



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

Programa de Estudios de Posgrado

HISTORIA DEMOGRÁFICA Y DIFERENCIACIÓN GENÉTICA DEL  
JUREL PEZ FUERTE, *Seriola rivoliana*, VALENCIENNES, 1833.

## T E S I S

Que para obtener el grado de

**Doctora en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación en Ecología)

P r e s e n t a

**Verónica Mendoza Portillo**

La Paz, Baja California Sur, julio de 2022.

## ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12 horas del día 13 del Mes de junio del 2022, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**"Historia demográfica y diferenciación genética del jurel pez fuerte, *Seriola rivoliana*, Valenciennes, 1833."**

Presentada por el alumno:

**Verónica Mendoza Portillo**

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Ecología**.

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

### LA COMISIÓN REVISORA



Dr. Francisco J. García de León  
Director de Tesis



Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez  
Co-Tutor de Tesis



Dr. Miguel A. del Río Portilla  
Co-Tutor de Tesis



Dr. David S. Portnoy  
Co-Tutor de Tesis



Dra. Sophie Von Der Heyden  
Co-Tutora de Tesis

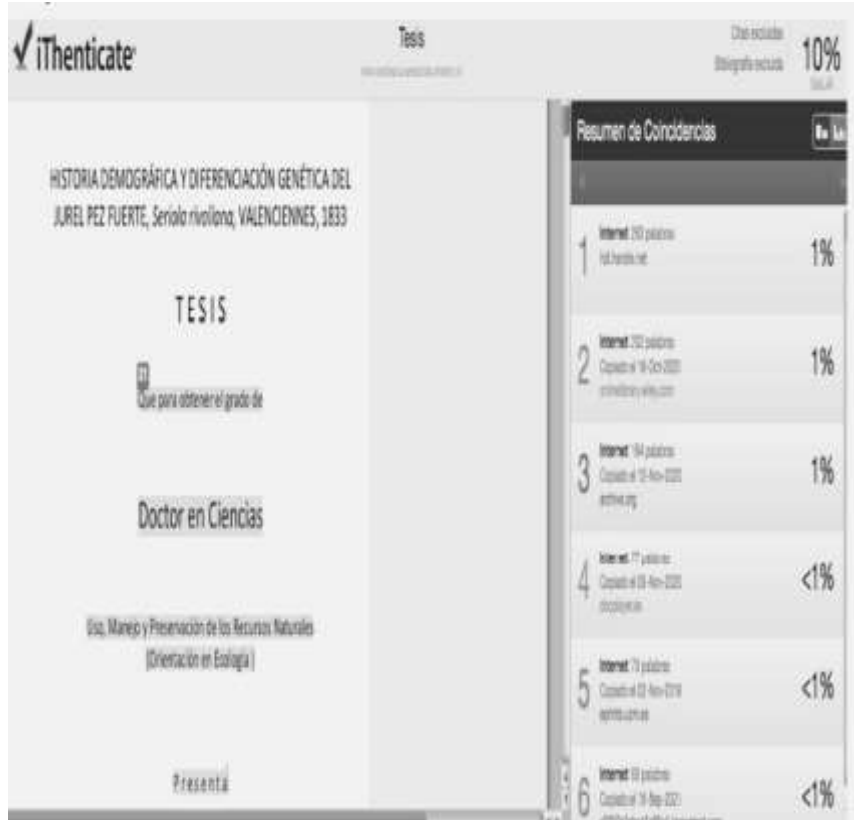


Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro,  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos

La Paz, Baja California Sur, a 17 de mayo de 2022.

Los miembros del comité de tesis de la estudiante VERÓNICA MENDOZA PORTILLO del Programa de Doctorado en el Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo.Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio: iThenticate
- Filtros utilizados:  
Exclusión de citas  
Exclusión de bibliografía
- Porcentajes de similitud:  
10%  
Se muestra captura de pantalla



Resumen de Coincidencias	
1	Internet 102 palabras 10/10/2021 1%
2	Internet 102 palabras Copiado el 16/04/2021 1%
3	Internet 94 palabras Copiado el 15/04/2021 1%
4	Internet 77 palabras Copiado el 08/04/2021 <1%
5	Internet 73 palabras Copiado el 02/04/2021 <1%
6	Internet 63 palabras Copiado el 16/04/2021 <1%

### Firmas del comité



Dr. Francisco J. García de León  
Co-Director de Tesis



Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez  
Co-Tutor de Tesis



Dr. Miguel A. del Rio Portilla  
Co-Tutor de Tesis



Dr. David S. Portnoy  
Co-Tutor de Tesis



Dra. Sophie Von Der Heyden  
Co-Tutora de Tesis

## **Conformación de Comités**

### **Comité Tutorial**

Dr. Francisco Javier García de León  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.  
Director de Tesis

Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.  
Co-Tutor de Tesis

Dr. Miguel Ángel del Río Portilla  
Centro de Investigación Científica y Educación Superior en Ensenada  
Co-Tutor de Tesis

Dra. Sophie Von der Heyden  
Stellenbosch University  
Co-Tutora de Tesis

Dr. David S. Portnoy  
Texas A&M University, Corpus Christi  
Co-Tutor de Tesis

### **Comité Revisor de Tesis**

Dr. Francisco Javier García de León  
Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez  
Dr. Miguel Ángel del Río Portilla  
Dra. Sophie von der Heyden  
Dr. David S. Portnoy

### **Jurado de Examen**

Dr. Francisco Javier García de León  
Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez  
Dr. Miguel Ángel del Río Portilla  
Dra. Sophie von der Heyden  
Dr. David S. Portnoy

### **Suplentes**

Dr. Pedro Cruz Hernández  
Dr. Juan Carlos Pérez Urbiola

## Resumen

El jurel *Seriola rivoliana* (Perciformes: Carangidae), es un pez pelágico que se distribuye en las zonas tropicales de todo el mundo. En la última década ha incrementado su importancia comercial pesquera, así como su producción en acuicultura. Los estudios sobre la diversidad genética de especies de importancia pesquera son valiosos tanto para la conservación como para la explotación racional. Con esta información ahora es posible identificar con precisión las poblaciones biológicamente relevantes y las relaciones demográficas entre sí. Sin embargo, para peces pelágicos con amplia distribución geográfica, grandes tamaños poblacionales y altas capacidades de dispersión, usualmente ha sido difícil detectar diferencias genéticas. En el presente estudio se emplea la combinación de conceptos y métodos de la genética de poblaciones a través de marcadores moleculares tipo ADN mitocondrial y ADN nuclear: SNP neutrales y SNPs bajo selección, así como herramientas oceanográficas que permitieron evaluar la influencia del ambiente marino para detectar sutiles diferencias genéticas en una especie pelágica. Aquí se reporta por primera vez la estructura genética de *S. rivoliana* bajo tres perspectivas espacio-temporales: 1) la descripción de la divergencia genética inter e intra-oceánica actual, 2) la diferenciación genética generada por las condiciones oceanográficas futuras y presión pesquera que pueden actuar como barreras contra el flujo genético y 3) la influencia de la migración sobre la divergencia de las poblaciones de *S. rivoliana* y de dos especies hermanas (*S. dumerili* y *S. lalandi*) a través de modelación de escenarios ancestrales.

**Palabras clave:** *Seriola rivoliana*, SNPs, Océano Pacífico, Océano Atlántico, genética del paisaje marino, presión pesquera.

**ORCID:**<https://orcid.org/0000-0002-5150-7552>



Vo. Bo.

Dr. Francisco Javier García de León  
Director de Tesis

## Summary

The almaco jack *Seriola rivoliana* (Perciformes: Carangidae), is a pelagic fish that is distributed in tropical areas around the world. In the last decade, its commercial fishing importance has increased, as well as its production in aquaculture. Studies on the genetic diversity of species of fishing importance are valuable for both conservation and rational exploitation. With this information it is now possible to accurately identify biologically relevant populations and their demographic relationships to one another. However, for pelagic fishes with wide geographic distribution, large population sizes and high dispersal capabilities, it has usually been difficult to detect genetic differences. In the present study, the combination of concepts and methods of population genetics are used through molecular markers such as mitochondrial DNA and nuclear DNA: neutral SNPs and SNPs under selection, as well as oceanographic tools that allow evaluating the influence of the marine environment to detect subtle genetic differences in a pelagic species. Here the genetic structure of *S. rivoliana* is reported for the first time under three space-time perspectives: 1) the description of the current inter- and intra-oceanic genetic divergence, 2) the genetic differentiation generated by future oceanographic conditions and fishing pressure that could act as barriers against gene flow and 3) the influence of migration on the divergence of the populations of *S. rivoliana* and two sister species (*S. dumerili* and *S. lalandi*) through modeling of ancestral scenarios.

**Key words:** *Seriola rivoliana*, SNPs, Pacific Ocean, Atlantic Ocean, seascape genetics, fishing pressure.

**ORCID:** <https://orcid.org/0000-0002-5150-7552>



Vo. Bo.  
Dr. Francisco Javier García de León  
Director de Tesis

## Dedicatoria

A mi familia por su apoyo incondicional.

A Graciela, por guiarme desde temprana edad al camino de los peces.

## Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para continuar mis estudios académicos (Beca No. 2018-000012-01NACF-06216, CVU: 631335).

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR) por las facilidades y apoyo antes y durante mi formación académica.

Al Dr. Francisco Javier García de León, mi Director de Tesis, quién me acompañó, asesoró y guió durante todo el proyecto, por sus grandes enseñanzas, disponibilidad para sus alumnos en cualquier momento. Por el apoyo académico y su amistad en las situaciones difíciles.

Al personal de la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del CIBNOR, la Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro, la Lic. Osvelia Ibarra Morales, la Lic. Leticia González Rubio, a Tania Verónica Núñez Valdez y el Ing. Horacio Sandoval Gómez, por el apoyo y disposición en todo momento.

Al Proyecto “Caracterización Genética del Jurel Pez Fuerte (*Seriola rivoliana* Valenciennes, 1833) en las Costas de La Península de Baja California” financiado por el Programa de Fomento a la Productividad Pesquera y Acuícola, Instituto Nacional de Pesca – Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (INAPESCA-SAGARPA) No. 2505161165.

Al Dr. Ricardo Vázquez Juárez encargado del Laboratorio de Bioinformática (CIBNOR), Dr. Dean A. Hendrickson (Texas University) y Dr. David Portnoy (Texas A&M University) por las facilidades en acceso de los servidores del CIBNOR y TACC, donde se realizaron la mayor parte de los análisis de este estudio.

Al Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez, Dr. Miguel Ángel Del Río Portilla, Dr. David Portnoy y Dra. Sophie Von Der Heyden, por sus recomendaciones, sugerencias y retroalimentación durante estos cuatro años para la mejora de este estudio.

A la Dra. Carolina Galván Tirado, por su apoyo técnico en la primera etapa de este proyecto.

A mis amigos del Laboratorio de Genética para la Conservación (GENCON): M. en C. Adonají M. Orozco Ruíz, M. en C. Karen B. García López, M. en C. Georgina Morales Flores, M. en C. Josué J. Martínez Noguez, Biol. José Luis Olivas, Biól. Antonio Arroyo, por las grandes pláticas y discusiones dentro y fuera del Laboratorio.

A todas las personas que se involucraron en algún momento en este proyecto.

¡Muchas gracias a todos!



<b>Contenido</b>	
<b>Resumen</b> .....	i
<b>Summary</b> .....	ii
<b>Dedicatoria</b> .....	iii
<b>Agradecimientos</b> .....	iv
<b>Contenido</b> .....	v
<b>Lista de figuras</b> .....	x
<b>Lista de tablas</b> .....	xiii
<b>Abreviaturas</b> .....	xiv
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>2. ANTECEDENTES</b> .....	3
2.1 Aspectos generales de <i>Seriola rivoliana</i> .....	3
2.2 Estudios genéticos en <i>Seriola</i> spp. ....	5
2.3 Marcadores genéticos.....	6
2.4 Diversidad y estructura genética.....	10
2.5 Procesos microevolutivos neutrales y selectivos.....	11
2.6 Genética del paisaje marino.....	12
2.7 Modelos de distribución potencial y Cambio Climático en especies marinas.....	14
2.8 Impacto pesquero .....	16
2.9 Historia demográfica de eventos de diversificación .....	17
<b>3. JUSTIFICACIÓN</b> .....	21
3.1 Importancia Científica .....	21
3.2 Importancia Tecnológica .....	21
<b>4. HIPÓTESIS</b> .....	22
<b>5. OBJETIVOS</b> .....	23
5.1 Objetivo general .....	23
5.2 Objetivos particulares .....	23
<b>6. MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	24
6.1 Muestreo y métodos moleculares .....	24
6.1.1 Muestreo .....	24
6.1.2 Extracción de ADN e identificación molecular .....	25
6.1.3 Secuencias de ADNmt .....	25
6.1.4 Caracterización de SNPs .....	25
6.1.5 Detección de <i>loci</i> candidatos a selección (atípicos) y anotación genética .....	27
6.2 Análisis genético poblacional actual de <i>Seriola rivoliana</i> : ADNmt y <i>loci</i> neutrales (objetivo 1) .....	28
6.2.1 Diversidad y diferenciación genética del ADNmt.....	28
6.2.2 Diversidad, diferenciación genética y conectividad de <i>loci</i> neutrales y nucleares.....	29
6.3 Genética del paisaje marino: cambios en la estructura genética de <i>Seriola rivoliana</i> con <i>loci</i> bajo selección ante escenarios de cambio climático y presión de pesca en el Océano Pacífico (objetivo 2).....	31
6.3.1 Diversidad y estructura genética actual de <i>loci</i> bajo selección.....	31
6.3.2 Escenarios de cambio climático futuro, presión pesquera y conectividad.....	32
6.3.2.1 Datos de ocurrencia .....	32
6.3.2.2 Variables oceanográficas.....	32

6.3.2.3 Modelos de distribución potencial .....	33
6.3.2.4 Presión de pesca.....	35
6.3.2.5 Conectividad.....	36
6.3.3 Cambios en la estructura y la diversidad genética ante escenarios de cambio climático futuros y presión de pesca .....	37
6.4 Historia demográfica de <i>Seriola rivoliana</i> y especies hermanas (objetivo 3).....	38
6.4.1 Alelos ancestrales.....	38
6.4.2 Árboles de especie y linajes de <i>Seriola rivoliana</i> .....	39
6.4.3 Espectro de frecuencias alélicas y modelos de divergencia .....	40
<b>7. RESULTADOS</b> .....	43
7.1 Muestreo y métodos moleculares .....	43
7.1.1 Secuencias ADNmt .....	43
7.1.2 Caracterización de SNPs .....	43
7.1.3 Detección de <i>loci</i> candidatos a selección (atípicos) y anotación genética .....	44
7.2 Análisis genético poblacional actual de <i>Seriola rivoliana</i> : ADNmt y <i>loci</i> neutrales (objetivo 1) .....	45
7.2.1 Diversidad y diferenciación genética del ADNmt.....	45
7.2.2 Diversidad, diferenciación genética y conectividad de <i>loci</i> neutrales .....	50
7.3 Genética del paisaje marino: cambios en la estructura genética de <i>Seriola rivoliana</i> con <i>loci</i> bajo selección ante escenarios de cambio climático y presión de pesca en el Océano Pacífico (objetivo 2).....	55
7.3.1 Diversidad y estructura genética actual de <i>loci</i> bajo selección.....	55
7.3.2 Escenarios de cambio climático futuro, presión pesquera y conectividad.....	59
7.3.2.1 Datos de ocurrencia .....	59
7.3.2.2 Variables oceanográficas.....	59
7.3.2.3 Modelos de distribución potencial .....	59
7.3.2.4 Presión pesquera.....	64
7.3.2.5 Conectividad.....	65
7.3.3 Cambios en la estructura y la diversidad genética ante escenarios de cambio climático y presión pesquera .....	67
7.4 Historia demográfica de <i>Seriola rivoliana</i> y especies hermanas (objetivo 3).....	68
7.4.1 Alelos ancestrales.....	68
7.4.2 Árboles de especie y linajes de <i>Seriola rivoliana</i> .....	68
7.4.3 Espectros de frecuencias alélicas y modelos de divergencia .....	69
<b>8. DISCUSIÓN</b> .....	73
8.1 Análisis genético poblacional actual de <i>Seriola rivoliana</i> : ADNmt y <i>loci</i> neutrales (objetivo 1) .....	73
8.1.1 Diferenciación genética al interior del Océano Pacífico .....	73
8.1.2 Diferenciación genética entre los océanos Atlántico y Pacífico .....	75
8.1.3 Diferenciación genética al interior del Océano Atlántico: .....	76
8.2 Genética del paisaje marino: cambios en la estructura genética de <i>Seriola rivoliana</i> con <i>loci</i> bajo selección ante escenarios de cambio climático y presión de pesca en el Océano Pacífico (objetivo 2).....	78
8.2.1 Diversidad y estructura genética actual de <i>loci</i> bajo selección .....	79
8.2.2 Escenarios de cambio climático futuro, presión pesquera y conectividad.....	82

8.2.3 Cambios en la estructura y diversidad genética ante escenarios de cambio climático futuros y presión de pesca .....	85
8.3 Historia demográfica de <i>Seriola rivoliana</i> y especies hermanas .....	87
8.4 Implicaciones para la acuicultura, la pesca, la gestión y la conservación.....	91
<b>9. CONCLUSIONES</b> .....	95
<b>10. LITERATURA CITADA</b> .....	97
<b>11. ANEXOS</b> .....	116
<b>Anexo A.</b> Localidades muestreadas de <i>Seriola rivoliana</i> y <i>S. dumerili</i> en los océanos Atlántico y Pacífico. Se muestran las coordenadas geográficas (Latitud, Longitud), número de individuos colectados (N) e individuos eliminados por filtros de calidad (M). .....	116
<b>Anexo B.</b> Secuencias del gen citocromo oxidasa subunidad I (COI) de <i>Seriola rivoliana</i> obtenidas de datos públicos del sistema BOLD (BIN BOLD: AAB9420). Acrónimos de localidades: Pacífico Oriental (EP), Pacífico Central (CPA), Pacífico Occidental (WPA), Atlántico Occidental (AT), Atlántico Oriental (EAT) y Océano Índico (IND). .....	118
<b>Anexo C.</b> Diagrama de dispersión del análisis discriminante de componentes principales (ADCP) con SNPs neutrales (a) y atípicos (b) para las localidades del Océano Atlántico. No se encontraron grupos genéticos bien definidos. ....	120
<b>Anexo D.</b> Información de los datos de ocurrencia de <i>Seriola rivoliana</i> obtenidos en este estudio (recolecta) y del Global Biodiversity Information Facility (GBIF) ubicado en el Océano Pacífico .....	121
<b>Anexo E.</b> Esquemas de modelos de divergencia de las cuatro poblaciones de <i>S. rivoliana</i> (BCS: Baja California Sur; EPA: Pacífico Oriental; CPA: Pacífico Central y ATL: Atlántico) y dos especies hermanas <i>S. lalandi</i> y <i>S. dumerili</i> , empleados en los análisis de demografía histórica. Las flechas en color azul denotan eventos de migración antigua, en verde contacto secundario, en amarillo migración contemporánea entre las poblaciones de <i>S. rivoliana</i> y en línea punteada se representa eventos de aislamiento.....	125
<b>Anexo F.</b> Anotaciones BLAST y ontología genética (GO) de 78 SNPs (basada en un conjunto de datos con 155 SNP <sub>ALL</sub> ) obtenidos del análisis Blast2GO. Se reporta la ubicación en el 'scaffold' del genoma de <i>Seriola rivoliana</i> (número de acceso de GenBank: GCA_002994505), el e-value, la similitud media, el número de ontología génica (OG) así como las principales funciones conocidas. En sombreado se representan los SNPs detectados por todos los métodos utilizados en la identificación de valores atípicos.....	126
<b>Anexo G.</b> Red de haplotipos TCS construido utilizando solo secuencias de gen mitocondrial COI generadas en este estudio. Los círculos representan los haplotipos y los colores indican las regiones oceánicas: Pacífico Oriental (EP1-EP5), Occidental (WPA), Central (CPA) y Atlántico Occidental (AT1-AT3). Las rayas verticales muestran pasos mutacionales, los cuadrados en línea punteada denotan los haplogrupos detectados. ....	140
<b>Anexo H.</b> Valores de P después de la corrección FDR en comparaciones de población por pares de la riqueza alélica ( $N_A$ ), la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) y el coeficiente de consanguinidad ( $G_{IS}$ ) calculados con la prueba de Wilcoxon. Poblaciones: Pacífico-1 (CPA y WPA), Pacífico-2 (EP2-EP5), Pacífico-3 (EP1) y Atlántico occidental (Atlántico). ....	141
<b>Anexo I.</b> Matriz de tasa de migración relativa de <i>S. rivoliana</i> entre localidades del Océano Pacífico (Oriental: EP1-EP5; Central: CPA) y el Océano Atlántico (AT1-AT3). En negrita se muestran valores altos ( $rm > 0.7$ ), todas las comparaciones fueron significativas después de la	

corrección FDR ( $P < 0.001$ ). Por encima de la diagonal, la dirección de la migración relativa es de norte a sur, mientras que por debajo de la diagonal es de sur a norte.....	141
<b>Anexo J.</b> (a) Diagramas de dispersión que muestran los grupos genéticos de tres conjuntos de datos de SNP atípicos ( $SNP_{MAX}$ , $SNP_{MIN}$ Y $SNP_{ALL}$ ) identificados por el análisis discriminante de componentes principales (ADCP) y (b) diagramas de barras de análisis de estructura jerárquica STRUCTURE. Se identificaron tres grupos: (1) Localidad Cabo San Lucas (CSL), (2) Localidades del Pacífico Oriental y (3) Localidad de Hawái (HAW) .....	142
<b>Anexo K.</b> (a) Valores P (corregidos por FDR) de comparaciones por pares de $H_e$ , $H_o$ y $G_{IS}$ bajo la prueba de Wilcoxon entre diferentes conjuntos de datos de <i>loci</i> atípicos ( $SNP_{MAX}$ , $SNP_{MIN}$ , y $SNP_{ALL}$ ) para la misma población y (b) entre poblaciones. Los números en negrita representan los valores significativos después de corrección por pruebas múltiples. ....	143
<b>Anexo L.</b> Valores pareados de $F_{ST}$ y $G''_{ST}$ entre 14 parches (por debajo de la diagonal) y valores de P (por encima de la diagonal) en diferentes escenarios: conjunto de datos empíricos actuales (a); aislamiento por distancia (b); presión de pesca (c); cambio climático para los años 2050 y 2100 (d y g RCP2.6; e y h RCP4.5; f e i RCP8.5). La sombra verde reporta los valores con significación estadística ( $P < 0.05$ después de la corrección FDR). Los números representan las poblaciones a las que pertenecen los parches: 1: Cabo San Lucas (CSL), 2: Pacífico Oriental (EPA) y 3: Hawái (HAW). ....	144
<b>Anexo M.</b> Valores medios de TSS y ROC para cada algoritmo de modelos de distribución potencial (MDP) ejecutado en el paquete <i>biomod2</i> . En negrita se representan los mejores rendimientos de los algoritmos. ....	149
<b>Anexo N.</b> Modelos de distribución espacial que representan la idoneidad del hábitat (gradiente de color morado) de <i>Seriola rivoliana</i> en el Océano Pacífico para la actualidad (a) y los años 2050 (b, d, f) y 2100 (c, e, g) bajo diferentes escenarios de cambio climático: modelo optimista RCP 2.6 (b y c), modelo estabilizador RCP4.5 (d, e) y modelo pesimista RCP8.5 (f y g).....	150
<b>Anexo Ñ.</b> Diagramas de dispersión que muestran los grupos genéticos identificados por el análisis discriminante de componentes principales (ADCP) para datos empíricos (escenario actual, a) y resultados demogenéticos simulados en CDMETAPOP bajo los escenarios de aislamiento por distancia (IBD, b), presión de pesca (c), proyecciones para los años 2050 (d, e, f) y 2100 (g, h, i) bajo diferentes escenarios de cambio climático: modelo optimista RCP2.6 (d, g), modelo estabilizador RCP4.5 (e, h) y modelo pesimista RCP8.5 (f, i). Izquierda: gráfico de las 2 primeras funciones discriminantes principales (FD), derecha: gráfico de la primera FD. ....	151
<b>Anexo O.</b> Cambios en la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) en diferentes escenarios simulados en CDMETAPOP en cada parche del Océano Pacífico. El * indica la diferencia significativa de $H_e$ respecto a los valores actuales. SE: San Evaristo, SC: San Carlos, CI: Isla Cerralvo, SIN: Sinaloa, CSL: Cabo San Lucas, HAW: Hawái, Jal: Jalisco, MICH: Michoacán, GRO: Guerrero, OAX: Oaxaca, PAN: Panamá, CR: Costa Rica, COL: Colombia, ECU: Ecuador.....	152
<b>Anexo P.</b> Prueba de Mantel (valores de correlación $R^2$ por debajo de la diagonal) y significación estadística (por encima de la diagonal) entre los valores de $G''_{ST}$ obtenidos en cada escenario modelado: actual (datos empíricos), aislamiento por distancia (IBD), proyecciones de cambio climático (modelo optimista RCP2.6, modelo estabilizador RCP4.5 y modelo pesimista RCP8.5) para los años 2050 y 2100. En rojo se muestran los valores significativos .....	153

<b>Anexo Q.</b> Intervalos de confianza (IC) del tiempo en generaciones y años (suponiendo 4 años como tiempo generacional) para cada evento de divergencia en el mejor modelo (modelo 8) simulado en el programa FSC2.....	154
<b>Anexo R.</b> Distancias genéticas de Kimura 2 parámetros (K2P) y desviación estándar (SD) entre especies del género <i>Seriola</i> consultadas en BOLD.....	155
<b>Anexo S.</b> Distancia de Kimura 2-parámetros (K2P) (por debajo de la diagonal) y desviación estándar (SD, por encima de la diagonal) entre cuatro haplogrupos (ver Fig. 10) de <i>S. rivoliiana</i> . La diagonal representa el promedio de distancia con otros haplogrupos. ....	156
<b>Anexo T.</b> Valores de salinidad (ppm) para el escenario actual y diferentes escenarios climáticos (RCP2.6: optimista, RCP4.5: estabilizador y RCP8.5: pesimista) para los años 2050 y 2100. El gradiente de color representa los valores de salinidad altos (rojo) y bajos (verde)..	103
<b>Anexo U.</b> Artículo Aceptado.-Genetic diversity and structure of circumtropical almaco jack, <i>Seriola rivoliiana</i> : tool for conservation and management. ....	104
<b>Anexo V.</b> Artículo Sometido.-Changes in structure and genetic diversity populations of a coastal pelagic fish ( <i>Seriola rivoliiana</i> ) through fishing pressure and climate change .....	118

## Lista de figuras

- Figura 1.** Jurel pez fuerte, *Seriola rivoliana*. Fuente: Wien, C. en Robertson y Allen, 2015. ....3
- Figura 2.** Distribución y probabilidad de ocurrencia relativa de *Seriola rivoliana*. Fuente: Kaschner, *et al.*, 2019 .....4
- Figura 3. a:** Procedimiento para la obtención de SNPs a partir de un fragmento de tejido de *S. rivoliana* por secuenciación de última generación (NGS). **b:** Comparación de la información genética recuperada por métodos asociados a sitios de restricción (RADseq) y SNPs atípicos (supuestamente bajo selección) respecto a la información de un genoma completo. Imágenes modificadas de Hoban *et al.*, (2016); Illumina, (2017) y Bayona-Vázquez *et al.*, (2019).....9
- Figura 4. a:** Esquema de los efectos cualitativos de las fuerzas genéticas neutrales modeladas sobre la densidad de las frecuencias alélicas relativas en las poblaciones 1 ( $x_1$ ) y 2( $x_2$ ). En **b** se presenta el escenario de divergencia y migración, dónde se muestra el tamaño efectivo de la población ancestral ( $N_A$ ) que diverge en dos poblaciones ( $N_1$  y  $N_2$ ) hace  $2N_A\tau$  generaciones; las poblaciones 1 y 2 tienen tamaño efectivo  $v_1N_A$  y  $v_2N_A$  respectivamente, en este caso la migración es simétrica por generación ( $m= M/2N_A$ ). En **c** se muestra el espectro de frecuencias alélicas (EFA) observados mientras que en **d** se muestra el EFA esperado proveniente de diferentes escenarios simulados donde se varían el tamaño efectivo de las poblaciones ( $v_1$  y  $v_2$ ), el tiempo ( $\tau$ ) y migración ( $m$ ). Imagen tomada de Gutenkunst *et al.*, (2009).....18
- Figura 5.** Modelos de simulaciones de historia demográfica: aislamiento (A), aislamiento y migración (AM), migración antigua (MA), contacto secundario (CS). Los tamaños poblacionales están representados por N (ancestral), N1 (población 1) y N2 (población 2). Las flechas indican migración ( $m$ ) de N1 a N2 y viceversa. Modificado de Rougeux *et al.* (2017).....19
- Figura 6.** Sitios de recolecta (puntos negros) empleados para el análisis genético de *Seriola rivoliana* y *S. dumerili* en los océanos Atlántico y Pacífico. Se muestran los grupos *a priori* (localidades, WPA: Pacífico Occidental, CPA: Pacífico Central, EP1-EP5: Pacífico Oriental, AT1-AT3: Atlántico Occidental) tomando como base la clasificación de ecorregiones marinas propuesta por Spalding *et al.*, 2007 (sombra gris).....24
- Figura 7.** Filogenia del género *Seriola* propuesta por Swart *et al.*, 2015.....39
- Figura 8.** Esquema representativo de los eventos de divergencia de las poblaciones de *S. rivoliana* (BCS: Baja California Sur; EPA: Pacífico Oriental; CPA: Pacífico Central y ATL: Atlántico) y de dos especies hermana: *S. dumerili* y *S. lalandi*. ....41
- Figura 9. a:** Frecuencias de especies de peces Actinopterygios identificadas por BLAST en 78 SNPs. **b:** Número de secuencias asociadas al componente celular, función molecular o procesos biológicos identificados en la ontogenia genética. ....45
- Figura 10.** Red de haplotipos del gen mitocondrial COI. Los círculos representan los haplotipos y los colores indican regiones oceánicas: Océano Índico (IND), Pacífico Occidental (WPA), Pacífico Central (CPA), Pacífico Oriental (EPA: EP1–EP5), Atlántico Occidental (WAT: AT1–AT3) y Atlántico Oriental (EAT). Las rayas verticales muestran pasos mutacionales y los cuadrados de líneas punteadas indican los haplogrupos detectados. ....48
- Figura 11.** Análisis de STRUCTURE jerárquico en tres rondas. Océanos Pacífico Oriental (EPA: EP1–EP5), Central (CPA), Occidental (WPA), y Atlántico Occidental (WAT: AT1–AT3). ....51
- Figura 12.** Grupos genéticos de individuos de jurel *S. rivoliana* del Pacífico Occidental (WPA) y Central (CPA), Pacífico Oriental (EPA: EP1–EP5) y Atlántico Occidental (WAT: AT1–AT3) obtenidos mediante análisis discriminante de componentes principales para el conjunto de

- datos neutrales. La gráfica en (a) representa las dos primeras funciones discriminantes (FD), mientras que (b) corresponde a la primera y tercera FD.....52
- Figura 13.** Mapa de localidades de muestreo (polígonos sombreados) de *Seriola rivoliana* distribuidas en el Pacífico Occidental (WPA), Pacífico Central (CPA), Pacífico Oriental (EPA: EP1–EP5), Atlántico Occidental (WAT: AT1–AT3), Atlántico Oriental (EAT) y Océano Índico (IND). Los puntos son datos de muestra de este estudio; los cuadrados representan datos de sistemas BOLD.....53
- Figura 14.** Red que muestra la intensidad y dirección (color y dirección de las flechas) de la migración relativa entre localidades en los océanos Pacífico (Pacífico Oriental: EP1-EP5; Pacífico Central: CPA) y Atlántico (AT1-AT3).....55
- Figura 15.** Sitios de recolecta (distribuidos en parches) de *Seriola rivoliana* obtenidas de GBIF (▲) y datos de recolecta (●). Los gráficos circulares indican el coeficiente de ancestría obtenidos por el análisis de agrupamiento en STRUCTURE, indicando cada color la población genética (K) a la que pertenece. ....56
- Figura 16.** Cambios en la idoneidad del hábitat de *S. rivoliana* bajo tres escenarios de cambio climático: modelo optimista RCP2.6 a, b; modelo estabilizador RCP4.5 c, d; modelo pesimista RCP8.5 e, f; para los años 2050 y 2100. Se muestran las áreas de expansión (azul), contracción (amarillo) y áreas donde no hay cambio en la distribución (rojo).....61
- Figura 17.** Mapa de presión de pesca que representa la media del esfuerzo de pesca en horas recopiladas en los años 2012 a 2017 en *Global Fishing Watch*. El gradiente de color muestra la intensidad de la pesca en el Océano Pacífico. ....64
- Figura 18.** Mapas de conectividad para escenarios actual (a), presión pesquera (b) y bajo tres escenarios de cambio climático: modelo optimista RCP2.6, modelo estabilizador RCP4.5 y modelo pesimista RCP8.5 para los años 2050 (c, e, g) y 2100 (d, f, h) utilizados para simulaciones en CDMETAPOP. El gradiente de color muestra la intensidad de la conectividad entre diferentes parches en el Océano Pacífico.....66
- Figura 19.** Árboles de especies estimados por SNAPP basados en 1,260 SNPs y graficados en DENSITREE. En color negro se representa el árbol de Máxima Credibilidad de Clado (MCC) con raíz en el punto medio. El árbol MCC incluye a todos los árboles (coloreados) del análisis (árboles azules los más comunes, los rojos los siguientes más comunes). Los nodos están etiquetados con probabilidades posteriores. Se grafica la relación entre las cuatro poblaciones de *S. rivoliana* (BCS: Baja California Sur; EPA: Pacífico Oriental; CPA: Pacífico Central y ATL: Atlántico) y dos especies hermanas *S. lalandi* y *S. dumerili*.....69
- Figura 20.** Espectro de frecuencia de alelos derivados (FAD) pareada entre las cuatro poblaciones de *S. rivoliana* (BCS: Baja California Sur; EPA: Pacífico Oriental; CPA: Pacífico Central y ATL: Atlántico) y dos especies hermanas *S. lalandi* y *S. dumerili*. La barra coloreada a la derecha representa el conteo de alelos derivados en una escala logarítmica que ocurre en una combinación de frecuencia  $xy$  en los paneles, cada celda representa el número de alelos que ocurren en la frecuencia  $x$  en la Población 1 (por debajo de la diagonal) y en la frecuencia  $y$  en la Población 2 (por arriba de la diagonal). En azul se muestra mayor frecuencia de alelos ancestrales, mientras que los colores cálidos indican mayor proporción de alelos derivados.....70
- Figura 21.** Esquema del modelo divergencia número 8 con mejor ajuste simulado en el programa FASTSIMCOAL2 (FSC2). Se muestra el contacto secundario entre la población de *S. rivoliana* en el Pacífico Central (CPA) con *S. lalandi*, migración antigua entre las poblaciones ancestrales de *S. rivoliana* del Pacífico Oriental con la del Atlántico (ATL) y la divergencia con

migración contemporánea de las poblaciones de *S. rivoliana* de Baja California Sur (BCS) y Pacífico Oriental (EPA).....72



## Lista de tablas

<b>Tabla 1.</b> Trece variables oceanográficas utilizadas para la identificación de <i>loci</i> atípicos a través del método de Asociación Genético-Ambiental (AGA) y como predictores para los Modelos de Distribución Potencial (MDP). Para cada variable se muestra el factor de inflación de la varianza (VIF) por subconjunto de datos: valores máximos, mínimos y medios, y porcentaje de contribución de cada variable en modelos de distribución espacial (SDM) actuales y futuros. El (*) indica las variables disponibles para proyecciones futuras.....	34
<b>Tabla 2.</b> Escenarios empleados para evaluar los modelos de conectividad (CIRCUITSCAPE) y las simulaciones demogenéticas (CDMETAPOP) entre los sitios de ocurrencia de <i>Seriola rivoliana</i> en el Océano Pacífico Oriental y Central. (*) El modelo de aislamiento por distancia (IBD) sólo se evaluó en las simulaciones demogenéticas como modelo nulo.....	36
<b>Tabla 3.</b> Modelos de divergencia histórica en cuatro poblaciones de <i>S. rivoliana</i> (BCS: Baja California Sur, EPA: Pacífico Oriental, CPA: Pacífico Central y ATL: Atlántico) y dos especies hermanas ( <i>S. lalandi</i> y <i>S. dumerili</i> ) simulados en el programa FASTSIMCOAL2 (FSC2).....	42
<b>Tabla 4.</b> Número de SNPs retenidos en cada paso de filtrado en VCFTOOLS y RAD_HAPLOTYPYER. Incluye el número de <i>loci</i> atípicos detectados por diferentes métodos. ....	43
<b>Tabla 5.</b> Sitios variables de haplotipos basados en secuencias COI de ADNmt. Localidades: Pacífico Oriental (EPA), Pacífico Central (CPA), Pacífico Occidental (WPA), Océano Índico (IND), Atlántico Oriental (EAT), Atlántico Occidental (WAT).....	46
<b>Tabla 6.</b> Diversidad genética del DNAmT por localidad. N: individuos totales, M: individuos eliminados, S: sitios segregados, H: haplotipos, Hd: diversidad haplotípica y $\pi$ : diversidad nucleotídica, $\pm$ : desviación estándar.....	47
<b>Tabla 7.</b> Análisis de AMOVA bajo tres modelos de estructura: por localidades en cuenca oceánica (1), por regiones oceánicas (2) y por poblaciones detectadas por métodos de agrupamiento (3). Los tres modelos se evaluaron con ADNmt (COI) y ADNn (SNP).....	49
<b>Tabla 8.</b> Diferenciación genética estimada por valores pareados de datos de $\phi_{ST}$ del ADNmt (abajo en la diagonal) y $F_{ST}$ del ADNn (arriba de la diagonal) entre localidades de los Océanos Pacífico (Occidental: WPA, Central: CPA y Oriental: EP1-EP5); Atlántico (Occidental: AT1-AT3 y Oriental: EAT) e Índico (IND). En negrita los valores significativos ( $P < 0.05$ ) después de la corrección FDR. ....	50
<b>Tabla 9.</b> Diversidad genética por población basada en <i>loci</i> neutrales: riqueza alélica rarificada ( $A_R$ ), heterocigosidad observada ( $H_o$ ) y esperada ( $H_e$ ) y coeficiente de consanguinidad ( $G_{IS}$ ). ....	54
<b>Tabla 10.</b> Medidas de diversidad genética en poblaciones genéticas para cada conjunto de datos de SNPs atípicos detectados. $A_R$ : Riqueza alélica (rarificada), heterocigosidad observada ( $H_o$ ) y esperada ( $H_e$ ), y coeficiente de consanguinidad ( $G_{IS}$ ).....	58
<b>Tabla 11.</b> Áreas (Km <sup>2</sup> ) de predicciones binarias de hábitat adecuado e inadecuado en las condiciones actuales y bajo tres escenarios de Cambio Climático: modelo optimista RCP2.6, modelo estabilizador RCP4.5 y modelo pesimista RCP8.5) para los años 2050 y 2100. ....	63
<b>Tabla 12.</b> Soporte de los modelos simulados en el programa FASTSIMCOAL2 (FSC2) evaluado a través del modelo de Akaike (AIC). El modelo con menor AIC (mejor ajuste) se muestra en negritas.....	71

## Abreviaturas

- ADN** Ácido Desoxirribonucleico, en este trabajo hace referencia a los marcadores moleculares de tipo mitocondrial (ADNmt) o nuclear (ADNn)
- BCS** Baja California Sur, hace referencia a la población del Pacífico Oriental (Pacífico-3) en las costas occidentales de la península
- CCG** Cambio Climático Global
- COI** Citocromo Oxidasa subunidad I
- CPA** Océano Pacífico Central (población y región oceánica)
- EFA** Espectro de Frecuencias Alélicas
- EFAM** Espectro de Frecuencias Alélicas Múltiples
- EFS** Espectro de Frecuencias de Sitio
- EPA** Océano Pacífico Oriental (población y región oceánica)
- FAD** Frecuencia de Alelos Derivados
- mda** Millones de años
- MCC** Máxima Credibilidad de Clado
- MCMC** Cadena de Markov Monte Carlo
- MDP** Modelos de Distribución Potencial
- NGS** Secuenciación de última generación (Next Generation Sequencing)
- RCP** Rutas Representativas de Concentración de gases de efecto invernadero
- SNP** Polimorfismos de un Sólo Nucleótido (Single Nucleotide Polymorphisms)

## 1. INTRODUCCIÓN

El jurel *Seriola rivoliana* (Perciformes: Carangidae), también conocido como pez fuerte o medregal limón, es un pez pelágico que se distribuye circumtropicalmente encontrándose en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico (Robertson y Allen, 2015). Presenta una distribución en bajas latitudes circundantes al ecuador (anfiecuatorial) prefiriendo aguas más cálidas en comparación con otras especies de *Seriola* (Swart *et al.*, 2015). Esta especie, al igual que otros miembros del género es apreciada en el mercado, vendiéndose en promedio en 10 USD por kg (Nakada, 2002). En la última década ha incrementado la importancia comercial pesquera y ha sido identificada como una especie con alto potencial en acuicultura debido a su rápido crecimiento, excelente calidad de carne y valor en el mercado internacional (Roo *et al.*, 2010, 2015; Sicuro y Luzzana, 2016).

Los estudios sobre la diversidad genética de las especies de importancia pesquera son valiosos tanto para la conservación como para la explotación racional. Con esta información ahora es posible identificar con precisión las poblaciones biológicamente relevantes y descifrar las huellas demográficas causadas por los cambios en el tamaño de la población o la dispersión (Araki y Schmid, 2010). Sin embargo, para peces pelágicos con amplias distribuciones geográficas, grandes tamaños poblacionales y altas capacidades de dispersión, comúnmente ha sido difícil detectar diferencias genéticas entre las poblaciones (Barth *et al.*, 2018). El uso combinado de los conceptos y métodos de la genética de poblaciones junto con la obtención de gran número de polimorfismos de un sólo nucleótido (SNPs) mediante las técnicas de secuenciación masiva, han demostrado ser eficientes herramientas para detectar sutiles diferencias genéticas en especies pelágicas tales como el atún (Albaina *et al.*, 2013; Barth *et al.*, 2018) y el bacalao (Poćwierz-Kotus *et al.*, 2015).

A pesar de la importancia pesquera del jurel, se han publicado pocos informes sobre la diversidad genética de *S. rivoliana* (Swart *et al.*, 2015; Šegvić-Bubić *et al.*, 2016). El jurel al igual que otras especies pelágicas utilizan rutas de migración dónde las condiciones son favorables para reproducción, crianza o búsqueda de alimento. En estos escenarios, existen factores intrínsecos de la especie (capacidad de dispersión, ciclos reproductivos, el tiempo de

crecimiento, etcétera) así como extrínsecos (condiciones oceanográficas, la modificación de hábitat, depredación y presiones antropogénicas) que son determinantes para generar diferencias genéticas entre poblaciones (García De León *et al.*, 2018). En este estudio se planteó analizar los factores que determinan la diversificación genética de *S. rivoliana* bajo tres perspectivas espaciotemporales: presente, futuro y pasado. (1) Bajo la perspectiva actual se planteó conocer cuántas poblaciones genéticas de jurel pez fuerte existen en los océanos Pacífico y Atlántico occidental y cuáles son los patrones de flujo genético entre esas poblaciones; (2) bajo el enfoque futuro, se propuso evaluar los impactos del cambio climático y presión pesquera en el patrón de distribución de la diversidad genética actual y futura de *S. rivoliana* a través de *loci* supuestamente adaptativos, para ello se evaluó la conectividad entre las poblaciones de jurel bajo escenarios óptimos y catastróficos de cambio climático y mapas de actividad pesquera a través de simulaciones demogenéticas. (3) Finalmente, se evaluó la divergencia histórica de las poblaciones de *S. rivoliana* y dos especies hermanas con distribución geográfica similar: *S. dumerili* y *S. lalandi*, bajo este enfoque, se modeló el efecto la migración bajo diferentes escenarios ancestrales basados en el espectro de frecuencias alélicas y eventos coalescentes a partir de datos actuales.

En el presente estudio se reporta por primera vez (en una escala geográfica amplia) información acerca de la variación genética de las poblaciones silvestres de esta especie, la cual puede contribuir con el diseño de estrategias de manejo y conservación de los recursos de germoplasma, y establecer programas de mejoramiento y trazabilidad del origen en los sistemas de cultivo. En particular, se pretende que los resultados generados en esta investigación ayuden al manejo de los recursos pesqueros al identificar el número de poblaciones (o stocks pesqueros) de *S. rivoliana* en ambientes naturales.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Aspectos generales de *Seriola rivoliana*

El jurel pez fuerte *Seriola rivoliana* (Perciformes: Carangidae, Fig. 1) es principalmente pelágico y epibentónico en aguas oceánicas, en ocasiones se le encuentra cerca de la costa y se le ha registrado dentro del rango de profundidad de 3-250 m (Robertson y Allen, 2015). En el Pacífico Oriental se conoce desde el sur de California (EE. UU.) hasta Perú (Robertson y Allen, 2015).



**Figura 1.** Jurel pez fuerte, *Seriola rivoliana*. Fuente: Wien, C. en Robertson y Allen, 2015.

*Seriola rivoliana* se distribuye por todas las aguas tropicales del mundo (Fig. 2), en el Atlántico Occidental se le encuentra desde Massachusetts a lo largo de los EE. UU., Bermudas, las Bahamas, pasando por el Golfo de México, Mar Caribe, a lo largo de América del Sur llegando hasta Buenos Aires, Argentina. En el Atlántico Oriental se le ha registrado en Portugal, en el Mediterráneo Occidental, a lo largo de África Occidental (Castriota *et al.*, 2002). En el Indo-Pacífico es conocido a lo largo de África oriental de Somalia a África del Sur, India, Indonesia, Filipinas, el sur de Japón, Australia y las islas de Hawái.



**Figura 2.** Distribución y probabilidad de ocurrencia relativa de *Seriola rivoliana*. Fuente: Kaschner, *et al.*, 2019

Los jureles no presentan dimorfismo sexual, la reproducción se lleva a cabo mediante fertilización externa en áreas geográficas donde machos y hembras se reúnen para liberar los productos sexuales. Aunque no ha sido estudiada en condiciones naturales, se ha observado en cautiverio que la temperatura influye en el desove y en el desarrollo de las larvas, siendo la temperatura óptima entre 22 y 24 °C (Blacio *et al.*, 2003, Pacheco-Carlon *et al.*, 2021). No obstante, hasta ahora no se conocen los sitios de desove para esta especie, ni la temporada de reproducción.

El jurel pez fuerte es una especie de nado rápido, dicha característica le ayuda a moverse a sitios lejanos para la obtención de alimentos o para búsqueda de potenciales sitios para el desove (Sicuro y Luzzana, 2016). Los huevos, larvas y alevines se encuentran en estuarios, arrecifes rocosos o coralinos hasta alcanzar la madurez sexual, posteriormente regresan a la columna de agua para migrar y aparearse, por lo que la dispersión a grandes distancias de los jureles es, aparentemente, en su estado adulto (Sicuro y Luzzana, 2016). La alimentación en estado adulto de *S. rivoliana* es carnívora siendo principalmente peces pequeños e invertebrados los que constituyen su dieta (Robertson y Allen, 2015).

Sicuro y Luzzana (2016) reportaron que la intensidad de luz, la temperatura, y la turbidez del agua son factores importantes para la depredación de *S. rivoliana* en etapa juvenil y larval, además la temperatura del agua influye en la salud de los peces, ya que la disminución de la

temperatura del agua de 22 a 18 °C puede causar inflamación del intestino y ocasionalmente la muerte. Prácticamente, los anteriores datos biológicos es lo único que se conoce de la especie.

Por otra parte, la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO, 2021), ha reportado que la producción acuícola mundial de *Seriola* supera las 150,000 toneladas (t) anuales. En las pesquerías de escama en México, los miembros del género *Seriola* se agrupan en la categoría de “jureles” (incluidas otras especies de la familia Carangidae) que, de acuerdo con CONAPESCA (2013), la producción es de 16,575 toneladas en peso vivo (6,819 t en el Pacífico y 9,756 t en el Golfo y Caribe), siendo el estado de Campeche el de mayor producción. Por su parte, la acuicultura comercial de jureles ha comenzado recientemente en todo el mundo (Roo *et al.*, 2014; Sicuro y Luzzana, 2016), particularmente en *S. rivoliana* se han implementado estrategias para su cultivo en Ecuador (Blacio *et al.*, 2003), Islas Canarias, España (Roo *et al.*, 2010, 2014) y recientemente en Hawái y México (Quiñones-Arreola *et al.*, 2015).

## 2.2 Estudios genéticos en *Seriola* spp.

El género *Seriola* lo conforman nueve especies descritas, Swart y colaboradores (2015) investigaron sus relaciones filogenéticas basándose en genes mitocondriales (Citocromo b) y nucleares (RAG1 y Rhod), a partir de este estudio se reconoce al género como un grupo monofilético, quedando *S. rivoliana* como especie hermana de *S. dumerili* y *S. hipos*. En dicho estudio se detectaron dos patrones de diversificación importantes, el primero corresponde a la divergencia entre las especies templadas (*S. lalandi* y *S. quinquerediata*) y las especies tropicales (*S. dumerili* y *S. rivoliana*) la cual ocurrió hace aproximadamente 21 millones de años (mda); y el segundo evento de divergencia separó dos especies pelágicas con amplia distribución (*S. rivoliana* y *S. dumerili*), que ocurrió entre 9 y 13 mda en las aguas del Indo-Pacífico. Cabe mencionar que la datación de la divergencia entre las especies de *Seriola* se realizó mediante el uso del registro fósil del género (55 mda) y el cierre del Istmo de Panamá (aproximadamente 3.2 mda), el cual se presume, jugó un papel importante en la especiación del género.

Por la importancia que han tenido algunas especies en la acuicultura, se han duplicado los esfuerzos para conocer aspectos genéticos en este género. El caso de *S. quinquerediata* y *S.*

*lalandi* (especies con mayor interés y producción acuícola mundial; Sicuro y Luzzana, 2016) han sido los más estudiados obteniéndose mapas de ligamiento genético para la identificación de genes comercialmente importantes (Ohara *et al.*, 2005). En *S. lalandi*, se ha estudiado aspectos de su validación taxonómica, así como la determinación genética de poblaciones naturales (Miller *et al.*, 2011; Swart *et al.*, 2016; Premachandra *et al.*, 2017). Para *S. dumerili* se secuenció el genoma completo y se caracterizó la expresión genética (Sarropoulou *et al.*, 2017); además se estudió la diversidad genética en diferentes localidades donde se distribuye la especie (Richardson y Gold, 1993; Gold y Richardson, 1998).

Los estudios genéticos en *S. rivoliana* son escasos, las únicas investigaciones que se han realizado son la caracterización del genoma mitocondrial de la especie (Chen *et al.*, 2016) y la evaluación de la diversidad genética de la región *D-loop* del ADN mitocondrial y el polimorfismo de seis *loci* microsatélites de una muestra de 11 individuos recolectados en el mar Mediterráneo y el océano Atlántico (Šegvić-Bubić *et al.*, 2016), sin embargo, debido al pequeño tamaño de muestra, no se obtuvieron inferencias sobre la estructura genética de la especie en esa región.

### **2.3 Marcadores genéticos**

Actualmente, los marcadores genéticos (o marcadores moleculares) son referidos como componente del ADN asociado a un gen o regiones no codificantes del genoma (nuclear o mitocondrial), cuyas diferentes variantes (alelos o haplotipos) difieren a nivel de ADN. Gracias a su capacidad de variación y su fácil detección, se usan como herramientas moleculares para diferentes fines; identificación de especies, estudios de variación genética y estructura poblacional en poblaciones naturales, comparación entre poblaciones silvestres y de criadero, evolución, así como evaluaciones demográficas históricas, entre otras aplicaciones (Khlestkina, 2014; Cuéllar-Pinzón *et al.*, 2016).

El ADN mitocondrial (ADNmt) se ha empleado principalmente para evaluar la estructura genética de las poblaciones, la divergencia así como eventos filogenéticos de los organismos ya que el ADNmt presenta una tasa de mutación más rápida que en el ADN nuclear (ADNn) y un tamaño de población efectivo más pequeño debido a la herencia materna del genoma



mitocondrial haploide (Wilson *et al.*, 1985). Entre los marcadores de ADNmt más empleados en peces destacan el gen ribosomal 16S, el citocromo b (cytb), la región control (loop-D) y el citocromo oxidasa c subunidad I (COI, Chauhan y Rajiv, 2010; Cuéllar-Pinzón *et al.*, 2016).

En cuanto al ADNn, se han evaluado desde genes como el gen de activación de recombinación 1 (RAG1) y rodopsina (Rhod, Swart *et al.*, 2015), marcadores neutrales como microsatélites (repeticiones en tándem de pequeños fragmentos de ADN), polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs, por sus siglas en inglés) e incluso el genoma completo (Chauhan y Rajiv, 2010; Tine *et al.*, 2014; Cuéllar-Pinzón *et al.*, 2016).

En el presente estudio se emplearon dos tipos de marcadores genéticos: COI del ADNmt y SNPs distribuidos en el ADNn. El COI es un fragmento de aproximadamente 655 pares de bases (pb) del citocromo oxidasa c subunidad I, este gen codifica parte de la enzima terminal de la cadena respiratoria de las mitocondria (Ward *et al.*, 2009). La variación intraespecífica de este gen es baja en comparación con la variación entre especies, es por ello que ha sido empleado para las identificaciones a nivel de especie de muchos grupos de animales tanto invertebrados como vertebrados (Ratnasingham y Hebert, 2007), por su efectividad se emplea en la campaña *Fish Barcode of Life* (parte de Barcode of Life Data Systems: BOLD), una colaboración de investigación internacional que genera una biblioteca de secuencias de ADN de peces facilitando la identificación de especies (Ward *et al.*, 2009).

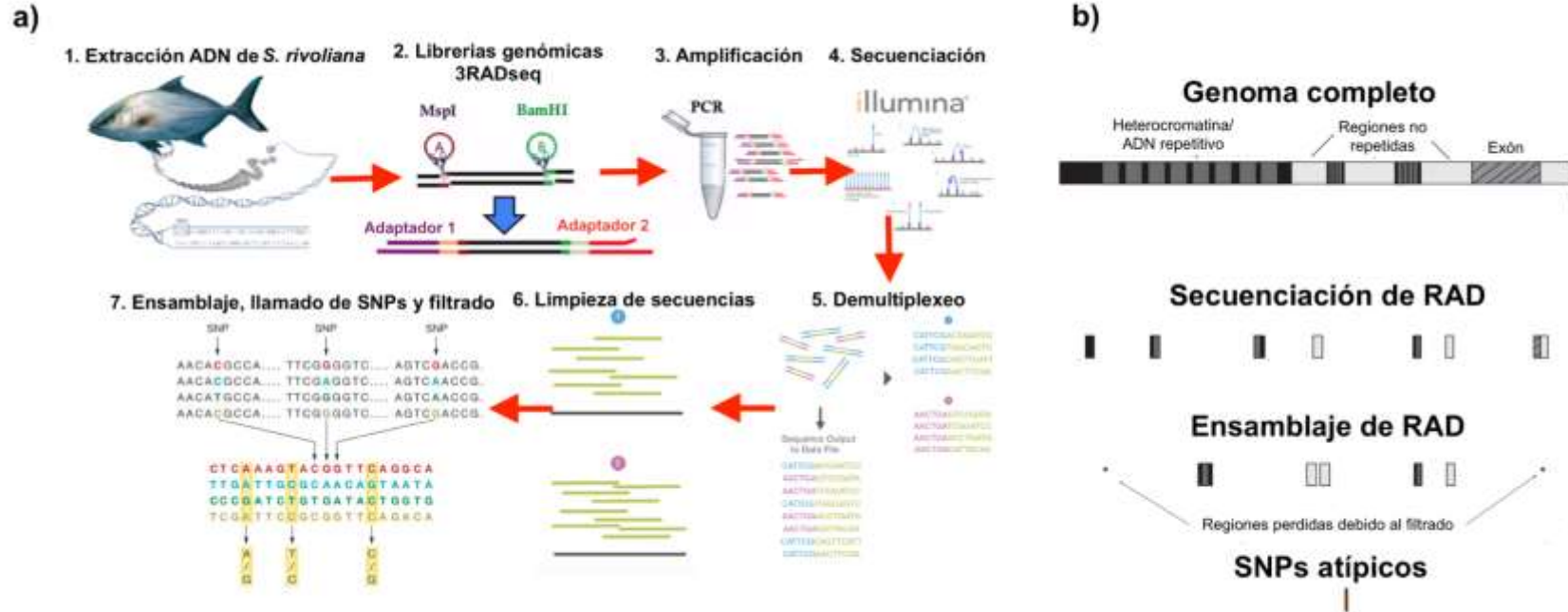
Los SNPs son variaciones de una base nitrogenada en el ADN que se distribuyen de manera heterogénea por todo el genoma ya que se encuentran tanto en las regiones codificantes (exones, intrones) como no codificantes por lo que se pueden detectar *loci* sujetos a selección; existen millones en el genoma, los que hace de ellos excelente marcadores para determinan la variabilidad genética de los individuos. Además muestran el modelo básico de evolución molecular de genética poblacional de un locus 2 alelos (Edwards *et al.*, 2007), lo cual facilita su estudio.

