

Diversidad y estructura genética del *Prochilodus magdalenae* (Pisces: Prochilodontidae) aguas arriba y abajo de la represa Betania, Colombia

Diversity and genetic structure of *Prochilodus magdalenae* (Pisces: Prochilodontidae) upstream and downstream Betania dam, Colombia

Paulin P. Fontalvo^{1*}, Gilberto Orozco-Berdugo² y Juan Narváez-Barandica³

*Autor de correspondencia: paupol001@gmail.com

Recibido: 17 abril de 2018 - Aceptado: 11 de julio de 2018

1 Grupo de investigación de Biodiversidad y Ecología Aplicada, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia

2 CECIMAR, Universidad Nacional de Colombia, Sede Caribe, San Andrés y Providencia, Colombia

3 Grupo de investigación de Biodiversidad y Ecología Aplicada, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia

Resumen

Palabras clave:
peces reofilicos;
microsatélites; fragmentación
de ecosistemas; variabilidad

El río Magdalena es una de las cuencas más importantes de Colombia, cuenta con gran cantidad de especies de peces importantes para la economía de muchas comunidades en el país. Sin embargo, una reducción marcada en las poblaciones de distintas especies atribuido a diferentes factores. Dentro de estos, se destaca la construcción de la represa de Betania, como respuesta a los requerimientos energéticos en Colombia. No obstante, especies migratorias como *Prochilodus magdalenae*, de importancia económica para la pesquería artesanal, se han visto seriamente afectadas, por lo que se ha generado la necesidad de analizar el hábitat y la diversidad genética, teniendo en cuenta la construcción de la represa como posible factor de fragmentación. Para esto, se hace adecuado el uso de microsatélites como marcador molecular en diferentes localidades de estudio aguas arriba y abajo de la represa. Esto permitió evaluar el estado de la diversidad genética en 171 organismos, cómo se encuentra distribuida esta variabilidad en las localidades de estudio y cómo influyen algunos factores como la construcción de la represa sobre su estructura genética. En este sentido, se obtuvieron 111 alelos distribuidos en siete loci 100 % polimórficos. El promedio general para la heterocigosidad observada fue de 0,2169, mientras que para las esperadas fue de 0,8316. Los estadísticos de *Fst* y *PhiPT* mostraron que existe una moderada diferenciación entre la represa de Betania y las demás localidades muestreadas. El análisis de inferencia bayesiana detectó la coexistencia de tres poblaciones en la cuenca del río, entre las que destaca la de Betania. Estos resultados se pueden estar presentando, debido a la fragmentación que genera la represa en el río, impidiendo el flujo genético entre las localidades aguas arriba y aguas abajo de la represa.

Abstract

Key words:
rheophilic fish;
microsatellites; ecosystem
fragmentation; genetic
variability

The Magdalena River is one of the most important basins in Colombia, it has a large number of important fish species for the economy of many communities in the country. However, there's been a reduction in the population caused by different factors. One of the major problems is the construction of the Betania dam, in response to the energy requirements in Colombia. However, migratory species such as *Prochilodus magdalenae*, of economic importance for the artisanal fishery, have been seriously affected. For this reason, it became necessary to analyze its genetic diversity and habitat, taking into account the construction of the dam as a possible factor of fragmentation. For this purpose, the use of microsatellites as a molecular marker in different study locations upstream and downstream of the dam is adequate. It was possible to evaluate in 171 individuals the state of genetic diversity. In this respect, 111 alleles distributed in seven loci 100 % polymorphic were obtained. The overall averages for the heterozygosity observed were 0.2169, while the expected ones were 0.8316. The *Fst* and *PhiPT* statistics showed that there is a moderate differentiation between Betania's locality and all the localities sampled. The analysis of Bayesian inference detected the coexistence of three populations in the river basin, being the Betania's locality represented only by one of the three populations registered in the basin. These results can be presented due to the fragmentation generated by the dam in the river, preventing the genetic flow between the locations upstream and downstream of the dam.

Introducción

La fragmentación es considerada como uno de los principales factores responsables de la alteración del medio ambiente y de los ecosistemas; ya que afecta la función, la estructura y la composición en determinado espacio natural (Instituto Alexander von Humboldt, 2002). Estas afectaciones provocan una disminución en la conectividad y/o crea bordes en el hábitat, lo que genera cambios en el comportamiento de las especies asociadas a los ambientes fragmentados y, por ende, aumenta la vulnerabilidad de los organismos (Bustamante y Grez, 1995). Pese a los reconocidos efectos de la fragmentación del hábitat en la dinámica ecosistémica, la construcción de barreras artificiales, como las represas, está ligada al desarrollo económico y social de una comunidad, para dar soluciones al requerimiento de recursos como agua y energía a las poblaciones humanas (Agostinho *et al.*, 2008; Jiménez-Segura *et al.*, 2014). Sin embargo, su construcción ha llegado a generar desde reducciones o aumentos en el número de especies de peces (Agostinho *et al.*, 2001) hasta extinciones locales asociadas a la cuenca intervenida (Rodríguez, 2015).

Cabe señalar que la fragmentación impide el flujo de las especies migratorias en los cauces de los ríos (Pompeu *et al.*, 2009). Por lo anterior, la construcción descomedida de represas en Sudamérica ha ido deteriorando seriamente los sistemas lóticos, especialmente el componente biótico (Kopas y Puentes, 2009). Es así como se han presentado casos en que algunas especies de peces han incrementado o, en caso contrario, han disminuido a causa de la construcción de la represa (Agostinho *et al.*, 2008). Esta problemática ha despertado el interés de la comunidad científica internacional para entender cómo responden las poblaciones de especies reofílicas frente a la construcción de estas barreras físicas a nivel molecular. Es así como se hace necesaria la implementación y uso de herramientas genéticas, para analizar la pérdida de variabilidad en las poblaciones afectadas. Por lo anterior, el uso de microsatélites ha resultado muy útil para analizar aspectos genéticos en términos globales de muchas especies de peces migratorios, como el género *Prochilodus*, un modelo biológico adecuado para entender cómo responden genéticamente estos organismos frente a las diferentes barreras naturales y artificiales que los pueden afectar (Carvalho-Costa *et al.*, 2008; Jiménez-Segura *et al.*, 2010; Silva, 2011; Barroca *et al.*, 2012a; Orozco y Narváez, 2014; Pelecice *et al.*, 2014; Guevara, 2015).

El río Magdalena, considerado como la principal cuenca hidrográfica del país, es uno de los medios de apoyo

económico más importantes, por ejemplo, para muchas comunidades cuyo sustento se basa en la pesca (Jiménez-Segura *et al.*, 2010). Alberga alrededor de 167 especies de peces, de las cuales se puede resaltar a *Prochilodus magdalenae* (Steindachner, 1879); especie endémica, conocida comúnmente como bocachico (Maldonado-Ocampo *et al.*, 2005), la cual es aprovechada por la pesquería artesanal en la cuenca. Esta hace parte de la familia de peces Prochilodontidae y se caracteriza por presentar una espina predorsal muy afilada, boca pequeña, prominente y pequeños dientes, tal como se observa en la figura 1 (Mojica *et al.*, 2012). El bocachico como especie migratoria tiene dos picos reproductivos anuales que concuerdan con los patrones hidrológicos del río Magdalena. En este sentido, el primer pico reproductivo inicia entre diciembre y enero, mientras que el segundo, entre julio y septiembre. En este último se cree que sólo se reproducen aquellos individuos que no pudieron hacerlo durante el primer ciclo hidrológico del río (Jiménez-Segura *et al.*, 2010).



