

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Diversidad y flujo génico del pargo seda (*Lutjanus peru*) en la
costa Pacífica de Costa Rica, Panamá y Colombia, mediante
marcadores moleculares de microsatélite**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

José Luis Molina Quirós

Ensenada, Baja California, México
2022

Tesis defendida por

José Luis Molina Quirós

y aprobada por el siguiente Comité

Adrián Munguía Vega

Dr. Axayácatl Rocha Olivares
Codirector de tesis

Dr. Adrián Munguía Vega
Codirector de tesis

Miembros del comité

Dra. María Clara Arteaga Uribe

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera



Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dr. Pedro Negrete Regagnon
Director de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **José Luis Molina Quirós** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en el posgrado de Ecología Marina.

Diversidad y flujo génico del pargo seda (*Lutjanus peru*) en la costa Pacífica de Costa Rica, Panamá y Colombia, mediante marcadores moleculares de microsatélite

Resumen aprobado por:

Adrián Munguía Vega

Dr. Axayácatl Rocha Olivares
Codirector de tesis

Dr. Adrián Munguía Vega
Codirector de tesis

La costa del Pacífico de Costa Rica, Panamá, y Colombia (COPc-CRPC) se encuentra influenciada por varios sistemas de corrientes marinas regionales y locales, en conjunto con giros altamente dinámicos y estacionalmente cambiantes. Lo anterior, conforma una serie de factores ambientales involucrados en la dispersión o retención de huevos y larvas meroplanctónicas, así como en procesos de dispersión o migración en especies marinas. El pargo seda o huachinango (*Lutjanus peru*), es una especie costera (e insular) con una biología reproductiva altamente dependiente de ciertas condiciones ambientales que favorecen su estrategia reproductiva de *tipo-r*. Además, *L. peru* se constituye como una especie de un alto valor socio-económico a lo largo de su rango de distribución geográfica total. En ese contexto, el objetivo de esta investigación es determinar los patrones de flujo, y estructura génica para *L. peru* por medio de 13 marcadores moleculares de microsatélite. Para ello se analizó un total de 136 muestras de tejido mismas que provenían, mayoritariamente de pesquerías artesanales, recolectadas en distintos puntos del Pacífico costero de Costa Rica norte, Costa Rica sur, Coiba, golfo de Panamá, y Buenaventura (Colombia). Los valores de diversidad genética para todos los loci fueron altos ($H_0 = 0.820$), consistentes con otras investigaciones realizadas en *L. peru* a lo largo del Pacífico oriental tropical. No se encontró evidencia significativa de desequilibrio de ligamiento, ni de Hardy-Weinberg. Se detectó un déficit general de heterocigotos que sugiere la presencia del efecto Wahlund en la muestra de estudio, visible principalmente en la región de Coiba y el golfo de Panamá. Lo anterior se refrenda mediante el modelo de aislamiento por distancia encontrado, el cual fue significativo ($r = 0.6934$ $P = 0.037$), en un rango geográfico reducido (actual estudio ≈ 1600 Km) que concuerda con otras investigaciones realizados en el Pacífico oriental tropical. Mediante el análisis de estructuración genética se hallaron valores pequeños, pero significativos de estructuración poblacional ($F_{ST} = 0.027$, $P = 0.001$), mismos que concuerdan con las pruebas de asignación individual STRUCTURE y ADCP. Esto en conjunto con la evidencia sólida de flujo de genes contemporáneo e histórico indica la presencia de una estructura metapoblacional con dinámica fuente-sumidero influenciada principalmente por dinámica oceanográfica. Asimismo, con base en los resultados obtenidos (fuente-sumidero) se discute la importancia, y el impacto negativo que puede ocasionar el ignorar una estructura metapoblacional en las medidas de manejo de una especie de gran importancia socio-económica para la región como lo es *Lutjanus peru*.

Palabras clave: conectividad larval, corrientes marinas, flujo génico, *Lutjanus peru*, picos reproductivos.

Abstract of the thesis presented by **José Luis Molina Quirós** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Diversity and gene flow of silk snapper (*Lutjanus peru*) on the Pacific coast of Costa Rica, Panama and Colombia, using microsatellite molecular markers.

Abstract approved by:

Adrián Munguía Vega

PhD. Axayácatl Rocha Olivares
Thesis codirector

PhD. Adrián Munguía Vega
Thesis codirector

The Pacific coast of Costa Rica, Panama, and Colombia (COPc-CRPC) is influenced by several regional and local marine current systems, together with highly dynamic and seasonally changing gyres. This makes up a series of environmental factors involved in the dispersion or retention of meroplankton eggs and larvae, as well as in dispersal or migration processes in marine species. The silk snapper or red snapper (*Lutjanus peru*) is a coastal (and insular) species with a reproductive biology highly dependent on certain environmental conditions that favor its r-type reproductive strategy. In addition, *L. peru* is a species of high socio-economic value throughout its total geographic range. In this context, the objective of this research is to determine the flow patterns and gene structure for *L. peru* by means of 13 microsatellite molecular markers. For this purpose, a total of 136 tissue samples were analyzed, mostly from artisanal fisheries, collected in different points of the Pacific coast of northern Costa Rica, southern Costa Rica, Coiba, Gulf of Panama, and Buenaventura (Colombia). Genetic diversity values for all loci were high ($H_o = 0.820$), consistent with other research conducted on *L. peru* throughout the eastern tropical Pacific. No significant evidence of linkage disequilibrium or of departure from Hardy-Weinberg expectations were found. A general heterozygote deficit was detected suggesting the presence of the Wahlund effect in the study sample, present mainly in the Coiba region and the Gulf of Panama. The above is endorsed by the isolation by distance model found, which was significant ($r = 0.6934$; $p = 0.037$), in a reduced geographic range (current study ≈ 1600 km) that agrees with other research conducted in the tropical eastern Pacific. By genetic structuring analysis, small but significant values of population structuring ($F_{ST} = 0.027$, $p = 0.001$) were found, consistent with STRUCTURE and ADCP individual assignment tests. This together with the robust signatures of contemporary and historical gene flow reflect the presence of a metapopulation structure with source-sink dynamics influenced mainly by oceanographic dynamics that prime. Likewise, based on the results obtained (source-sink), we discuss the importance and the negative impact that can be caused by ignoring a metapopulation structure in the management measures of a species of great socio-economic importance for the region, such as *Lutjanus peru*.

Keywords: larval connectivity, marine currents, gene flow, *Lutjanus peru*, reproductive peaks.

Dedicatoria

A esa fuerza universal por estar en secreto junto a mí en cada momento.

A mis padres, héroes y motores de vida: José Luis Molina Valerín y Mitzy J. Quirós Ramírez.

Así como a mis hermanos: David y María.

¡Los amo!

“Una criatura puede contribuir a la riqueza total del cosmos con solo disfrutar de su vida, o contribuyendo al gozo de otros seres, o de las dos formas.”

-Alexander F. Skutch.

Agradecimientos

Haber acabado de escribir este trabajo de tesis no solo representa un enorme esfuerzo de mi parte, si no de muchas personas que realmente me han apoyado e impulsado a seguir adelante lo largo de mi camino a pesar de las desilusiones. Agradezco a quiénes de verdad se han desprendido de su tiempo, y paciencia para enseñarme y darme la oportunidad de crecer un poco más.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico mediante la beca 757237, misma que fue crucial para la realización de esta tesis.

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) el cual me brindó la oportunidad de realizar mis estudios de maestría en el posgrado de Ecología Marina.

Al coordinador del posgrado de Ecología Marina, Dr. Rafael Andrés Cabral-Tena, por apoyar y estar sumamente pendiente de nuestra generación.

Especialmente al Dr. Sebastián Hernández-Muñoz a quién agradezco enormemente las todas las oportunidades que me brindó para crecer de apoco, gracias haberme acogido y guiarme durante todos estos años e inclusive a la distancia. Gracias por estar siempre que lo necesité, y gracias por haberme apoyado e insistido en buscar nuevas experiencias fuera de mi tierra. Gracias por su enorme apoyo desde el Laboratorio de Biología Molecular (Universidad Veritas, Costa Rica) que abarcó desde la recolecta de múltiples muestras, así como la gestión de los permisos necesarios.

A la M. en C. Yehudi Rodríguez-Arriati coordinadora de la ONG *Shark Defenders*, Panamá. A quién, asimismo, agradezco su hospitalidad y gran ayuda en la recolecta de muestras, y su maratónica labor en el trámite de los permisos necesarios, cuando estuve por allá.

Al Dr. Mario Espinoza-Mendiola de Universidad de Costa Rica, por el invaluable soporte de muestras a través del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR).

Agradezco a mis codirectores de tesis, Dr. Axayácatl Rocha-Olivares y Dr. Adrián Munguía-Vega, por el apoyo recibido en este largo proceso. Asimismo, externo mi agradecimiento a la Dra. María Clara Arteaga-Uribe y el Dr. Luis Eduardo Calderón-Aguilera, por sus observaciones y valiosos comentarios para terminar de fortalecer el presente trabajo. A la M. en C. Ivonne Martínez, gracias toda su ayuda y guía para desenvolverme de la mejor manera en el laboratorio.

A mi papá y a mi mamá, gracias infinitas por estar siempre conmigo, por las conversaciones de larga duración proporcionales a la gran distancia que nos separaba. Gracias, por estar pendiente de cada buen y no tan buen acontecimiento. Gracias por su incondicional cariño y sacrificios que ayudaron a formar la persona que he podido construir hoy en día. ¡Gracias! ¡Los amo!

A Lucero, por estar siempre ahí, por las risas y motivaciones, por los buenos momentos, y por esos taquitos que extraño cada día más.

A los que comenzaron siendo compitas de curso pero que, con el tiempo se convirtieron en grandes amistades, mismos que espero poder llegar a visitar tarde o temprano en algún rinconcito de México, y probar la comida que me quedaron debiendo. Al Omar por sus muffins y pasteles donde las penas con pan son menos... y la tesis... también. A Monii, con quién aguantamos la peor parte de la pandemia lejos de casa, pero con muchos buenos ratos. A la Chío viajera, por las largas conversaciones acompañadas de buenas comilonas de platillos típicos, y otros no tanto. A Alita, gracias totales por todo tu valioso apoyo y solidaridad, pero aún no olvido la *asoleada*. A todos ustedes, ¡nos vemos pronto!

Gracias a mi México querido, gracias a su hermosa gente por abrirme las puertas de su tierra y dejarme formar parte de ustedes todo este tiempo. ¡Pura vida!

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	iii
Resumen en inglés.....	iv
Dedicatorias.....	v
Agradecimientos.....	vi
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas.....	xi
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes.....	1
1.1.1 Aspectos biológicos y reproductivos de <i>Lutjanus peru</i>	1
1.1.2 Importancia y desafíos del recurso pesquero.....	3
1.1.3 Estructura genética de <i>Lutjanus peru</i>	5
1.1.4 Conectividad poblacional: importancia de la dispersión larval.....	7
1.1.5 Zona de estudio: forzamientos ambientales de la conectividad biológica.....	9
1.1.6 Pregunta de investigación.....	12
1.2 Justificación.....	13
1.3 Hipótesis.....	14
1.4 Objetivos.....	14
1.4.1 Objetivo general.....	14
1.4.2 Objetivos específicos.....	15
Capítulo 2. Metodología.....	16
2.1 Colecta de muestras y extracción de ADN.....	16
2.2 Reacción en cadena de polimerasa (PCR) y genotificación de microsatélites.....	17
2.3 Análisis bioinformáticos.....	19
2.3.1 Diversidad genética.....	19
2.3.2 Estructura poblacional y flujo génico.....	19
Capítulo 3. Resultados.....	22
3.1 Diversidad genética.....	22
3.2 Estructura poblacional y flujo génico.....	23
Capítulo 4. Discusión.....	29
4.1 Implicaciones de su gestión.....	35

Capítulo 5. Conclusiones.....	38
Literatura citada.....	39
Anexos.....	54

Lista de figuras

Figura	Página	
1	Caracterización general del ciclo biológico de <i>Lutjanus peru</i> (Drass <i>et al.</i> , 2000; Rocha-Olivares y Sandoval-Castillo, 2003; Robertson y Allen, 2015; Vega <i>et al.</i> , 2015; Vega <i>et al.</i> , 2016a).....	1
2	I). Gradientes que puede llegar a presentar la estructura de una población a nivel espacio-temporal según el flujo de individuos: 1) panmíctica, 2) metapoblación, y 3) aisladas. II). Distintos modelos de metapoblaciones: a) modelo clásico de Levins, b) isla-continente, c) poblaciones en parches, d) metapoblaciones en no equilibrio, y e) metapoblación con características combinadas de las anteriores. Los óvalos en color negro denotan hábitats ocupados (fuentes), mientras que los óvalos blancos no los están (sumideros), y las flechas indican movimientos de dispersión (tomado de Harrison y Hasting, 1996; Sánchez-Rojas y Gallina, 2007; y Maciel-Mata <i>et al.</i> , 2015).....	9
3	Cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica, Panamá y Colombia (COPc-CRPC). Provincias oceánicas (cuadros azules): CAMR= provincia de la costa de Centro América; PNEC = provincia de la corriente del pacífico norecuatorial; HUMB = provincia de la corriente costera de Humbolt; PEQD = provincia de la divergencia ecuatorial. Sistemas de afloramiento más importantes (círculos blancos). Sistema de corrientes marinas superficiales (flechas): CCM = corriente costera mexicana; CCCR = corriente costera de Costa Rica; CCNE = contracorriente norecuatorial; CPA = corriente de Panamá; CCL = corriente colombiana; CCCH = corriente costera del Chocó; CCSE = contracorriente sur-ecuatorial; CCPE = corriente costera peruana. Eventos estacionales: DTCR = Domo térmico de Costa Rica, GEP = giro de la bahía de Panamá (Robertson y Craimer, 2009; Robertson y Allen, 2015; Sandoval-Huerta <i>et al.</i> , 2019).....	11
4	Año típico de eventos oceanográficos locales en época fría-seca, y época húmeda-calurosa. Los recuadros coloreados indican los meses en que las corrientes marinas y los giros son más intensos. Mientras que a través del símbolo ●— se indica la permanencia de las corrientes marinas y los giros durante todo el año, pero en una menor intensidad. Asimismo, se señala la dirección en que se desplaza cada corriente marina, por ejemplo: noroeste (N), sureste (SE), y sur (S) (Chelton <i>et al.</i> , 2000; Fiedler, 2002a; Kessler, 2002; Rodríguez-Rubio <i>et al.</i> , 2003; Fiedler y Taller, 2006; Gonzalez y D’Croze, 2007; TNC, 2008; ARAP, 2010; Robertson y Allen, 2015).....	12
5	Año típico de picos máximos reproductivos de <i>Lutjanus peru</i> en la COPc-CRPC durante la época fría-seca, y época húmeda-calurosa. El dibujo de <i>Lutjanus peru</i> en color verde indica procesos de desove en presencia de corrientes marinas que dispersan huevos y larvas. Mientras que <i>L. peru</i> en color rojo indica procesos de desove, en presencia de sistemas de giros que tienden a retener huevos y larvas (Rojas, 1997; Barreto y Borda, 2008; Vega <i>et al.</i> , 2016a; Pacheco-Rovira <i>et al.</i> , 2021).....	13
6	Ubicación geográfica y regionalización de los puntos de muestreo. Costa Rica: 1). Región Costa Rica norte (El Jobo, Isla Muñeco, Cuajiniquíl, Playas del Coco, Bejuco, Tambor y Paquera; n = 28) y 2). Región Costa Rica sur (Ojochal, golfo Dulce, Pavones y Pilón; n = 24). Panamá: 3). Región golfo de Chiriquí (Coiba; n = 16) y 4). Región	