Los SNPs pueden ser obtenidos a través de técnicas basadas en secuenciación de última generación (NGS, por sus siglas en inglés). La NGS es una metodología de secuenciación en la cual miles de hebras de ADN pueden secuenciarse en paralelo, produciendo más rendimiento a menor costo (Levy y Myers, 2016), se diferencia de otros tipos de secuenciación (secuenciación Sanger, por ejemplo) porque se realiza la construcción de una librería genómica, la amplificación clonal de fragmentos de ADN y la secuenciación de dichos fragmentos (Fanning *et al.*, 2017). Bajo esta metodología se han desarrollado técnicas para optimizar el número de marcadores moleculares, una de ellas es la secuenciación de ADN asociada a sitios de restricción (RADseq, por sus siglas en inglés), la cual genera datos genómicos en especies en donde no hay un genoma de referencia disponible. Con esta técnica se hace un muestreo de todo el genoma, secuenciando miles de fragmentos de ADN localizados cerca de los sitios de corte de las enzimas de restricción, de tal manera que puedan reconocerse sitios variables en el genoma (Peterson *et al.*, 2012). Bayona-Vásquez y colaboradores (2019) reportaron una variante de la técnica RADseq, la cual submuestra el ADN empleando tres enzimas de restricción (3RADseq), en esta técnica el ADN genómico se digiere con dos enzimas de restricción de corte cohesivo, al ADN digerido se ligan adaptadores (para su identificación) los cuales se someten a PCR con cebadores específicos. En este paso, sólo uno de los adaptadores no está fosforilado por lo que impide que se formen dímeros, además se incorpora la tercera enzima de restricción, que se encarga de cortar los dímeros que se llegaron a formar por los otros adaptadores, reduciendo el número de quimeras. Posteriormente, se lleva a cabo la formación de librerías mediante ciclos reducidos de PCR, dichas librerías se forman al seleccionar por tamaño de los fragmentos, y posteriormente son secuenciadas en una plataforma de Illumina (Fig. 3a).

La detección de SNPs a partir de los resultados de la secuenciación se lleva a cabo a través de diversos programas, tales como STACKS (Catchen *et al.*, 2011, 2013) y DDOCENT (Puritz *et al.*, 2014), los cuales ha sido ampliamente usados. Ambos programas ensamblan grandes cantidades de secuencias de lectura corta de múltiples muestras, identifican y genotifican *loci* en un conjunto de individuos, ya sea *de novo* o en comparación con un genoma de referencia (Fig. 3b). STACKS lo realiza mediante un modelo estadístico de máxima verosimilitud, mientras que DDOCENT emplea inferencia bayesiana a través del programa FREEBAYES (Garrison y

Marth, 2012). A partir de los datos de secuencia de Illumina se logra recuperar miles de SNPs que son de utilidad para los análisis genéticos poblacionales (Figura 3a).

El uso de un gran número de SNPs ha demostrado ser eficiente debido a su forma de herencia y el modo de mutación, así como de su naturaleza neutral y bajo selección para identificar diferencias genéticas entre poblaciones (Albaina *et al.*, 2013; Barth *et al.*, 2017). A través de la identificación de *loci* bajo selección, se puede detectar, por ejemplo, si la diferenciación genética se encuentra asociada a las condiciones ambientales, es decir, si existe una correlación significativa entre la estructuración genética con variables ambientales tales como la salinidad y la temperatura del agua (Pócwierz-Kotus *et al.*, 2015).



**Figura 3. a:** Procedimiento para la obtención de SNPs a partir de un fragmento de tejido de *S. rivoliana* por secuenciación de última generación (NGS). **b:** Comparación de la información genética recuperada por métodos asociados a sitios de restricción (RADseq) y SNPs atípicos (supuestamente bajo selección) respecto a la información de un genoma completo. Imágenes modificadas de Hoban *et al.*, (2016); Illumina, (2017) y Bayona-Vázquez *et al.*, (2019).

## 2.4 Diversidad y estructura genética

La diversidad genética refiere a las variaciones de alelos y haplotipos heredables que ocurren entre los individuos de una población y entre las poblaciones dentro de una especie (Hamilton, 2009). En las poblaciones, la diversidad genética nuclear puede estimarse a través de tres parámetros: (1) la diversidad o riqueza alélica, representada por el número promedio de alelos por *locus*; (2) la heterocigosidad observada ( $H_o$ ) que refiere a la proporción de individuos que son heterocigotos en un locus particular y la esperada ( $H_e$ ) que corresponde a la proporción de heterocigotos esperados en la población bajo equilibrio de Hardy-Weinberg; y (3) la proporción de *loci* polimórficos (Hamilton, 2009; Waits y Storfer, 2015).

La estructura genética de una población es una propiedad intrínseca de una especie que puede ser analizada mediante la variación genética temporal y espacial, tanto del ADNmt como ADNn, con el fin de determinar el número y localización de poblaciones genéticamente diferentes. Cuando se evalúa esta propiedad se puede obtener información acerca de la dispersión, reproducción, así como la identificación de los límites de una población. Los estimadores que son más empleados para evaluar la estructura genética son los estadísticos F de Wright y los métodos de agrupamiento genético (Waits y Storfer, 2015). Los estadísticos F de Wright describen la partición de la diversidad genética entre individuos dentro de una subpoblación (I), entre subpoblaciones (S) y entre la población total (T), de tal modo que el  $F_{IS}$  mide la correlación entre los genes de los individuos y los de la subpoblación, el  $F_{IT}$  estima la correlación entre los genes de los individuos y la población total mientras que el  $F_{ST}$  calcula la diferenciación genética a nivel de subpoblación en relación con la población total. En poblaciones diploides, sus valores al equilibrio oscilan entre 0 (panmixia) y 1 (aislamiento genético completo) y mide la divergencia de frecuencia de alelos entre subpoblaciones (Hamilton, 2009; Shendure y Ji, 2008).

Los agrupamientos genéticos son métodos estadísticos que permiten determinar la estructura de la población y estiman la ascendencia genética sin el uso de poblaciones predefinidas, entre los más comunes se encuentran los métodos basados en modelos genético-poblacionales (MGP) y los métodos de análisis de datos exploratorios (ADE). En los MGP, el individuo es la unidad de análisis y el número de grupos genéticos distintos los cuales se infieren a partir de un conjunto

de frecuencias alélicas individuales mediante la estimación de la ascendencia genética de poblaciones ancestrales a través de algoritmos matemáticos complejos como Inferencia Bayesiana y cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC, Waits y Storfer, 2015; François y Waits, 2015), los métodos MGP más empleados para la detección de la estructura genética son STRUCTURE (Pritchard *et al.*, 2000), BAPS (Corander *et al.*, 2005) y TESS (Caye *et al.*, 2016). En comparación con los métodos MGP, los ADE no formulan hipótesis sobre procesos biológicos que promueven estructura genética en las poblaciones, además no requieren de algoritmos matemáticos complejos. Los ADE son análisis multivariados que resumen los conjuntos de datos de los genotipos en términos de un número reducido de componentes o variables que representan la mayor varianza de los datos (François y Waits, 2015). Los métodos más representativos de ADE son los análisis de componentes principales (ACP, Jolliffe, 1986) y el análisis discriminante de componentes principales (ADCP; Jombart *et al.*, 2010).

## **2.5 Procesos microevolutivos neutrales y selectivos**

La variación genética del ADN está influenciada por fuerzas evolutivas tales como: sistemas de reproducción, mutación, flujo genético, deriva genética y selección (Hedrick, 2011). Los sistemas de reproducción crean desviaciones de las frecuencias de genotipo esperadas por Hardy-Weinberg, ya que el apareamiento selectivo (o apareamiento no aleatorio) puede efectuarse entre individuos genéticamente similares (por ejemplo, entre individuos consanguíneos) promoviendo mayor homocigosidad mientras que la reproducción entre individuos genéticamente diferentes generan mayor heterogeneidad en la población. La mutación es el proceso que genera nuevas variantes genéticas o alelos debido a errores en la replicación del ADN o a través de eventos azarosos; el flujo genético es el resultado de la migración causada por la capacidad de dispersión y reproducción posterior de los individuos, durante este proceso se lleva a cabo el movimiento de los alelos entre poblaciones, por lo que a mayor flujo genético las poblaciones tienden a ser más similares genéticamente. Por otra parte la deriva genética es el cambio en las frecuencias de los alelos de manera aleatoria de generación en generación, la deriva genética se ve afectada por el tamaño poblacional efectivo ( $N_e$ ), el cual se refiere al número de individuos reproductores y su éxito reproductivo. A la mutación, flujo genético y deriva genética se le conocen como procesos microevolutivos neutrales porque no interviene la

selección natural. Por otra parte, la selección impacta en la variación genética del valor selectivo de algún carácter al aumentar las frecuencias de los alelos que son favorables en un ambiente particular y disminuir las frecuencias de los alelos que son menos favorables en ese ambiente (Hedrick, 2011; Waits y Storfer, 2015).

## 2.6 Genética del paisaje marino

La incorporación de información ambiental en un marco de genética poblacional es esencial para identificar los factores que influyen en la estructura genética de las poblaciones y la adaptación local de los organismos vivos (Manel *et al.*, 2003; Manel y Segelbacher, 2009). La genética del paisaje es una disciplina de reciente desarrollo que tiene como objetivo describir, analizar y explicar la forma en que interactúan características del paisaje y aspectos de estructura y variabilidad genética en individuos y poblaciones de especies de flora y fauna (Manel *et al.*, 2003). Particularmente, los estudios que se enfocan en especies marinas son referidos como genética del paisaje marino (Selkoe *et al.*, 2008; Riginos *et al.*, 2016; Selkoe *et al.*, 2016). En organismos marinos no es frecuente observar una diferenciación genética poblacional significativa, la cual ha sido asociada principalmente a la alta capacidad de dispersión y a la falta de barreras geográficas evidentes (Barth *et al.*, 2017; Pérez-Portela *et al.*, 2018). Sin embargo, cuando se incorpora la variación ambiental, se descubren patrones y gradientes de variación genética a lo largo de corrientes oceánicas, diferencial térmico o de salinidad (Selkoe *et al.*, 2016).

Los estudios de genética del paisaje constan básicamente de tres etapas: la primera corresponde a la medición de la variación genética, la cual es de importancia para poder cuantificar los procesos microevolutivos que ocurren en las poblaciones de interés, en este paso se describe la composición genética de los individuos muestreados en el espacio. La segunda etapa se refiere a la cuantificación de la heterogeneidad del paisaje, en donde se capturan aquellas variables que componen al paisaje y son determinantes para la estructura genética de la especie de interés. La tercera etapa incluye la correlación estadística de la heterogeneidad del paisaje y la variación genética, de modo que se pruebe de forma explícita y cuantitativa las relaciones genético-paisajísticas (Balkenhol *et al.* 2016; Wagner y Fortin, 2015).

Para la caracterización del paisaje marino se debe considerar los atributos ambientales y ecológicos dónde se encuentran ubicadas las poblaciones, así como la configuración del hábitat y la capacidad de dispersión o migración de los individuos entre los parches del hábitat. La heterogeneidad del paisaje marino se cuantifica por medio de variables oceanográficas que en principio podrían limitar el flujo genético de las especies. La escala espacial y temporal de los datos de muestreo debe constar de dos aspectos, el tamaño del área (extensión) y la resolución del muestreo (grano) (Riginos *et al.*, 2016). Trabajos como los de White *et al.* (2010), Benestan *et al.* (2016), Henriques *et al.* (2016), Diopere *et al.* (2018) y García-De León *et al.* (2018), han mostrado que las principales variables que afectan la estructura genética de especies pelágicas son la temperatura, la salinidad, las corrientes oceánicas y la disposición de nutrientes.

La integración de modelos estadísticos son clave para relacionar aspectos biológicos (en este caso la variación genética) y físicoquímicos (características del paisaje). Sin embargo, la importancia de considerar adicionalmente las respuestas demográficas (crecimiento, movimiento, reproducción, mortalidad, etc.) con las condiciones ambientales locales en los estudios de genética del paisaje se ha vuelto más evidente a través de modelos que simulan cambios en los genotipos a lo largo del tiempo tomando en cuenta información demográfica (demogenético) de individuos ubicados en parches (sitios geográficos) en paisajes heterogéneos (por ejemplo, superficies de resistencia o gradientes ambientales), luego, incorporar procesos genéticos (microevolutivos) como el flujo de genes, la deriva, la mutación y los cuellos de botella o reducción de  $N_e$  a partir de información genética empírica o parametrizada (Landguth *et al.*, 2017; Landguth *et al.*, 2020). Un ejemplo de estos métodos es CDMETAPOP (Landguth *et al.*, 2017), un programa demogenético que emplea información de las frecuencias alélicas, factores de paisaje (terrestre o acuático) y dinámicas de población para simular cambios en los genotipos neutrales y/o bajo selección a través del tiempo, útil para detectar asociaciones genotipo-ambiente y optimizar la investigación de conservación a largo plazo.

*Seriola rivoliana* con una distribución anfi ecuatorial, otorga la oportunidad ideal para aplicar la metodología del paisaje genético marino para indagar cómo serán los cambios en la diversidad y



composición genética espacial ante el cambio climático futuro y evaluar cómo la actividad pesquera influye en la conectividad de sus poblaciones a través de simulaciones demogénicas.

## **2.7 Modelos de distribución potencial y Cambio Climático en especies marinas**

Una de las principales aplicaciones que brindan los modelos de distribución potencial (MDP) de especies es la capacidad de determinar sitios adecuados ante los impactos del cambio climático futuro en la distribución de especies (Melo-Merino *et al.*, 2020). La aplicación de estos modelos en especies marinas se ha vuelto más populares en los últimos años ante la disponibilidad de información satelital y oceanográfica.

Los MDP se basan en la teoría de nicho ecológico, en el que los rangos de distribución de las especies dependen de la presencia de condiciones ambientales abióticas (*A*), bajo las cuales la especie puede establecerse, sobrevivir y reproducirse (nicho fundamental); el entorno biótico (*B*) determinado por la presencia de interacciones entre especies (nicho realizado), y el área a la que pueden acceder las especies a través de su capacidad de movimiento o dispersión (*M*; Soberón y Peterson, 2005). Los rangos geográficos de las especies son el resultado de las interacciones dinámicas de esos tres factores (*A*, *B*, *M*) sin embargo, la mayoría de los modelos se han restringido a representaciones de *A* debido a la complejidad de las interacciones de las especies y el ambiente (Melo-Merino *et al.*, 2020).

El cambio climático global a través de las emisiones de gases de efecto invernadero provoca varias modificaciones de los procesos fisicoquímicos en los ecosistemas marinos. Estos cambios incluyen el aumento de la temperatura del mar, los cambios en la concentración de oxígeno disuelto y la disminución del pH del océano (Bahri *et al.*, 2018; IPCC, 2007). Las simulaciones basadas en modelos desarrollados para construir escenarios futuros de las condiciones climáticas se han utilizado como indicadores para comprender el impacto de los cambios climáticos en fenómenos tales como la adaptación y la vulnerabilidad (Cheung *et al.*, 2009). Las más empleadas son las rutas representativas de concentración (RCP) de gases de efecto invernadero, las cuales simulan condiciones climáticas bajo diferentes escenarios. El optimista (RCP2.6) donde se esperan niveles muy bajos de concentración de gases de efecto invernadero

a fines del siglo XXI, los estabilizadores (RCP4.5 y RCP6.0), en los que los niveles son constantes, y el pesimista (RCP8.5) que simula un escenario de emisiones crecientes en el tiempo (Moss *et al.*, 2010).

En los ecosistemas marinos, los factores ambientales como la salinidad y la temperatura pueden actuar como agentes selectivos que, en el caso de los peces teleósteos, pueden desencadenar ajustes en el fitness (valor adaptativo) en caracteres conductuales, fisiológicos y moleculares para hacer frente a los cambios ambientales (Dalongeville *et al.*, 2018; Poloczanska *et al.*, 2016; Selkoe *et al.* 2016). En general, las especies deben responder a diferentes desafíos ambientales a través de respuestas que se reflejan en cambios fenotípicos y fisiológicos que les permitan avanzar hacia condiciones más adecuadas para su supervivencia, por ejemplo hacia latitudes más altas o aguas más profundas, alterando por ejemplo la mortalidad, el crecimiento, tasas de reproducción o ajustando su productividad e interacciones en la red alimentaria en los ecosistemas (Pinsky *et al.*, 2013; Poloczanska *et al.*, 2013, 2016; Pörtner y Peck, 2010). Cualquier respuesta a cambios ambientales involucra procesos microevolutivos, los cuales son importantes para una comprensión más completa de la variación genética y el potencial evolutivo de las poblaciones (Bernatchez, 2016; Davis *et al.*, 2005) y su manejo contemporáneo y futuro (Nielsen *et al.*, 2021).

Las proyecciones del cambio climático son inciertas, particularmente en latitudes más altas, así como en los extremos tropicales (por ejemplo, frente a Baja California y Ecuador). Los ecosistemas marinos también están estrechamente relacionados con la degradación de los ambientes costeros que surgen del uso del hábitat para acuicultura, turismo, urbanización, contaminación, escorrentía de tierras urbanas y agrícolas y gestión pesquera deficiente (FAO, 2018). Dados los altos niveles de incertidumbre, la evaluación de las respuestas de las especies frente a los cambios climáticos en el Pacífico Centro-Oriental es poco conocida (Poloczanska *et al.*, 2016), por lo que es de gran importancia evaluar los impactos del cambio climático en los patrones de distribución del jurel pez fuerte a través de MDP, probando escenarios óptimos y catastróficos de cambio climático.

## 2.8 Impacto pesquero

El jurel (*Seriola rivoliana*) es una especie con alto potencial de diversificación acuícola (Roo *et al.*, 2010, 2014) y, al no ser una especie objetivo en la pesquería, no existe información precisa sobre el grado de explotación. En muchos países las estadísticas pesqueras se reportan de forma genérica como “jureles”, en la cual se incluyen miembros de otros géneros correspondientes a la familia Carangidae (CONAPESCA, 2021; FAO, 2021).

En el Océano Pacífico, la FAO ha reconocido el Pacífico Centro-Este y el Pacífico Sudeste como las principales áreas de pesca (FAO, 2015). El Pacífico Centro-Oriental es considerado como zona de alta productividad y desde el 2018 se reportaron más de 3 000 t de captura (FAO, 2021). Sin embargo, las proyecciones del cambio climático de estas regiones pueden afectar negativamente la biomasa de los recursos explotados (Möllmann *et al.*, 2021; Ovenden *et al.*, 2015; Pinsky y Palumbi, 2014; Pecl *et al.*, 2017). Los modelos futuros predicen que, para muchas regiones, el potencial máximo de captura en las zonas económicas exclusivas disminuirá entre un 2.8 y un 12.1 % para 2050, lo que afectará la seguridad alimentaria en los próximos años (Costello *et al.*, 2020; FAO, 2018).

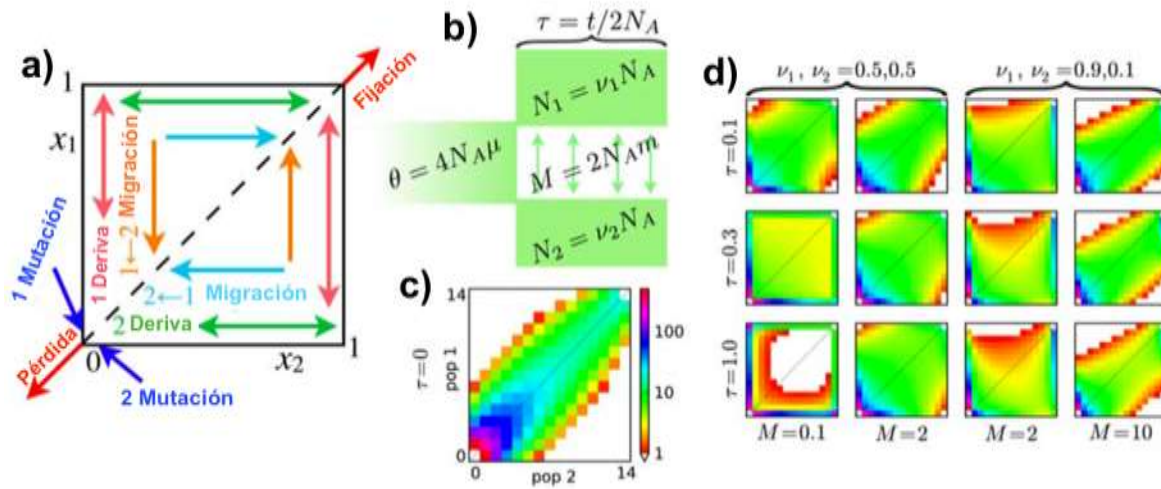
Aunado al cambio climático, la pesca ilegal y la sobrepesca son actividades que cada vez más impacta a las poblaciones naturales, de acuerdo con la FAO (2018), cada año se capturan poco más de 90 millones de toneladas de pescado en todo el mundo, además un tercio de las pesquerías del mundo están sobreexplotadas y alrededor del 60% se encuentran a su máxima capacidad (GFW, 2021). En años pasados era difícil tener acceso a la información de pesca mundial, sin embargo, el proyecto *Global Fishing Watch* (GFW) emplea tecnología satelital e inteligencia artificial para recopilar y sintetizar información de la flota pesquera mundial en tiempo real, que posteriormente se dispone como datos públicos depositados en <https://globalfishingwatch.org/>. Con los datos de pesquería actualizados, se puede evaluar el impacto de la sobrepesca en las poblaciones naturales y con ello la reducción o extirpación local de poblaciones que pueden modificar los patrones de migración y las distribuciones geográfica (patrones de conectividad), todos estos fenómenos también afectan la estructura genética de las poblaciones de varias maneras por ejemplo, cuellos de botella o reducción de la variación

genética por disminuciones del tamaño efectivo poblacional que genera aumento de la deriva genética, endogamia, barridos selectivos, etcétera.

Al no haber estadísticas pesqueras específicas para *S. rivoliana*, los datos de pesquería mundial ofrecen una alternativa para evaluar cómo la actividad pesquera puede influenciar los patrones de conectividad de las poblaciones del jurel y las posibles consecuencias en la diversidad y estructura genética de sus poblaciones.

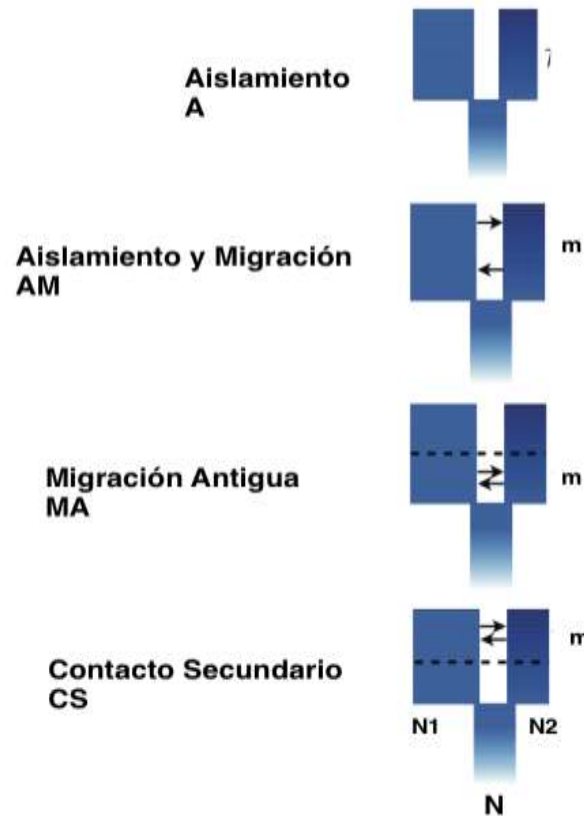
## 2.9 Historia demográfica de eventos de diversificación

La reconstrucción de la historia de las especies y sus poblaciones es importante para analizar el impacto de eventos históricos sobre el proceso de diferenciación genética de las poblaciones (Hohenlohe *et al.*, 2018). En estos estudios se puede integrar los efectos del tamaño efectivo de la población, el tiempo de divergencia y la migración entre poblaciones (Tine *et al.*, 2014; Rougeux *et al.*, 2017). Uno de los métodos más empleados para seguir los cambios demográficos es el espectro de frecuencias alélicas (EFA, Fig. 4) de poblaciones múltiples que corresponde a la distribución conjunta de frecuencias alélicas a través de variantes bi-alélicas. Para ello, los sitios polimórficos se comparan con una secuencia de referencia de un grupo hermano para identificar los alelos ancestrales y los alelos derivados (Gutenkunst *et al.*, 2009). El EFA se construye a partir de una matriz de  $P$  dimensiones, siendo  $P$  cada población que contiene información de una región genética secuenciada para varios individuos. Cada entrada de esta matriz registra el número de polimorfismos bi-alélicos en los que se encontró el alelo derivado en las muestras de cada población. El EFA es un resumen completo de los datos, pues emplea estadísticas comúnmente utilizadas para la inferencia genética poblacional, tal como  $F_{ST}$  y la distancia  $D$  de Tajima (Fig. 4a, Gutenkunst *et al.*, 2009).



**Figura 4.** **a:** Esquema de los efectos cualitativos de las fuerzas genéticas neutras modeladas sobre la densidad de las frecuencias alélicas relativas en las poblaciones 1 ( $x_1$ ) y 2 ( $x_2$ ). En **b** se presenta el escenario de divergencia y migración, dónde se muestra el tamaño efectivo de la población ancestral ( $N_A$ ) que diverge en dos poblaciones ( $N_1$  y  $N_2$ ) hace  $2N_A\tau$  generaciones; las poblaciones 1 y 2 tienen tamaño efectivo  $\nu_1N_A$  y  $\nu_2N_A$  respectivamente, en este caso la migración es simétrica por generación ( $m = M/2N_A$ ). En **c** se muestra el espectro de frecuencias alélicas (EFA) observados mientras que en **d** se muestra el EFA esperado proveniente de diferentes escenarios simulados donde se varían el tamaño efectivo de las poblaciones ( $\nu_1$  y  $\nu_2$ ), el tiempo ( $\tau$ ) y migración ( $m$ ). Imagen tomada de Gutenkunst *et al.*, (2009).

Al hacer variar los diferentes parámetros del modelo tales como tiempo en que ocurren las divergencias, el tamaño efectivo de población o la tasa de migración (ver Fig. 4b) se obtienen diferentes resultados en el EFA (Fig. 4d), los cuales se comparan cualitativamente buscando el EFA simulado más parecido al EFA de los datos empíricos (Fig. 4c); y cuantitativamente mediante la elección de los modelos simulados a partir de la teoría estadística estándar, como la prueba de razón de verosimilitud anidada o los criterios de información, como los criterios de información Bayesiana o de Akaike (AIC). El EFA se puede ajustar a varios escenarios de historia demográfica que generan divergencias poblacionales, por ejemplo, a uno que corresponde al aislamiento estricto (A), dónde después de la divergencia no hubo intercambio genético entre las poblaciones divergentes; o haciendo variar el flujo genético, se simula el aislamiento con migración (AM), la migración antigua (MA) o el contacto secundario (CS), dichos escenarios se representan en la Fig. 5.



**Figura 5.** Modelos de simulaciones de historia demográfica: aislamiento (A), aislamiento y migración (AM), migración antigua (MA), contacto secundario (CS). Los tamaños poblacionales están representados por  $N$  (ancestral),  $N_1$  (población 1) y  $N_2$  (población 2). Las flechas indican migración ( $m$ ) de  $N_1$  a  $N_2$  y viceversa. Modificado de Rougeux *et al.* (2017).

Se han propuesto varios métodos para estimar la demografía a partir de EFA, tal como los métodos de verosimilitud total (por ejemplo, MIGRATE, Beerli y Felsenstein, 2001) métodos basados en probabilidad de resumen estadístico (MIMAR, Becquet y Przeworski, 2007; JAATHA, Naduvilezhath *et al.*, 2011), métodos con cálculo bayesiano aproximado (ABC, Excoffier *et al.*, 2005; Wegmann *et al.*, 2009) y los que emplean estadísticos de difusión ( $\partial a \partial i$ , Gutenkunst *et al.*, 2009). Estos métodos requieren de alto esfuerzo y tiempo computacional que los vuelven lentos y a menudo no soportan grandes números de *loci*. En algunos casos cuando se trata de datos genómicos, los métodos tienen tiempos de cálculo y optimización de los parámetros rápidos, sin embargo, existen problemas en modelar más de 3 poblaciones a la vez (Excoffier *et al.*, 2013, 2021). FASTSIMCOAL2 (FSC2), es un método de simulación genética basado en coalescencia que puede estimar parámetros de EFA en escenarios demográficos complejos en un marco de

máxima verosimilitud, además es capaz de modelar más de 3 poblaciones a la vez, con datos genómicos de hasta 1 giga base (Gb) en menor tiempo computacional (Excoffier *et al.*, 2021).

*Seriola rivoliana* representa un modelo biológico ideal para aplicar estos modelos de demografía histórica, ya que se desconocen los mecanismos de diversificación a diferentes escalas temporales. Además, se conoce una filogenia donde se han puntualizado varias divergencias históricas como la divergencia entre especies con distribución templada (*S. lalandi*) y la divergencia entre especies hermanas (*S. rivoliana* y *S. dumerili*) (Swart *et al.*, 2015). Con el presente estudio se ha establecido una divergencia entre poblaciones de *S. rivoliana* con distribución en el Atlántico y en el Pacífico después de su aislamiento por el cierre del istmo de Panamá (ver resultados). Para inferir los aspectos demográficos históricos sobre la divergencia del jurel pez fuerte, se considerarán estos eventos divergentes (ver métodos).

### 3. JUSTIFICACIÓN

*Seriola rivoliana* es una especie de importancia económica por su potencial pesquero y producción en acuicultura. Hasta ahora hay registro de su implementación en acuicultura en Hawái (Laidley *et al.*, 2004), Ecuador (Blacio *et al.*, 2003), Europa (Roo *et al.*, 2014) y México (Roo *et al.*, 2010, 2014). Sin embargo, la identificación de unidades de población biológica para el manejo de *S. rivoliana* no ha sido estudiada como ha ocurrido con las otras especies del género.

#### 3.1 Importancia Científica

Se reporta por primera vez estudios genético-poblacionales del jurel pez fuerte en ambientes naturales y se identificaron unidades poblacionales. A partir de la información actual se infirieron cambios en la distribución y diversidad genética ante diferentes cambios ambientales como el cambio climático y actividades antropogénicas como la presión pesquera. Estos estudios proporcionarán información básica sobre los recursos genéticos disponibles como referencia para programas de mejoramiento, manejo y conservación.

Bajo la perspectiva evolutiva, se abordaron modelos de divergencia para indagar en la complejidad de la historia genética de las poblaciones de *Seriola rivoliana* y dos especies hermanas con distribución geográfica similar, los modelos presentados refinan nuestra comprensión de los procesos evolutivos involucrados que moldean la diversidad y estructura genética de una especie marina, estos temas entran dentro del conjunto de conocimientos denominados especiación incipiente.

#### 3.2 Importancia Tecnológica

Dado a que el cultivo de jurel pez fuerte tiene gran potencial tanto en México como en otros países, el conocimiento acerca de la variación genética de las poblaciones silvestres de esta especie contribuirá al manejo exitoso de los recursos pesqueros, además permitirá un mejor diseño de los recursos de germoplasma, evitando el riesgo la endogamia en los sistemas de cultivo y la contaminación genómica por trasplantaciones de poblaciones genéticamente diferentes.



#### 4. HIPÓTESIS

Debido a la ocurrencia permanente de diferentes fenómenos oceanográficos que limitan el flujo genético de organismos marinos tanto en el océano Atlántico como el Pacífico, se espera:

H0: Encontrar alta diferenciación genética promovida por factores ambientales entre las poblaciones de *Seriola rivoliana* inter e intra-oceánica, a diferentes escalas espaciotemporales.

## 5. OBJETIVOS

### 5.1 Objetivo general

Inferir la historia demográfica y determinar diferenciación genética del jurel *S. rivoliana*, a través de análisis de diversidad y cambios en la estructura genética de las poblaciones inter e intra-oceánica en los océanos Atlántico y Pacífico en diferentes escalas espaciotemporales: presente, futuro y pasado.

### 5.2 Objetivos particulares

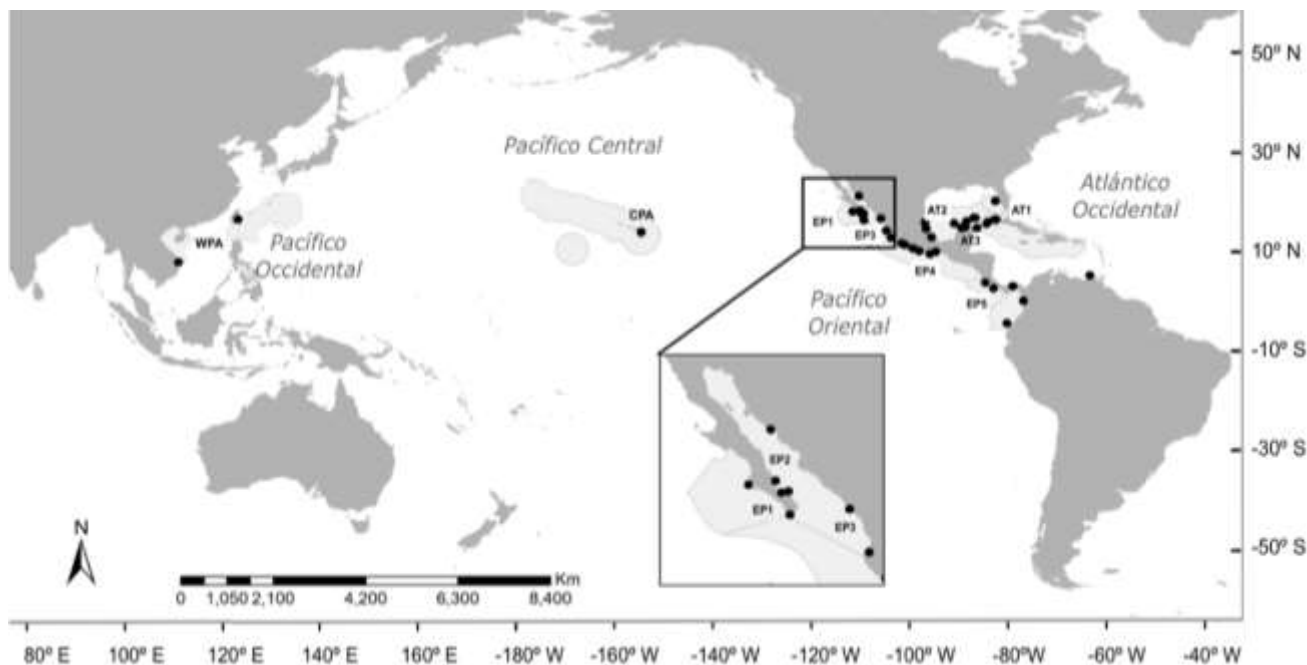
- I. Caracterizar la diversidad y estructura genética actual de *S. rivoliana* a través de marcadores mitocondriales (ADNmt) y nucleares (SNPs).
- II. Investigar cómo los factores ambientales bajo escenarios de Cambio Climático futuros y antropogénicos (actividad pesquera) influirán en la diferenciación genética de *S. rivoliana*.
- III. Inferir aspectos demográficos históricos de la divergencia de *S. rivoliana* con especies hermanas, así como de la divergencia inter e intra-oceánica (Atlántico-Pacífico) posteriores al cierre del istmo de Panamá.

## 6. MATERIAL Y MÉTODOS

### 6.1 Muestreo y métodos moleculares

#### 6.1.1 Muestreo

Se obtuvieron 137 muestras de aleta de *S. rivoliana* distribuidas en 46 sitios en los Océanos Atlántico (N=42) y Pacífico (N=95) recolectadas durante 2015 y 2018, y cuatro muestras de *S. dumerili* recolectados en Yucatán. Los sitios de muestreo fueron agrupados en diez grupos *a priori* (llamados a partir de aquí localidades) tomando como base la clasificación de ecorregiones marinas (MEOW, por sus siglas en inglés) propuestas por Spalding *et al.* (2007); cinco se ubicaron en el Pacífico Oriental (EP1-EP5), un grupo en el Pacífico Occidental (WPA) que incluye las localidades de Vietnam y Taiwán, uno en el Pacífico Central en Hawái (CPA) y tres en el Atlántico Occidental (AT1-AT3; Anexo A, Fig. 6).



**Figura 6.** Sitios de recolección (puntos negros) empleados para el análisis genético de *Seriola rivoliana* y *S. dumerili* en los océanos Atlántico y Pacífico. Se muestran los grupos *a priori* (localidades, WPA: Pacífico Occidental, CPA: Pacífico Central, EP1-EP5: Pacífico Oriental, AT1-AT3: Atlántico Occidental) tomando como base la clasificación de ecorregiones marinas propuesta por Spalding *et al.*, 2007 (sombra gris).

### 6.1.2 Extracción de ADN e identificación molecular

De cada muestra se extrajo ADN mediante la técnica modificada de extracción por sales ( $\text{NaCl}_2$ ) propuesto por Sambrook *et al.* (1989). Dado que una gran parte de las muestras no fueron recolectadas por personal experto, se consideró material con incertidumbre taxonómica, por tal motivo se llevó a cabo una identificación molecular que consistió en la amplificación del fragmento del gen citocromo oxidasa subunidad I (COI), ampliamente usado en el código de barras del ADN (Barcode of Life Data Systems: BOLD) para precisar el estatus taxonómico de la especie (Ward *et al.*, 2009). Para la amplificación por PCR de COI se usaron los iniciadores *Fish1* y se siguieron las especificaciones descritas en Ivanova *et al.* (2007). La amplificación se realizó en un termociclador SimpliAmp (Applied Biosystems), con el programa siguiente: 94°C x 5min para la desnaturalización inicial, seguido de 35 ciclos de 94°C x 1 min, 56° x 1 min, 72°C x 3 min, con una extensión final de 10 minutos a 72°C. Los productos de PCR se purificaron y secuenciaron por Macrogen Sequencing Service, Korea. Las secuencias de ADN fueron comparadas por análisis BLAST en las bases de datos del NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) y BOLD systems (<http://www.boldsystems.org/>) para corroborar el estatus taxonómico de *S. rivoliana*.

### 6.1.3 Secuencias de ADNmt

Se alinearon un total de 147 secuencias de COI, 113 generadas en este estudio y 34 secuencias disponibles de los sistemas BOLD (BIN BOLD: AAB9420, Anexo B), usando el programa de alineación de secuencia múltiple CLUSTAL-W en MEGA v7.0.21 (Kumar *et al.*, 2016) y luego se recortaron a 564 pb para realizar los análisis posteriores.

### 6.1.4 Caracterización de SNPs

Las muestras extraídas de ADN se cuantificaron con un espectrofotómetro Thermo Scientific™ NanoDrop 8000 y se normalizaron a una concentración de 50 ng/μl. Para la obtención de SNPs se tomó 50μl de ADN de cada muestra de *S. rivoliana* y *S. dumerili*, las cuales se enviaron al centro de secuenciación masiva en la Universidad de Georgia siguiendo la metodología 3RADseq

(Bayona-Vásquez *et al.*, 2019). Para ello, se generaron librerías mediante el uso de tres enzimas de restricción: ClaI, MspI y BamHI. Las librerías fueron secuenciadas en la plataforma Illumina HiSeq 4000 (Illumina Inc., USA).

Se realizó la verificación de control de calidad de los datos de secuencia sin procesar con el programa FASTQC v 0.11.7 (Andrews, 2010), tales como %GC y valor de Phred. Una vez analizadas, se llevó a cabo la limpieza y demultiplexeo con la opción '*process\_radtags*' de STACKS v2.2 (Catchen *et al.*, 2013) estandarizando la longitud de cada lectura de 140 pb. Se descartaron 4 muestras debido a la recuperación menor de 500,000 lecturas.

Una vez limpiadas las secuencias, se empleó DDOCENT 2.0 (Puritz *et al.*, 2014) para realizar el llamado de sitios variantes (SNPs), éste proceso consistió en tres pasos:

1. Ajuste de calidad: con el uso de DDOCENT y a través del programa TRIMMOMATIC (Bolger *et al.*, 2014) se detectó y eliminó los adaptadores de Illumina de cada secuencia, posteriormente se identificaron las bases de baja calidad (valor de Phred menor a 20) y se eliminaron.
2. Mapeo de lecturas: se utilizó el algoritmo MEM del programa BWA (Li y Durbin, 2010; Li, 2013) con parámetros por defecto, para alinear y mapear las secuencias de los individuos con el genoma de *S. rivoliana* (GenBank, número de acceso GCA\_002994505). Como resultado se obtuvieron archivos en formato ".bam" para cada individuo, los cuales se ordenaron e indexaron a través de SAMTOOLS (Li *et al.*, 2009).
3. Llamado de SNPs: en este paso se empleó FREEBAYES (Garrison y Marth, 2012) para llamar simultáneamente SNPs, "indels", polimorfismos de múltiples nucleótidos (MNP) así como eventos de inserción y sustitución. Se tomaron parámetros por defecto, empleando una profundidad de 6X. Se obtuvo la genotipificación de los SNPs en un archivo "vcf".

Se empleó el programa VCFTOOLS (Danecek *et al.*, 2011) para evitar la retención de SNPs provenientes por errores de secuenciación (falsos positivos), se seleccionaron aquellos que

presentaran calidad de secuencia mínima de 30, una tasa mínima de llamadas de genotipo por locus del 70%, un recuento de alelos menores de 3, profundidad mínima de 3 y frecuencia mínima de alelos menores de 0.03. También se permitió hasta un 40% de datos faltantes, y se incluyeron otros filtros basados en el equilibrio de alelos ( $> 0.25$  y  $< 0.75$ ), relación calidad/profundidad, relación de calidad del mapeo de referencia con los alelos alternativos y el mejor estado de emparejado, siguiendo las recomendaciones de O'Leary *et al.*, (2018). Finalmente se retuvieron los SNPs presentes en el 80% de los individuos y que estuvieran en equilibrio de Hardy-Weinberg en  $> 75\%$  de las localidades. Para descartar *loci* ligados, se realizó la búsqueda de *loci* parálogos a través del programa RAD\_HAPLOTYPED (Willis *et al.*, 2017). El archivo .vcf resultante se convirtió en diferentes tipos de archivos de entrada para los análisis subsecuentes utilizando PGDSPIDER 2.0.5.1 (Lischer y Excoffier, 2012).

#### 6.1.5 Detección de *loci* candidatos a selección (atípicos) y anotación genética

Existen varios métodos de escaneo genómico para la identificación de *loci* candidatos a selección, por su naturaleza se clasifican en dos grandes tipos: los que se basan en análisis de diferenciación genética ( $F_{ST}$ ) y los que analizan la asociación genético-ambiental (AGA). Sin embargo, Hoban *et al.*, (2016) recomiendan la combinación de diferentes métodos para la búsqueda de SNPs atípicos, por lo que en este estudio se empleó la combinación de cuatro enfoques, dos basados en  $F_{ST}$ : (1) método basado en el análisis de componentes principales (PCA), a través del paquete *PCAdapt* en R (Luu *et al.*, 2017) y (2) modelo multinomial de Dirichlet, en el escenario de un modelo de isla y coeficientes  $F_{ST}$ , en el programa BAYESCAN 2.0 (Foll, 2012); y dos basados en AGA: (3) BAYESCENV 1.1 (de Villemereuil y Gaggiotti, 2015) y (4) análisis de redundancia (RDA, Forester *et al.*, 2016, 2018)

El método *PCAdapt* retuvo dos componentes principales ( $K=2$ ), y con la función 'method' se calculó la distancia de Mahalanobis, posteriormente se llevó a cabo la selección de *loci* atípicos tomando como valor de corte, una tasa de descubrimiento de falsos positivos ( $FDR = 0.05$ , Benjamini y Hochberg, 1995). Los parámetros en BAYESCAN y BAYESCENV consistieron en 20 corridas piloto de 10,000 iteraciones, un precalentamiento (burn-in) de 100,000 y una probabilidad *a priori* (prior odd) igual a 100 cada uno. A través de la librería CODA en R

(Plummer *et al.*, 2006) se evaluó la convergencia de las cadenas MCMC, y se llamaron los SNPs (FDR = 0.05). Para ejecutar los métodos AGA, previamente se generó una matriz de datos ambientales no correlacionadas estandarizados (ver apartado de variables ambientales), la cual se utilizó como archivo de entrada de variables ambientales en el programa BAYESCENV y en RDA dentro del paquete *vegan* 2.4 en R (Oksanen, 2017). Los SNPs identificados por al menos dos enfoques fueron reconocidos como *loci* candidatos a selección.

Se generaron tres conjuntos de datos de SNP atípicos: (1) SNP<sub>MAX</sub> (SNP detectados por valores ambientales máximos), (2) SNP<sub>MIN</sub> (SNP por valores ambientales mínimos) y (3) SNP<sub>ALL</sub> (fusión de SNP máximos y mínimos). Después de todos los análisis anteriores se generaron cuatro sets de datos: (1) *loci* neutrales y (2) SNP<sub>MAX</sub>, (3) SNP<sub>MIN</sub> y (4) SNP<sub>ALL</sub>. El set de datos de *loci* neutrales se empleó para responder los objetivos 1 y 3 mientras que los sets de datos atípicos se emplearon para responder el objetivo 2 asociados a cambios genéticos ante escenarios de cambio climático y presión pesquera.

Para evaluar los presuntos roles funcionales de los *loci* candidatos a selección, los SNP<sub>ALL</sub> se buscaron en la base de datos del Centro Nacional de Información de Biotecnología (NCBI), para obtener la anotación funcional. Para ello se consideraron 1,000 pb, hacia adelante y hacia atrás de cada SNP atípico identificado. Los análisis se ejecutaron en BLAST2GO (Conesa *et al.*, 2005), que lleva a cabo búsquedas en BLAST y en mapas en ontología génica (OG). El programa se ejecutó con parámetros predeterminados y se añadió el filtro "Actinopterygii" con un valor de corte E-value =  $10^{-5}$ .

## **6.2 Análisis genético poblacional actual de *Seriola rivoliana*: ADNmt y *loci* neutrales (objetivo 1)**

### **6.2.1 Diversidad y diferenciación genética del ADNmt**

La diversidad genética se estimó como el número de haplotipos (H), el número de sitios de segregación (S), la diversidad de haplotipos (Hd) y la diversidad de nucleótidos ( $\pi$ ) utilizando DNASP v6 (Rozas *et al.*, 2017). Para comprender las relaciones y la distribución espacial de los

haplotipos, se construyeron dos redes de haplotipos TSC (Clement *et al.*, 2002) en POPART 1.7 (Leigh y Bryant, 2015): una incluía secuencias COI generadas en este estudio y las descargadas de BOLD y el segundo excluyó a los últimos. Las diferencias genéticas poblacionales se evaluaron mediante análisis AMOVA con diferentes modelos de jerarquía (ver adelante) y  $\phi_{ST}$  por pares en ARLEQUIN 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010).

### **6.2.2 Diversidad, diferenciación genética y conectividad de *loci* neutrales y nucleares.**

Los análisis de diferenciación y diversidad genética de SNPs del ADNn se calcularon por grupos definidos *a priori* (localidades) y por unidades poblacionales obtenidas después de realizar los análisis de agrupamiento, respectivamente. Los análisis de agrupamiento se realizaron bajo los métodos de modelos genético-poblacionales y los de análisis de datos exploratorios.

El primer método consistió en el agrupamiento por inferencia bayesiana en el programa STRUCTURE v2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2009), que asume equilibrio de Hardy-Weinberg y utiliza expectativas de desequilibrio de ligamiento para asignar individuos a un número predeterminado de grupos (K). Se corrió STRUCTURE con precalentamiento de 10, 000 y 100, 000 MCMC; se tomaron valores de K= 1–9, con diez repeticiones para cada valor de K. Los análisis se corrieron en paralelo con el programa STRAUTO (Chhatre y Emerson, 2017), el cual combina el análisis de STRUCTURE con el estadístico  $\Delta K$  (método de Evanno *et al.*, 2005) para inferir el número de K más probable de poblaciones con STRUCTURE HARVESTER (Earl y vonHoldt, 2012). Los resultados se analizaron a través de CLUMPAK (Kopelman *et al.*, 2015). Para explorar completamente la subdivisión de la población y evitar la subestimación de las poblaciones, el análisis de STRUCTURE se ejecutó de manera jerárquica para identificar a las presuntas poblaciones dentro de los grupos inferidos de las ejecuciones anteriores (Pritchard *et al.*, 2009; Vähä *et al.*, 2007). El segundo método fue un análisis discriminante de los componentes principales (ADCP), ejecutado en el paquete *Adegenet* en R (Jombart y Ahmed, 2011), en el cual se empleó la función de validación cruzada para identificar el número de componentes retenidos.

Se realizó el análisis de AMOVA probando tres hipótesis de estructura: (1) por cuenca oceánica,



Atlántico-Pacífico, (2) por la estructura detectada con la variación del ADNmt y (3) por poblaciones detectadas con métodos de agrupamiento con *loci* neutrales.

Para probar si la distancia geográfica influye en la diferenciación genética ( $F_{ST}$ ), se calculó aislamiento por distancia (IBD, por sus siglas en inglés) a través de la prueba de Mantel (Rousset, 1995) en *Adegenet* en R utilizando 1,000 permutaciones. Los valores de  $F_{ST}$  por pares entre las localidades se estimaron en ARLEQUIN 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010) con 1,000 permutaciones y FDR como método de corrección. Las matrices de distancias geográficas se obtuvieron a partir del diseño de polígonos que delimitan las localidades de muestreo, para esto se extrajeron las coordenadas de los centroides de cada polígono y se estimó la distancia euclidiana con la corrección de la curvatura de la Tierra en ARCMAP 10.3 (ESRI, 2017).

Una vez determinado el número de poblaciones genéticamente diferentes en ambos océanos, se calculó la diversidad genética, incluidas la riqueza alélica rarificada ( $A_R$ ) heterocigosidad observada ( $H_o$ ) y esperada ( $H_e$ ), así como el coeficiente de endogamia ( $G_{IS}$ ) en el paquete *hierfstat* en R (Goudet, 2005). Se utilizaron pruebas Friedman y Wilcoxon, implementadas en el paquete de *stats* en R (Development Core Team R, 2011), para probar las diferencias significativas en los índices de diversidad genética entre las poblaciones.

La estimación del flujo genético se llevó a cabo a través del enfoque de diferenciación genética direccional y migración relativa (*rm*) utilizando la función de *divMigrate* (Sundqvist *et al.*, 2016) del paquete *diveRsity* en R (Keenan *et al.*, 2013). Este método utiliza el  $G_{ST}$  de Nei para calcular la magnitud relativa de la migración mediante la evaluación de la diferenciación genética entre dos poblaciones y un conjunto hipotético de migrantes. Usando este método, es posible detectar la migración de asimetría relativa, es decir, si las tasas de migración son más grandes en una dirección que la otra dirección (Sundqvist *et al.*, 2016). La prueba se ejecutó utilizando 10,000 replicaciones de bootstrap para todos los pares de localidades.

### **6.3 Genética del paisaje marino: cambios en la estructura genética de *Seriola rivoliana* con *loci* bajo selección ante escenarios de cambio climático y presión de pesca en el Océano Pacífico (objetivo 2)**

En este objetivo sólo se consideraron las localidades del Océano Pacífico Central y Occidental debido a la presencia de poblaciones genéticas bien definidas con marcadores neutrales, dado que no se encontró una sub-estructuración genética en el Océano Atlántico con SNPs neutrales o bajo selección (Anexo C).

#### **6.3.1 Diversidad y estructura genética actual de *loci* bajo selección**

Para evitar un tamaño de muestra pequeño, se aplicó un buffer en los sitios de recolecta en ARCMAP 10.3 para agrupar sitios cercanos con condiciones ambientales similares dentro de un radio de 100 km. Como resultado, se obtuvieron 14 sitios (llamados después de aquí "parches"). La estimación de la estructura genética para cada set de datos de *loci* atípicos ( $SNP_{MAX}$ ,  $SNP_{MIN}$ ,  $SNP_{ALL}$ ) se evaluó en STRUCTURE y con ADCP en *Adegenet* en R bajo los parámetros antes descritos.

En cada grupo genético identificado de cada set de datos, la frecuencia alélica rarificada ( $A_R$ ), la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) y observada ( $H_o$ ) y el coeficiente de consanguinidad ( $G_{IS}$ ) se calcularon *hierfsatats* en R. Se utilizaron pruebas Friedman y Wilcoxon, implementadas en el paquete de *stats* en R (Development Core Team R, 2011), para probar las diferencias significativas en los índices de diversidad genética entre las poblaciones y entre set de datos.

La diferenciación genética se evaluó con estimaciones por pares de  $F_{ST}$  (Weir y Cockerham, 1984) y la medida estandarizada de Hedrick  $G''_{ST}$  (Meirmans y Hedrick, 2011) con 1,000 permutaciones en GENODIVE, luego los valores P se ajustaron utilizando los criterios FDR. Para que las estimaciones de las diferencias genéticas entre parches actuales y bajo escenarios climáticos y presión pesquera (ver más abajo) fueran comparables entre sí, se llevó a cabo la prueba de Mantel basada en comparaciones de  $G''_{ST}$ .

## 6.3.2 Escenarios de cambio climático futuro, presión pesquera y conectividad

### 6.3.2.1 Datos de ocurrencia

Los datos de ocurrencia de *S. rivoliana* se registraron a partir de 23 sitios de muestreo de este estudio y ocurrencias desde la base de datos del Fondo de Información de Biodiversidad Global (GBIF, 2020) (Anexo D). Todos los registros se filtraron espacialmente considerando una presencia con píxeles con una resolución de 5 arcmin ( $\sim 9,2$  km).

### 6.3.2.2 Variables oceanográficas

Los valores máximos, mínimos y medios de 13 variables oceanográficas se consideraron bajo dos enfoques: asociación fisicoquímica y biológica (Tabla 1). La información oceánica se tomó de varios datos en línea entre 2013 y 2018 (años de muestreo de este estudio) para la temperatura mensual de la superficie del mar, diurna y nocturna del mar de Aqua-Modis (<http://oceanColor.gsfc.nasa.gov>) y variables fisicoquímicas de Bio-Oracle (Assis *et al.*, 2018). La información de cada variable se extrajo con ARCMAP 10.3 utilizando la base de datos de ocurrencia. Todas las variables oceanográficas se normalizaron, luego se llevó a cabo una correlación de un Spearman para excluir las variables correlacionadas ( $R^2 \geq 0.8$ ) a través del paquete de *stats* en R. La multicolinealidad entre todas las variables se evaluó a través del factor de inflación de varianza (VIF) con la función *vif* en el paquete *usdm* en R (Naimi *et al.*, 2017); las variables con VIF > 10 fueron excluidas. Las variables máximas y mínimas se utilizaron para la detección de los presuntos *loci* bajo selección, mientras que las variables de valor medio se utilizaron para los modelos de distribución potencial (MDP). Para escenarios climáticos futuros, las variables ambientales disponibles (temperatura, salinidad y velocidad de corriente) se obtuvieron para los años 2050 y 2100 del repositorio de Bio-Oracle (Assis *et al.*, 2018), y se eligieron tres vías de concentración representativa (RCP) de los escenarios de cambio climático: RCP 2.6, RCP 4.5 y RCP 8.5 (Assis *et al.*, 2018).

### 6.3.2.3 Modelos de distribución potencial

Para inferir los hábitats actuales y futuros adecuados climáticamente para *S. rivoliana*, los datos de ocurrencia y las variables oceánicas no correlacionadas se evaluaron en el paquete *Biomod2* 3.4.6 en R (Thuiller, 2003; Thuiller *et al.*, 2013) bajo diferentes algoritmos comúnmente utilizados en modelos de distribución potencial (MDP): (1) Modelo lineal generalizado (GLM), (2) modelo de aditivo generalizado (GAM), (3) modelo de refuerzo generalizado (GBM), (4) análisis de árboles de clasificación (CTA), (5) redes neuronales artificiales (ANN), (6) envolvente de rango de superficie (SRE), (7) análisis discriminante flexible (FDA), (8) múltiples splines de regresión adaptativa (MARS), (9) bosques aleatorios (RF) y (10, 11) dos versiones de máxima entropía (MAXENT). Para todos los algoritmos, se generaron dos conjuntos de datos de 1,000 puntos aleatorios (PA1 y PA2) dentro del rango de dispersión propuesto y se usaron como pseudo-ausencias siguiendo las recomendaciones de Barbet-Massin *et al.* (2012).

**Tabla 1.** Trece variables oceanográficas utilizadas para la identificación de *loci* atípicos a través del método de Asociación Genético-Ambiental (AGA) y como predictores para los Modelos de Distribución Potencial (MDP). Para cada variable se muestra el factor de inflación de la varianza (VIF) por subconjunto de datos: valores máximos, mínimos y medios, y porcentaje de contribución de cada variable en modelos de distribución espacial (SDM) actuales y futuros. El (\*) indica las variables disponibles para proyecciones futuras.