Figura 1. Ilustración de *Prochilodus magdalenae* (Ilustración digital de María José Cárdenas Angulo).

Debido a su importancia pesquera, esta especie ha sido sometida a estudios ecológicos (Jiménez-Segura *et al.*, 2010; Ramírez y Pinilla, 2012), reproductivos (Atencio, 2001; Cortés, 2003) y de conservación (Cortés, 2003; Maldonado-Ocampo *et al.*, 2005), pero pocos han sido los trabajos a nivel molecular en Colombia. No obstante, entre los estudios desarrollados con microsatélites, se pueden destacar los realizados para la especie *Prochilodus magdalenae* (Santacruz-Beltrán, 2003; Orozco y Narváez, 2014; Guevara, 2015) (ver tabla 5), donde se exhiben para todos los casos bajos valores de variabilidad debido a diferentes factores que incluyen la sobrepesca, barreras tanto artificiales como naturales, entre otras, lo que permite evidenciar el estado crítico de la especie (Orozco y Narváez, 2014).

Por lo tanto, considerando la distribución geográfica de esta especie (Maldonado-Ocampo *et al.*, 2005) y su categoría

de amenaza como vulnerable (Mojica *et al.*, 2012), el uso de microsatélites como marcadores moleculares resulta útil para evaluar la estructura y diversidad genética del bocachico posterior a la construcción de la represa de Betania en 1987, en la parte media y alta de la cuenca del río Magdalena.

Materiales y métodos

Área de estudio

La cuenca del río Magdalena ocupa un área de 25 7438 km², representando un 24 % del territorio nacional que, además, colinda con 18 departamentos donde cerca del 80 % de la población depende de esta cuenca por ser un importante eje de desarrollo económico (Lasso *et al.*, 2011). Presenta tres divisiones que son: Alto Magdalena, con una altura aproximada desde su nacimiento en los 3 685 hasta Honda en los 229 m.s.n.m. La segunda división, llamada Medio Magdalena, va desde los 229 hasta los 33 m.s.n.m. en el municipio de El Banco departamento del Magdalena. Finalizando, la tercera división o bajo Magdalena comprende la desembocadura del río Magdalena que va desde los 33 m.s.n.m. hasta el nivel del mar (IDEAM y Cormagdalena, 2001).

Fase de campo

Las muestras se obtuvieron con la ayuda de la flota artesanal y desembarques pesqueros en las cinco localidades descritas en la figura 2. Se tuvo en cuenta el cuidado de la toma de muestras de tejido muscular junto a la flota artesanal, ya que dichas embarcaciones no tienen mucha autonomía y siempre pescan cerca del sitio de desembarque, lo que garantizó que los individuos capturados pertenecieran a las localidades seleccionadas. Debido a que la especie analizada en el presente estudio es muy comercial, su reconocimiento en campo no requirió de claves taxonómicas especializadas. No obstante, se tuvo en cuenta que efectivamente los individuos tuvieran las características morfológicas tales como: la espina predorsal punzante, 10 radios en la aleta dorsal, 11 radios en la aleta anal y entre 40 y 46 escamas perforadas que caracterizan la línea lateral (Mojica *et al.*, 2012).

Un total de 171 especímenes se recolectaron en el cauce principal del río, en cuatro sitios ubicados aguas abajo de la represa de Betania en el río Magdalena y en tributarios como el río Saldaña, así como un sitio aguas arriba de la represa, entre los meses de abril del 2010 y noviembre del 2012 (figura 2). 40 individuos pertenecientes a la localidad de Boyacá, otros 40 de La Dorada, 19 de Neiva, 29 de

Betania y finalmente 43 de Saldaña. El tamaño muestral del presente estudio dependió del número de especímenes que fue recolectado por los pescadores en cada localidad durante el periodo de muestreo. Posterior a esto, se tomaron muestras de tejido muscular del pedúnculo caudal y se fijó en etanol al 96 % para su conservación.

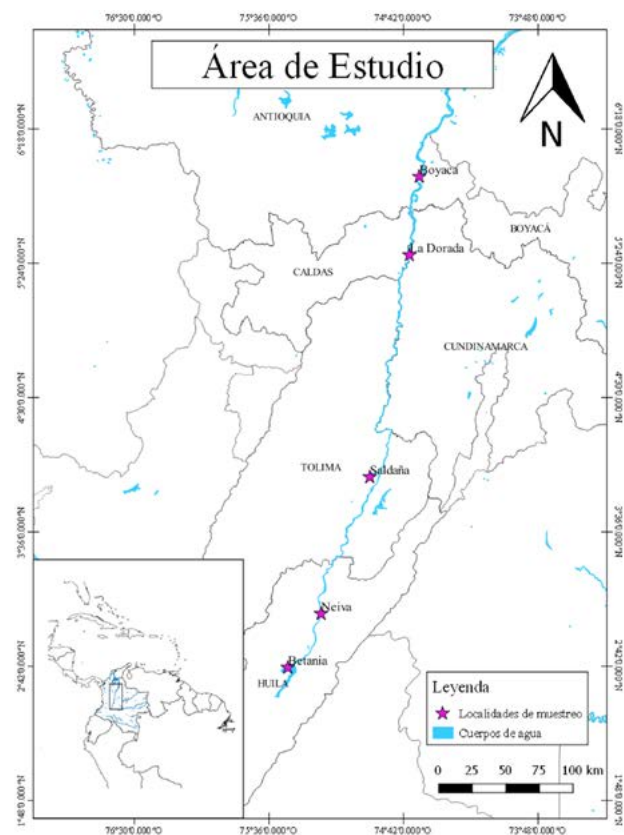


Figura 2. Mapa de las cinco localidades de estudio en la cuenca del río Magdalena, Colombia.

Fase de laboratorio

El ADN genómico se extrajo del músculo de la aleta caudal de los ejemplares recolectados, usando el kit MasterPure™ (Epicentre Biotechnologies®). El ADN se verificó a través de un gel de agarosa al 0,8 % teñido con GelRed y una corrida a 80 voltios durante 30 minutos. Se utilizaron siete *loci* de microsatélites (tabla 1), descritos para *P. lineatus* con una amplificación cruzada en *P. magdalenae* (Rueda *et al.*, 2011). La reacción de amplificación se realizó siguiendo las condiciones propuestas por Rueda *et al.* (2011) y Orozco y Narváez (2014). El volumen final utilizado fue de 10 µL, conteniendo 100 ng de ADN, 1 X de reacción buffer, 2 mM

de MgCl₂, 200 μM de dNTPs, 0,2 μM de cada cebador y 0,25 U de Taq polimerasa. Las condiciones para la PCR fueron las siguientes: 5 minutos a 95 °C, 30 ciclos de 30 s a 94 °C, 30 s para la temperatura de alineamiento (tabla 1), 30 s a 72 °C y una temperatura de extensión final de 72 °C por 10 minutos. Las reacciones se analizaron en un termociclador con gradiente de temperatura ESCO-SWIFT MaxPro. Los productos de la amplificación fueron analizados por electroforesis capilar QIAxcel Advanced (QIAGEN) usando un kit de alta resolución (High Resolution Kit QIAGEN) y una escalera de peso molecular de concentración conocida (DNA SizeMarker 50-800 bp v2.0 QIAGEN).

El tamaño de cada producto amplificado se determinó con el programa ScreenGel QIAxcel v1.0 QIAGEN, el cual permitió cuantificar el peso de cada banda y, consecuentemente, distinguir el genotipo de cada individuo.