	golfo de Panamá (Pedregal y puerto Panamá; n = 44). Colombia: 5). Región Buenaventura (n = 24).....	17
7	Aislamiento por distancia a partir de la prueba Mantel. Los diamantes azules representan las comparaciones pareadas entre los sitios de muestreo a lo largo de la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica (CRN-CRS), Panamá (COI-GPNA), y Colombia (BVCOL).....	24
8	Análisis de estructura poblacional a partir de genotipos de microsatélite en 136 individuos de <i>Lutjanus peru</i> en cinco regiones de muestreo en la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica (CRN-CRS), Panamá (COI-GPNA), y Colombia (BVCOL). A). Conglomerados genéticos agrupados en particiones óptimas, así como un segundo, tercer y cuarto grupo subóptimo (K = 2, 4 y 5; respectivamente) según la clasificación bayesiana STRUCTURE. Cada línea vertical representa a un individuo que está dividido hasta en tres colores, según el número de K clusters. Asimismo, los colores en cada individuo representan la proporción estimada de pertenencia a cada cluster. La línea de tiempo dada en años corresponde a las fechas de recolecta de tejido para su análisis (ver Tabla 6). B). Diagrama ADCP de los componentes primero y segundo de los genotipos de microsatélites nucleares.....	25
9	Migración direccional relativa (mD) para cinco poblaciones de <i>Lutjanus peru</i> , a partir del flujo génico contemporáneo calculado a partir de 13 microsatélites con la función diveMigrate. Las flechas representan el número relativo de migrantes y la dirección estimada del flujo genético en la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica norte (CRN), Costa Rica sur (CRS), Coiba (COI), golfo de Panamá (GPNA), y Buenaventura (BVCOL). Dirección y magnitud del flujo de genes indicada con colores: celeste-morado denotan un flujo de individuos alto (fuente), y las flechas grises denotan movimiento de individuos bajo (sumidero). Los umbrales de filtrado fueron mD >0,20 (A), >0,50 (B) y >0,60 (C).....	27
10	Tasas de migración del pargo seda (<i>Lutjanus peru</i>) en la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica, Panamá y Colombia de acuerdo con el escenario de flujo de genes más probable (modelo completo #1). Las flechas indican las tasas de movimiento neto desde el sitio de origen hasta el sitio receptor, como se muestra en detalle en la tabla 8.....	28
11	Gráfico de Evanno <i>et al.</i> , (2005) para detectar el número de grupos K que mejor se ajusta a los datos.....	54
12	A). Algunos índices de diversidad genética para cada ubicación geográfica en evaluación, donde se resaltan: Pedregal y puerto de Panamá, regiones que conformaban el golfo de Panamá. Esto con el fin de verificar un efecto de temporalidad de las muestras recolectadas. B). Análisis de estructura poblacional a partir de genotipos de microsatélite en 136 individuos de <i>Lutjanus peru</i> en seis sitios de donde se resaltan: Pedregal y puerto de Panamá, con el fin de observar la asignación de individuos bajo esta nueva regionalización. Con conglomerados genéticos agrupados en particiones óptimas (K = 3) según la clasificación bayesiana STRUCTURE. La línea de tiempo dada en años corresponde a las fechas de recolecta de tejido para su análisis (ver Tabla 6 para más detalles).....	55
13	Curvas de rarefacción a partir del promedio de número de alelos por locus para cada población (PopGenKit en R v3.6.1; Rioux, 2011).....	56

Lista de tablas

Tabla	Página	
1	Lista de secuencias de los microsatélites seleccionados para análisis (F: forward; R: reverse). Los datos de tamaño (pb) para <i>Lupe</i> se tomaron de Paz-García et al. (2017), <i>Lgutt</i> se tomaron de Perez-Enriquez et al. (2020), y <i>Hogu</i> se extrajeron de Reguera-Rouzaud et al. (2021), respectivamente.....	18
2	Índices de diversidad genética para cada ubicación geográfica en evaluación: Costa Rica norte y sur; Coiba, y golfo de Panamá, y Buenaventura. Número de muestras (n) y alelos (Na), riqueza alélica (R_{a16}), heterocigosidad observada (H_o), heterocigosidad esperada (H_e), coeficiente de endogamia (F_{IS}), alelos privados (Ap), y riqueza de alelos privados (Rap).....	23
3	Análisis de varianza molecular (AMOVA) de 13 microsatélites para <i>Lutjanus peru</i> a lo largo de la cuenca oceánica que conforma el Pacífico costero de Costa Rica, Panamá, y Colombia (COPC-CRPC). Grados de libertad (g.l), suma de cuadrados (SC), componentes de variación (CV), F-estadísticos: índice de fijación (F_{ST}), coeficiente de endogamia (F_{IS}) y coeficiente de consanguinidad total (F_{IT}). Valores significativos de p ($= 0.001$) en negrita.....	24
4	Comparaciones pareadas F_{ST} para <i>Lutjanus peru</i> . Por debajo de la diagonal valores F_{ST} por sobre la diagonal valores de p de la prueba exacta G. Los valores con p significativa ($= 0.001$) se muestran en negrita, tras la corrección Holm-Bonferroni (< 0.0039).....	24
5	Factores de Bayes logarítmicos naturales y probabilidades marginales logarítmicas para cada modelo de flujo genético estimados con MIGRATE-n, utilizando genotipos multilocus para cinco poblaciones y 13 marcadores de microsatélite en <i>Lutjanus peru</i>	27
6	Sitios geográficos en la costa Pacífica de Costa Rica, Panamá y Colombia, tamaño de muestra, año de recolecta, y el rango de longitud total (cm) para organismos de <i>Lutjanus peru</i>	57
7	Codificación de los cinco modelos en relación flujo génico entre sitios de muestreo, realizado en MIGRATE-n. El asterisco (*) implica flujo genético entre sitios, mientras que cero (0) implica que no hay flujo génico entre sitios. Las especificaciones de cada modelo se detallan en la sección: 2.3.2 Estructura poblacional y flujo génico.....	58
8	Índices de diversidad genética para cada uno de los 13 microsatélites. El tamaño de muestra para cada loci fue de 136 individuos, número de alelos (Na), riqueza alélica (Ra), heterocigosidad observada (H_o), heterocigosidad esperada (H_e), coeficiente de endogamia (F_{IS}), valores de equilibrio Hardy-Weinberg (EHW), alelos privados (Ap), y riqueza de alelos privados (Rap).....	59

- 9 Número de migrantes para los 13 loci. Θ es el tamaño efectivo de la población a escala de mutación para las poblaciones receptoras y m la tasa de migración a escala de mutación. También se proporcionó el número de migrantes que entran (Nm_{in}) y salen (Nm_{out}) en cada sitio, así como su diferencia ($Nm_{out} - Nm_{in}$) que define el papel de cada sitio como fuente neta (valores positivos) o como sumidero neto (valores negativos). Codificación de las regiones: Costa Rica norte (CRN), Costa Rica sur (CRS), Coiba, golfo de Panamá (GPNA) y Buenaventura (BVCOL)..... 60

Capítulo 1. Introducción

1.1 Antecedentes

1.1.1 Aspectos biológicos y reproductivos de *Lutjanus peru*

Lutjanus peru se distribuye a lo largo del Pacífico oriental tropical (POT) desde México hasta el norte de Perú, incluyendo las islas Revillagigedo y Malpelo. *L. peru* es una de las nueve especies de pargo (Lutjanidae) del género *Lutjanus* endémicas del POT (Bussing y López, 1994; Robertson y Allen, 2015; Garcés, 2021). *L. peru* se considera como una especie estuario-independiente ya que no depende de estos hábitats como áreas de crianza. Por lo que el asentamiento de sus larvas se da principalmente en hábitats con fondos rocosos someros y suaves (arenosos, lodosos y manglar). Posteriormente, al alcanzar su etapa juvenil ($\approx 15\text{-}33$ cm) y subadulto ($\approx 25\text{-}39$ cm), se restringen a profundidades entre 20 y 40 metros (m). Luego, entre ≈ 3 a 5 años, realizan una migración ontogénica hacia fondos rocosos más profundos (80 m), y así reclutarse a la población adulta. Una vez como adultos, los hábitats predilectos para su proceso reproductivo se dan sobre promontorios rocosos someros en presencia de corrientes marinas fuertes (≈ 0.37 Km/h) (ver Fig. 1) (Martínez-Andrade, 2003; Vega *et al.*, 2015; Robertson y Allen, 2015; Vega *et al.*, 2016a).

Lutjanus peru un importante mesodepredador ictiófago, aunque también es considerado oportunista (Polovina y Ralston, 1987; Santamaría-Miranda *et al.*, 2003; Gallardo-Cabello *et al.*, 2010). Es una especie gonocórica de crecimiento lento, y alométrico que puede llegar a alcanzar tallas de entre 95 a 99 cm de longitud total (LT) (Rocha-Olivares, 1998; Robertson y Allen, 2015). Son estrategias reproductivas de *tipo-r*, aspecto estrechamente relacionado a desoves masivos (Pianka, 1970; Choat, 2012; Vega *et al.*, 2016a).

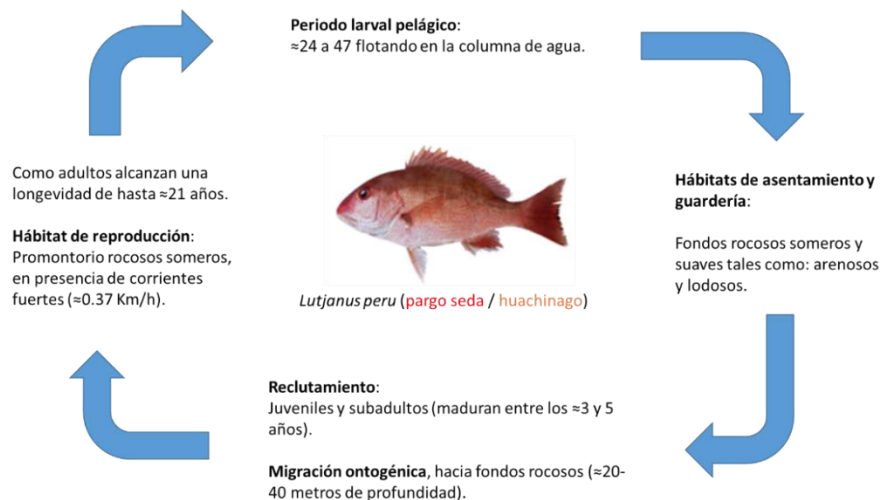


Figura 1. Caracterización general del ciclo biológico de *Lutjanus peru* (Drass *et al.*, 2000; Rocha-Olivares y Sandoval-Castillo, 2003; Robertson y Allen, 2015; Vega *et al.*, 2015; Vega *et al.*, 2016a).

La biología reproductiva de *L. peru* es altamente dependiente de ciertas condiciones ambientales, tales como temperatura superficial del agua, salinidad, fotoperiodos, velocidad y dirección de las corrientes marinas, así como la presencia o ausencia de precipitación (Santamaría-Miranda *et al.*, 2003; Estrada *et al.*, 2015). Condiciones que son moderadoras de la ocurrencia de sus picos máximos reproductivos, así como sus procesos de dispersión larval a lo largo de su rango de distribución geográfica (Domeier, 2011; Vega *et al.*, 2016a; Hernández-Álvarez *et al.*, 2019). Por ejemplo, en el Pacífico mexicano, debido a su amplia extensión costera, la ocurrencia de dichos eventos reproductivos puede variar notoriamente según su ubicación geográfica. En Colima, se registran picos máximos reproductivos en julio y noviembre, aunado a otro prolongado pulso que abarca de enero a abril (Cruz-Romero *et al.*, 1991); en bahía La Paz, ocurrieron en mayo y septiembre (Rocha-Olivares y Gómez-Muñoz, 1993); en Guerrero, los pulsos variaron entre años: en 1993 sucedieron en marzo y agosto-septiembre, mientras que para el año 1994 se reportaron entre abril-mayo, julio-agosto y noviembre (Santamaría-Miranda *et al.*, 2003); y finalmente para Michoacán, estos máximos se reportaron en febrero y agosto (Gallardo-Cabello *et al.*, 2010). En dos localidades de Centroamérica, como en el caso de Costa Rica sus picos máximos suceden en el mes de mayo, y en septiembre y octubre; y Panamá tiene sus picos en mayo, junio, julio y noviembre, con otro máximo de sumo contraste de febrero a marzo (Rojas, 1997; Vega *et al.*, 2016a; Pacheco-Rovira *et al.*, 2021). Mientras que hacia el sur, en Colombia, ocurren en julio y octubre (Rojas, 2007; Barreto y Borda, 2008). Tanto para Costa Rica, Panamá, y Colombia los procesos reproductivos coinciden con la época húmeda-calurosa o lluviosa (Pacheco-Rovira *et al.*, 2021). Sin embargo, recientemente, en el Parque Nacional Coiba en Panamá, se documentó por vez primera un desove masivo con importantes agregaciones de individuos adultos durante la época frías-seca (*ver* Vega *et al.*, 2016a). Información que contrasta fuertemente con la estacionalidad de los eventos reproductivos mencionados anteriormente.

Posteriormente, existe una siguiente fase denominada reclutamiento, definido como la incorporación de un organismo hacia un periodo de vida específico dentro de su ciclo de vida en su respectiva población (Sale, 1980; Pile *et al.*, 1996; Hixon y Webster, 2006). Este proceso influirá directamente en la magnitud, estructura de edades y la capacidad de resiliencia de una población a lo largo de un tiempo definido (Syms y Jones, 2000). El nivel de reclutamiento depende de ciertos factores, tales como la temperatura superficial del agua, corrientes marinas, tipo de hábitat, disponibilidad de alimento, y efecto de población abierta (con eventos de emigración e inmigración) o cerrada (sin eventos de emigración, ni inmigración) (Pile *et al.*, 1996; McIlwain, 2002; Morato *et al.*, 2003).

El proceso de reclutamiento ha sido utilizado como un importante factor de control de las poblaciones en muchas especies de peces, ya que brinda la posibilidad de realizar estimaciones de

mortalidad, épocas reproductivas y distribución geográfica de las especies (English *et al.*, 1997; Macpherson *et al.*, 2000). Sin embargo, la información disponible para *L. peru* en la cuenca oceánica que conforma el Pacífico costero de Costa Rica, Panamá, y Colombia (COPc-CRPC) se encuentra limitada a unos pocos estudios. Por ejemplo, Gutiérrez-Vargas, (1990) al noroeste del Pacífico costarricense, reporta eventos de reclutamiento que se prolongaron durante todo el año, con picos máximos en marzo y junio. Chiappa *et al.*, (2004) en la costa de Guerrero, México, reporta un proceso de reclutamiento constante los primeros nueve meses del año, con un primer pico máximo en marzo, y otro en mayo; y finalmente en Colombia, el patrón que impera va de marzo a mayo, y noviembre (Barreto y Borda, 2008).

