

Polimorfismo enzimático en poblaciones de *Chthamalus stellatus* y *C. depressus* (Crustacea, Cirripedia).¹

ELVIRA JUAN

Departamento de Genética, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona

INTRODUCCIÓN

El desarrollo de las técnicas electroforéticas ha permitido demostrar la existencia de aloenzimas en organismos de cualquier grupo taxonómico (WILKINSON, 1966; LEWONTIN & HUBBY, 1966; HARRIS, 1966; LEWONTIN, 1967; WATTS, 1968; etc.). En alguna de las especies estudiadas por estos y otros autores se han observado diferencias en las frecuencias de aloenzimas en poblaciones de diversas localidades, y esta heterogeneidad se ha atribuido a factores ambientales e históricos.

Particular interés, desde el punto de vista ecológico, tiene en nuestro caso la existencia de clinas en las frecuencias de aloenzimas de organismos acuáticos. *Catostomus clarki* (osteictio) en el río Colorado presenta dos esterasas alélicas cuyas frecuencias varían de N a S (KOEHN & RASMUSSEN, 1967). También

se ha observado la existencia de una clina relacionada con la temperatura, en las frecuencias alélicas del sistema LAP-3, en poblaciones naturales de *Schizoporella errata* (ectoprocto, GOOCH & SCHOPF, 1971). DOYLE (1972), en *Ophiomusium lymani* (equinodermo), observa variación en las frecuencias génicas de dos esterasas alélicas según la profundidad a que fueron tomadas las muestras. Pero, en otros casos, no se observa ningún tipo de variación, como en el molusco *Nassarius obsoletus* (GOOCH, SMITH & KNUPP, 1972).

El estudio de las comunidades bentónicas del litoral catalán ofreció una buena oportunidad para contribuir al estudio de este problema. Se eligieron los cirrípedos del género *Chthamalus*, que en el litoral mediterráneo está representado por dos especies: *C. stellatus* (POLI) y *C. depressus* (POLI).

¹ Este trabajo forma parte del Programa de Bentos «Estudio ecológico de las comunidades bentónicas de sustratos duros de la zona superior de la plataforma continental mediterránea española», que bajo la dirección del Dr. R. Margalef y subvencionado por la Fundación Juan March (Programas de Biología, 1971), se realizó a lo largo de los años 1972 a 1974. Participaron en el mismo varios investigadores de diversos centros (Departamentos de Ecología, Genética y Zoología de la Facultad de Biología y Departamento de Botánica de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Barcelona, Departamentos de Botánica y Zoología de la Facultad de Ciencias de la Nueva Universidad Autónoma de Barcelona, y Departamento de Bentos del Instituto de Investigaciones pesqueras, del CSIC, de Barcelona), y los resultados parciales de los mismos se han publicado o están apareciendo en diversas revistas especializadas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han recogido muestras, compuestas por cien individuos de cada una de las especies, en las localidades de Cadaqués, L'Estartit (Meda Xica), islas Formigues, Blanes, Garraf y L'Ametlla de Mar. En Garraf, *C. depressus* era tan escaso que no permitió obtener una muestra adecuada para su análisis. Los ejemplares fueron colectados durante los meses de octubre de 1972 a febrero de 1974. Las características de las estaciones y su localización pueden consultarse en Ros *et al.* (1976), y otros datos de interés en VALLESPINÓS *et al.* (1976).

Los individuos recolectados se despojan de su exoesqueleto y se congelan *in situ* con nieve carbónica. En el laboratorio se mantienen a -30°C hasta el momento de su análisis mediante electroforesis. Se comprobó que el tratamiento por congelación no alteraba los enzimas objeto de estudio.

Técnicas electroforéticas para esterasas

Las electroforesis se realizaron en geles de acrilamida al 6%. El tampón de gel y de las cubetas fue Tris-EDTA-Borato 0,1 M pH = 8,9. El proceso electrofético se realizó en un aparato E. C. 490 o E. C. 470 de E. C. Apparatus Corporation. Cada individuo se homogeneizó en 20 μl , 40 μl o 60 μl de tampón Tris-EDTA-Borato 0,01 M pH = 8,6 al 5% en sacarosa, según el tamaño. El homogenizado se centrifugaba a 5000 rpm durante 2 min, 30 seg, y 10 μl del sobrenadante se introducían en la ranura del gel. La electroforesis tenía lugar durante tres horas a 300 voltios.