Análisis de datos

A partir de la matriz final de datos que contiene el genotipo de todos los individuos y con la ayuda del programa MSTOOLS, fue verificada la diferencia entre los tamaños de los alelos presentes en la población (Park, 2001). Este mismo programa se utilizó para la generación de los diferentes archivos de entrada utilizados en otros programas. Por ejemplo, la presencia de errores en la genotipificación derivados de artefactos técnicos, o pérdida de alelos por la mala calidad del ADN fue evaluada con el programa MICRO-CHECKER (Van Oosterhout *et al.*, 2004), remuestreando los alelos de cada locus a través de 1000 simulaciones *bootstrap*; de esta manera, crearon intervalos de confianza entre la frecuencia esperada de homocigotos y heterocigotos para los alelos registrados.

Tabla 1. Descripción de cada microsatélite utilizado. Motivo de repetición, Temperatura °C, N_A; Número de alelos, Tamaño en pares de bases. Tomado y modificado de Rueda *et al.* (2011).

Locus	Motivo de repetición	T (°C)	N _A	Tamaño en pares de bases	Secuencia del primer
PL3	(CA) _n	50	6	185-203	F: 5'-TCTGAGCTGTGAGGAATGGA-3' R: 5'-AGAGCGCTCAAGCACAAGAT-3'
PL14	(CA) _n	61	11	104-134	F: 5'-TGCCCAACTGAAACTGAG-3' R: 5'-CTCATCAACCTGCCTGGAAT-3'
PL23	(CA) _n	59	3	244-252	F: 5'-TTGGCTACTTCCCCAACAC-3' R: 5'-GGGGAAGTAGTTTGACGATGC-3'
PL28	(CA) _n	59	3	239-249	F: 5'-GAAGCTTGGGCTCTTGACAT-3' R: 5'-CGTTTGCTCTAGCCTTTTG-3'
PL34	(CA) _n	56	10	178-212	F: 5'-GAGCGGATTCTCCACATGAT-3' R: 5'-TAATGTGCTCCCTCCACAG-3'
PL64	(CA) _n	62	13	158-180	F: 5'-AGAGCAACACAGGGAGGAGT-3' R: 5'-ACGCTCTGCTCAGCCATACT-3'
PL119	(CA) _n	58	12	161-207	F: 5'-GAAAAAGGCTAGGGGACTGG-3' R: 5'-GAGGAAAATTGCCTTTTGTAGG-3'

La diversidad genética fue determinada para cada población analizando el número de alelos por locus (N_A), heterocigosidad observada (H_o) y heterocigosidad esperada (H_e), usando el programa GenAlex 6.5 (Peakall

y Smouse, 2006). El coeficiente de endogamia (F_{is}) para los siete *loci* se calcularon en FSTAT (Goudet, 1995). El equilibrio de *Hardy-Weinberg* (p < 0,05) se estimó por medio de una prueba análoga a la prueba exacta de Fisher

(Guo y Thompson, 1992) que tiene como hipótesis nula la unión aleatoria de gametos. Esta prueba fue estimada con una serie de permutaciones de la Cadena de Markov Monte Carlo (MCMC) (10 000 batches / 1000 iteraciones), implementados en GENEPOP (Raymond y Rousset, 1995).

La segregación independiente de los genotipos o desequilibrio de ligamiento, se comprobó usando pruebas exactas con MCMC (10 000 batches/ 1000 iteraciones) (Guo y Thompson, 1992), implementados en GENEPOP. Para verificar la distribución de la variancia molecular entre los grupos naturales de poblaciones, la existencia de poblaciones genéticamente diferenciadas de *P. magdalenae* entre las localidades del canal principal del río Magdalena y la represa; y para evaluar el grado de significancia de la variabilidad genética entre y dentro de las localidades, se realizó un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) en el programa ARLEQUÍN 3.1 (Schneider *et al.*, 2000). Este análisis examinó la distribución de la variabilidad genética dentro de diferentes niveles jerárquicos a diferentes escalas geográficas en la cuenca del río Magdalena. En este caso, los niveles jerárquicos fueron evaluados así: 1, todas las poblaciones como un grupo; 2, un grupo compuesto por las localidades presentes en el cauce principal en el río Magdalena sin los tributarios (río Saldaña) y 3, finalmente considerando a la represa de Betania como un grupo independiente de las demás localidades. Además de esto, el programa ARLEQUIN 3.1 se empleó para calcular los valores de *Fst* por parejas (Weir y Cockerham, 1984) estimados para cada par poblacional. Fue utilizado el *Fst*, ya que este es el índice más usado para la estimación de distancias génicas en poblaciones de peces (O'Connell y Wright, 1997), además de ser el más adecuado en estudios que contengan muestras de tamaño moderado a pequeño (menos de 50) y que utilicen menos de diez *loci*. Adicionalmente, se utilizó el índice *PhiPT* como prueba análoga, basado en la hipótesis que los *loci* no se encuentran bajo los supuestos de equilibrio de *Hardy-Weinberg*.

La metodología de agrupamiento bayesiano de STRUCTURE versión 2.3.3 (Hubisz *et al.*, 2009) se aplicó para identificar grupos de individuos genéticamente similares y determinar el nivel de estructura genética en los datos independientes de las áreas muestreadas. Este programa realiza una prueba de asignación donde los individuos son clasificados según las probabilidades de pertenecer a uno o más grupos cuando la población es genéticamente mezclada.

Para estimar el número de subpoblaciones (K), 20 corridas independientes de $K = 1 - 8$ fueron llevadas a cabo con 10 000 repeticiones de MCMC, con 1000 periodos de *burn-in*,

usando información *LOC-PRIOR* y asumiendo frecuencias alélicas correlacionadas (*Allele Frequencies Correlated*). El patrón de migración de *P. magdalenae* incluye la existencia de un fuerte flujo génico entre las poblaciones, por lo tanto, se usó el modelo de mezcla (*Admixture Model*) que supone que cada individuo tiene la misma proporción de herencia de su ancestro en cada población. Para determinar el número de poblaciones (K) presentes, se utilizó un método propuesto por Evanno *et al.* (2005). Este valor fue obtenido usando el programa STRUCTURE HARVESTER 0.56.3 (Earl y von Holdt, 2012).

Resultados

Diversidad genética

Todos los microsatélites evaluados fueron polimórficos (100 %) en los ejemplares de *P. magdalenae* en las diferentes localidades del río Magdalena. Un total de 111 alelos se encontraron distribuidos en los cinco sitios de muestreo. Betania, con un promedio de 8,7 de alelos por locus, fue la de menor cantidad, mientras que Saldaña, con 10,25, fue la de mayor promedio como se observa en la tabla 2. Los *loci* PL28 y PL34 presentaron menor cantidad de alelos (cinco cada uno), mientras que P119 tuvo 16 (tabla 2). Por otro lado, la *Ho* en promedio para todas las localidades fue de 0,21, la población de Saldaña presentó el índice más bajo con 0,11 y Betania fue la de mayor *Ho* con 0,27.

No obstante, la *He* fue considerablemente más alta que la *Ho*, con promedios para todas las localidades de 0,83. Se obtuvieron valores entre 0,80 y 0,84 para los sitios de muestreo de Betania y Saldaña respectivamente, como se observa en la tabla 2. Todas las localidades muestreadas presentaron desequilibrio de *Hardy-Weinberg* asociado a un déficit de heterocigotos. Adicionalmente, se encontró que todos los *loci* de microsatélites utilizados en el presente estudio presentaron alelos nulos en los ejemplares analizados y no hubo desequilibrio de ligamiento.

