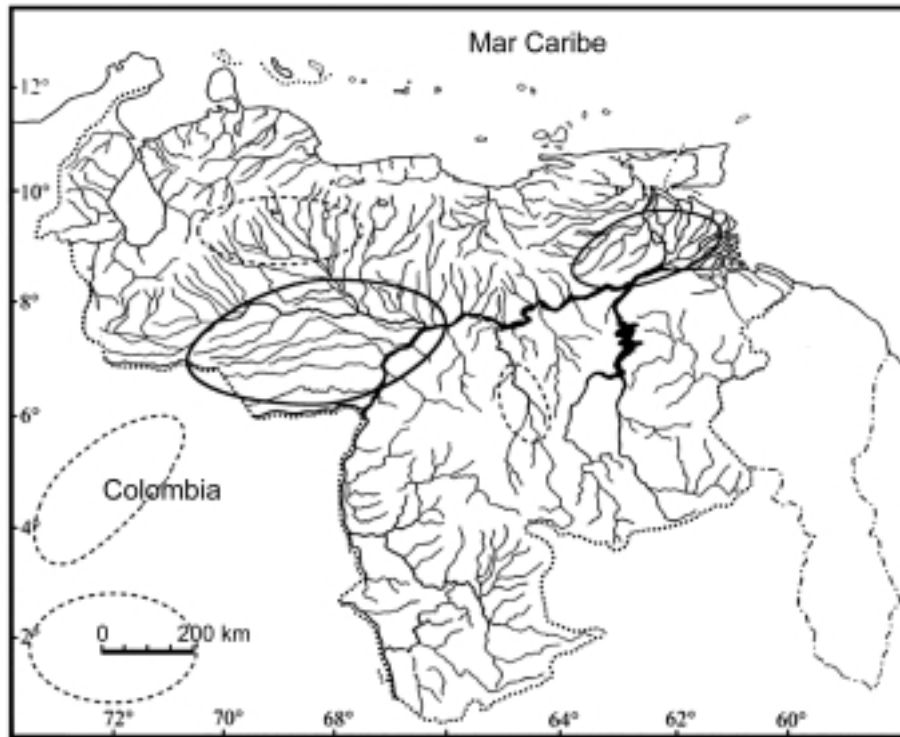


Figura 7. Posibles zonas de desove y cría para las subpoblaciones de *Pseudoplatystoma*.

Teniendo ya conocimiento de la existencia de subpoblaciones de los bagres rayados en la cuenca del río Orinoco, debe tenerse mayor cuidado con la movilización de los ejemplares de una cuenca a otra al igual que las repoblaciones las cuales deben realizarse en los mismos lugares de origen de los progenitores.

En el caso de las piscifactorías que trabajen con el cultivo de bagres se puede hacer cruzamiento genético entre ejemplares provenientes de diferentes cuencas para aumentar el vigor híbrido, siempre y cuando sea con el objetivo de comercialización y se tenga especial cuidado en el manejo de los estanques para evitar fugas al medio natural, ya que éstas pueden alterar la dinámica genética de las poblaciones silvestres.