Variables oceanográficas	Descripción	Unidad	Fuente	VIF (máx)	VIF (min)	VIF (media)	% Contribución	
							Actual	Futura
<b>DA*</b>	Atenuación difusa	m-1	Bio-Oracle	2.594	2.382	3.790	<b>46.94</b>	-
<b>CHL</b>	Clorofila	mg.m-3	NASA-AquaModis	-	-	-	-	-
<b>CV</b>	Velocidad de corriente	m-1	Bio-Oracle	1.706	1.953	1.741	2.20	13.76
<b>O2</b>	Oxígeno disuelto	mol.m-3	Bio-Oracle	2.995	2.726	-	-	-
<b>N</b>	Nitrato	mol.m-3	Bio-Oracle	<b>77.641</b>	-	4.175	10.40	-
<b>P</b>	Fosfato	mol.m-3	Bio-Oracle	2.719	4.68.4	<b>12.117</b>	-	-
<b>SA*</b>	Salinidad	PSS	Bio-Oracle	1.929	-	-	<b>13.37</b>	<b>18.11</b>
<b>DST*</b>	Temperatura diurna de la superficie del mar	°C	NASA-AquaModis	2.911	6.806	9.050	12.66	<b>68.11</b>
<b>NST</b>	Temperatura nocturna de la superficie del mar	°C	NASA-AquaModis	-	-	-	-	-
<b>PHY</b>	Fitoplancton	umol.m-3	Bio-Oracle	-	-	-	-	-
<b>PP</b>	Productividad primaria	g.m-3.dia-1	Bio-Oracle	1.959	1.976	2.237	7.69	-
<b>BAT</b>	Batimetría	m	Bio-Oracle	5.914	3.033	7.818	2.00	-
<b>PH</b>	pH	-	Bio-Oracle	-	-	4.724	4.74	-

El 70% de los datos se utilizó para la calibración y el 30% para la validación, cada algoritmo se ejecutó con diez repeticiones, es decir, con este procedimiento se generaron 220 modelos en total (11 algoritmos x 2 puntos aleatorios x 10 réplicas). Los valores iguales o mayores de 0.8 de la estadística de habilidades verdaderas (TSS) y área bajo la curva característica de funcionamiento del receptor (ROC) se eligieron para evaluar el rendimiento de los modelos. La idoneidad del hábitat predicha para los modelos retenidos se convirtió en un conjunto para producir un MDP medio ponderado de los escenarios actuales y futuros, los cuales se procesaron en ARCMAP 10.3.

Los cambios de distribución entre los escenarios climáticos actuales y futuros se calcularon en SDMTOOLBOX 2.4 (Brown *et al.*, 2017) en ARCMAP 10.3. Primero, los mapas de MDP se convirtieron en mapas binarios que consideraban como un filtro el valor más bajo de la probabilidad de ocurrencia de una ocurrencia verdadera de los datos, luego se estimaron las áreas de expansión, contracción y/o ningún cambio en la idoneidad del hábitat predicho con cambios de distribución entre los MDP binarios en SDMTOOLBOX 2.4. Finalmente, los mapas de distribución potencial se convirtieron en mapas de fricción para realizar los análisis de conectividad (ver adelante).

#### **6.3.2.4 Presión de pesca**

Se utilizó la presión de la pesca como una matriz de resistencia espacial para estimar la conectividad de *S. rivoliiana*. Para esto, se obtuvo información sobre los datos de la actividad de la pesca, así como otros datos de embarcaciones y herramientas para monitorear los patrones de pesca globales en el portal Global Fishing Watch (<https://globalfishingwatch.org>). Los datos de esfuerzo de pesca (horas de pesca) se descargaron por años disponibles (2012 a 2017), luego se generó una capa ráster que incluye la información de esfuerzo de pesca promedio (resolución de 5 arcmin por píxel). El promedio de esfuerzo de pesca en horas se calculó con la caja de herramientas de estadísticas en ARCMAP 10.3, los resultados se homogeneizaron en las clases de datos de resistencia, basados en la distribución de los cuartiles, en una escala de 1 (baja presión o movimiento libre) a 10 (alta presión o sin movimiento). Esta capa ráster se usó para realizar el análisis de conectividad como escenario de presión de pesca en las simulaciones demogénicas (ver más adelante).

### 6.3.2.5 Conectividad

Se calcularon siete superficies de resistencia (mapas de fricción) a través de la inversión de las puntuaciones de hábitat de idoneidad obtenidas en MDP (escenarios actuales y futuros) en SDMTOOLBOX 2.4 en ARCMAP v10.3. Los mapas de fricción consideran como una barrera contra la dispersión, valores de 1 (baja resistencia) a 10 (alta resistencia). Se empleó un total de ocho mapas de fricción: (1) conectividad distribución potencial actual, (2) conectividad para el año 2050, modelo de cambio climático optimista RCP2.6, (3) modelo estabilizador RCP4.5, (4) modelo pesimista RCP8.5, (5) conectividad para el año 2100 y modelo de cambio climático RCP2.6, (6) RCP4.5, (7) RCP8.5 y (8) conectividad bajo presión pesquera (como datos de entrada en CIRCUITSCAPE V4.0, McRae *et al.*, 2013, Tabla 2). Las distancias de resistencia por pares entre parches de hábitat se calcularon usando el modo *por pares*, con cada celda conectado a sus ocho vecinos. Finalmente, todos los escenarios de conectividad se proyectaron como mapas de conectividad en ARCMAP 10.3.

**Tabla 2.** Escenarios empleados para evaluar los modelos de conectividad (CIRCUITSCAPE) y las simulaciones demográficas (CDMETAPOP) entre los sitios de ocurrencia de *Seriola rivoliana* en el Océano Pacífico Oriental y Central. (\*) El modelo de aislamiento por distancia (IBD) sólo se evaluó en las simulaciones demográficas como modelo nulo.

Escenario	Descripción
IBD*	Modelo de aislamiento por distancia
Actual	Modelo de distribución potencial (MDP) actual
2050-RCP2.6	Modelo de distribución potencial (MDP) optimista para el año 2050 (niveles bajos de concentración de efecto invernadero)
2050-RCP4.5	Modelo de distribución potencial (MDP) estabilizador para el año 2050 (niveles de concentración de efecto invernadero similares a los actuales)
2050-RCP8.5	Modelo de distribución potencial (MDP) pesimista para el año 2050 (aumento de los niveles de concentración de efecto invernadero)
2100-RCP2.6	Modelo de distribución potencial (MDP) optimista para el año 2100 (niveles bajos de concentración de efecto invernadero)
2100-RCP4.5	Modelo de distribución potencial (MDP) estabilizador para el año 2100 (niveles de concentración de efecto invernadero iguales)
2100-RCP8.5	Modelo de distribución potencial (MDP) pesimista para el año 2100 (aumento de los niveles de concentración de efecto invernadero)
Presión pesquera	Zonas con altos niveles de presión pesquera (promedio de horas de pesca)

### 6.3.3 Cambios en la estructura y la diversidad genética ante escenarios de cambio climático futuros y presión de pesca

Los cambios en la estructura y diversidad genética de las poblaciones del jurel *S. rivoliana* bajo diferentes escenarios de conectividad se realizaron a través de simulaciones demogenéticas en CDMETAPOP (Landguth *et al.*, 2017). Como datos de entrada para todas las simulaciones, se consideraron las frecuencias alélicas obtenidas del set de datos SNP<sub>ALL</sub> (datos genéticos) y nueve matrices de datos que representan la heterogeneidad del ambiente que corresponde a cada escenario simulado: (1) aislamiento por distancia (IBD, no resistencias como modelo nulo), (2) conectividad actual, (3) conectividad para el año 2050, (4) modelo de cambio climático RCP2.6, RCP4.5, (5) RCP8.5, (6) conectividad para el año 2100 y modelo de cambio climático RCP2.6, (7) RCP4.5, (8) RCP8.5 y (9) conectividad bajo presión pesquera (Tabla 2).

Para reducir los problemas de los tamaños de la población desigual en los parches y su efecto en la deriva genética, todas las simulaciones incluyeron a 100 individuos (50 machos y 50 hembras) por localidad con reproducción heterosexual y tiempo de generación de cuatro años (tiempo aproximado en el género *Seriola*, Farmer *et al.*, 2016, Roo *et al.*, 2014; Zupa *et al.*, 2017). Los apareamientos y la dispersión se modelaron como funciones probabilísticas de costos acumulativos sobre las superficies de resistencia (descritas anteriormente), los genotipos en cada generación para todos los individuos espacialmente referenciados ocurrieron a partir del apareamiento probabilístico de costo-distancia con el intercambio mendeliano y la dispersión probabilística de costo-distancia de la descendencia (Landguth *et al.*, 2010). Con distancia máxima de dispersión de 2000 km (distancia reportada en *S. lalandi*, Gillanders *et al.*, 2001). Los resultados genéticos de la simulación se analizaron para calcular la estructura genética bajo el enfoque de ADCP en *Adegenet* en R y la diferenciación entre las localidades a través de las estimaciones  $G''_{ST}$  estandarizadas de Hedrick (Meirmans y Hedrick, 2011) en GENODIVE, luego se ejecutó una prueba de Mantel para comparar los cambios en la diferenciación genética ( $G''_{ST}$ ) de diferentes escenarios respecto a los datos empíricos en GENODIVE.



## 6.4 Historia demográfica de *Seriola rivoliana* y especies hermanas (objetivo 3)

### 6.4.1 Alelos ancestrales

Las secuencias de *S. dumerili* fueron procesadas de acuerdo con los parámetros establecidos en *S. rivoliana* para la obtención de SNPs (ver apartado de caracterización de SNPs). Para identificar *loci* homólogos, se consultaron los genomas de *S. dumerili* (GenBank No. GCF\_002260705.1), *S. lalandi* (GenBank No. GCF\_002814215.1), y *S. rivoliana* (GenBank No. GCA\_002994505.1), y se realizó un alineamiento múltiple de los tres genomas con CACTUS (Armstrong *et al.*, 2020) empleando los parámetros predefinidos por el programa. Se seleccionaron aquellos *loci* neutrales de los individuos de *S. rivoliana* que estuvieran presentes en los alineamientos. De acuerdo con la información filogenética del género *Seriola*, reportada por Swart *et al.* (2015), *S. lalandi* resulta ser la especie más antigua para este set de datos, ya que la divergencia de *S. lalandi* ocurrió entre 10 y 13 millones de años (Fig. 7) por lo que los alelos de esta especie se consideraron como alelos ancestrales.

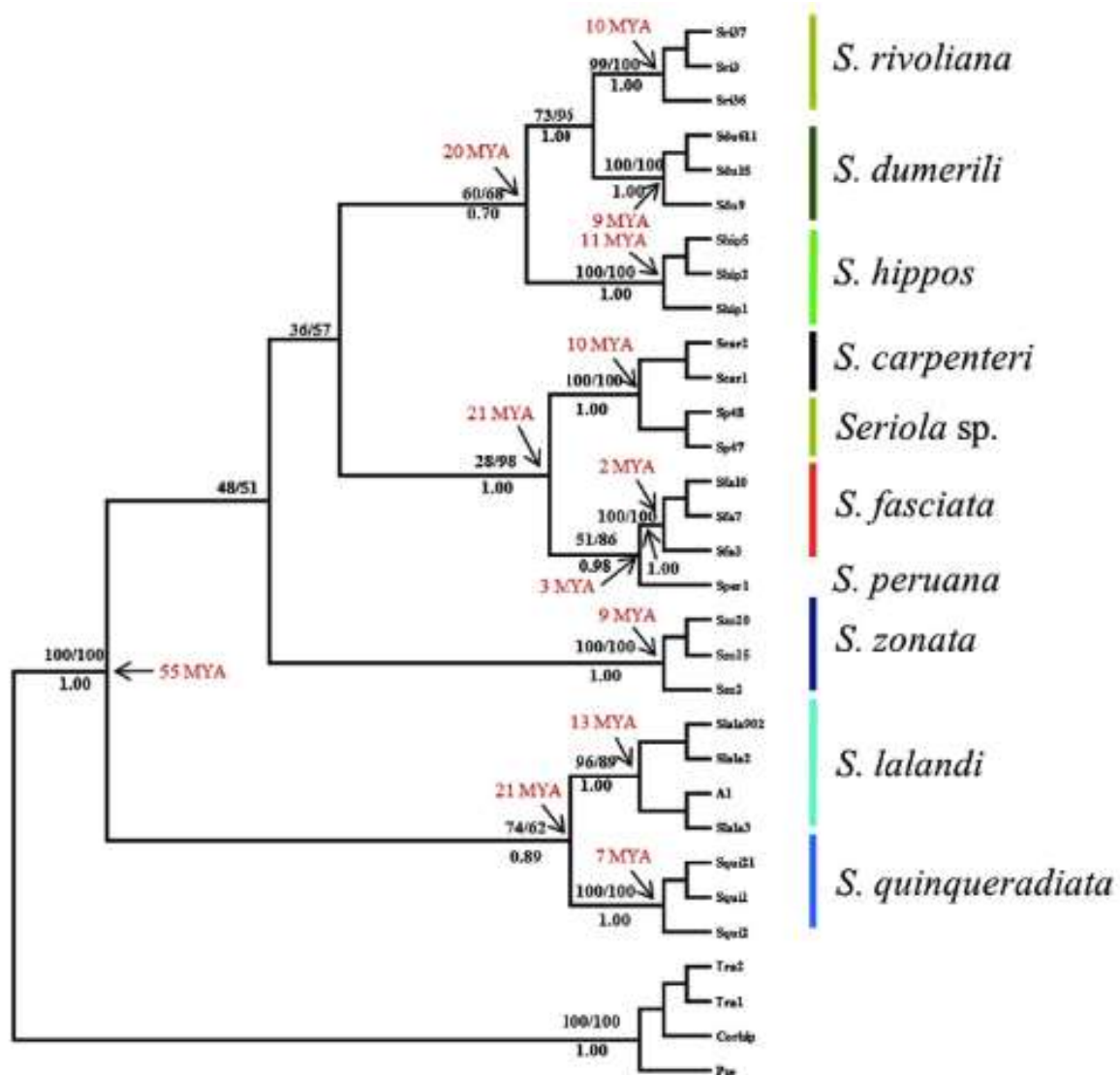


Figura 7. Filogenia del género *Seriola* propuesta por Swart *et al.*, 2015.

#### 6.4.2 Árboles de especie y linajes de *Seriola rivoliana*

La relación filogenética entre las poblaciones de *S. rivoliana* con *S. lalandi* y *S. dumerili* se evaluó mediante la inferencia de árboles de especie en SNAPP v.1.4.1 (Bryant *et al.*, 2012) en BEAST v.2.5.0 (Bouckaert *et al.*, 2014). SNAPP implementa un modelo coalescente completo, a través de cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) para generar múltiples árboles y calcular su probabilidad posterior (Bryant *et al.*, 2012). Debido a que las demandas computacionales de SNAPP dependen de la cantidad de individuos incluidos en el análisis (Bryant *et al.*, 2012), se utilizó un submuestreo similar al utilizado por Sovic *et al.*, (2016) en el que se selecciona al azar cinco individuos para representar cada una de las poblaciones de *S. rivoliana*. SNAPP se corrió

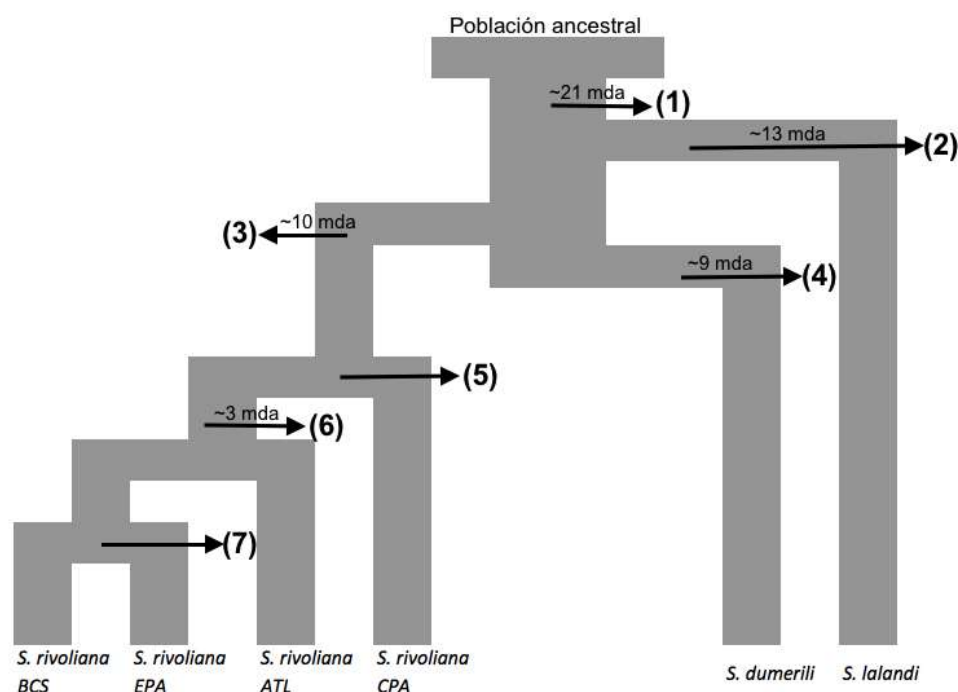
con los parámetros preestablecidos para 1 millón de generaciones con muestreo cada 1,000 generaciones, la convergencia de las cadenas se verificó en TRACER v1.7.1 (Rambaut *et al.*, 2018). Los resultados se mapearon como árbol de densidad en DENSITREE V2.0 (Bouckaert y Heled, 2014) y se seleccionó el árbol que representara el mejor soporte de probabilidad posterior en TREEANNOTATOR v1.0 (Helfrich *et al.*, 2018).

### 6.4.3 Espectro de frecuencias alélicas y modelos de divergencia

El espectro de frecuencias alélicas (EFA) fue calculado con ARLEQUIN, empleando 100 iteraciones y considerando el genotipo de *S. lalandi* como especie ancestral. Como resultado se obtuvieron espectro de frecuencias alélicas multidimensionales (EFAM) y matrices de la frecuencia de alelos derivados (FAD) pareados correspondientes a seis demes o linajes, es decir, cuatro poblaciones de *S. rivoliana* y dos especies hermanas.

Para inferir aspectos demográficos históricos de la divergencia de *S. rivoliana* con especies hermanas (*S. lalandi*, *S. dumerili*) así como de la divergencia inter e intra-oceánica de *S. rivoliana* (Atlántico-Pacífico) posteriores al cierre del istmo de Panamá, se llevaron a cabo las simulaciones basadas en el EFAM. Cada modelo fue simulado para responder diferentes escalas espaciotemporales de divergencia histórica, según lo reportado por la filogenia del género (Swart *et al.*, 2015) y del árbol de especies calculado con SNAPP (ver Fig. 8 para una representación esquemática de las anteriores divergencias):

- 1) Divergencia entre especies con distribución templada y tropical (21 mda)
- 2) Divergencia de *S. lalandi* (13 mda)
- 3) Divergencia de *S. rivoliana* (10 mda)
- 4) Divergencia de *S. dumerili* (9 mda)
- 5) Divergencia de la población con distribución en el Pacífico Central (CPA) de *S. rivoliana*
- 6) Divergencia de las poblaciones de *S. rivoliana* del Atlántico del Pacífico Oriental (3.2 mda)
- 7) Divergencia poblacional intra-oceánica de *S. rivoliana* en el Pacífico Oriental.



**Figura 8.** Esquema representativo de los eventos de divergencia de las poblaciones de *S. rivoliana* (BCS: Baja California Sur; EPA: Pacífico Oriental; CPA: Pacífico Central y ATL: Atlántico) y de dos especies hermanas: *S. dumerili* y *S. lalandi*.

Para las simulaciones de escenarios de divergencia, se consideraron nueve modelos (Anexo E, Tabla 3) que incluyen variantes de aislamiento, migración y contacto secundario. En la selección de modelos se consideraron los eventos geológicos, la divergencia propuesta por Swart *et al.* (2015) y la estructura genética observada con *loci* neutrales (ver resultados de objetivo 1). Las simulaciones de modelos de divergencia se realizaron en el programa FASTSIMCOAL2 v.2.7 (FSC2, Excoffier *et al.*, 2013, 2021). En las simulaciones se emplearon tamaños poblacionales constantes, migración simétrica entre los linajes, y sólo se hizo variar el tiempo de la migración (migración antigua, contacto secundario y migración contemporánea). Para cada modelo se realizaron 100 ejecuciones independientes empleando EFAM obtenidas en ARLEQUIN y se empleó la tasa de mutación de  $6.8 \times 10^{-8}$  por sitio y generación calculada para SNPs en peces (Roesti *et al.*, 2015). Para la calibración de los modelos, se empleó como referencia el tiempo de divergencia propuesta por Swart *et al.* (2015) y un tiempo de generación de 4 años reportado para jurel (Roo *et al.*, 2014, 2015; Zupa *et al.*, 2017). El ajuste relativo de cada modelo respecto a los datos observados fue evaluado mediante el criterio de información Akaike (AIC), siguiendo la metodología de Excoffier *et al.* (2013). Para el modelo de mejor ajuste, se calcularon los

intervalos de confianza del 95% mediante bootstrapping paramétrico de acuerdo con el manual del programa.

**Tabla 3.** Modelos de divergencia histórica en cuatro poblaciones de *S. rivoliana* (BCS: Baja California Sur, EPA: Pacífico Oriental, CPA: Pacífico Central y ATL: Atlántico) y dos especies hermanas (*S. lalandi* y *S. dumerili*) simulados en el programa FASTSIMCOAL2 (FSC2).

<b>Modelo</b>	<b>Descripción</b>
<b>Modelo 1</b>	Aislamiento
<b>Modelo 2</b>	Aislamiento + migración simétrica antigua + Aislamiento
<b>Modelo 3</b>	Aislamiento + migración simétrica antigua + Migración simétrica entre poblaciones <i>S. rivoliana</i>
<b>Modelo 4</b>	Aislamiento + Contacto secundario simétrico entre <i>S. rivoliana</i> y <i>S. dumerili</i> y <i>S. lalandi</i>
<b>Modelo 5</b>	Aislamiento + Contacto secundario simétrico entre <i>S. rivoliana</i> y <i>S. dumerili</i> y <i>S. lalandi</i> + Migración simétrica entre poblaciones <i>S. rivoliana</i>
<b>Modelo 6</b>	Aislamiento + Migración simétrica antigua + Contacto secundario simétrico <i>S. rivoliana</i> y <i>S. lalandi</i> + Migración simétrica entre poblaciones <i>S. rivoliana</i> : EPA y BCS; BCS-EPA y ATL
<b>Modelo 7</b>	Aislamiento + Contacto secundario simétrico <i>S. rivoliana</i> y <i>S. lalandi</i> + Migración simétrica antigua poblaciones: EPA = BCS = ATL, aislamiento CPA + Migración contemporánea simétrica BCS = EPA
<b>Modelo 8</b>	Aislamiento + Contacto secundario entre <i>S. rivoliana</i> ATL y <i>S. lalandi</i> + Migración antigua entre poblaciones BCS-EPA y ATL + Migración contemporánea entre poblaciones BCS y EPA
<b>Modelo 9</b>	Aislamiento + Contacto secundario entre <i>S. rivoliana</i> CPA y <i>S. lalandi</i> + Migración antigua poblaciones BCS-EPA y ATL + Migración contemporánea entre poblaciones BCS y EPA

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Muestreo y métodos moleculares

#### 7.1.1 Secuencias ADNmt

Treinta y nueve secuencias COI fueron descartadas por baja calidad (36 de este estudio y 3 de BOLD), por lo que el set de datos consistió en 108 secuencias de 564 pb cada una.

#### 7.1.2 Caracterización de SNPs

Se obtuvo más de un millón de secuencias para cada muestra a partir de los datos de secuenciación. Después del alineamiento y llamado de SNPs en DDOCENT se recuperaron 1,284,903 *loci*, que después de varios filtros en VCFTOOLS y la exclusión de *loci* parálogos, el conjunto de datos se redujo a 4,339 *loci* (Tabla 4) en 113 individuos, ya que 22 individuos fueron excluidos debido a la baja calidad durante el llamado y filtrado de SNPs (Anexo A).

**Tabla 4.** Número de SNPs retenidos en cada paso de filtrado en VCFTOOLS y RAD\_HAPLOTYPER. Incluye el número de *loci* atípicos detectados por diferentes métodos.

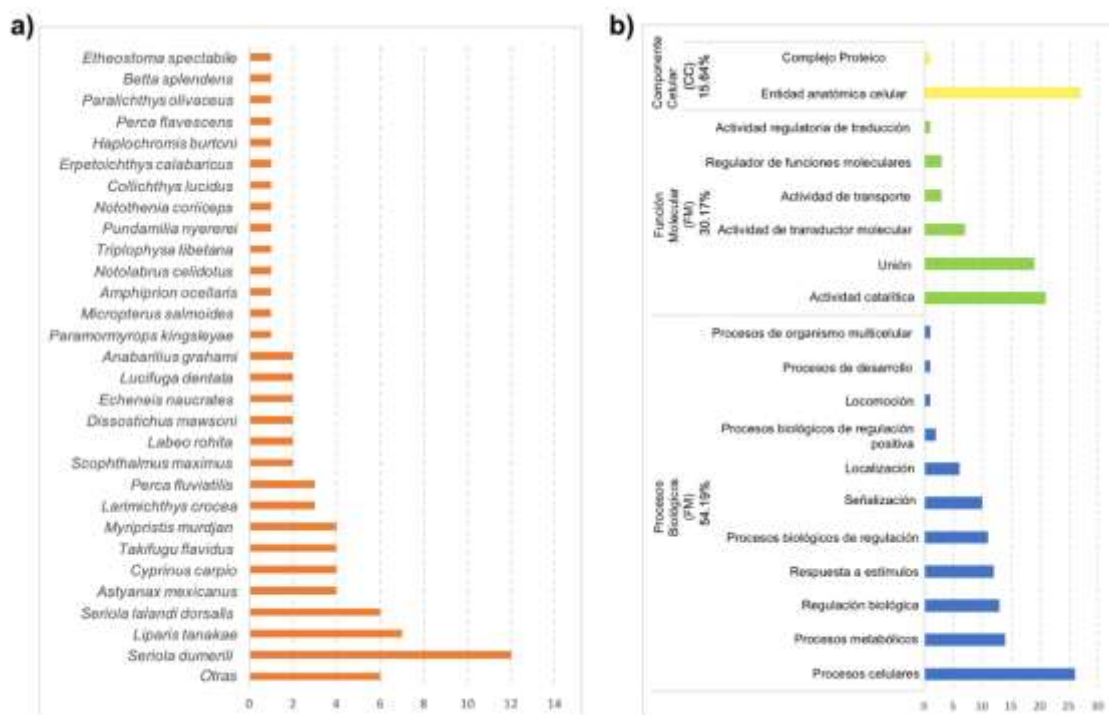
<b>Filtro</b>	<b>SNPs</b>
SNPs totales obtenidos por DDOCENT	1,284,903
Presencia en > 70% individuos, calidad > 30 (Phred), MAF > 0.03, profundidad > 3.	36,189
% datos faltantes por individuo < 0.6	7,242
Balance de alelos > 0.25 y < 0.75	6,839
Lecturas pareadas ( <i>loci</i> respaldados por lecturas <i>forward</i> y <i>reverse</i> )	5,793
Relación de calidad de mapeo entre alelos alternativos y de referencia.	5,505
Profundidad de lectura ( $\leq$ profundidad media + (3*desviaciones estándar))	5,342
Presencia en 80% de individuos en 80% de la población	4,938
Equilibrio Hardy–Weinberg en > 75% localidades	4,344
Eliminación de <i>loci</i> parálogos	4,339
<b>Total</b>	<b>4,339</b>
<b>Detección de <i>loci</i> bajo selección (atípicos)</b>	
BAYESCAN	317
PCAdapt	300
RDA max	51
RDA min	59

BAYESCENV máx.	94
BAYESCENV min	84
<i>loci</i> atípicos detectados por todos los métodos	7
<b><i>Set de datos:</i></b>	
<i>loci</i> neutrales	<b>3,678</b>
<i>loci</i> atípicos SNP <sub>MAX</sub>	<b>138</b>
<i>loci</i> atípicos SNP <sub>MIN</sub>	<b>136</b>
<i>loci</i> atípicos SNP <sub>ALL</sub>	<b>155</b>

### 7.1.3 Detección de *loci* candidatos a selección (atípicos) y anotación genética

A partir de la base de datos de 4,339 SNPs totales, BAYESCAN detectó 317 SNPs candidatos a selección (FDR = 0.05) mientras que PCAdapt identificó 300. En cuanto a los métodos AGA, en los valores mínimos de las variables oceanográficas, BAYESCENV identificó 84 SNPs, mientras que RDA detectó 59 SNPs. Por otra parte, en el conjunto de datos de valores oceanográficos máximos, BAYESCENV y RDA detectaron 94 y 51 SNPs respectivamente (Tabla 4). Sólo 7 SNPs fueron identificados por todos los métodos considerando valores mínimos y máximos. De todos los valores atípicos, se seleccionaron aquellos identificados por al menos dos métodos, como resultado, 138 SNP conformaron el conjunto de datos SNP<sub>MAX</sub>, 136 SNP representaron SNP<sub>MIN</sub> y 155 SNP para el conjunto de datos SNP<sub>ALL</sub> que incluye los valores máximos y mínimos.

Del mismo modo y excluyendo todos los SNPs que fueron considerados al menos por un método como *loci* atípicos (661 SNPs no repetidos) se obtuvo 3,678 SNPs *loci* neutrales. Setenta y ocho de los 155 SNP candidatos (del conjunto de datos SNP<sub>ALL</sub>) tuvieron coincidencias significativas con el BLAST (Anexo F), la mayoría de las secuencias estaban relacionadas con *S. dumerili*, *Liparis tanakae* y *S. lalandi dorsalis* (Fig. 9a). Cincuenta y cinco SNP de ellos, fueron asignados bajo diferentes anotaciones de proteínas (Anexo F), donde la ontogenia genética (OG) más recurrente fueron los procesos biológicos (PB, 54.19%) representados por procesos celulares y metabólicos (Fig. 9b); mientras que la función molecular estuvo representada por el 30.17%, la cual se relacionó principalmente con actividad aglutinante y catalítica. Finalmente, el componente celular abarcó el 15,64% del OG que estuvo mayoritariamente representado por entidad anatómica celular (Fig. 9b).



**Figura 9. a:** Frecuencias de especies de peces Actinopterygios identificadas por BLAST en 78 SNPs. **b:** Número de secuencias asociadas al componente celular, función molecular o procesos biológicos identificados en la ontogenia genética.

## 7.2 Análisis genético poblacional actual de *Seriola rivoliana*: ADNmt y loci neutrales (objetivo 1)

### 7.2.1 Diversidad y diferenciación genética del ADNmt

Se identificaron 25 sitios polimórficos que definen 21 haplotipos. Los haplotipos con mayor frecuencia fueron Hap\_6 (19.27%) en el Pacífico Oriental (EPA) seguido de Hap\_2 (16,51%) en el Atlántico Occidental (WAT) y Atlántico Oriental (EAT) y Hap\_1 (13.76%) que incluía individuos capturadas en las regiones oceánicas de la India (IND), el Pacífico Occidental (WPA), el Pacífico Central (CPA), la EPA y el Atlántico (WAT y EAT) (Tabla 5).



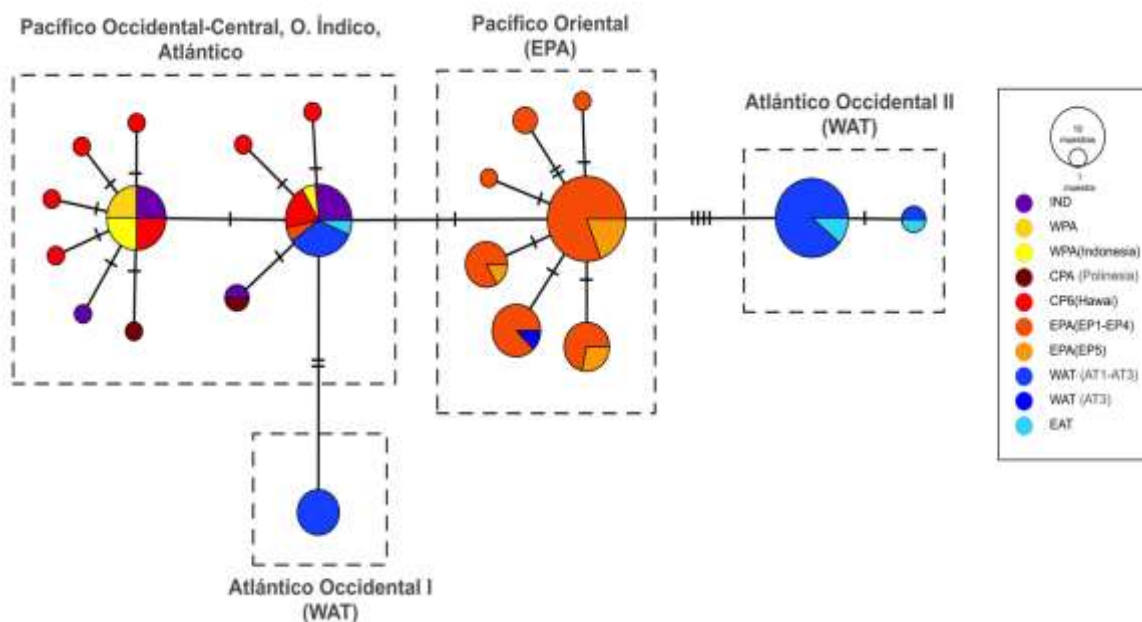


La diversidad haplotípica ( $Hd$ ) osciló entre 0.28 (WPA) y 0.93 (CPA) en el Pacífico, mientras que, en el Atlántico,  $Hd$  osciló entre 0.47 (AT3 en WAT) y 0.83 (EAT), y para la región del océano Índico fue de 0.75. La diversidad de nucleótidos ( $\pi$ ) fue variable entre localidades con un rango de  $\pi = 0.04$  (WPA) a  $\pi = 0.53$  (EP1 en EPA, Tabla 6).

**Tabla 6.** Diversidad genética del DNAm<sub>t</sub> por localidad. N: individuos totales, M: individuos eliminados, S: sitios segregados, H: haplotipos,  $Hd$ : diversidad haplotípica y  $\pi$ : diversidad nucleotídica,  $\pm$ : desviación estándar

Región Oceánica	Localidad	N	M	S	H	$Hd$ (SD)	$\pi$ (SD)
Pacífico							
Occidental	WPA	8	2	1	1, 16 1,12,13,14,15, 16,18,19,20,2	0.28 ( $\pm 0.19$ )	0.04 ( $\pm 0.02$ )
Pacífico Central	CPA	14	0	9	1	0.93 ( $\pm 0.05$ )	0.08 ( $\pm 0.04$ )
Pacífico Oriental	EP1	12	6	2	5,6,9	0.73 ( $\pm 0.15$ )	0.53 ( $\pm 0.04$ )
	EP2	10	1	4	5,6,7,8	0.69 ( $\pm 0.14$ )	0.08 ( $\pm 0.02$ )
	EP3	10	2	5	5,6,7,9,10	0.78 ( $\pm 0.15$ )	0.08 ( $\pm 0.01$ )
	EP4	21	6	5	1,5,6,9,10,11	0.81 ( $\pm 0.06$ )	0.06 ( $\pm 0.01$ )
	EP5	15	7	2	6,9,10	0.67 ( $\pm 0.12$ )	0.05 ( $\pm 0.01$ )
Atlántico							
Occidental	AT1	10	5	5	1,2	0.60 ( $\pm 0.17$ )	0.20 ( $\pm 0.10$ )
	AT2	14	4	8	1,2,3,4	0.80 ( $\pm 0.07$ )	0.19 ( $\pm 0.05$ )
	AT3	19	5	8	2,3,5	0.47 ( $\pm 0.13$ )	0.21 ( $\pm 0.06$ )
Atlántico Oriental	EAT	4	0	6	1,2,4	0.83 ( $\pm 0.22$ )	0.16 ( $\pm 0.06$ )
Océano Índico	IND	10	1	3	1,16,17,18	0.75 ( $\pm 0.11$ )	0.06 ( $\pm 0.010$ )
	Total	147	39	25	21	0.69 ( $\pm 0.17$ )	0.14 ( $\pm 0.13$ )

La red de haplotipos mostró cuatro grupos que contenían un solo haplotipo dominante y con haplotipos satélites asociados (nombrados como haplogrupos de aquí en adelante): el primero incluía individuos de IND, WPA y CPA; el segundo haplogrupo incluía individuos de IND, WPA, CPA, EAT y algunos individuos de WAT; el tercer haplogrupo incluyó individuos de la EPA y un individuo del WAT (AT3, recolectado en Venezuela); y el cuarto incluía individuos solo del Atlántico (WAT y EAT) con cuatro pasos mutacionales del haplogrupo EPA (Fig. 10). Cuando se descartaron las secuencias de BOLD, se mantuvo la estructura de la red haplotípica (Anexo G), pero solo se incluyeron 16 haplotipos y 20 sitios polimórficos.



**Figura 10.** Red de haplotipos del gen mitocondrial COI. Los círculos representan los haplotipos y los colores indican regiones oceánicas: Océano Índico (IND), Pacífico Occidental (WPA), Pacífico Central (CPA), Pacífico Oriental (EPA: EP1–EP5), Atlántico Occidental (WAT: AT1–AT3) y Atlántico Oriental (EAT). Las rayas verticales muestran pasos mutacionales y los cuadrados de líneas punteadas indican los haplogrupos detectados.

Los resultados de AMOVA indicaron que el componente de la variación molecular atribuible a las diferencias entre los grupos se maximizó cuando las localidades se agruparon en regiones oceánicas (WAT, CPA y EPA: 41.31% varianza,  $F_{CT} = 0.413$ ,  $P = 0.001$ , Tabla 7).

**Tabla 7.** Análisis de AMOVA bajo tres modelos de estructura: por localidades en cuenca oceánica (1), por regiones oceánicas (2) y por poblaciones detectadas por métodos de agrupamiento (3). Los tres modelos se evaluaron con ADNmt (COI) y ADNn (SNP)

Modelo	Fuente de variación	ADNmt (COI)				ADNn (SNPs)			
		df	Variación %	Índice de Fijación ( $F_{ST}$ )	Valor P	df	Variación %	Índice de Fijación ( $F_{ST}$ )	Valor P
<b>1) Atlántico y Pacífico</b>	Entre grupos	1	34.92	0.349	0.010	1	27.36	0.273	0.010
	Dentro de las poblaciones	7	9.7	0.149	0.010	7	6.79	0.093	0.001
<b>2) Atlántico (WAT), Pacífico Oriental (EPA) y Pacífico Central (CPA)</b>	Entre grupos	2	41.31	0.413	0.001	2	32.95	0.329	0.002
	Dentro de las poblaciones	6	1.71	0.029	0.220	6	0.5	0.007	0.001
<b>3) Atlántico, Pacífico-1, Pacífico-2 y Pacífico-3</b>	Entre grupos	3	36.77	0.367	0.001	3	26.41	0.264	0.001
	Dentro de las poblaciones	5	3.24	0.051	0.190	5	0.4	0.005	0.002

Después de la corrección por FDR, todas las estimaciones por pares de  $\phi_{ST}$  entre las localidades del Pacífico Central y Oriental fueron significativas, y las estimaciones oscilaron entre 0.460 y 0.505. Las localidades del Pacífico Central también se diferenciaron significativamente de las del Atlántico ( $\phi_{ST} = 0.310-0.559$ ), y las localidades del Pacífico Oriental se diferenciaron significativamente de las localidades del Atlántico ( $\phi_{ST} = 0.259-0.508$ , Tabla 8). La comparación entre localidades dentro de cuencas oceánicas no fue significativa, consistente con la presencia de tres grupos genéticos distribuidos en diferentes cuencas oceánicas.

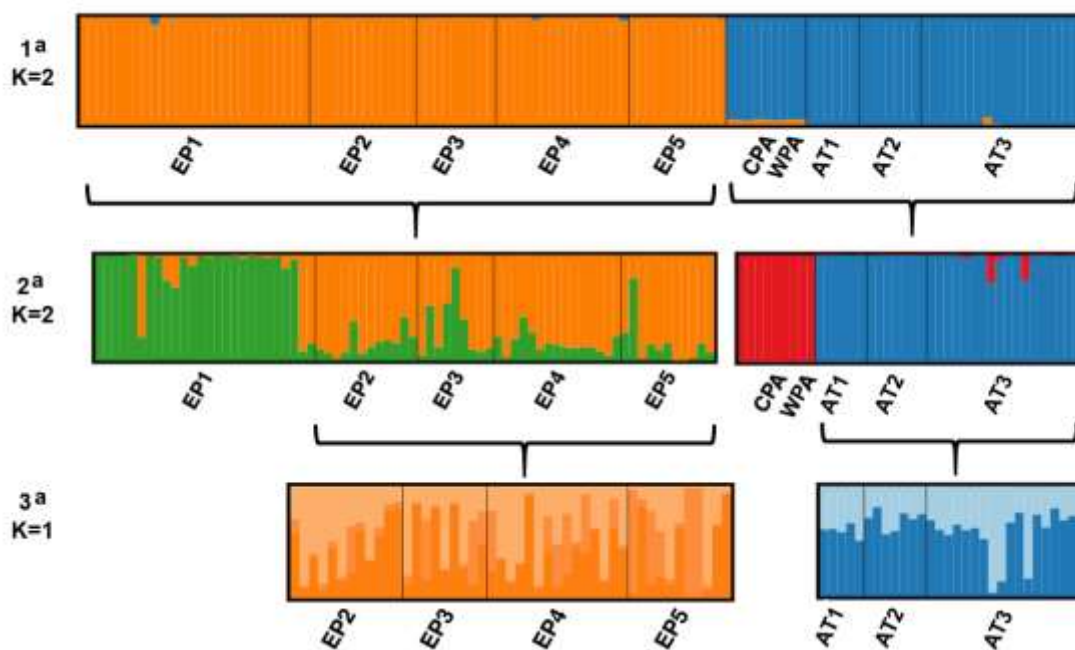
**Tabla 8.** Diferenciación genética estimada por valores pareados de datos de  $\phi_{ST}$  del ADNmt (abajo en la diagonal) y  $F_{ST}$  del ADNn (arriba de la diagonal) entre localidades de los Océanos Pacífico (Occidental: WPA, Central: CPA y Oriental: EP1-EP5); Atlántico (Occidental: AT1-AT3 y Oriental: EAT) e Índico (IND). En negrita los valores significativos ( $P < 0.05$ ) después de la corrección FDR.

	WPA	CPA	EP1	EP2	EP3	EP4	EP5	AT1	AT2	AT3	EAT	IND
<b>WPA</b>	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>CPA</b>	0.008	*	<b>0.329</b>	<b>0.331</b>	<b>0.357</b>	<b>0.335</b>	<b>0.340</b>	<b>0.178</b>	<b>0.169</b>	<b>0.164</b>	-	-
<b>EP1</b>	<b>0.765</b>	<b>0.480</b>	*	0.006	0.009	<b>0.009</b>	<b>0.012</b>	<b>0.349</b>	<b>0.349</b>	<b>0.349</b>	-	-
<b>EP2</b>	<b>0.704</b>	<b>0.479</b>	0.015	*	0.006	0.006	0.004	<b>0.348</b>	<b>0.346</b>	<b>0.353</b>	-	-
<b>EP3</b>	<b>0.679</b>	<b>0.460</b>	0.065	0.077	*	<b>0.009</b>	0.010	<b>0.370</b>	<b>0.373</b>	<b>0.377</b>	-	-
<b>EP4</b>	<b>0.645</b>	<b>0.473</b>	0.023	0.019	0.039	*	0.007	<b>0.354</b>	<b>0.353</b>	<b>0.357</b>	-	-
<b>EP5</b>	<b>0.766</b>	<b>0.505</b>	0.100	0.125	0.018	0.059	*	<b>0.362</b>	<b>0.362</b>	<b>0.363</b>	-	-
<b>AT1</b>	<b>0.626</b>	<b>0.489</b>	<b>0.437</b>	<b>0.455</b>	<b>0.421</b>	<b>0.482</b>	<b>0.485</b>	*	0.015	0.012	-	-
<b>AT2</b>	<b>0.375</b>	<b>0.310</b>	<b>0.259</b>	<b>0.287</b>	<b>0.265</b>	<b>0.324</b>	<b>0.301</b>	0.042	*	0.008	-	-
<b>AT3</b>	<b>0.604</b>	<b>0.559</b>	<b>0.456</b>	<b>0.474</b>	<b>0.458</b>	<b>0.508</b>	<b>0.489</b>	0.080	0.080	*	-	-
<b>EAT</b>	<b>0.739</b>	<b>0.604</b>	<b>0.565</b>	<b>0.578</b>	<b>0.544</b>	<b>0.600</b>	<b>0.609</b>	0.200	0.049	0.118	*	-
											<b>0.6</b>	
<b>IND</b>	0.134	0.047	<b>0.564</b>	<b>0.538</b>	<b>0.511</b>	<b>0.503</b>	<b>0.586</b>	<b>0.514</b>	<b>0.277</b>	<b>0.554</b>	<b>46</b>	*

### 7.2.2 Diversidad, diferenciación genética y conectividad de *loci* neutrales

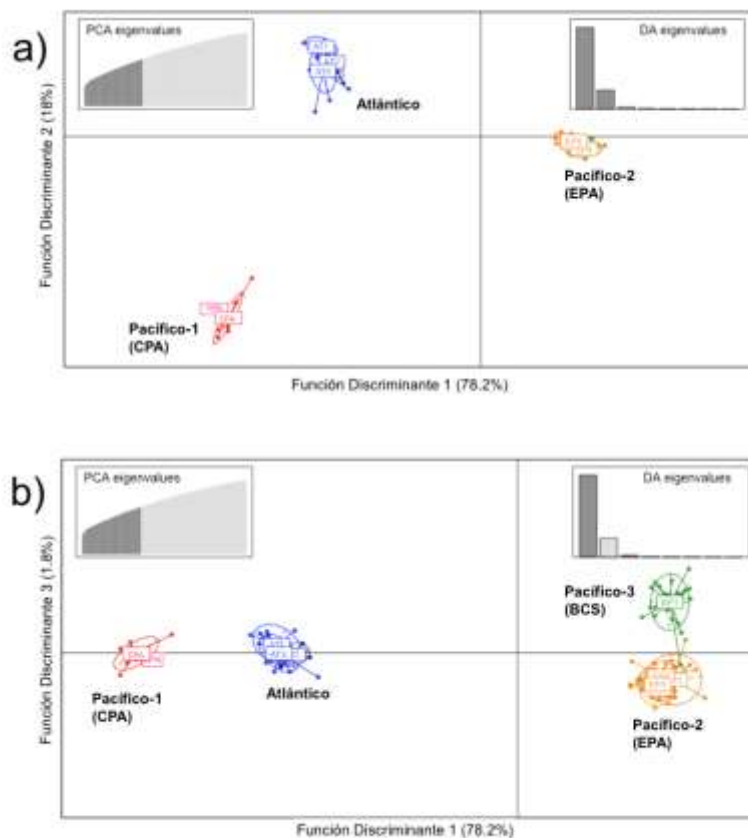
El conjunto de datos en este apartado consistió en 113 individuos con 3,678 *loci* neutrales. El primer análisis de STRUCTURE, que incluyó todas las localidades, reveló dos grupos basados en  $\Delta K$  ( $K = 2$ , Fig. 11). El primer grupo contuvo a todos los individuos del Pacífico Oriental, mientras que el segundo agrupó a los individuos del Atlántico Occidental (AT1-AT3) y del Pacífico Central y Occidental (WPA y CPA). Se realizó un segundo análisis de STRUCTURE sobre cada subgrupo detectado, como resultado se obtuvo una  $K = 2$  para cada subgrupo. El primero contuvo a individuos de EP1 separados del resto de las localidades EPA y el segundo estuvo representado

por individuos de CPA y WPA agrupados por separado de las localidades WAT. Se realizó una tercera ronda de análisis de STRUCTURE para el grupo Atlántico y las localidades de la EPA; sin embargo, los resultados sugieren  $K = 1$  (Fig. 11). Debido a que los métodos de agrupación coincidieron al incluir al individuo de Vietnam con CPA, se incluyó en la población Pacífico-1 para análisis posteriores.



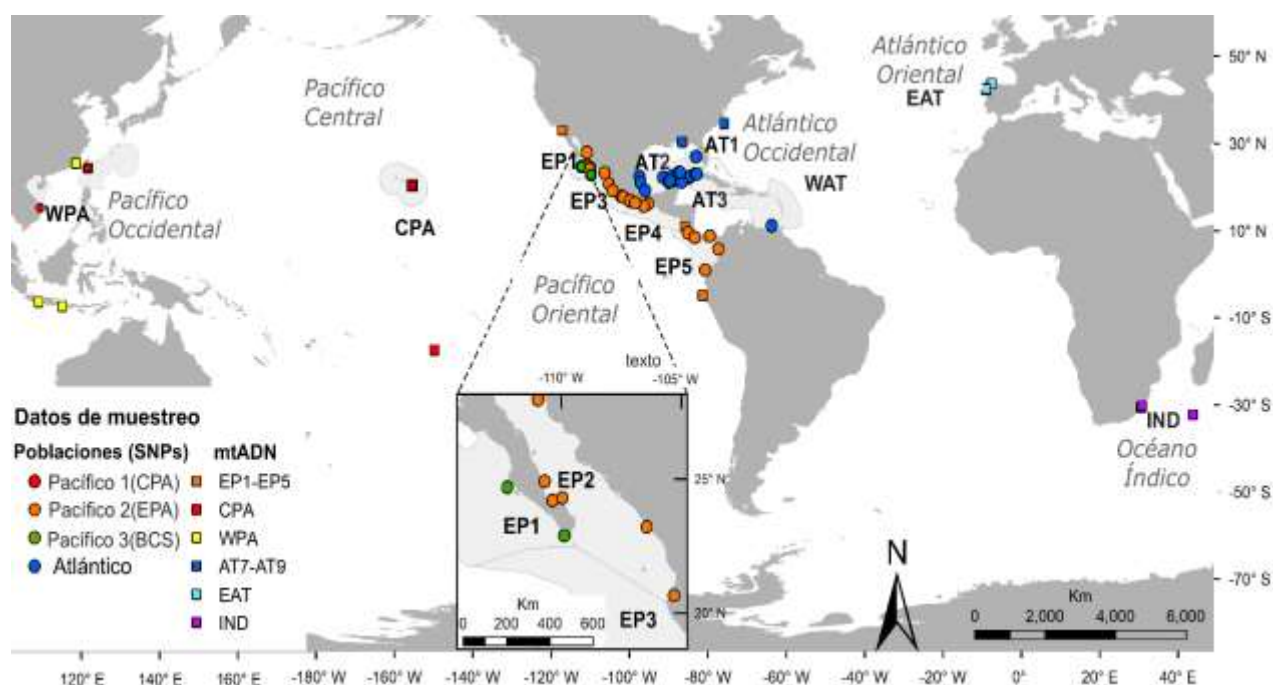
**Figura 11.** Análisis de STRUCTURE jerárquico en tres rondas. Océanos Pacífico Oriental (EPA: EP1–EP5), Central (CPA), Occidental (WPA), y Atlántico Occidental (WAT: AT1–AT3).

El análisis de ADCP identificó tres grupos ( $K = 3$ , Fig. 12a), en el cual se recuperaron 40 componentes (CP) principales y ocho funciones discriminantes (FD). Los dos primeros DF explicaron el 96.2% de la variación genética (FD1 = 78.2%, FD2 = 18%). El primer grupo o población genética (Pacífico-1, CPA) incluyó a todos los individuos muestreados en Hawái (CPA) y Vietnam (WPA); el segundo agrupó a todos los individuos del Pacífico Oriental desde EP1 a EP5 y el último reunió a todos los individuos del Atlántico Occidental (AT1–AT3). No obstante, cuando se consideró el tercer FD (FD3 = 1.8%), los individuos del EP1 formaron un cuarto grupo (Pacífico-3) distinguible de los individuos de otras localidades del Pacífico Oriental (Pacífico-2; Fig. 12b).



**Figura 12.** Grupos genéticos de individuos de jurel *S. rivoliana* del Pacífico Occidental (WPA) y Central (CPA), Pacífico Oriental (EPA: EP1–EP5) y Atlántico Occidental (WAT: AT1–AT3) obtenidos mediante análisis discriminante de componentes principales para el conjunto de datos neutrales. La gráfica en (a) representa las dos primeras funciones discriminantes (FD), mientras que (b) corresponde a la primera y tercera FD.

En general, los resultados de ADCP y STRUCTURE confirman la presencia de cuatro poblaciones genéticas, tres en el océano Pacífico (Pacífico-1: CPA; Pacífico-2: EPA, Pacífico-3: BCS) y una en el Atlántico (Fig. 13).



**Figura 13.** Mapa de localidades de muestreo (polígonos sombreados) de *Seriola rivoliana* distribuidas en el Pacífico Occidental (WPA), Pacífico Central (CPA), Pacífico Oriental (EPA: EP1–EP5), Atlántico Occidental (WAT: AT1–AT3), Atlántico Oriental (EAT) y Océano Índico (IND). Los puntos son datos de muestra de este estudio; los cuadrados representan datos de sistemas BOLD.

Los resultados de AMOVA indicaron que las diferencias entre grupos se maximizaron cuando las localidades se agruparon como regiones oceánicas: WAT, CPA y EPA (32.95% varianza explicada,  $F_{CT} = 0.329$ ,  $P = 0.002$ , Tabla 7), en lugar de cuando las localidades se ubicaron en las cuatro poblaciones detectadas con métodos de agrupación (26.4% varianza explicada,  $F_{CT} = 0.264$ ,  $P = 0.001$ , Tabla 7). No obstante, los índices de fijación estimados ( $F_{ST}$ ) entre localidades (Tabla 8) fueron significativamente diferentes de cero después del método de corrección FDR cuando se compararon localidades en diferentes cuencas oceánicas ( $F_{ST}$ : 0.164–0.377). Asimismo, cuando se compararon localidades del Pacífico Oriental (EPA) y Central (CPA) ( $F_{ST}$ : 0.329–0.357) y en el EPA cuando se compararon las localidades EP1 con EP4 y EP5 ( $F_{ST}$ : 0.009 y 0.012, respectivamente) y cuando se comparó EP3 con EP4 ( $F_{ST}$ : 0.009). Los resultados de aislamiento por distancia no fueron significativos (Mantel  $R^2 = 0.194$ ,  $P = 0.072$ ).

De acuerdo con los resultados anteriores, la diversidad genética se estimó considerando cuatro poblaciones detectadas por métodos de agrupamiento (Pacífico-1, Pacífico-2, Pacífico-3 y

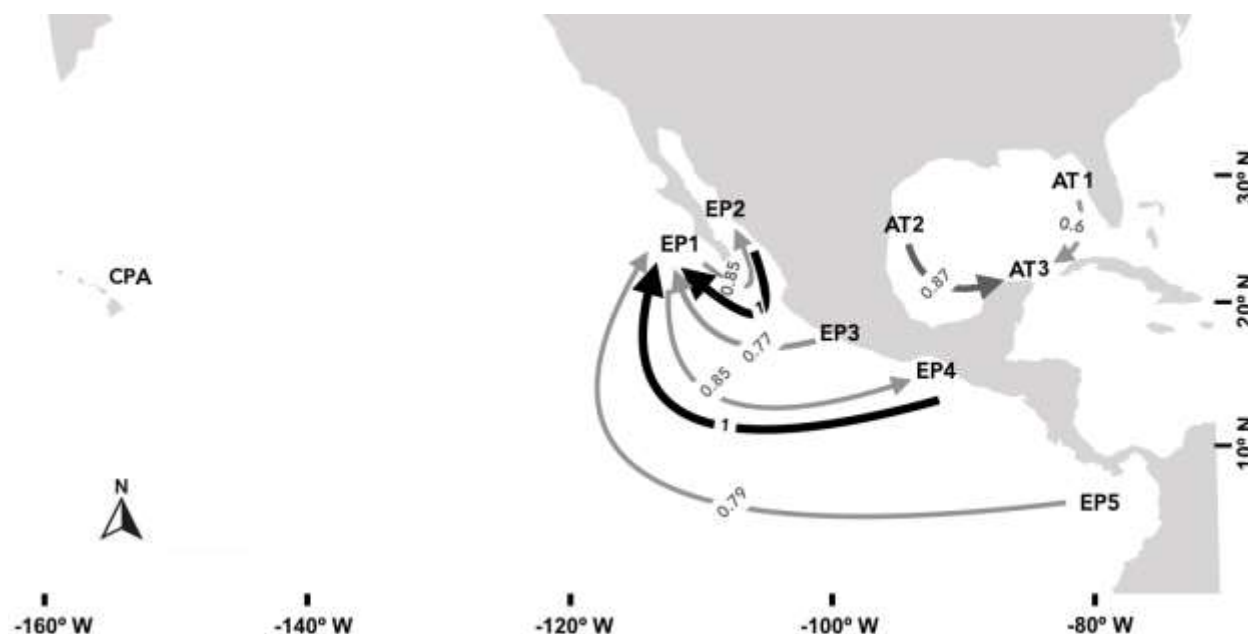


Atlántico). La riqueza alélica rarificada ( $A_R$ ) varió de 1.291 (Pacífico-1) a 1.381 (Pacífico-3, Tabla 9). La heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) osciló entre 0.184 (Pacífico-1) y 0.240 (Pacífico-3), y las estimaciones de  $G_{IS}$  oscilaron entre 0.069 (Atlántico) y 0.077 (Pacífico-2). La prueba inicial de Friedman indicó diferencias significativas entre poblaciones para  $A_R$ ,  $H_e$  y  $G_{IS}$  ( $P < 0.001$ ), sin embargo, los resultados de la prueba de Wilcoxon pareada indicaron diferencias significativas en  $A_R$  y  $H_e$  entre grupos, excepto entre Pacífico-3 y Pacífico-2 ( $P > 0.05$ , Anexo H). Las estimaciones de  $G_{IS}$  fueron diferentes entre poblaciones, con excepción de Pacífico-3 con Atlántico ( $P = 0.861$ , Anexo H).