Estructura genética y diferenciación poblacional

La prueba de *Fst* mostró un valor global de 0,065 e indicó una moderada diferenciación entre las localidades examinadas, según la escala de Wright (1978). Entre cada par de poblaciones, este índice presentó fluctuaciones que van desde localidades con baja diferenciación como Boyacá - La Dorada (*Fst* de 0,007), hasta localidades con moderada diferenciación como La Dorada y Saldaña (*Fst* de 0,094), tal como se observa en la tabla 3 diagonal inferior.

Al igual que los valores de *Fst*, el índice de *PhiPT* mostró valores que van desde una baja a una moderada diferenciación genética entre la mayoría de las localidades. Es importante resaltar que, a pesar de la poca distancia geográfica entre Neiva y la represa de Betania, los valores registrados para estos índices evidenciaron una moderada diferenciación genética entre localidades.

Debido a que todas las localidades presentaron desviaciones en el equilibrio de *Hardy-Weinberg*, se realizó la prueba

no paramétrica análoga a *Fst*: *PhiPT* para estimar la diferenciación genética entre las localidades. La prueba mostró que entre las localidades de Boyacá – La Dorada y Neiva – La Dorada, se registraron los valores más bajos para este índice, lo que indica una baja diferenciación entre estas localidades. En los demás análisis pareados entre localidades, se encontró una moderada diferenciación genética, como se observa en la tabla 3. Cabe resaltar que la represa de Betania registró los valores más altos para este índice.

Tabla 2. Tabla general de resultados. N; tamaño de la muestra, N_A ; número de alelos, Ho; heterocigosidad observada, He; heterocigosidad esperada, F; índice de fijación y P; equilibrio de Hardy-Weinberg.

Sitio	Estadístico	Loci							\bar{x}
		PL28	PL14	PL23	PL34	PL64	PL119	PL3	
Boyacá (N = 40)	N_A	8	14	8	8	9	14	10	10,14
	Ho	0,000	0,200	0,237	0,050	0,579	0,065	0,250	0,199
	He	0,761	0,903	0,817	0,755	0,838	0,913	0,810	0,844
	F	1,000	0,778	0,710	0,934	0,309	0,929	0,691	0,765
	P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Dorada (N = 40)	N_A	10	12	8	5	10	13	8	9,429
	Ho	0,050	0,310	0,175	0,075	0,475	0,406	0,308	0,25
	He	0,800	0,878	0,818	0,684	0,830	0,891	0,778	0,825
	F	0,938	0,647	0,786	0,890	0,428	0,544	0,605	0,691
	P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Neiva (N = 19)	N_A	7	13	9	6	8	16	6	9,286
	Ho	0,000	0,211	0,316	0,176	0,500	0,211	0,368	0,254
	He	0,715	0,891	0,861	0,607	0,792	0,925	0,785	0,838
	F	1,000	0,764	0,633	0,709	0,368	0,772	0,531	0,683
	P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Betania (N = 29)	N_A	5	12	12	8	6	12	6	8,714
	Ho	0,000	0,143	0,643	0,333	0,208	0,536	0,000	0,271
	He	0,571	0,879	0,865	0,785	0,747	0,878	0,717	0,804
	F	1,000	0,837	0,257	0,575	0,721	0,390	1,000	0,683
	P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Saldaña (N = 43)	N_A	6	13	10	9	9	16	9	10,29
	Ho	0,000	0,122	0,116	0,023	0,140	0,186	0,186	0,11
	He	0,812	0,888	0,777	0,785	0,794	0,913	0,832	0,847
	F	1,000	0,863	0,850	0,970	0,824	0,796	0,776	0,869
	P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001

El AMOVA, basado en la agrupación de las localidades en diferentes niveles o escalas jerárquicas, mostró que al tomar a todas las localidades muestreadas como un solo grupo, se registró un valor *Fst* de 0,065 que indica una moderada diferenciación según la escala de Wright (1978). Aproximadamente el 6,6 % de la diversidad detectada por los microsatélites está distribuida entre las poblaciones, mientras que cerca de 93,41 % está distribuido dentro de las poblaciones, como se muestra en la tabla 4.

El segundo agrupamiento tuvo como objetivo evaluar el efecto de los tributarios del río Magdalena sobre la distribución de la variación genética de la población. En este segundo grupo, se eliminó al río Saldaña del análisis, y se encontró un valor de *Fst* de 0,031 indicó la inexistencia

de diferenciación genética entre las localidades (tabla 4). El tercer agrupamiento tuvo por objetivo evaluar si la construcción de la barrera había causado un efecto sobre el acervo genético de la población. Lo anterior mostró un valor bajo en el índice de *Fst* (0,017) Registrado en la tabla 4.

El AMOVA y los índices *Fst* y *PhiPT*, requieren de una definición a priori de las subpoblaciones o localidades muestreadas, y ese agrupamiento puede no corresponder a verdaderos grupos biológicos. Por lo tanto, para verificar la veracidad de la diferenciación encontrada, se realizó un análisis bayesiano en el programa STRUCTURE, el cual identificó la presencia de tres poblaciones que coexisten en la cuenca del río Magdalena, como se observa en la figura 3.

Tabla 3. Diagonal inferior: estimación del índice de *Fst* entre pares de localidades de *P. magdalanae* de las cinco localidades muestreadas, usando siete *loci* de microsatélites. Diagonal superior; Estimación del índice de *PhiPT* entre pares de individuos de *P. magdalanae* de los cinco sitios muestreados, usando siete *loci* de microsatélites.

Población	Boyacá	Dorada	Neiva	Betania	Saldaña
Boyacá	0	0,010	0,051	0,056	0,054
Dorada	0,007	0	0,047	0,057	0,053
Neiva	0,074	0,072	0	0,059	0,054
Betania	0,085	0,091	0,078	0	0,061
Saldaña	0,093	0,094	0,078	0,091	0

Tabla 4. Análisis molecular de varianza (AMOVA) en las localidades de *P. magdalanae*.

AMOVA	Muestras	% Entre grupos	% Dentro de los grupos	% de variación	p-valor	<i>Fst</i>
Por niveles	Todas las localidades como un solo grupo	6,6	93,41	N/A	< 0,001	0,065
	Un solo grupo sin tributarios (río Saldaña)	3,2	96,81	N/A	< 0,001	0,031
	Cauce principal y represa Betania como dos grupos	1,7	98,23	N/A	< 0,001	0,017
STRUCTURE	Entre poblaciones	N/A	N/A	8,86	N/A	N/A
	Entre individuos dentro de las poblaciones	N/A	N/A	69,76	< 0,001	0,08
	Dentro de los individuos	N/A	N/A	21,73	N/A	N/A

N/A: no aplica

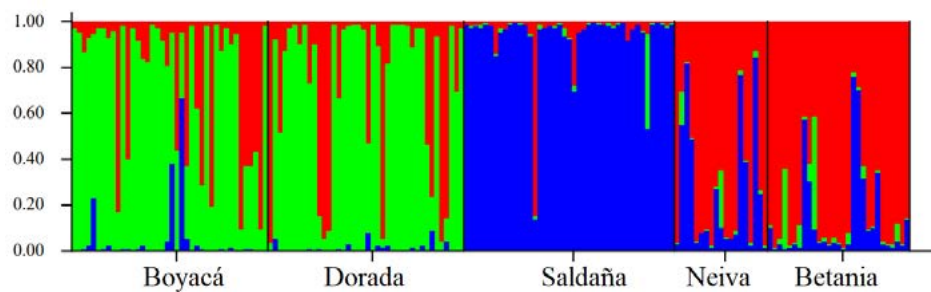


Figura 3. Análisis bayesiano de las poblaciones de *Prochilodus magdalenae* en las cinco localidades analizadas.