Tinción de los geles según JOHNSON *et al.* (1966). El gel se incubaba en una solución que contiene 100 ml de tampón fosfato 0,1 M pH = 6,5, 1,5 ml de α -naftil acetato (0,2 mg/ml), 2 ml de β -naftil acetato (0,2 mg/ml), 5 ml de alcohol propílico y 75 mg de *Fast Blue RR Salt*. Se incubaba a 37°C durante 1 hora y 30 minutos.

Se ha probado la actividad de estos enzi-

mas frente a otros sustratos: α -naftil propionato, α -naftil butirato, β -naftil butirato; todos ellos se han ensayado a la concentración de 0,2 mg/ml. También se ha probado la capacidad inhibidora de los siguientes productos: eserina, DFP, p-cloromercuribenzoato, Haloxon y Coroxon, a la concentración de 10^{-3} M. Los geles se preincubaban con la solución del tampón que contiene el inhibidor por espacio de 45 min; pasado este tiempo se decanta la solución y se introduce el gel en la solución con el sustrato y el inhibidor, durante el mismo tiempo que en las incubaciones normales.

Como referencia en la zona Est-4 se ha tomado el aloenzima más frecuente de *C. stellatus* en la población de Blanes.

RESULTADOS

Sistemas de esterasas en *C. stellatus*

En los geles revelados para esterasas se detectan con claridad cuatro sistemas (fig. 1) que se denominan: Est-1, Est-2, Est-3 y Est-4; todos ellos migran hacia el ánodo.

El sistema Est-1 es monomórfico. El sistema Est-2 presenta tres alelos: F (*fast*), M (*medium*) y S (*slow*); los individuos homocigotos muestran un solo aloenzima y los heterocigotos tres, siendo el intermedio un híbrido de los otros dos.

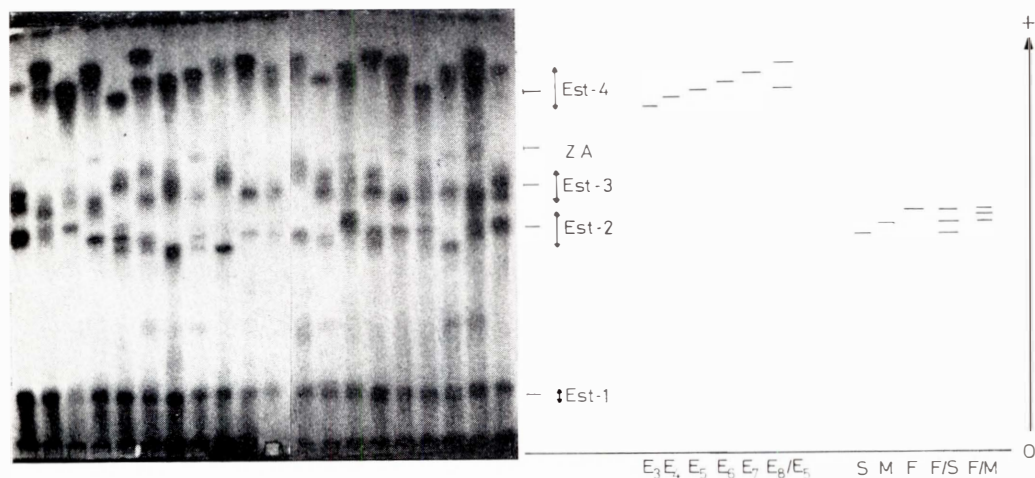


FIG. 1.— Electroforesis de individuos de *C. stellatus*; sistemas de esterasas. Z.A.: Zona de agregados de los aloenzimas del sistema Est-4. — *Acrylamide Gel illustrating the four Esterase systems of C. stellatus.*

El sistema Est-3 parece tener cuatro alelos, pero la resolución de la técnica no permite asegurarlo, por lo que este sistema no se ha estudiado.