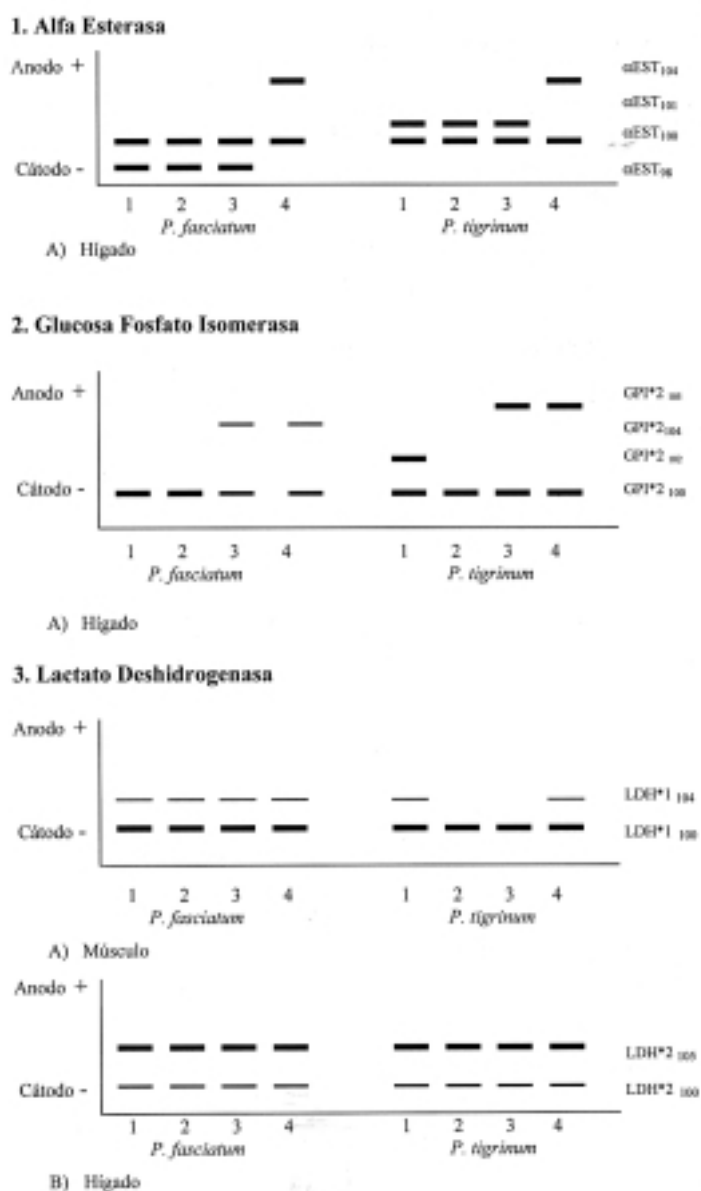
**Agradecimientos.** Agradecemos enormemente a U.S. Fish & Wildlife Service, Centro de Investigaciones de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, COLCIENCIAS y UNELLEZ por el apoyo económico y logístico que brindaron para la realización de este trabajo. A la Wildlife Conservation Society y los pescadores de Nueva Florida, Guanarito, Maripa y Barrancas por el apoyo logístico en las salidas de campo. A Otto Castillo y Alirio Montaña por la asesoría en los diferentes aspectos del trabajo.

### Bibliografía.

- AYARZAGÜENA, J. 1983. Ecología del caimán de anteojos (*Caiman cocodrilus*) en los llanos de Apure, Venezuela. *Doñana Acta Vertebrata* 10(3):1-136.
- BARBARINO, A. Y D. TAPHORN. 1995. Especies de la pesca deportiva. Una guía de identificación y reglamentación de los peces de agua dulce en Venezuela. UNELLEZ-Fundación Polar, Caracas. 146 pp.
- BARTHEM, R. Y M. GOULDING. 1997. Os bagres balizadores: ecología, migração e conservação de peixes amazônicos. Sociedade Civil Manirauá, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Instituto de Proteção Ambiental do Estado de Amazonas, Brasília. 130 pp.
- CASTILLO, O. 1988. Aspectos bioecológicos sobre los peces comerciales del bajo llano con énfasis en los bagres (Orden Siluriformes). Tesis de maestría, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 114 pp.
- CASTILLO, O. 1990. El recurso pesquero en la sub-cuenca del río Apure. Informe Técnico, Caracas. 3 pp.
- COLONNELLO, G. 1990. Elementos fisiográficos y ecológicos de la cuenca del río Orinoco y sus rebalses. *Interciencia* 15(6): 476-485.
- CHIARI, L. Y L. SODRE. 1999. Genetic variability in five species of anostomidae (Ostariophysi Characiformes). *Genetics and Molecular Biology* 22(4): 517-523.
- D'AVILA, C., M. ALMEIDA-VAL Y M. SCHWANTES. 1991. Lactate dehydrogenasa (LDH) in 27 species of Amazon fish: adaptative and evolutive aspects. *Comparative Biochemistry and Physiology* 100B(2): 391-398.
- GALE, J. 1988. Genética de poblaciones. Universidad de los Andes, Bogotá. 210 pp.
- GALLO, H. 2000. Variabilidad genética del bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766) en el río Magdalena. Tesis de pregrado, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Santafé de Bogotá. 64 pp.
- GYLLENSTEN, U. 1985. The genetic structure of fish: difference in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous, and freshwater species. *Journal Fish Biology* 26: 691-699.
- HARRIS, H. Y D. A. HOPKINSON. 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. University College London, Oxford. 305 pp.
- HARD, J. 1994. A quantitative genetic perspective on the conservation of intraspecific diversity. *En: Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation*, American Fisheries Society Symposium 17. California, USA. 23-25 may 1994, p. 304.
- HUBER, O. 1996. Historia de la exploración científica. Pp. 11-16. *En: J. Rosales y O. Huber (Eds.), Scientia Guaiana, Ecología de la cuenca del río Caura. I. Caracterización general*. UNEG-FIBV, Caracas.
- INDERENA. 1973. Operación subienda. Instituto nacional de recursos naturales renovables. Informe Técnico, Bogotá. 133 pp.
- KOSSOWSHI, C. 1999. Reproducción y crecimiento del bagre zamurito, *Calophysus macropterus* (Pisces: Pimelodidae) en cautiverio. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 32(3): 153-278.
- LOUBENS, G. Y J. PANFILI. 2000. Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (Teleostei: Pimelodidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie Bolivienne). *Ichthyological Explorativa Freshwaters* 11(1): 13-34.
- MACHADO-ALLISON, A. 1993. Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 137 pp.