La mayor parte de los individuos de las localidades de Boyacá y La Dorada se asignaron al primer clúster (verde), mientras que en el caso de Neiva y Betania, la mayoría de los individuos se asignaron al segundo clúster (rojo). Finalmente, se identificó a la mayoría de los individuos presentes en el río Saldaña como una población asignada al tercer clúster (azul).

Se realizó un AMOVA, teniendo en cuenta la agrupación de los individuos por clúster independiente de la localidad de origen, para corroborar los resultados del análisis bayesiano obtenido en el programa STRUCTURE. Los resultados mostrados en la tabla 4 indican una moderada diferenciación para el estadístico F_{st} de 0,08 con un alto nivel de significancia.

Discusión

Diversidad genética

La creciente demanda sobre el recurso energético en Colombia ha generado la necesidad de fortalecer el campo hidroeléctrico con la construcción de represas que afectan la ictiofauna del río Magdalena. En Colombia se han documentado factores como el cambio en la oferta de alimento, aumento de especies invasoras o reducción de poblaciones con algún interés pesquero, por efecto de la construcción de represas (Jiménez-Segura *et al.*, 2014). Mojica *et al.* (2012) mostraron la evolución histórica de las capturas totales de *P. magdalenae* en el río Magdalena, donde se observa la disminución gradual que han venido sufriendo las poblaciones de la especie; coincidiendo además con la construcción de la represa de Betania en 1987. No obstante, no se descartan otros factores antropogénicos más visibles sobre el recurso pesquero como lo es la sobrepesca o contaminación del agua (Jiménez-Segura *et al.*, 2014; Martínez-Silva, 2015).

Estos efectos no sólo son observables a nivel ecosistémicos (Agostinho *et al.*, 1993); también, al igual que en otras especies, a nivel molecular se ha demostrado que el represamiento de los ríos influye en la baja diversidad genética de las especies. Tal es el caso reportado por Carvalho-Costa *et al.* (2008) y Rueda *et al.* (2011) para las especies *P. costatus* y *P. lineatus* en el río São Francisco (Brasil), donde registraron valores de diversidad por debajo de 0,5. Los datos presentados por estos autores muestran que entre los índices de H_e y H_o no exhiben una diferencia mayor a 0,2 en *P. costatus* y *P. lineatus*, mientras que los datos de Orozco y Narváez (2014) y Guevara (2015) para *P. magdalenae* en las cuenca del Magdalena y Catatumbo respectivamente, muestran una diferencia entre estos índices que supera los 0,5, coincidiendo, de esta manera, con los datos obtenidos en el presente estudio (tabla 5).

En términos comparativos, no existen muchos trabajos que utilicen marcadores microsatélites para evaluar las características genéticas de las poblaciones de peces migratorios en Suramérica (Oliveira *et al.*, 2009). Sin embargo, los valores de variabilidad genética registrados para *P. magdalenae* no son comparables a los observados para sus congéneres, así como también para otras especies de importancia comercial que realizan largas migraciones, ya que los niveles de heterocigosidad observada (H_o) está entre los valores más bajos registrados para todo el grupo (tabla 5).

Cabe resaltar que en el estudio realizado por Orozco y Narváez (2014), se señala que existen localidades que se encuentran distantes de la represa de Betania, por ende no se tiene clara certeza que la baja variabilidad sea únicamente por causa de la fragmentación del ecosistema generada por esta represa. Sin embargo, no se descarta que los efectos localizados de represas como Hidrosogamoso u otras más pequeñas que se encuentran en el río Magdalena, estén influyendo en la baja variabilidad en

esta población. Adicionalmente, es importante identificar si estas poblaciones han experimentado una reducción drástica en su tamaño, ya que esta reducción puede acelerar la pérdida de variabilidad genética y fijación moderada de alelos deletéreos, así como también reducir su potencial evolutivo al aumentar la probabilidad de extinción de la misma (Luikart y Cornuet, 1998; Vrijenhoek, 1998).

Fueron registrados desvíos en el HW para todos los *loci* analizados, y presentó un déficit significativo de heterocigotos, conforme a lo demostrado con las pruebas realizadas. Adicionalmente, este desvío se puede comprobar debido a los valores positivos registrados para el índice de fijación (F).

En estudios realizados con poblaciones de peces, es común encontrar este tipo de comportamiento (Carvalho-Costa *et al.*, 2008; Hatanaka *et al.*, 2006; Sanches, 2007; Silva, 2011). Estos autores, sugieren que la posible deficiencia de heterocigotos en una población puede ser generada

por: errores de muestreo (subestimación de alelos), problemas técnicos como la presencia de alelos nulos, *stuttering* o *drop-out* de alelos o efecto *Wahlund* (exceso de homocigotos por solapamiento de poblaciones) y selección de alelos (García De León *et al.*, 1997; Pereira *et al.*, 2009, Xu *et al.*, 2001).

El efecto *Wahlund* implica la existencia de más de una población en cada una de las localidades muestreadas. Lo anterior se pudo corroborar en las poblaciones del bocachico con la ayuda de procedimientos bayesianos. Este resultado coincide con lo registrado por Orozco y Narváz (2014). Sin embargo, determinar específicamente cuál es la causa responsable del déficit de heterocigotos en una población no es una tarea fácil, pues se hace más complejo aún identificar cómo y cuáles son las interacciones de las poblaciones en medio naturales. Debido a lo anterior, el déficit de heterocigotos no puede ser explicado solo con una hipótesis, pues la interacción de los diferentes factores antes mencionados pueden estar contribuyendo a este resultado (Sanches, 2007).

Tabla 5. Análisis comparativo de los índices de variabilidad genética obtenido a partir marcadores moleculares microsatélites en algunas especies de peces migratorios presentes en ríos suramericanos. Donde Ra: riqueza alélica, Ho: variabilidad observada y He: variabilidad esperada.

Especie	Río	N°Locus	Ra	Ho	He	Autor
<i>Prochilodus costatus</i>	São Francisco	6	7,6	0,45	0,66	Carvalho-Costa <i>et al.</i> , 2008
<i>Prochilodus costatus</i>	São Francisco	10	9,05	0,55	0,64	Silva, 2011
<i>Prochilodus argenteus</i>	São Francisco	4	0,05-0,647	0,05 - 0,91		Hatanaka <i>et al.</i> , 2006
<i>Prochilodus argenteus</i>	São Francisco	8		0,56	0,6	Galzerani, 2007
<i>Prochilodus costatus</i>	São Francisco				0,78	Barroca <i>et al.</i> , 2012a
<i>Prochilodus argenteus</i>	São Francisco				0,81	Barroca <i>et al.</i> , 2012b
<i>Brycon hilarii</i>	Miranda	7	8,1	0,57	0,67	Sanches, 2007
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	São Francisco	6		0,6981	0,73	Dantas, 2010
<i>Prochilodus magdalenae</i>	Sinú	7		0,273	0,854	Santacruz-Beltrán, 2003
<i>Prochilodus magdalenae</i>	Magdalena	7	11,5	0,276	0,878	Orozco y Narváz, 2014
<i>Prochilodus magdalenae</i>	Catatumbo	7		0,23	0,84	Guevara, 2015
<i>Prochilodus magdalenae</i>	Magdalena	7		0,21	0,83	Este estudio

Los resultados obtenidos pueden estar relacionados con el comportamiento migratorio de *P. magdalenae* durante el año (Atencio, 2001; Cortés, 2003; Jiménez-Segura *et al.*, 2010; Mojica *et al.*, 2012), debido a que factores intrínsecos a las poblaciones también pueden contribuir a dicha pérdida de variabilidad. Un ejemplo de ello, es la reducción en el tamaño de la población debido a la sobrepesca más susceptibles durante la fase de migración reproductiva (Jiménez-Segura *et al.*, 2014). Lo anterior conlleva a la pérdida en la población de individuos portadores de variabilidad genética adaptativa (alelos) y disminuye su potencial evolutivo. Otro factor importante a considerar es el repoblamiento mal direccionado a partir de “stocks” provenientes de granjas piscícolas que posiblemente pueden incrementar la homocigosis en medio natural.