En el sistema Est-4 se detectan ocho aloenzimas de movilidades distintas, pero los dos de menor movilidad son raros por lo que se agrupan en la clase E₃ (tabla 1). Los individuos homocigotos presentan una sola banda y los heterocigotos dos.

La caracterización de estos sistemas se realizó mediante el uso de distintos sustratos e inhibidores (tabla 2). Se observa que los sistemas Est-1, Est-2 y Est-3 son capaces de hidrolizar ésteres de cadena más larga que

el α -naftil acetato y β -naftil acetato, mientras que el sistema Est-4 sólo puede hidrolizar estos dos últimos.

Frente a los inhibidores se observa que el sistema Est-4 se comporta de manera distinta que los Est-1, Est-2 y Est-3, ya que no es inhibido por ninguno de los productos ensayados (tabla 2).

Sistemas de esterasas en *C. depressus*

En esta especie también se detectan cuatro sistemas, todos ellos polimórficos (fig. 2). Los sistemas Est-1 y Est-2 parecen tener dos aloenzimas cada uno. En el sistema Est-3 no se ha podido detectar el número de variantes enzimáticas debido a la deficiente resolución de la técnica; por el mismo motivo los sistemas antes citados no se han estudiado a lo largo de este trabajo, ya que la mayor parte de las veces las bandas eran demasiado difusas.

El sistema Est-4 presenta ocho variantes alélicas; pero, al igual que en *C. stellatus*, los dos aloenzimas de menor movilidad son muy raros, por lo que se agrupan en la clase E₃.

TABLA 1.—Caracterización de los distintos aloenzimas del sistema Est-4 según sus movilidades relativas. *Mobilities of the different aloyzymes at the Est-4 locus.*

	E ₃	E ₄	E ₅	E ₆	E ₇	E ₈
<i>C. stellatus</i>	0,94	0,96	0,98	1,00	1,01	1,03
<i>C. depressus</i>	0,94	0,96	0,98	1,00	1,01	1,03

TABLA 2.—Caracterización del sistema Est-4 mediante distintos sustratos e inhibidores. *Substrate specificity and effect of inhibitors on Est-4.*

	<i>C. stellatus</i>		<i>C. depressus</i>	
	Est-4	Est-1, 2, 3	Est-4	Est-1, 2, 3
Sustratos:				
α -naftil acetato	+	+	+	+
β -naftil acetato	+	+	+	+
α -naftil propionato	—	+	—	+
α -naftil butirato	—	+	—	+
β -naftil butirato	—	+	—	+
(+: el sistema hidroliza el sustrato)				
(—: el sistema no hidroliza el sustrato)				
	<i>C. stellatus</i>		<i>C. depressus</i>	
Inhibidores:	Est-4	Est-1, 2, 3	Est-4	Est-1, 2, 3
Eserina	—	—	—	—
DPF	—	+	—	+
Haloxon	—	+	—	+
Coroxon	—	+	—	+
(+: el sistema es inhibido)				
(—: el sistema no es inhibido)				

La caracterización de estos sistemas también se hizo mediante distintos sustratos e inhibidores, como puede observarse en la tabla 2. Del mismo modo que en *C. stellatus*, el sistema Est-4 se diferencia claramente de Est-1, Est-2 y Est-3.

Frecuencias génicas y genotípicas en C. stellatus

Por lo que respecta al sistema Est-2, el alelo M es el más frecuente en todas las poblaciones, excepto en la localidad de islas Formigues, donde el alelo F se presenta con una frecuencia más elevada (tabla 3).

TABLA 3.— Frecuencias génicas en el locus Est-2 en seis poblaciones de *C. stellatus*. *Genic frequencies at the Est-2 locus from six populations of C. stellatus.*

		F	M	S
Cadaqués	(n = 61)	0,28	0,46	0,26
Meda Xica	(n = 29)	0,31	0,36	0,33
Formigues	(n = 36)	0,42	0,33	0,25
Blanes	(n = 83)	0,26	0,43	0,31
Garraf	(n = 67)	0,36	0,42	0,22
L'Ametlla	(n = 63)	0,29	0,36	0,35

n es el número de individuos analizados

TABLA 4.— Test para probar la homogeneidad entre las frecuencias génicas de las distintas poblaciones. Los valores de la tabla son los valores de χ^2 ; todos ellos son menores que el valor de χ^2 para tres grados de libertad al nivel de significación del 5%. *χ^2 homogeneity test between genic frequencies at the Est-2 locus of different C. stellatus populations.*