1.1.2 Importancia y desafíos del recurso pesquero

Además de su importancia a nivel trófico en los ecosistemas costeros, *L. peru* es de suma importancia a nivel socio-económico a lo largo de todo su rango geográfico (Pérez-España, 2003; Guzmán-Mora y Molina-Ureña, 2008; Villalobos-Rojas *et al.*, 2014; Pacheco-Rovira *et al.*, 2021). Especialmente porque provee una fuente de alimento, así como ingresos económicos para una gran cantidad de familias de pescadores artesales, quienes extraen el recurso por medio de artes de pesca tales como trasmallo, cuerda de mano, y palangre de fondo (Ross-Salazar, 2014). A pesar de ello, la estadística pesquera adoptada para esta especie de pargo no ha sido la más adecuada, impidiendo el conocimiento detallado de sus capturas totales a través de los años (Pacheco-Rovira *et al.*, 2021). Ya que, en muchas ocasiones los registros de descargas según Villalobos-Rojas *et al.* (2014) no incluyen el esfuerzo pesquero de las flotas, por lo que las tendencias encontradas podrían reflejar variaciones en el esfuerzo y el comportamiento de la flota, y no en la abundancia del recurso. Asimismo, es crucial que las descargas se registren a nivel de especie, y no por clases comerciales, lo que permitiría un mejor ordenamiento de los datos recabados.

No obstante, las estadísticas pesqueras a las cuales se puede acceder señalan que el volumen de descarga de *L. peru* por la flota artesanal ha disminuido de manera importante desde los años 90 (Villalobos-Rojas *et al.*, 2014; Pacheco-Rovira *et al.*, 2021). Por ejemplo, con base en la estadística pesquera de Costa Rica el año 1993, fue el año con la mayor descarga de recurso con $\approx 52\ 000$ toneladas métricas (TM) para posteriormente observar una caída paulatina en las capturas, donde el año 2009 cierra con no más de 10 000 TM del recurso (Villalobos-Rojas *et al.*, 2014). De igual manera, Panamá pasó de descargar 10 433 TM en 1999, a 2301 TM en 2013 (Pacheco-Rovira *et al.*, 2021). Dicha disminución del recurso pesquero se ha catalogado por varios autores como resultado de una

sobreexplotación, tal y como lo ha reportado Gutiérrez-Vargas, (1990) en Costa Rica, Barreto y Borda, (2009) y Díaz et al. (2011) en Colombia, y Vega et al. (2016a) en Panamá. Dicha sobreexplotación podría explicarse debido al alto precio que se paga por esta especie, con alto valor comercial (Vega *et al.*, 2016b). Asimismo, otra problemática radica en su valor sombra, término que implica capturas no declaradas (ilegales) que, en el caso de Panamá para el año 2010 fue de \$92 millones USD, esto es igual a aproximadamente el 43% del valor total descargado e informado de manera legal (Cisneros-Montemayor *et al.*, 2018).

Las tallas de extracción de *L. peru* para la región en muchas ocasiones no llegan a su talla primera de madurez sexual (TPMS). Por ejemplo, en Costa Rica la TPMS es de 43 cm, mientras que el Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura permite su extracción desde los 34 cm (AJDIP-102-2017), en Panamá la TPMS es de 31 cm, no obstante, se recomienda su extracción con tallas superiores a 40 cm (Vega *et al.*, 2016b), y por su parte Colombia, con organismos con una talla media calculada de 59.3 cm, no se encuentra muy distante a TPMS de 59.4 cm (Barreto y Borda, 2009). De manera general, hay una tendencia a la selección de pargos pequeños, lo cual, responde al alto valor que alcanzan estos especímenes cuyo tamaño corresponde al de un plato en los restaurantes, sometiéndolos a una explotación intensiva que supera a la de organismos de mayor talla; lo cual implicaría que las capturas de pargo seda actuales representen una fracción importante de la población juvenil (*ver* Tabla 6).

Dado lo anterior, la presión pesquera existente sobre *L. peru* es su principal fuente de mortalidad debido a que su pesca es selectiva, lo cual implicaría la remoción o extracción de organismos de una población según características tales como talla (cm), conducta y hábitat que estos peces frecuentan (Félix-Uraga, 2005; Barreto y Borda, 2009; Vega *et al.*, 2016b; AJDIP-102-2017). Por lo que su sobreexplotación podría tener diversos efectos de carácter negativo, como por ejemplo daño ecológico severo, reducción de la productividad del recurso, así como la disminución del tamaño de las poblaciones y pérdida de variabilidad genética (Laikre *et al.*, 2005; Gandra *et al.*, 2021). A pesar de ello, el efecto que puede llegar a tener la presión pesquera sobre *L. peru* en términos genéticos ha sido ignorado, así como para otras especies de importancia económica en la región (Allendorf *et al.*, 1987; Vázquez-Hurtado *et al.*, 2010; Gandra *et al.*, 2021). Debido a que las evaluaciones de stock pesquero a nivel local (p.ej., cada país) y a nivel regional (COPC-CRPC) no se han realizado apropiadamente, pese a que como sugiere Laikre et al. (2005) se debe complementar el concepto de stock pesquero con terminología que se refiera a las relaciones reproductivas y genéticas del organismo. En ese contexto, López, (2016) señala que *L. peru* en el Pacífico mexicano (Guerrero y Sinaloa) presentó un alto grado de variabilidad genética, sin embargo, sugiere la implantación de vedas pesqueras para la protección de los eventos de desove y reclutamiento de individuos a la población adulta. Eventos que ayudarían a

mantener un tamaño efectivo poblacional alto, de tal manera que la deriva génica no adquiriría un impacto considerablemente negativo sobre la resiliencia de la población.

1.1.3 Estructura genética de *Lutjanus peru*

Los estudios en relación con la estructura genética poblacional de *L. peru* se han enfocado en su diversidad y conectividad genética. Esto se ha realizado mediante el análisis de marcadores moleculares de tipo mitocondrial y nucleares (microsatélites).

Las herramientas mitocondriales han sido de las más populares para evaluar la variabilidad, así como la estructuración genética de varios organismos debido a su baja tasa de mutación y recombinación (Avice, 1987; Zhang *et al.*, 2006). Por ejemplo, Rocha-Olivares y Sandoval-Castillo, (2003) en la costa de Baja California Sur, Sinaloa y Jalisco (México) mediante el uso de fragmentos de restricción de toda la región control (RC) mitocondrial, revelaron la inexistencia de estructuración poblacional pero sí, una amplia diversidad genética con altos niveles de diversidad haplotípica ($h = 0.966$) y nucleotídica ($\pi = 3.23\%$). Asimismo, López, (2016) mediante el análisis de la RC, NADH₄ y Cytb en tres localidades de México (Topolobampo, Sinaloa y Acapulco) reportan la presencia de una sola gran población con una diversidad haplotípica que oscila entre 0.9747 a 0.9977 y una diversidad nucleotídica de 3.25% (RC), 1.2% (Cytb) y 0.71% (NADH₄). De igual forma Molina-Quirós, (2016) para el Pacífico costarricense mediante el análisis de la RC reporta la presencia de una sola gran población con altos niveles de diversidad haplotípica ($h = 0.999$) y nucleotídica ($\pi = 2.50\%$). Los valores reportados para dichas investigaciones son muy similares, convergiendo en que la homogeneidad encontrada para *L. peru* se asocia al hecho de que los adultos y juveniles no son organismos sedentarios, por lo que no se descartan procesos de migración activa, y movimientos pasivos de dispersión larval facilitada por la advección por corrientes marinas. Además, Hernández-Álvarez *et al.*, (2020) trabajaron con *L. peru* y otra especie de lutjánido (*L. guttatus*) en las provincias biogeográficas Cortés y Panámica del POT mediante el análisis de la RC, encontrando así una sola gran población de *L. peru* con una diversidad haplotípica y nucleotídica de 0.998 y 0.033, respectivamente. Dichos resultados fueron vinculados a una baja influencia de las barreras biogeográficas (Sinaloa-Centroamericana), lo cual podría explicarse dada la eficacia en la dispersión larvaria a través de su amplia distribución geográfica.

Sin embargo, mediante la aplicación de marcadores moleculares de tipo microsatélites (msat) se han detectado niveles bajos de estructuración genética. Por ejemplo, López, (2016) en el mismo estudio donde analiza la RC, NADH₄, y Cytb contrasta esos resultados con los datos obtenidos a partir

del análisis de ocho microsatélites heterólogos, logrando detectar una pequeña pero significativa diferenciación genética ($F_{ST} = 0.038$, $p < 0.05$). Además, Munguía-Vega *et al.* (2018) reportan una situación similar en su trabajo realizado en el golfo de California (México) mediante 15 microsatélites especie-específicos, encontrando así un nivel de estructura genética bajo, pero significativo, entre poblaciones con valores de F_{ST} entre 0.002 y 0.023. Resultados que se explicarían no precisamente por distanciamiento geográfico, sino por la asimetría en la dirección y fuerza de las corrientes marinas predominantes durante los picos reproductivos de *L. peru*. En donde concluyen que la estructura y la dispersión larvaria son congruentes con los patrones de circulación oceánica estacional dentro del golfo de California. Recientemente, Reguera-Rouzaud *et al.* (2021) en su trabajo con *L. peru* que comprende varios puntos estratégicos a lo largo del POT (1. Golfo de California (GC); 2. Nayarit; 3. Oaxaca; y 4. Panamá-Colombia) realizan varias comparaciones a nivel regional y local. En primera instancia logran encontrar diferencias significativas entre todas las localidades evaluadas a lo largo del POT ($F_{ST} = 0.0225$, $p < 0.001$). Posteriormente, comparan distintos sitios dentro del GC sin encontrar diferencias significativas ($F_{ST} = 0.0019$, $p = 0.76$) lo cual, contrasta con lo reportado por Munguía-Vega *et al.*, (2018) en un rango geográfico más reducido, con fechas distintas de recolecta de muestras. Asimismo, es posible observar un importante patrón de diferenciación entre los sitios del golfo de California, con respecto a los demás sitios del POT (*ver detalladamente* Tabla 2 de Reguera-Rouzaud *et al.*, 2021). Sin embargo, con base en comparaciones realizadas entre Oaxaca-Panamá ($F_{ST} = 0.005$, $p = 0.080$) y Panamá-Colombia ($F_{ST} = 0.005$, $p = 0.063$) no se reflejan diferencias significativas.

En algunas de las investigaciones anteriores al cotejar los resultados de los marcadores mitocondriales *versus* microsatélites a distintos niveles geográficos se detectaron ciertas discrepancias. Esto se debe a las diferencias en las tasas evolutivas de cada marcador molecular utilizado (Heist y Gold, 2000). Debido a que los marcadores mitocondriales que se heredan matrilinealmente poseen tasas de mutación bajas, de 2×10^{-8} por sitio por año en vertebrados (Avisé *et al.*, 1987; Allio *et al.*, 2017) y altamente conservadas, a excepción de la región control con una elevada tasa de mutación (hasta 10 veces superior a las otras regiones; Vigilant *et al.*, 1991). Mientras que los microsatélites se heredan de forma biparental, son altamente polimórficos con una alta tasa de mutación por locus de 1×10^{-2} y 1×10^{-6} en vertebrados (Schlötterer, 2000; Allio *et al.*, 2017). Esas diferencias se ejemplifican mediante los resultados encontrados por Hernández-Álvarez *et al.* (2020) quienes determinaron panmixia a lo largo del POT con base en un solo gen mitocondrial, lo cual contrasta fuertemente con Reguera-Rouzaud *et al.*, (2021) quienes identifican cuatro subpoblaciones al utilizar 14 msat. Por lo que, es claro que al analizar ciertos genes nucleares sería posible dilucidar ciertos patrones de diferenciación poblacional que los marcadores mitocondriales no logran detectar (Ward, 2000; Alcántara, 2007; Larsson *et al.*, 2007; Putman y Carbone, 2014).

1.1.4 Conectividad poblacional: importancia de la dispersión larval

En vista de la ausencia de información referente a la historia de vida de muchas especies de peces marinos, las inferencias con base en datos genéticos pueden proporcionar información crucial en particular con respecto a la conectividad de una población, e inclusive la estructura y la dinámica de las metapoblaciones (Schwartz *et al.*, 2007). Una metapoblación se puede definir como un agregado de subpoblaciones que ocupan parches o segmentos de hábitats fragmentados, que varía según el área, en donde los organismos se presentan como poblaciones locales discretas conectadas por la migración activa y pasiva de individuos (Levins, 1969; Crooks y Sanjayan, 2006; Rocha y Gasca, 2007). De ese modo, el patrón de dispersión entre parches puede controlar si la conectividad aumenta o disminuye la capacidad de persistencia de una metapoblación (McManus *et al.*, 2021). A partir del balance entre las muertes (extinciones locales) y los nacimientos (establecimiento de nuevas poblaciones en sitios desocupados previamente) (“efecto de rescate”; Hanski, 1998; Rocha y Gasca, 2007; Cowen y Sponaugle, 2009; Buckley y Pollet, 2010). Lo cual, en el caso de especies marinas con estadios larvales, supone que las poblaciones locales son abiertas, influenciadas principalmente por procesos oceanográficos que dispersan sus larvas de manera independiente al hábitat local (Morato *et al.*, 2003; Maciel-Mata *et al.*, 2015). Por lo que, el nivel de conectividad entre poblaciones marinas se encuentra determinado por propiedades extrínsecas, como la disponibilidad de recursos, y por propiedades intrínsecas de las especies, tales como las características propias de desarrollo larval meroplanctónico (Reitzel *et al.*, 2004).

En ese contexto, el transporte larval meroplanctónico se puede considerar un concepto crucial para entender la conectividad poblacional. Debido a que implica el traslado de larvas entre dos sitios, por corrientes marinas que no son homogéneas, debido a que pueden variar entre las dimensiones (este-oeste, norte-sur, arriba-abajo), además de la variación en su magnitud y dirección según la dinámica estacional del año (Fiedler, 2002a; Kessler, 2002; Chelton *et al.*, 2000; Gómez *et al.*, 2005; Gonzalez y D’Croz, 2007; Pineda *et al.*, 2007; Carrillo *et al.*, 2008; Cowen y Sponaugle, 2009). Este traslado propicia la propagación de larvas desde un determinado sitio de desove, hasta otro sitio con condiciones potencialmente óptimas para el establecimiento de las larvas (Pineda *et al.*, 2007; Carrillo *et al.*, 2008). Un posible ejemplo de ello son las fuertes corrientes marinas (0.19-0.93 Km/h) que reportan Vega *et al.* (2016a) presentes durante las grandes agregaciones reproductivas de *Lutjanus peru* y *L. guttatus* alrededor del Parque Nacional Coiba, Panamá. Ahí los desoves en la columna de agua se verían favorecidos debido a las fuertes corrientes marinas en el área, propiciando así, una dispersión rápida de huevos y larvas hacia el océano, lejos de su lugar de origen (Vega *et al.*, 2016a). No obstante, para que la conectividad poblacional ocurra, Pineda *et al.* (2007) señalan que dependerá de la reproducción y supervivencia de nuevos colonizadores, con base en las condiciones de asentamiento,

y la tasa de éxito reproductivo de las especies. Otro aspecto importante que puede impactar el transporte larval es la retención local de larvas (Toonen *et al.*, 2013). Lo cual, se puede definir como la proporción de larvas en un área específica que logren asentarse en un determinado periodo de tiempo (Lett *et al.*, 2015). En donde se han identificado dos posibles eventos oceanográficos que modulan la retención de larvas: a) efecto de la costa y el fondo marino, capaces de reducir la intensidad de las corrientes marinas conforme se acerquen a la costa, disminuyendo la probabilidad de que las larvas sigan siendo arrastradas, asignándole a la capa límite costera la función de retención; y b) la presencia de giros y remolinos de gran escala, los cuales, se ha observado que actúan como concentradores de larvas (Pineda, 2000; Carrillo *et al.*, 2008).