Este hecho fue evidenciado a través de procedimientos bayesianos en la represa de Betania, en donde se mostró una homogeneidad genética de la población allí establecida. Asimismo, se resalta la relación genética entre las localidades de Neiva y Betania, lo que indica un flujo genético entre las mismas a pesar de la existencia de la barrera. Esto se relaciona principalmente con el transporte manual de individuos y los programas de repoblamiento que se realizan en la represa de Betania (Fundación Humedales, 2008). Lo anterior puede ser un factor determinante en la baja variabilidad reportada en estos sectores dado que se desconoce el manejo de los alevines y los reproductores de bocachico que se están liberando dentro de la represa (Guevara, 2015).

Otro factor no menos importante, es la fragmentación de hábitat debido al relleno de las ciénagas, las cuales son utilizadas como sitio de alimentación y crianza de especies, construcción de embalses y represas como el caso de Betania, la cual fragmenta el acervo genético de la población. En consecuencia, la fragmentación y/o obstrucción de las rutas de migración altera la estructura y diversidad genética de esta especie, y se refleja tanto en los valores de variabilidad obtenidos en el presente estudio, así como también en otros modelos biológicos que presentan el mismo patrón migratorio, cuyos cauces han sido sujetos a la construcción de represas (Carvalho-Costa *et al.*, 2008; Rueda *et al.*, 2011; Sanches *et al.*, 2012; Orozco y Narváez, 2014; Guevara, 2015) (tabla 5).

Los microsatélites evaluados permitieron demostrar el estado de vulnerabilidad en que se encuentra la especie, dada la baja diversidad genética que exhibió su población. No se descarta la posibilidad de que esta baja diversidad sea resultado de la presencia de alelos nulos y otros artefactos técnicos y no por una causa biológica. A pesar

de eso, es importante resaltar que estas poblaciones pueden estar expuestas a que cualquier factor ambiental pueda propiciar su extinción local (Kopas y Puentes, 2009), ya que aguas arriba de la represa, las poblaciones de especies endémicas del Magdalena con patrón migratorio de larga distancia, conocidas comúnmente como La Dorada (*Brycon moorei*), el Bagre Rayado (*Pseudoplatystoma magdaleniatum* Buitrago-Suárez y Burr, 2007) y la Picuda (*Salminus affinis* Steindachner, 1880) han desaparecido en su totalidad (Rodríguez, 2015).

Estructura genética y diferenciación poblacional

Según Laikre *et al.* (2005), los valores de variación genética de diferentes poblaciones reflejan la variabilidad genética total de una especie. Esta variación es vital ya que permite la acción de los diferentes mecanismos adaptativos frente a los retos impuestos por el ambiente. Sin embargo, hay que resaltar que la distribución de la variación genética dentro de una población no es homogénea y se estructura en grupos de individuos similares genéticamente (Laikre *et al.*, 2005). Lo anterior es de suma importancia durante la aplicación de métodos genéticos para el manejo pesquero ya que si una especie posee poblaciones diferenciadas, el manejo deberá ser ejercido de forma separada (Waples *et al.*, 2008), pues se estaría frente a diferentes unidades de manejo.

Los valores observados en el índice *Fst* global mostraron que existe una moderada diferenciación genética en el área considerada ($Fst = 0,065$), destacando la diferenciación existente entre la represa de Betania y todas las localidades consideradas en los análisis. El resultado proporcionado por el AMOVA indicó que existe una estructuración en la población de *P. magdalenae* en diferentes escalas geográficas donde se distribuye esta especie. Esta diferenciación puede estar relacionada con varios factores entre los que se puede encontrar, principalmente, la fragmentación que genera la represa en la cuenca (Pellicice *et al.*, 2014) y el efecto de los ríos tributarios de la cuenca del Magdalena como sitios alternos para llevar a cabo el evento reproductivo. Carvalho-Costa *et al.* (2008) evidencian, a través del uso de microsatélites, que no hay sub-estructuración en la población de *P. costatus* aguas abajo de la represa Tres Marías, ubicada en el río Sao Francisco en Brasil. Sin embargo, Barroca *et al.* (2012a) mostraron que hay una marcada sub-estructuración en la población de esta especie cuando se tienen en cuenta los individuos ubicados aguas arriba y abajo de la represa Gafanhoto, en el río Pará. Lo anterior demuestra que los peces que se encuentran aguas abajo de la represa, tienden a diferenciarse de los que se encuentran aguas arriba

por falta de un flujo génico. Esto permite corroborar un efecto negativo de la construcción de represas sobre las especies de peces migratorios, por lo que se deben generar programas más efectivos que mitiguen estas problemáticas.

Es así como en el presente estudio se muestra que la represa Betania, ubicada en el río Magdalena, genera una estructuración de la población de *P. magdalenae* debido a la incapacidad de los individuos para superar esta barrera y a la falta de estrategias que permitan la movilización de los individuos a través de la estructura (Carvalho-Costa *et al.*, 2008). Sin embargo, a pesar de lo anterior, los resultados aportados por el análisis bayesiano exhibieron similitud entre la represa de Betania y Neiva, haciendo parte de la misma población (clúster rojo; figura 3). Lo anterior puede ser explicado por dos diferentes hipótesis: (1) es probable que esta relación esté determinada por eventos reproductivos que ocurren aguas arriba de la represa de Betania (Jiménez-Segura *et al.*, 2014) y eventualmente logren atravesar la represa evidenciado un flujo unidireccional de individuos (Pelicice *et al.*, 2014); y (2) unos de los mecanismos utilizados para disminuir los impactos generados por las represas han sido los programas de repoblamiento de peces, donde son transportados especímenes de importancia pesquera aguas arriba de la represa (Fundación Humedales, 2008). Dentro de estos especímenes está el bocachico, proveniente de estaciones piscícolas cuyos reproductores son capturados en inmediaciones de la represa de Betania (aguas abajo de la represa) y liberados aguas arriba en la misma Carrillo-Ávila *et al.* (2014). El manejo inadecuado a los individuos que se incluyen en los programas de repoblamiento contribuye de esta manera a la homogenización del acervo génico de una población (Guevara, 2015). Debido a lo anterior, en estas localidades comparten mucha información genética que no está determinada por mecanismos migratorios naturales.