**Tabla 9.** Diversidad genética por población basada en *loci* neutrales: riqueza alélica rarificada ( $A_R$ ), heterocigosidad observada ( $H_o$ ) y esperada ( $H_e$ ) y coeficiente de consanguinidad ( $G_{IS}$ ).

Región Oceánica	Población Genética	N	$A_R (\pm SD)$	$H_o$ (CI 95%)	$H_e$ (CI 95%)	$G_{IS}$ (CI 95%)
Pacífico Oriental	Pacífico-3 (BCS: EP1)	24	1.786 ( $\pm 0.007$ )	0.221 (0.216-0.229)	0.240 (0.233-0.245)	0.076 (0.064-0.087)
	Pacífico-2 P. Oriental (EPA: EP2-EP5)	49	1.817 ( $\pm 0.006$ )	0.220 (0.213-0.225)	0.238 (0.232-0.244)	0.077 (0.067-0.086)
Pacífico Central	Pacífico-1 Central (CPA)	9	1.509 ( $\pm 0.008$ )	0.171 (0.164-0.177)	0.184 (0.177-0.19)	0.073 (0.055-0.091)
Atlántico Occidental	Atlántico (WAT)	31	1.624 ( $\pm 0.008$ )	0.182 (0.171-0.183)	0.196 (0.193-0.206)	0.069 (0.057-0.080)

En cuanto al flujo genético, las redes de migración relativa (Fig. 14) fueron consistentes con los resultados de los análisis de agrupamiento y los índices de fijación estimados ( $F_{ST}$ ), mostrando altos niveles de tasas de migración relativa entre localidades en el Pacífico Oriental ( $rm > 0.46$ ,  $P < 0.05$ ), siendo la intensidad mayor hacia EP1 ( $rm > 0.79$ ,  $P < 0.05$ ), mientras que la migración entre el Pacífico Oriental y Central fue efectivamente cero ( $rm < 0.07$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 14). En el Océano Atlántico, la migración relativa también fue asimétrica, con mayor intensidad de norte a sur ( $rm > 0.87$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 14). También se encontraron valores bajos entre el Atlántico y el Pacífico Central ( $rm < 0.20$ ,  $P < 0.05$ , Anexo I)



**Figura 14.** Red que muestra la intensidad y dirección (color y dirección de las flechas) de la migración relativa entre localidades en los océanos Pacífico (Pacífico Oriental: EP1-EP5; Pacífico Central: CPA) y Atlántico (AT1-AT3).

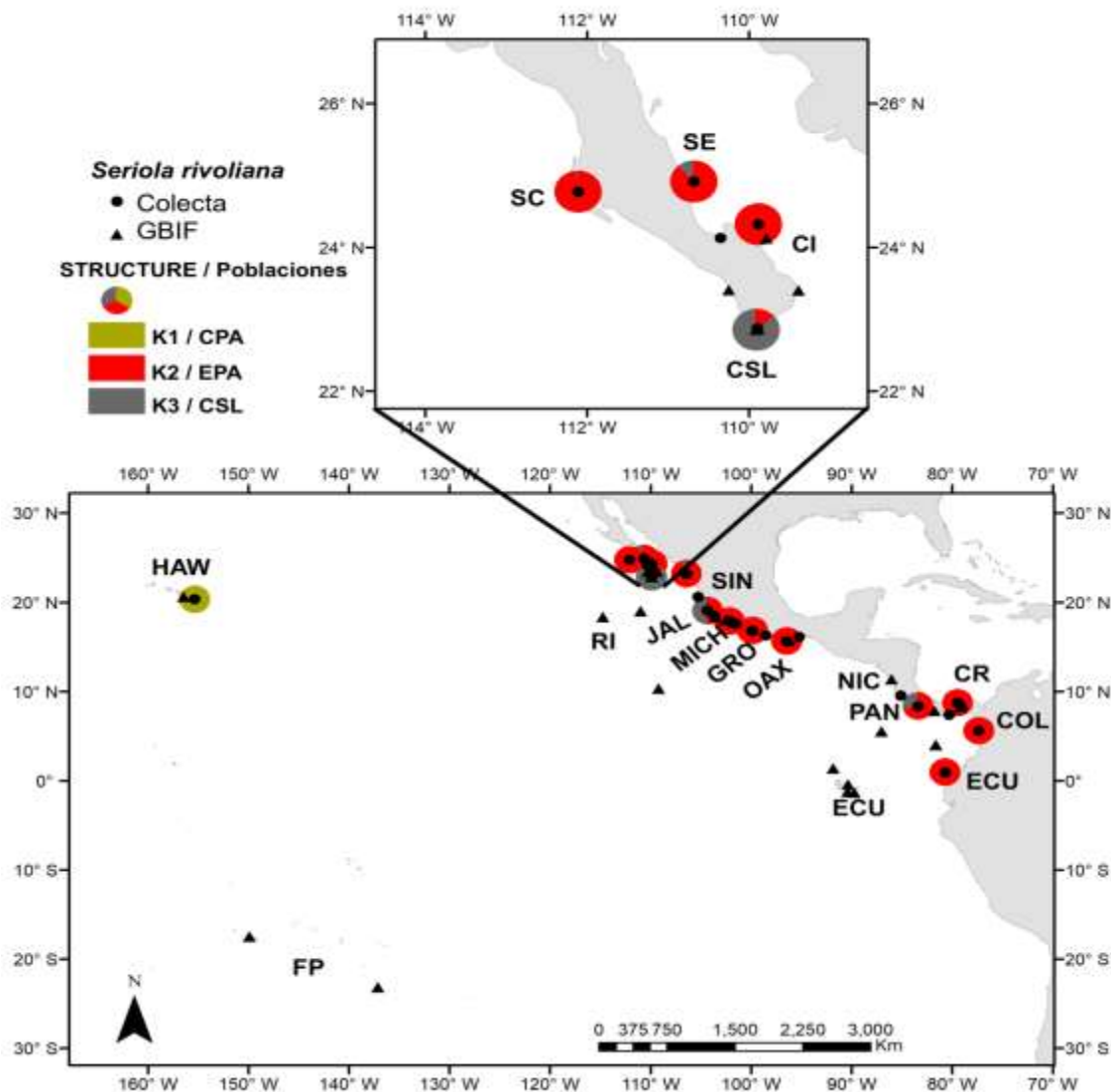
### 7.3 Genética del paisaje marino: cambios en la estructura genética de *Seriola rivoliana* con *loci* bajo selección ante escenarios de cambio climático y presión de pesca en el Océano Pacífico (objetivo 2)

Para este apartado se emplearon los datos de los individuos de jurel presentes en el Océano Pacífico Oriental y Central, debido a la presencia de sub-estructuración genética en esta cuenca oceánica. En este caso, los individuos se agruparon en 14 parches en un radio de 100 km<sup>2</sup> (Anexo D).

#### 7.3.1 Diversidad y estructura genética actual de *loci* bajo selección

Los métodos de agrupación identificaron tres poblaciones genéticas ( $K = 3$ , Anexo J) para los tres conjuntos de datos de SNP (SNP<sub>MAX</sub>, SNP<sub>MIN</sub> y SNP<sub>ALL</sub>). Los análisis de estructura jerárquica en STRUCTURE revelaron dos grupos en la primera corrida, en el cual se separa HAW de los parches del Pacífico Oriental, la segunda corrida que contiene sólo individuos del Pacífico Oriental reveló  $K = 2$  separando a esos individuos del parche CSL; por lo tanto, STRUCTURE reveló los mismos tres grupos genéticos detectados antes por ADCP en los tres conjuntos de

datos de SNP evaluados (Anexo J). El ADCP mostró más del 99% de variación genética para las dos primeras funciones discriminantes (FD) en todos los conjuntos de datos (Anexo J). El primer grupo, o población, incluyó a todos los individuos muestreados en Cabo San Lucas (CSL), el segundo grupo abarcó a todos los individuos del Pacífico Oriental (EPA) desde la Isla Cerralvo (IC) hasta Ecuador (ECU), incluidos los individuos de San Carlos (SC); finalmente, el tercer grupo incluyó a los individuos de Hawái (HAW, Fig. 15).



**Figura 15.** Sitios de recolecta (distribuidos en parches) de *Seriola rivoliana* obtenidas de GBIF (▲) y datos de recolecta (●). Los gráficos circulares indican el coeficiente de ancestría obtenidos por el análisis de agrupamiento en STRUCTURE, indicando cada color la población genética (K) a la que pertenece.

La riqueza alélica rarificada ( $A_R$ ) fue similar en todas las poblaciones identificadas por los métodos de agrupamiento ( $A_R = 1.201:1.256$ , Tabla 10). Cuando las comparaciones entre la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) y observada ( $H_o$ ), así como el coeficiente de consanguinidad ( $G_{IS}$ ) se llevaron a cabo para la misma población entre los conjuntos de SNPs ( $SNP_{MAX}$ ,  $SNP_{MIN}$  y  $SNP_{ALL}$ ), los resultados mostraron diferencias no significativas (Anexo K-a). En contraste, la población HAW mostró diferencias significativas al presentar bajos niveles de coeficiente de consanguinidad ( $G_{IS} = 0.005: 0.029$ ) con respecto a las poblaciones del Pacífico Oriental (CSL:  $G_{IS} = 0.186: 0.235$ ,  $P < 0.02$ ; EPA:  $G_{IS} = 0.117: 0.205$ ,  $P < 0.003$ , (Tabla 10, Anexo K-b).

Dado que los resultados del agrupamiento y la diversidad genética no detectaron diferencias entre los diferentes conjuntos de datos de SNP ( $SNP_{MAX}$ ,  $SNP_{MIN}$  y  $SNP_{ALL}$ ), sólo se utilizó el conjunto de datos de  $SNP_{ALL}$  (combinación de valores máximos y mínimos) para estimar la diferenciación genética y la frecuencia alélica en los análisis de simulación (ver más abajo).

Los coeficientes de diferenciación genética ( $F_{ST}$  y  $G''_{ST}$ ) respaldan las tres poblaciones genéticas detectadas a través de ADGP y STRUCTURE. Los parches del Pacífico Central mostraron valores de  $F_{ST} > 0.75$  con significación estadística ( $P < 0.05$ , Anexo L-a) para la mayoría de los parches del Pacífico Oriental, la diferencia genética más fuerte fue entre Hawái y Cabo San Lucas ( $F_{ST} = 0.87$ ,  $P = 0.001$ ). El parche de Cabo San Lucas mostró diferentes niveles de diferenciación genética con respecto a las localidades del Pacífico Oriental ( $F_{ST} = 0.20-0.38$ ,  $P < 0.05$ ), mientras que para los parches restantes de la población del Pacífico Oriental no se observó valores de  $F_{ST}$  significativos. Sin embargo, los valores de  $G''_{ST}$  sugieren diferenciación genética entre los parches Jalisco, Costa Rica con San Evaristo ( $G''_{ST} = 0.17$  y  $0.22$ ,  $P < 0.05$  respectivamente, Anexo L-a).

**Tabla 10.** Medidas de diversidad genética en poblaciones genéticas para cada conjunto de datos de SNPs atípicos detectados.  $A_R$ : Riqueza alélica (rarificada), heterocigosidad observada ( $H_o$ ) y esperada ( $H_e$ ), y coeficiente de consanguinidad ( $G_{IS}$ )

Población	Parche	SNP <sub>MAX</sub>				SNP <sub>MIN</sub>				SNP <sub>ALL</sub>			
		$A_R$	$H_e$ (C.I.95%)	$H_o$ (C.I.95%)	$G_{IS}$ (C.I.95%)	$A_R$	$H_e$ (C.I.95%)	$H_o$ (C.I.95%)	$G_{IS}$ (C.I.95%)	$A_R$	$H_e$ (C.I.95%)	$H_o$ (C.I.95%)	$G_{IS}$ (C.I.95%)
1 (CSL)	CSL	1.201	0.058 (0.04- 0.078)	0.045 (0.031- 0.060)	0.235 (0.096- 0.363)	1.202	0.064 (0.044- 0.087)	0.052 (0.036- 0.071)	0.186 (0.074- 0.299)	1.244	0.073 (0.053- 0.093)	0.056 (0.041- 0.073)	0.224 (0.114- 0.329)
2 (EPA)	SC, CI, SIN, JAL, COL, MICH, GRO, OAX, PAN, CR, COL, ECU	1.205	0.058 (0.041- 0.078)	0.046 (0.031- 0.064)	0.205 (0.094- 0.323)	1.221	0.067 (0.047- 0.088)	0.055 (0.038- 0.072)	0.177 (0.098- 0.256)	1.252	0.075 (0.055- 0.096)	0.060 (0.044- 0.078)	0.196 (0.111- 0.286)
3 (HAW)	HAW	1.239	0.103 (0.072- 0.133)	0.101 (0.068- 0.135)	0.017 (-0.135- 0.167)	1.256	0.107 (0.075- 0.138)	0.107 (0.072- 0.141)	0.005 (-0.130 - 0.142)	1.251	0.104 (0.075- 0.132)	0.101 (0.07- 0.132)	0.029 (-0.109- 0.161)

## 7.3.2 Escenarios de cambio climático futuro, presión pesquera y conectividad

### 7.3.2.1 Datos de ocurrencia

Se registraron un total de 54 ubicaciones no repetidas en el Océano Pacífico Central y Oriental (23 de datos recopilados y 31 obtenidos de GBIF, Anexo D).

### 7.3.2.2 Variables oceanográficas

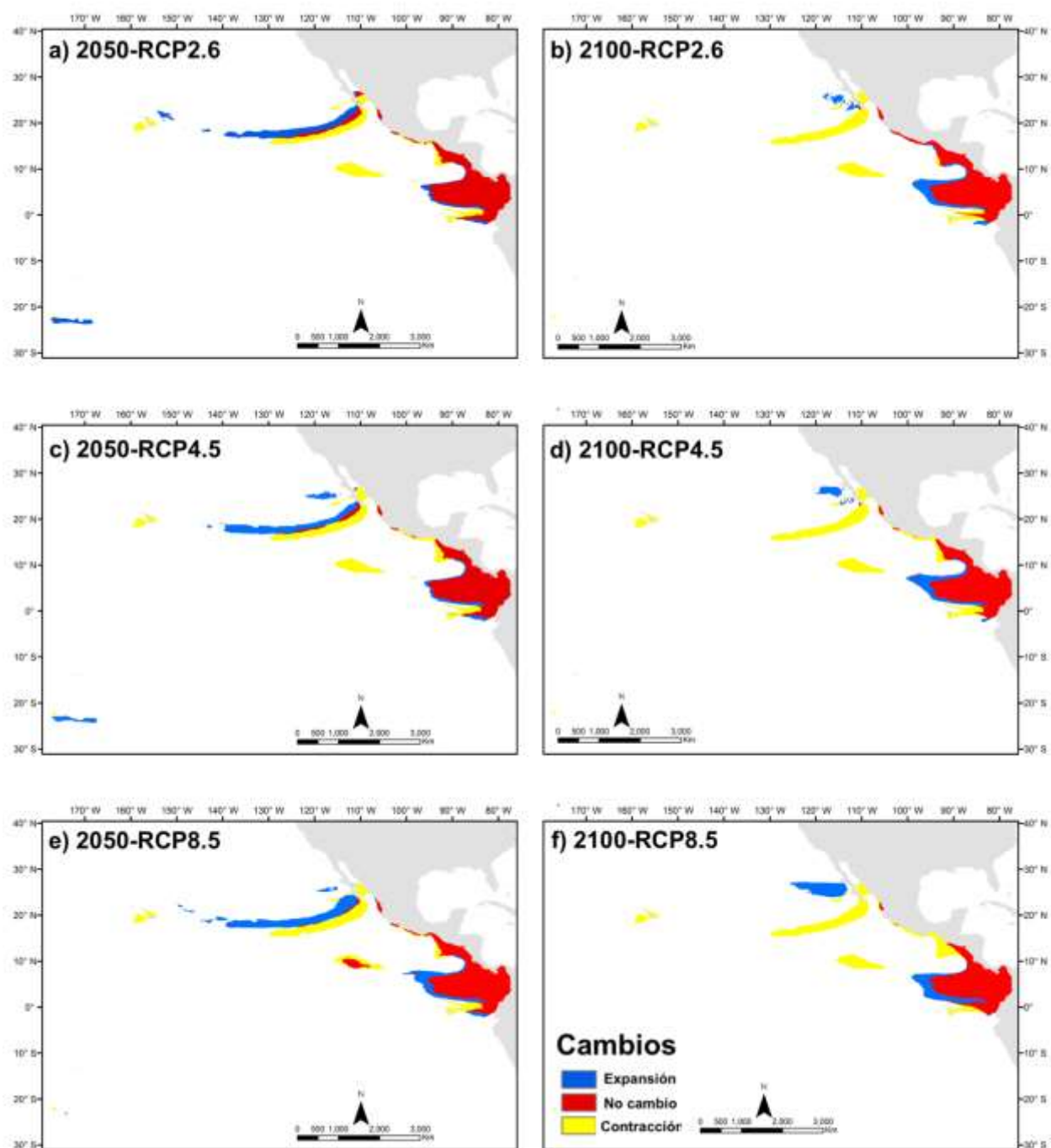
Después de probar las correlaciones entre las variables oceanográficas, la temperatura nocturna de la superficie del mar y la concentración de clorofila se eliminaron de todos los conjuntos de datos debido a una mayor correlación con otras variables ambientales ( $R^2 \geq 0.8$ ). Otras variables que fueron excluidas debido a la alta correlación fueron oxígeno disuelto ( $O_{2\text{medio}}$ ), nitrato ( $N_{\text{min}}$ ), fosfato ( $P_{\text{min}}$ ), salinidad ( $S_{\text{min}}$ ,  $S_{\text{min}}$ ), fitoplancton ( $PHY_{\text{max}}$ ,  $PHY_{\text{medio}}$ ) y pH (sólo en el conjunto de datos de valores máximos y mínimos). Todas las demás variables predictoras tuvieron  $<10$  VIF excepto los valores máximos de nitrato ( $N_{\text{max}}$ ) y valor medio de fosfato ( $P_{\text{medio}}$ ) que también fueron descartados (Tabla 1).

### 7.3.2.3 Modelos de distribución potencial

Los algoritmos para evaluar modelos de distribución potencial (MDP) con mejores indicadores de ROC y TSS ( $\geq 0.8$ , Anexo M) fueron ANN, GBM, GLM y RF, los cuales se mantuvieron para construir los modelos de proyección actual y futura (Anexo N). Los resultados de estos algoritmos se ensamblaron para generar un modelo consenso final para proyectar el área de distribución idónea de *S. rivoliana* para cada escenario climático (Anexo N).

Entre las variables no correlacionadas, la atenuación difusa fue la que más contribuyó a la predicción del MDP actual (46.94 %), seguida de la salinidad (13.37 %), mientras que, para las proyecciones futuras, la temperatura tuvo la mayor contribución con 68.12 % (Tabla 1). El MDP actual reveló que el mejor rango de distribución adecuado para *S. rivoliana* es entre 20°N y 10°S, sin embargo, con una interrupción en el hábitat adecuado cerca de la costa en la zona centro de México, así como en el Pacífico Central entre 130° a 150°W (Anexo N-a).

Los cambios en la idoneidad del hábitat en escenarios futuros (con respecto al MDP actual) se muestran en el Anexo N-b-g, Figura 16a-f y la Tabla 11. Los MDP para todos los escenarios proyectaron contracciones del área de distribución principalmente desde el interior sur del Golfo de Baja California hasta Hawái, aunque las expansiones hacia el norte de esta zona también se muestran, principalmente para todos los escenarios para el año 2050 (Anexo N-b,d,f).



**Figura 16.** Cambios en la idoneidad del hábitat de *S. rivoliiana* bajo tres escenarios de cambio climático: modelo optimista RCP2.6 a, b; modelo estabilizador RCP4.5 c, d; modelo pesimista RCP8.5 e, f; para los años 2050 y 2100. Se muestran las áreas de expansión (azul), contracción (amarillo) y áreas donde no hay cambio en la distribución (rojo).



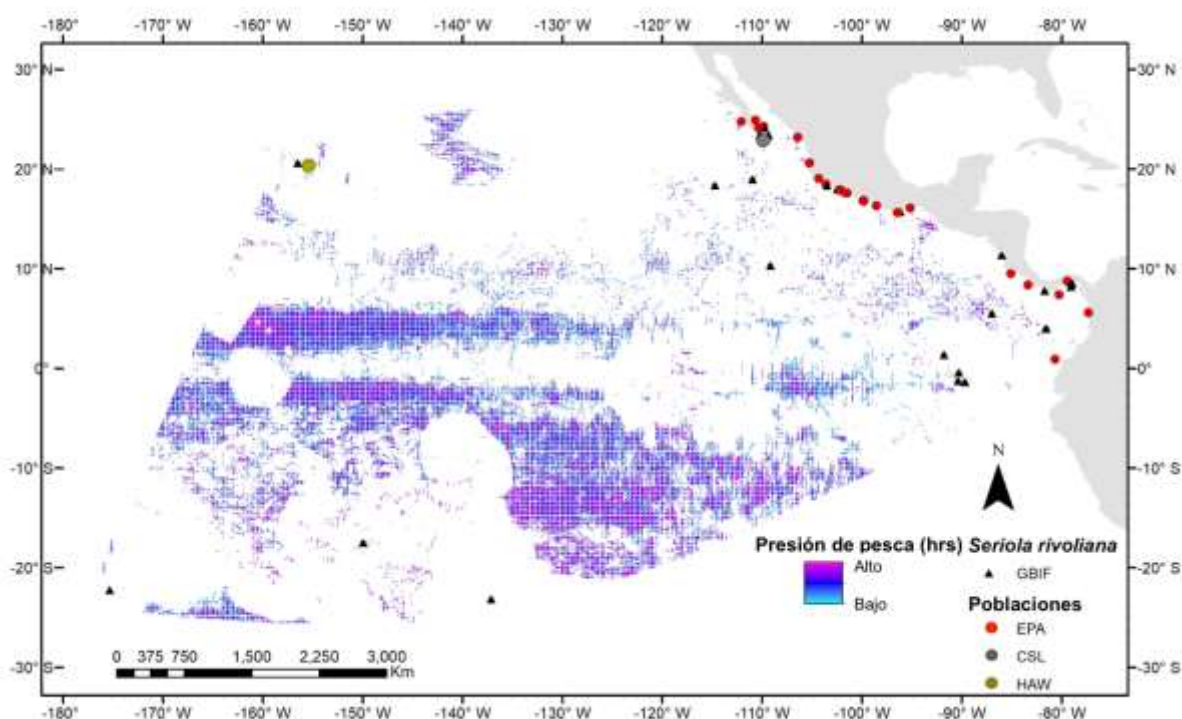
Centroamérica fue la zona más estable (sin cambios), pero con una ligera expansión que se intensificó bajo el escenario pesimista RCP8.5 (Anexo N-e). Como era de esperar, los escenarios optimistas RCP2.6 mantuvieron los porcentajes más altos de áreas sin cambios tanto para los años 2050 (4.4%) como para 2100 (4.1%), también presentaron los porcentajes más bajos de contracción con 2.2% para 2050 y 2.5% para 2100 (Fig. 16a, b, Tabla 11); mientras que los escenarios pesimistas en RCP8.5 mostraron el mayor aumento de áreas aptas tanto para 2050 (2.6%) como para 2100 (1.6%), resultó el modelo con mayor contracción (2.9%) para el año 2100 (Fig. 16e,f, Tabla 11). Cabe destacar que bajo todos los escenarios de cambio climático en 2050 se mantuvo un mayor rango de aptitud de hábitat (> 6% de ocupación total) respecto al año 2100, cuyo dato de ocupación total fue de hasta 5.3% (escenario pesimista RCP8.5).

**Tabla 11.** Áreas (Km<sup>2</sup>) de predicciones binarias de hábitat adecuado e inadecuado en las condiciones actuales y bajo tres escenarios de Cambio Climático: modelo optimista RCP2.6, modelo estabilizador RCP4.5 y modelo pesimista RCP8.5) para los años 2050 y 2100.

		2050			2100		
	Actual	RCP 2.6	RCP 4.5	RCP 8.5	RCP 2.6	RCP 4.5	RCP 8.5
Rango de expansión	-	770,526.05 (1.8%)	872,894.77 (2%)	1,096,730.19 (2.6%)	484,599.61 (1.1%)	490,573.38 (1.1%)	691,690.36 (1.6%)
No cambio	-	1,873,320.52 (4.4%)	1,756,198.39 (4.1%)	1,832,409.23 (4.3%)	1,773,033.56 (4.1%)	1,654,101.2 (3.9%)	1,580,424.68 (3.7%)
Área total de ocupación	2,830,481.67 (6.6%)	2643,846.56 (6.2%)	2,629,093.16 (6.1%)	2,929,139.42 (6.8%)	2,257,633.17 (5.3%)	2,144,674.57 (5%)	2,272,115.04 (5.3%)
Área no ocupada	39,941,814.63 (93.4%)	39,171,288.58 (91.6%)	39,068,919.86 (91.3%)	38,845,084.44 (90.8%)	39,457,215.02 (92.2%)	39,451,241.25 (92.2%)	39,250,124.27 (91.8%)
Rango de contracción	-	957,161.16 (2.2%)	1,074,283.29 (2.5%)	998,072.44 (2.3%)	1,057,448.11 (2.5%)	1,176,380.48 (2.8%)	1,250,057 (2.9%)
Total de área no ocupada	39,941,814.63 (93.4%)	40,128,449.74 (93.8%)	4,0143,203.15 (93.9%)	39,843,156.88 (93.2%)	40,514,663.14 (94.7%)	40,627,621.73 (95%)	40,500,181.27 (94.7%)
Total área (Km <sup>2</sup> )		42,772,296.30 (100%)					

### 7.3.2.4 Presión pesquera

El rango de esfuerzo de pesca promedio en horas obtenido de los años 2012 a 2017 fue de 0.5 a 116 hrs por día; los sitios con mayor actividad pesquera reportada fueron el sur del Pacífico Central con hasta ~48 horas por día, el suroeste de México (cerca de las costas de Chiapas) con ~32 horas, Hawái con ~29 horas y la Península de California con un promedio de ~16 horas (Fig. 17).



**Figura 17.** Mapa de presión de pesca que representa la media del esfuerzo de pesca en horas recopiladas en los años 2012 a 2017 en *Global Fishing Watch*. El gradiente de color muestra la intensidad de la pesca en el Océano Pacífico.

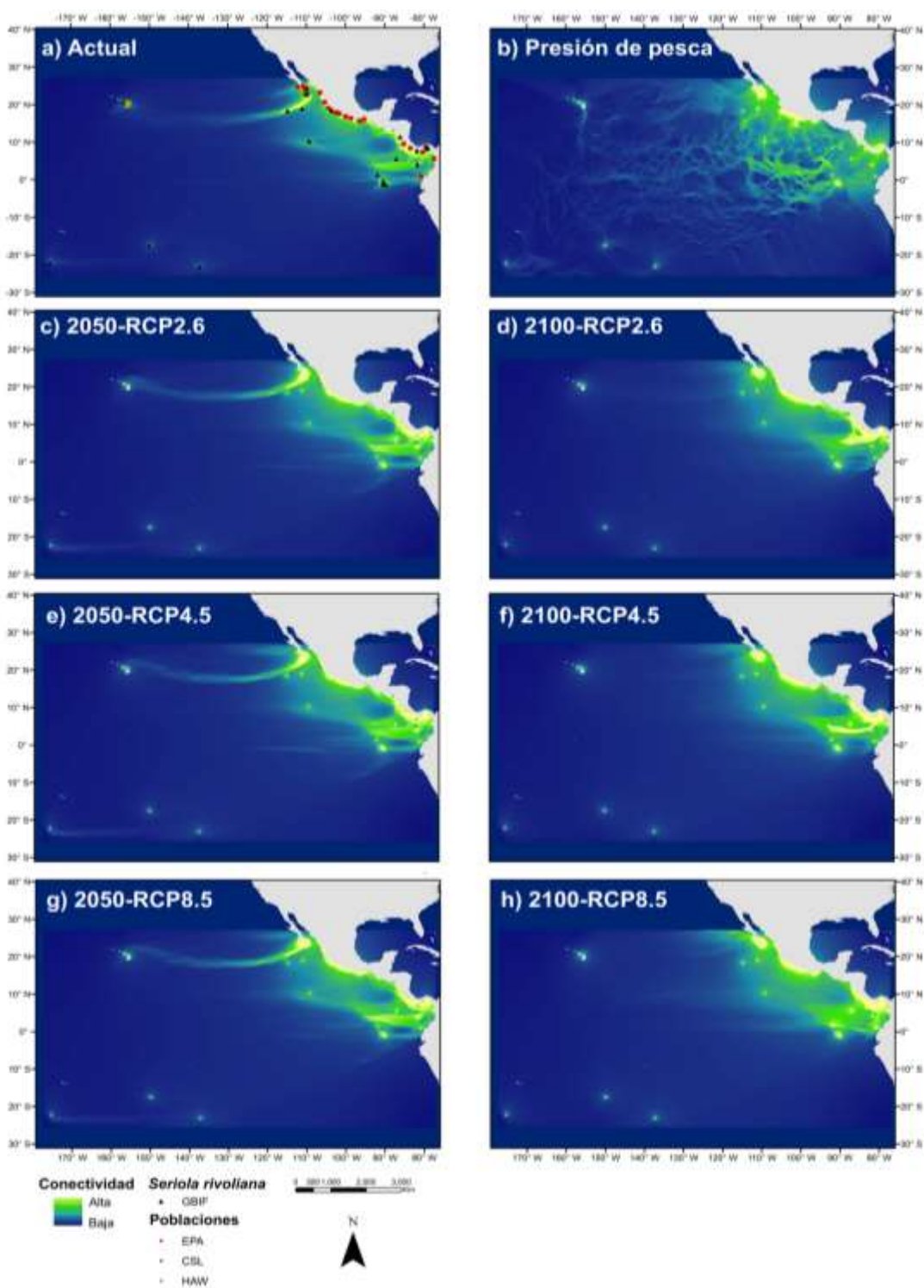
El análisis discriminante de componentes principales (DACP) bajo el escenario de presión de pesca simulado en CDMETAPOP mostró cuatro grupos genéticos; uno corresponde al grupo más grande que incluía la mayoría de los parches del Pacífico Oriental; mientras que Colombia (COL), San Carlos (SC) y Hawái se diferenciaron entre sí como un grupo genético (ver la sección de estructura genética, Anexos L-c, Ñ-c). Los valores más altos de  $F_{ST}$  se dieron entre Hawái y todos los demás parches del Pacífico Oriental ( $F_{ST}$  0.21-0.55,  $P < 0.05$ ), con la mayor diferenciación entre Hawái y Panamá ( $F_{ST} = 0.55$ ,  $P = 0.02$ , Anexo L-c). Hay varios parches significativamente

diferenciados dentro del Pacífico Oriental ( $F_{ST} = 0.08-0.22$ ,  $P < 0.05$ ), con la diferenciación más fuerte entre Oaxaca y Colombia ( $F_{ST} = 0.22$ ,  $P = 0.02$ ) seguido por Oaxaca y Cabo San Lucas ( $F_{ST} = 0.21$ ,  $P = 0.02$ ). Ecuador no fue significativamente diferente a cualquier otro parche en el Pacífico Oriental (Anexo L-c).

### **7.3.2.5 Conectividad**

Los análisis de CIRCUITSCAPE (Fig. 18) proporcionan estimaciones de las regiones con alta conectividad donde hay una mayor probabilidad de movimiento de individuos y presuntamente intercambio genético. Para el escenario actual (Fig. 18a) así como para los escenarios modelados para el año 2050 (Fig. 18c, e, g), se observó alta conectividad entre localidades cercanas a la península de Baja California con dirección al oeste casi llegando a Hawái, no obstante, esta conectividad se encontró fragmentada para todos los escenarios modelados en el año 2100 (Fig. 18d, f, h) así como para el escenario de presión pesquera (Fig. 18b).

La línea de costa desde la entrada del Golfo de California hasta Ecuador mantiene una intensa conectividad en la mayoría de los escenarios a excepción del año 2100 con el escenario RCP8.5; en él se advierte una disminución en la conectividad en el sur de México y Guatemala (Fig. 18h), además, el escenario de presión pesquera fragmenta la conectividad en diferentes lugares a lo largo de la costa, principalmente desde el sur de México hasta Ecuador (Fig. 18b). Por otra parte, es importante señalar que no se observó conectividad entre las ubicaciones del Pacífico Central, entre Hawái y las Islas Polinesias, o desde el Pacífico Central hasta el Pacífico Oriental (Fig. 18).



**Figura 18.** Mapas de conectividad para escenarios actual (a), presión pesquera (b) y bajo tres escenarios de cambio climático: modelo optimista RCP2.6, modelo estabilizador RCP4.5 y modelo pesimista RCP8.5 para los años 2050 (c, e, g) y 2100 (d, f, h) utilizados para simulaciones en CDMETAPOP. El gradiente de color muestra la intensidad de la conectividad entre diferentes parches en el Océano Pacífico.

### 7.3.3 Cambios en la estructura y la diversidad genética ante escenarios de cambio climático y presión pesquera

Los cambios en la estructura ( $F_{ST}$ ,  $G''_{ST}$  y ADCP) y la diversidad genética representada por la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) para cada escenario simulado se muestran en los Anexos L, Ñ y O, respectivamente. De acuerdo con los resultados demogénéticos simulados en CDMETAPOP, el escenario de aislamiento por distancia (IBD) mostró una estructura genética que se aproxima a un patrón de admixia (Anexo Ñ-b) aunque Jalisco y Costa Rica exhibieron altos niveles de diferenciación genética ( $F_{ST} > 0.09$ ;  $G''_{ST} > 0.09$ , Anexo L-b) ninguna comparación por pares fue significativa, lo que confirma el alto nivel de mezcla cuando la distancia geográfica se evalúa como una barrera al flujo genético. La estructura identificada por ADCP para el escenario actual (datos empíricos) y la presión de pesca fueron las más similares entre ellos (estadístico  $R^2$  Mantel= 0.79,  $P = 0.03$ , Anexo P), excepto que Colombia y San Carlos aparecieron como grupos independientes del escenario de población del Pacífico Oriental con presión de pesca, que mostró una mayor diferenciación genética significativa dentro de la población del Pacífico Oriental en comparación con los datos empíricos ( $F_{ST} = 0.08-0.21$ , y  $G''_{ST} = 0.04-0.23$ , Anexo L-c).

Los escenarios futuros mostraron cambios en la diferenciación genética con respecto a los escenarios actual, IBD y presión pesquera ya que se observó una homogeneidad genética para la mayoría de las simulaciones, lo que fue respaldado por los índices de diferenciación genética ( $F_{ST}$  y  $G''_{ST}$ ). Para el escenario optimista (RCP2.6) en 2050, el ADCP se observa parches en Michoacán, San Evaristo e Isla Cerralvo como grupos independientes del grupo más grande de los parches del Pacífico (incluyendo Hawái, Anexo Ñ-d), aunque se formaron varios grupos para el año 2100 (Anexo Ñ-g); los valores de  $F_{ST}$  y  $G''_{ST}$  no fueron significativos, los cuales no soportan la estructura reflejada en ADCP (Anexo Ñ-g). Para el escenario de estabilización (RCP4.5) en el año 2050, el ADCP mostró todos los parches como un grupo único (Anexo Ñ-e), esto también es respaldado por los valores de  $F_{ST}$  y  $G''_{ST}$  donde no se mostraron diferencias significativas entre los parches (Anexo L-e), mientras que para el año 2100 el ADCP mostró los parches de Costa Rica y Hawái como grupos bien definidos, y dos grandes grupos, uno que incluye Oaxaca, Sinaloa e Isla Cerralvo, mientras que el segundo incluye el resto de los parches (Anexo Ñ-h), los estimadores de diferenciación genética para estos parches no fueron significativos (Anexo L-h).

Para los años 2050 y 2100 en el escenario catastrófico (RCP8.5), no se mostraron grupos bien definidos en el ADCP (Anexo Ñ-f, i), esto se confirma con los valores no significativos de  $F_{ST}$  y  $G''_{ST}$  (Anexo L-f, i).

La heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) tendió a disminuir en la mayoría de los parches bajo el escenario IBD, mientras que para el escenario de presión de pesca aumentó significativamente en seis parches en el Pacífico (San Carlos, Sinaloa, Hawái, Jalisco, Guerrero y Ecuador). Para la mayoría de los escenarios de cambio climático, el  $H_e$  aumentó, pero en San Carlos, Sinaloa, Cabo San Lucas y Michoacán disminuyó para el año 2100 (Anexo O). Para los parches de Panamá y Ecuador el incremento de  $H_e$  con respecto a los valores actuales fue significativo en la mayoría de los escenarios. Las diferencias en la composición genética en los escenarios de cambio climático no mostraron correlación entre ellos, ni en comparación con el escenario actual (rango del estadístico  $R^2$  de Mantel = -0.33 a 0.17, Anexo P).

## **7.4 Historia demográfica de *Seriola rivoliana* y especies hermanas (objetivo 3)**

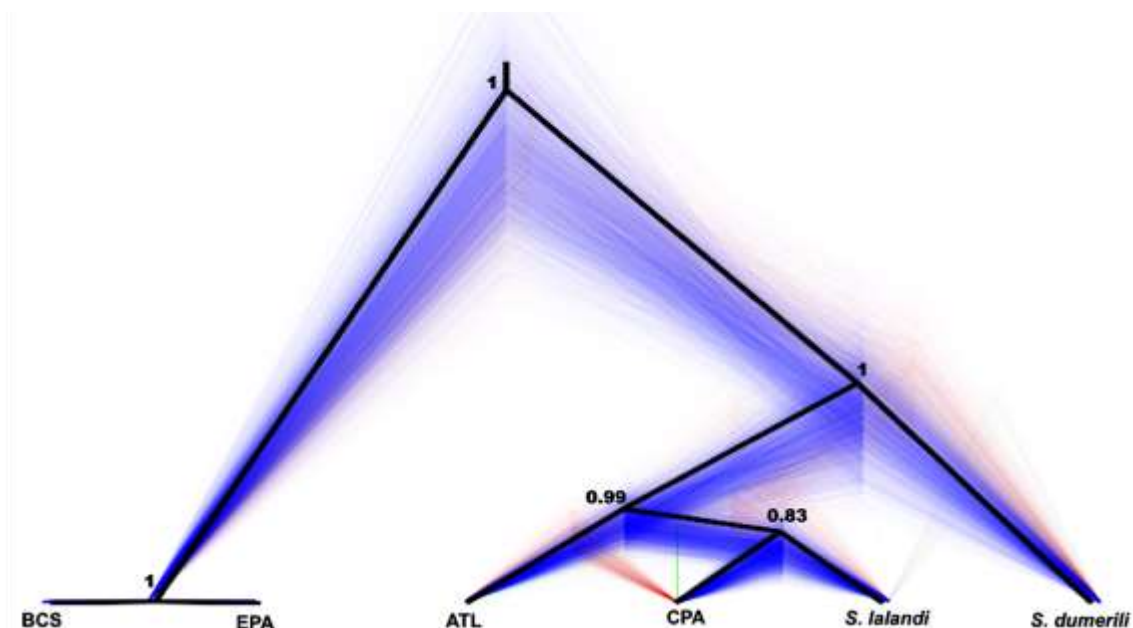
### **7.4.1 Alelos ancestrales**

Después de los alineamientos de los tres genomas (*S. rivoliana*, *S. dumerili* y *S. lalandi*), se encontraron 1,260 SNPs homólogos, útiles para los análisis subsecuentes, éste nuevo set de datos no mostró datos faltantes.

### **7.4.2 Árboles de especie y linajes de *Seriola rivoliana***

El análisis de delimitación de especies usando SNAPP apoya la interpretación de los cuatro grupos genéticos de *S. rivoliana* como poblaciones bien definidas que se reportaron con los *loci* neutrales (Figs. 11-13). Las poblaciones del Pacífico Oriental (Baja California Sur: BCS y resto de las localidades del Pacífico Oriental: EPA) formaron un clado independiente, mientras que las poblaciones del Atlántico (ATL) y Pacífico Central (CPA) mostraron mayor relación con la especie *S. lalandi*, siendo la población de CPA con mayor afinidad a la especie hermana (probabilidad

posterior = 0.83, Fig. 19). En cuanto a *S. dumerili* se formó una rama independiente de *S. lalandi* y de las poblaciones de *S. rivoliana* (Fig. 19).



**Figura 19.** Árboles de especies estimados por SNAPP basados en 1,260 SNPs y graficados en DENSITREE. En color negro se representa el árbol de Máxima Credibilidad de Clado (MCC) con raíz en el punto medio. El árbol MCC incluye a todos los árboles (coloreados) del análisis (árboles azules los más comunes, los rojos los siguientes más comunes). Los nodos están etiquetados con probabilidades posteriores. Se grafica la relación entre las cuatro poblaciones de *S. rivoliana* (BCS: Baja California Sur; EPA: Pacífico Oriental; CPA: Pacífico Central y ATL: Atlántico) y dos especies hermanas *S. lalandi* y *S. dumerili*.

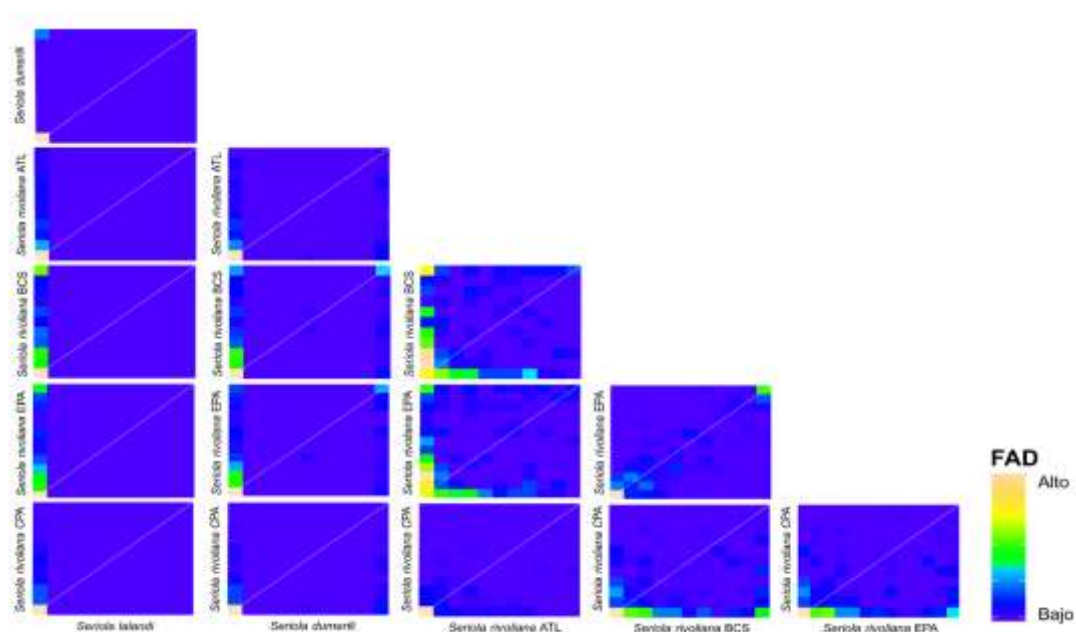
### 7.4.3 Espectros de frecuencias alélicas y modelos de divergencia

Los resultados del espectro de frecuencia de alelos derivados (FAD) describen la magnitud en la que los alelos ancestrales y derivados se encuentran presente en algún linaje. Las comparaciones de FAD por pares entre las cuatro poblaciones de *S. rivoliana* y dos especies hermanas mostraron diferentes patrones. En primer lugar, la presencia de pocos alelos derivados y alta frecuencia para los alelos ancestrales, principalmente entre las comparaciones de *S. lalandi* y *S. dumerili*, *S. lalandi* y población del Pacífico Central de *S. rivoliana* (CPA), *S. lalandi* y población del Atlántico de *S. rivoliana* (ATL), *S. dumerili* y *S. rivoliana* CPA, *S. dumerili* y *S. rivoliana* ATL, y entre las poblaciones de *S. rivoliana* ATL y CPA (Fig. 20). Este patrón respalda la topografía del árbol de especies (Fig. 19) donde las poblaciones de *S. rivoliana* ATL y CPA



están mayormente relacionadas con las especies hermanas, presentando mayor similitud genética.

En segundo lugar, se observó un incremento en la distribución de las frecuencias o recuentos de alelos derivados en las poblaciones de *S. rivoliiana* del Pacífico Oriental (BCS y EPA) en comparación con las especies *S. lalandi* y *S. dumerili* (Fig. 20), estos grupos estuvieron relacionados en una rama independiente en el árbol de especies (Fig. 19). El tercer patrón encontrado fue el alto grado de presencia de alelos derivados al interior de las poblaciones de *S. rivoliiana*, principalmente entre las poblaciones del Pacífico Oriental (BCS y EPA) respecto al Atlántico (ATL), y del Pacífico Central (CPA, Fig. 20).



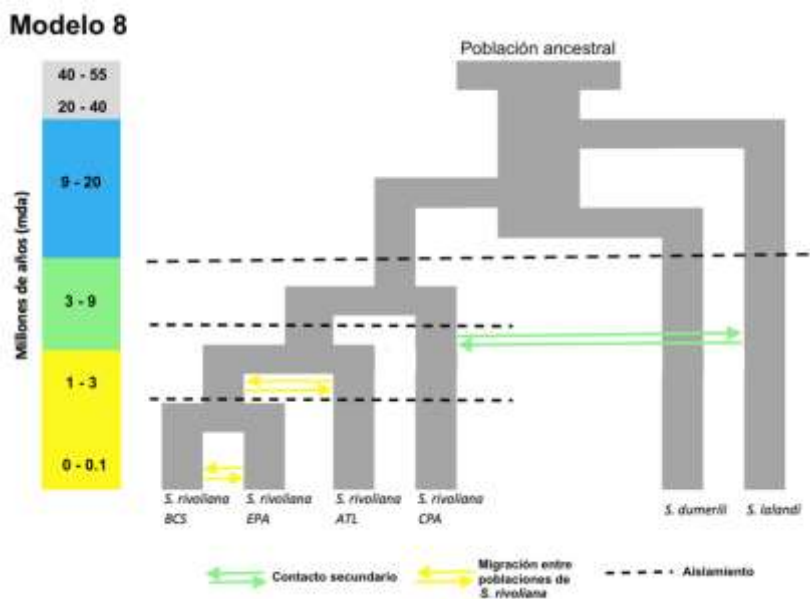
**Figura 20.** Espectro de frecuencia de alelos derivados (FAD) pareada entre las cuatro poblaciones de *S. rivoliiana* (BCS: Baja California Sur; EPA: Pacífico Oriental; CPA: Pacífico Central y ATL: Atlántico) y dos especies hermanas *S. lalandi* y *S. dumerili*. La barra coloreada a la derecha representa el conteo de alelos derivados en una escala logarítmica que ocurre en una combinación de frecuencia xy en los paneles, cada celda representa el número de alelos que ocurren en la frecuencia x en la Población 1 (por debajo de la diagonal) y en la frecuencia y en la Población 2 (por arriba de la diagonal). En azul se muestra mayor frecuencia de alelos ancestrales, mientras que los colores cálidos indican mayor proporción de alelos derivados.

Después de evaluar nueve modelos de historia demográfica de las cuatro poblaciones de *S. rivoliiana* y la divergencia de *S. lalandi* y *S. dumerili*, el modelo con mejor ajuste (AIC = 17813.96) fue el modelo 8 (Tabla 12, Fig. 21).

**Tabla 12.** Soporte de los modelos simulados en el programa FASTSIMCOAL2 (FSC2) evaluado a través del modelo de Akaike (AIC). El modelo con menor AIC (mejor ajuste) se muestra en negritas.

<b>Modelo</b>	<b>Máxima Verosimilitud</b>	<b>AIC</b>
Modelo 1	-642263.3	21047.66
Modelo 2	-641985.7	20617.67
Modelo 3	-641548.2	20002.86
Modelo 4	-640888.5	19210.25
Modelo 5	-640888.4	17819.59
Modelo 6	-640888.2	17819.38
Modelo 7	-640888.2	17818.98
<b>Modelo 8</b>	<b>-642319.7</b>	<b>17813.96</b>
Modelo 9	-640888.2	17818.93

El modelo 8 predice un contacto secundario entre la población CPA de *S. rivoliana* con *S. lalandi* hace aproximadamente 1,508,457 generaciones (6,033,828 mda), migración antigua entre la población ancestral de *S. rivoliana* en el Pacífico Oriental y el Atlántico hace aproximadamente 850,156 generaciones (3,400,624 mda) y divergencia con migración contemporánea entre las poblaciones al interior del Pacífico Oriental BCS-EPA hace 24 generaciones (96 años; Anexo Q, Fig. 21).



**Figura 21.** Esquema del modelo divergencia número 8 con mejor ajuste simulado en el programa FASTSIMCOAL2 (FSC2). Se muestra el contacto secundario entre la población de *S. rivoliana* en el Pacífico Central (CPA) con *S. islandi*, migración antigua entre las poblaciones ancestrales de *S. rivoliana* del Pacífico Oriental con la del Atlántico (ATL) y la divergencia con migración contemporánea de las poblaciones de *S. rivoliana* de Baja California Sur (BCS) y Pacífico Oriental (EPA).

## 8. DISCUSIÓN

Dado que en peces de hábitos pelágicos y con distribución geográfica amplia es difícil identificar estructura y diferencias genéticas, en el presente estudio se investigó si hay evidencia de diferenciación genética entre las poblaciones de *Seriola rivoliana* inter e intra-oceánica, en diferentes escalas espaciotemporales a lo largo de una distribución geográfica amplia. Primero, se evaluó la estructura genética actual a través del uso de marcadores nucleares y mitocondriales, posteriormente se indagó sobre el efecto de los cambios ambientales futuros, así como actividad antropogénica (sobrepesca) en la estructura genética de *S. rivoliana*. Finalmente, se evaluaron diferentes modelos de escenarios históricos que pudieron dar origen a la estructura genética actual que presentan las poblaciones de *S. rivoliana*.

### 8.1 Análisis genético poblacional actual de *Seriola rivoliana*: ADNmt y loci neutrales (objetivo 1)

Éste estudio utilizó marcadores moleculares mitocondriales (COI) y nucleares (SNPs neutrales) con diferentes tasas evolutivas en 113 individuos de *S. rivoliana* distribuidos en los Océanos Pacífico (Central y Oriental) y Atlántico. Los análisis genéticos con ambos tipos de marcadores fueron consistentes en identificar tres poblaciones: (1) Pacífico Central (Pacífico-1 o CPA), (2) Pacífico Oriental (Pacífico-2 o EPA) y (c) Atlántico Occidental (ATL) (Figs. 11, 12). Los análisis con SNPs revelaron además una subestructuración al interior del Pacífico Oriental, al diferenciar EP1 como una cuarta población genética (aquí llamada Pacífico-3 o BCS, Figs. 11-13). Aunque en el Océano Atlántico los análisis de COI revelaron dos linajes con ADNmt (Fig. 10), la evaluación del  $\Phi_{ST}$  no indicó diferenciación significativa entre ambos linajes (Tabla 8); por su parte, los SNPs no encontraron subestructuración al interior del Atlántico, de tal modo que la estructura poblacional de *S. rivoliana* al interior del Atlántico tiene un comportamiento panmíctico (ver adelante).

#### 8.1.1 Diferenciación genética al interior del Océano Pacífico

Particularmente interesante es la estructura genética que se presentó entre el Pacífico Oriental respecto a las demás regiones oceánicas (incluidas las del Atlántico), pues los valores de

diferenciación genética fueron altos para ambos tipos de marcadores ( $\Phi_{ST}$ : 0.259–0.508;  $F_{ST}$ : 0.329–0.377). Además, las estimaciones de las tasas de migración fueron efectivamente cero ( $rm < 0.07$ ,  $P < 0.05$ ). En conjunto, esto indica un aislamiento de los jureles del Pacífico Oriental con respecto a todas las demás regiones oceánicas muestreadas en este estudio.

Las diferencias genéticas entre el Pacífico Oriental y el Pacífico Centro-Occidental no representa un resultado inesperado ya que puede explicarse por la gran distancia geográfica (4000–7000 km) entre ellos, la cual es conocida como “Barrera del Pacífico Oriental” que se formó hace 65 mda (Grigg y Hey, 1992) y el Giro del Pacífico Central, ambos fenómenos son conocidos por restringir el flujo de genes en otras especies marinas (Lal *et al.*, 2017; Robertson *et al.*, 2004; Spalding *et al.*, 2012). En peces pelágicos y costeros como el jurel cola amarilla *S. lalandi* con capacidades de migrar a grandes distancias (>2000 km, Gillanders *et al.*, 2001), mostró valores altos diferenciación genética ( $F_{ST} = 0.47$ ) entre individuos distribuidos entre Japón y México (Premachandra *et al.* 2017 y Swart *et al.* 2016). Asimismo, especies con alta capacidad de dispersión como el tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis* (Galván-Tirado *et al.*, 2013), y el atún *Thunnus albacares* (Barth *et al.*, 2017; Grewe *et al.*, 2015; Ward *et al.*, 1994), también muestran este patrón. Las hipótesis de la Barrera del Pacífico Oriental y la direccionalidad de las corrientes marinas implican necesariamente una afectación de la conectividad de las poblaciones del Pacífico Oriental. Sin embargo, la conectividad de peces pelágicos puede cambiar a lo largo de la ontogenia; aunque el conocimiento sobre las capacidades de dispersión de *S. rivoliana* es limitado y de acuerdo con los resultados observados, es probable que esta barrera pueda estar afectando tanto el comportamiento de dispersión de los adultos, como los movimientos pasivos o activos en etapas larvarias y así el potencial intercambio genético entre poblaciones geográficamente distantes (Riginos y Victor, 2001).

A otro nivel jerárquico, se observó una diferenciación genética dentro de la región del Pacífico Oriental. Los datos de SNPs indicaron que EP1 (Pacífico-3 o BCS) se separó del resto del Pacífico Oriental. No obstante, los análisis de COI no lograron resolver estas diferencias. Dado que las estimaciones de divergencia por pares fueron bajas pero significativas ( $F_{ST} < 0.012$ ,  $P < 0.05$ ) entre EP1 y las dos muestras más al sur del Pacífico Oriental (EP4 y EP5), es posible que EP1

haya comenzado a divergir recientemente. Las estimaciones de la migración a lo largo del Pacífico Oriental confirman estos resultados al revelar niveles relativamente altos de flujo genético ( $rm > 0.79$ ), con una mayor migración de sur a norte (Fig. 14). Estos resultados concuerdan con la premisa de que las poblaciones de *S. rivoliana* del Pacífico Oriental se originaron recientemente (Hedrick, 2011). Una segunda explicación que responda a la estructura encontrada en esta región es que las poblaciones de *S. rivoliana* mostraran patrones de filopatría (tendencia de los animales a regresar a su sitio natal para reproducirse) similares a los que se han reportado al interior del Pacífico Oriental, donde especies como el barrilete (*Katsuwonus pelamis*) y el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) presentan dos rutas de migración, la primera circundante a la península de Baja California y la segunda desde el Sur de la península de Baja California hasta Centroamérica (Relano y Pauly, 2022), los cuales están asociados principalmente a los cambios en la temperatura, sin embargo aún falta por estudiar patrones de migración y temporada reproductiva para ésta especie.

La magnitud de los valores  $F_{ST}$  estimados también sugiere un patrón de aislamiento por distancia (IBD) a lo largo de la costa del Pacífico Oriental, un patrón que se ha reportado para varias especies con amplia distribución, incluida la merluza *Merluccius productus* (García-De León *et al.*, 2018), la sardina y la anchoveta (Lecomte *et al.*, 2004) y el tiburón pardo (Chabot *et al.*, 2015). Sin embargo, la prueba de Mantel no fue significativa, lo que sugiere que otros factores diferentes a la distancia geográfica y capacidad de dispersión del jurel influyen en esta conformación de diferenciación genética, ante esto, es interesante reflexionar que aunque no existen barreras geográficas obvias, las características ambientales asociadas que caracterizan a esta región como zona de transición entre los cuerpos de agua subtropicales y subárticos (Spalding *et al.*, 2012) podría promover la diferenciación genética entre el norte y las poblaciones del sur en el Pacífico Oriental; tal dinámica ha sido sugerida para el atún aleta amarilla, *T. albacares* (Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer, 2006).

### **8.1.2 Diferenciación genética entre los océanos Atlántico y Pacífico**

La diferenciación entre el Atlántico Occidental del Pacífico Oriental se cree que fue el resultado del levantamiento del Istmo de Panamá hace aproximadamente 3 mda (Coates y Obando, 1996;

pero ver O'Dea *et al.*, 2016, para una revisión de la controversia sobre esta fecha). Este evento vicariante provocó la diferenciación genética en varias especies marinas, tales como el tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Duncan *et al.*, 2006). La diferenciación entre el Atlántico y el Pacífico Centro-Occidental generó valores de  $F_{ST}$  de 0.178, los cuales son valores menores en comparación con el Pacífico Oriental ( $F_{ST} > 0.346$ ). Estos resultados sugieren una conexión potencial luego del cierre del Istmo de Panamá entre las poblaciones del Atlántico y el Pacífico Occidental alrededor del extremo sur de Sudáfrica que estuvo abierto en cada período interglaciar (Swart *et al.*, 2015) y que provocó una radiación de especies desde el Indo-Pacífico hasta el Atlántico y viceversa (Hou y Li, 2018). Una explicación alternativa es que el Atlántico podría haber sido colonizado a través de la vía marítima de Tethys que se cerró hace 12 mda (Hou y Li, 2018), ver más adelante.