En ese contexto, existen varios tipos de modelos clásicos de metapoblación, que pueden adquirir casi cualquier tipo de configuración dependiendo del tipo de organismo y su medio, por ejemplo: a) modelo clásico de Levin, b) isla-continente, c) poblaciones en parches, d) metapoblaciones en no equilibrio, y e) metapoblación con características combinadas de las anteriores (Fig. 2; López-Pérez y Becerril-Morales, 1999; Maciel-Mata *et al.*, 2015). Dichos modelos, pueden presentar hábitats con características de gran potencial ecológico denominadas fuentes, donde predomina la natalidad sobre la mortalidad y por ende son sitios donde la emigración es mayor a la inmigración, contrariamente, existen hábitats denominados sumideros que son zonas de baja calidad, con una tasa reproductiva negativa, estos hábitats sin fuentes que provean organismos son inviables para mantener poblaciones locales (Crooks y Sanjayan, 2006; Cowen y Sponaugle, 2009; Maciel-Mata *et al.*, 2015). Sin embargo, se han documentado varios sitios sumidero con una alta calidad de hábitat y capaces de mantener a las poblaciones en el tiempo, lo cual podría sugerir un cambio de paradigma. Por ejemplo, Munguía-Vega *et al.* (2014) en su trabajo realizado con *Mycteroperca rosacea* (mero leopardo) en el golfo de California, determinaron que las costas de Sonora actuaban como sumideros de larvas, las cuales, provenían desde Baja California a través de las islas de Midriff. En estos sitios sumidero encontraron altos niveles de retención local, así como una alta probabilidad de importación de larvas desde otros sitios de desove y una concentración de larvas provenientes de toda la región. En ese contexto, la dependencia simultánea de retención local e importación de larvas, aunado a los patrones oceanográficos mismos que enfocan la densidad de larvas hacia las costas de Sonora, permitiría sustentar la mayor parte de las pesquerías. Asimismo, Cisneros-Mata *et al.* (2019) al trabajar con *Callinectes bellicosus* (cangrejo marrón nadador) a lo largo de la costa de Sonora, determinan que tres de los siete sitios de esa región de estudio se clasifican como sumideros. Mismos que bajo una fuerte estructura metapoblacional asimétrica podrían contener una mayor biomasa y rendimientos en los sumideros aguas abajo (norte de Sonora) quienes reciben y acumulan larvas de múltiples sitios aguas arriba (fuentes; sur de Sonora).

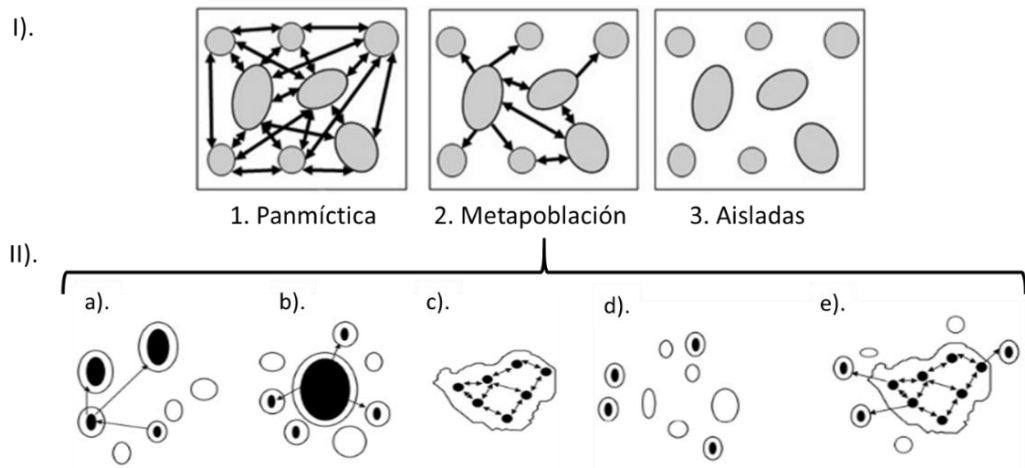


Figura 2. I). Gradientes que puede llegar a presentar la estructura de una población a nivel espacio-temporal según el flujo de individuos: 1) panmíctica, 2) metapoblación, y 3) aisladas. **II).** Distintos modelos de metapoblaciones: a) modelo clásico de Levins, b) isla-continente, c) poblaciones en parches, d) metapoblaciones en no equilibrio, y e) metapoblación con características combinadas de las anteriores. Los óvalos en color negro denotan hábitats ocupados (fuentes), mientras que los óvalos blancos no los están (sumideros), y las flechas indican movimientos de dispersión (tomado de Harrison y Hasting, 1996; Sánchez-Rojas y Gallina, 2007; y Maciel-Mata *et al.*, 2015).

1.1.5 Zona de estudio: forzamientos ambientales de la conectividad biológica

La cuenca oceánica que conforma el Pacífico costero de Costa Rica, Panamá y Colombia (COPc-CRPC) forma parte de la región biogeográfica del Pacífico oriental tropical costero que se divide en tres zonas climáticas: ecuatorial, tropical y subtropical. La COPc-CRPC se encuentra en la zona climática ecuatorial que comprende desde Costa Rica hasta Ecuador. Es una región compleja y dinámica en términos de condiciones climáticas, temperatura superficial del mar, corrientes marinas, giros de mesoescala, afloramientos, y precipitación; así como en términos de la fuerte influencia de eventos como el Niño y la Niña. Forzamientos que pueden causar modificaciones en la estructura y el mantenimiento de la condición de hábitats utilizados como áreas de desove, refugio y alimentación de muchas especies marinas, impactando parcial o totalmente su ciclo de vida (Valencia-Gasti *et al.*, 2015). Con base en la amplia extensión de la COPc-CRPC esta se puede clasificar como un área heterogénea de hábitats complejos, dentro de los cuales se encuentran los fondos suaves (arenosos y lodosos), áreas de manglares y estuarios, arrecifes rocosos y coralinos, así como complejos de islas cercanos a la costa y zonas pelágicas. Estos hábitats, a su vez, sirven como refugio, sitios de alimentación, así como áreas de reproducción y reclutamiento (Robertson y Craimer, 2009; Robertson y Allen, 2015; Vega *et al.*, 2016a).

La COPc-CRPC forma parte de un complejo sistema de provincias oceánicas en el que se dividió el Pacífico oriental tropical según la dinámica de las corrientes marinas superficiales, posicionándola dentro de la provincia de la costa de Centro América (CAMR), provincia que se extiende desde el norte de Perú hasta la boca del golfo de California (Robertson y Allen, 2015). La CAMR, además, se encuentra influenciada por tres provincias oceánicas: 1) provincia de la corriente costera de Humbolt, 2) provincia de la divergencia ecuatorial, y 3) provincia de la corriente del pacífico norecuatorial (Fig. 3). Dichas provincias, poseen una alta dinámica oceanográfica dominada por la convergencia de importantes corrientes marinas superficiales y giros, por ejemplo: corriente costera de Costa Rica, corriente de Panamá, giro de la bahía de Panamá, corriente de Colombia, corriente costera del Chocó, contracorriente norecuatorial, y corriente de Humboldt (Fig. 3) (Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003; Robertson y Allen, 2015). Estas corrientes superficiales afectan considerablemente la conectividad de las especies marinas, ya que son capaces de modificar su distribución, al influir en la retención o dispersión de huevos y larvas con efectos que van desde el aislamiento hasta la conexión con poblaciones adyacentes (Rocha *et al.*, 2005; Craig *et al.*, 2006; Lessios y Baums, 2017; Munguía-Vega *et al.*, 2018). Por ejemplo, *Ophioblennius steindachneri* (Blennidae), *Ephinephelus labriformis* (Serranidae), *Anisotremus interruptus* y *A. taeniatus* (Haemulidae), *Hippocampus ingens* (Syngnathidae), *Holocanthus passer* y *Abudefduf troschelii* (Pomacentridae) y *Elacatinus puncticulatus* (Gobiidae) (Muss *et al.*, 2001; Craig *et al.*, 2006; Bernardi *et al.*, 2008; Saarman *et al.*, 2010; Bernardi *et al.*, 2014; Sandoval-Huerta *et al.*, 2019; respectivamente); han demostrado evidencia de patrones de distribución biogeográfica en donde aspectos intrínsecos de sus ciclos de vida, y condiciones oceanográficas propias de cada latitud han impactado su dispersión larval (Lessios y Baums, 2017; Sandoval-Huerta *et al.*, 2019).

A nivel local, la dinámica oceanográfica de la región de estudio es compleja e implica el desplazamiento de tres corrientes costeras locales dominantes, sujetas a cambios estacionales (época fría-seca y lluviosa) que fluyen en direcciones opuestas (Gonzalez y D'Croz, 2007; ARAP, 2010; Robertson y Allen, 2015). Dentro de las corrientes presentes se destaca, la influencia de la contracorriente norecuatorial al impactar la costa Pacífica de Costa Rica, y dividirse en dirección norte y sur en ese país (TNC, 2008; Robertson y Allen, 2015). Luego, dicha división de la contracorriente alimenta a la corriente que prima en el golfo de Chiriquí, desplazándose en dirección oeste-este, desde punta Burica al sur de Costa Rica, y termina al suroeste de la península de Azuero, donde inicia la boca del golfo de Panamá. La corriente de Colombia asciende por la provincia de Darién con un recorrido este-oeste, y se atenúa hacia la provincia de Los Santos, en el extremo sureste de la península de Azuero (ARAP, 2010). Finalmente, la corriente costera de Chocó que se fortalece debido al chorro de viento que lleva el mismo nombre, la cual, viaja en dirección sur frente a la costa Colombiana (Andrade, 1992). Dada la compleja dinámica oceanográfica local de la región, se vuelve crítico determinar cual es

el tiempo de duración y los sitios de impacto geográfico durante un año típico, debido a que estos fenómenos se encuentran fuertemente vinculados con la estacionalidad de la época fría-seca, y la época húmeda-calurosa (Fig. 4). Por ejemplo, la estacionalidad del giro de la bahía de Panamá durante la época fría-seca es ciclónico, debido al impacto de la corriente de chorro de Panamá. Mientras que durante la época lluviosa, por forzamientos del chorro del Chocó el giro tiende a ser anticiclónico (Poveda y Mesa, 2000; Rodríguez-Rubio et al., 2003; Gonzalez y D'Croz, 2007; Devis-Morales et al., 2008; Robertson y Allen, 2015). Asimismo, es crucial describir la ocurrencia de los picos máximos reproductivos de *L. peru* mismos que tienden a concordar con eventos de dispersión o retención local de larvas producto de la dinámica oceanográfica (ver detalladamente Fig. 5). Por lo tanto, al superponer la información recabada en las figuras 4 y 5, es posible observar una estrecha relación entre las corrientes marinas y un giro anticiclónico durante la época lluviosa que concuerdan con la mayoría de los picos máximos reproductivos de *L. peru* en el Pacífico costero de Costa Rica, Panamá y Colombia (Rojas, 1997; Vega et al., 2016a). Por lo que, en ese contexto, es plausible que estas corrientes promuevan el transporte advectivo de huevos y larvas en la región de estudio, que podrían converger en el golfo de Panamá.

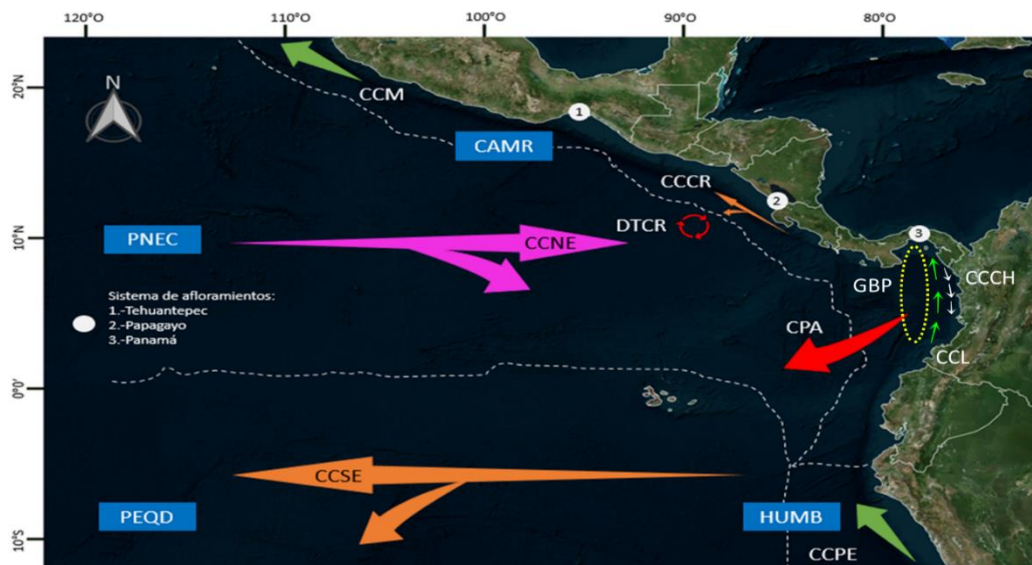


Figura 3. Cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica, Panamá y Colombia (COPc-CRPC). Provincias oceánicas (cuadros azules): CAMR= provincia de la costa de Centro América; PNEC = provincia de la corriente del pacífico norecuatorial; HUMB = provincia de la corriente costera de Humbolt; PEQD = provincia de la divergencia ecuatorial. Sistemas de afloramiento más importantes (círculos blancos). Sistema de corrientes marinas superficiales (flechas): CCM = corriente costera Mexicana; CCCR = corriente costera de Costa Rica; CCNE = contracorriente norecuatorial; CPA = corriente de Panamá; CCL = corriente Colombiana; CCCH = corriente costera del Chocó; CCSE = contracorriente sur-ecuatorial; CCPE = corriente costera peruana. Eventos estacionales: DTCCR = Domo térmico de Costa Rica, GBP = giro de la bahía de Panamá (Robertson y Craimer, 2009; Robertson y Allen, 2015; Sandoval-Huerta *et al.*, 2019).