Adicionalmente, Orozco y Narváez (2014) y Guevara (2015) encontraron que existe una moderada diferenciación genética entre *P. magdalenae* y *P. reticulatus* (sinónimo de *P. magdalenae*) respectivamente. Esto sugiere la coexistencia de las poblaciones de bocachico en la cuenca del río Magdalena (Orozco y Narváez, 2014). Dicha coexistencia es mantenida por los dos picos reproductivos del bocachico, lo que sugiere que una gran parte de la población migra durante el primer pico reproductivo y en el segundo migra aquella que no lo hizo en el primero (Jiménez-Segura *et al.*, 2010; Orozco y Narváez, 2014). Por tanto, Orozco y Narváez (2014) consideran que esta estructuración es mantenida por eventos de “ondas reproductivas”, donde estos grupos genéticamente diferenciados desovan en los mismos lugares en tiempos diferentes (Jorgensen *et al.*, 2005). Se cree que este patrón reproductivo es común en

muchas otras especies dentro de las cuencas (López-Casas *et al.*, 2016).

Es importante resaltar la homogeneidad genética existente en el río Saldaña, que resulta muy diferente de las otras localidades. Esto puede ser evidencia de la afinidad que pueden tener los individuos a regresar a sitios particulares de la cuenca y realizar así su proceso reproductivo. Esta tendencia ha sido reportada en otras especies tropicales que realizan largas migraciones como el bocachico (Pereira *et al.*, 2009; Guevara, 2015). Este tipo de comportamiento se ha observado también en *P. argenteus* usando herramientas como la radio-telemetría (Godinho y Kynard, 2006), aunque este no es exclusivo de peces dulceacuícolas, ya que también se ha documentado en especies marinas (Keeney *et al.*, 2005).

Agradecimientos

El presente trabajo se pudo desarrollar en el marco de los proyectos: “Programa de genética de conservación para el Bocachico en la cuenca media y baja del río Magdalena” (convenio número 137-09 Ecopetrol-Universidad del Magdalena) y “Evaluación de la ecología molecular de los Bocachicos (*Prochilodus* spp.) Asociado a los ríos que drenan al Caribe colombiano” (con código de Colciencias 1117-489-25459) del Grupo de Investigación de Ecología y Biodiversidad Aplicada de la Universidad del Magdalena. Adicionalmente, agradecemos a todas las personas que aportaron al desarrollo del presente trabajo, en especial a María Cárdenas, Angie Angarita y Eber Romero.

Referencias

- Agostinho, A., Vazzoler, A., Gomes, L. y Okada, E. 1993. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fases del ciclo de vida, en la planicie de inundación del alto del río Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brasil. *Revista de Hydrobiologia Tropical* 26(1): 79-90.
- Agostinho, A., Gomes, L. y Zalewski, M. 2001. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper river Paraná. *Ecohydrology and Hydrobiology* 1(1): 209-217.
- Agostinho, A., Pelicice, F. y Gomes, L. 2008. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: Impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology* 68(4): 1119-1132.
- Atencio, V. 2001. Producción de alevinos de especies nativas. *MVZ-Córdoba* 6(1): 9-14.

- Barroca, T., Arantes, F., Magalhaes, B., Siqueira, F., Horta, C., Pena, I., Dergam, J. y Kalapothakis, E. 2012a. Genetic diversity and population structure of *Prochilodus costatus* and *Prochilodus argenteus* preceding dam construction in the Paraopeba River, São Francisco River Basin, Minas Gerais, Brazil. *Open Journal Genetics* 2: 121-130.
- Barroca, T., Santos, G., Duarte, N. y Kalapothakis, E. 2012b. Evaluation of genetic diversity population structure in a commercially important freshwater fish *Prochilodus costatus* (Characiformes, Prochilodontidae) using complex hypervariable repeats. *Genetics and Molecular Research* 1: 1 - 12.
- Bustamante, R. y Grez, A. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de Bosques Nativos. *Ambiente y Desarrollo* 11(2):58-63.
- Carrillo-Ávila, M., Espinosa-León, L., Cruz-Flor, W. y Perdomo-Aguirre, Y. 2014. Caracterización genética de *Ichthyoelephas longirostris* de los ríos La Miel y Ranchería usando marcadores microsatélites. *Orinoquía* 18(2):1-10.
- Carvalho-Costa, L., Hatanaka, T., y Galetti, P. 2008. Evidence of lack of population substructuring in the Brazilian freshwater fish *Prochilodus costatus*. *Genetics and Molecular Biology* 31(1): 377-380.
- Cortés, G.A. 2003. *Guía para el manejo, cría y conservación del Bocachico Prochilodus magdalenae* Steindachner, 1879. Convenio Andrés Bello. Bogotá D. C.
- Dantas, H. 2010. Avaliação da estrutura genética do surubim, *Pseudoplatystoma corruscans* (Actinopterygii, Siluriformes) como subsidio para o repovoamento do submédio São Francisco. Masters Thesis Universidade Federal Rural do Pernambuco, Recife, Brazil.
- Earl, D. y VonHoldt, B. 2012. Structure Harvester: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics* 4(2): 359-361.
- Evanno, G., Regnaut, S. y Goudet, J. 2005. Detecting the number of cluster of individuals using the software Structure: A simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611-2620.
- Fundación Humedales. 2008. *Evaluación pesquera y repoblamiento en el embalse de Betania: Fundación Humedales*. Informe final de contrato para EGEMSA S.A. Bogotá D.C.
- Galzerani, F. 2007. Análise da variabilidade genética de *Prochilodus argenteus* (Pisces, Prochilodontidae) do rio São Francisco, região de Três Marias, através de marcadores microsatélites. Monography Genetics and Evolution, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brazil.
- García De León, Chikh, F.L. y Bonhomme, F. 1997. Microsatellite polymorphism and population subdivision in natural populations of European sea bass *Dicentrarchus labrax* (Linneo 1758). *Molecular Ecology* 6:51-62.
- Godinho, A. y Kynard, B. 2006. Migration and spawning of radio-tagged zulega *Prochilodus argenteus* in a dammed Brazilian River. *Transactions of the American Fisheries Society* 135: 811-824.
- Goudet, J. 1995. FSTAT: A program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3).
- Guevara, L. 2015. Evaluación de la estructura genética de la población silvestre y cultivada del Bocachico *Prochilodus reticulatus* (Characiformes: Prochilodontidae) asociada a la cuenca del río Catatumbo y a centros piscícolas en el departamento del Norte de Santander. Trabajo de Grado, Universidad Francisco de Paula Santander, Ocaña.
- Guo, S. y Thompson, E. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometrics* 48: 361-372.
- Hatanaka, T., Silva, F. y Galetti, P. 2006. Population substructuring in a migratory freshwater fish *Prochilodus argenteus* (Characiformes, Prochilodontidae) from the São Francisco River. *Genetica* 126:153-159.
- Hubisz, M., Falush, D., Stephens, M. y Pritchard, J. 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resource* 9: 1322-1332.
- IDEAM - Cormagdalena. 2001. *Estudio ambiental de la Cuenca Magdalena-Cauca y elementos para su ordenamiento territorial*. Informe técnico. Acuerdo IDEAM - Cormagdalena convenio 003 de 1999. Bogotá, D.C.
- Instituto Alexander von Humboldt IAVH. 2002. *Sistema de indicadores de seguimiento de la política de Biodiversidad*. Unidad de Sistemas de Información Geográfica SIG. Bogotá.
- Jiménez-Segura, L., Palacio, J. y Leite, R. 2010. River flooding and reproduction of migratory fish species in the Magdalena river basin, Colombia. *Ecology of Freshwater Fish* 19: 178-186.
- Jiménez-Segura, L., Restrepo-Santamaría, D., López-Casas, S., Delgado, J., Valderrama, M., Álvarez, J. y Gómez, D. 2014. Ictiofauna y desarrollo del sector hidroeléctrico en la