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
(1) Cadaqués	1,93				
(2) Meda Xica	4,37	1,36			
(3) Formigues	0,88	1,48	5,87		
(4) Blanes	2,27	2,53	0,29	4,58	
(5) L'Ametlla de Mar	3,15	0,22	3,56	1,49	5,03

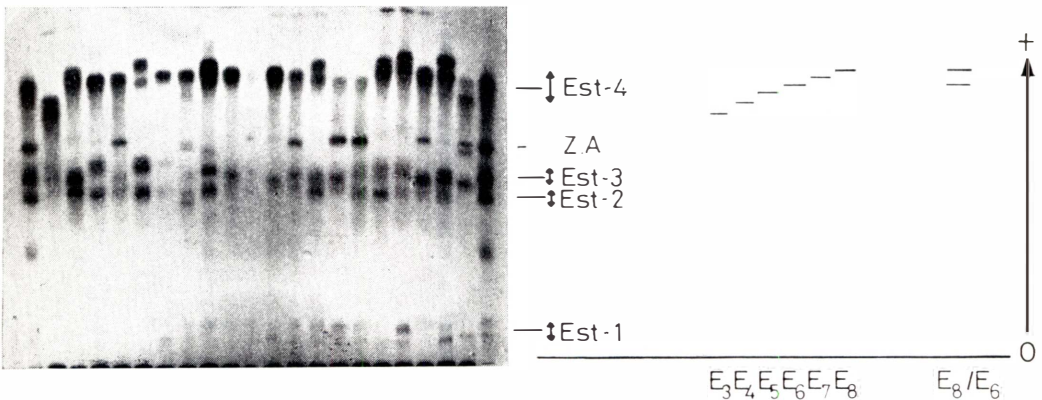


FIG. 2.— Electroforesis de individuos de *C. depressus*; se observan cuatro sistemas de esterasas. Z.A.: Zona de agregados de los aloenzimas del sistema Est-4. — *Acrylamide Gel illustrating the four Esterase systems of C. depressus.*

TABLA 5.—Frecuencias génicas en el locus Est-4 en seis poblaciones de *C. stellatus*. *Genic frequencies at the Est-4 locus from six C. stellatus populations.*

		E ₃	E ₄	E ₅	E ₆	E ₇	E ₈
Cadaqués	(n = 100)	0,075	0,165	0,135	0,240	0,315	0,070
Meda Xica	(n = 100)	0,100	0,145	0,155	0,280	0,200	0,125
Formigues	(n = 75)	0,160	0,180	0,210	0,290	0,120	0,040
Blanes	(n = 95)	0,200	0,130	0,180	0,300	0,130	0,060
Garraf	(n = 142)	0,134	0,144	0,197	0,243	0,190	0,092
L'Ametlla de Mar	(n = 99)	0,160	0,150	0,140	0,280	0,150	0,120

n es el número de individuos analizados

TABLA 6.—Los valores situados sobre la diagonal corresponden a las distancias genéticas entre las poblaciones de *C. stellatus*. Los valores situados por debajo corresponden a la prueba de χ^2 para probar la homogeneidad entre las poblaciones. *The values over the diagonal correspond to genetic distances between C. stellatus populations; these distances have been calculated with regard to Est-4 locus. Values of homogeneity test between C. stellatus populations are below the diagonal.*

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
(1) Cadaqués		0,142	0,230	0,225	0,144	0,180
(2) Meda Xica	10,10		0,162	0,102	0,078	0,067
(3) Formigues	24,29	27,07		0,085	0,121	0,120
(4) Blanes	29,42	14,59	3,81		0,123	0,100
(5) Garraf	14,91	4,21	7,88	8,86		0,097
(6) L'Ametlla de Mar	20,69	3,98	10,39	18,13	5,00	
χ^2 5 % = 11,70	g.l. = 5					