1.1.6 Pregunta científica

A pesar de la intensa dinámica oceanográfica de la región en estudio, la información disponible sobre su impacto en la estructura genética de organismos marinos es limitada. Por ejemplo, Hernández-Álvarez *et al.*, (2020) encontraron panmixia en *Lutjanus peru* y *L. guttatus* a lo largo del Pacífico oriental tropical (POT) sin evaluar aspectos ambientales que pudiesen producir dicha estructuración en el área de estudio aquí propuesta. Por su parte, Reguera-Rouzaud *et al.*, (2021) para *L. peru* y *L. argentiventris* señalan que entre Panamá y Colombia no hay estructuración, lo cual, asocian a la homogenización derivada a partir del giro de la bahía de Panamá. No obstante, lo anterior contrasta con lo reportado por Sandoval-Huerta *et al.* (2019) donde señalan que *Elacatinus puncticulatus* (Gobiidae) presenta una fuerte influencia del giro de la bahía de Panamá, y otros aspectos ambientales, provocando el aislamiento de la población residente en el golfo de Panamá con respecto a otras áreas adyacentes (Costa Rica-Panamá occidental, y Ecuador). En ese contexto, mediante el presente trabajo se busca responder: ¿cuál es la influencia del giro de la bahía de Panamá sobre el patrón de flujo, y estructuración genética en *Lutjanus peru*? Esto con base en la utilización macardores de microsatélites polimórficos que permitirían señalar eventos demográficos recientes, mediante un enfoque de escala geográfica fina.

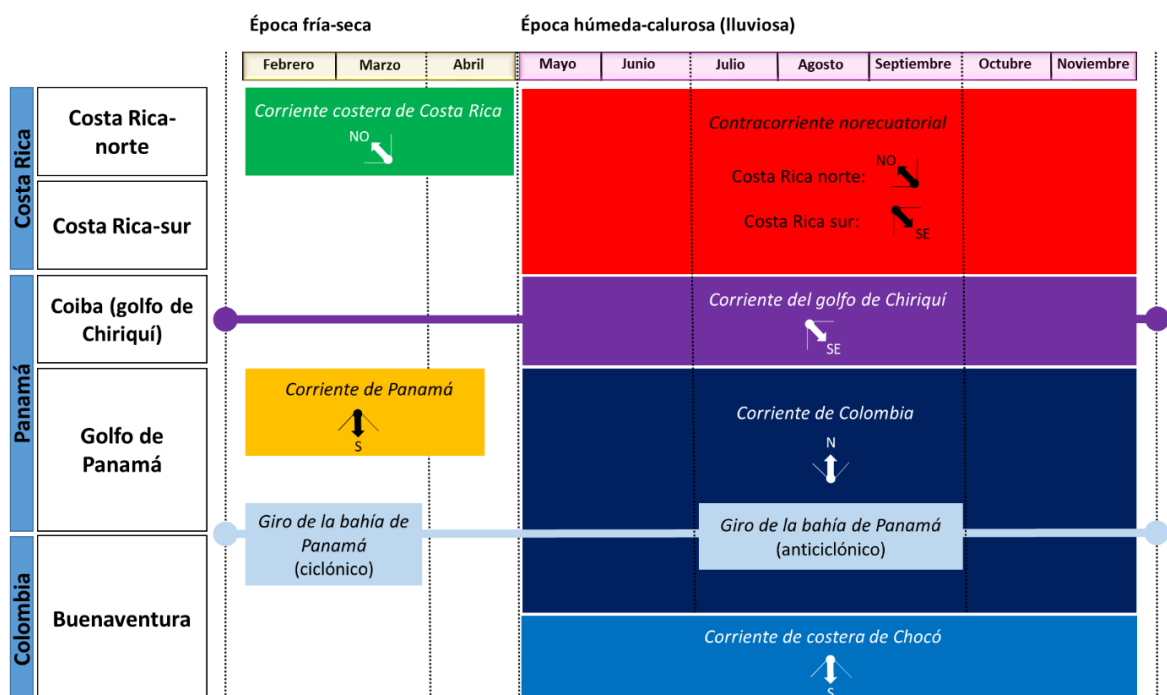


Figura 4. Año típico de eventos oceanográficos locales en época fría-seca, y época húmeda-calurosa. Los recuadros coloreados indican los meses en que las corrientes marinas y los giros son más intensos. Mientras que a través del símbolo •— se indica la permanencia de las corrientes marinas y los giros durante todo el año, pero en una menor intensidad. Asimismo, se señala la dirección en que se desplaza cada corriente marina, por ejemplo: noroeste (NO), sureste (SE), y sur (S) (Chelton *et al.*, 2000; Fiedler, 2002a; Kessler, 2002; Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003; Fiedler y Taller, 2006; Gonzalez y D'Croz, 2007; TNC, 2008; ARAP, 2010; Robertson y Allen, 2015).

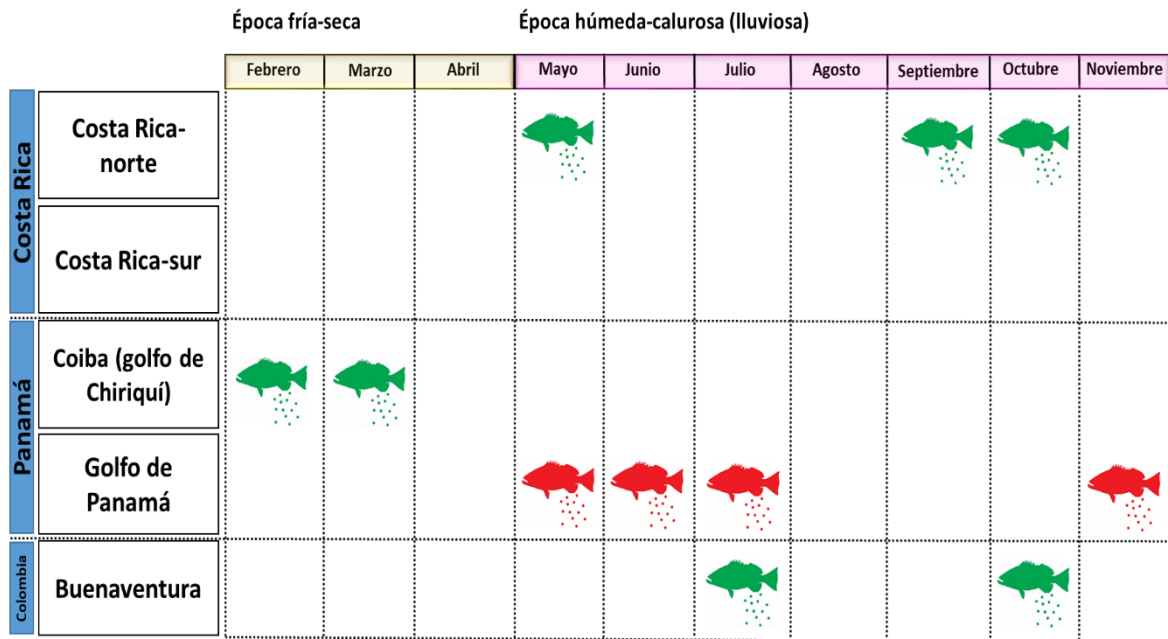


Figura 5. Año típico de picos máximos reproductivos de *Lutjanus peru* en la COPc-CRPC durante la época fría-seca, y época húmeda-calurosa. El dibujo de *Lutjanus peru* en color verde indica procesos de desove en presencia de corrientes marinas que dispersan huevos y larvas. Mientras que *L. peru* en color rojo indica procesos de desove, en presencia de sistemas de giros que tienden a retener huevos y larvas (Rojas, 1997; Barreto y Borda, 2008; Vega *et al.*, 2016a; Pacheco-Rovira *et al.*, 2021).

1.2 Justificación

La importancia de conocer los niveles de diversidad genética de las poblaciones reside en que permite evaluar la influencia de distintos factores ecológicos que intervienen en el actuar de las fuerzas evolutivas sobre su acervo genético. Ignorar dicha información puede resultar en la pérdida de variabilidad genética, reducción de productividad y eventual daño ecológico (Laikre *et al.*, 2005).

En la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica, Panamá y Colombia (COPc-CRPC) las investigaciones existentes con respecto a la estructura genética poblacional, y a la dispersión larval de *Lutjanus peru* son reducidos. La dispersión de larvas ha demostrado ser un mecanismo significativo que contribuye en el crecimiento de las poblaciones, flujo génico y persistencia de la especie (Lowe y Allendorf, 2010). Por lo que, el alto potencial de dispersión de larvas de *L. peru* debido a su larga duración larval (≈ 24 a 47 días; Drass *et al.*, 2000; Rocha-Olivares y Sandoval-Castillo, 2003), lo vuelve un excelente modelo para probar el impacto de los procesos oceanográficos en la región de estudio. Asimismo, la información biológico-pesquera de la especie en la región de estudio ha resultado ser limitada, y ha sido complicado conocer aspectos fundamentales de su dinámica reproductiva y poblacional (Álvarez y Manelía, 1996; Pacheco-Rovira *et al.*, 2021). Esto a pesar de la gran importancia socio-económica, y de una tendencia general a la baja en las capturas, y posterior desembarque de *L.*

peru en los puertos de la región (Villalobos-Rojas *et al.*, 2016; Cisneros-Montemayor *et al.*, 2018; Pachecho-Rovira *et al.*, 2021).

En ese contexto, se propone mediante la aplicación de 13 marcadores moleculares de microsatélite evaluar los patrones de estructura y flujo génico para *L. peru*. Esto debido a que se ha encontrado que los microsatélites son muy eficientes al momento de detectar estructuración a una escala geográfica fina (Ward, 2000; Larsson *et al.*, 2007). Lo cual, no se ha podido determinar en otros estudios que trabajan sobre escalas geográficas macro, por ejemplo, a lo largo del Pacífico oriental tropical (Hernández-Álvarez *et al.*, 2020; Reguera-Rouzaud *et al.*, 2021). Por lo que, la información base generada aquí a cerca de la conectividad en *L. peru*, permitiría sugerir medidas adecuadas relacionadas al manejo sustentable de su pesquería, detectar poblaciones fuente y sumidero de larvas, señalando así el impacto de la dinámica oceanográfica sobre la dispersión larval.

1.3 Hipótesis

Dadas las circunstancias anteriores se plantea probar la siguiente hipótesis:

H₀: No existe estructuración poblacional para *Lutjanus peru* en el Pacífico costero de Costa Rica, Panamá y Colombia, es una población panmíctica.

H_A: Existe estructuración genética para *Lutjanus peru* en el Pacífico costero de Costa Rica, Panamá y Colombia, debido a la influencia de procesos oceanográficos tal como el estacionalmente cambiante giro de la bahía de Panamá.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

- ❖ Analizar el patrón de flujo génico, y estructura genética de *Lutjanus peru* en la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica, Panamá, y Colombia.

1.4.2 Objetivos específicos

- ❖ Evaluar la diversidad genética, y la estructura poblacional para *L. peru* en la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica, Panamá, y Colombia (COPc-CRPC).
- ❖ Determinar los patrones de flujo génico para *L. peru* entre las cinco distintas regiones de trabajo en la COPc-CRPC.
- ❖ Evaluar la influencia del giro de la bahía de Panamá en la estructura genética de *L. peru* en la COPc-CRPC.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Colecta de muestras y extracción de ADN

Un total de 86 muestras de tejido (aleta pectoral) de *L. peru* fueron colectados de la pesquería artesanal localizada en el Pacífico costero de Costa Rica y Panamá. La recolección de muestras se llevó a cabo entre los años 2015-2019 en Costa Rica norte (n=28), en 2016 en Costa Rica sur (n = 24) y en 2019 en Coiba (n = 16) y Pedregal (n = 18) en Panamá (Fig. 6; ver Tabla 6). Cada muestra de tejido fue fijada en viales con etanol al 99% y almacenados a -20°C. Posteriormente, las muestras se transportaron al laboratorio de Ecología Molecular (LABECOMOL) del departamento de Oceanografía Biológica del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) para su procesamiento. El ADN genómico se extrajo de $\approx 5\text{cm}^2$ de clip de aleta pectoral, aplicando el protocolo de extracción de ADN genómico por cloruro de litio (LiCl) (Lopera-Barreto *et al.*, 2008). El ADN se cuantificó mediante el uso de un espectrofotómetro NanoDrop-8000 (Thermo Scientific) para verificar la cantidad y calidad del ADN extraído. Se prepararon soluciones de trabajo (20 a 50 ng/ μL) cuya concentración se verificó espectrofotométricamente.

Adicionalmente, fue posible acceder a un conjunto de genotipos procesados por Reguera-Rouzaud (2021) a partir de muestras de tejido de aleta pectoral recolectadas en el año 2017, en Panamá (puerto Panamá, n = 26) y Colombia (Buenaventura, n = 24) (Fig. 6). Estos datos se recolectaron para la tesis doctoral de Reguera-Rouzaud del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR). Por lo tanto, se analizó un total de 136 individuos, para la estimación de diversidad y estructura genética. Con base en el tamaño (pb) de estos genotipos, fue posible estandarizar 13 de los 14 microsatélites (Tabla 1) igualmente utilizados por Reguera-Rouzaud (2020c) para las muestras de Costa Rica (norte y sur), y Panamá (Coiba y Pedregal) previamente descritas (Fig. 6). Esto con la finalidad de complementar y robustecer los análisis bioinformáticos en este trabajo. Con el fin de balancear los tamaños de muestra para los análisis bioestadísticos subsiguientes, éstos se hicieron considerando la siguiente regionalización de la localidades: **1).** Costa Rica norte (n = 28), **2).** Costa Rica sur (n = 24), **3).** Coiba-Panamá (n = 16), **4).** golfo de Panamá (n = 44) y **5).** Buenaventura-Colombia (n = 24) (Fig. 6).