### **8.1.3 Diferenciación genética al interior del Océano Atlántico:**

En el interior del Golfo de México se han reportado al menos dos patrones de estructura genética en organismos marinos: (1) poblaciones estructuradas (Gold y Richardson, 1998; Tringali y Higham, 2007; Viricel y Rosel, 2014; Ward *et al.*, 2004) y (2) poblaciones aparentemente panmícticas (Anderson *et al.*, 2019; Feldheim *et al.*, 2001; Pérez-Portela *et al.*, 2018). En el primer caso se ha asociado a barreras biogeográficas antiguas (peces arrecifales, Floeter *et al.*, 2008), presencia de giros que modifican las corrientes marinas o a historias de vida de las especies (tarpon *Megalops atlanticus*, Ward *et al.*, 2004), a distancia geográfica (pargo *Rhomboplites aurorubens*, Tringali y Higham, 2007) o bien por condiciones ambientales (delfín moteado del Atlántico, Viricel y Rosel, 2014). El patrón de poblaciones panmícticas se ha relacionado con la capacidad de dispersión o por la dirección de las corrientes oceánicas que promueven un alto flujo genético (tiburón limón, Feldheim *et al.*, 2001; el pez león, Pérez-Portela *et al.*, 2018 y la corvina del Atlántico, Anderson *et al.*, 2019). En el caso de *S. rivoliana* el patrón de estructura genética se comporta como una población panmíctica ya que ambos conjuntos de datos (SNPs y COI) fueron consistentes al revelar una sola población (Tabla 8). El Golfo de México es un sistema cuasi hermético, encerrado por masas de tierra insulares y continentales (Spalding *et al.*, 2012), donde comúnmente se ha reportado panmixia. Las diferencias genético-poblacionales entre el Golfo y el Océano Atlántico, no pudo ser evaluada

en este estudio, pero se han reportado para otras especies marinas (por ejemplo., *S. dumerili*, Gold y Richardson, 1998; Hargrove *et al.*, 2018; *Carcharhinus acronotus*, Portnoy *et al.*, 2014).

Por otro lado, algunos individuos del Atlántico Occidental mostraron haplotipos del ADNm de un haplogrupo que incluía individuos del Pacífico Central y Occidental, mientras que el resto de los individuos muestreados en el Atlántico Occidental poseían haplotipos del haplogrupo del Pacífico Oriental o del haplogrupo del Atlántico (Fig. 10). Este es un hallazgo inesperado ya que *S. rivoliana* es una especie oceánica con un alto potencial de dispersión (Castriota *et al.*, 2002; Robertson y Allen, 2015) que promueve el flujo de genes en grandes áreas geográficas, como se ha reportado en especies con amplia distribución como el wahoo, *Acanthocybium solandri* (Garber *et al.*, 2005). Existe varias explicaciones potenciales para este patrón; una de ellas es la ocurrencia de especies crípticas simpátricas. Dado que el haplogrupo divergente del Atlántico (Fig. 10) mostró siete pasos mutacionales del haplogrupo Indo-Pacífico y cuatro pasos del haplogrupo del Pacífico Oriental, se comparó la distancia genética promedio (Kimura-2 parámetros) entre el haplogrupo del Atlántico divergente y los otros haplogrupos con la distancia genética promedio entre especies del género *Seriola* (ver Anexos R y S). La distancia genética promedio entre especies fue de 0.106 (Anexo R), mientras que entre los haplogrupos y el haplogrupo del Atlántico fue de 0.012 (Anexo S). Es decir, 10 veces menor, lo que coincide con el valor de 10% de divergencia entre especies reportado por Ward y Holmes (2007) para peces marinos, por lo tanto, parece poco probable que el haplogrupo del Atlántico represente una especie críptica.

Otro mecanismo que podría explicar los haplogrupos divergentes dentro del Atlántico es el contacto secundario, un patrón caracterizado por la presencia de haplotipos compartidos en diferentes lugares geográficos, debido a la mezcla entre poblaciones después de largos períodos de aislamiento geográfico (Avice, 2000). La colonización, el aislamiento y la recolonización del Atlántico parece ser un fenómeno común en las especies marinas y ha ocurrido en una variedad de taxones, en todos los niveles de organización biológica (por ejemplo, especies de hidroides: Moura *et al.*, 2019; especies de pez cirujano dentro del género *Acanthurus*, Siqueira *et al.*, 2019; dentro de la especie *Carcharhinus plumbeus*, Portnoy *et al.*, 2010). Para muchos taxones, el



cierre del mar de Tethys (50–12 mda) aisló el Atlántico y el mar Mediterráneo del Indo-Pacífico Occidental, y el cambio de los mecanismos actuales condujo a la colonización transatlántica predominantemente de este a oeste a través de aguas tropicales (Hou y Li, 2018). No obstante, la colonización/contacto secundario podría ocurrir desde el Pacífico Oriental antes de la formación del Istmo de Panamá (Lessios, 2008) o desde el Océano Índico durante la desaceleración/calentamiento periódico de la corriente de Benguela asociado con las glaciaciones recientes (Hou y Li, 2018). Para discernir entre estos dos eventos pasados se calculó un valor aproximado de la divergencia temporal entre los haplogrupos más divergentes ( $d = 2ut$  ( $t = d/2u$ , Arbogast *et al.*, 2003) resultando un intervalo de 652,000 generaciones (mutación rápida) y 1,3 millones generaciones (mutación lenta); tomando como base 4 años para la primera madurez sexual obtenida de otras especies del género *Seriola*, (Jerez-Herrera y Vassallo Agius, 2016; Roo *et al.*, 2014, 2015; Zupa *et al.*, 2017), el intervalo de tiempo de divergencia estaría entre 2.6 y 5.2 mda, similar a lo reportado por Swart *et al.* (2015) de 10 mda (CI 1–12).

Los resultados de los análisis de SNPs son consistentes en que los individuos de Atlántico Occidental e Indo-Pacífico están más estrechamente relacionados que con las del Pacífico Oriental, lo que sugiere que el Atlántico fue colonizado desde un linaje del Indo-Pacífico (Fig. 13; Tabla 10). Esto indicaría que los patrones observados en el ADNmt son probablemente el resultado del contacto secundario que ocurre entre las regiones oceánicas del Pacífico Oriental y el Atlántico Occidental a través del Istmo de Panamá.

## **8.2 Genética del paisaje marino: cambios en la estructura genética de *Seriola rivoliana* con *loci* bajo selección ante escenarios de cambio climático y presión de pesca en el Océano Pacífico (objetivo 2)**

En este estudio se abordaron tres aspectos para el segundo objetivo. En el primero se evaluó la estructura genética actual de *S. rivoliana* a través de *loci* bajo selección y la evaluación de su anotación funcional. El análisis BLAST2GO reveló 55 SNPs involucrados en procesos celulares, metabolismo y actividad catalítica, los cuales también han sido reportados para otras especies principalmente para miembros del género *Seriola*. Estos resultados sugieren que esos SNPs juegan papeles importantes en la adaptación local, principalmente con la estructura de la membrana que podría tener implicaciones con la osmorregulación, que probablemente

interactúan con factores ambientales como la salinidad. Sin embargo, se requieren investigaciones experimentales y estudios *in situ* para verificar la importancia de estas regiones genéticas para la adaptación local. La estructura genética revelada por esos *loci* fue similar a la reportada por lo *loci* neutrales, las cuales fueron dos poblaciones en el Pacífico Oriental (una en la localidad de Cabo San Lucas [CSL] y el resto de los sitios del Pacífico Oriental [EPA]) y una en el Pacífico Central.

Un segundo aspecto analizado, fueron las modelaciones de hábitat futuro y conectividad a través de modelos de distribución potencial ante diferentes escenarios de cambio climático y evaluación de presión pesquera. Este ejercicio permitió entender que habrá una mayor pérdida de hábitats adecuados (contracciones) que expansiones en todos los escenarios estudiados. Por su parte, la conectividad se verá afectada principalmente en la zona norte y sur de México tanto para los escenarios de cambio climático modelados al año 2100 y bajo presión pesquera.

El tercer aspecto tratado abordó cómo el cambio climático futuro y la presión pesquera pueden influir sobre la diversidad, la estructura genética y la conectividad de *S. rivoliiana* en el Océano Pacífico Central y Oriental. Se encontró que, los cambios en la conectividad bajo diferentes escenarios climáticos y de presión pesquera estuvieron altamente correlacionados con la estructura genética simulada y mostraron dos patrones principales: (1) una alta conectividad y homogeneidad genética para escenarios climáticos futuros y (2) una fragmentación y consecuentemente diferenciación genética bajo escenarios de presión pesquera. A continuación, se discutirá cada uno de estos tres aspectos.

### **8.2.1 Diversidad y estructura genética actual de loci bajo selección**

Muchos estudios sugieren que los factores ambientales influyen en la diversidad y la estructura genética de las poblaciones marinas (Milano *et al.*, 2014; Sherman *et al.*, 2020; Teske *et al.*, 2019). Con la intención de verificar esta influencia se emplearon *loci* bajo selección (atípicos). Sin embargo, la estructura genética de la población fue similar a la reportada con *loci* neutrales, es decir, dos poblaciones en el Pacífico Oriental (CSL y EPA) y una en el Pacífico Central representada por Hawái (Fig. 15). Aunque una estructura genética similar para ambos tipos de

*loci* es menos frecuentemente reportada (Freamo *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2017), dicho patrón se ha observado en diferentes grupos taxonómicos como en peces (Purcell y Edmans, 2011; Cardeñosa *et al.*, 2014; Hand *et al.*, 2016; Mamoozadeh *et al.*, 2020; Moore *et al.*, 2014), crustáceos (Dang *et al.*, 2019) y moluscos (Van Wyngaarden *et al.*, 2018). La diferencia entre ambos tipos de marcadores radica en que los *loci* neutrales revelan procesos demográficos e históricos relacionados con eventos de mutación, deriva genética y flujo de genes (Liggins *et al.*, 2019), mientras que los *loci* atípicos reflejan la influencia de adaptación local sobre la estructura genética (Freamo *et al.*, 2011; Hollenbeck *et al.*, 2019; Milano *et al.*, 2014). La similitud de la estructura detectada para ambos *loci* puede deberse tanto a aspectos técnicos, así como procesos biológicos. En cuanto a los aspectos técnicos de la detección de *loci* atípicos es común que se deba a la presencia de falsos positivos lo cual puede generar resultados erróneos, por ejemplo, los falsos positivos podrían no detectar diferencias en la estructura de la población en comparación con los marcadores neutrales debido a que pueden ser un subconjunto de alguna isla genómica, representando sólo una parte del genoma (Hemmer-Hansen *et al.*, 2013; Moore *et al.*, 2014). En este estudio se siguieron las recomendaciones de Ahrens *et al.* (2018), François *et al.* (2016) y Nielsen *et al.* (2020) al utilizar varios métodos de detección e incorporar variables ambientales para reducir la presencia de falsos positivos, además se empleó cuatro tipos de métodos (BAYESCAN, PCADAPT, BAYESSENV y RDA), incluyendo valores mínimos y máximos de variables ambientales donde, el ajuste de FDR se llevó a cabo sobre los valores de P de los SNPs atípicos identificados. Los *loci* atípicos se presentaron en al menos 45 regiones del genoma de *S. rivoliana* (Anexo F) por lo cual se puede descartar un error metodológico. Otra explicación sobre la no detección de diferencias genéticas al usar ambos tipos de marcadores debido a aspectos metodológicos se asocia con el muestreo y las clinas ambientales. Los *loci* atípicos asociados con el gradiente ambiental muestran un patrón de estructura a lo largo de valores ambientales similares (Frichot *et al.*, 2015) bajo este supuesto, se esperaría que las poblaciones de Hawái y Cabo San Lucas estuvieran genéticamente agrupadas como una población, debido a que ambas áreas muestran valores similares de salinidad (Anexo T) no obstante, esto no se observó, por lo que también se podría rechazar este otro aspecto metodológico.

En cuanto a los procesos biológicos que pueden originar el mismo patrón de estructura entre *loci* neutrales y atípicos, son los rasgos complejos de origen poligénicos, los cuales se refieren a aquellos rasgos adaptativos (tales como la tasa de crecimiento, tolerancia térmica, capacidad de dispersión, etcétera), que se determinan debido a la acción de muchos genes con efectos pequeños (Csilléry et al., 2018; Fagny y Austerlitz, 2021), Dado que los genes no funcionan de forma aislada, sino que interactúan a través de vías metabólicas o de señalización complejas, una gran cantidad de *loci*, cada uno de ellos con un efecto muy pequeño, contribuye a la variación de un rasgo cuantitativo, por lo que la distribución de las frecuencias alélicas bajo selección no diferirá mucho de su expectativa neutral, incluso si la acumulación de muchos cambios leves en la frecuencia alélica provoca un cambio en el valor medio del rasgo (Csilléry et al., 2018).

Aunque los métodos de escaneo genómico de *loci* atípicos basados en  $F_{ST}$  o análisis de asociación ambiental tienen limitaciones en el descubrimiento de *loci* con efectos poligénicos (Csilléry et al., 2018; Fagny y Austerlitz, 2021), Csilléry y colaboradores (2018) mencionan que la inclusión de funciones y ontogenia genética puede ayudar a identificar relaciones entre algunos genes. Los resultados de este estudio concuerdan con esta premisa ya que se identificaron 78 SNPs atípicos que codificaron para alguna proteína, y que se ven involucrados en diferentes rutas de señalización (por ejemplo, actividades de transporte celular, procesos metabólicos, regulaciones enzimáticas, etcétera, ver Anexo F), los cuales deben explorarse a fondo con estudios de asociación de genoma completo (GWAS, por sus siglas en inglés) así como de estudios experimentales.

Otra posible explicación biológica puede estar asociada a la selección en contra de los inmigrantes; Moore et al. (2014) reportan que las agrupaciones del salmón del Atlántico identificadas con marcadores neutrales estaban asociadas con diferencias ambientales, de tal manera que los *loci* neutrales podrían ser suficientes para representar la escala de la adaptación local, incluso si ellos mismos no están bajo selección. En este estudio se reporta que las poblaciones de *S. rivoliiana* mantienen altos niveles de flujo genético (Fig. 14) por lo que podría descartarse este supuesto.

Es interesante resaltar que, si bien los patrones de diferenciación genética en *Seriola rivoliana* fueron similares entre ambos tipos de *loci*, los valores de  $F_{ST}$  no lo fueron, por ejemplo, la comparación entre Hawái y otros sitios del Pacífico Oriental con *loci* neutrales fue en promedio de 0.338, mientras para *loci* bajo selección fue en promedio de 0.790 (prueba de Wilcoxon  $P = 0.001$ ), es decir, la intensidad de diferenciación fue casi dos veces mayor para los *loci* bajo selección. Otra diferencia notable con respecto a la estructura reportada con marcadores neutrales dentro del Pacífico Oriental es en San Carlos, el cual resulto ser genéticamente más cercano a la población del Pacífico Oriental que la población de Cabo San Lucas (Fig. 15). Este patrón podría explicarse con la idea de los parches genéticos caóticos (PGC), los cuales están relacionados con procesos microevolutivos tales como: la selección, el éxito reproductivo, la dispersión y la dinámica poblacional asincrónica (Eldon *et al.*, 2016). Los PGC no es un fenómeno desconocido y se ha reportado en varias especies marinas (Hogan *et al.*, 2010; Larson y Julian, 1999; Selkoe *et al.*, 2006). En el caso particular de la región occidental de la península de Baja California, las poblaciones de sardina y anchoveta experimentan PGC causados por cambios en el tamaño de la población debido a las fluctuaciones climáticas (Lecomte *et al.*, 2004). Asimismo, la selección puede generar PGC incluso con un alto flujo de genes (Eldon *et al.*, 2016). Para el caso del jurel pez fuerte la migración relativa ( $rm > 0.7$ ) fue alta entre los parches del Pacífico Oriental con la Península Occidental (Fig. 14), por lo que no parece ilógico suponer que el fenómeno PGC puede explicar la diferenciación genética de *S. rivoliana* en esta zona de la península. Otra posibilidad es la presencia de alelos ancestrales adaptativos, o una evolución convergente de *S. rivoliana*, como se ha informado para otras especies en el medio marino (Hohenlohe *et al.*, 2010; Liggins *et al.*, 2019). Los mecanismos antes explicados no son mutuamente excluyentes; sin embargo, se requiere más investigación para explicar el verdadero patrón de diferenciación genética adaptativa en las proximidades de la Península de Baja California.

### **8.2.2 Escenarios de cambio climático futuro, presión pesquera y conectividad**

El cambio climático futuro es un fenómeno que puede también influir en la diversidad, la estructura genética y la conectividad de los organismos que habitan en el Océano Pacífico Central y Oriental. En particular, los cambios observados en las distribuciones geográficas y

conectividad para 2050 y 2100 en *S. rivoliana* en esta misma región y bajo diferentes escenarios de cambio climático son consistentes con los resultados reportados previamente en diferentes especies de peces pelágicos (Cheung *et al.*, 2009; García Molinos *et al.*, 2016; Jones y Cheung, 2015; Poloczanska *et al.*, 2016) y peces demersales (Fredston-Hermann *et al.*, 2020; Perry, 2005). Todos estos estudios indican que las especies se dispersan hacia latitudes más altas en respuesta a los cambios climáticos (por ejemplo, temperatura más templada, cambio en salinidad, pH, concentración de oxígeno, etc.), dicho patrón concuerda con lo observado en *S. rivoliana* donde las áreas con la mejor idoneidad de hábitat se ubican al norte, entre la península de Baja California y Hawái, no importa los escenarios proyectados para el año 2050 (mayor intensidad para el modelo de cambio climático optimista RCP 2.6). En contraste con algunos estudios que muestran que las áreas cercanas a los trópicos serán las más afectadas bajo escenarios futuros por el aumento de la temperatura (García-Molinos *et al.*, 2016; Jones y Cheung, 2015; Mora *et al.* 2013), la distribución potencial de *S. rivoliana* en la zona centroamericana se mantuvo estable bajo todos los escenarios de cambio climático (Anexo N y Fig. 16), probablemente relacionado con la proyección futura de salinidad para esta región en 2050 y 2100, que son similares a los valores actuales (entre 31.1 y 32 ppm; Anexo T, Assis *et al.*, 2018; Tyberghein *et al.*, 2012). Los cambios proyectados en la idoneidad del hábitat reportados en este estudio se deben principalmente a los cambios de temperatura y salinidad. Según Melo-Merino *et al.*, (2020) estas son las variables más utilizadas para la proyección de modelos de distribución (en parte porque son más fáciles de medir y su disponibilidad en bases de datos internacionales) y los que también son las determinantes más importantes de la distribución de las especies marinas. En el caso del jurel, ambas variables indicaron ser las más importantes para la idoneidad del hábitat en el futuro, ya que representaron 68.12% y 18.11% respectivamente (Tabla 1). Estas variables pueden afectar de diferente manera las diferentes etapas de su historia de vida de la especie. Por ejemplo, Reinoso *et al.* (2019) informaron que la supervivencia de las larvas de jurel se ve afectada cuando la salinidad es muy baja o alta, debido a que las larvas gastan más energía en mantener la osmorregulación durante el crecimiento o desarrollo. Por su parte, la temperatura se ha relacionado con los tiempos de incubación de los huevos de *S. rivoliana*, así como con los fenotipos asociados a su desarrollo embrionario. Pacheco-Carlón *et al.* (2021) mostraron que la temperatura viable para *S. rivoliana* oscila entre

20 y 28 °C y que temperaturas más cálidas aceleran la eclosión provocando que las larvas sean más pequeñas. Por el contrario, las temperaturas más bajas (<22°C) retrasan el desarrollo de la cabeza, lo que resulta en una estructura corporal cabeza-tronco inusual. De acuerdo con los resultados que se reportan aquí, se identificaron diferentes *loci* que podrían estar asociados con procesos celulares, reguladores y metabólicos (Fig. 9b, Anexo F); por ejemplo, la proteína metaloreductasa (asociada a homeostasis), la proteína isoforma X3 de anoctamina-1 (respuesta celular al calor y transporte de membrana) que pueden ser importantes en la adaptación a nuevas condiciones de temperatura y salinidad. Sin embargo, es necesario realizar estudios que especifiquen los estados ontológicos, sexo y sus posibles respuestas a cambios ambientales futuros en todas las etapas de la vida de esta especie.

La conectividad bajo el escenario de presión pesquera resultó ser uno de los escenarios con mayor fragmentación evidente en el Océano Pacífico (Fig. 18b), estos resultados son el reflejo de la intensidad pesquera que existe en esta región del Océano Pacífico, ya que de acuerdo con la FAO (Csirke, 2011), la región del Pacífico Centro-Oriental (área 77 de la FAO) es la una de las más pescada en el mundo, tan solo en el año 2020 la Comisión Interamericana del Atún Tropical (CIAT) reportó 189,713 t de captura en la cual proviene en su mayoría de pequeños (sardinias, anchoas, bonitos) y grandes pelágicos (atún, dorado, pez espada y tiburones) (IATCC, 2020). Las pesquerías pelágicas son particularmente importantes frente al sur de California, en Baja California, en Costa Rica y en el Golfo de Panamá (Csirke, 2011), regiones que justamente resultaron ser las más afectadas en la conectividad. Por otra parte, se pudo recuperar datos de pesca para la región Centro-Oriental del Pacífico que hasta hace algunos años su alcance no se conocía bien ya que no existían herramientas para detectar sistemáticamente embarcaciones pesqueras individuales a escala mundial. Aquí usamos datos satelitales y aprendizaje automático provenientes de Global Fishing Watch para modelar la conectividad bajo la intensidad de pesca en esta área geográfica, herramienta que ha sido ampliamente usada para cuantificar incluso embarcaciones ilegales dentro del Pacífico Oriental (Arias y Pressey, 2016), por lo que la inclusión de esta información y sus aplicaciones deberían considerarse más en cuestiones de conservación y gestión pesquera.

### 8.2.3 Cambios en la estructura y diversidad genética ante escenarios de cambio climático futuros y presión de pesca

La conectividad bajo diferentes escenarios climáticos y presión de pesca está altamente correlacionada con la estructura genética simulada de *S. rivoliana*, mostrando dos patrones opuestos: (1) una alta conectividad y homogeneidad genética en amplias regiones geográficas para el modelo de aislamiento por distancia (IBD) y en los escenarios climáticos futuros y (2) una fragmentación y consecuentemente diferenciación genética bajo escenarios de presión pesquera.

Los resultados del primer patrón eran de esperarse bajo el escenario de aislamiento por distancia (IBD), ya que se este modelo se empleó como modelo nulo, es decir, no había resistencia en el paisaje de tal modo que en las simulaciones se esperaría encontrar mayor mezcla genética entre las poblaciones, sin embargo, la explicación para la homogeneidad genética y alta conectividad en los modelos de cambio climático futuros puede explicarse a través de la expansión del rango de distribución y la adaptación local. La expansión del rango está mediada por procesos tales como la migración, la deriva genética y el surfeo de alelos (aumentos fortuitos en la frecuencia de alelos en el frente de una onda de expansión, Edmonds *et al.* 2004). La colonización a nuevos ambientes de una parte de la población genera deriva genética, lo que acercaría las frecuencias alélicas a la fijación en un patrón que simula la firma de escaneos selectivos (Frichot *et al.*, 2015). Bajo este supuesto, los genotipos dominantes podrían obtenerse a través de la migración de individuos pre-adaptados a áreas más cálidas del rango de la especie, o de individuos que ya están presentes dentro de la población y, por lo tanto, sólo necesitarían aumentar su frecuencia (Jump y Peñuelas, 2005). El surfeo de alelos es una consecuencia de la deriva, lo que puede alterar drásticamente la variabilidad genética tanto para *loci* neutrales como bajo selección, causando una baja diversidad genética (Excoffier y Ray, 2008). Los análisis de distribución potencial indicaron que los límites de distribución de *S. rivoliana* se desplazarán hacia el norte (al menos en 2050), lo que concuerda con el trabajo de Cheung *et al.* (2010) quienes modelaron que las especies pelágicas podrían moverse aproximadamente 600 km hacia latitudes más altas en respuesta al cambio climático (Fig. 16),



tal expansión para el jurel podría ser la causa de los bajos niveles de diversidad genética (adaptativa) y estructura observados en los escenarios futuros modelados (Anexo Ñ).

Una segunda explicación para la futura homogeneización genética puede deberse a la pérdida de genotipos no adaptados; sin embargo, la selección natural también puede provocar modificaciones genéticas que permitan a las especies adaptarse a nuevas áreas (Davis *et al.*, 2005; Frichot *et al.*, 2015). Esta fuerza microevolutiva puede causar cambios en la frecuencia de alelos en múltiples *loci* genéticos simultáneamente, dejando sutiles firmas de cambios genéticos adaptativos (Vitti *et al.*, 2013). Muchos de los SNPs escaneados en este estudio están relacionados con una función celular importante, que podría estar relacionado con fenotipos adaptativos para la especie (por ejemplo, funciones osmorreguladoras) pero sus efectos sobre los rasgos complejos (tolerancia térmica y a la salinidad) son tan débiles que no permite detectar señales de clinas y de diferenciación genética debido a adaptaciones a cambios ambientales.

Se resalta por otro lado, que las simulaciones demogenéticas para diferentes escenarios de cambio climático mostraron una rápida homogeneidad genética en menos de diez generaciones (considerando tiempos de generación de ~4 años; Roo *et al.*, 2014, 2015; Zupa *et al.*, 2017) y para 2050 en la mayoría de los escenarios climáticos indican la formación de un solo grupo genético (Anexos L y Ñ). La baja diferenciación genética estimada para estos escenarios se puede atribuir a una combinación en los cambios en la distribución y extensión del rango junto con cambios causados por la selección local, los cuales ambos causan una reducción en la diversidad genética y por lo tanto generan cambios en la estructura genética de sus poblaciones manteniendo pocos o sólo un grupo genético representado (Pauls *et al.*, 2013).

Aunado a las proyecciones de los cambios ambientales futuros, la pesca ilegal y la sobrepesca son actividades antropogénicas que pueden alterar la estructura de las poblaciones y los ecosistemas. Entre los efectos más severos se encuentran los cambios demográficos directos, los efectos sobre la capacidad de migración, y efectos parentales, los cuales pueden tener consecuencias en la capacidad de respuesta de las poblaciones para amortiguar la variabilidad

(Planque *et al.*, 2010). Cuando se evaluó los efectos de la sobrepesca en las poblaciones de *S. rivoliana* a través del modelo demogénético, se encontró un segundo patrón de estructuración genética que identificó al menos cuatro grupos genéticos diferenciados entre San Carlos, Colima y Costa Rica con respecto a la mayoría de las localidades del Pacífico Oriental (Anexo Ñ-c) y con altos valores de diferenciación genética (Anexo L-c) en comparación con los datos empíricos (no simulados) dónde no se detectaron diferencias genéticas significativas entre dichas localidades (Anexo L-a).

Por otra parte, la incorporación de la actividad pesquera a través de datos de embarcaciones a nivel mundial fue necesaria debido a que no existen registros específicos de captura de *S. rivoliana* a nivel local o internacional, y cuando los hay, como en el caso de México, se reportan con el nombre genérico de la pesca de *escamas*, que incluye más de 200 especies de peces (DOF, 2017). La falta de información precisa sobre las capturas dificulta la modelación futura de cambios en la presión pesquera, no obstante, el uso de ambas aproximaciones (cambio climático y la sobrepesca) pueden resultar informativas para una gestión y persistencia de las especies marinas (Möllman *et al.*, 2021). Oremus *et al.* (2020) realizaron proyecciones sobre el número de especies que se perderán en las jurisdicciones nacionales (zonas económicas exclusivas) bajo escenarios de cambio climático, y se encontró que las naciones tropicales pueden perder la mayoría de las especies con pocas o ninguna población reemplazándolas, por lo que dicha información es de importancia para gestionar adecuadamente las poblaciones de especies marinas en el contexto del cambio climático.

### **8.3 Historia demográfica de *Seriola rivoliana* y especies hermanas**

El resultado de los árboles de especies generados en SNAPP con 1,260 SNPs homólogos entre las poblaciones de *S. rivoliana*, y las especies *S. dumerili* y *S. lalandi* (Fig. 19) resultaron ser diferentes en la topología respecto a la filogenia del género que reportó Swart y colaboradores (2015, Fig. 7). La principal diferencia se encontró en la relación entre las poblaciones del Atlántico (ATL) y del Pacífico Central (CPA) de *S. rivoliana* con la especie templada *S. lalandi* (Fig. 19). Esto representa un resultado inesperado, primer lugar, porque se esperaba que *S. dumerili* siendo su especie hermana en la filogenia de Swart *et al.*, 2015 fuera la más relacionada y, en

segundo lugar, porque habita en regiones tropicales y presenta la misma distribución geográfica que *S. rivoliana* (Froese y Pauly, 2010). La diferencia entre ambas topologías (Figs. 7 y 19) puede deberse a cuestiones relacionadas con los métodos usados o bien, por procesos biológicos. En cuanto a la parte técnica, en la filogenia propuesta por Swart *et al.* (2015) solamente se emplearon tres genes (un nuclear y dos mitocondriales) mientras que en este estudio se empleó una representación genómica reducida con 1,260 SNPs homólogos que, de acuerdo con Leaché y Oaks (2017), los SNPs proporcionan mayor número de datos para resolver relaciones filogenéticas difíciles y/o recientes, además los conjuntos de datos más grandes también brindan una mayor precisión para las estimaciones de parámetros genéticos de población mientras que los datos basados en pocos genes pueden revelar aspectos sobre la historia de esos genes en lugar de las poblaciones y especies que son los objetivos del estudio. Por otro lado, Swart *et al.* (2015) incluyeron la totalidad de especies del género *Seriola*, mientras que en este estudio sólo se incluyeron tres especies por lo que la clasificación incompleta de linaje podría influir en el resultado de la topología del árbol. Sin embargo, Maddison y Knowles (2016) indican que la inclusión de mayor número de individuos y de *loci* ayuda con la precisión de los árboles filogenéticos, por lo que los resultados de este estudio pueden considerarse como confiables.

Una posible causa biológica que explique las anteriores relaciones filogenéticas es la hibridación en algún momento de la historia divergente entre *S. lalandi* con *S. rivoliana*. Los resultados de espectro de la frecuencia de alelos derivados (Fig. 20) e historia demográfica (Fig. 21), que indican que las poblaciones de *S. rivoliana* del Pacífico Central (CPA) y del Atlántico (ATL) mantuvieron mayor presencia de alelos ancestrales y pocos alelos derivados (Fig. 20, ver adelante) respaldan la idea de una antigua hibridación entre ambos linajes.

En cuanto a la inferencia demográfica basada en el análisis coalescente de espectros de frecuencia de alelos (EFA) empíricos sugirió tres eventos de migración en la historia divergente de *S. rivoliana*: (1) la primera refiere a un contacto secundario entre la población del Pacífico Central de *S. rivoliana* con algún linaje de *S. lalandi* entre dos y seis millones de años (Tabla 12), (2) la segunda es una migración antigua entre las poblaciones ancestrales del Atlántico y del

Pacífico Oriental de *S. rivoliana* entre 3 y 6 mda, y (3) la tercera es la migración contemporánea entre las poblaciones actuales del Pacífico Oriental (Baja California Sur: BCS y resto de las localidades en el Pacífico Oriental: EPA).

El contacto secundario entre la población de *S. rivoliana* del Pacífico Central (CPA) y *S. lalandi* en el modelo coalescente es confirmado en los espectros de frecuencia de alelos derivados en la Figura 20, dónde se observa menor número de alelos derivados de *S. lalandi* con la población de *S. rivoliana* del Pacífico Central respecto con las otras poblaciones de *S. rivoliana* y su cercanía en los árboles de especies calculado en SNAPP (Fig. 20). El contacto secundario puede, por lo tanto, ser el resultado de los cambios ambientales durante el Mioceno tardío y el Plioceno temprano (11.6–5.3 mda), un tiempo que coincide con el aumento de la actividad del hielo en los polos y que derivó gran diversidad ecológica (Near *et al.*, 2012). *Seriola lalandi* siendo una especie templada es posible que haya migrado hacia la zona tropical logrando una mezcla genética con especies tropicales como *S. rivoliana* generando un contacto secundario en esta época. Este patrón de intercambio y refugio hacia zonas calientes en éste mismo periodo de tiempo se ha reportado para otras especies de peces marinas, por ejemplo, miembros de las familias Myctophidae, Gobiidae, Sparidae (Agiadi *et al.*, 2016), Channichthyidae y Artedidraconidae (Near *et al.*, 2012). Cabe señalar que *S. lalandi* tiene una distribución global en las zonas templadas norte y sur del planeta, esta distribución podría haber facilitado el contacto secundario con la zona Central del Pacífico por la ausencia de barreras continentales, éste escenario coincide con el origen de la divergencia de *S. lalandi* propuesta por Swart *et al.* (2016), ya que las poblaciones de *S. lalandi* probablemente se originaron en el Océano Pacífico hace aproximadamente 4.5 mda, dónde el ancestro común se distribuía cerca de las zonas ecuatoriales debido a los cambios ambientales anteriores al Pleistoceno. Los híbridos reportados en ambiente natural entre machos de *S. quinqueradiata* y hembras de *S. lalandi* asociado principalmente al cambio en la distribución de *S. quinqueradiata* hacia áreas más tropicales (Takahashi *et al.*, 2021), apoya la hipótesis de hibridación a causa de variaciones en el ambiente.

En cuanto a la migración antigua entre las poblaciones ancestrales de *S. rivoliana* del Atlántico y del Pacífico Oriental se puede asociar a la ausencia del istmo de Panamá, su aparición afectó el flujo de corrientes, la salinidad, la temperatura y la productividad primaria del Pacífico y el Atlántico, provocando que los organismos marinos de los dos océanos mantuvieran trayectorias evolutivas independientes (Lessios, 2008). Esta hipótesis ha sido ampliamente respaldada por diferentes taxa como peces del género *Diodon*, *Euguerres* (Vawter *et al.*, 1980), crustáceos de los géneros *Sesarma*, *Petrolisthes*, y *Alpheus*, así como moluscos gastrópodos y bivalvios (Lessios, 2008). La mayoría de estos estudios reportan tiempos de divergencia entre el Pacífico y el Atlántico que oscila entre 6 y 2.8 mda (Lessios, 2008).

Otro evento de migración corresponde a la migración contemporánea de las poblaciones de *S. rivoliana* a interior del Pacífico Oriental (población de Baja California Sur: BCS y población que incluye el resto de sitios en el Pacífico Oriental: EPA), un fenómeno que también se observa con los resultados de los marcadores neutrales (objetivo 1), indicando altos valores de flujo genético relativo de 0.58 a 1 (Fig. 14, Anexo I). Este patrón de alto flujo genético se ha reportado para la región de la península de Baja California en organismos marinos como moluscos (Hurtado *et al.*, 2007; Kelly y Eernisse, 2007), tiburones (*Mustelus henlei*; Chabot *et al.*, 2015), peces lábridos (*Semicossyphus pulcher*; Bernardi *et al.*, 2003) y rayas (*Urobatis halleri*; Bernardi *et al.*, 2003). En la región sur de la península de Baja California existen diferencias ambientales entre el Golfo de California y resto del Pacífico Oriental principalmente en temperatura y salinidad (Anexo T), las cuales están asociadas con la corriente de California. En esta región se crea una transición entre las aguas subtropicales y subárticos (Spalding *et al.*, 2012) que podría promover la diferenciación genética entre la población de Baja California Sur (BCS) y la población que incluye el resto de sitios en el Pacífico Oriental (EPA). Sin embargo, esta barrera puede no ejercer tanta influencia en taxones capaces de nadar bajo aguas superficiales más cálidas tal como lo reportan Chabot *et al.* (2015) con *M. henlei*, que se encuentra comúnmente entre 60 y 200 m de profundidad, y donde la especie puede disperse alrededor del Cabo de la península de Baja California hacia el Golfo de California. *Seriola rivoliana* se distribuye hasta 250 m de profundidad, lo cual sugiere que la conectividad entre las poblaciones de Baja California Sur

(BCS) y la del Pacífico Oriental (EPA) pudiera seguir la ruta de conectividad a través de rutas más profundas en la columna del agua.

Por otra parte, *S. dumerili* permanece como un linaje bien diferenciado de las poblaciones de *S. rivoliana* (Swart *et al.*, 2015). Las barreras precigóticas (selección sexual) o postcigóticas (inviabilidad híbrida) podrían explicar el aislamiento de los linajes aun cuando comparten la misma distribución y características ambientales (Ortiz-Barrientos *et al.*, 2009; Rometsch *et al.*, 2020; Rabozki, 2016). Estos fenómenos se han descrito ampliamente en el pez espinoso (Jones *et al.*, 2006), diferentes especies de cíclidos (Rometsch *et al.*, 2020) y fundúlidos (Kozak *et al.*, 2012). Es posible que estos fenómenos hayan contribuido a diferenciar genéticamente los linajes de *S. rivoliana* de su especie hermana *S. dumerili* a través del tiempo.

Aunque en este estudio se indagó sobre los eventos de migración/aislamiento que pudieron ser clave en el proceso de diversificación de los linajes de *S. rivoliana*, *S. lalandi* y *S. dumerili*, es necesario la inclusión de otras fuerzas evolutivas para precisar los eventos históricos que dieron origen a las actuales poblaciones genéticas descritas en este estudio. Entre ellos, debe probarse cambios en el tamaño poblacional (expansiones y reducciones), direccionalidad e intensidad de la migración, estimación de diferente tasa mutacional, entre otros.

#### **8.4 Implicaciones para la acuicultura, la pesca, la gestión y la conservación**

El uso de las herramientas genéticas en las poblaciones silvestres resulta ser útil en áreas aplicadas del conocimiento biológico, tal es el caso de la acuicultura, la pesca y en el manejo y conservación de los recursos acuáticos (FAO, 2008). Bajo la perspectiva de la acuicultura, el conocimiento de la diversidad genética es una herramienta poderosa que puede emplearse en todas las etapas de la domesticación. En primer lugar, se puede establecer la población base del cultivo y realizar la cría selectiva de las especies acuáticas. En segundo lugar, se puede llevar a cabo la reintroducción de alelos silvestres en las poblaciones cultivadas sobre todo para evitar problemas relacionadas con la baja supervivencia ocasionada por endogamia, o reducción en el tamaño poblacional debido a enfermedades o la mal adaptación a ciertas condiciones ambientales. En tercer lugar, con el avance en la tecnología y herramientas genómicas, se puede

identificar regiones genómicas implicadas con el desarrollo, tiempo de maduración, sexo, rasgos de importancia comercial, hasta regiones que pueden ser eficaces para detectar resistencia a enfermedades infecciosas de origen viral o bacterial (Houston *et al.*, 2020), o bien reconocer sitios donde existe interacción entre el genotipo y condiciones del ambiente, tal como la tolerancia a la salinidad o tolerancia térmica (FAO, 2008; Houston *et al.*, 2020). Estas herramientas auxilian también a monitorear la composición y diversidad de las especies cultivadas, ya sea para identificar casos de contaminación genética de las especies cultivadas hacia poblaciones silvestres o bien, llevar un mejor control sobre la trazabilidad de origen de las especies cultivadas (Bernatchez *et al.*, 2017).

El jurel pez fuerte es una especie con un alto potencial para la acuicultura y, en este trabajo se reporta por primera vez la diversidad y niveles de diferenciación genética en poblaciones naturales, información que es de gran relevancia para los acuicultores. En este estudio se reporta dos poblaciones genéticamente diferentes al interior del Pacífico Oriental (región donde se lleva a cabo la acuicultura para México y Ecuador), ambas presentan la mayor diversidad genética (Tabla 9). Además, se reportaron regiones genómicas con funciones biológicas potenciales relacionados con procesos celulares involucrados con el transporte y respuesta al calor (por ejemplo, Isoforma X3, Anexo F), y diferentes vías de señalización, las cuales deben ser más exploradas para la identificación de potenciales características adaptativas y de importancia fenotípica bajo la perspectiva de la acuicultura. Cabe señalar que los resultados reportados aquí, pueden ser clave en cuanto a bioseguridad (al evitar el escape individual, y enfermedades), así como para permitir la trazabilidad de productos del mar e identificación de peces provenientes de piscifactorías y conservación de stocks silvestres (Bernatchez *et al.*, 2017). En la actualidad, la zona norte del Pacífico Oriental de México (La Paz, Baja California Sur) se lleva a cabo el cultivo de jurel en sistemas de jaulas flotantes. Sin embargo, durante las fases iniciales, algunos acuicultores utilizaron individuos de Hawái para diferentes experimentos acuícolas (Quiñones-Arreola *et al.*, 2015). Los resultados del presente estudio resaltan el alto riesgo de las actividades de translocación, ya que la población del Pacífico Central (CPA) con distribución en Hawái es genéticamente diferente a las poblaciones de Baja California Sur (BCS) y del Pacífico Oriental (EPA). Las translocaciones de individuos pertenecientes a poblaciones

genéticamente diferenciadas generar híbridos que impactar negativamente los acervos genéticos locales al traer variantes genéticas mal adaptadas (Bernatchez *et al.*, 2017).

Por otra parte, el principal objetivo sobre el uso de herramientas genéticas en la actividad pesquera incluye la identificación de especies y la detección de stocks o poblaciones para el establecimiento de unidades de gestión de los recursos, sobre todo cuando se comparten recursos entre diferentes administraciones (Milano *et al.*, 2014). El conocimiento de la diversidad genética, abundancia y resiliencia de las poblaciones, así como la evaluación de las respuestas evolutivas a la pesca, son de mucha importancia para el manejo (Ovenden *et al.*, 2015). Existen casos donde se establecen unidades de manejo de los recursos pesqueros sin tomar en cuenta evidencias biológicas de la estructura poblacional como es el caso de la merluza del Atlántico (*Merluccius merluccius*; Milano *et al.*, 2014), el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*; Barth *et al.*, 2017) y en otras especies como *Gadus morhua*, *Melanogrammus aeglefinus*, *Merlangius merlangus*, *Micromesistius poutassou*, y *Clupea harengus* (Reiss *et al.*, 2009); en todos estos casos ha habido incongruencias entre el establecimiento de unidades de manejo y los stocks. También existen casos dónde se ha incorporado la utilización de la información genética para manejo de pesquerías como en la Política Pesquera Común de la Unión Europea, dónde las evaluaciones pesqueras se apoyan del asesoramiento científico (Cassey *et al.*, 2016). No obstante, aún persiste la falta de integración de la información genética en la gestión pesquera a pesar del rápido progreso de la genética y la genómica tanto a nivel nacional como internacional (Allendorf *et al.*, 2008; Bernatchez *et al.*, 2017; Casey *et al.*, 2016; Hoban *et al.*, 2020; Nielsen *et al.*, 2021), esto indudablemente debe cambiar en el futuro próximo. Los hallazgos reportados en este estudio seguramente van a contribuir en la evaluación e identificación de estructura poblacional de una especie distribuida globalmente, y que representa un recurso compartido entre al menos diez países en el Pacífico Oriental.

Bajo el enfoque de conservación, la diversidad genética es fundamental para garantizar la productividad a largo plazo y proporcionar resiliencia ante los cambios climáticos futuros (Allendorf *et al.*, 2008; Wernberg y Filbee-Dexter, 2019), lo cual también representa uno de los



objetivos de la Década de los Océanos de las Naciones Unidas (Ciencia para el Desarrollo Sostenible, Thomson *et al.*, 2021). Ante esto objetivos, sin duda, las herramientas genéticas y genómicas serán esenciales para el avance de la reproducción y selección en especies cultivadas, así como para el monitoreo y manejo de recursos genéticos en poblaciones silvestres y cultivadas (Bernatchez *et al.*, 2017; Thomson *et al.*, 2021). Además, el conocimiento generado en este estudio está en paralelo con los objetivos del Convenio sobre la Diversidad Biológica al facilitar datos sobre la diversidad genética del jurel que pueden ser aplicados al uso sostenible de la diversidad biológica *in situ* y para regular, gestionar o controlar los riesgos asociados con el uso de organismos en entornos acuícolas (Naciones Unidas, 1992).

La incorporación de escenarios climáticos y presión pesquera a través de los modelos de distribución potencial (MDP) y valores recuperados por Global Fishing Watch permitió pronosticar los cambios en la diversidad genética de las poblaciones de *S. rivoliana* en el Océano Pacífico, una especie pelágica y que vive en regiones oceánicas que son de difícil acceso para estudios genómicos integrales (por ejemplo, Selkoe *et al.*, 2016). Los resultados aquí reportados brindarán información valiosa para una gestión futura integral y generan estrategias para el manejo y conservación de esta y otras especies con gran potencial tanto en la pesca silvestre como en la acuicultura.

## 9. CONCLUSIONES

En el presente estudio se reporta por primera vez la estructura poblacional de jurel *S. rivoliana* en una distribución geográfica amplia. El ADN mitocondrial (COI) identificó estructura genética a nivel de cuencas oceánicas: Pacífico Central, Pacífico Oriental y Atlántico Occidental; mientras que tanto los *loci* neutrales como los adaptativos revelaron un nivel de estructura fina al interior del Pacífico Oriental, donde conviven dos poblaciones: la población con distribución en la parte occidental de la península de Baja California Sur (BCS) y la de distribución en el Pacífico Oriental (EPA) con alto grado de flujo genético principalmente de sur a norte. Los marcadores genéticos tanto neutros como los candidatos a selección resultaron eficientes en la detección de unidades poblacionales. El patrón de estructura similar entre ambos marcadores puede estar asociado al efecto poligénico en rasgos fenotípicos complejos, esta hipótesis es respaldada por los resultados obtenidos con los 55 SNPs involucrados en procesos celulares, metabolismo y actividad catalítica, importantes para regular la temperatura, condiciones de osmorregulación, y procesos involucrados con el desarrollo.

Por otra parte, se contribuyó en la caracterización de patrones espacio-temporales de conectividad genética futura, el cual es un primer paso para identificar los impulsores de la variación genómica espacial en los sistemas pelágicos, aquí se identificaron dos patrones de conectividad espacial al interior del Océano Pacífico: (1) alta conectividad y alta homogeneidad genética para escenarios climáticos futuros, que puede ser explicada por la disponibilidad de sitios con características ambientales idóneos que promueven fenómenos de expansión y movimiento hacia nuevas áreas geográficas; y (2) una fragmentación y consecuentemente diferenciación genética bajo escenarios de presión pesquera causados principalmente por la actividad pesquera que dificulta la conectividad de las poblaciones, así como la reducción de las poblaciones por la sobrepesca que conlleva a fenómenos de deriva genética. Aquí se resalta que la combinación de los recursos geospaciales con los recursos genómicos facilitará las predicciones de los impactos de las futuras condiciones ecológicas en la salud de la población y el potencial de adaptación de las especies marinas.

En cuanto a la historia demográfica de la divergencia de las poblaciones de *S. rivoliana* y dos especies hermanas, se encontró que hubo tres eventos de migración en el tiempo, el primero corresponde al contacto secundario entre la población del Pacífico Central de *S. rivoliana* con algún linaje ancestral de *S. lalandi* entre dos y seis millones de años ocasionados por los cambios en la temperatura reportados durante el Mioceno tardío y el Plioceno temprano; el segundo lo representó la migración antigua entre las poblaciones ancestrales del Atlántico y del Pacífico Oriental de *S. rivoliana* entre 3 y 6 mda, justo antes del cierre completo del Istmo de Panamá; y el tercero refiere a la migración contemporánea entre las poblaciones actuales del Pacífico Oriental (Baja California Sur y Pacífico Oriental) promovidas principalmente por alto flujo genético. Estos eventos de migración se consideran responsables de la estructura genética actual y la relación con las especies hermanas. El contexto histórico es fundamental para descubrir los cambios evolutivos que ocurrieron durante la colonización e inferir la acción de fuerzas evolutivas más importantes en la diversificación de las poblaciones y especies.

Finalmente, se enfatiza también que los resultados asociados a la variación genética (neutral y adaptativa) son esenciales para entender el potencial adaptativo de las poblaciones y su capacidad para resistir las fluctuaciones ecológicas, ambientales y antropogénicas (presión pesquera) futuras.

## 10. LITERATURA CITADA

- Agiadi, K., Antonarakou, A., Kontakiotis, G., Kafousia, N., Moissette, P., Cornée, J. J., Manoutsoglou, E., y Karakitsios, V. (2017). Connectivity controls on the late Miocene eastern Mediterranean fish fauna. *International Journal of Earth Sciences*, 106(3): 1147–1159. doi: 10.1007/s00531-016-1355-7
- Ahrens, CW., Rymer, PD., Stow, A., Bragg, J., Dillon, S., Umbers, KDLL. y Dudaniec, RY. (2018). The search for *loci* under selection: trends, biases and progress. *Molecular Ecology*, 27(2): 1342–1356. doi: 10.1111/mec.14549
- Albaina, A., Iriondo, M., Velado, I., Laconcha, U., Zarraonaindia, I., Arrizabalaga, H., Pardo, MA., Lutcavage, M., Grant, WS. y Estonba, A. (2013). Single nucleotide polymorphism discovery in albacore and Atlantic bluefin tuna provides insights into worldwide population structure. *Animal Genetics*, 44(6): 678–692. doi: 10.1111/age.12051
- Allendorf, FW., England, PR., Luikart, G., Ritchie, PA. y Ryman, N. (2008). Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(6), 327–337. doi: [doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.008](https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.008)
- Anderson, J. D., O’Leary, S. J., y Cooper, P. T. (2019). Population Structure of Atlantic Croakers from the Gulf of Mexico: Evaluating a Single-Stock Hypothesis Using a Genomic Approach. *Marine and Coastal Fisheries*, 11(1): 3–16. doi: 10.1002/mcf2.10055
- Andrews, S. (2010). FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. Babraham Bioinformatics. Disponible en: <https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/> [consulta: 3 mayo 2018].
- Araki, H. y Schmid, C. (2010). Is hatchery stocking a help or harm?. Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. *Aquaculture*, 308(SUPPL.1): 2–11. doi: 10.1016/j.aquaculture.2010.05.036
- Arbogast, BS., Edwards, S v., Wakeley, J., Beerli, P. y Slowinski, JB. (2003). Estimating divergence times from molecular data on phylogenetic and population genetic timescales. <http://dx.doi.org/101146/annurev.ecolsys33010802150500>, 33: 707–740. doi: 10.1146/ANNUREV.ECOLSYS.33.010802.150500
- Arias, A. y Pressey, R. L. (2016). Combatting illegal, unreported, and unregulated fishing with information: a case of probable illegal fishing in the Tropical Eastern Pacific. *Frontiers in Marine Science*, 3(13): doi: 10.3389/fmars.2016.00013
- Armstrong, J., Hickey, G., Diekhans, M., Fiddes, IT., Novak, AM., Deran, A., Fang, Q., Xie, D., Feng, S., Stiller, J., Genreux, D., Johnson, J., Marinescu, VD., Alföldi, J., Harris, RS., Lindblad-Toh, K., Haussler, D., Karlsson, E., Jarvis, ED., Zhang, G. y Paten, B. (2020). Progressive Cactus is a multiple-genome aligner for the thousand-genome era. *Nature* 2020 587:7833, 587(7833): 246–251. doi: 10.1038/s41586-020-2871-y
- Assis, J., Tyberghein, L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrão, EA. y de Clerck, O. (2018). Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27(3): 277–284. doi: 10.1111/geb.12693
- Avice, JC. (2000). *Phylogeography: the history and formation of species*. Cambridge, MA: Harvard University Press
- Bahri, T., Barange, M. y Moustahfid, H. (2018). Climate change and aquatic systems. In: *Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options* FAO, Rome, pp 1–39

- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, CH. y Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: How, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2): 327–338. doi: 10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x
- Barth, JMI., Damerou, M., Matschiner, M., Jentoft, S. y Hanel, R. (2017). Genomic differentiation and demographic histories of atlantic and indo-pacific yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) populations. *Genome Biology and Evolution*, 9(4): 1084–1098. doi: 10.1093/gbe/evx067
- Bayona-Vásquez, NJ., Glenn, TC., Kieran, TJ., Pierson, TW., Hoffberg, SL., Scott, PA., Bentley, KE., Finger, JW., Louha, S., Troendle, N., Diaz-Jaimes, P., Mauricio, R. y Faircloth, BC. (2019). Adapterama III: Quadruple-indexed, double/triple-enzyme RADseq libraries (2RAD/3RAD). *PeerJ*, 7: e7724. doi: 10.7717/peerj.7724
- Becquet, C. y Przeworski, M. (2007). A new approach to estimate parameters of speciation models with application to apes. *Genome Research*, 17(10): 1505–1519. doi: 10.1101/GR.6409707
- Berli, P. y Felsenstein, J. (2001). Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(8): 4563–4568. doi: 10.1073/PNAS.081068098
- Benestan, L., Quinn, BK., Maaroufi, H., Laporte, M., Clark, FK., Greenwood, SJ., Rochette, R. y Bernatchez, L. (2016). Seascape genomics provides evidence for thermal adaptation and current-mediated population structure in American lobster (*Homarus americanus*). *Molecular Ecology*, 25(20): 5073–5092. doi: 10.1111/mec.13811
- Benjamini, Y. y Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 57(1), 289-300. doi: 10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x
- Bernardi, G., Findley, L., y Rocha-Olivares, A. (2003). Vicariance and dispersal across Baja California in disjunct marine fish populations. *Evolution*, 57(7): 1599–1609. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00367.x
- Bernatchez, L. (2016). On the maintenance of genetic variation and adaptation to environmental change: considerations from population genomics in fishes. *Journal of Fish Biology*, 89(6): 2519–2556. doi: 10.1111/jfb.13145
- Bernatchez, L., Wellenreuther, M., Araneda, C., Ashton, DT., Barth, JMI., Beacham, TD., Maes, GE., Martinsohn, JT., Miller, KM., Naish, KA., Ovenden, JR., Primmer, CR., Young Suk, H., Therkildsen, NO. y Withler, RE. (2017). Harnessing the power of genomics to secure the future of seafood. *Trends in Ecology and Evolution*, 32: 665–680. doi: 10.1016/j.tree.2017.06.010
- Blacio, E., Darquea, J. y Rodríguez, P. (2003). Avances en el cultivo de huayaípe, *Seriola rivoliana* (Valenciennes 1833), en las instalaciones del CENAIM. *El Mundo Acuícola*, (9): 27–28
- Bouckaert, R. y Heled, J. (2014). DensiTree 2: seeing trees through the forest. *bioRxiv*: 012401. doi: 10.1101/012401
- Bourret, V., Dionne, M., y Bernatchez, L. (2014) Detecting genotypic changes associated with selective mortality at sea in Atlantic salmon: polygenic multilocus analysis surpasses genome scan. *Molecular Ecology*, 23: 4444–4457. doi: 10.1111/mec.12798
- Brown, JL., Bennett, JR. y French, CM. (2017). SDMtoolbox 2.0: The next generation Python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *PeerJ*, 2017(12). doi: 10.7717/peerj.4095

- Bryant, D., Bouckaert, R., Felsenstein, J., Rosenberg, NA. y Roychoudhury, A. (2012). Inferring Species Trees directly from biallelic genetic markers: bypassing gene trees in a full coalescent analysis. *Molecular Biology and Evolution*, 29(8): 1917–1932. doi: 10.1093/MOLBEV/MSS086
- Cardeñosa, D., Hyde, J. y Caballero, S. (2014). Genetic diversity and population structure of the pelagic thresher shark (*Alopias pelagicus*) in the Pacific Ocean: Evidence for two evolutionarily significant units. *PLoS ONE*, 9(10): e110193. doi: 10.1371/journal.pone.0110193
- Casey, J., Jardim, E., y Martinsohn, J. T. (2016). The role of genetics in fisheries management under the E.U. common fisheries policy. *Journal of Fish Biology*, 89: 2755–2767. doi: 10.1111/jfb.13151
- Castriota, L., Greco, S., Marino, G. y Andaloro, F. (2002). First record of *Seriola rivoliana* Cuvier, 1833 in the Mediterranean. *Journal of Fish Biology*, 60(2): 486–488. doi: 10.1006/jfbi.2001.1838
- Catchen, J., Hohenlohe, PA., Bassham, S., Amores, A. y Cresko, WA. (2013). Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Molecular Ecology*, 22(11): 3124–3140. doi: 10.1111/mec.12354
- Catchen, JM., Amores, A., Hohenlohe, P., Cresko, W. y Postlethwait, JH. (2011). Stacks: building and genotyping *loci* de novo from short-read sequences. *G3: Genes, genomes, genetics*, 1(3): 171–182. doi: 10.1534/g3.111.000240
- Caye, K., Deist, TM., Martins, H., Michel, O. y François, O. (2016). TESS3: Fast inference of spatial population structure and genome scans for selection. *Molecular Ecology Resources*, 16(2): 540–548. doi: 10.1111/1755-0998.12471
- Chabot, CL., Espinoza, M., Mascareñas-Osorio, I. y Rocha-Olivares, A. (2015). The effect of biogeographic and phylogeographic barriers on gene flow in the brown smoothhound shark, *Mustelus henlei*, in the northeastern Pacific. *Ecology and Evolution*, 5(8): 1585–1600. doi: 10.1002/ece3.1458
- Chauhan, T. y Rajiv, K. (2010). Molecular markers and their applications in fisheries and aquaculture. *Advances in Bioscience and Biotechnology*, 01(04): 281–291. doi: 10.4236/abb.2010.14037
- Chen, Z., Li, Y., Liang, P. y Li, M. (2016). The complete mitochondrial genome of longfin yellowtail *S. rivoliana* (Perciformes: Carangidae). *Mitochondrial DNA*, 27(5): 3385–3386. doi: 10.3109/19401736.2015.1018232
- Cheung, WWL., Lam, VWY., Sarmiento, JL., Kearney, K., Watson, R. y Pauly, D. (2009a). Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries*, 10(3): 235–251. doi: 10.1111/j.1467-2979.2008.00315.x
- Cheung, WWL., Lam, VWY., Sarmiento, JL., Kearney, K., Watson, R. y Pauly, D. (2009b). Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries*, 10(3): 235–251. doi: 10.1111/j.1467-2979.2008.00315.x
- Cheung, WWL., Lam, VWY., Sarmiento, JL., Kearney, K., Watson, R., Zeller. y Pauly, D. (2010). Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change. *Global Change Biology*, 16(1): 24–35. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01995.x
- Chhatre, VE. y Emerson, KJ. (2017). StrAuto: automation and parallelization of STRUCTURE analysis. *BMC Bioinformatics*, 18(1): 1–11. doi: 10.1186/s12859-017-1593-0