TABLA 7.—Comparación de las frecuencias de homocigotos y heterocigotos observadas con las esperadas según Hardy-Weinberg para el locus Est-2 de *C. stellatus*. *Comparison between observed and expected frequencies of homocigotes and heterocigotes assuming Hardy-Weinberg equilibrium at the Est-2 locus of C. stellatus.*

	Homocigotos	Heterocigotos	χ^2
Cadaqués	34 (21,80)	27 (39,18)	10,61
Meda Xica	13 (9,71)	16 (19,29)	1,67
Formigues	18 (12,52)	18 (23,48)	3,67
Blanes	40 (29,94)	43 (54,07)	6,46
Garraf	40 (23,74)	27 (43,75)	17,24
L'Ametlla de Mar	36 (21,18)	27 (41,82)	15,96

Los valores situados entre paréntesis son los valores esperados.

Al realizar una prueba de χ^2 para las frecuencias génicas obtenidas se observa que no hay diferencias significativas entre las poblaciones (tabla 4).

En el sistema Est-4, el alelo más frecuente es el E₆, exceptuando la población de Cadaqués, donde el alelo con frecuencia más alta es el E₇ (tabla 5). Mediante una prueba de χ^2 entre las frecuencias génicas de las distintas poblaciones, se advierte que cada población difiere de las restantes excepto de la más próxima a ella. En las poblaciones de las islas Meda Xica y Formigues no se observan tales regularidades (tabla 6, diagonal inferior).

En cuanto a las frecuencias genotípicas, se observa un exceso de homocigotos en todas las poblaciones, respecto de los dos sistemas, aunque en las localidades de Meda Xica y Formigues las frecuencias genotípicas no difieren significativamente de las esperadas según el equilibrio Hardy-Weinberg para el sistema Est-2; se debe tener en cuenta que en estos dos casos el tamaño de la muestra es mucho más reducido (tablas 7 y 8).

En todas las pruebas se ha tomado el nivel de significación del 5 %.

Frecuencias génicas y genotípicas en C. depressus

En el sistema Est-4 se observa que el alelo E₆ es el más frecuente para todas las poblaciones estudiadas. Los alelos E₃ y E₈ se presentan con frecuencias muy bajas (tabla 9). También en esta especie y para el sistema citado existe un exceso de homocigotos que difiere significativamente del número esperado según Hardy-Weinberg (tabla 8).

De la prueba de χ^2 para las frecuencias génicas entre poblaciones, se observa que cada población difiere significativamente de las restantes, presentándose irregularidades en el caso de la Meda Xica y en las islas Formigues (tabla 10, diagonal inferior).

Distancias genéticas entre las distintas poblaciones de cada una de las especies C. stellatus y C. depressus

Interesa cuantificar de algún modo las diferencias que puedan existir entre dos poblaciones cualesquiera de una misma especie. Con este objeto se han ideado expresiones

TABLA 8.— Comparación de las frecuencias de homocigotos y heterocigotos observadas con las frecuencias esperadas según Hardy-Weinberg para el locus Est-4 de *C. stellatus* y *C. depressus* en las distintas poblaciones estudiadas. *Comparison between observed and expected frequencies of homocigotes and heterocigotes assuming Hardy-Weinberg equilibrium at the Est-4 locus of C. stellatus and C. depressus.*

	<i>C. stellatus</i>		<i>C. depressus</i>	
	Homocigotos	Heterocigotos	Homocigotos	Heterocigotos
Cadaqués	62 (21,7) $\chi^2 = 99,05$	38 (78,72)	56 (23,46) $\chi^2 = 59,50$	41 (73,50)
Meda Xica	55 (18,90) $\chi^2 = 85,71$	45 (82,10)	49 (23,82) $\chi^2 = 36,32$	43 (68,86)
Formigues	56 (15,17) $\chi^2 = 131,00$	20 (59,73)	52 (23,16) $\chi^2 = 48,81$	35 (63,74)
Blanes	56 (19,97) $\chi^2 = 83,128$	39 (76,15)	54 (24,36) $\chi^2 = 42,00$	45 (64,58)
Garraf	85 (25,72) $\chi^2 = 166,78$	57 (116,19)		
L'Ametlla de Mar	60 (18,12) $\chi^2 = 118,46$	39 (80,86)	52 (25,02) $\chi^2 = 40,35$	46 (74,72)

Los valores situados entre paréntesis son los valores esperados.