- cuenca del río Magdalena-Cauca, Colombia. *Biota Colombiana* 15(2): 3 - 25.
- Jorgensen, H., Hansen, M., Bekkevold, D., Ruzzante, D. y Loeschcke, V. 2005. Marine landscapes and population genetic structure of herring (*Clupeaharengus* L.) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology* 14: 3219-3234.
- Keeney, D., Heupel, M., Hueter, R. y Heist, E. 2005. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of the genetic structure of blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) nurseries in the northwestern Atlantic, Gulf of Mexico, and Caribbean Sea. *Molecular Ecology* 14: 1911-1923.
- Kopas, J. y Puentes, A. 2009. *Grandes represas en América ¿Peor el remedio que la enfermedad?* Informe Técnico. Asociación Interamericana para la Defensa del Medio Ambiente AIDA. Oakland.
- Laikre, L., Palm, S. y Ryman, N. 2005. Genetic population structure of fishes: implications for coastal zone management. *Ambio* 34: 111-119.
- Lasso, C., Gutierrez, F., Morales-Betancourt, M., Agudelo, E., Ramírez-Gil, H. y Ajiaco-Martínez, E. 2011. II. *Pesquerías continentales de Colombia: cuencas del Magdalena-Cauca, Sinú, Canalete, Atrato, Orioco, Amazonas y vertiente del Pacífico*. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, Instituto de Investigación de los recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá, D.C.
- López-Casas, S., Jiménez-Segura, L., Agostinho, A. y Pérez, C. 2016. *Potamodromous migrations* in the Magdalena River basin: bimodal reproductive patterns in neotropical rivers. *Journal of Fish Biology* 1-15.
- Luikart, G. y Cornuet, J. 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data. *Conservation Biology* 12(1):228-237.
- Maldonado-Ocampo, J., Ortega-Lara, A., Usma, J., Galvis, G., Villa-Navarro, F., Vásquez, L., Prada-Pedrerros, S. y Ardila, C. 2005. *Peces de los Andes de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá D.C.
- Martínez-Silva, P. 2015. Variación espacio-temporal de microalgas acuáticas del embalse de Betania, Huila y su relación con la calidad del agua. *Intropica* 10: 11-19.
- Mojica, J., Usma, J., Álvarez-León, R. y Lasso, C. 2012. *Libro rojo de peces dulceacuícolas de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, WWF Colombia y Universidad de Manizales. Bogotá, D.C.
- O'connell, M. y Wright, J. 1997. Microsatellite DNA in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 7(1): 331-363.
- Oliveira, C., Foresti, F. and Hilsdorf, A. 2009. Genetics of neotropical fish: From chromosomes to populations. *Fish Physiology Biochemistry* 35:81-100.
- Orozco, G. y Narváez, J. 2014. Genetic diversity and population structure of Bocachico *Prochilodus magdalenae* (Pisces, Prochilodontidae) in the Magdalena River basin and its tributaries, Colombia. *Genetics and Molecular Biology* 37 (1): 37-45.
- Park, S., 2001. Trypanotolerance in Western African cattle and the population genetic effects of selection. Ph.D. Genetic Department, University of Dublin, Ireland.
- Peakall, R. y Smouse, P. 2006. GenAlex6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Resources* (6): 288-295.
- Pelicice, F., Pompeu, P. y Agostinho, A. 2014. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries* 1-19.
- Pereira, L., Foresti, F. y Oliveira, C. 2009. Genetic structure of the migratory catfish *Pseudoplatistoma corruscans* (Siluriformes: Pimelodidae) suggest homing behaviour. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 215-225.
- Pompeu, P., Mascarenhas, L. y Barreira, C. 2009. Evaluation of the effects of pressure gradients on four brazilianfreshwater fish species. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52 (1): 111-118.
- Ramírez, A. y Pinilla, G. 2012. Hábitos alimentarios, morfometría y estados gonadales de cinco especies de peces en diferentes períodos climáticos en el río Sogamoso (Santander, Colombia). *Acta Biológica Colombiana* 17 (2): 241-258.
- Raymond, M. y Rousset, F. 1995. Testing Heterozygote excess and deficiency. *Genetics* 140: 1413-1419.
- Rodríguez, M. 2015. ¿Para dónde va el río Magdalena? Riesgos sociales, ambientales y económicos del proyecto de navegabilidad. Friedrich-Ebert-Stifungen Colombia (Fescol). Bogotá D.C.
- Rueda, E., Sommer, J., Scarabotti, P., Markariani, R., y Ortí, G. 2011. Isolation and characterization of polymorphic

- microsatellite *loci* in the migratory freshwater fish *Prochilodus lineatus* (Characiformes: Prochilodontidae). *Conservation Genetics Resource* 3 (4): 681-684.
- Sanches, A. 2007. Estrutura genética populacional de *Brycon hilarii* na sub-bacia do Rio Miranda, e seu significado para programas de conservação. Doctoral Thesis, UFSCar, São Carlos, Brazil.
- Sanches, A., Galetti, P., Galzerani, F., Derazo, J., Cutilak-Bianchi, B. y Hatakana, T. 2012. Genetic population structure of two migratory freshwater fish species (*Brycon orthotaenia* and *Prochilodus argenteus*) from the Sao Francisco River in Brazil and its significance for conservation. *Latin American Journal of Aquatic Research* 40 (1): 177-186.
- Santacruz-Beltrán, D. 2003. Evaluación de la variabilidad genética con marcadores microsatélites del Bocachico *Prochilodus magdalenae* (Steindachner 1878) en el Río Sinú, Colombia. Tesis de Grado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Schneider, S., Roessli, D. y Excoffier, L. 2000. Arlequin: *A software for population genetics data analysis. V.2.000*. Genetics and Biometry Laboratory, Dept. of Anthropology, University of Geneva, Switzerland.
- Silva, A. 2011. Estrutura genética populacional de *Prochilodus costatus* Valenciennes 1850 (Characiformes, Prochilodontidae) no alto São Francisco. Masters Thesis, Universidade Federal de São Carlos. São Carlos, Brazil.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W., Wills, D. y Shipley, P. 2004. MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4: 535-538.
- Vrijenhoek, R. 1998. Conservation genetics of freshwater fish. *Journal of Fish Biology*. 53: 394-412.
- Waples, R., Zabel, R., Scheuerell, M. y Sanderson, B. 2008. Evolutionary responses by native species to major anthropogenic changes to their ecosystems: Pacific salmon in the Columbia River hydropower system. *Molecular Ecology* 17:84-96.
- Weir, B., y Cockerham, C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38 (6): 1358-1370.
- Wright, E. 1978. *Evolution and Genetics of Population*. Vol. 2: The theory of gene frequencies. Press, London: University of Chicago.
- Xu, Y., Liu, Y., Ridgway, N. y McMaster, C. 2001. Novel members of the human oxysterol-binding protein family bind phospholipids and regulate vesicle transport. *The Journal of Biological Chemistry* 276 (21):18407-18414.

Citar como: Fontalvo, P.P., Orozco-Berdugo, G. y Narváez-Barandica, J.C. 2018. Diversidad y estructura genética del *Prochilodus magdalenae* (Pisces: Prochilodontidae) aguas arriba y abajo de la represa Betania, Colombia. *Intropica* 13(2): 87-100. DOI: <http://dx.doi.org/10.21676/23897864.2505>.