- Clement, M., Snell, Q., Walke, P., Posada, D. y Crandall, K. (2002). TCS: estimating gene genealogies. In: Proc 16th Int Parallel Distrib Process Symp 2:184
- Coates, AG. y Obando, JA. (1996). The geologic evolution of the Central American Isthmus. In: Jackson J, Budd A, Coates A (eds) Evolution and Environment in Tropical America University of Chicago Press Chicago, pp 21–56
- CONAPESCA. (2013). Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, Ciudad de México. Disponible en: <https://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadistico-de-acuicultura-y-pesca>. [consulta: 28 febrero 2019].
- Conesa, A., Götz, S., García-Gómez, JM., Terol, J., Talón, M. y Robles, M. (2005). Blast2GO: A universal tool for annotation, visualization and analysis in functional genomics research. *Bioinformatics*. doi: 10.1093/bioinformatics/bti610
- Corander, J., Marttinen, P., Sirén, J. y Tang, J. (2009). BAPS: Bayesian Analysis of Population Structure. Disponible en: <http://web.abo.fi/fak/mnf//mate/jc/software/baps.html> [http://www.abo.fi/mnf/mate/jc/smack\\_index\\_eng.html](http://www.abo.fi/mnf/mate/jc/smack_index_eng.html). [consulta: 18 julio 2018].
- Costello, C., Cao, L., Gelcich, S., Á Cisneros-Mata, M., Free, CM., Froehlich, HE., Golden, CD., Ishimura, G., Maier, J., Macadam-Somer, I., Mangin, T., Melnychuk, MC., Miyahara, M., de Moor, CL., Naylor, R., Nøstbakken, L., Ojea, E., Parma, AM., Plantinga, AJ., Thilsted, SH. y Lubchenco, J. (2020). The future of food from the sea. *Nature*, 588: 95. doi: 10.1038/s41586-020-2616-y
- Crandall, E.D., Frey, M.A., Grosberg, R.K. y Barber, P.H. (2008). Contrasting demographic history and phylogeographical patterns in two Indo-Pacific gastropods. *Molecular Ecology*, 17(2), 611–626. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03600.x
- Csilléry, K., Rodríguez-Verdugo, A., Rellstab, C., y Guillaume, F. (2018). Detecting the genomic signal of polygenic adaptation and the role of epistasis in evolution. *Molecular Ecology*, 27(3): 606–612. doi: 10.1111/mec.14499
- Csirke, J. (2011). B13. Eastern Central Pacific. Review of the state of world marine fishery resources, 173. Disponible en: <https://www.fao.org/3/y5852e/Y5852E13.pdf>. [consulta: 08 mayo 2022]
- Cuéllar-Pinzón, J., Presa, P., Hawkins, SJ. y Pita, A. (2016). Genetic markers in marine fisheries: Types, tasks and trends. *Fisheries Research*, 173: 194–205. doi: 10.1016/j.fishres.2015.10.019
- Dalongeville, A., Benestan, L., Mouillot, D., Lobreaux, S. y Manel, S. (2018). Combining six genome scan methods to detect candidate genes to salinity in the Mediterranean striped red mullet (*Mullus surmuletus*). *BMC Genomics*, 19(1) 217. doi: 10.1186/s12864-018-4579-z
- Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, CA., Banks, E., DePristo, MA., Handsaker, RE., Lunter, G., Marth, GT., Sherry, ST., McVean, G. y Durbin, R. (2011). The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27(15): 2156–2158. doi: 10.1093/bioinformatics/btr330
- Dang, BT., Rahman, MA., Tran, SQ. y Glenner, H. (2019). Genome-wide SNP analyses reveal population structure of *Portunus pelagicus* along Vietnam coastline. *PLoS ONE*, 14(11). doi: 10.1371/journal.pone.0224473
- Davis, MB., Shaw, RG. y Etterson, JR. (2005). Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, 86(7): 1704–1714. doi: 10.1890/03-0788

- de Villemereuil, P. y Gaggiotti, OE. (2015). A new FST-based method to uncover local adaptation using environmental variables. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11): 1248–1258. doi: 10.1111/2041-210X.12418
- Development Core Team R (2011). R: A Language and environment for statistical computing. ISBN: 3900051070. doi: 10.1007/978-3-540-74686-7
- Diario Oficial de la Federación (DOF). (2017). Acuerdo por el que se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Disponible en: <https://www.gob.mx/inapesca/documentos/carta-nacional-pesquera-2017> [consulta: 13 agosto 2019].
- Díaz-Jaimes, P. y Uribe-Alcocer, M. (2006). Spatial differentiation in the eastern Pacific yellowfin tuna revealed by microsatellite variation. *Fisheries Science*, 72(3): 590–596. doi: 10.1111/j.1444-2906.2006.01188.x
- Diopere, E., Vandamme, SG., Hablützel, Pl., Cariani, A., van Houdt, J., Rijnsdorp, A., Tinti, F., Volckaert, FAM. y Maes, GE. (2018). Seascape genetics of a flatfish reveals local selection under high levels of gene flow. *ICES Journal of Marine Science*, 75(2): 675–689. doi: 10.1093/icesjms/fsx160
- Duncan, KM., Martin, AP., Bowen, BW. y de Couet, HG. (2006). Global phylogeography of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*). *Molecular Ecology*, 15(8): 2239–2251. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.02933.x
- Earl, DA. y VonHoldt, BM. (2012). STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2): 359–361. doi: 10.1007/s12686-011-9548-7
- Edmonds, C. A., Lillie, A. S., y Cavalli-Sforza, L. L. (2004). Mutations arising in the wave front of an expanding population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(4): 975–979. doi: 10.1073/pnas.0308064100
- Edwards, D., Forster, JW., Chagné, D. y Batley, J. (2007). What are SNPs? En: Oraguzie NC, E.H.A. R, Gardiner SE, de Silva HN (eds) Association mapping in plants Springer, New York, pp 41–52.
- Eldon, B., Riquet, F., Yearsley, J., Jollivet, D. y Broquet, T. (2016). Current hypotheses to explain genetic chaos under the sea. *Current Zoology*, 62(6): 551–566. doi: 10.1093/cz/zow094
- Environmental Systems Research Institute (ESRI). (2013). ArcMap Desktop, Release 10.3
- Evanno, G., Regnaut, S. y Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8): 2611–2620. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- Excoffier, L., Dupanloup, I., Huerta-Sánchez, E., Sousa, VC. y Foll, M. (2013). Robust demographic inference from genomic and SNP data. *PLoS Genetics*, 9(10). doi: 10.1371/journal.pgen.1003905
- Excoffier, L. y Lischer, H. (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10(3): 564–567. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- Excoffier, L., Marchi, N., Marques, D.A., Matthey-Doret, R., Gouy, A. y Sousa, V.C., 2021. fastsimcoal2: demographic inference under complex evolutionary scenarios. *Bioinformatics*, 37(24),4882-4885. doi: 10.1093/bioinformatics/btab468



- Excoffier, L. y Ray, N. (2008). Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(7): 347–351. doi: 10.1016/j.tree.2008.04.004
- Fagny, M. y Austerlitz, F. (2021). Polygenic Adaptation: Integrating Population Genetics and Gene Regulatory Networks. *Trends in Genetics*, 37(7): 631–638. doi: 10.1016/j.tig.2021.03.005
- Fanning, S., Proos, S., Jordan, K. y Srikumar, S. (2017). A review on the applications of next generation sequencing technologies as applied to food-related microbiome studies. *Frontiers in Microbiology*, 8(9): 1–16. doi: 10.3389/fmicb.2017.01829
- Farmer, NA., Malinowski, RP., McGovern, MF. y Rubec, PJ. (2016). Stock complexes for fisheries management in the Gulf of Mexico. *Marine and Coastal Fisheries*, 8(1): 177–201. doi: 10.1080/19425120.2015.1024359
- Feldheim, K. A., Gruber, S. H., y Ashley, M. V. (2001). Population genetic structure of the lemon shark (*Negaprion brevirostris*) in the western Atlantic: DNA microsatellite variation. *Molecular Ecology*, 10, 295–303. doi: 10.1046/j.1365-294x.2001.01182.x
- Floeter, S. R., Rocha, L. A., Robertson, D. R., Joyeux, J. C., Smith-Vaniz, W. F., Wirtz, P., Edwards, A. J., Barreiros, J. P., Ferreira, C. E. L., Gasparini, J. L., Brito, A., Falcón, J. M., Bowen, B. W. y Bernardi, G. (2008). Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*, 35 (1): 22–47. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01790.x
- Foll, M. (2012). BayeScan v2.1 User Manual. *Ecology*, (20)11, 1450–1462. doi: 10.1111/2041-210X.12418
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2008). Aquaculture development. 3. Genetic resource management. FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries, 5(3). Disponible en: <https://www.fao.org/in-action/globefish/publications/details-publication/en/c/338417/>. [consulta: 22 marzo 2022].
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2018). The state of world fisheries and aquaculture. In Meeting the sustainable development goals pp. 1–230. Disponible en: <https://www.fao.org/publications>. [consulta: 03 diciembre 2019].
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2021). FishstatJ. FAO Global Fish Trade Statistics 1950-2019
- Forester, BR., Jones, MR., Joost, S., Landguth, EL. y Lasky, JR. (2016). Detecting spatial genetic signatures of local adaptation in heterogeneous landscapes. *Molecular Ecology*, 25(1): 104–120. doi: 10.1111/mec.13476
- Forester, BR., Lasky, JR., Wagner, HH. y Urban, DL. (2018). Comparing methods for detecting multilocus adaptation with multivariate genotype–environment associations. *Molecular Ecology*, 27(9): 2215–2233. doi: 10.1111/mec.14584
- François, O., Martins, H., Caye, K. y Schoville, SD. (2016). Controlling false discoveries in genome scans for selection. *Molecular Ecology*, 25(2):454–469. doi: 10.1111/mec.13513
- François, O. y Waits, LP. (2015). Clustering and assignment methods in landscape genetics. *Landscape Genetics*, pp. 114–128
- Freamo, H., O’reilly, P., Berg, P., Lien, S. y Boulding, EG. (2011). Outlier SNPs show more genetic structure between two bay of fundy metapopulations of Atlantic salmon than do neutral SNPs. *Molecular Ecology Resources*, 11: 254–267. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02952.x

- Fredston-Hermann, A., Selden, R., Pinsky, M., Gaines, SD. y Halpern, BS. (2020). Cold range edges of marine fishes track climate change better than warm edges. *Global Change Biology*, 26(5): 2908–2922. doi: 10.1111/gcb.15035
- Frichot, E., Schoville, SD., de Villemereuil, P., Gaggiotti, OE. y François, O. (2015). Detecting adaptive evolution based on association with ecological gradients: Orientation matters! *Heredity*, 115(1): 22–28. doi: 10.1038/hdy.2015.7
- Froese, R., y Pauly, D. (2010). FishBase, World Wide Web electronic publication. *Seriola dumerili* Disponible en: [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). [consulta 03 abril 2019].
- Galván-Tirado, C., Díaz-Jaimes, P., García-De León, FJ., Galván-Magaña, F. y Uribe-Alcocer, M. (2013). Historical demography and genetic differentiation inferred from the mitochondrial DNA of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*) in the Pacific Ocean. *Fisheries Research*, 147: 36–46. doi: 10.1016/j.fishres.2013.03.020
- Garber, AF., Tringali, MD. y Franks, JS. (2005). Population genetic and phylogeographic structure of wahoo, *Acanthocybium solandri*, from the western central Atlantic and central Pacific Oceans. *Marine Biology*, 147: 205–214. doi: 10.1007/s00227-004-1533-1
- García Molinos, J., Halpern, BS., Schoeman, DS., Brown, CJ., Kiessling, W., Moore, PJ., Pandolfi, JM., Poloczanska, ES., Richardson, AJ. y Burrows, MT. (2016). Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nature Climate Change*, 6(1): 83–88. doi: 10.1038/nclimate2769
- García-De León, FJ., Galván-Tirado, C., Velasco, LS., Silva-Segundo, CA., Hernández-Guzmán, R., Barriga-Sosa, IDLA., Jaimes, PD., Canino, M., Cruz-Hernández, P., Jaimes Díaz, P., Canino, M. y Cruz-Hernández, P. (2018). Role of oceanography in shaping the genetic structure in the North Pacific hake *Merluccius productus*. *PLoS ONE*, 13(3): e0194646. doi: 10.1371/journal.pone.0194646
- Garrison, E. y Marth, G. (2012). Haplotype-based variant detection from short-read sequencing. *ArXiv preprint*, arXiv: 1207.3907. Disponible en: <http://arxiv.org/abs/1207.3907>. [consulta: 25 mayo 2019].
- Gillanders, BM., Ferrell, DJ. y Andrew, NL. (2001). Estimates of movement and life-history parameters of yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*): how useful are data from a cooperative tagging programme? *Marine and Freshwater Research*, 52(2): 179. doi: 10.1071/MF99153
- Global Fishing Watch, G. (2021). Ocean Governance through Transparency. Disponible en: <https://globalfishingwatch.org/about-us/>. [consulta: 9 febrero 2021]
- Gold, JR. y Richardson, LR. (1998). Population structure in greater amberjack, *Seriola dumerili*, from the Gulf of Mexico and the western Atlantic Ocean. *Fishery Bulletin*, 96(4): 767–778
- Goudet, J. (2005). HIERFSTAT, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes*. doi: 10.1111/j.1471-8286.2004.00828.x
- Grewe, PM., Feutry, P., Hill, PL., Gunasekera, RM., Schaefer, KM., Itano, DG., Fuller, DW., Foster, SD. y Davies, CR. (2015). Evidence of discrete yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) populations demands rethink of management for this globally important resource. *Scientific Reports*, 5(10): 1–9. doi: 10.1038/srep16916
- Grigg, RW. y Hey, R. (1992). Paleoceanography of the tropical eastern Pacific Ocean. *Science*, 255(5041): 172–178. doi: 10.1126/science.255.5041.172
- Gutenkunst, RN., Hernandez, RD., Williamson, SH. y Bustamante, CD. (2009). Inferring the joint demographic history of multiple populations from multidimensional SNP frequency data. *Text*, 5(10). doi: 10.1371/journal.pgen.1000695

- Hamilton. (2009). Population Genetics. John Wiley & Sons, Malaysia. ISBN: 9781405132770
- Hand, BK., Muhlfeld, CC., Wade, AA., Kovach, RP., Whited, DC., Narum, SR., Matala, AP., Ackerman, MW., Garner, BA., Kimball, JS., Stanford, JA. y Luikart, G. (2016). Climate variables explain neutral and adaptive variation within salmonid metapopulations: The importance of replication in landscape genetics. *Molecular Ecology*, 25(3): 689–705. doi: 10.1111/mec.13517
- Hargrove, JS., Murie, DJ., Parkyn, DC., Saarinen, E v. y Austin, JD. (2018). Mixing rates in weakly differentiated stocks of greater amberjack (*Seriola dumerili*) in the Gulf of Mexico. *Genetica*, 146(0): 393–402. doi: 10.1007/s10709-018-0031-1
- Hedrick, PW. (2011). Genetics of populations. , 4th ed. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts. ISBN: 0763757373
- Helfrich, P., Rieb, E., Abrami, G., Lücking, A. y Mehler, A. (2019). Treeannotator: Versatile visual annotation of hierarchical text relations. *LREC 2018 - 11th International Conference on Language Resources and Evaluation: 1958–1963*. Disponible en: <https://www.sencha.com/products/extjs/#overview>. [consulta: 31 enero 2022]
- Hemmer-Hansen, J., Nielsen, E. E., Therkildsen, N. O., Taylor, M. I., Ogden, R., Geffen, A. J., Bekkevold, D., Helyar, S., Pampoulie, C. Y Johansen, T., FishPopTrace Consortium, y Carvalho, G. R. (2013). A genomic island linked to ecotype divergence in Atlantic cod. *Molecular Ecology*, 22(10): 2653–67. doi: 10.1111/mec.12284
- Henriques, R., von der Heyden, S., Lipinski, MR. y Toit, N du. (2016). Spatio-temporal genetic structure and the effects of long- term fishing in two partially sympatric offshore demersal fishes. *Molecular Ecology*, 25: 5843–5861. doi: 10.1111/mec.13890
- Hoban, S., Bruford, M., D’Urban Jackson, J., Lopes-Fernandes, M., Heuertz, M., Hohenlohe, PA., Paz-Vinas, I., Sjögren-Gulve, P., Segelbacher, G., Vernesi, C., Aitken, S., Bertola, LD., Bloomer, P., Breed, M., Rodríguez-Correa, H., Funk, WC., Grueber, CE., Hunter, ME., Jaffe, R., Liggins, L., Mergeay, J., Moharrek, F., O’Brien, D., Ogden, R., Palma-Silva, C., Pierson, J., Ramakrishnan, U., Simo-Droissart, M., Tani, N., Waits, L. y Laikre, L. (2020). Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved. *Biological Conservation*, 248. doi: 10.1016/j.biocon.2020.108654
- Hoban, S., Kelley, JL., Lotterhos, KE., Antolin, MF., Bradburd, G., Lowry, DB., Poss, ML., Reed, LK., Storfer, A. y Whitlock, MC. (2016). Finding the genomic basis of local adaptation: pitfalls, practical solutions, and future directions. *The American Naturalist*, 188(4): 379–397. doi: 10.1086/688018
- Hogan, JD., Thiessen, RJ. y Heath, DD. (2010). Variability in connectivity indicated by chaotic genetic patchiness within y among populations of a marine fish. *Marine Ecology Progress Series*, 417: 263–275. doi: 10.3354/meps08793
- Hohenlohe, PA., Bassham, S., Etter, PD., Stiffler, N., Johnson, EA. y Cresko, WA. (2010). Population genomics of parallel adaptation in threespine stickleback using sequenced RAD tags. *PLoS Genetics*, 6(2). doi: 10.1371/journal.pgen.1000862
- Hollenbeck, CM., Portnoy, DS. y Gold, JR. (2019). Evolution of population structure in an estuarine-dependent marine fish. *Ecology and Evolution*, 9(6): 3141–3152. doi: 10.1002/ece3.4936
- Hou, Z. y Li, S. (2018). Tethyan changes shaped aquatic diversification. *Biological Reviews*, 93(2): 874–896. doi: 10.1111/brv.12376

- Houston, R. D., Bean, T. P., Macqueen, D. J., Gundappa, M. K., Jin, Y. H., Jenkins, T. L., Selly, S. L. C., Martin, S. A. M., Stevens, J. R., Santos, E. M., Davie, A., y Robledo, D. (2020). Harnessing genomics to fast-track genetic improvement in aquaculture. *Nature Reviews Genetics*, 21(7): 389–409. doi: 10.1038/s41576-020-0227-y
- Hurtado, L. A., Frey, M., Gaube, P., Pfeiler, E., y Markow, T. A. (2007). Geographical subdivision, demographic history and gene flow in two sympatric species of intertidal snails, *Nerita scabricosta* and *Nerita funiculata*, from the tropical eastern Pacific. *Marine Biology*, 151(5): 1863–1873. doi: 10.1007/s00227-007-0620-5
- Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC) (2020). Estimated catch by purse seine and pole-and-line vessels in the Eastern Pacific Ocean. Disponible en: <https://www.iattc.org/en-US/Data/GetPDFCatch?year=2020&month=3>. [consulta: 8 marzo 2022].
- Illumina, I. (2017). An introduction to next-generation sequencing technology. Disponible en: [https://www.illumina.com/content/dam/illumina-marketing/documents/products/illumina\\_sequencing\\_introduction.pdf](https://www.illumina.com/content/dam/illumina-marketing/documents/products/illumina_sequencing_introduction.pdf). [consulta: 17 mayo 2018].
- IPCC. (2007). Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland. ISBN: 9291691224
- Ivanova, N v., Zemlak, TS., Hanner, RH. y Hebert, PDN. (2007). Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Molecular Ecology Notes*, 7(4): 544–548. doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.01748.x
- Jerez Herrera, S. y Vassallo Agius, R. (2016). *Seriola dumerili*. Cultured Aquatic Species Information Programme. In: Fisheries and Aquaculture Division, FAO. Disponible en: [https://www.fao.org/fishery/en/culturedspecies/seriola\\_dumerili/en](https://www.fao.org/fishery/en/culturedspecies/seriola_dumerili/en). [consulta: 10 febrero 2022]
- Jolliffe, I. T. (1986). Generalizations and adaptations of principal component analysis. En: Principal Component Analysis (pp. 223-234). Springer, New York, NY. doi: 10.1007/978-1-4757-1904-8\_12
- Jombart, T. y Ahmed, I. (2011). adegenet 1.3-1: New tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*, 27(21): 3070–3071. doi: 10.1093/bioinformatics/btr521
- Jombart, T., Devillard, S. y Balloux, F. (2010). Discriminant analysis of principal components: A new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*, 11. doi: 10.1186/1471-2156-11-94
- Jones, F. C., Brown, C., Pemberton, J. M., y Braithwaite, V. A. (2006). Reproductive isolation in a threespine stickleback hybrid zone. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(5), 1531–1544. doi: 10.1111/j.1420-9101.2006.01122.x
- Jones, MC. y Cheung, WWL. (2015). Multi-model ensemble projections of climate change effects on global marine biodiversity. *ICES Journal of Marine Science*, 72(3): 741–752. doi: 10.1093/icesjms/fsu172
- Jump, AS. y Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9): 1010–1020. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x
- Kalujnaia, S., McWilliam, IS., Zaguinaiko, VA., Feilen, AL., Nicholson, J., Hazon, N., Cutler, CP. y Cramb, G. (2007). Transcriptomic approach to the study of osmoregulation in the European

- eel *Anguilla anguilla*. *Physiological Genomics*, 31(3): 385–401. doi: 10.1152/physiolgenomics.00059.2007
- Kaschner, K., Kesner-Reyes, K., Garilao, C., Segschneider, J., Rius-Barile, J. Rees, T., y Froese, R. (2019). AquaMaps: Predicted range maps for aquatic species. Disponible en: <https://www.aquamaps.org>. [consulta: 28 febrero 2020].
- Keenan, K. (2017). Package “diveRcity” A Comprehensive, General Purpose Population Genetics Analysis Package
- Kelly, R. P., y Eernisse, D. J. (2007). Southern hospitality: A latitudinal gradient in gene flow in the marine environment. *Evolution*, 61(3): 700–707. doi: 10.1111/j.1558-5646.2007.00055.x
- Khlestkina, EK. (2014). Molecular markers in genetic studies and breeding. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 4(3): 236–244. doi: 10.1134/S2079059714030022
- Kopelman, NM., Mayzel, J., Jakobsson, M., Rosenberg, NA. y Mayrose, I. (2015). CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population STRUCTURE inferences across K. *Molecular Ecology Resources*, 15(5): 1179–91. doi: 10.1111/1755-0998.12387
- Kozak, G. M., Rudolph, A. B., Colon, B. L., y Fuller, R. C. (2012). Postzygotic isolation evolves before prezygotic isolation between fresh and saltwater populations of the rainwater killifish, *Lucania parva*. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2012: 1–11. doi: 10.1155/2012/523967
- Kumar, S., Stecher, G. y Tamura, K. (2016). MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33(7): 1870–1874. doi: 10.1093/molbev/msw054
- Lal, MM., Southgate, PC., Jerry, DR., Bosserelle, C. y Zenger, KR. (2017). Swept away: ocean currents and seascape features influence genetic structure across the 18,000 Km Indo-Pacific distribution of a marine invertebrate, the black-lip pearl oyster *Pinctada margaritifera*. *BMC Genomics*, 18: 66. doi: 10.1186/s12864-016-3410-y
- Landguth, EL., Bearlin, A., Day, CC. y Dunham, J. (2017). CDMetaPOP: an individual-based, eco-evolutionary model for spatially explicit simulation of landscape demogenetics. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(1): 4–11. doi: 10.1111/2041-210X.12608
- Landguth, EL., Cushman, SA., Murphy, MA. y Luikart, G. (2010). Relationships between migration rates and landscape resistance assessed using individual-based simulations. *Molecular Ecology Resources*, 10(5): 854–862. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02867.x
- Landguth, EL., Forester, BR., Eckert, AJ., Shirk, AJ., Menon, M., Whipple, A., Day, CC. y Cushman, SA. (2020). Modelling multilocus selection in an individual-based, spatially-explicit landscape genetics framework. *Molecular Ecology Resources*, 20(2): 605–615. doi: 10.1111/1755-0998.13121
- Larson, RJ. y Julian, RM. (1999). Spatial and temporal genetic patchiness in marine populations and their implications for fisheries management. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 40: 94–99
- Leaché, A. D., y Oaks, J. R. (2017). The Utility of Single Nucleotide Polymorphism (SNP) Data in Phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48: 69–84. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022645
- Lecomte, F., Grant, WS., Dodson, JJ., Rodríguez-Sánchez, R. y Bowen, BW. (2004). Living with uncertainty: genetic imprints of climate shifts in East Pacific anchovy (*Engraulis mordax*)

- and sardine (*Sardinops sagax*). *Molecular Ecology*, 13(8): 2169–2182. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02229.x
- Leigh, JW. y Bryant, D. (2015). *popart*: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9): 1110–1116. doi: 10.1111/2041-210X.12410
- Lessios, H. A. (2008). The Great American Schism: Divergence of Marine Organisms After the Rise of the Central American Isthmus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1): 63–91. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095815
- Levy, SE. y Myers, RM. (2016). Advancements in Next-Generation Sequencing. *Annual Review of Genomics and Human Genetics*, 17(1): 95–115. doi: 10.1146/annurev-genom-083115-022413
- Li, H. y Durbin, R. (2010). Fast and accurate long-read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics*, 26(5): 589–595. doi: 10.1093/bioinformatics/btp698
- Li, H., Handsaker, B., Wysoker, A., Fennell, T., Ruan, J., Homer, N., Marth, G., Abecasis, G. y Durbin, R. (2009). The Sequence Alignment/Map format and SAMtools. *Bioinformatics*, 25(16): 2078–2079. doi: 10.1093/bioinformatics/btp352
- Liggins, L., Treml, EA. y Riginos, C. (2019). Seascape Genomics: Contextualizing adaptive and neutral genomic variation in the ocean environment. En: *Population genomics: Marine organisms*, pp. 171-218. Springer, Cham, 2019 pp. 171–218
- Lischer, HEL. y Excoffier, L. (2012). PGDSpider: an automated data conversion tool for connecting population genetics and genomics programs. *Bioinformatics*, 28(2): 298–299. doi: 10.1093/bioinformatics/btr642
- Luu, K., Bazin, E. y Blum, MGBB. (2017). pcadapt: an R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. *Molecular Ecology Resources*, 17(1): 67–77. doi: 10.1111/1755-0998.12592
- Maddison, W., y Knowles, L. (2006). Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting. *Systematic Biology*, 55(1): 21–30. doi: 10.1080/10635150500354928
- Mamoozadeh, NR., Graves, JE. y McDowell, JR. (2020). Genome-wide SNPs resolve spatiotemporal patterns of connectivity within striped marlin (*Kajikia audax*), a broadly distributed and highly migratory pelagic species. *Evolutionary Applications*, 13(4): 677–698. doi: 10.1111/eva.12892
- Manel, S., Schwartz, MK., Luikart, G. y Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(4): 189–197. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00008-9
- Manel, S. y Segelbacher, G. (2009). Perspectives and challenges in landscape genetics. *Molecular ecology*, 18(9): 1821–1822. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04151.x
- McRae, BH., Shah, VB. y Mohapatra, T. (2013). Circuitscape user's guide. The Nature Conservancy.
- Meirmans, PG. y Hedrick, PW. (2011). Assessing population structure: FST and related measures. *Molecular Ecology Resources*, 11(1):5–18. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02927.x
- Melo-Merino, SM., Reyes-Bonilla, H. y Lira-Noriega, A. (2020). Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, 415(9): 108837. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2019.108837
- Milano, I., Babbucci, M., Cariani, A., Atanassova, M., Bekkevold, D., Carvalho, GR., Espiñeira, M., Fiorentino, F., Garofalo, G., Geffen, AJ., Hansen, JH., Helyar, SJ., Nielsen, EE., Ogden, R.,

- Patarnello, T., Stagoni, M., Tinti, F. y Bargelloni, L. (2014). Outlier SNP markers reveal fine-scale genetic structuring across European hake populations (*Merluccius merluccius*). *Molecular Ecology*, 23(1): 118–135. doi: 10.1111/mec.12568
- Miller, PA., Fitch, AJ., Gardner, M., Hutson, KS. y Mair, G. (2011). Genetic population structure of Yellowtail Kingfish (*Seriola lalandi*) in temperate Australasian waters inferred from microsatellite markers and mitochondrial DNA. *Aquaculture* 319: 328-336. doi: 10.1016/j.aquaculture.2011.05.036
- Möllmann, C., Cormon, X., Funk, S., Otto, SA., Schmidt, JO., Schwermer, H., Sguotti, C., Voss, R. y Quaas, M. (2021). Tipping point realized in cod fishery. *Scientific Reports*, 11(1): 14259. doi: 10.1038/s41598-021-93843-z
- Moore, JS., Bourret, V., Dionne, M., Bradbury, I., O'Reilly, P., Kent, M., Chaput, G. y Bernatchez, L. (2014). Conservation genomics of anadromous Atlantic salmon across its North American range: Outlier *loci* identify the same patterns of population structure as neutral *loci*. *Molecular Ecology*, 23(23): 5680–5697. doi: 10.1111/mec.12972
- Mora, C., Frazier, AG., Longman, RJ., Dacks, RS., Walton, MM., Tong, EJ., Sanchez, JJ., Kaiser, LR., Stender, YO., Anderson, JM., Ambrosino, CM., Fernandez-Silva, I., Giuseffi, LM. y Giambelluca, TW. (2013). The projected timing of climate departure from recent variability. *Nature*, 502(7470): 183–187. doi: 10.1038/nature12540
- Moss, RH., Edmonds, JA., Hibbard, KA., Manning, MR., Rose, SK., van Vuuren, DP., Carter, TR., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, GA., Mitchell, JFB., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, SJ., Stouffer, RJ., Thomson, AM., Weyant, JP. y Wilbanks, TJ. (2010). The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, 463(7282): 747–756. doi: 10.1038/nature08823
- Moura, CJ., Collins, AG., Santos, RS. y Lessios, H. (2019). Predominant east to west colonizations across major oceanic barriers: Insights into the phylogeographic history of the hydroid superfamily Plumularioidea, suggested by a mitochondrial DNA barcoding marker. *Ecology and Evolution*, 9(23): 13001–13016. doi: 10.1002/ece3.5608
- Naimi, B. (2015). usdm: Uncertainty analysis for species distribution models. *R package version*, 1: 1–12
- Nakada, M koto. (2002). Yellowtail culture development and solutions for the future. *Reviews in Fisheries Science*, 10(3–4): 559–575. doi: 10.1080/20026491051794
- Near, T. J., Dornburg, A., Kuhn, K. L., Eastman, J. T., Pennington, J. N., Patarnello, T., Zane, L., Fernández, D. A., y Jones, C. D. (2012). Ancient climate change, antifreeze, and the evolutionary diversification of Antarctic fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(9): 3434–3439. doi: 10.1073/pnas.1115169109
- Nielsen, ES., Henriques, R., Beger, M., Toonen, RJ. y von der Heyden, S. (2020). Multi-model seascape genomics identifies distinct environmental drivers of selection among sympatric marine species. *BMC Evolutionary Biology*, 20(1): 1–17. doi: 10.1186/s12862-020-01679-4
- Nielsen, ES., Henriques, R., Beger, M. y von der Heyden, S. (2021). Distinct interspecific and intraspecific vulnerability of coastal species to global change. *Global Change Biology*, 27(15): 3415–3431. doi: 10.1111/gcb.15651
- O’Dea, A., Lessios, HA., Coates, AG., Eytan, RI., Restrepo-Moreno, SA., Cione, AL., Collins, LS., de Queiroz, A., Farris, DW., Norris, RD., Stallard, RF., Woodburne, MO., Aguilera, O., Aubry, MP., Berggren, WA., Budd, AF., Cozzuol, MA., Coppard, SE., Duque-Caro, H., Finnegan, S.,

- Gasparini, GM., Grossman, EL., Johnson, KG., Keigwin, LD., Knowlton, N., Leigh, EG., Leonard-Pingel, JS., Marko, PB., Pyenson, ND., Rachello-Dolmen, PG., Soibelzon, E., Soibelzon, L., Todd, JA., Vermeij, GJ. y Jackson, JBC. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, 2(8):1-12. doi: 10.1126/sciadv.1600883
- Ohara, E., Nishimura, T., Nagakura, Y., Sakamoto, T., Mushiake, K. y Okamoto, N. (2005). Genetic linkage maps of two yellowtails (*Seriola quinqueradiata* and *Seriola lalandi*). *Aquaculture*, 244(1-4): 41-48. doi: 10.1016/j.aquaculture.2004.10.022
- O'Leary, SJ., Hollenbeck, CM., Vega, RR., Gold, JR. y Portnoy, DS. (2018). Genetic mapping and comparative genomics to inform restoration enhancement and culture of southern flounder, *Paralichthys lethostigma*. *BMC Genomics*, 19(1): 1-11. doi: 10.1186/s12864-018-4541-0
- Oremus, K. L., Bone, J., Costello, C., García Molinos, J., Lee, A., Mangin, T., y Salzman, J. (2020). Governance challenges for tropical nations losing fish species due to climate change. *Nature Sustainability*, 3(4): 277-280. doi: 10.1038/s41893-020-0476-y
- Ortiz-Barrientos, D., Greal, A., y Nosil, P. (2009). The genetics and ecology of reinforcement: Implications for the evolution of prezygotic isolation in sympatry and beyond. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1168: 156-182. doi: 10.1111/j.1749-6632.2009.04919.x
- Ovenden, JR., Berry, O., Welch, DJ., Buckworth, RC. y Dichmont, CM. (2015). Ocean's eleven: A critical evaluation of the role of population, evolutionary and molecular genetics in the management of wild fisheries. *Fish and Fisheries*, 16(1): 125-159. doi: 10.1111/faf.12052
- Pacheco-Carlón, N., Guerrero-Tortolero, DA., Cervantes-Montoya, LB., Racotta, IS. y Campos-Ramos, R. (2021). The effects of constant and oscillating temperature on embryonic development and early larval morphology in longfin yellowtail (*Seriola rivoliana* Valenciennes). *Aquaculture Research*, 52(1): 77-93. doi: 10.1111/are.14871
- Pauls, SU., Nowak, C., Bálint, M. y Pfenninger, M. (2013). The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology*, 22(4): 925-946. doi: 10.1111/mec.12152
- Pecl, GT., Araújo, MB., Bell, JD., Blanchard, J., Bonebrake, TC., Chen, IC., Clark, TD., Colwell, RK., Danielsen, F., Evengård, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, RA., Griffis, RB., Hobday, AJ., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, MA., Jennings, S., Lenoir, J., Linnetved, HI., Martin, VY., McCormack, PC., McDonald, J., Mitchell, NJ., Mustonen, T., Pandolfi, JM., Pettorelli, N., Popova, E., Robinson, SA., Scheffers, BR., Shaw, JD., Sorte, CJB., Strugnell, JM., Sunday, JM., Tuanmu, MN., Vergés, A., Villanueva, C., Wernberg, T., Wapstra, E. y Williams, SE. (2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 355(6332): p.eaai9214. doi: 10.1126/science.aai9214
- Pérez-Portela, R., Bumford, A., Coffman, B., Wedelich, S., Davenport, M., Fogg, A., Swenarton, MK., Coleman, F., Johnston, MA., Crawford, DL. y Oleksiak, MF. (2018). Genetic homogeneity of the invasive lionfish across the Northwestern Atlantic and the Gulf of Mexico based on Single Nucleotide Polymorphisms. *Scientific Reports*, 8(1): 1-12. doi: 10.1038/s41598-018-23339-w
- Perry, AL. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308(5730): 1912-1915. doi: 10.1126/science.1111322



- Peterson, BK., Weber, JN., Kay, EH., Fisher, HS. y Hoekstra, HE. (2012). Double digest RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS ONE*, 7(5): e37135. doi: 10.1371/journal.pone.0037135
- Pinsky, ML. y Palumbi, SR. (2014). Meta-analysis reveals lower genetic diversity in overfished populations. *Molecular Ecology*, 23(1): 29–39. doi: 10.1111/mec.12509
- Pinsky, ML., Worm, B., Fogarty, MJ., Sarmiento, JL. y Levin, SA. (2013). Marine taxa track local climate velocities. *Science*, 341(6151): 1239–1242. doi: 10.1126/science.1239352
- Planque, B., Fromentin, J. M., Cury, P., Drinkwater, K. F., Jennings, S., Perry, R. I., y Kifani, S. (2010). How does fishing alter marine populations and ecosystems sensitivity to climate? *Journal of Marine Systems*, 79(3–4): 403–417. doi: 10.1016/j.jmarsys.2008.12.018
- Poćwierz-Kotus, A., Kijewska, A., Petereit, C., Bernaś, R., Więcaszek, B., Arnyasi, M., Lien, S., Kent, MP. y Wenne, R. (2015). Genetic differentiation of brackish water populations of cod *Gadus morhua* in the southern Baltic, inferred from genotyping using SNP-arrays. *Marine Genomics*, 19: 17–22. doi: 10.1016/j.margen.2014.05.010
- Poloczanska, ES., Brown, CJ., Sydeman, WJ., Kiessling, W., Schoeman, DS., Moore, PJ., Brander, K., Bruno, JF., Buckley, LB., Burrows, MT., Duarte, CM., Halpern, BS., Holding, J., Kappel, C v., O'Connor, MI., Pandolfi, JM., Parmesan, C., Schwing, F., Thompson, SA. y Richardson, AJ. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10): 919–925. doi: 10.1038/nclimate1958
- Poloczanska, ES., Burrows, MT., Brown, CJ., Molinos, JG., Halpern, BS., Hoegh-Guldberg, O., Kappel, C v., Moore, PJ., Richardson, AJ., Schoeman, DS. y Sydeman, WJ. (2016). Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science*, 3(5): 1–21. doi: 10.3389/fmars.2016.00062
- Pörtner, HO. y Peck, MA. (2010). Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a cause-and-effect understanding. *Journal of Fish Biology*, 77(8): 1745–1779. doi: 10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x
- Portnoy, DS., Hollenbeck, CM., Belcher, CN., Driggers, WB., Frazier, BS., Gelsleichter, J., Grubbs, RD. y Gold, JR. (2014). Contemporary population structure and post-glacial genetic demography in a migratory marine species, the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus*. *Molecular Ecology*, 23(22): 5480–5495. doi: 10.1111/mec.12954
- Portnoy, DS., McDowell, JR., Heist, EJ., Musick, JA. y Graves, JE. (2010). World phylogeography and male-mediated gene flow in the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*. *Molecular Ecology*, 19(10): 1994–2010. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04626.x
- Premachandra, HKA., Nguyen, NH., Miller, A., D'Antignana, T. y Knibb, W. (2017). Genetic parameter estimates for growth and non-growth traits and comparison of growth performance in sea cages vs land tanks for yellowtail kingfish *Seriola lalandi*. *Aquaculture*, 479(September 2016): 169–175. doi: 10.1016/j.aquaculture.2017.05.043
- Pritchard, JK., Stephens, M. y Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2): 945–959. doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x
- Pritchard, JK., Wen, X. y Falush, D. (2009). Documentation for structure software: Version 2.3. Disponible en: <http://pritch.bsd.uchicago.edu/structure.html>. [consulta: 4 agosto 2018].
- Purcell, CM. y Edmands, S. (2011). Resolving the genetic structure of striped marlin, *Kajikia audax*, in the pacific ocean through spatial and temporal sampling of adult and immature

- fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(11): 1861–1875. doi: 10.1139/f2011-104
- Puritz, JB., Hollenbeck, CM. y Gold, JR. (2014). dDocent: a RADseq, variant-calling pipeline designed for population genomics of non-model organisms. *PeerJ*, 2: e431. doi: 10.7717/peerj.431
- Quiñones-Arreola, MF., Arcos-Ortega, GF., Gracia-López, V., Casillas-Hernández, R., Weirich, C., Morris, T., Díaz-Tenorio, M. y Ibarra-Gómez, C. (2015). Reproductive broodstock performance and egg quality of wild-caught and first-generation domesticated *Seriola rivoliana* reared under same culture conditions. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(5): 953–962. doi: 10.3856/vol43-issue5-fulltext-15
- Rabosky, D. L. (2016). Reproductive isolation and the causes of speciation rate variation in nature. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(1): 13–25. doi: 10.1111/bij.12703
- Rambaut, A., Drummond, AJ., Xie, D., Baele, G. y Suchard, MA. (2018). Posterior summarization in bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5): 901. doi: 10.1093/SYSBIO/SYY032
- Ratnasingham, S. y Hebert, PDN. (2007). BOLD: The barcode of life data system. *Molecular Ecology Notes*, (2007) 7: 355–364. doi: 10.1111/j.1471-8286.2006.01678.x
- Reinoso, S., Mora-Pinargote, J., Bohórquez-Cruz, M., Sonneholtzner, S. y Argüello-Guevara, W. (2019). Effect of water salinity on embryonic development of longfin yellowtail *Seriola rivoliana* larvae. *Aquaculture Research*, 51(3): 1317–1321. doi: 10.1111/are.14468
- Reiss, H., Hoarau, G., Dickey-Collas, M., y Wolff, W. J. (2009). Genetic population structure of marine fish: Mismatch between biological and fisheries management units. *Fish and Fisheries*, 10(4): 361–395. doi: 10.1111/j.1467-2979.2008.00324.x
- Relano, V. y Pauly, D. (2022). Philopatry as a tool to define tentative closed migration cycles and Conservation Areas for large pelagic fishes in the Pacific. *Sustainability*, 14(9): 5577. doi: .3390/su14095577
- Richardson, LR. y Gold, JR. (1993). Mitochondrial DNA variation in red grouper (*Epinephelus morio*) and greater amberjack (*Seriola dumerili*) from the Gulf of Mexico. *ICES Journal of Marine Science*, 50(1): 53–62. doi: 10.1006/jmsc.1993.1006
- Riginos, C., Crandall, ED., Liggins, L., Bongaerts, P. y Trembl, EA. (2016). Navigating the currents of seascape genomics: How spatial analyses can augment population genomic studies. *Current Zoology*, 62(6): 581–601. doi: 10.1093/cz/zow067
- Riginos, C. y Victor, BC. (2001). Larval spatial distributions and other early life-history characteristics predict genetic differentiation in eastern Pacific blennioid fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1479): 1931–1936. doi: 10.1098/rspb.2001.1748
- Robertson, DR. y Allen, GR. (2015). Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific: online information system. In: Version 2.0 Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. Disponible en: <https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/pages>. [consulta: 22 enero 2018].
- Robertson, DR., Grove, JS. y McCosker, JE. (2004). Tropical Transpacific Shore Fishes. *Pacific Science*, 58(4): 507–565. doi: 10.1353/psc.2004.0041
- Roesti, M., Kueng, B., Moser, D., y Berner, D. (2015). The genomics of ecological vicariance in threespine stickleback fish. *Nature Communications*, 6(1): 1-12. doi: 10.1038/ncomms9767

- Rometsch, S. J., Torres-Dowdall, J., y Meyer, A. (2020). Evolutionary dynamics of pre- and postzygotic reproductive isolation in cichlid fishes: Reproductive isolation in cichlid fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1806): 20190535. doi: 10.1098/rstb.2019.0535
- Roo, J., Fernández-Palacios, H., Schuchardt, D., Hernández-Cruz, CM. y Izquierdo, MS. (2014). Influence of hormonal induction and broodstock feeding on longfin yellowtail *Seriola rivoliana* maturation, spawning quality and egg biochemical composition. *Aquaculture Nutrition*, 21(5): 614–624. doi: 10.1111/anu.12188
- Roo, J., Grossi, E., Schuchardt, D., Socorro, JA., Hernández-Cruz, CM., Izquierdo, MS. y Fernández-Palacios, H. (2010). Potential of almaco jack *Seriola rivoliana* as a fast-growing species for european aquaculture diversification. Report of Aquaculture Europe Conference 2010. Disponible en: [https://www.researchgate.net/publication/267024778\\_potential\\_of\\_almaco\\_jack\\_seriola\\_rivoliana\\_as\\_a\\_fast-growing\\_species\\_for\\_european\\_aquaculture\\_diversification](https://www.researchgate.net/publication/267024778_potential_of_almaco_jack_seriola_rivoliana_as_a_fast-growing_species_for_european_aquaculture_diversification). [consulta: 24 enero 2018]
- Rougeux, C., Bernatchez, L. y Gagnaire, P-AA. (2017). Modeling the multiple facets of speciation-with-gene-flow toward inferring the divergence history of lake whitefish species pairs (*Coregonus clupeaformis*). *Genome Biology and Evolution*, 9(8): 2057–2074. doi: 10.1093/gbe/evx150
- Rousset, F. (1997). Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics*, 145(4): 1219–1228. doi: 10.1093/genetics/145.4.1219
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sanchez-DelBarrio, JC., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, SE. y Sanchez-Gracia, A. (2017). DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 34: 3299–3302 doi: 10.1093/molbev/msx248
- Sambrook, J., Fritsch, EF. y Maniatis, T. (1989). *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. ISBN: 0879695773. doi: 10.1128/AEM.68.3.1232
- Sarropoulou, E., Sundaram, AYM., Kaitetzidou, E., Kotoulas, G., Gilfillan, GD., Papandroulakis, N., Mylonas, CC. y Magoulas, A. (2017). Full genome survey and dynamics of gene expression in the greater amberjack *Seriola dumerili*. *GigaScience*, 6(12): 1–13. doi: 10.1093/gigascience/gix108
- Šegvić-Bubić, T., Marrone, F., Grubišić, L., Izquierdo-Gomez, D., Katavić, I., Arculeo, M. y lo Brutto, S. (2016). Two seas, two lineages: How genetic diversity is structured in Atlantic and Mediterranean greater amberjack *Seriola dumerili* Risso, 1810 (Perciformes, Carangidae). *Fisheries Research*, 179: 271–279. doi: 10.1016/j.fishres.2016.03.018
- Selkoe, KA., D'Aloia, CC., Crandall, ED., Iacchei, M., Liggins, L., Puritz, JB., von der Heyden, S. y Toonen, RJ. (2016). A decade of seascape genetics: Contributions to basic and applied marine connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 554(1): 1–19. doi: 10.3354/meps11792
- Selkoe, KA., Gaines, SD., Caselle, JE. y Warner, RR. (2006). Current shifts and kin aggregation explain genetic patchiness in fish recruits. *Ecology*, 87(12): 3082–3094. doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[3082:CSAKAE]2.0.CO;2
- Selkoe, KA., Henzler, CM. y Gaines, SD. (2008). Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations. *Fish and Fisheries*, 9(4): 363–377. doi: DOI 10.1111/j.1467-2979.2008.00300.x
- Shendure, J. y Ji, H. (2008). Next-generation DNA sequencing. *Nature Biotechnology*, 26(10): 1135–1145. doi: 10.1038/nbt1486

- Sherman, KD., Paris, JR., King, RA., Moore, KA., Dahlgren, CP., Knowles, LC., Stump, K., Tyler, CR. y Stevens, JR. (2020). RAD-Seq Analysis and in situ monitoring of nassau grouper reveal fine-scale population structure and origins of aggregating fish. *Frontiers in Marine Science*, 7:157. doi: 10.3389/fmars.2020.00157
- Sicuro, B. y Luzzana, U. (2016). The state of *Seriola* spp. other than yellowtail (*S. quinqueradiata*) farming in the world. *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture*, 24(4): 314–325. doi: 10.1080/23308249.2016.1187583
- Siqueira, AC., Bellwood, DR. y Cowman, PF. (2019). Historical biogeography of herbivorous coral reef fishes: The formation of an Atlantic fauna. *Journal of Biogeography*, 46(7): 1611–1624. doi: 10.1111/jbi.13631
- Soberón, J. y Peterson, AT. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2(0): 1–10. doi: 10.17161/BI.V2I0.4
- Sovic, MG., Fries, AC. y Gibbs, HL. (2016). Origin of a cryptic lineage in a threatened reptile through isolation and historical hybridization. *Heredity* 2016 117:5, 117(5): 358–366. doi: 10.1038/hdy.2016.56
- Spalding, MD., Agostini, VN., Rice, J. y Grant, SM. (2012). Pelagic provinces of the world: A biogeographic classification of the world's surface pelagic waters. *Ocean and Coastal Management*, 60: 19–30. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2011.12.016
- Spalding, MD., Fox, HE., Allen, GR., Davidson, N., Ferdaña, ZA., Finlayson, M., Halpern, BS., Jorge, MA., Lombana, A., Lourie, SA., Martin, KD., McManus, E., Molnar, J., Recchia, CA. y Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7): 573. doi: 10.1641/B570707
- Sundqvist, L., Keenan, K., Zackrisson, M., Prodöhl, P. y Kleinhans, D. (2016). Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and Evolution*, 6(11): 3461–3475. doi: 10.1002/ece3.2096
- Swart, B., Bester-van der Merwe, A., Kerwath, S. y Roodt-Wilding, R. (2016). Phylogeography of the pelagic fish *Seriola lalandi* at different scales: confirmation of inter-ocean population structure and evaluation of southern African genetic diversity. *African Journal of Marine Science*, 38(4): 513–524. doi: 10.2989/1814232X.2016.1238410
- Swart, BL., von der Heyden, S., Bester-van der Merwe, A. y Roodt-Wilding, R. (2015). Molecular systematics and biogeography of the circumglobally distributed genus *Seriola* (Pisces: Carangidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93: 274–280. doi: 10.1016/j.ympev.2015.08.002
- Takahashi, H., Kurogoushi, T., Shimoyama, R., y Yoshikawa, H. (2021). First report of natural hybridization between two yellowtails, *Seriola quinqueradiata* and *S. lalandi*. *Ichthyological Research*, 68(1): 139–144. doi: 10.1007/s10228-020-00752-8
- Teske, PR., Sandoval-Castillo, J., Golla, TR., Emami-Khoyi, A., Tine, M., von der Heyden, S. y Beheregaray, LB. (2019). Thermal selection as a driver of marine ecological speciation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1896). doi: 10.1098/rspb.2018.2023
- Thomson, Al., Archer, Fl., Coleman, MA., Gajardo, G., Goodall-Copestake, WP., Hoban, S., Laikre, L., Miller, AD., O'Brien, D., Pérez-Espona, S., Segelbacher, G., Serrão, EA., Sjøtun, K. y Stanley, MS. (2021). Charting a course for genetic diversity in the UN Decade of Ocean Science. *Evolutionary Applications*, 14(6): 1497–1518. doi: 10.1111/eva.13224

- Thuiller, W. (2003). BIOMOD - Optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, 9(10): 353-1362. doi: 10.1046/j.1365-2486.2003.00666.x
- Thuiller, W., Georges, D. y Engler, R. (2013). biomod2: Ensemble platform for species distribution modeling. R package version
- Tine, M., Kuhl, H., Gagnaire, PA., Louro, B., Desmarais, E., Martins, RST., Hecht, J., Knaust, F., Belkhir, K., Klages, S., Dieterich, R., Stueber, K., Piferrer, F., Guinand, B., Bierne, N., Volckaert, FAM., Bargelloni, L., Power, DM., Bonhomme, F., Canario, AVM. y Reinhardt, R. (2014). European sea bass genome and its variation provide insights into adaptation to euryhalinity and speciation. *Nature communications*, 5(1): 1-10. doi: 10.1038/ncomms6770
- Tringali, M. D., y Higham, M. (2007). Isolation-by-Distance Gene Flow Among Vermilion Snapper (*Rhomboplites aurorubens* Cuvier, 1829. *Gulf of Mexico Science*, 25(1): 2. doi: 10.18785/goms.2501.02
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F. y de Clerck, O. (2012). Bio-ORACLE: A global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2): 272–281. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00656.x
- United Nations. (1992). Convention on biological diversity united nations 1992. Disponible en: <https://www.cbd.int/convention/articles/?a=cbd-08> [consulta: 25 febrero 2019].
- Vähä, JP., Erkinaro, J., Niemelä, E. y Primmer, CR. (2007). Life-history and habitat features influence the within-river genetic structure of Atlantic salmon. *Molecular Ecology*, 16(13): 2638–2654. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03329.x
- van Wyngaarden, M., Snelgrove, PVR., DiBacco, C., Hamilton, LC., Rodríguez-Ezpeleta, N., Zhan, L., Beiko, RG. y Bradbury, IR. (2018). Oceanographic variation influences spatial genomic structure in the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Ecology and Evolution*, 8(5): 2824–2841. doi: 10.1002/ece3.3846
- Vawter, A. T., Rosenblatt, R., y Gorman, G. C. (1980). Genetic divergence among fishes of the Eastern Pacific and the Caribbean: support for the molecular clock. *Evolution*, 34(4), 705. doi: 10.2307/2408024
- Viricel, A., y Rosel, P. E. (2014). Hierarchical population structure and habitat differences in a highly mobile marine species: The Atlantic spotted dolphin. *Molecular Ecology*, 23(20): 5018–5035. doi: 10.1111/mec.12923
- Vitti, JJ., Grossman, SR. y Sabeti, PC. (2013). Detecting natural selection in genomic data. *Annual Review of Genetics*, 47:97–120. doi: 10.1146/annurev-genet-111212-133526
- Wagner, HH. y Fortin, M-JJ. (2015). Basics of spatial data analysis: linking landscape and genetic data for landscape genetic studies. En: Cushman S, A S, Waits L (eds) *Landscape Genetics*, John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp 77–98
- Waits, LP. y Storfer, A. (2015). Basics of population genetics: quantifying neutral and adaptive genetic variation for landscape genetic studies. En: Cushman S, A S, Waits L (eds) *Landscape Genetics* John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 35–57.
- Ward, RD., Elliott, NG., Grewe, PM. y Smolenski, AJ. (1994). Allozyme and mitochondrial DNA variation in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the Pacific Ocean. *Marine Biology*, 118(4): 531–539. doi: 10.1007/BF00347499
- Ward, RD., Hanner, R. y Hebert, PDN. (2009). The campaign to DNA barcode all fishes, FISH-BOL. *Journal of Fish Biology*, 74(2): 329–356. doi: 10.1111/j.1095-8649.2008.02080.x

- Ward, RD. y Holmes, BH. (2007). An analysis of nucleotide and amino acid variability in the barcode region of Cytochrome C Oxidase I (cox1) in fishes. *Molecular Ecology Notes*, 7(6): 899-907. doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.01886.x
- Weir, BS. y Cockerham, CC. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38(6): 1358-1370. doi: 10.1111/j.1558-5646.1984.tb05657.x
- Wernberg, T. y Filbee-Dexter, K. (2019). Missing the marine forest for the trees. *Marine Ecology Progress Series*, 612: 209-215. doi: 10.3354/meps12867
- White, C., Selkoe, KA., Watson, J., Siegel, DA., Zacherl, DC. y Toonen, RJ. (2010). Ocean currents help explain population genetic structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1688): 1685-1694. doi: 10.1098/rspb.2009.2214
- Wien, C.. *Seriola rivoliana* (2015). En: Robertson, DR. y Allen, GR. Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific: online information system. Version 2.0 Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá Disponible en: <https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/pages/random/1756>. [consulta: 17 mayo 2018].
- Willis, SC., Hollenbeck, CM., Puritz, JB., Gold, JR. y Portnoy, DS. (2017). Haplotyping RAD loci: an efficient method to filter paralogs and account for physical linkage. *Molecular Ecology Resources*, 17(5): 955-965. doi: 10.1111/1755-0998.12647
- Wilson, A.C., Cann, R.L., Carr, S.M., George, M., Gyllenstein, U.B., Helm-Bychowski, K.M., Higuchi, R.G., Palumbi, S.R., Prager, E.M., Sage, R.D. y Stoneking, M., 1985. Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 26(4): 375-400. doi: 10.1111/j.1095-8312.1985.tb02048.x
- Xu, S., Song, N., Zhao, L., Cai, S., Han, Z., y Gao, T. (2017). Genomic evidence for local adaptation in the ovoviviparous marine fish *Sebastiscus marmoratus* with a background of population homogeneity. *Scientific Reports*, 7(1):1562. doi: 10.1038/s41598-017-01742-z
- Zupa, R., Rodr guez, C., Mylonas, CC., Rosenfeld, H., Fakriadis, I., Papadaki, M., Pe rez, JA., Pousis, C., Basilone, G. y Corriero, A. (2017). Comparative study of reproductive development in wild and captive-reared greater amberjack *Seriola dumerili* (Risso, 1810). *PLoS ONE*, 12(1): e0169645. doi: 10.1371/journal.pone.0169645

## 11. ANEXOS

**Anexo A.** Localidades muestreadas de *Seriola rivoliana* y *S. dumerili* en los océanos Atlántico y Pacífico. Se muestran las coordenadas geográficas (Latitud, Longitud), número de individuos colectados (N) e individuos eliminados por filtros de calidad (M).