Al nivel del 5 % los valores observados difieren significativamente de los esperados en todas las poblaciones.

matemáticas que permitan calcular las diferencias entre dos poblaciones y expresar dicha diferencias mediante un número. Nosotros hemos aplicado la fórmula de PREVOSTI (1974), que tiene la ventaja de considerar al mismo tiempo las frecuencias en *r* loci con *s* alelos en cada locus. Dicha fórmula es la siguiente:

$$D = \frac{1}{2r} \sum_{i=1}^r \sum_{k=1}^{S_j} |P_{1jk} - P_{2jk}|$$

donde P_{1jk} es la frecuencia del alelo *k* en el locus *j* en la población 1, y P_{2jk} es la frecuencia del alelo *k* en el locus *j* en la población 2.

Para calcular la distancia genética entre

poblaciones de *C. stellatus* se han utilizado las frecuencias alélicas en el locus Est-4. En los resultados obtenidos se observa una seriación entre L'Ametlla de Mar y las restantes poblaciones, habiendo una excepción para la Meda Xica, donde se obtiene un valor que es el menor de la serie. De estos resultados no puede concluirse que exista una clara diferenciación entre las poblaciones, pues carecemos de una prueba estadística que nos indique qué diferencias son significativas y cuáles no; de todas formas la seriación obtenida es una indicación de diferenciación geográfica (tabla 6).

En la especie *C. depressus* se ha calculado la distancia genética a partir de las frecuencias génicas en el locus Est-4 (tabla 10).

TABLA 9. — Frecuencias génicas en el locus Est-4 en cinco poblaciones de *C. depressus*. *Genic frequencies at the Est-4 locus from five populations of C. depressus.*

		E ₃	E ₄	E ₅	E ₆	E ₇	E ₈
Cadaqués	(n = 97)	0,09	0,23	0,15	0,36	0,17	—
Meda Xica	(n = 92)	0,06	0,11	0,24	0,38	0,18	0,03
Formigues	(n = 87)	0,06	0,18	0,15	0,44	0,09	0,08
Blanes	(n = 99)	0,07	0,17	0,25	0,37	0,11	0,03
L'Ametlla de Mar	(n = 98)	0,06	0,13	0,14	0,41	0,17	0,09

n es el número de individuos analizados.

TABLA 10. — Los valores situados sobre la diagonal corresponden a las distancias entre las poblaciones de *C. depressus*. Los valores situados por debajo corresponden a la prueba de χ^2 para probar la homogeneidad de las poblaciones. *The values over the diagonal correspond to genetic distances between C. depressus populations; these distances have been calculated with regard to Est-4 locus. Values of homogeneity test between C. depressus populations are below the diagonal.*

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
(1) Cadaqués		0,150	0,160	0,140	0,140
(2) Meda Xica	28,32		0,180	0,080	0,160
(3) Formigues	25,39	12,06		0,130	0,090
(4) Blanes	15,17	10,07	10,57		0,160
(5) L'Ametlla de Mar	24,48	8,25	5,81	16,09	
χ^2 5 % = 11,70	g.l. = 5				

Índice de la diversidad génica en el locus Est-4 en las distintas poblaciones de C. stellatus y C. depressus

Al aplicar el índice de diversidad de SHANNON a las frecuencias alélicas del sistema Est-4 se observa que dicho índice aumenta ligeramente de norte a sur de forma regular. Las dos especies responden paralelamente. *C. depressus* presenta índices un poco más bajos que *C. stellatus*, y en esta especie se observa una irregularidad en la Meda Xica, donde la diversidad génica alcanza un valor superior al de las poblaciones siguientes (figura 3 y tabla 11).