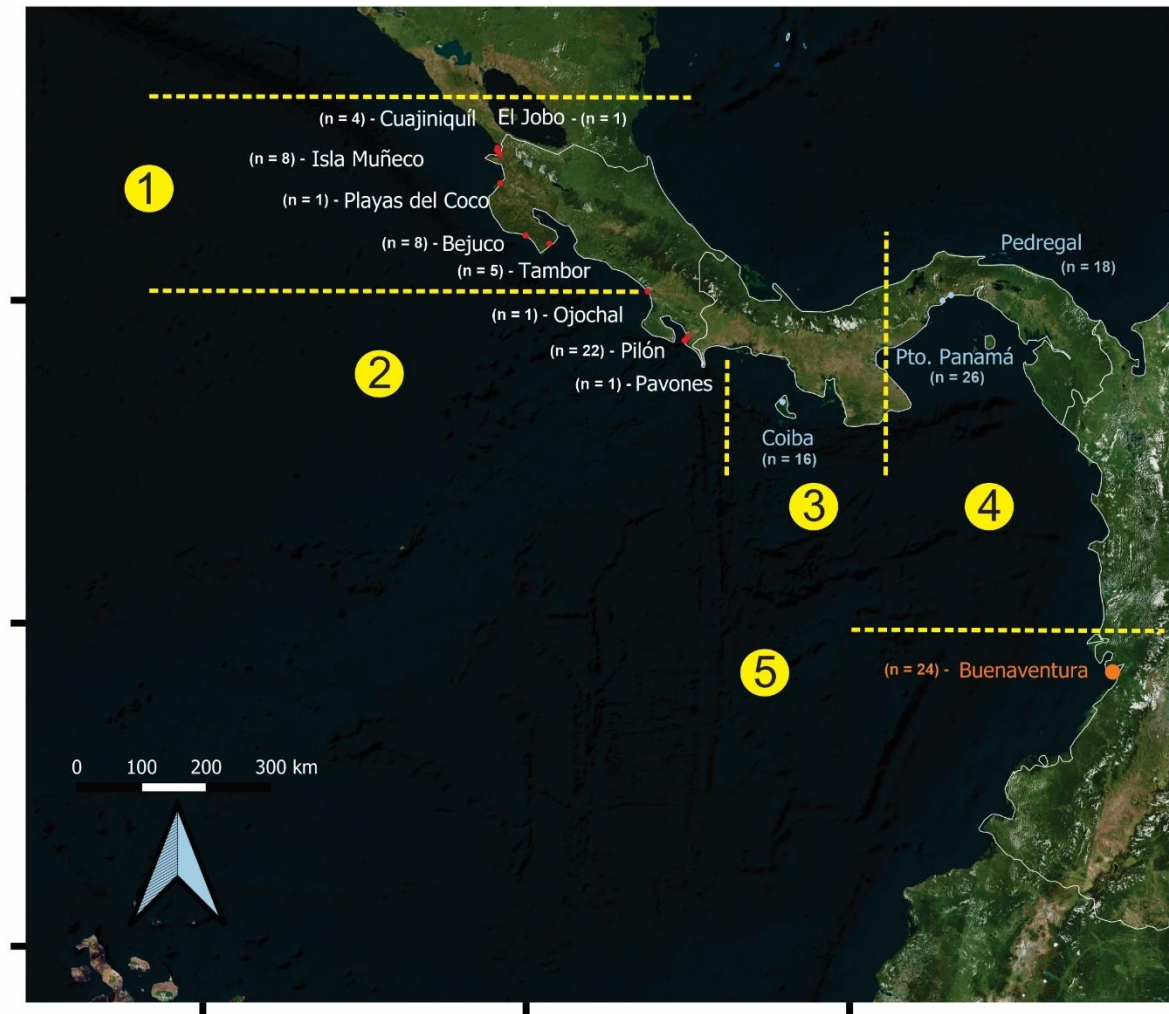


Figura 6. Ubicación geográfica y regionalización de los puntos de muestreo. **Costa Rica: 1).** Región Costa Rica norte (El Jobo, Isla Muñeco, Cuajiniquíl, Playas del Coco, Bejuco, Tambor y Paquera; n = 28) y **2).** Región Costa Rica sur (Ojochal, golfo Dulce, Pavones y Pílon; n = 24). **Panamá: 3).** Región golfo de Chiriquí (Coiba; n = 16) y **4).** Región golfo de Panamá (Pedregal y puerto Panamá; n = 44). **Colombia: 5).** Región Buenaventura (n = 24).

2.2 Reacción en cadena de polimerasa (PCR) y genotificación de microsatélites

Se utilizó un total de 13 microsatélites de los cuales, ocho fueron especie-específicos, y cinco heterólogos (Tabla 1) (Paz-García *et al.*, 2017; Perez-Enriquez *et al.*, 2020; Reguera-Rouzaud *et al.*, 2021). La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se realizó en un volumen de 15 μL con 1.5 μL de ADN (20-50 $\text{ng}/\mu\text{L}$), 1X PCR buffer, 0.2 mM cada dNTP, 2.1 mM MgCl_2 , 0.3 U de Taq platinum (Invitrogen), BSA 0.4 mg/mL , 0.2 μM del cebador M-13 con etiqueta fluorescente (FAM, PET, VIC, NED), 0.033 μM de cebador "Forward" que contiene la secuencia M-13 en el extremo 5' (5'-TGT AAA ACG ACG GCC AGT-3') (Schuelke, 2000), y 0.33 μM del cebador "Reverse."

La amplificación de los microsatélites se hizo mediante un PCR de tipo *touchdown*, con base en las siguientes condiciones: 94°C durante 5 min, 15 ciclos de 94°C durante 30 s, 65-50°C durante 30

s (disminuyendo 1°C cada ciclo), 72°C durante 30 s; seguido de 40 ciclos de 94°C durante 30 s, 55°C durante 30 s y 72°C durante 30 s, y una extensión final de 72°C durante 5 min (Munguía-Vega *et al.*, 2018). Todos los productos PCR se determinaron a partir del tamaño de las bandas (pb) visualizados en un gel de agarosa al 1.5% teñido con Gel-Red.

Tabla 1. Lista de secuencias de los microsatélites seleccionados para análisis (F: *forward*; R: *reverse*). Los datos de tamaño (pb) para *Lupe* se tomaron de Paz-García *et al.* (2017), *Lgutt* se tomaron de Perez-Enriquez *et al.* (2020), y *Hogu* se extrajeron de Reguera-Rouzaud *et al.* (2021), respectivamente.

Microsatélite	Secuencia cebadora (5'-3' <i>forward</i>)	Motivo	Etiqueta	Tamaño (pb)	Na	Acceso a GenBank
Lupe 13	F: M13-TGGCTCCTAAAATGCAGATG R: GGCAGCATTTTATGTCTGTTTG	AGAT (17)	NED	199-264	14	KU951494
Lupe 21	F: M13-TGATGTCTCTTTAGGAGATTGGG R: ATGAGGGTTGGGCACTTTTT	TTTA (13)	VIC	110-155	17	KU951497
Lupe 23	F: M13-GCTCAACATGAAGGGCTGAT R: GCCTGTGACCCCATATAACC	TGGA (13)	VIC	234-381	24	KU951498
Lupe 29	F: M13-CGGACATTCATAATAGAACAACAGA R: CTGCAGTGAGCTGAGCTTTT	AGAT (11)	NED	112-160	13	KU951502
Lupe 39	F: M13-CCTTTCATCAGAGCAGAGGC R: CATGTGCACGTTCACTCTCC	AC (39)	FAM	203-269	24	KU951507
Lupe 62	F: M13-TGGGAATTAAGTACTGTGAGCA R: GAGCACGACAGCATTAGCAG	GT (31)	FAM	214-288	23	KU951519
Lupe 63	F: M13-CAAGCAAATGGAGCAAGACA R: CATTATTGCTCTGATCCCGC	AC (34)	VIC	206-288	24	KU951520
Lupe 65	F: M13-CTGACATCTGTGCTGGCAGT R: CCAGATGCTGTTGCATCAAT	AC (31)	PET	216-309	8	KU951522
Lgut 15	F: M13-ACTCTGGTCTGGAGATTGGG R: TCAATCACGACAACAGTGACG	ATGG (15)	NED	259-327	14	MF416121
Lgut 21	F: M13-AAGGAGGACTTTATTCCATCAGC R: GGTGGACAGTTGGTTCATCC	ATCT (23)	PET	231-363	14	MF416125
Lgut 34	F: M13-GGTTTATTCAAATACACTGGTGCC R: CAGCTCAAACCACTTCGC	ATCT (25)	VIC	371-430	13	ME416129
Lgut 38	F: M13-AAGAACTCTTGAGACAGTTGGGC R: TGTGTTTGTGTAATCTTGGC	ATCT (15)	FAM	207-303	13	MF416131
Hogu 25	F: M13-TGCCTGACTGATCCATTTC R: GATAATGAGCCTGCCAGCTT	TG (18)	VIC	245-255	4-9	MT863324

Posteriormente, los productos PCR obtenidos se combinaron dentro de una placa de 96 pozos de acuerdo con su tamaño (pb) y según el etiquetado de fluorescencia (6FAM, VIC, NED y PET) determinados a partir del software Multiplex Manager v1.2 (Holleley y Geerts, 2009). La separación por electroforesis capilar de la fluorescencia utilizada en cada microsatélite se realizó en el Genetics Core de la Universidad de Arizona (USA), en donde también se realizaron los análisis de Reguera-Rouzaud.

2.3 Análisis bioinformáticos

2.3.1 Diversidad genética

La identificación de los alelos se determinó con el programa GenMarker[®] v.3.0.1 (Applied Biosystems). La asignación de genotipos se apoyó en el software Flexibin (Amos *et al.*, 2006). Dichos alelos se codificaron con tres dígitos representando su tamaño en pares de bases, y se ingresaron a una base de datos donde se prepararon los *input-files* para los análisis bioinformáticos posteriores. Debido a que la utilización de muestras con una excesiva cantidad de información faltante podría provocar que se sobreestime o subestime el nivel de diversidad genética de una población, se excluyeron los organismos con cinco o más loci faltantes.

MICRO-CHECKER v.2.2.3 (van Oosterhout *et al.*, 2004) se utilizó para descartar la existencia de alelos nulos, deserción de alelos largos y errores por tartamudeo, con un intervalo de confianza del 95% por locus. Para estimar el número de alelos por locus (N_a), heterocigosidad observada (H_o) y heterocigosidad esperada (H_e) se utilizó el programa GENEPOP v4.7.5 (Raymond y Rousset, 1995; Rousset, 2008). Los alelos privados (A_p) y la riqueza de alelos privados (Rap) se estimaron mediante el método de rarefacción con el fin de compensar la disparidad muestral, esto a partir del software HP-RARE (Kalinowski, 2005), el cual considera un tamaño mínimo de muestra, que en este caso fue Coiba con 16 individuos. Asimismo, se determinó la significancia de las desviaciones en el equilibrio Hardy–Weinberg (EHW) mediante el método cadena de Markov de Monte Carlo (MCMC) utilizando 10 000 desmemorizaciones, 1000 batches, y 10 000 iteraciones por batch. Se utilizó el programa FSTAT v2.9.4 (Goudet, 2003) para probar el desequilibrio de ligamiento (DL) y estimar el coeficiente de endogamia (F_{IS}) por locus. El nivel de confianza para EHW y DL se ajustó a una prueba secuencial de tipo Holm-Bonferroni ($\alpha = 0.05$) para comparaciones múltiples (Rice, 1989).

2.3.2 Estructura poblacional y flujo génico

La variabilidad genética entre las poblaciones de *Lutjanus peru* se determinó a partir del análisis de la varianza molecular (AMOVA; Excoffier *et al.*, 1992) en ARLEQUIN v3.5.1.2 (Excoffier y Lischer, 2010). Mediante AMOVA se estimó la distribución de los componentes de la varianza genética y valores de F-estadísticos de Wright (basada en la frecuencia de alelos), particionando la varianza en componentes de covarianza en tres niveles jerárquicos: a) entre poblaciones, b) entre individuos dentro de poblaciones, y c) dentro de individuos (Weir y Cockerham 1984; Excoffier *et al.*, 1992). La

matriz de la distancia genética para el AMOVA se estimó a través de la distancia por diferencias pareadas entre sitios de muestreo, donde los niveles de significancia de los tres componentes de la varianza se analizaron a 10 000 permutaciones ($\alpha = 0.05$).

Para evaluar la estructura genética entre las poblaciones se calculó el índice de fijación por pares de Wright (F_{ST}) (Weir y Cockerham, 1984) (20 000 permutaciones, $\alpha = 0.05$) con corrección Holm-Bonferroni para las probabilidades (Rice, 1989) utilizando ARLEQUIN (Excoffier y Lischer, 2010). Con el fin de probar la existencia de una correlación entre las distancias geográficas con las genéticas (F_{ST}), se realizó una prueba Mantel con el paquete GenAlEx 6.5b2 (Peakall y Smouse 2012). Este programa calculó el aislamiento por distancia a partir de 9999 permutaciones, distribuyendo los datos de manera aleatoria, evaluando así la probabilidad de que la correlación entre las dos matrices sea mayor que la encontrada por azar.

El análisis de clasificación bayesiana se llevó a cabo en STRUCTURE v2.3.3 (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003) el cual asigna probabilísticamente el genotipo de los individuos en grupos genéticos con el fin de minimizar las desviaciones de Hardy-Weinberg y el desequilibrio de ligamiento. Para ello, se designó una cadena de Markov de Monte Carlo (MCMC) en un 1 000 000 de réplicas, y 100 000 periodos de prueba, con una K entre uno y cinco (que representa el número de grupos geográficos a priori) y 10 iteraciones cada una, con el fin de investigar una señal de estructura más detallada. Asimismo, se utilizó STRUCTURE HARVESTER v0.6.94 (Earl y von Holdt, 2012) que evalúa la probabilidad acumulada, y posterior de los datos [$\ln \Pr(X/K)$] y determina el valor óptimo de K a partir del valor modal de ΔK (Evanno *et al.*, 2005; Figura 11), esto como criterio para detectar el número de grupos genéticos más probable. El análisis anterior se complementó mediante un Análisis Discriminante de Componentes Principales (ADCP, por sus siglas en inglés) (Jombart *et al.*, 2010) para identificar poblaciones discretas basadas en la región geográfica, utilizando el paquete Adegenet en R v.4.0.5. El ADCP resume los datos genéticos iniciales en grupos no correlacionados utilizando componentes principales (PCs), y luego utiliza el análisis discriminante para maximizar la variación entre poblaciones (Pinhal *et al.*, 2020). Las asignaciones de los clusters se predefinieron en correspondencia con las cinco regiones geográficas de recolección definidas *a priori* (Fig. 6).

Para inferir la migración relativa contemporánea (mD), la función divMigrate (Sundqvist *et al.*, 2016) del paquete diveRsity (Keenan, 2017) en R v.4.0.5 define un grupo hipotético de migrantes según el número de poblaciones, para posteriormente estimar una medida apropiada de diferenciación genética (D de Jost; Alcalá *et al.*, 2014) entre las poblaciones y el grupo hipotético, esto permitiría estimar los niveles relativos de migración, el cual se asume como asimétrico debido a que en los ambientes marinos la dinámica oceanográfica puede influir en la migración (Sundqvist *et al.*,

2016). De tal manera que el mayor de los valores de migración relativa indicaría a la población que es probable que se comporte como una población fuente (es decir, el grupo hipotético de migrantes es genéticamente similar a esa población), mientras que la menor de las estimaciones indicaría a la población con más probabilidad de comportarse como sumidero. Al probar si estas distancias genéticas son significativamente distintas, es posible determinar la tasa de migración relativa unidireccional con valores entre 0 y 1 (ver Sundqvist *et al.*, 2016). Se establecerán tres umbrales de filtro (>0.20, >0.50 y >0.60) con el fin de visualizar gradualmente las tasas de migración, desde las más bajas hasta las más altas. La significancia estadística del flujo génico se calculó sobre 1000 bootstraps e intervalos de confianza del 95% ($\alpha = 0.05$).

Luego, mediante MIGRATE-n v3.7.2 (Beerli y Palczewsk, 2010) se calcularon cinco posibles escenarios relacionados al flujo génico histórico entre los sitios de muestreo: a) modelo con un tamaño de población único (población panmíctica); b) modelo con cinco tamaños de población en una configuración de camino de piedras con tasas de migración simétricas solamente entre sitios adyacentes (aislamiento por distancia); c) modelo de migración completo con cinco tamaños de población; d) modelo con cinco tamaños de población basado en el movimiento de las corrientes marinas en dirección norte-sur; y e) un último modelo inverso al anterior, en dirección sur-norte (ver Tabla 7). Para ello, se utilizó el enfoque de inferencia Bayesiana propuesto por Munguía-Vega *et al.*, (2018), con un modelo de movimiento Browniano, 1 000 000 de pasos de los cuales se descartó un 25% como periodo de prueba, una cadena larga y cuatro cadenas calientes con un esquema de calentamiento estático, probabilidad previa uniforme, y un intervalo para el intercambio de árboles de 10.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Diversidad genética

Se analizaron un total de 136 muestras distribuidas entre las cinco poblaciones a lo largo de la cuenca oceánica que conforma el Pacífico costero de Costa Rica, Panamá, y Colombia (COPc-CRPC) mediante la genotificación de 13 microsatélites (Fig. 6). No obstante, fue necesario descartar un total de cuatro organismos presentes en dos de las localidades en estudio, uno de la región Coiba (C46) con una pérdida del 61.54% de información con base en los 13 loci, y tres del golfo de Panamá (P64, P65, P67) con una pérdida del 53.85, 69.23 y 76.92% de información entre los 13 loci, respectivamente. En estos organismos no fue posible la genotificación en más de cinco loci.