Región Oceánica	Acrónimo Localidades	Latitud	Longitud	N	M	Sitio de muestreo	País
Pacífico Oriental	EP1	22.88	-109.87	24		Cabo San Lucas, BCS	México
		24.68	-112.24	3	1	San Carlos, BCS	México
	<b>Total</b>			<b>27</b>	<b>1</b>		
	EP2	24.91	-110.69	10	1	San Evaristo, BCS	México
		24.28	-109.95	2		Isla Cerralvo, BCS	México
		24.19	-110.36	1		La Paz, BCS	México
	<b>Total</b>			<b>13</b>	<b>1</b>		
	EP3	17.86	-102.19	2		Lázaro Cárdenas, Michoacán	México
		20.64	-105.32	2	1	Puerto Vallarta, Jalisco	México
		27.96	-110.98	1	1	Estero de San Carlos, Sonora	México
		19.06	-104.37	2		Manzanillo, Colima	México
		23.22	-106.45	4		Mazatlán, Sinaloa	México
	<b>Total</b>			<b>11</b>	<b>2</b>		
	EP4	16.81	-99.89	1	1	Acapulco, Guerrero	México
		16.12	-95.22	1		Salina Cruz, Oaxaca	México
		15.64	-96.48	1		Puerto Ángel, Oaxaca	México
		16.81	-99.89	1		Acapulco, Guerrero	México
		16.84	-99.92	2		Playa Angosta, Guerrero	México
		17.61	-101.57	1		Zihuatanejo, Guerrero	México
		17.61	-101.59	1		Zihuatanejo, Guerrero	México
		16.80	-99.89	3	1	Acapulco, Guerrero	México
		16.84	-99.89	8	3	Playa Amacas, Guerrero	México
		16.31	-98.60	2	1	Punta Maldonado, Guerrero	México
	<b>Total</b>			<b>21</b>	<b>6</b>		
	EP5	9.54	-85.11	1		Isla Cabo Blanco	Costa

						Rica
	8.37	-83.41	1		Piedra Bisan	Costa Rica
	0.95	-80.71	1		Playita Mía	Ecuador
	5.73	-77.32	2		La Macarena	Colombia
	8.75	-79.48	8	2	Panamá	Panamá
<b>Total</b>			<b>13</b>	<b>2</b>		

Región Oceánica	Acrónimo localidades	Latitud	Longitud	N	M	Sitio de muestreo	País
<b>Pacífico Central</b>	<b>CPA</b>	20.36	-155.39	8		Kampachi Farms Hawái	USA
	<b>Total</b>			<b>8</b>			
<b>Pacífico Occidental</b>	<b>WPA</b>	23.14	121.60	1	1	Taiwán	Taiwán
		14.00	109.39	1		Vietnam	Vietnam
	<b>Total</b>			<b>2</b>	<b>1</b>		
<b>Atlántico</b>	<b>AT1</b>	22.11	-84.84	1		Cuba	Cuba
		22.44	-84.54	1		Cuba	Cuba
		23.01	-83.20	1		Cuba	Cuba
		23.00	-82.87	1		Cuba	Cuba
		26.92	-83.09	3		Florida, USA	USA
	<b>Total</b>			<b>7</b>			
	<b>AT2</b>	22.33	-97.45	2		Veracruz-Tamaulipas	México
		21.01	-97.26	9	4	Tuxpan	México
		19.19	-96.11	3	3	Veracruz	México
	<b>Total</b>			<b>14</b>	<b>7</b>		
	<b>AT3</b>	21.32	-89.69	4		Progreso, Yucatán	México
		21.37	-89.27	2		Telchac, Yucatán	México
		21.29	-89.67	1	1	Progreso, Yucatán	México
		21.32	-89.69	5		Progreso, Yucatán	México
		11.08	-63.76	1		Isla Margarita	Venezuela
		22.16	-91.50	1		Yucatán	México



	22.57	-88.98	2		Yucatán	México
	21.17	-86.78	2		Puerto Juárez, Quintana Roo	México
	23.33	-87.50	1	1	Yucatán	México
	23.33	-87.13	1		Yucatán	México
	21.21	-90.04	1		Sisal, Yucatán	México
<b>Total</b>			<b>21</b>	<b>2</b>		
<b><i>Seriola dumerili</i></b>	21.37	-89.69	1		Progreso, Yucatán	México

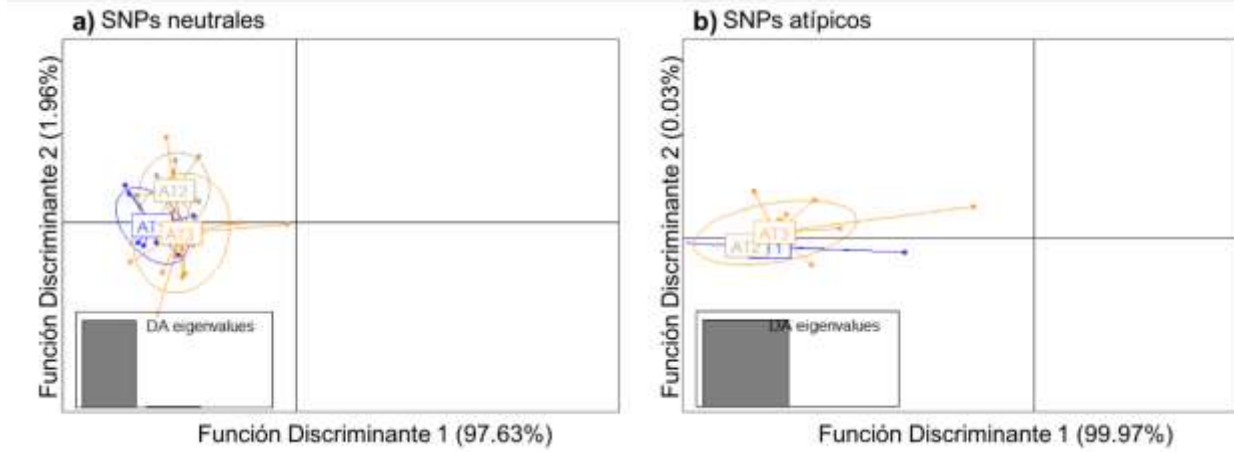
**Anexo B.** Secuencias del gen citocromo oxidasa subunidad I (COI) de *Seriola rivoliana* obtenidas de datos públicos del sistema BOLD (BIN BOLD: AAB9420). Acrónimos de localidades: Pacífico Oriental (EP), Pacífico Central (CPA), Pacífico Occidental (WPA), Atlántico Occidental (AT), Atlántico Oriental (EAT) y Océano Índico (IND).

BOLD-ID	Localidad	País	Latitud	Longitud
ANGBF10671-12	EP1	Estados Unidos de América	33.013	-117.262
ANGBF17693-19	EP3	México	23.217	-106.448
RDFCA298-05	EP5	Costa Rica	10.859	-85.904
ANGBF17694-19	EP5	Perú	-4.930	-81.330
SLICK152-19	CPA	Estados Unidos de América	19.884	-155.928
SLICK148-19	CPA		19.865	-155.977
SLICK157-19	CPA		19.478	-155.943
SLICK135-19	CPA		19.331	-155.904
MBFA972-07	CPA	Polinesia Francesa	-17.480	-149.858
MBFA973-07	CPA		-17.480	-149.858
GBMNA14600-19	WPA	China	24.244	118.570
GBMTG4531-16	WPA		24.244	118.570
FOAM296-10	WPA	Indonesia	-7.733	109.017
FOAM297-10	WPA		-7.733	109.017
FOAM498-10	WPA		-8.750	115.150
FNZC197-09	WPA	Nueva Zelanda	-34.150	172.150
UKFBK144-08	AT1	Estados Unidos de América	34.483	-75.883
CFSAN118-11	AT2		30.266	-86.564
DOACS026-08	AT2	Estados Unidos de América	30.266	-86.564
MFLV568-10	AT2	México	21.423	-86.516
FIGAL030-19	EAT	España	43.756	-7.616

FIGAL028-19	EAT		42.562	-9.076
FIGAL031-19	EAT		42.446	-8.958
FIGAL029-19	EAT		42.189	-8.889
TZSAL500-13	IND	Sudáfrica	-30.330	30.750
TZSAL724-13	IND		-30.330	30.750
SAIAE108-14	IND		-30.333	30.750
TZMSC514-05	IND		-30.333	30.750
DSL714-10	IND		-30.431	30.851
DSL477-09	IND		-30.431	30.851
DSFSG483-11	IND		-30.633	30.558
DSFSG751-11	IND		-30.633	30.558
DSFSF137-09	IND		-30.637	30.556
DSFSG480-11	IND		-32.312	43.733

---

**Anexo C.** Diagrama de dispersión del análisis discriminante de componentes principales (ADCP) con SNPs neutrales (a) y atípicos (b) para las localidades del Océano Atlántico. No se encontraron grupos genéticos bien definidos.



**Anexo D.** Información de los datos de ocurrencia de *Seriola rivoliana* obtenidos en este estudio (recolecta) y del Global Biodiversity Information Facility (GBIF) ubicado en el Océano Pacífico

Datos	País	Estado	Sitio de colecta	Acrónimo	Latitud	Longitud	Parche	No. individuos genotipados
Recolecta	México	Baja California Sur	San Evaristo	SE	24.909	-110.692	1	10
Recolecta	México	Baja California Sur	San Carlos	SC	24.684	-112.245	2	2
Recolecta	México	Baja California Sur	La Reinita, Isla Cerralvo	CI	24.282	-109.954	3	2
GBIF	México	Baja California Sur	Isla Cerralvo	CI	24.133	-109.783	-	-
GBIF	México	Baja California Sur	Todos Santos	TS	23.410	-110.250	-	-
GBIF	México	Baja California Sur	Cabo Pulmo	CP	23.408	-109.414	-	-
Recolecta	México	Sinaloa	Mazatlán	SIN	23.217	-106.448	4	4
GBIF	México	Baja California Sur	Cabo San Lucas	CSL	22.860	-109.917	-	-
Recolecta	México	Baja California Sur	Cabo San Lucas	CSL	22.878	-109.987	5	24
GBIF	México	Baja California Sur	Cabo San Lucas	CSL	22.867	-109.883	-	-
GBIF	Estados Unidos de América	Hawái	Back Wall (Molokini Crater)	HAW	20.634	-156.497	-	-
Recolecta	Estados Unidos de América	Hawái	Hawái	HAW	20.359	-155.391	6	8
Recolecta	México	Jalisco	Puerto Vallarta	JAL	20.639	-105.317	7	1
Recolecta	México	Colima	Manzanillo	COLI	19.064	-104.373	7	2

a									
GBIF	México	Colima	Islas Revillagigedo	RI	19.000	-111.000	-	-	-
GBIF	México	Michoacán	Boca de Apiza	MICH	18.509	-103.641	8	-	-
GBIF	México	Colima	Hurricane Bank, W de la Isla Clarion	RI	18.376	-114.733	-	-	-
GBIF	México	Michoacán	Michoacán	MICH	18.349	-103.519	-	-	-
GBIF	México	Michoacán	Bejuco-La Raya	MICH	18.016	-102.515	-	-	-
Recolect									
a	México	Michoacán	Lázaro Cárdenas	MICH	17.913	-102.189	8		1
Recolect									
a	México	Michoacán	Bejuco La Raya	MICH	17.905	-102.181	8		1
GBIF	México	Guerrero	T1 Zacatoso	GRO	17.654	-101.622	-	-	-
Recolect									
a	México	Guerrero	Zihuatanejo	GRO	17.608	-101.574	8		2
GBIF	México	Guerrero	Zihuatanejo	GRO	17.623	-101.563	8	-	-
Recolect									
a	México	Guerrero	Playa Amacas	GRO	16.843	-99.887	9		5
Recolect									
a	México	Guerrero	Playa Angosta	GRO	16.842	-99.922	9		2
Recolect									
a	México	Guerrero	Acapulco	GRO	16.814	-99.889	9		1
Recolect									
a	México	Guerrero	Acapulco	GRO	16.799	-99.89	9		2

---

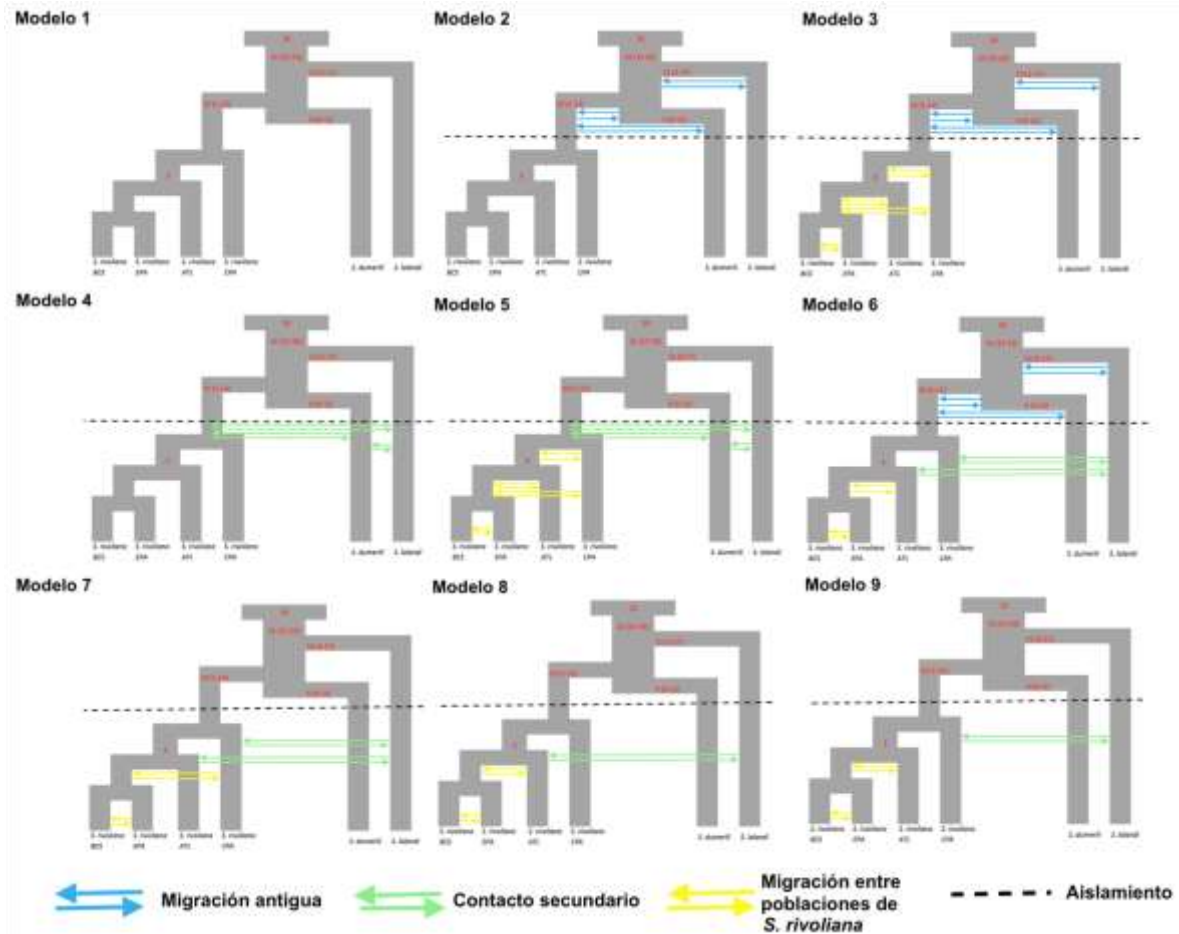
## Anexo D. Continuación.

Datos	País	Estado	Sitio de colecta	Acrónimo	Latitud	Longitud	Parche	No. individuos genotipados
Recolecta	México	Guerrero	Punta Maldonado	GRO	16.306	-98.604	9	1
Recolecta	México	Oaxaca	Salina Cruz	OAX	16.122	-95.216	10	1
GBIF	México	Oaxaca	T1 Copal	OAX	15.708	-96.189	-	-
Recolecta	México	Oaxaca	Puerto Ángel	OAX	15.638	-96.481	10	1
GBIF	Nicaragua	Nicaragua	Punta Gigante	NIC	11.384	-86.039	-	-
Recolecta	Panamá	Panamá	Panamá	PAN	8.750	-79.481	11	6
GBIF	Panamá	Panamá	Pachequilla	PAN	8.672	-79.067	-	-
GBIF	Panamá	Panamá	Casayeta Island	PAN	8.531	-79.006	-	-
GBIF	Panamá	Panamá	El Hotel	PAN	8.226	-79.106	-	-
GBIF	Panamá	Panamá	Urita Arriba	PAN	7.819	-81.739	-	-
GBIF	Panamá	Panamá	Sur de la Península de Azuero	PAN	7.407	-80.308	11	-
Recolecta	Costa Rica	Puntarenas	Isla Cabo Blanco	CR	9.542	-85.110	12	1
Recolecta	Costa Rica	Puntarenas	Piedra Bisan	CR	8.374	-83.408	12	1
GBIF	Costa Rica	Costa Rica	Rodolitos	CR	5.546	-87.029	-	-
Recolecta	Colombia	Choco	La Macarena	COL	5.732	-77.319	13	2
GBIF	Colombia	Colombia	El Arrecife	COL	4.005	-81.604	-	-
GBIF	Colombia	Colombia	Pared del Águila	COL	4.000	-81.608	-	-
GBIF	Colombia	Colombia	490 km del puerto Buenaventura	COL	4.000	-81.601	-	-
GBIF	Ecuador	Ecuador	Ecuador	ECU	1.379	-91.820	-	-
Recolecta	Ecuador	Manabí	Playita Mía, Tarqui (Pescadores)	ECU	0.950	-80.708	14	1
GBIF	Ecuador	Ecuador	Ecuador	ECU	-0.393	-90.352	-	-
GBIF	Ecuador	Ecuador	Norte de Floreana	ECU	-1.243	-90.396	-	-
GBIF	Ecuador	Ecuador	Islas Galápagos	ECU	-1.342	-89.730	-	-

GBIF	Polinesia Francesa	Polinesia Francesa	0-1 milla al NO del naufragio en el lado NE de la isla	FP	10.317	-109.200	-	-
GBIF	Polinesia Francesa	Polinesia Francesa	Polinesia Francesa	FP	-17.478	-149.940	-	-
GBIF	Polinesia Francesa	Polinesia Francesa	Polinesia Francesa	FP	-23.140	-137.143	-	-

---

**Anexo E.** Esquemas de modelos de divergencia de las cuatro poblaciones de *S. rivoliana* (BCS: Baja California Sur; EPA: Pacífico Oriental; CPA: Pacífico Central y ATL: Atlántico) y dos especies hermanas *S. lalandi* y *S. dumerili*, empleados en los análisis de demografía histórica. Las flechas en color azul denotan eventos de migración antigua, en verde contacto secundario, en amarillo migración contemporánea entre las poblaciones de *S. rivoliana* y en línea punteada se representa eventos de aislamiento.





**Anexo F.** Anotaciones BLAST y ontología genética (GO) de 78 SNPs (basada en un conjunto de datos con 155 SNP<sub>ALL</sub>) obtenidos del análisis Blast2GO. Se reporta la ubicación en el 'scaffold' del genoma de *Seriola rivoliana* (número de acceso de GenBank: GCA\_002994505), el e-value, la similitud media, el número de ontología génica (OG) así como las principales funciones conocidas. En sombreado se representan los SNPs detectados por todos los métodos utilizados en la identificación de valores atípicos.

locus	<i>Scaffold' genoma S. rivoliana</i>	e-Value	Similitud (media)	Descripción	GO IDs	Funciones conocidas
SNP_138	PVUN01001214.1	3.42E-67	89.24	Metaloreductasa STEAP2	P:GO:0055072; C:GO:0010008; C:GO:0016021	P: homeostasis de iones de hierro; C: membrana del endosoma; C: componente integral de la membrana
SNP_144	PVUN01001217.1	3.11E-11	87.50	Proteína hipotética EYF80_038315		
SNP_145	PVUN01001217.1	3.11E-11	87.50	Proteína hipotética EYF80_038315		
SNP_163	PVUN01001219.1	1.08E-49	77.88	Potenciador de la isoforma X2 del homólogo de polycomb 2	F:GO:0005488	F: vinculante
SNP_255	PVUN01001232.1	1.47E-47	78.12	Supuesto mediador de la ARN polimerasa II subunidad 26		
SNP_360	PVUN01001240.1	2.26E-148	61.20	Supuesta polimerasa de ADN dirigida por ARN del transposón BS	F:GO:0003824	F: actividad catalítica

SNP_361	PVUN01001240.1	3.52E-13	86.59	Adhesión isoforma X2 del receptor acoplado a proteína G D2	P:GO:0007166; P:GO:0007186; F:GO:0004930; C:GO:0016021	P: ruta de señalización del receptor de la superficie celular; Vía de señalización del receptor acoplado a proteína P:G; actividad del receptor acoplado a proteína F:G; C: componente integral de la membrana
SNP_455	PVUN01001247.1	1.83E-06	83.33	Proteína hipotética HST_G00131670		
SNP_474	PVUN01001248.1	1.79E-55	95.68	Canal de potasio dependiente de voltaje subfamilia H miembro 6a isoforma X2	P:GO:0071805; F:GO:0005249; C:GO:0016021	P: transporte transmembrana de iones de potasio; F: actividad del canal de potasio dependiente de voltaje; C: componente integral de la membrana
SNP_509	PVUN01001250.1	4.33E-44	66.17	ADN polimerasa dirigida por ARN del elemento móvil jockey	F:GO:0008236; C:GO:0110165	F: actividad de peptidasa de tipo serina; C: entidad anatómica celular
SNP_549	PVUN01001252.1	6.79E-06	78.79	Proteína similar a la ataxina-2		
SNP_676	PVUN01001261.1	3.81E-24	66.09	Proteína 41 que contiene repeticiones de WD	P:GO:0010506	P: regulación de la autofagia

SNP_783	PVUN01001265.1	1.12E-27	66.04	Similar a la proteína 3 que contiene el dominio SCAN	P:GO:0006480; F:GO:0008168; F:GO:0016706; C:GO:0016021	P: metilación de aminoácidos de proteínas N-terminales; F: actividad metiltransferasa; F: actividad dioxigenasa dependiente de 2-oxoglutarato; C: componente integral de la membrana
SNP_1032	PVUN01001276.1	2.21E-19	88.73	Isoforma X3 similar a anoctamina-1	P:GO:0034605; P:GO:0035774; P:GO:1902476; F:GO:0046983; C:GO:0005886; C:GO:0016021	P: respuesta celular al calor; P: regulación positiva de la secreción de insulina implicada en la respuesta celular al estímulo de la glucosa; P: transporte transmembrana de cloruro; F: actividad de dimerización de proteínas; C: membrana plasmática; C: componente integral de la membrana
SNP_1033	PVUN01001276.1	1.04E-18	77.82	Purinoceptor 7 similar a P2X	F:GO:0003677	F: unión al ADN
SNP_1038	PVUN01001276.1	4.78E-25	89.64	Isoforma X3 tipo 1 del regulador de polarización celular que interactúa con la familia Rho		
SNP_1128	PVUN01001279.1	5.10E-22	81.07	Purinoceptor 7 similar a P2X	F:GO:0003677	F: unión al ADN

SNP_1137	PVUN01001280.1	1.19E-28	64.89	Proteína no caracterizada LOC117832984		
SNP_1151	PVUN01001280.1	1.13E-167	73.50	Supuesta polimerasa de ADN dirigida por ARN del transposón BS	F:GO:0016740; C:GO:0016020	F: actividad de la transferasa; C: membrana
SNP_1205	PVUN01001283.1	2.55E-179	76.15	similar a la proteína 3 que contiene el dominio SCAN	P:GO:0000723; P:GO:0006281; P:GO:0006310; P:GO:0007186; P:GO:0032508; F:GO:0003678; F:GO:0004930; F:GO:0005524; C:GO:0016021	P: mantenimiento de los telómeros; P: reparación de ADN; P:recombinación de ADN; Vía de señalización del receptor acoplado a proteína P:G; P: desenrollado dúplex de ADN; F: actividad ADN helicasa; actividad del receptor acoplado a proteína F:G; F: enlace ATP; C: componente integral de la membrana
SNP_1206	PVUN01001283.1	1.01E-174	76.27	similar a la proteína 3 que contiene el dominio SCAN	P:GO:0000723; P:GO:0006281; P:GO:0006310; P:GO:0007186; P:GO:0032508; F:GO:0003678; F:GO:0004930; F:GO:0005524;	P: mantenimiento de los telómeros; P: reparación de ADN; P:recombinación de ADN; Vía de señalización del receptor acoplado a proteína P:G; P: desenrollado dúplex de ADN; F: actividad ADN helicasa; actividad del receptor acoplado a proteína F:G; F: enlace ATP; C: componente integral de la membrana

					C:GO:0016021	
SNP_1207	PVUN01001283.1	1.17E-165	78.20	similar a la proteína 3 que contiene el dominio SCAN	P:GO:0000723; P:GO:0006281; P:GO:0006310; P:GO:0007186; P:GO:0032508; F:GO:0003678; F:GO:0004930; F:GO:0005524; C:GO:0016021	P: mantenimiento de los telómeros; P: reparación de ADN; P:recombinación de ADN; Vía de señalización del receptor acoplado a proteína P:G; P: desenrollado dúplex de ADN; F: actividad ADN helicasa; actividad del receptor acoplado a proteína F:G; F: enlace ATP; C: componente integral de la membrana
SNP_1211	PVUN01001283.1	1.52E-41	99.86	Isoforma X3 similar a la proteína 2 de unión al tracto de polipirimidina	P:GO:0006397; P:GO:0008380; F:GO:0003723	P: procesamiento de ARNm; P: empalme de ARN; F: Unión de ARN
SNP_1212	PVUN01001283.1	1.52E-41	99.86	Isoforma X3 similar a la proteína 2 de unión al tracto de polipirimidina	P:GO:0006397; P:GO:0008380; F:GO:0003723	P: procesamiento de ARNm; P: empalme de ARN; F: Unión de ARN

SNP_1214	PVUN01001283.1	1.01E-12	50.63	Supuesta polimerasa de ADN dirigida por ARN del transposón BS	P:GO:0006278; P:GO:0055114; F:GO:0003964; F:GO:0008168; F:GO:0016706; C:GO:0016020; C:GO:0016021	P: proceso biosintético de ADN dependiente de ARN; P: proceso de oxidación-reducción obsoleto; F: actividad de polimerasa de ADN dirigida por ARN; F: actividad metiltransferasa; F: actividad dioxigenasa dependiente de 2-oxoglutarato; C: membrana; C: componente integral de la membrana
SNP_1306	PVUN01001286.1	1.06E-56	92.07	receptor de prostaciclina	P:GO:0007186; F:GO:0004960; F:GO:0016501; C:GO:0005886; C:GO:0016021	Vía de señalización del receptor acoplado a proteína P:G; F: actividad del receptor de tromboxano; F: actividad del receptor de prostaciclina; C: membrana plasmática; C: componente integral de la membrana
SNP_1317	PVUN01001287.1	7.34E-70	95.67	ARN helicasa dependiente de ATP DHX30	F:GO:0003676; F:GO:0004386; F:GO:0005524	F: enlace de ácido nucleico; F: actividad helicasa; Unión F:ATP
SNP_1338	PVUN01001289.1	1.50E-26	76.91	Miembro de la familia de receptores de citoquinas b1	C:GO:0016020	C: membrana

SNP_1346	PVUN01001289.1	1.61E-93	68.49	Supuesta polimerasa de ADN dirigida por ARN del transposón BS	P:GO:0006278; P:GO:0006974; F:GO:0003964; F:GO:0008168; F:GO:0016706; F:GO:0097159; F:GO:1901363; C:GO:0016021	P: proceso biosintético de ADN dependiente de ARN; P: respuesta celular al estímulo de daño del ADN; F: actividad de polimerasa de ADN dirigida por ARN; F: actividad metiltransferasa; F: actividad dioxigenasa dependiente de 2-oxoglutarato; F: enlace de compuestos orgánicos cíclicos; F: unión de compuestos heterocíclicos; C: componente integral de la membrana
SNP_1481	PVUN01001294.1	2.10348E-68	68.17	Similar a pepsina A	F:GO:0008233	F:actividad de peptidasa
SNP_1526	PVUN01001297.1	4.17E-10	57.47	Proteína convertasa subtilisina/kexina tipo 5		
SNP_1568	PVUN01001299.1	2.15E-34	94.64	Proteína adaptadora relacionada con GRB2 2a		
SNP_1651	PVUN01001301.1	1.17E-31	97.19	Isoforma X2 similar a la proteína activadora de Rho GTPasa 29	P:GO:0035556; P:GO:0043547; F:GO:0005096	P: transducción de señales intracelulares; P: regulación positiva de la actividad GTPasa; F:actividad del activador de GTPasa
SNP_1657	PVUN01001301.1	8.02733E-24	78.79	Macrófago receptor de manosa 1 similar	P:GO:0006897; F:GO:0030246; C:GO:0016021	P: endocitosis; F: unión a carbohidratos; C: componente integral de la membrana

SNP_1813	PVUN01001304.1	4.42E-08	69.26	La transcriptasa inversa	P:GO:0006278; P:GO:0007229; F:GO:0003964	P: proceso biosintético de ADN dependiente de ARN; P: vía de señalización mediada por integrinas; F: actividad de polimerasa de ADN dirigida por ARN
SNP_1925	PVUN01001308.1	3.88E-34	85.62	Similar al receptor A de la interleucina-17	P:GO:0016310; P:GO:0019221; F:GO:0016301; F:GO:0016773; F:GO:0016798; F:GO:0016829; F:GO:0030368; F:GO:0046872; C:GO:0016021	P: fosforilación; P: vía de señalización mediada por citoquinas; F: actividad quinasa; F: actividad fosfotransferasa, grupo alcohol como aceptor; F: actividad hidrolasa, que actúa sobre los enlaces glucosilo; F: actividad liasa; F: actividad del receptor de interleucina-17; F: unión de iones metálicos; C: componente integral de la membrana
SNP_1969	PVUN01001309.1	3.14E-41	98.75	Isoforma X3 del homólogo de la proteína del sitio de integración viral ecotrópica 5	P:GO:0043547; F:GO:0005096	P: regulación positiva de la actividad GTPasa; F: actividad del activador de GTPasa
SNP_2020	PVUN01001309.1	3.78E-14	82.94	Isoforma X1 similar a la proteína 1 relacionada con la proteína de unión a oxisterol		



SNP_2025	PVUN01001310.1	1.34E-21	93.23	Proteína 1 del factor de localización complejo SMC5-SMC6	P:GO:2000781	P: regulación positiva de la reparación de roturas de doble cadena
SNP_2201	PVUN01001314.1	3.18E-15	50.93	escuela politécnica	P:GO:0006310; P:GO:0015074; F:GO:0003676; F:GO:0003677; F:GO:0046872	P:recombinación de ADN; P:integración de ADN; F: enlace de ácido nucleico; F: unión al ADN; F: unión de iones metálicos
SNP_2284	PVUN01001316.1	1.01E-72	86.88	Elemento retrotransponible	P:GO:0006278; P:GO:0006508; P:GO:0015074; F:GO:0003676; F:GO:0003964; F:GO:0008233	P: proceso biosintético de ADN dependiente de ARN; P: proteólisis; P:integración de ADN; F: enlace de ácido nucleico; F: actividad de polimerasa de ADN dirigida por ARN; F:actividad de peptidasa
SNP_2285	PVUN01001316.1	1.70E-118	73.46	Supuesta polimerasa de ADN dirigida por ARN del transposón BS	F:GO:0016740; C:GO:0016020	F: actividad de la transferasa; C: membrana
SNP_2358	PVUN01001316.1	2.59E-67	72.29	Proteína transmembrana KIAA1109 homólogo isoforma X5	C:GO:0016020	C: membrana

SNP_2475	PVUN01001319.1	2.89E-09	90.46	Factor de iniciación de la traducción eucariota 4 gamma 2	P:GO:0006413; F:GO:0003743	P: iniciación traduccional; F: actividad del factor de iniciación de la traducción
SNP_2484	PVUN01001319.1	8.14E-15	95.00	Proteína hipotética PFLUV_G00033170		
SNP_2689	PVUN01001323.1	0.00E+00	73.03	Helicasa de 200 kDa de ribonucleoproteína nuclear pequeña U5	F:GO:0000166; F:GO:0016787	F: unión de nucleótidos; F: actividad hidrolasa
SNP_2713	PVUN01001323.1	6.6081E-109	68.95	Elemento retrotransponible	P:GO:0006259; F:GO:0003824; F:GO:0005488; C:GO:0110165	P: proceso metabólico del ADN; F: actividad catalítica; F: vinculante; C: entidad anatómica celular
SNP_2719	PVUN01001323.1	1.9392E-109	98.34	Subunidad 7 del complejo promotor de la anafase		
SNP_2883	PVUN01001325.1	2.02464E-27	87.48	Proteína hipotética D4764_16G0001230	C:GO:0016021	C: componente integral de la membrana
SNP_2900	PVUN01001325.1	1.35052E-75	62.86	Supuesta polimerasa de ADN dirigida por ARN del transposón BS	F:GO:0003824	F: actividad catalítica
SNP_2901	PVUN01001325.1	5.28849E-54	66.91	Proteína IQ-DOMAIN 14 similar		

SNP_2918	PVUN01001326.1	0	90.65	Interaccionador TLR4 con repeticiones ricas en leucina	C:GO:0016021	C: componente integral de la membrana
SNP_2928	PVUN01001326.1	7.9558E-11	89.52	Proteína hipotética EPR50_G00150350		
SNP_2948	PVUN01001326.1	1.48809E-18	70.87	ADN polimerasa dirigida por ARN del elemento móvil jockey	F:GO:0016740; C:GO:0016020	F: actividad de la transferasa; C: membrana
SNP_2996	PVUN01001327.1	1.30913E-18	70.42	Proteína hipotética EXN66_Car007044		
SNP_3027	PVUN01001328.1	5.46336E-17	91.7	Difosfoinositol polifosfato fosfohidrolasa 3-beta-like	F:GO:0016787	F: actividad hidrolasa
SNP_3034	PVUN01001328.1	5.98484E-13	74.9	Semaforina-3aa	F:GO:0030215; C:GO:0016021	F: unión al receptor de semaforina; C: componente integral de la membrana
SNP_3078	PVUN01001329.1	1.82661E-31	64.04	Zgc: 174877 proteína	P:GO:0006259; F:GO:0005488	P: proceso metabólico del ADN; F: vinculante
SNP_3179	PVUN01001330.1	3.70038E-10	96.88	Proteína hipotética FQN60_006132		

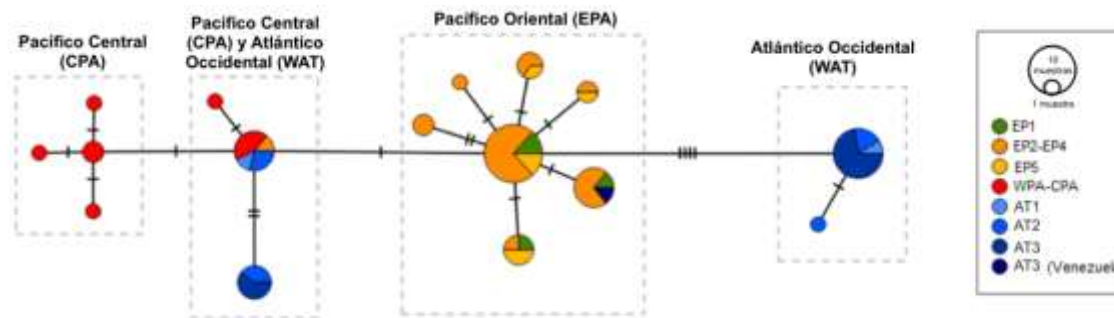
SNP_3329	PVUN01001332.1	1.59682E-09	64.34	Proteína hipotética EYF80_032089	P:GO:0055114; F:GO:0008168; F:GO:0016706; C:GO:0016020; C:GO:0016021	P: proceso de oxidación-reducción obsoleto; F: actividad metiltransferasa; F: actividad dioxigenasa dependiente de 2-oxoglutarato; C: membrana; C: componente integral de la membrana
SNP_3416	PVUN01001333.1	3.83389E-23	85.48	Proteína hipotética F7725_002084		
SNP_3427	PVUN01001334.1	7.77318E-69	98.23	Neuropilina-1a isoforma X1	P:GO:0001525; P:GO:0007411; P:GO:0009887; P:GO:0035767; P:GO:0038084; P:GO:0048010; P:GO:0071526; F:GO:0005021; F:GO:0017154; F:GO:0019838; C:GO:0016021	P:angiogénesis; guía P:axon; P: morfogénesis de órganos animales; P: quimiotaxis de células endoteliales; P: vía de señalización del factor de crecimiento endotelial vascular; P: vía de señalización del receptor del factor de crecimiento endotelial vascular; P: vía de señalización de semaforina-plexina; F: actividad del receptor activado por factor de crecimiento endotelial vascular; F: actividad del receptor de semaforina; F: unión al factor de crecimiento; C: componente integral de la membrana
SNP_3432	PVUN01001334.1	1.0362E-09	60.29	Proteína hipotética		

				EYF80_014632		
SNP_3445	PVUN01001334.1	2.91187E-25	59.72	Purinoceptor 7 similar a P2X		
SNP_3446	PVUN01001334.1	2.91187E-25	59.72	Purinoceptor 7 similar a P2X		
SNP_3449	PVUN01001334.1	4.1084E-106	62.44	Elemento de transposasa putativo L1Md-A101/L1Md-A102/L1Md-A2		
SNP_3450	PVUN01001334.1	4.1084E-106	62.44	Elemento de transposasa putativo L1Md-A101/L1Md-A102/L1Md-A2		
SNP_3553	PVUN01001335.1	8.73146E-08	70.86	Guanilato quinasa asociada a membrana, proteína 1 que contiene dominios WW y PDZ	P:GO:0016310; F:GO:0016301; C:GO:0016020; C:GO:0030054	P: fosforilación; F: actividad quinasa; C: membrana; C: unión celular
SNP_3564	PVUN01001335.1	5.69598E-07	76.47	Dedo de zinc MYM-tipo proteína 3-like		
SNP_3630	PVUN01001336.1	1.77941E-95	99.33	Gap unión beta-1 similar a proteína	P:GO:0007154; C:GO:0005922; C:GO:0016021	P: comunicación celular; C: complejo de conexina; C: componente integral de la membrana

SNP_3738	PVUN01001337.1	2.58939E-90	70.16	Supuesta polimerasa de ADN dirigida por ARN del transposón BS	F:GO:0016740; C:GO:0016020	F: actividad de la transferasa; C: membrana
SNP_3744	PVUN01001337.1	9.43608E-28	79.64	Proteína que contiene el dominio BTB/POZ KCTD1 isoforma X2	P:GO:0051260	P: homo-oligomerización de proteínas
SNP_3979	PVUN01001339.1	5.4478E-141	79.89	Homólogo de nucleoporina NUP188	P:GO:0055085; F:GO:0015293; C:GO:0016021	P: transporte transmembrana; F: actividad simportadora; C: componente integral de la membrana
SNP_3981	PVUN01001339.1	5.2412E-123	83.97	Homólogo de nucleoporina NUP188	P:GO:0055085; F:GO:0015293; C:GO:0016021	P: transporte transmembrana; F: actividad simportadora; C: componente integral de membrana
SNP_4023	PVUN01001340.1	6.57772E-29	100	Contactin-3-como	C:GO:0016021	C: componente integral de la membrana
SNP_4230	PVUN01001342.1	1.6852E-125	88.95	Elemento retrotransponible	P:GO:0006278; P:GO:0006508; P:GO:0015074; F:GO:0003676; F:GO:0003964; F:GO:0004190	P: proceso biosintético de ADN dependiente de ARN; P: proteólisis; P:integración de ADN; F: enlace de ácido nucleico; F: actividad de polimerasa de ADN dirigida por ARN; F: actividad de endopeptidasa de tipo aspártico

SNP_4259	PVUN01001342.1	2.69546E-60	66.08	Complemento similar a C3	P:GO:0006956; P:GO:0010951; F:GO:0004866; C:GO:0005576; C:GO:0005615	P: activación del complemento; P: regulación negativa de la actividad endopeptidasa; F: actividad inhibidora de la endopeptidasa; C: región extracelular; C: espacio extracelular
SNP_4326	PVUN01001342.1	2.4942E-09	100	Proteína activadora de Rho GTPasa 10 isoforma X1	P:GO:0007165; P:GO:0043547; F:GO:0005096	P: transducción de señales; P: regulación positiva de la actividad GTPasa; F: actividad del activador de GTPasa

**Anexo G.** Red de haplotipos TCS construido utilizando solo secuencias de gen mitocondrial COI generadas en este estudio. Los círculos representan los haplotipos y los colores indican las regiones oceánicas: Pacífico Oriental (EP1-EP5), Occidental (WPA), Central (CPA) y Atlántico Occidental (AT1-AT3). Las rayas verticales muestran pasos mutacionales, los cuadrados en línea punteada denotan los haplogrupos detectados.



**Anexo H.** Valores de P después de la corrección FDR en comparaciones de población por pares de la riqueza alélica ( $N_A$ ), la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) y el coeficiente de consanguinidad ( $G_{IS}$ ) calculados con la prueba de Wilcoxon. Poblaciones: Pacífico-1 (CPA y WPA), Pacífico-2 (EP2-EP5), Pacífico-3 (EP1) y Atlántico occidental (Atlántico).

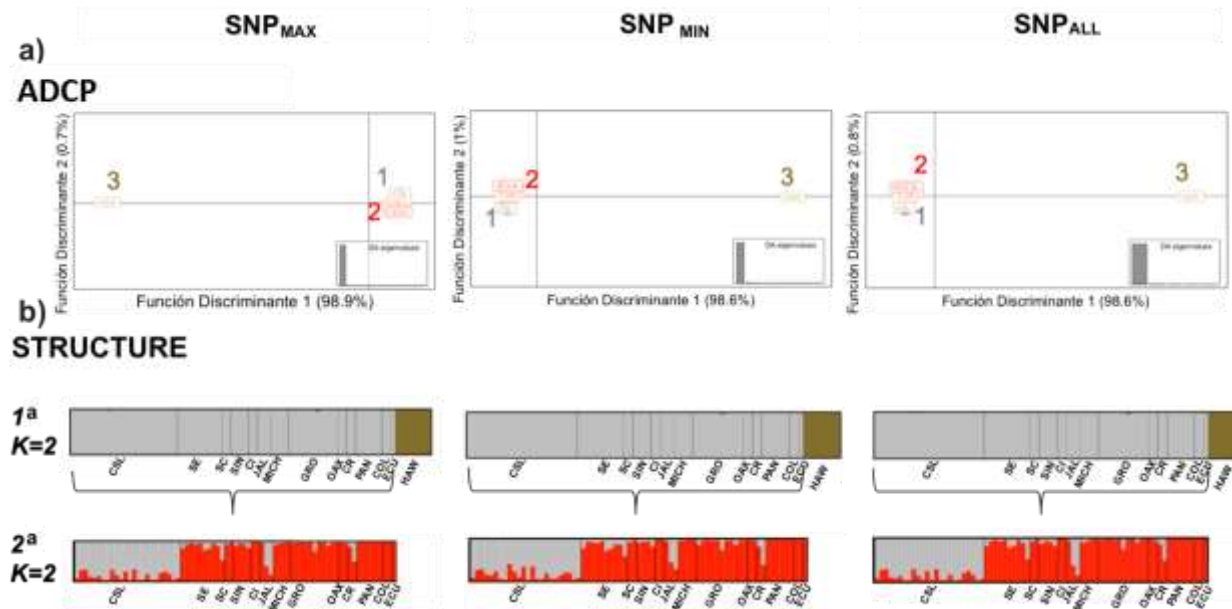
Población pareada	$N_A$	$H_e$	$G_{IS}$
Pacífico -1- Pacífico-2	0.001	0.001	0.001
Pacífico -1- Pacífico-3	0.001	0.001	0.001
Pacífico -1-Atlántico	0.001	0.001	0.001
Pacífico -2- Pacífico-3	0.660	0.697	0.030
Pacífico -2-Atlántico	0.001	0.001	0.028
Pacífico -3-Atlántico	0.001	0.001	0.861

**Anexo I.** Matriz de tasa de migración relativa de *S. rivoliiana* entre localidades del Océano Pacífico (Oriental: EP1-EP5; Central: CPA) y el Océano Atlántico (AT1-AT3). En negrita se muestran valores altos ( $rm > 0.7$ ), todas las comparaciones fueron significativas después de la corrección FDR ( $P < 0.001$ ). Por encima de la diagonal, la dirección de la migración relativa es de norte a sur, mientras que por debajo de la diagonal es de sur a norte.

	EP1	EP2	EP3	EP4	EP5	CPA	AT1	AT2	AT3
EP1	*	<b>0.85</b>	0.56	<b>0.77</b>	0.58	0.07	0.03	0.03	0.04
EP2	<b>1</b>	*	0.57	0.68	0.58	0.06	0.03	0.03	0.04
EP3	<b>0.85</b>	0.69	*	0.64	0.49	0.05	0.03	0.03	0.04
EP4	<b>1</b>	<b>0.80</b>	0.52	*	0.62	0.06	0.03	0.03	0.04
EP5	<b>0.79</b>	0.66	0.46	0.64	*	0.05	0.03	0.03	0.04
CPA	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	*	0.10	0.11	0.20
AT1	0.05	0.04	0.04	0.04	0.04	0.10	*	0.34	0.67
AT2	0.05	0.05	0.04	0.05	0.04	0.11	0.32	*	<b>0.87</b>
AT3	0.06	0.05	0.04	0.05	0.04	0.13	0.37	0.55	*



**Anexo J.** (a) Diagramas de dispersión que muestran los grupos genéticos de tres conjuntos de datos de SNP atípicos ( $SNP_{MAX}$ ,  $SNP_{MIN}$  Y  $SNP_{ALL}$ ) identificados por el análisis discriminante de componentes principales (ADCP) y (b) diagramas de barras de análisis de estructura jerárquica STRUCTURE. Se identificaron tres grupos: (1) Localidad Cabo San Lucas (CSL), (2) Localidades del Pacífico Oriental y (3) Localidad de Hawái (HAW)



**Anexo K.** (a) Valores P (corregidos por FDR) de comparaciones por pares de  $H_e$ ,  $H_o$  y  $G_{IS}$  bajo la prueba de Wilcoxon entre diferentes conjuntos de datos de *loci* atípicos ( $SNP_{MAX}$ ,  $SNP_{MIN}$ , y  $SNP_{ALL}$ ) para la misma población y (b) entre poblaciones. Los números en negrita representan los valores significativos después de corrección por pruebas múltiples.

a)

	$H_e$	$H_o$	$G_{IS}$
$CSL_{MAX}-CSL_{MIN}$	0.994	0.826	0.798
$CSL_{MAX}-CSL_{ALL}$	0.379	0.362	0.779
$CSL_{MIN}-CSL_{ALL}$	0.391	0.509	0.964
$EPA_{MAX}-EPA_{MIN}$	0.764	0.550	0.998
$EPA_{MAX}-EPA_{ALL}$	0.370	0.346	0.454
$EPA_{MIN}-EPA_{ALL}$	0.553	0.738	0.471
$HAW_{MAX}-HAW_{MIN}$	0.773	0.689	0.906
$HAW_{MAX}-HAW_{ALL}$	0.913	0.884	0.790
$HAW_{MIN}-HAW_{ALL}$	0.852	0.788	0.892

b)

	$SNP_{MAX}$			$SNP_{MIN}$			$SNP_{ALL}$		
	$H_e$	$H_o$	$G_{IS}$	$H_e$	$H_o$	$G_{IS}$	$H_e$	$H_o$	$G_{IS}$
<b>CSL-EPA</b>	0.318	0.347	0.103	0.208	0.292	0.226	0.271	0.292	0.142
<b>CSL-HAW</b>	0.890	0.949	<b>0.016</b>	0.634	0.609	<b>0.020</b>	0.657	0.609	<b>0.013</b>
<b>EPA-HAW</b>	0.303	0.253	<b>0.003</b>	0.401	0.071	<b>0.002</b>	0.081	0.071	<b>0.002</b>

**Anexo L.** Valores pareados de  $F_{ST}$  y  $G''_{ST}$  entre 14 parches (por debajo de la diagonal) y valores de P (por encima de la diagonal) en diferentes escenarios: conjunto de datos empíricos actuales (a); aislamiento por distancia (b); presión de pesca (c); cambio climático para los años 2050 y 2100 (d y g RCP2.6; e y h RCP4.5; f e i RCP8.5). La sombra verde reporta los valores con significación estadística ( $P < 0.05$  después de la corrección FDR). Los números representan las poblaciones a las que pertenecen los parches: 1: Cabo San Lucas (CSL), 2: Pacífico Oriental (EPA) y 3: Hawái (HAW).

a) Datos empíricos														
F <sub>ST</sub>							G'' <sub>ST</sub>							
Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	
Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW
1	CSL	* 0.00	0.13	0.02	0.00	0.91	0.00	0.00	0.01	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00
2	SE	0.24	*	1.00	1.00	0.79	0.55	1.00	0.78	0.78	1.00	1.00	1.00	0.00
2	SC	0.20	-0.10	*	1.00	0.79	1.00	0.84	0.66	1.00	1.00	1.00	1.00	0.07
2	CI	0.35	-0.03	-0.10	*	0.55	0.89	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.11
2	SIN	0.30	0.01	0.05	0.08	*	0.63	1.00	0.38	0.41	0.66	1.00	0.79	0.00
2	JAL	-0.01	0.08	0.07	0.20	0.16	*	0.54	0.11	0.56	0.55	1.00	0.84	0.55
2	MICH	0.35	-0.02	0.00	-0.12	-0.04	0.19	*	1.00	0.79	1.00	1.00	1.00	0.01
2	GRO	0.35	0.00	0.03	-0.07	0.04	0.21	-0.07	*	0.28	0.91	1.00	1.00	0.00
2	OAX	0.38	0.04	-0.08	-0.02	0.12	0.25	0.00	0.10	*	0.78	1.00	1.00	0.11
2	PAN	0.25	-0.05	-0.08	-0.05	0.01	0.10	-0.07	-0.02	0.01	*	0.78	1.00	0.00
2	CR	0.20	-0.06	0.03	0.04	-0.08	0.03	-0.09	-0.05	0.03	0.03	*	1.00	0.11
2	COL	0.34	-0.06	-0.11	-0.26	0.06	0.25	-0.10	-0.08	-0.03	-0.06	0.05	*	1.00
2	ECU	0.34	-0.09	-0.13	-0.17	0.04	0.27	-0.09	-0.07	0.06	-0.11	0.22	-0.22	* 0.09
3	HAW	0.87	0.82	0.76	0.76	0.79	0.79	0.79	0.84	0.75	0.80	0.77	0.77	*

b) IBD														
F <sub>ST</sub>							G'' <sub>ST</sub>							
Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	
Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW
1	CSL	* 0.98	0.98	0.98	0.98	0.80	0.98	0.98	0.80	0.98	0.64	0.98	0.98	0.98
2	SE	0.04	*	0.98	0.98	0.98	0.92	0.98	0.98	0.98	0.64	0.92	0.98	0.98
2	SC	-0.03	0.00	*	0.98	0.98	0.98	0.98	0.98	0.98	0.80	0.98	0.98	0.98
2	CI	-0.01	0.03	0.01	*	0.98	0.98	0.98	0.92	0.98	0.64	0.98	0.98	0.98
2	SIN	0.00	0.02	0.00	-0.01	*	0.92	0.98	0.98	0.98	0.64	0.98	0.98	0.98
2	JAL	0.20	0.18	0.12	0.16	0.17	*	0.98	0.98	0.98	0.98	0.98	0.98	0.98
2	MICH	0.02	0.07	-0.01	0.05	0.05	0.15	*	0.98	0.98	0.98	0.78	0.98	0.98
2	GRO	0.01	0.05	-0.03	0.07	0.01	0.13	0.01	*	0.98	0.98	0.92	0.98	0.98
2	OAX	0.06	0.03	0.01	0.03	0.02	0.04	0.05	0.04	*	0.98	0.64	0.98	0.98
2	PAN	0.03	0.04	-0.03	0.03	0.02	0.03	0.01	-0.01	-0.02	*	0.64	0.98	0.98
2	CR	0.56	0.51	0.44	0.50	0.52	0.09	0.47	0.46	0.34	0.34	*	0.64	0.92
2	COL	0.03	0.08	-0.01	0.04	0.05	0.17	0.03	0.06	0.06	0.03	0.51	*	0.98
2	ECU	0.03	0.04	-0.01	0.01	0.02	0.04	0.00	0.01	-0.02	-0.04	0.35	0.02	* 0.98
3	HAW	0.06	0.04	0.00	0.04	0.04	-0.02	0.03	0.03	-0.04	-0.05	0.26	0.05	-0.04

Anexo L. Continuación.