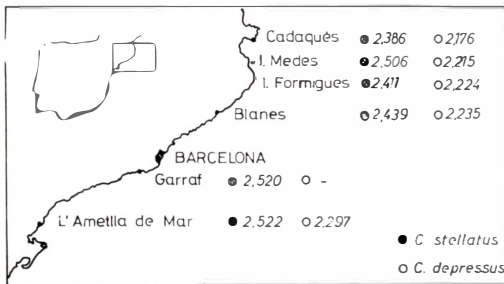


FIG. 3.—Índices de diversidad génica para el locus Est-4 en *C. stellatus* y *C. depressus* a lo largo de la costa catalana. — *Genic diversities at the Est-4 locus of C. stellatus and C. depressus along the Catalan coast.*

TABLA 11.—Índices de diversidad génica en el locus Est-4 de *C. stellatus* y *C. depressus*. *Genic diversities at the Est-4 locus of C. stellatus and C. depressus.*

	$d = -\sum P_i \ln P_i$	
	<i>C. stellatus</i>	<i>C. depressus</i>
Cadaqués	2,386	2,176
Meda Xica	2,506	2,215
Formigues	2,411	2,224
Blanes	2,439	2,235
Garraf	2,520	—
L'Ametlla de Mar	2,522	2,297

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

Las dos especies se hallan en todas las localidades muestreadas, aunque predomina *C. stellatus* en todas ellas. En Garraf *C. depressus* está escasamente representado. En L'Ametlla de Mar el tamaño medio de los individuos de *C. stellatus* (4 o 5 mm de diá-

metro) es menor que en las poblaciones restantes, donde alcanza hasta más de 1 cm. Según BARNES (1956) este tamaño se consigue a los cuatro años de edad. Se supone que esta reducción de tamaño se debe al tipo de sustrato, más fácilmente erosionable que en las otras localidades.

Las diferencias de isoenzimas que se observan en los individuos de cada una de las especies son una pruebas más de que *C. stellatus* y *C. depressus* son verdaderas especies.

Existe un exceso de homocigotos en las dos especies, debido a la autofecundación que, como BARNES & CRISP (1956) han demostrado, tiene lugar en estos organismos de manera facultativa con la reproducción cruzada.

Se ha encontrado variación alélica en tres de los cuatro loci detectados en *C. stellatus* y en los cuatro detectados en *C. depressus*. Estos resultados dan idea de la variabilidad que existe en las dos especies, lo cual está de acuerdo con la teoría de LEVINS (1968), según la cual los organismos sometidos a variaciones ambientales, incapaces de escoger su hábitat más adecuado y carentes de mecanismos homeostáticos, deben ser más polimórficos.

La aplicación de la prueba de χ^2 para valorar la diferencia entre poblaciones de *C. stellatus* para el sistema Est-4 indica la existencia de factores que tienden a diferenciar las poblaciones y de factores que tienden a uniformizarlas. Los factores que influyen en la diferenciación de las poblaciones son la selección y la deriva génica. Las diferencias locales encontradas en los índices de distancia genética y diversidad génica están en parte correlacionadas con la distancia geográfica, lo que induce a creer que la deriva no es el factor determinante de tal diferenciación. El factor que tendería a uniformizar las poblaciones es la migración en estado larvario; esta fase del desarrollo es pelágica y su duración es de seis semanas aproximadamente (MOORE & KINCHING, 1939). Durante este tiempo las larvas podrían alcanzar localidades cercanas a la de origen; así se explicaría el hecho de que cada población no difiera significativamente de la más próxima a ella.

En *C. depressus* los resultados pueden explicarse en el mismo sentido, aunque la

interpretación se hace más problemática porque la biología de esta especie es menos conocida; por ejemplo, no se tienen datos de la duración de su fase larvaria.

El aumento gradual del índice de diversidad génica de norte a sur, en ambas especies, podría atribuirse a una presión de selección diferencial sobre las distintas poblaciones. La mayor diversidad hacia el sur sería consecuencia de menor presión de selección, en el sentido de que los factores ambientales actuarían menos desfavorablemente

sobre los alelos del sistema Est-4 que hacia el norte. Aunque esta conclusión debe ser apoyada por posteriores análisis de poblaciones del resto de la costa mediterránea y de la costa atlántica para la especie *C. stellatus*, abonaría la hipótesis de que los polimorfismos enzimáticos no son selectivamente neutros.