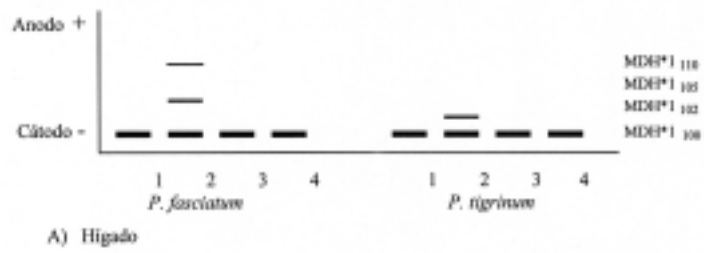
- MAGO, F., P. NASS Y O. CASTILLO. 1986. Larvas, juveniles y adultos de bagres de la familia Pimelodidae (Teleostei, Siluriformes) de Venezuela. Informe final, CONICIT, Proyecto S1-1500, Caracas. 168 pp.
- MARNR. 1983. Venezuela en mapas. Dirección General de Información e Investigación del Ambiente, Dirección de Cartografía Nacional, 1a edición, Caracas. 48 pp.
- MORITZ, C., S. LAVERY Y R. SLADE. 1994. Using allele frequency and phylogeny to define units for conservation and management. *En: Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation*, American Fisheries Society Symposium 17. California, USA. 23-25 may 1994, p. 249.
- MURPHY, R., J. SITES, D. BUTH Y C. HAUFKER. 1996. Proteins: isozyme electrophoresis. *En: Molecular systematics*. Second edition, Sinauer Associates Inc., Massachussets. 655 pp.
- NEI, M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106: 283-292.
- NELSON, J. 1984. Fishes of the world. Second edition, Wiley & Sons, New York. 475 pp.
- PINNA, M. 1998. Phylogenetic relationships of neotropical siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. Pp. 2790-0330. *En: L. Malabarba, R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (Eds), Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Brasil.
- RAMO, C. 1982. Biología del galápago (*Podocnemis vogli* Muller, 1935) en Hato El Frío, llanos de Apure (Venezuela). *Doñana Acta Vertebrata* 9(3): 1-161.
- RAMON, M. Y J. CASTRO. 1996. Genetic variation in natural stocks of *Sardina pilchardus* (Sardines) from the western Mediterranean sea. *Heredity* 78: 520-528.
- REID, S. 1983. La biología de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* en la cuenca del río Apure (Venezuela). *Revista UNELLEZ de Ciencia y Tecnología* 1(1): 13-41.
- TALLARICO, M. 1997. Surubim. Ministerio do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazonia Legal - Instituto Brasileiro do Medio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, Brazil. 156 pp.
- TAPHORN, D. Y F. MAGO-LECCIA. 1997. Lista actualizada de los peces de agua dulce de Venezuela. Pp. 53-100. *En: E. La Marca (Ed.), Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida. Venezuela.
- SARPA. 1990-1998. Estadísticas del subsector pesquero y acuícola de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- ZINK, A. 1982. Ríos de Venezuela. Cuadernos Lagoven, Caracas. 150 pp.
- WELCOMME, R. 1985. River fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper* 262: 1-130.