La diversidad genética fue similar entre las muestras (Tabla 2, y Tabla 8). El número promedio y desviación estándar de alelos por locus ($M \pm DS$) fue 25.25 ± 8.29 alelos (rango 11-34; Tabla 8). La heterocigosidad observada (H_o) estuvo entre 0.79 (golfo de Panamá) y 0.85 (Costa Rica-norte) ($M \pm DS = 0.822 \pm 0.027$), y la heterocigosidad esperada (H_e) se mantuvo en un rango de 0.835 (Buenaventura) y 0.855 (Pacífico norte y sur) ($M \pm DS = 0.862 \pm 0.025$) (Tabla 2). La mayoría de los loci no mostraron evidencia significativa de la presencia de alelos nulos ($p > 0.05$), con excepción de Lupe-23 (valor global = 0.065). No hubo evidencia de deserción de alelos, ni errores por tartamudeo. La prueba de desequilibrio de ligamiento (DL) indicó la ausencia de ligamiento de los loci ($p > 0.05$; Holm-Bonferroni $\alpha = 0.0039$). No se detectaron desviaciones significativas del EHW. No obstante, se observó en las cinco localidades un déficit generalizado de heterocigotos, en conjunto con valores de F_{IS} positivos que oscilaron entre 0.045 (Costa Rica norte) y 0.139 (golfo de Panamá) (Tabla 2). Esto podría ser atribuido a factores como los sistemas de reproducción o mezcla de poblaciones, o cohortes distintas (efecto Wahlund; Wahlund, 1928) lo que implicaría la reducción de la heterocigosidad en una población, causada por una estructuración de la misma en subpoblaciones.

Debido a que el número de ejemplares de *L. peru* analizados por sitio de muestreo fue distinto, se realizó un análisis de rarefacción, para estimar la riqueza alélica (número de genes rarificados = 16). Este análisis mostró que la riqueza alélica para los cinco sitios de muestreo varió entre 10.26 (Buenaventura) y 11.81 (Costa Rica sur) ($M \pm DS = 11.70 \pm 0.645$). En promedio la riqueza de alelos privados fue de 1.09 ± 0.148 , siendo el golfo de Panamá la localidad con el valor más alto (1.35) y Costa Rica norte el más bajo (0.99) (Tabla 2).

Tabla 2. Índices de diversidad genética para cada ubicación geográfica en evaluación: Costa Rica norte y sur; Coiba, y golfo de Panamá, y Buenaventura. Número de muestras (n) y alelos (Na), riqueza alélica (R_{a16}), heterocigosidad observada (H_o), heterocigosidad esperada (H_e), coeficiente de endogamia (F_{IS}), alelos privados (Ap), y riqueza de alelos privados (Rap).

Sitios	13 loci de microsatélite										
	Este estudio (n)	Reguera-Rouzaud et al. (n)	n	Na	R_{a16}	H_o	H_e	F_{IS}	EHW	Ap	Rap
Costa Rica norte	28	-	28	16.38	11.70	0.855	0.897	0.048	0.265	11.51	0.99
Costa Rica sur	24	-	24	15.92	11.81	0.855	0.893	0.045	0.548	11.77	1.04
Coiba	16	-	16	12.08	11.72	0.832	0.894	0.072	0.378	11.53	1.08
Golfo de Panamá	18	26	44	18.38	11.45	0.765	0.887	0.139	0.070	11.27	1.35
Buenaventura	-	24	24	13.69	10.26	0.795	0.835	0.049	0.169	10.09	1.00

*No se detectaron desviaciones significativas ($p < 0.001$) EHW antes ni posterior a la corrección de Holm-Bonferroni ($p < 0.0039$).

3.2 Estructura poblacional y flujo génico

El AMOVA jerárquico encontró una diferencia significativa entre las poblaciones ($F_{ST} = 0.027$, IC 95% 0.000-0.049, $df = 4$, $p = 0.001$), entre individuos dentro poblaciones ($F_{IS} = 0.023$, IC 95% 0.045-0.139, $df = 127$, $p = 0.001$), y dentro individuos ($F_{IT} = 0.051$, IC 95% -0.034-0.293, $df = 132$, $p = 0.001$), rechazando el modelo de panmixia (Tabla 3). La mayoría de las comparaciones pareadas de F_{ST} entre sitios se mostraron mayoritariamente significativas, no obstante, hubo un par de excepciones, las cuales, reflejaron ausencia de diferenciación genética entre Costa Rica norte y Costa Rica sur ($F_{ST} = 0.001$, $p > 0.001$), así como entre Coiba y el golfo de Panamá ($F_{ST} = 0.007$, $p > 0.001$) (Tabla 4). La prueba Mantel presenta una relación significativa entre la distancia genética con la distancia geográfica para los sitios de muestreo ($r = 0.6934$; $p = 0.037$; Fig. 7).

Tabla 3. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de 13 microsatélites para *Lutjanus peru* a lo largo de la cuenca oceánica que conforma el Pacífico costero de Costa Rica, Panamá, y Colombia (COPc-CRPC). Grados de libertad (g.l), suma de cuadrados (SC), componentes de variación (CV), F-estadísticos: índice de fijación (F_{ST}), coeficiente de endogamia (F_{IS}) y coeficiente de consanguinidad total (F_{IT}). Valores significativos de p (< 0.001) en negrita.

Fuente de variación	g.l	SC	CV	% Variación	F-estadístico	Valor p
Entre poblaciones	4	36.998	0.105	2.74%	$F_{ST} = 0.027$	0.001
Entre individuos dentro de poblaciones	127	485.99	0.089	2.33%	$F_{IS} = 0.023$	0.001
Dentro de individuos	132	481.50	3.647	94.93%	$F_{IT} = 0.051$	0.001
Total:	263	1004.49	3.559			

Tabla 4. Comparaciones pareadas F_{ST} para *Lutjanus peru*. Por debajo de la diagonal valores F_{ST} por sobre la diagonal valores de p de la prueba exacta G. Los valores con p significativa ($= 0.001$) se muestran en negrita, tras la corrección Holm-Bonferroni (< 0.0039).

Sitios	Costa Rica norte	Costa Rica sur	Coiba	Golfo de Panamá	Buenaventura
Costa Rica norte	-	0.470	0.001	0.001	0.001
Costa Rica sur	0.001	-	0.001	0.001	0.001
Coiba	0.018	0.015	-	0.020	0.001
Golfo de Panamá	0.022	0.021	0.007	-	0.001
Buenaventura	0.039	0.049	0.044	0.022	-

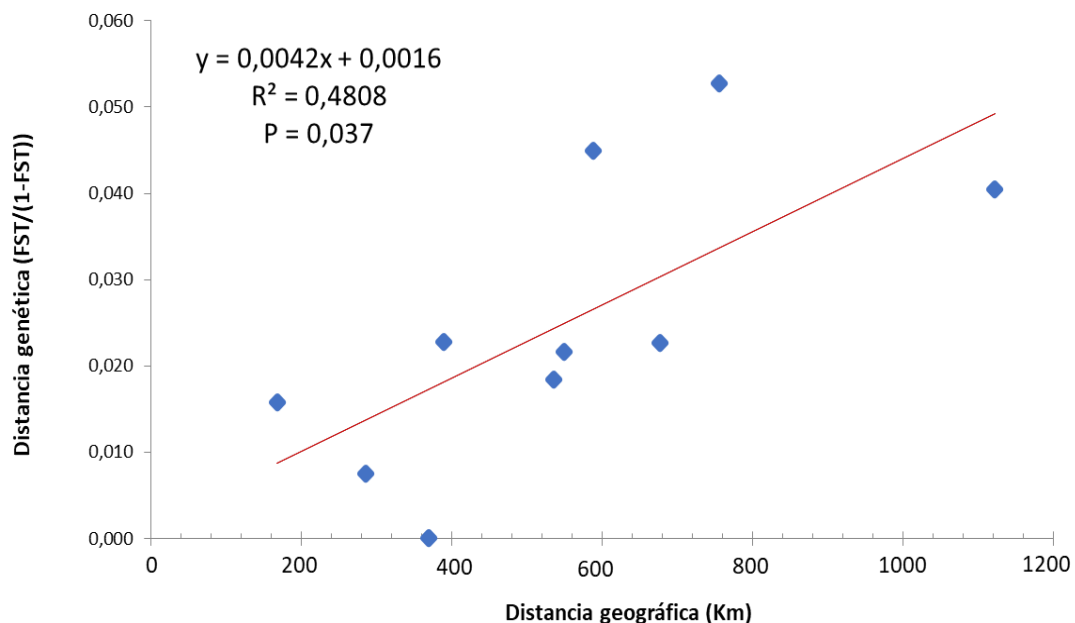


Figura 7. Aislamiento por distancia a partir de la prueba Mantel. Los diamantes azules representan las comparaciones pareadas entre los sitios de muestreo a lo largo de la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica (CRN-CRS), Panamá (COI-GPNA), y Colombia (BVCOL).

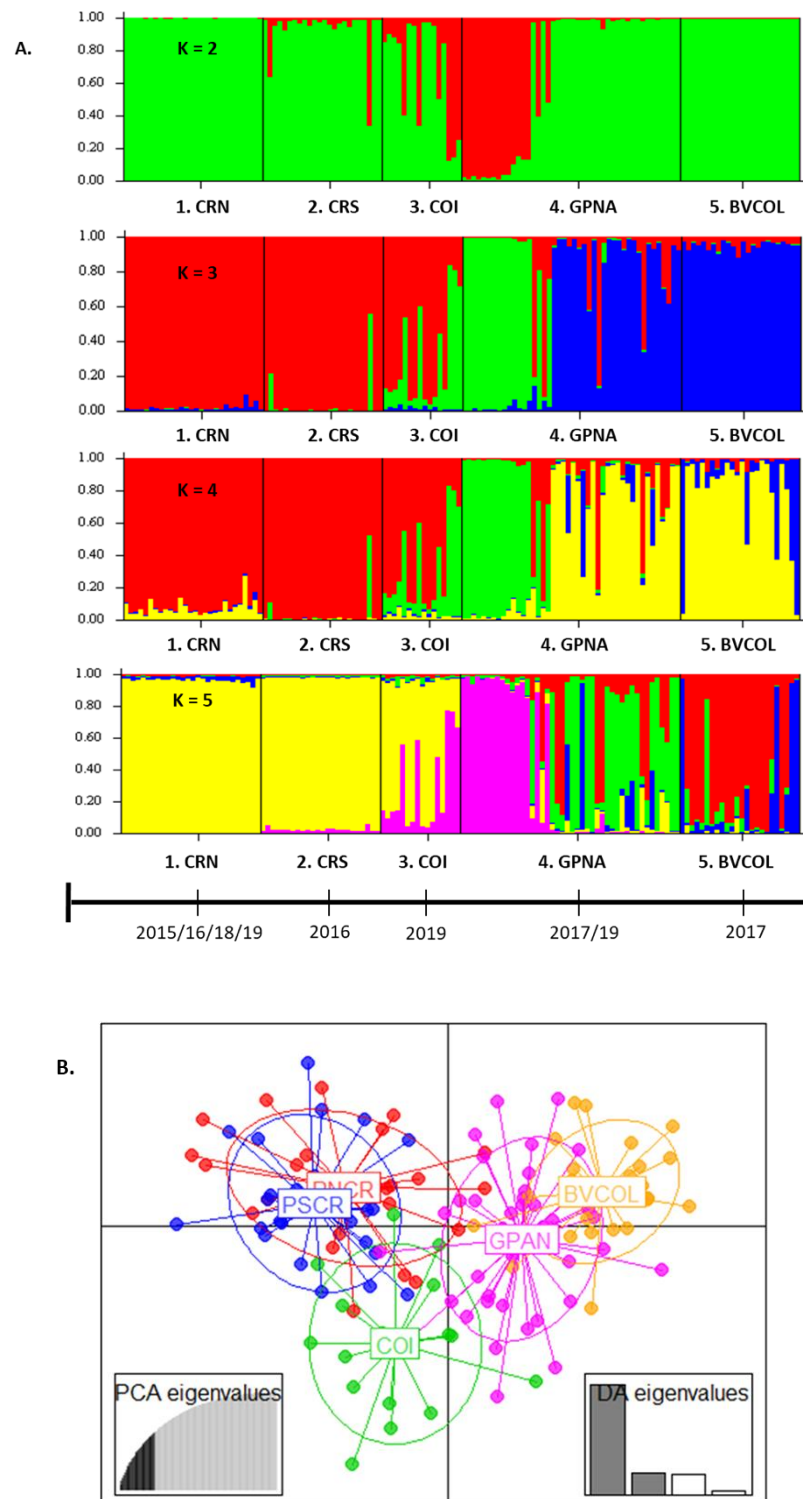


Figura 8. Análisis de estructura poblacional a partir de genotipos de microsatélite en 136 individuos de *Lutjanus peru* en cinco regiones de muestreo en la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica (CRN-CRS), Panamá (COI-GPNA), y Colombia (BVCOL). **A.** Conglomerados genéticos agrupados en particiones óptimas ($K = 3$), así como un segundo, tercer y cuarto grupo subóptimo ($K = 2, 4$ y 5 ; respectivamente) según la clasificación bayesiana STRUCTURE. Cada línea vertical representa a un individuo que está dividido hasta en tres colores, según el número de K clusters. Asimismo, los colores en cada individuo representan la proporción estimada de pertenencia a cada cluster. La línea de tiempo dada en años corresponde a las fechas de recolecta de tejido para su análisis (ver Tabla 6). **B.** Diagrama ADP de los componentes primero y segundo de los genotipos de microsatélites nucleares.

La proporción de pertenencia en cinco poblaciones de *L. peru* se generó bajo distintos números de conglomerados (valores K) mediante el análisis de clasificación bayesiana STRUCTURE. Asimismo, dicho análisis sugirió un K = 3 como el número óptimo de clusters basado en el cálculo de la prueba de Evanno [$\text{Ln } P(K) = -8519.46$]. En donde de manera general se denotan dos patrones distintos entre sí, el primer patrón señala que Costa Rica norte-sur y Buenaventura poseen individuos mayoritariamente asignados a un solo grupo genético (verde en K = 2, rojo y azul para K = 3, rojo y amarillo para K = 4; Fig. 8A). Mientras que el segundo patrón lo poseen Coiba y el golfo de Panamá, y consiste en que poseen individuos provenientes de más de un grupo genético, e inclusive con ancestría híbrida (roja y verde para K = 2, roja, verde y azul para K = 3, y roja, verde, amarillo y azul para K = 4; Fig. 8A). Evidentemente, el golfo de Panamá no es una muestra genéticamente homogénea; por lo que, es el único sitio donde se observa abundantemente el linaje divergente.