FST															c) Presión pesquera															G"ST																							
Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3
Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW	Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW	Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW									
1	CSL	*	0.21	0.04	0.10	0.33	0.04	0.05	0.05	0.02	0.05	0.06	0.05	0.12	0.04	1	CSL	*	0.22	0.05	0.10	0.36	0.05	0.06	0.05	0.02	0.05	0.05	0.09	0.07	0.05	1	CSL	*	0.22	0.05	0.10	0.36	0.05	0.06	0.05	0.02	0.05	0.05	0.09	0.07	0.05						
2	SE	0.05	*	0.01	0.01	0.15	0.01	0.15	0.03	0.01	0.01	0.01	0.04	0.12	0.03	2	SE	0.03	*	0.01	0.02	0.17	0.02	0.12	0.03	0.01	0.02	0.01	0.05	0.08	0.03	2	SE	0.03	*	0.01	0.02	0.17	0.02	0.12	0.03	0.01	0.02	0.01	0.05	0.08	0.03						
2	SC	0.18	0.20	*	0.33	0.07	0.50	0.03	0.50	0.01	0.03	0.04	0.02	0.63	0.21	2	SC	0.11	0.13	*	0.35	0.06	0.51	0.03	0.51	0.02	0.02	0.04	0.05	0.60	0.20	2	SC	0.11	0.13	*	0.35	0.06	0.51	0.03	0.51	0.02	0.02	0.04	0.05	0.60	0.20						
2	CI	0.10	0.17	0.11	*	0.09	0.02	0.02	0.07	0.01	0.04	0.16	0.03	0.31	0.02	2	CI	0.08	0.17	0.02	*	0.09	0.04	0.03	0.09	0.01	0.05	0.20	0.04	0.30	0.03	2	CI	0.08	0.17	0.02	*	0.09	0.04	0.03	0.09	0.01	0.05	0.20	0.04	0.30	0.03						
2	SIN	0.03	0.05	0.17	0.10	*	0.07	0.25	0.17	0.01	0.22	0.03	0.03	0.31	0.02	2	SIN	0.01	0.03	0.09	0.08	*	0.07	0.21	0.16	0.01	0.21	0.04	0.03	0.27	0.02	2	SIN	0.01	0.03	0.09	0.08	*	0.07	0.21	0.16	0.01	0.21	0.04	0.03	0.27	0.02						
2	JAL	0.12	0.13	-0.01	0.14	0.10	*	0.09	0.50	0.01	0.03	0.01	0.02	0.50	0.09	2	JAL	0.08	0.08	-0.14	0.10	0.05	*	0.10	0.51	0.01	0.04	0.02	0.03	0.51	0.11	2	JAL	0.08	0.08	-0.14	0.10	0.05	*	0.10	0.51	0.01	0.04	0.02	0.03	0.51	0.11						
2	MICH	0.11	0.05	0.19	0.14	0.04	0.10	*	0.13	0.05	0.27	0.01	0.03	0.30	0.03	2	MICH	0.09	0.04	0.11	0.13	0.02	0.05	*	0.12	0.05	0.25	0.02	0.04	0.25	0.02	2	MICH	0.09	0.04	0.11	0.13	0.02	0.05	*	0.12	0.05	0.25	0.02	0.04	0.25	0.02						
2	GRO	0.11	0.10	-0.04	0.10	0.08	-0.01	0.08	*	0.05	0.10	0.03	0.04	0.71	0.11	2	GRO	0.07	0.05	-0.18	0.05	0.02	-0.11	0.03	*	0.08	0.10	0.03	0.05	0.68	0.11	2	GRO	0.07	0.05	-0.18	0.05	0.02	-0.11	0.03	*	0.08	0.10	0.03	0.05	0.68	0.11						
2	OAX	0.21	0.16	0.22	0.24	0.12	0.17	0.08	0.09	*	0.05	0.01	0.02	0.31	0.01	2	OAX	0.20	0.15	0.14	0.23	0.11	0.14	0.07	0.04	*	0.05	0.01	0.03	0.21	0.02	2	OAX	0.20	0.15	0.14	0.23	0.11	0.14	0.07	0.04	*	0.05	0.01	0.03	0.21	0.02						
2	PAN	0.13	0.13	0.19	0.12	0.04	0.13	0.04	0.09	0.10	*	0.22	0.02	0.29	0.02	2	PAN	0.11	0.12	0.10	0.11	0.02	0.07	0.02	0.03	0.08	*	0.25	0.02	0.27	0.02	2	PAN	0.11	0.12	0.10	0.11	0.02	0.07	0.02	0.03	0.08	*	0.25	0.02	0.27	0.02						
2	CR	0.12	0.15	0.17	0.07	0.10	0.14	0.11	0.10	0.21	0.04	*	0.01	0.52	0.02	2	CR	0.11	0.15	0.08	0.05	0.08	0.09	0.10	0.05	0.20	0.02	*	0.02	0.44	0.03	2	CR	0.11	0.15	0.08	0.05	0.08	0.09	0.10	0.05	0.20	0.02	*	0.02	0.44	0.03						
2	COL	0.16	0.15	0.19	0.14	0.17	0.16	0.13	0.12	0.22	0.20	0.17	*	0.25	0.02	2	COL	0.15	0.14	0.11	0.12	0.16	0.12	0.12	0.08	0.22	0.18	0.16	*	0.20	0.02	2	COL	0.15	0.14	0.11	0.12	0.16	0.12	0.12	0.08	0.22	0.18	0.16	*	0.20	0.02						
2	ECU	0.08	0.06	0.00	0.05	0.05	0.02	0.05	-0.03	0.06	0.05	0.04	0.06	*	0.04	2	ECU	0.05	0.03	-0.11	0.01	0.01	-0.06	0.01	-0.12	0.02	0.01	0.00	0.02	*	0.05	2	ECU	0.05	0.03	-0.11	0.01	0.01	-0.06	0.01	-0.12	0.02	0.01	0.00	0.02	*	0.05						
3	HAW	0.50	0.52	0.21	0.51	0.52	0.29	0.54	0.30	0.54	0.55	0.52	0.52	0.38	*	3	HAW	0.66	0.67	0.27	0.65	0.66	0.41	0.67	0.41	0.70	0.68	0.67	0.67	0.50	*	3	HAW	0.66	0.67	0.27	0.65	0.66	0.41	0.67	0.41	0.70	0.68	0.67	0.67	0.50	*						

FST															d) 2050 RCP 2.6															G"ST																								
Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3
Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW	Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW	Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW										
1	CSL	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1	CSL	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1	CSL	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00										
2	SE	0.15	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SE	0.13	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SE	0.13	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00										
2	SC	0.06	0.11	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SC	-0.02	0.08	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SC	-0.02	0.08	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00										
2	CI	0.09	0.00	0.12	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	CI	0.05	-0.04	0.07	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	CI	0.05	-0.04	0.07	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00										
2	SIN	-0.05	0.05	0.04	0.01	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SIN	-0.23	0.00	-0.03	-0.08	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SIN	-0.23	0.00	-0.03	-0.08	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00										
2	JAL	0.12	0.02	0.10	0.03	0.03	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	JAL	0.06	-0.03	0.05	-0.03	-0.05	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	JAL	0.06	-0.03	0.05	-0.03	-0.05	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00										
2	MICH	0.34	0.47	0.51	0.40	0.17	0.45	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	MICH	0.08	0.30	0.32	0.23	-0.11	0.28	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	MICH	0.08	0.30	0.32	0.23	-0.11	0.28	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00										
2	GRO	0.05	0.04	0.01	0.03	0.02	0.01	0.46	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	GRO	0.01	0.01	-0.04	-0.01	-0.05	-0.04	0.29	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	GRO	0.01	0.01	-0.04	-0.01	-0.05	-0.04	0.29	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00										
2	OAX	0.26	0.02	0.08	0.04	-0.03	0.06	0.25	0.08	*	1.00	1.00	1.00	1.00	2	OAX	0.12	-0.10	-0.06	-0.07	-0.21	-0.07	-0.10	-0.02	*	1.00	1.00	1.00	1.00	2	OAX	0.12	-0.10	-0.06	-0.07	-0.21	-0.07	-0.10	-0.02	*	1.00	1.00	1.00	1.00										
2	PAN	0.07	0.08	0.04	0.08	0.03	0.01	0.48	-0.03	0.14	*	1.00	1.00	1.00	2	PAN	0.02	0.05	-0.01	0.05	-0.03	-0.04	0.32	-0.07	0.03	*	1.00	1.00	1.00	2	PAN	0.02	0.05	-0.01	0.05	-0.03	-0.04	0.32	-0.07	0.03	*	1.00	1.00	1.00										
2	CR	-0.02	0.03	0.04	0.01	-0.05	0.01	0.20	0.01	-0.06	0.02	*	1.00	1.00	2	CR	-0.16	-0.03	-0.01	-0.07	-0.15	-0.06	-0.06	-0.06	-0.25	-0.04	*	1.00	1.00	2	CR	-0.16	-0.03	-0.01	-0.07	-0.15	-0.06	-0.06	-0.06	-0.25	-0.04	*	1.00	1.00										
2	COL	0.09	0.03	0.00	0.06	0.01	0.06	0.39	-0.01	-0.04	0.03	-0.01	*	1.00	1.00	2	COL	0.00	-0.03	-0.08	-0.01	-0.09	-0.01	0.20	-0.08	-0.21	-0.04	-0.11	*	1.00	1.00	2	COL	0.00	-0.03	-0.08	-0.01	-0.09	-0.01	0.20	-0.08	-0.21	-0.04	-0.11	*	1.00	1.00							
2	ECU	-0.05	0.01	0.02	-0.02	-0.04	-0.01	0.28	-0.01	-0.05	0.01	-0.04	-0.01	*	1.00	2	ECU	-0.19	-0.04	-0.03	-0.09	-0.13	-0.08	0.07	-0.07	-0.22	-0.05	-0.12	-0.09	*	1.00	2	ECU	-0.19	-0.04	-0.03	-0.09	-0.13	-0.08	0.07	-0.07	-0.22	-0.05	-0.12	-0.09	*	1.00							
3	HAW	0.04	0.07	0.00	0.08	0.04	0.05	0.50	0.03	0.0																																												

Anexo L. Continuación

e) 2050 RCP 4.5																															
FST															G"ST																
Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3		
Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW	Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW		
1	CSL	*	0.67	0.93	0.29	0.97	0.95	0.95	0.52	0.92	0.73	0.88	0.95	0.67	0.95	1	CSL	*	0.63	0.92	0.34	0.98	0.92	0.92	0.54	0.91	0.75	0.91	0.92	0.71	0.96
2	SE	0.20	*	0.92	0.92	0.36	0.44	0.41	0.34	0.97	0.52	0.97	0.53	0.37	0.69	2	SE	0.05	*	0.91	0.91	0.39	0.45	0.45	0.37	0.98	0.53	0.98	0.92	0.45	0.90
2	SC	0.07	0.14	*	0.67	0.61	0.95	0.97	0.93	0.95	0.59	0.92	0.97	0.48	0.85	2	SC	-0.05	-0.09	*	0.65	0.53	0.92	0.91	0.91	0.92	0.53	0.91	0.98	0.47	0.69
2	CI	0.43	0.01	0.37	*	0.09	0.16	0.13	0.24	0.52	0.13	0.76	0.22	0.09	0.44	2	CI	0.58	-0.30	0.50	*	0.15	0.17	0.17	0.25	0.53	0.17	0.76	0.27	0.09	0.45
2	SIN	0.01	0.31	0.10	0.53	*	0.73	0.76	0.24	0.59	0.57	0.44	0.97	0.92	0.97	2	SIN	-0.06	0.16	0.06	0.62	*	0.75	0.77	0.25	0.63	0.53	0.45	0.97	0.91	0.98
2	JAL	0.00	0.27	0.01	0.49	0.04	*	0.97	0.52	0.95	0.52	0.57	0.98	0.14	0.81	2	JAL	-0.06	0.14	-0.05	0.60	0.01	*	0.98	0.53	0.91	0.53	0.53	0.98	0.17	0.84
2	MICH	-0.01	0.28	0.02	0.50	0.04	-0.01	*	0.59	0.95	0.92	0.59	0.97	0.34	0.97	2	MICH	-0.10	0.15	-0.06	0.61	0.01	-0.06	*	0.61	0.92	0.91	0.61	0.98	0.34	0.98
2	GRO	0.14	0.29	0.02	0.48	0.14	0.07	0.07	*	0.85	0.14	0.24	0.92	0.13	0.52	2	GRO	0.07	0.17	-0.05	0.61	0.13	0.04	0.03	*	0.71	0.17	0.27	0.91	0.15	0.53
2	OAX	0.02	-0.01	-0.03	0.26	0.06	0.05	0.04	0.07	*	0.92	0.98	0.98	0.75	1.00	2	OAX	-0.09	-0.27	-0.20	0.31	0.01	-0.01	-0.02	0.01	*	0.92	0.98	0.98	0.71	0.99
2	PAN	0.05	0.29	0.10	0.54	0.05	0.07	0.02	0.16	0.04	*	0.60	0.92	0.59	0.98	2	PAN	0.00	0.12	0.06	0.60	0.03	0.05	-0.02	0.16	-0.02	*	0.63	0.91	0.54	0.98
2	CR	0.10	-0.12	0.03	0.10	0.18	0.15	0.15	0.17	-0.06	0.17	*	0.97	0.52	0.98	2	CR	-0.03	-0.62	-0.19	-0.02	0.07	0.05	0.04	0.08	-0.27	0.05	*	0.98	0.53	0.98
2	COL	-0.02	0.09	-0.06	0.36	0.02	0.00	0.01	0.02	-0.04	0.03	0.00	*	0.92	0.98	2	COL	-0.11	-0.09	-0.22	0.43	-0.02	-0.05	-0.05	-0.03	-0.13	-0.01	-0.15	*	0.91	0.98
2	ECU	0.09	0.32	0.15	0.53	0.01	0.11	0.10	0.20	0.06	0.05	0.18	0.03	*	0.97	2	ECU	0.02	0.16	0.10	0.62	-0.02	0.09	0.06	0.19	0.00	0.03	0.06	-0.01	*	0.98
3	HAW	0.04	0.19	0.09	0.44	0.00	0.04	0.00	0.12	0.00	-0.03	0.09	-0.01	-0.01	*	3	HAW	-0.05	0.04	0.02	0.58	-0.05	0.00	-0.06	0.08	-0.10	-0.08	-0.04	-0.09	-0.06	*

f) 2050 RCP 8.5																															
FST															G"ST																
Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3		
Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW	Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW		
1	CSL	*	0.66	0.53	0.53	0.38	0.38	0.67	0.71	0.72	0.94	0.97	0.53	0.56	0.63	1	CSL	*	0.54	0.60	0.54	0.41	0.41	0.69	0.85	0.71	0.93	0.96	0.60	0.68	0.61
2	SE	0.08	*	0.38	0.36	0.65	0.38	0.97	0.38	0.82	0.73	0.53	0.81	0.38	0.36	2	SE	0.02	*	0.42	0.41	0.60	0.41	0.96	0.41	0.86	0.78	0.50	0.86	0.41	0.41
2	SC	0.06	0.12	*	0.79	0.92	0.85	0.53	0.53	0.72	0.53	0.53	0.81	0.53	0.38	2	SC	-0.03	0.06	*	0.85	0.93	0.86	0.58	0.56	0.77	0.56	0.49	0.85	0.49	0.41
2	CI	0.13	0.31	0.02	*	0.38	0.53	0.53	0.58	0.38	0.38	0.53	0.38	0.38	2	CI	0.09	0.29	-0.06	*	0.42	0.51	0.54	0.49	0.60	0.41	0.41	0.49	0.41	0.41	
2	SIN	0.12	0.03	-0.01	0.12	*	0.65	0.63	0.38	0.53	0.53	0.50	0.97	0.36	0.38	2	SIN	0.06	0.00	-0.07	0.10	*	0.69	0.74	0.41	0.54	0.49	0.47	0.96	0.41	0.41
2	JAL	0.11	0.15	-0.02	0.09	0.02	*	0.58	0.53	0.53	0.45	0.42	0.53	0.38	0.36	2	JAL	0.05	0.12	-0.10	0.05	-0.01	*	0.49	0.49	0.49	0.44	0.44	0.54	0.41	0.41
2	MICH	-0.03	0.01	0.02	0.10	0.04	0.07	*	0.38	0.72	0.93	0.74	0.97	0.38	0.53	2	MICH	-0.15	-0.05	-0.06	0.06	-0.01	0.02	*	0.44	0.75	0.93	0.80	0.96	0.41	0.54
2	GRO	0.10	0.48	0.37	0.37	0.54	0.48	0.21	*	0.70	0.53	0.53	0.38	0.65	0.38	2	GRO	-0.28	0.32	0.18	0.21	0.35	0.30	-0.05	*	0.93	0.49	0.49	0.41	0.69	0.41
2	OAX	-0.05	0.05	0.02	0.08	0.09	0.08	-0.04	0.10	*	0.97	0.93	0.72	0.58	0.58	2	OAX	-0.20	-0.03	-0.09	0.01	0.02	0.02	-0.16	-0.28	*	0.96	0.93	0.75	0.66	0.61
2	PAN	0.02	0.02	0.12	0.29	0.06	0.14	0.00	0.42	0.02	*	0.97	0.58	0.38	0.38	2	PAN	-0.07	-0.02	0.06	0.28	0.03	0.11	-0.07	0.25	-0.07	*	0.96	0.60	0.42	0.42
2	CR	0.04	0.10	0.14	0.27	0.08	0.14	0.03	0.44	0.04	-0.04	*	0.53	0.38	0.53	2	CR	-0.05	0.05	0.07	0.24	0.06	0.10	-0.03	0.25	-0.04	-0.11	*	0.55	0.41	0.49
2	COL	0.05	0.00	0.01	0.15	-0.05	0.06	-0.02	0.39	0.02	0.06	0.11	*	0.53	0.38	2	COL	-0.04	-0.05	-0.08	0.11	-0.10	0.02	-0.12	0.23	-0.09	0.01	0.06	*	0.49	0.41
2	ECU	0.29	0.60	0.52	0.53	0.66	0.60	0.40	-0.14	0.29	0.55	0.57	0.53	*	0.58	2	ECU	0.29	0.67	0.63	0.65	0.68	0.67	0.44	-1.47	0.30	0.63	0.64	0.65	*	0.60
3	HAW	0.06	0.28	0.35	0.48	0.24	0.33	0.07	0.39	0.07	0.18	0.12	0.33	0.52	*	3	HAW	-0.02	0.25	0.31	0.48	0.25	0.33	0.02	0.20	-0.02	0.14	0.06	0.30	0.61	*

Anexo L. Continuación

FST														g) 2100 RCP 2.6														G <sup>ST</sup>																			
Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3						
Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW	Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW	Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW			
1	CSL	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1	CSL	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1	CSL	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		
2	SE	-0.02	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SE	-0.14	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SE	-0.14	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
2	SC	0.00	-0.02	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SC	-0.08	-0.15	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SC	-0.08	-0.15	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
2	CI	0.11	0.00	0.08	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	CI	-0.01	-0.27	-0.06	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	CI	-0.01	-0.27	-0.06	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
2	SIN	0.01	-0.02	0.03	0.07	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SIN	-0.11	-0.21	-0.09	-0.10	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	SIN	-0.11	-0.21	-0.09	-0.10	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
2	JAL	0.14	0.08	0.04	0.04	-0.04	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	JAL	0.05	-0.07	-0.09	-0.19	-0.25	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	JAL	0.05	-0.07	-0.09	-0.19	-0.25	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
2	MICH	0.07	0.12	0.01	0.15	0.12	0.20	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	MICH	0.00	0.01	-0.08	0.03	0.01	0.09	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	MICH	0.00	0.01	-0.08	0.03	0.01	0.09	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
2	GRO	0.03	-0.04	-0.01	-0.02	0.00	-0.02	0.05	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	GRO	-0.03	-0.20	-0.10	-0.19	-0.11	-0.16	-0.01	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	GRO	-0.03	-0.20	-0.10	-0.19	-0.11	-0.16	-0.01	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
2	OAX	0.19	0.07	0.15	-0.13	0.13	0.10	0.22	0.00	*	1.00	1.00	1.00	1.00	2	OAX	0.03	-0.23	-0.03	-0.66	-0.08	-0.18	0.06	-0.23	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2	OAX	0.03	-0.23	-0.03	-0.66	-0.08	-0.18	0.06	-0.23	*	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
2	PAN	0.00	-0.04	-0.03	0.00	-0.01	-0.02	0.02	-0.03	0.05	*	1.00	1.00	1.00	2	PAN	-0.06	-0.18	-0.11	-0.15	-0.12	-0.16	-0.03	-0.10	-0.15	*	1.00	1.00	1.00	1.00	2	PAN	-0.06	-0.18	-0.11	-0.15	-0.12	-0.16	-0.03	-0.10	-0.15	*	1.00	1.00	1.00	1.00	
2	CR	0.09	0.02	0.04	0.11	-0.03	-0.09	0.11	0.01	0.19	0.01	*	1.00	1.00	2	CR	0.02	-0.10	-0.05	-0.02	-0.16	-0.26	0.04	-0.06	0.03	-0.06	*	1.00	1.00	1.00	2	CR	0.02	-0.10	-0.05	-0.02	-0.16	-0.26	0.04	-0.06	0.03	-0.06	*	1.00	1.00	1.00	
2	COL	0.07	0.02	0.02	0.12	-0.04	-0.08	0.10	0.03	0.20	0.02	-0.06	*	1.00	1.00	2	COL	0.02	-0.07	-0.05	0.01	-0.15	-0.20	0.05	-0.03	0.06	-0.04	-0.14	*	1.00	1.00	2	COL	0.02	-0.07	-0.05	0.01	-0.15	-0.20	0.05	-0.03	0.06	-0.04	-0.14	*	1.00	1.00
2	ECU	0.11	0.01	0.01	0.10	0.02	0.04	0.07	0.00	0.16	0.00	0.00	0.02	*	1.00	2	ECU	0.04	-0.13	-0.09	-0.05	-0.12	-0.11	-0.02	-0.10	-0.03	-0.08	-0.10	-0.05	*	1.00	2	ECU	0.04	-0.13	-0.09	-0.05	-0.12	-0.11	-0.02	-0.10	-0.03	-0.08	-0.10	-0.05	*	1.00
3	HAW	0.04	-0.01	0.00	0.08	0.04	0.05	0.08	-0.01	0.15	-0.02	-0.03	0.02	-0.03	*	3	HAW	-0.04	-0.13	-0.08	-0.07	-0.09	-0.07	0.01	-0.10	-0.04	-0.10	-0.12	-0.04	-0.13	*	3	HAW	-0.04	-0.13	-0.08	-0.07	-0.09	-0.07	0.01	-0.10	-0.04	-0.10	-0.12	-0.04	-0.13	*

FST														h) 2100 RCP 4.5														G <sup>ST</sup>																			
Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3						
Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW	Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW	Loc	CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW			
1	CSL	*	0.82	0.79	0.82	0.76	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.98	0.82	0.76	1	CSL	*	0.82	0.80	0.82	0.79	0.82	0.85	0.80	0.90	0.82	0.80	0.98	0.82	0.80	1	CSL	*	0.82	0.80	0.82	0.79	0.82	0.85	0.80	0.90	0.82	0.80	0.98	0.82	0.80
2	SE	0.06	*	0.76	0.76	0.66	0.82	0.82	0.76	0.80	0.82	0.73	0.76	0.81	0.76	2	SE	0.00	*	0.80	0.79	0.36	0.82	0.82	0.80	0.82	0.85	0.75	0.79	0.80	0.80	2	SE	0.00	*	0.80	0.79	0.36	0.82	0.82	0.80	0.82	0.85	0.75	0.79	0.80	0.80
2	SC	0.15	0.12	*	1.00	0.82	0.94	0.82	0.82	1.00	0.94	0.94	0.76	0.86	0.82	2	SC	0.04	0.03	*	1.00	0.82	0.95	0.82	0.82	1.00	0.96	0.95	0.79	0.95	0.82	2	SC	0.04	0.03	*	1.00	0.82	0.95	0.82	0.82	1.00	0.96	0.95	0.79	0.95	0.82
2	CI	0.11	0.15	0.05	*	0.82	0.82	0.76	0.76	0.99	0.93	0.82	0.66	0.79	0.94	2	CI	-0.02	0.04	-0.12	*	0.85	0.86	0.79	0.79	1.00	0.95	0.82	0.68	0.80	0.95	2	CI	-0.02	0.04	-0.12	*	0.85	0.86	0.79	0.79	1.00	0.95	0.82	0.68	0.80	0.95
2	SIN	0.15	0.11	0.06	0.10	*	0.82	0.76	0.93	1.00	0.82	0.76	0.76	0.82	0.76	2	SIN	0.09	0.06	-0.04	-0.02	*	0.82	0.79	0.95	1.00	0.85	0.77	0.79	0.82	0.80	2	SIN	0.09	0.06	-0.04	-0.02	*	0.82	0.79	0.95	1.00	0.85	0.77	0.79	0.82	0.80
2	JAL	0.03	0.07	0.01	-0.05	0.07	*	0.82	0.76	0.86	0.91	0.82	0.82	0.82	0.82	2	JAL	-0.08	0.00	-0.12	-0.27	0.00	*	0.82	0.80	0.95	0.95	0.82	0.82	0.85	0.95	2	JAL	-0.08	0.00	-0.12	-0.27	0.00	*	0.82	0.80	0.95	0.95	0.82	0.82	0.85	0.95
2	MICH	0.02	0.02	0.07	0.19	0.11	0.07	*	0.79	0.82	0.79	0.76	0.82	0.81	0.76	2	MICH	-0.03	-0.02	-0.02	0.07	0.07	0.00	*	0.80	0.82	0.80	0.77	0.80	0.80	0.79	2	MICH	-0.03	-0.02	-0.02	0.07	0.07	0.00	*	0.80	0.82	0.80	0.77	0.80	0.80	0.79
2	GRO	0.08	0.06	0.08	0.16	0.01	0.08	0.06	*	0.84	0.76	0.66	0.76	0.79	0.76	2	GRO	0.03	0.02	-0.01	0.05	-0.05	0.02	0.03	*	0.96	0.79	0.36	0.79	0.80	0.79	2	GRO	0.03	0.02	-0.01	0.05	-0.05	0.02	0.03	*	0.96	0.79	0.36	0.79	0.80	0.79
2	OAX	0.17	0.14	0.06	0.02	-0.04	-0.01	0.11	0.05	*	0.86	0.82	0.82	1.00	1.00	2	OAX	-0.03	-0.01	-0.15	-0.25	-0.23	-0.21	-0.02	-0.10	*	0.95	0.82	0.85	1.00	1.00	2	OAX	-0.03	-0.01	-0.15	-0.25	-0.23	-0.21	-0.02	-0.10	*	0.95	0.82	0.85	1.00	1.00
2	PAN	0.04	0.06	0.00	-0.07	0.05	-0.06	0.08	0.09	-0.01	*	0.82	0.82	0.82	0.82	2	PAN	-0.05	-0.02	-0.13	-0.30	-0.03	-0.21	0.01	0.02	-0.21	*	0.85	0.82	0.85	0.95	2	PAN	-0.05	-0.02	-0.13	-0.30	-0.03	-0.21	0.01	0.02	-0.21	*	0.85	0.82	0.85	0.95
2	CR	0.15	0.17	0.08	-0.09	0.15	-0.04	0.22	0.20	0.06	-0.05	*	0.66	0.76	0.82	2	CR	0.05	0.07	-0.07	-0.44	0.05	-0.25	0.10	0.10	-0.16	-0.27	*	0.68	0.79	0.86	2	CR	0.05	0.07	-0.07	-0.44	0.05	-0.25	0.10	0.10	-0.16	-0.27	*	0.68	0.79	0.86
2	COL	-0.08	0.11	0.20	0.16	0.15	0.06	0.06	0.10	0.15	0.08	0.19	*	0.79	0.76	2	COL	-0.18	0.07	0.11	0.06	0.10	-0.02	0.03	0.06	-0.04	0.01	0.11	*	0.80	0.79	2	COL	-0.18	0.07	0.11	0.06	0.10	-0.02	0.03	0.06	-0.04	0.01	0.11	*	0.80	0.79
2	ECU	0.05	0.06	0.01	0.14	0.05	0.06	0.05	0.06	-0.01	0.06	0.15	0.08	*	0.76	2	ECU	0.00	0.02	-0.08	0.03	-0.01	-0.01	0.02	0.02	-0.17	-0.01	0.05	0.04	*	0.80	2	ECU	0.00	0.02	-0.08	0.03	-0.01	-0.01	0.02	0.02	-0.17	-0.01	0.05	0.04	*	0.80
3	HAW	0.39																																													

Anexo L. Continuación.

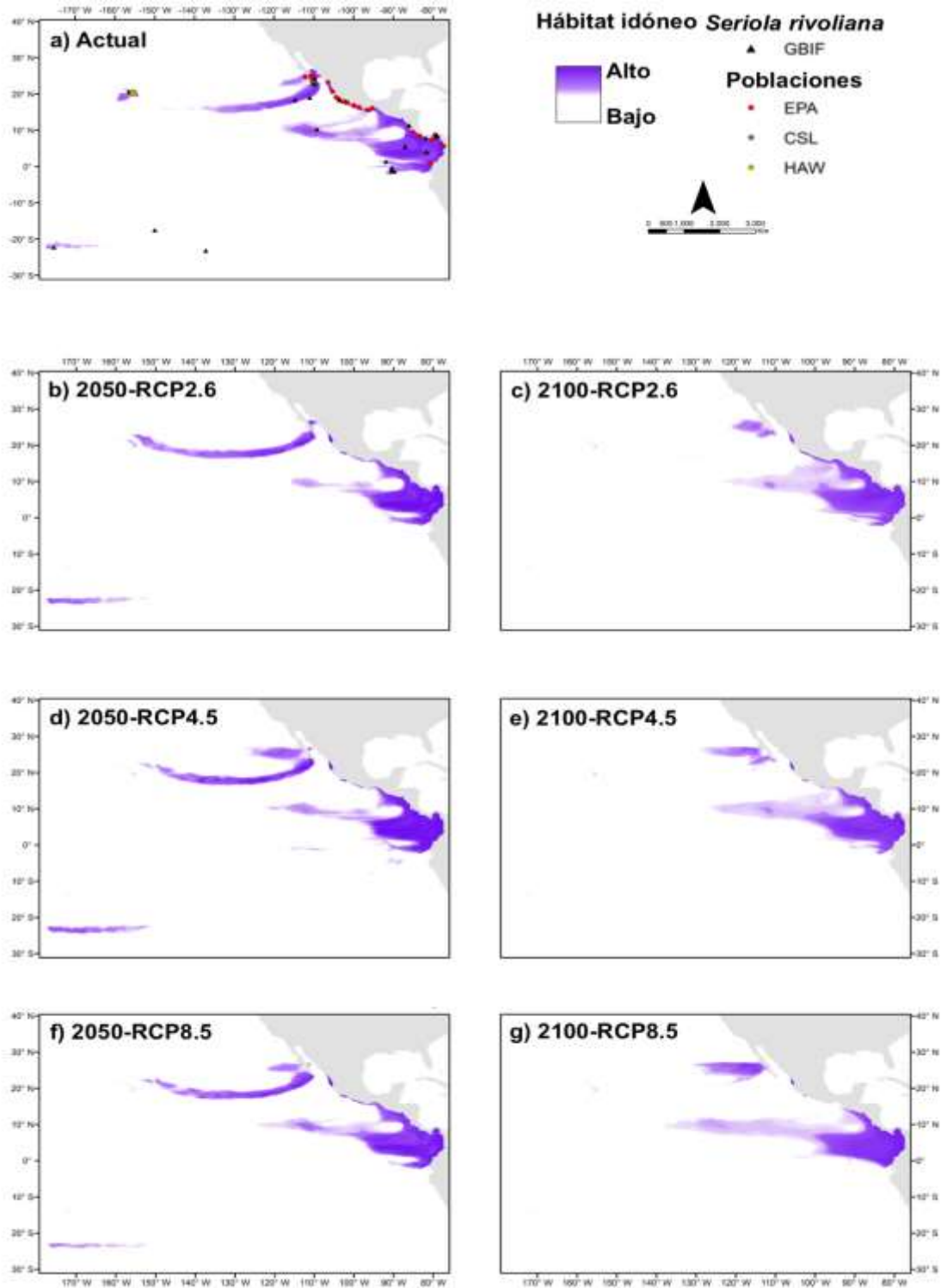
		FST													i) 2100 RCP 8.5													G <sup>o</sup> ST																			
Pop	Loc	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	Pop	Loc	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3												
		CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW			CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW			CSL	SE	SC	CI	SIN	JAL	MICH	GRO	OAX	PAN	CR	COL	ECU	HAW
1	CSL	*	0.82	0.79	0.82	0.76	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.98	0.82	0.76	1	CSL	*	0.82	0.82	0.85	0.85	0.90	0.85	0.62	0.85	0.82	0.62	0.83	0.82	0.62	1	CSL	*	0.82	0.82	0.85	0.85	0.90	0.85	0.62	0.85	0.82	0.62	0.83	0.82	0.62
2	SE	0.24	*	0.76	0.76	0.66	0.82	0.82	0.76	0.80	0.82	0.73	0.76	0.81	0.76	2	SE	0.09	*	0.82	0.64	0.62	0.85	0.91	0.82	0.82	1.00	0.82	0.82	0.66	0.82	2	SE	0.09	*	0.82	0.64	0.62	0.85	0.91	0.82	0.82	1.00	0.82	0.82	0.66	0.82
2	SC	0.14	0.06	*	1.00	0.82	0.94	0.82	0.82	1.00	0.94	0.94	0.76	0.86	0.82	2	SC	-0.01	0.02	*	0.82	0.82	0.82	0.95	0.85	0.82	0.93	0.82	0.95	0.85	0.82	2	SC	-0.01	0.02	*	0.82	0.82	0.82	0.95	0.85	0.82	0.93	0.82	0.95	0.85	0.82
2	CI	0.15	0.21	-0.04	*	0.82	0.82	0.76	0.76	0.99	0.93	0.82	0.66	0.79	0.94	2	CI	-0.08	0.16	-0.18	*	0.82	0.82	1.00	0.82	0.82	0.82	0.70	0.85	0.94	0.64	2	CI	-0.08	0.16	-0.18	*	0.82	0.82	1.00	0.82	0.82	0.82	0.70	0.85	0.94	0.64
2	SIN	0.23	0.44	0.08	0.45	*	0.82	0.76	0.93	1.00	0.82	0.76	0.76	0.82	0.76	2	SIN	0.09	0.49	0.03	0.45	*	0.65	0.82	0.62	0.82	0.70	0.62	0.82	0.82	0.62	2	SIN	0.09	0.49	0.03	0.45	*	0.65	0.82	0.62	0.82	0.70	0.62	0.82	0.82	0.62
2	JAL	0.14	0.04	0.03	0.12	0.43	*	0.82	0.76	0.86	0.91	0.82	0.82	0.82	0.82	2	JAL	-0.06	-0.04	-0.04	0.03	0.44	*	0.91	0.82	0.82	0.94	0.82	0.91	0.82	0.64	2	JAL	-0.06	-0.04	-0.04	0.03	0.44	*	0.91	0.82	0.82	0.94	0.82	0.91	0.82	0.64
2	MICH	0.14	0.03	-0.07	0.07	0.44	0.07	*	0.79	0.82	0.79	0.76	0.82	0.81	0.76	2	MICH	-0.11	-0.07	-0.24	-0.04	0.42	-0.04	*	0.96	0.85	1.00	0.85	0.95	0.84	0.84	2	MICH	-0.11	-0.07	-0.24	-0.04	0.42	-0.04	*	0.96	0.85	1.00	0.85	0.95	0.84	0.84
2	GRO	0.30	0.07	0.02	0.07	0.46	0.09	0.01	*	0.84	0.76	0.66	0.76	0.79	0.76	2	GRO	0.17	0.02	-0.03	-0.01	0.51	0.02	-0.09	*	0.95	0.97	0.82	0.82	0.82	0.85	2	GRO	0.17	0.02	-0.03	-0.01	0.51	0.02	-0.09	*	0.95	0.97	0.82	0.82	0.82	0.85
2	OAX	0.16	0.06	-0.04	0.19	0.64	0.15	0.04	-0.03	*	0.86	0.82	0.82	1.00	1.00	2	OAX	-0.07	-0.01	-0.18	0.11	0.64	0.07	-0.10	-0.13	*	0.94	0.82	0.82	0.82	0.96	2	OAX	-0.07	-0.01	-0.18	0.11	0.64	0.07	-0.10	-0.13	*	0.94	0.82	0.82	0.82	0.96
2	PAN	0.20	-0.03	0.00	0.07	0.27	-0.03	-0.03	-0.01	-0.01	*	0.82	0.82	0.82	0.82	2	PAN	0.05	-0.11	-0.07	-0.02	0.27	-0.13	-0.16	-0.08	-0.13	*	0.85	1.00	0.85	0.96	2	PAN	0.05	-0.11	-0.07	-0.02	0.27	-0.13	-0.16	-0.08	-0.13	*	0.85	1.00	0.85	0.96
2	CR	0.33	0.05	0.04	0.12	0.46	0.11	0.04	0.03	0.05	0.02	*	0.66	0.76	0.82	2	CR	0.18	0.01	0.00	0.07	0.53	0.05	-0.04	0.00	-0.01	-0.04	*	0.70	0.64	0.64	2	CR	0.18	0.01	0.00	0.07	0.53	0.05	-0.04	0.00	-0.01	-0.04	*	0.70	0.64	0.64
2	COL	-0.03	0.08	-0.03	0.00	0.07	0.03	-0.02	0.09	0.00	0.03	0.11	*	0.79	0.76	2	COL	-0.36	0.00	-0.14	-0.19	-0.04	-0.09	-0.22	0.01	-0.18	-0.07	0.04	*	0.85	0.82	2	COL	-0.36	0.00	-0.14	-0.19	-0.04	-0.09	-0.22	0.01	-0.18	-0.07	0.04	*	0.85	0.82
2	ECU	0.21	0.20	-0.01	-0.03	0.28	0.10	0.08	0.13	0.21	0.05	0.17	0.04	*	0.76	2	ECU	0.06	0.15	-0.10	-0.17	0.25	0.01	-0.04	0.06	0.11	-0.04	0.12	-0.08	*	0.64	2	ECU	0.06	0.15	-0.10	-0.17	0.25	0.01	-0.04	0.06	0.11	-0.04	0.12	-0.08	*	0.64
3	HAW	0.30	0.07	0.02	0.22	0.49	0.17	0.06	0.02	-0.08	0.00	0.09	0.08	0.21	*	3	HAW	0.17	0.03	-0.02	0.18	0.55	0.12	-0.02	-0.02	-0.16	-0.06	0.07	0.00	0.16	*	3	HAW	0.17	0.03	-0.02	0.18	0.55	0.12	-0.02	-0.02	-0.16	-0.06	0.07	0.00	0.16	*

**Anexo M.** Valores medios de TSS y ROC para cada algoritmo de modelos de distribución potencial (MDP) ejecutado en el paquete *biomod2*. En negrita se representan los mejores rendimientos de los algoritmos.

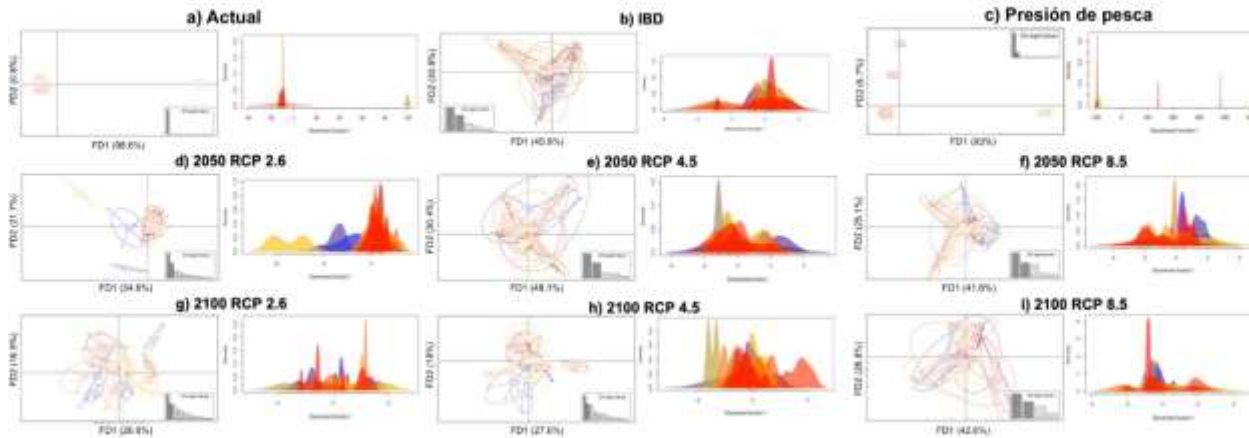
Algoritmo	TSS (min-máx)	ROC (min-máx)
<b>ANN</b>	<b>0.816 (0.568-0.924)</b>	<b>0.934 (0.745-0.987)</b>
CTA	0.784 (0.62-0.933)	0.890 (0.81-0.976)
FDA	0.781 (0.643-0.934)	0.930 (0.858-0.992)
GAM	0.656 (0.47-0.869)	0.827 (0.734-0.934)
<b>GBM</b>	<b>0.843 (0.696-0.983)</b>	<b>0.958 (0.895-0.995)</b>
<b>GLM</b>	<b>0.817 (0.59-0.947)</b>	<b>0.939 (0.833-0.983)</b>
MARS	0.772 (0.582-0.901)	0.903 (0.801-0.982)
MAXENT.Phillips	0.579 (0.431-0.754)	0.790 (0.716-0.877)
MAXENT.Phillips.2	0.795 (0.612-0.901)	0.943 (0.842-0.985)
<b>RF</b>	<b>0.845 (0.686-0.983)</b>	<b>0.959 (0.916-0.997)</b>
SRE	0.268 (0.054-0.491)	0.634 (0.527-0.746)



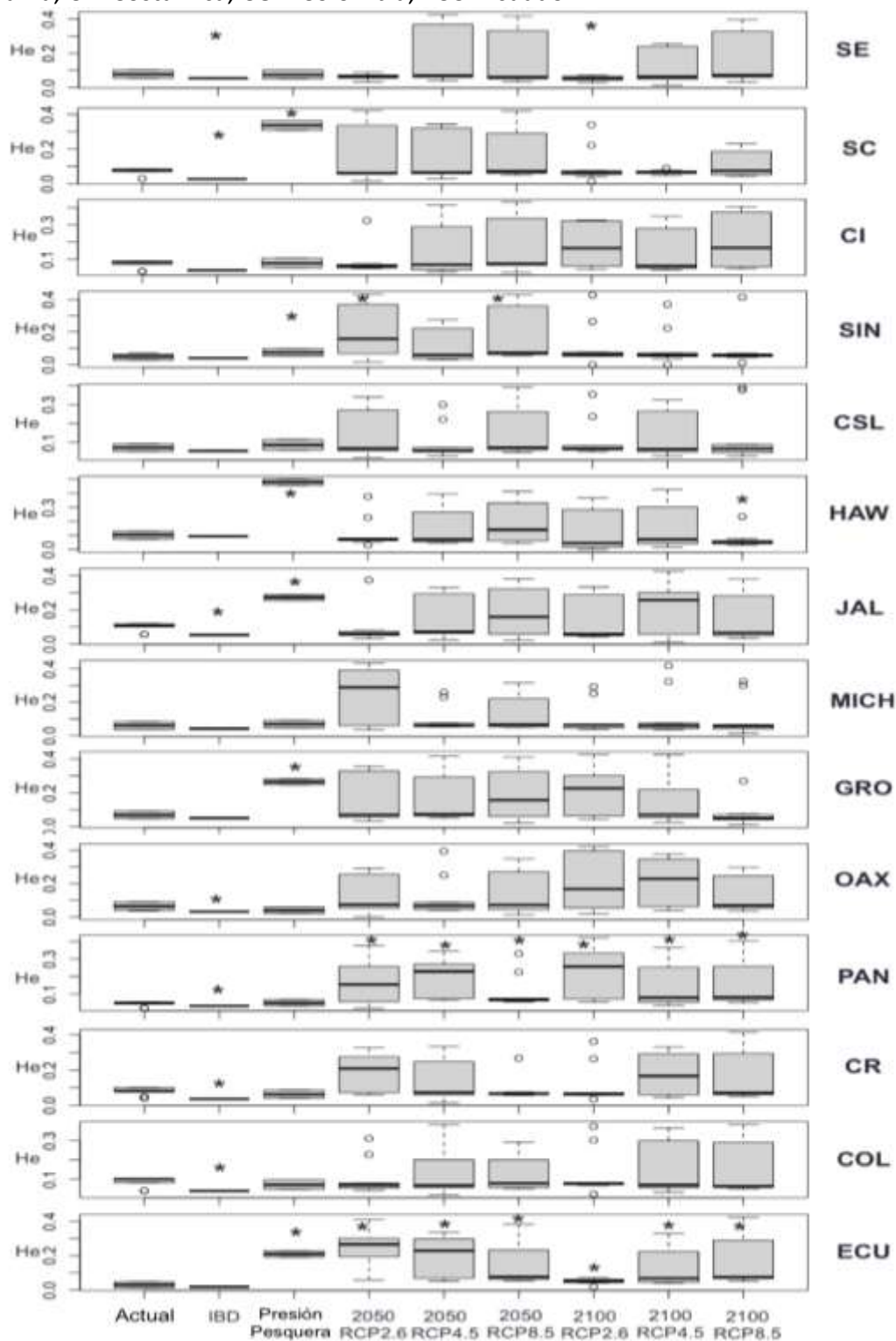
**Anexo N.** Modelos de distribución espacial que representan la idoneidad del hábitat (gradiente de color morado) de *Seriola rivoliana* en el Océano Pacífico para la actualidad (a) y los años 2050 (b, d, f) y 2100 (c, e, g) bajo diferentes escenarios de cambio climático: modelo optimista RCP 2.6 (b y c), modelo estabilizador RCP4.5 (d, e) y modelo pesimista RCP8.5 (f y g).



**Anexo Ñ.** Diagramas de dispersión que muestran los grupos genéticos identificados por el análisis discriminante de componentes principales (ADCP) para datos empíricos (escenario actual, a) y resultados demogenéticos simulados en CDMETAPOP bajo los escenarios de aislamiento por distancia (IBD, b), presión de pesca (c), proyecciones para los años 2050 (d, e, f) y 2100 (g, h, i) bajo diferentes escenarios de cambio climático: modelo optimista RCP2.6 (d, g), modelo estabilizador RCP4.5 (e, h) y modelo pesimista RCP8.5 (f, i). Izquierda: gráfico de las 2 primeras funciones discriminantes principales (FD), derecha: gráfico de la primera FD.



**Anexo O.** Cambios en la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ) en diferentes escenarios simulados en CDMETAPOP en cada parche del Océano Pacífico. El \* indica la diferencia significativa de  $H_e$  respecto a los valores actuales. SE: San Evaristo, SC: San Carlos, CI: Isla Cerralvo, SIN: Sinaloa, CSL: Cabo San Lucas, HAW: Hawái, Jal: Jalisco, MICH: Michoacán, GRO: Guerrero, OAX: Oaxaca, PAN: Panamá, CR: Costa Rica, COL: Colombia, ECU: Ecuador.



**Anexo P.** Prueba de Mantel (valores de correlación  $R^2$  por debajo de la diagonal) y significación estadística (por encima de la diagonal) entre los valores de G"ST obtenidos en cada escenario modelado: actual (datos empíricos), aislamiento por distancia (IBD), proyecciones de cambio climático (modelo optimista RCP2.6, modelo estabilizador RCP4.5 y modelo pesimista RCP8.5) para los años 2050 y 2100. En rojo se muestran los valores significativos

<b>Mantel test</b>									
	Actual	IBD	Presión pesquera	2050 RCP2.6	2050 RCP4.5	2050 RCP8.5	2100 RCP2.6	2100 RCP4.5	2100 RCP8.5
Actual	*	0.37	<b>0.03</b>	0.39	0.13	0.14	0.18	0.36	0.36
IBD	-0.10	*	0.37	0.19	0.088	0.40	0.24	0.39	0.13
Presión pesquera	<b>0.79</b>	-0.11	*	0.41	0.28	0.28	0.39	0.42	0.29
2050 RCP2.6	-0.07	-0.21	0.05	*	0.21	0.12	0.15	0.37	<b>0.03</b>
2050 RCP4.5	-0.20	-0.20	0.12	0.13	*	0.13	0.26	0.10	0.31
2050 RCP8.5	0.16	-0.05	0.07	-0.16	0.14	*	0.30	0.45	0.18
2100 RCP2.6	0.16	0.09	0.02	0.17	-0.12	-0.07	*	0.13	<b>0.03</b>
2100 RCP4.5	0.08	0.06	-0.02	0.06	-0.20	0.02	0.14	*	0.46
2100 RCP8.5	0.05	0.13	0.07	<b>-0.33</b>	0.06	0.12	<b>-0.26</b>	0.04	*

**Anexo Q.** Intervalos de confianza (IC) del tiempo en generaciones y años (suponiendo 4 años como tiempo generacional) para cada evento de divergencia en el mejor modelo (modelo 8) simulado en el programa FSC2.

Eventos	Descripción	Tiempo	
		Generaciones (IC 95%)	Años (IC 95%)
1	Divergencia de especies de distribución templada de las de distribución tropical	4,938,495 (4,938,147-5,033,174)	19,753,980 (19,752,588-23,132,696)
2	Divergencia de <i>S. lalandi</i>	3,249,700 (3,329,253-3,170,147)	12,998,800 (13,317,012-12,680,588)
3	Divergencia de <i>S. rivoliana</i>	2,499,854 (2,499,854-2,499,854)	9,999,416 (9,999,416-9,999,416)
4	Divergencia de <i>S. dumerili</i>	2,257,356 (2,256,419-2,258,292)	9,029,424 (9,025,676-9,033,168)
5	Divergencia de la población con distribución en el Pacífico Central (CPA) de <i>S. rivoliana</i>	1,485,384 (1,484,439-1,486,329)	5,941,536 (5,937,756-5,945,316)
6	Divergencia de las poblaciones de <i>S. rivoliana</i> del Atlántico del Pacífico Oriental (BCS, EPA)	840,283 (839,335-841,231)	3,361,132 (3,357,340-3,364,924)
7	Divergencia poblacional intra-oceánica de <i>S. rivoliana</i> en el Pacífico Oriental (BCS-EPA)	24 (15-139)	96 (60-556)
8	Contacto secundario población <i>S. rivoliana</i> CPA con <i>S. lalandi</i>	1,508,457 (673,554-1,516,735)	6,033,828 (2,694,216-6,066,940)
9	Migración antigua poblaciones ancestrales de Pacífico Oriental (BCS-EPA) con población ancestral del Atlántico (ATL)	850,156 (849,307-1,677,998)	3,400,624 (3,397,228-6,711,992)
10	Migración contemporánea entre poblaciones de <i>S. rivoliana</i> en el Pacífico Oriental (BCS y EPA)	10 (3-12)	40 (12-48)

**Anexo R. Distancias genéticas de Kimura 2 parámetros (K2P) y desviación estándar (SD) entre especies del género *Seriola* consultadas en BOLD.**

No. Secuencias y número de acceso BOLD		Especie	S. <i>riivoliana</i> K2P (±SD)
1	KX512706.1	<i>S. carpenteri</i>	0.122 (0.016)
70	MFLE067-12,SCFAC752-06,MXIII347-09,TZSAL350-13,TZSAN117-06,TZSAN118-06,TZSAN119-06,ANGBF17534-19,ANGBF17535-19,ANGBF17536-19,ANGBF17537-19,ANGBF17538-19,ANGBF17539-19,DSLAGE049-10,DSLAGE050-10,DSLAGE072-10,DSLAGE715-10,DSLAR414-08,DSLAR415-08,BIM065-13,BIM073-13,BIM723-19,CFCS024-08,CFCS042-08,CFCS258-08,CFCS259-08,CFCS260-08,CFCS261-08,CFCS262-08,DBMF782-10,DBMF783-10,DBMF784-10,DBMF785-10,DNATRO90-12,DNATR1460-13,DNATR1461-13,DNATR1462-13,DNATR1463-13,DNATR1464-13,DNATR1465-13,DNATR1466-13,DNATR1467-13,DNATR1468-13,DNATR1469-13,DNATR1470-13,DNATR1471-13,DNATR1472-13,DNATR1473-13,DNATR1474-13,DNATR1475-13,DNATR1476-13,DNATR1477-13,DNATR1478-13,DNATR1479-13,DSFSF133-09,DSFSF134-09,DSFSF135-09,DSFSF136-09,DSFSG343-10,GBMIN121583-17,GBMIN121584-17,FOAC493-05,FOAC494-05,FOAC495-05,GBMIN128605-17,GBMIN95829-17,GBMIN95833-17,GBMNA16860-19,GBMTG2537-16,FOAC496-05	<i>S. dumerili</i>	0.062 (0.010)
1	UKFBJ708-08	<i>S. fasciata</i>	0.122 (0.015)
4	FOAC497-05,FOAC498-05, FOAC499-05, AMS925-08	<i>S. hippos</i>	0.094 (0.014)
243	ANGBF17543-19,ANGBF17544-19,ANGBF17545-19,ANGBF17546-19,ANGBF17547-19,ANGBF17548-19,ANGBF17549-19,ANGBF17550-19,ANGBF17551-19,ANGBF17552-19,ANGBF17553-19,ANGBF17554-19,ANGBF17555-19,ANGBF17556-19,ANGBF17557-19,ANGBF17558-19,ANGBF17559-19,ANGBF17560-19,ANGBF17561-19,ANGBF17562-19,ANGBF17563-19,ANGBF17564-19,ANGBF17565-19,ANGBF17566-19,ANGBF17567-19,ANGBF17568-19,ANGBF17569-19,ANGBF17570-19,ANGBF17571-19,ANGBF17572-19,ANGBF17573-19,ANGBF17574-19,ANGBF17575-19,ANGBF17576-19,ANGBF17577-19,ANGBF17578-19,ANGBF17579-19,ANGBF17580-19,ANGBF17581-19,ANGBF17582-19,ANGBF17583-19,ANGBF17584-19,ANGBF17585-19,ANGBF17586-19,ANGBF17587-19,ANGBF17588-19,ANGBF17589-19,ANGBF17590-19,ANGBF17591-19,ANGBF17592-19,ANGBF17593-19,ANGBF17594-19,ANGBF17595-19,ANGBF17596-19,ANGBF17597-19,ANGBF17598-19,ANGBF17599-19,ANGBF17600-19,ANGBF17601-19,ANGBF17602-19,ANGBF17603-19,ANGBF17604-19,ANGBF17605-19,ANGBF17606-19,ANGBF17607-19,ANGBF17608-19,ANGBF17609-19,ANGBF17610-19,ANGBF17611-19,ANGBF17612-19,ANGBF17613-19,ANGBF17614-19,ANGBF17615-19,ANGBF17616-19,ANGBF17617-19,ANGBF17618-19,ANGBF17619-19,ANGBF17620-19,ANGBF17621-19,ANGBF17622-19,ANGBF17623-19,ANGBF17624-19,ANGBF17625-19,ANGBF17626-19,ANGBF17627-19,ANGBF17628-19,ANGBF17629-19,ANGBF17630-19,ANGBF17631-19,ANGBF17632-19,ANGBF17633-19,ANGBF17634-19,ANGBF17635-19,ANGBF17636-19,ANGBF17637-19,ANGBF17638-19,ANGBF17639-19,ANGBF17640-19,ANGBF17641-19,ANGBF17642-19,ANGBF17643-19,ANGBF17644-19,ANGBF17645-19,ANGBF17646-19,ANGBF17647-19,ANGBF17648-19,ANGBF17649-19,ANGBF17650-19,ANGBF17651-19,ANGBF17652-19,ANGBF17653-19,ANGBF17654-19,ANGBF17655-19,ANGBF17656-19,ANGBF17657-19,ANGBF17658-19,ANGBF17659-19,ANGBF17660-19,ANGBF17661-19,ANGBF17662-19,ANGBF17663-19,ANGBF17664-19,ANGBF17665-19,ANGBF17666-19,ANGBF17667-19,ANGBF17668-19,ANGBF17669-19,ANGBF17670-19,ANGBF17671-19,ANGBF17672-19,ANGBF17673-19,ANGBF17674-19,ANGBF17675-19,ANGBF17676-19,ANGBF17677-19,ANGBF17678-19,ANGBF17679-19,ANGBF17680-19,ANGBF17681-19,ANGBF17682-19,ANGBF17683-19,ANGBF17684-19,ANGBF17685-19,ANGBF17686-19,ANGBF17687-19,ANGBF17688-19,ANGBF2228-12,ANGBF4548-12,ANGBF4562-12,ANGBF4563-12,ANGBF55863-19,ANGBF56823-19,ANGBF7117-12,ANGBF7118-12,ANGBF7208-12,ANGBF7209-12,DSLAF540-08,DSLAF541-08,FMVIC382-08,FOAC479-05,FOAC480-05,FOAC481-05,FOAC482-05,FOAC483-05,FOAE248-06,GBGC1422-06,GBGC4136-08,GBMIN118506-17,GBMIN118507-17,GBMIN118508-17,GBMIN120013-17,GBMIN120014-17,GBMIN120015-17,GBMIN120016-17,GBMIN122615-17,GBMIN122616-17,GBMIN122617-17,GBMIN122618-17,GBMIN123283-17,GBMIN123284-17,GBMIN123285-17,GBMIN123286-17,GBMIN123287-17,GBMIN123288-17,GBMIN123289-17,GBMIN123290-17,GBMIN123291-17,GBMIN124863-17,GBMIN127328-17,GBMIN127329-17,GBMIN127330-17,GBMIN128204-17,GBMIN128205-17,GBMIN128206-17,GBMIN128207-17,GBMIN128208-17,GBMIN128209-17,GBMIN128210-17,GBMIN128211-17,GBMIN128212-17,GBMIN128213-17,GBMIN128214-17,GBMIN128215-17,GBMIN128216-17,GBMIN128217-17,GBMIN128218-17,GBMIN130224-17,GBMIN130225-17,GBMIN130226-17,GBMIN130227-17,GBMIN130228-17,GBMIN130229-17,GBMIN133156-17,GBMIN133157-17,GBMIN133158-17,GBMIN93811-17,GBMIN93812-17,GBMIN93813-17,GBMIN93814-17,GBMIN93815-17,GBMIN93816-17,GBMIN93817-17,GBMIN93818-17,GBMIN93819-17,GBMIN93820-17,GBMIN93821-17,GBMIN93822-17,GBMIN95350-17,GBMIN95351-17,GBMIN97868-17,GBMIN97869-17,GBMIN97870-17,GBMNA16859-19,GBMNA18700-19,GBMTG2536-16,HVDBF560-12,OCARH978-12,RFE304-05,TZSAL363-13,SDP331032-16,TZMSC070-05,TZMSC513-05,TZSAL034-04	<i>S. lalandi</i>	0.111 (0.014)
20	GBMIN119845-17,GBMIN119849-17,GBMIN119851-17,ANGBF56812-19,ANGBF17691-19,ANGBF55862-19,GBMIN124705-17,GBMIN130003-17,GBMIN130004-17,GBMNA14599-19,GBMTG2535-16,MOBIL1030-15,OCARH1114-12,OCARH1166-12,OCARH1218-12,OCARH1228-12,OCARH817-12,OCARH954-12,OCARH965-12,OCARH997-12	<i>S. quinqueredia</i> <i>ta</i>	0.113 (0.015)
10	ANGBF17695-19,ANGBF17696-19,ANGBF17697-19,ANGBF17698-19,MFSP490-10,MFSP491-10,MFSP556-10,MFSP557-10,MFSP558-10,UKFBJ485-08	<i>S. zonata</i>	0.121 (0.014)
Promedio			0.106

**Anexo S.** Distancia de Kimura 2-parámetros (K2P) (por debajo de la diagonal) y desviación estándar (SD, por encima de la diagonal) entre cuatro haplogrupos (ver Fig. 10) de *S. rivoliana*. La diagonal representa el promedio de distancia con otros haplogrupos.

	<b>O. Índico, Pacífico Central- Occidental</b>	<b>O. Índico, Pacífico Central-Occidental y Atlántico</b>	<b>Pacífico Oriental</b>	<b>Atlántic o</b>
<b>O. Índico, Pacífico Central-Occidental</b>	<b>0.008</b>	0.002	0.003	0.005
<b>O. Índico, Pacífico Central-Occidental y Atlántico</b>	0.005	<b>0.007</b>	0.002	0.004
<b>Pacífico Oriental</b>	0.007	0.005	<b>0.007</b>	0.004
<b>Atlántico</b>	0.013	0.012	0.010	<b>0.012</b>

**Anexo T.** Valores de salinidad (ppm) para el escenario actual y diferentes escenarios climáticos (RCP2.6: optimista, RCP4.5: estabilizador y RCP8.5: pesimista) para los años 2050 y 2100. El gradiente de color representa los valores de salinidad altos (rojo) y bajos (verde).