Anexo 1. Zimogramas de loci polimórficos para cada especie.

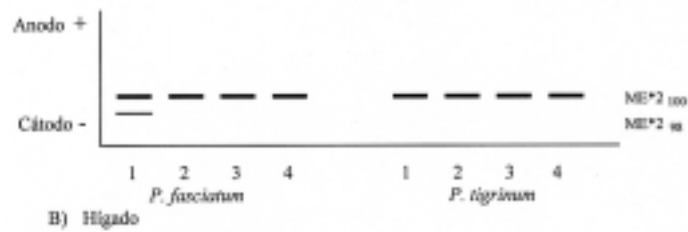


Anexo 1. Continuación.

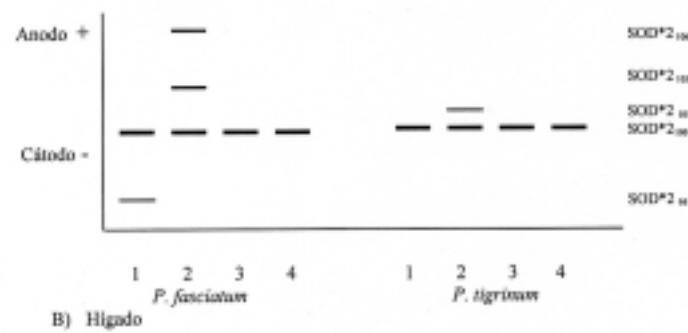
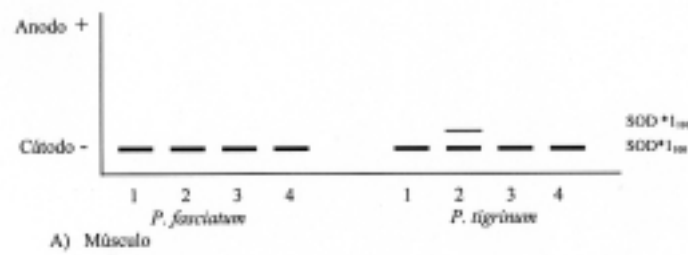
**4. Malato Deshidrogenasa**



**5. Enzima Mállica**

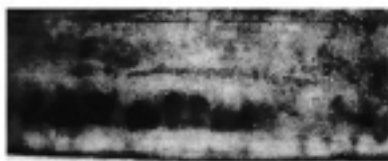


**6. Superóxido Dismutasa**



Anexo 2. Geles de loci polimórficos.

MDH



LDH



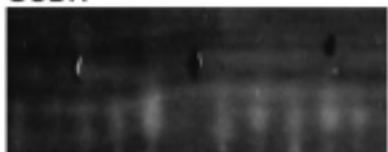
$\alpha$ . MDH



ME



GCDH



Recibido: 9 junio 2003  
Aceptado: 15 enero 2005

---

María D. Escobar<sup>1</sup> y Donald C. Taphorn<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-SINCHI. [mescobar@incoder.gov.co](mailto:mescobar@incoder.gov.co), [ptigrinun@yahoo.com](mailto:ptigrinun@yahoo.com)

<sup>2</sup> UNELLEZ, BioCentro Mesa de Cavacas, Guanare Estado Portuguesa, Venezuela 3310 [taphorn@cantv.net](mailto:taphorn@cantv.net)