Las poblaciones de la isla Meda Xica y de las islas Formigues se apartan de la tendencia lineal, por lo que sería interesante estudiarlas más detalladamente.

SUMMARY

ENZYME POLYMORPHISM IN POPULATIONS OF *Chthamalus stellatus* AND *C. depressus* (CRUSTACEA, CIRRIPIEDIA).

Esterase isozymes from *C. stellatus* and *C. depressus* populations of the Mediterranean were studied between October of 1972 and February of 1974.

Polymorphism has been found at three of the four recognized loci in *C. stellatus* and at all of the four loci in *C. depressus*.

The excess of homocygotes found in all the populations of the two species can be explained

in terms of self-fertilization, which is supposed to be usual in these species.

The differences between local populations, in terms of genetic distances and genic diversities, are correlated with the geographic distances. This suggests that genetic drift cannot be the main cause of the geographic differentiation.

The gradual increase of genic diversity from North to South, in both species, suggests that the selection pressures acting on Est-4 locus are locally different, and also that both species are under a similar pattern of selection.

BIBLIOGRAFÍA

- BARNES, H. — 1956. The growth rate of *Chthamalus stellatus* (Poli). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 35: 355-161.
- BARNES, H., & CRISP, D. J. — 1956. Evidence of self-fertilization in certain species of barnacles. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 35: 631-639.
- DOYLE, R. W. — 1972. Genetic variation in *Ophiomusium lymnii* (Echinodermata) populations in the deep sea. *Deep-Sea Research*, 19: 661-664.
- GOOCH, J. L., & SCHOPF, T. J. M. — 1971. Genetic variation in the marine ectoproct *Schizoporella errata*. *Biol. Bull.*, 141: 235-246.
- GOOCH, J. L.; SMITH, B. S., & KNUPP, D. — 1972. Regional survey of gene frequencies in the mud snail *Nassarius obsoletus*. *Biol. Bull.*, 142: 36-48.
- HARRIS, H. — 1966. Genetics of man. Enzyme polymorphism in man. *Proc. R. Soc. B.*, 164: 298-310.
- JOHNSON, F. M.; KANAPI, C. G.; RICHARDSON, R. H.; WHEELER, M. R., & STONE, W. S. — 1966. Studies in Genetics. *University of Texas Public.*, 6615: 517.
- KOEHN, R. K., & RASMUSSEN, D. I. — 1967. Polymorphic and monomorphic serum Esterase heterogeneity in catostomid fish populations. *Biochem. Genet.*, 1: 131-144.
- LEVINS, R. — 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- LEWONTIN, R. C., & HUBBY, J. L. — 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *D. pseudoobscura*. *Genetics*, 54: 595-609.
- LEWONTIN, R. C. — 1967. An estimate of average heterozygosity in man. *American J. Hum. Genet.*, 19: 681-685.
- LUSH, I. E. — 1966. *The biochemical genetics of vertebrates except Man*. North Holland Publishing Company, Amsterdam.
- MOORE, H., & KINCHING, J. A. — 1939. The biology of *Chthamalus stellatus* (Poli). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 23: 521-541.
- PREVOSTI, A. — 1974. La distancia genética entre las poblaciones. *Miscelánea Alcobé. Public. Univ. Barcelona*: 109-118.
- ROS, J. D.; CAMP, J.; OLIVELLA, I., & ZAVALA, M. — 1976. Comunidades bentónicas de sustrato duro del litoral NE español. I. Introducción; Antecedentes; Material y métodos. *Inm. y Ciencia*, 10-11: 13-45.
- VALLESPINÓS, F.; CAMPÀS, L.; POLO, L., & JUAN, E. — 1976. Comunidades bentónicas de sustrato duro del litoral NE español. II. Tipos de costa. Hidrografía y Bionomía. *Inm. y Ciencia*, 10-11: 47-74.
- WATTS, D. C. — 1968. Variation in enzyme structure and function: the guidelines of evolution. In: *Advances in comparative physiology and biochemistry*. (O. Lowenstein, ed.). Academic Press, New York.
- WILKINSON, J. H. — 1966. *Isozymes*. J. B. Lippincott, Philadelphia.