Con base en lo anterior, el análisis de componentes principales con discriminante (ADCP) realizado coincide en la existencia de una subestructuración poblacional. No obstante, contrasta con la estructura determinada por STRUCTURE (K = 3) reflejando la presencia de cuatro posibles grupos: 1) Costa Rica norte-sur, 2) Coiba, 3) golfo de Panamá y 4) Buenaventura (Fig. 8B). De tal manera que, ambos análisis (STRUCTURE y ADCP) representan distintos escenarios, dado que los grupos geográficos se encuentran entremezclados y no pueden coincidir totalmente, pero son congruentes.

El análisis de migración relativa refleja un flujo bidireccional entre regiones, lo cual se denota en la figura 9-A, con un umbral >0.20 . No obstante, al aplicar un nivel de filtrado de >0.60 se detecta un grado de migración simétrica significativamente alto entre Costa Rica norte y Costa Rica sur ($mD = 1.00$), y viceversa ($mD = 0.90$) donde el flujo neto unidireccional va en dirección Costa Rica norte hacia Costa Rica sur (Fig. 9C). Mientras que Costa Rica norte, Costa Rica sur, Coiba y Buenaventura muestran evidencia de ser sitios fuente de migrantes con valores entre 0.62 a 1.00 mD, lo cual muestra al golfo de Panamá como una región sumidero o receptor de migrantes, esto debido a que el mayor flujo neto se encuentra direccionado desde las regiones circundantes hacia el golfo (Fig. 9C).

Ahora bien, con base en los factores Bayes, el modelo número 5 (panmixia) obtuvo la menor aproximación de Bézier de todos los modelos evaluados. Siendo el modelo número 1 (modelo completo) el mejor soportado, y el modelo número 2 (asilamiento por distancia) el segundo (Tabla 5). Esto sugiere un escenario donde el proceso de flujo génico es bidireccional hacia todos los sitios geográficos. Lo cual, se considera como un patrón de flujo génico coherente, y no contradictorio con los análisis de frecuencias alélicas (AMOVA, F_{ST}), la prueba de asignación individual y el ADCP. Las estimaciones de Θ , M y Nm para el mejor modelo soportado se describen en la tabla 9 y se representan en la figura 10. Los resultados sugieren que las fuentes se localizaron principalmente en la región de

Costa Rica norte y el golfo de Panamá, mientras que los sitios sumideros fueron conformados por las regiones Costa Rica sur, Coiba y Buenaventura (Tabla 9).

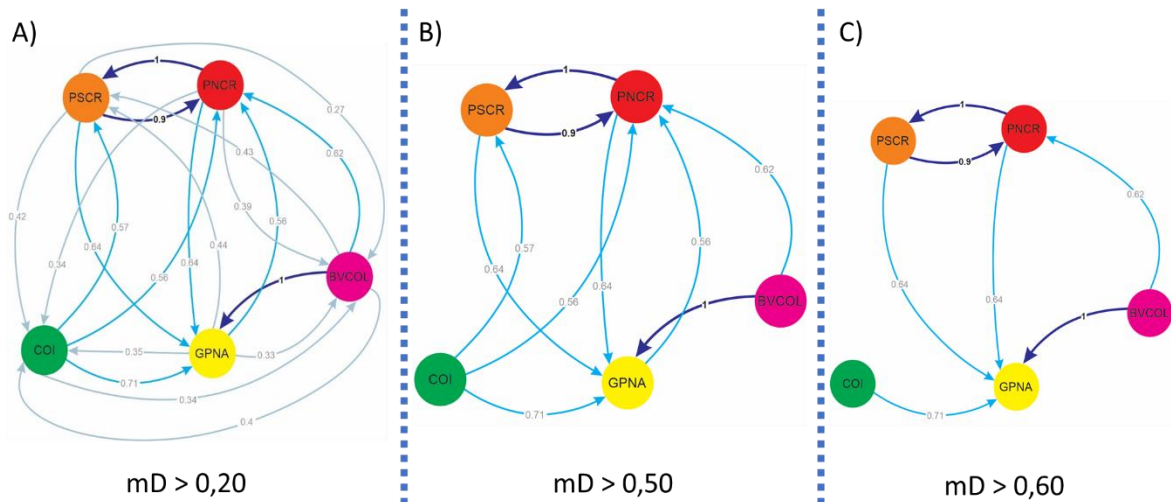


Figura 9. Migración direccional relativa (mD) para cinco poblaciones de *Lutjanus peru*, a partir del flujo génico contemporáneo calculado a partir de 13 microsatélites con la función *diveMigrate*. Las flechas representan el número relativo de migrantes y la dirección estimada del flujo genético en la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica norte (CRN), Costa Rica sur (CRS), Coiba (COI), golfo de Panamá (GPNA), y Buenaventura (BVCOL). Dirección y magnitud del flujo de genes indicada con colores: celeste-morado denotan un flujo de individuos alto (fuente), y las flechas grises denotan movimiento de individuos bajo (sumidero). Los umbrales de filtrado fueron $mD > 0,20$ (A), $> 0,50$ (B) y $> 0,60$ (C).

Tabla 5. Factores de Bayes logarítmicos naturales y probabilidades marginales logarítmicas para cada modelo de flujo genético estimados con *MIGRATE-n*, utilizando genotipos multilocus para cinco poblaciones y 13 marcadores de microsatélite en *Lutjanus peru*.

Modelo	Aproximación Bezier	Rango	Probabilidad del modelo
Modelo completo	-60 460 583 209.22	1	1.000
Aislamiento por distancia	-84 112 707 934.65	2	0.000
Norte-sur	-182 327 455 005.10	3	0.000
Sur-norte	-199 796 220 882.96	4	0.000
Panmixia	-267 663 123 766.99	5	0.000

Los cuatro modelos probados fueron: 1) modelo completo, 2) aislamiento por distancia, 3) corrientes marinas en dirección: noroeste-sureste y 4) corrientes marinas en dirección: sureste-noroeste, y 5) Panmixia.

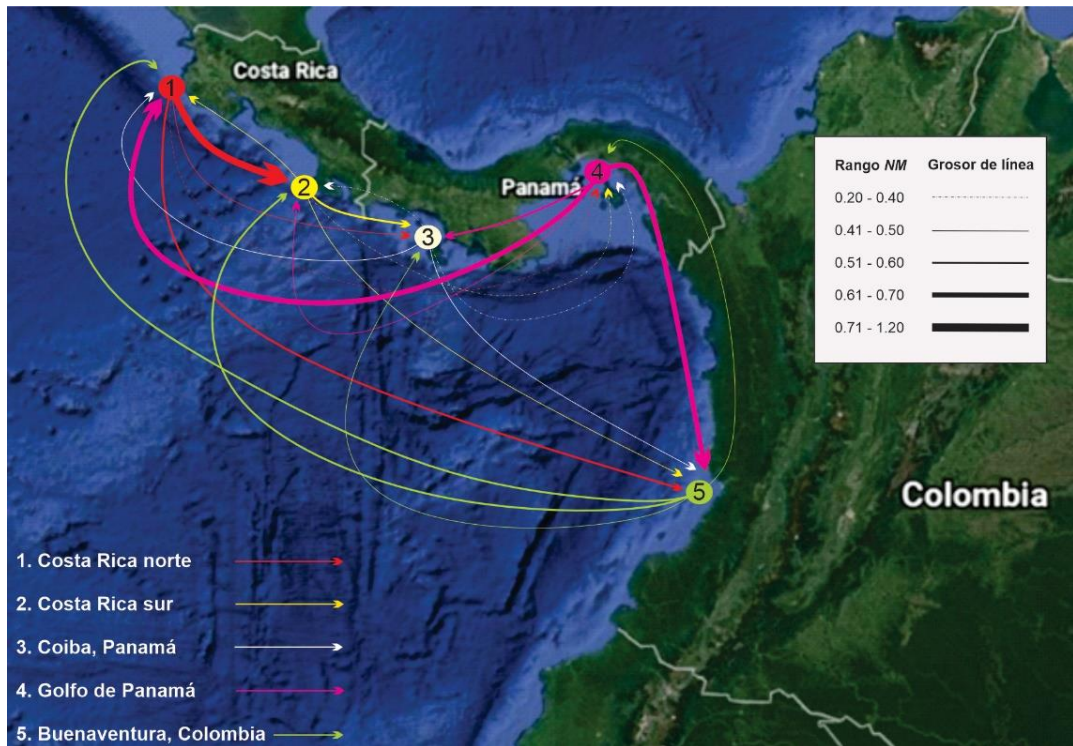


Figura 10. Tasas de migración del pargo seda (*Lutjanus peru*) en la cuenca oceánica del Pacífico costero de Costa Rica, Panamá y Colombia de acuerdo con el escenario de flujo de genes más probable (modelo completo #1). Las flechas indican las tasas de movimiento neto desde el sitio de origen hasta el sitio receptor, como se muestra en detalle en el Tabla 8.

Capítulo 4. Discusión

Los niveles de diversidad genética de *Lutjanus peru* evaluados mediante 13 microsatélites (H_o : 0.765-0.855; Tabla 3) fueron consistentes con investigaciones realizadas en distintas localidades del Pacífico oriental tropical (POT) (H_o : 0.722-0.859, Munguía-Vega *et al.*, 2018; H_o : 0.757-0.843, Reguera-Rouzaud *et al.*, 2021). Incluso el nivel de diversidad genética encontrado para *L. peru* en este trabajo es superior a los encontrados en otras especies de lutjánidos, por ejemplo en *L. synagris* (H_o : 0.152-0.548, Landínez-García *et al.*, 2009), *Pristipomoides filamentosus* (H_o : 0.42-0.60; Gaither *et al.*, 2011), *L. kasmira* (H_o : 0.417-0.546; Muths *et al.*, 2012), *L. argentiventris* (H_o : 0.63-0.70, Reguera-Rouzaud *et al.*, 2020; H_o : 0.655-0.774, Reguera-Rouzaud *et al.*, 2021), y *L. griseus* ($H_{o(global)}$: 0.640; Rosado-Nic *et al.*, 2020). Especies de las cuales se esperaría obtener valores similares de diversidad genética, debido a que se caracterizan por tener poblaciones grandes, con un alto flujo génico. No obstante, la diferencia en la diversidad genética puede responder a la ocurrencia de uno o varios eventos de cuello de botella que en el tiempo podrían llegar a modificar la estructura genética de una población (Amos y Harwood, 1998; Frankham *et al.*, 2004; Kennington *et al.*, 2017). Por ejemplo, Kennington *et al.* (2017) reportan para *Pristipomoides zonatus* (Lutjanidae) una diversidad genética baja (H_o : 0.15-0.17), así como un bajo tamaño efectivo poblacional, lo cual asocian a un tamaño poblacional histórico muy bajo o, la pérdida de variación genética en su área de distribución (océano Índico y Pacífico occidental).

Por otra parte, para *L. peru* ninguno de los loci se encontró bajo desequilibrio de Hardy-Weimberg, esto concuerda con la baja incidencia de alelos nulos, e inclusive con los valores de F_{IS} cercanos a cero (sin déficit significativo de heterocigotos) (Tabla 3) (Bagley *et al.*, 1998; Landínez-García *et al.*, 2009; Riccioni *et al.*, 2013; Buchholz-Sørensen *et al.*, 2016). En general, no se encontró desequilibrio de ligamiento (DL) lo cual indicaría que los loci se encuentran físicamente separados y que *L. peru* no ha experimentado un cuello de botella debido a la deriva génica (Ohta, 1982). En ese contexto, se podría atribuir ausencia de endogamia debido a la existencia de un posible flujo génico constante, no obstante, fue detectado un déficit general de heterocigotos que sugiere la presencia del efecto Wahlund. Dicho efecto ocurre cuando dos o más poblaciones genéticamente distintas son muestreadas inadvertidamente en una misma localidad (*ver* Fig. 8), lo cual sería de esperarse en un sitio que recibe migrantes de múltiples fuentes diferenciadas genéticamente (Richardson, 1982; Chesson *et al.*, 1993; Shaw *et al.*, 1998; O'Reilly *et al.*, 2004; Munguía-Vega *et al.*, 2018). La prueba Mantel mostró una correlación significativa entre la distancia genética y la distancia geográfica ($r = 0.6934$; $p = 0.037$; Fig. 7) lo que sugiere que el efecto Wahlund es más probable en comparación a otros procesos biológicos como el apareamiento no aleatorio, y la endogamia (0.048-0.139; Tabla 2) (Ospina-Guerrero *et al.*, 2008). Por otra parte, Arce-Valdés, (2018) señala que un aspecto que podría

influir en la detección de un patrón de déficit general de heterocigotos es el tamaño de muestra, donde el número de muestras, por región, en este trabajo oscilaron entre 16 y 44 (Tabla 6). Muestras que al ser graficadas por medio de una curva de rarefacción no alcanzaron una meseta dado el alto nivel de diversidad genética en *L. peru* (Figura 13).

La prueba de AMOVA para *L. peru* mostró un valor de F_{ST} bajo pero significativo ($F_{ST} = 0.0227$; $p < 0.001$) este valor es similar al obtenido en otra investigación realizada al interior del golfo de California ($F_{ST} = 0.008$, $p < 0.001$; Munguía-Vega *et al.*, 2018) y contrastante con lo reportado por Reguera-Rouzaud *et al.*, (2021) entre Panamá y Colombia ($F_{ST} = 0.005$, $p < 0.080$). El resultado global aquí obtenido concuerda con la mayoría de los valores de F_{ST} pareados (Tabla 4) a excepción de las regiones de Costa Rica norte *versus* Costa Rica sur ($F_{ST} = 0.001$, $p = 0.470$), y Coiba *versus* golfo de Panamá ($F_{ST} = 0.007$, $p = 0.020$). Entre dichas regiones los resultados indican un flujo génico ininterrumpido, derivado posiblemente por su cercanía geográfica, influenciado por las corrientes marinas locales adyacentes. Pero el hecho de haber encontrado diferencias en el resto de las regiones pareadas con valores de F_{ST} significativos (Tabla 5) puede estar ligado a la influencia de un fenómeno oceanográfico de gran escala, como el giro en la bahía de Panamá (ver Fig. 4). Esto en principio podría deberse a la retención de masas de agua al interior del golfo de Panamá aunado a sus características topográficas, limitando la dispersión de larvas de *L. peru* hacia zonas más alejadas antes de que estas se puedan asentar (Bernardi *et al.*, 2001; Johnson y Black, 2006). Lo anterior se refrenda con base en el resultado de la prueba Mantel, donde la correlación entre la distancia genética y la geográfica fue significativa (Tabla 4; Fig. 7). Por lo que, se sugiere como principal impulsor de aislamiento por distancia a la compleja dinámica oceanográfica local, dado que existe inversión estacional en permanencia, magnitud y dirección de corrientes marinas superficiales, y giros de mesoescala (ver sección 1.1.5; Fig. 4) (Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003; Devis-Morales *et al.*, 2008). Para efectos del patrón de aislamiento detectado, se resalta la dinámica oceanográfica en época lluviosa, misma que coincide con la mayoría de los picos máximos reproductivos de la especie (ver Figs. 4 y 5). Bajo esa premisa, se sugiere que el giro anticiclónico que predomina en la bahía de Panamá desempeñaría la función de concentrador de larvas, aunado a la injerencia de la corriente de Colombia (dirección norte) y la corriente costera del Chocó (dirección sur) que arrastrarían dichas larvas lejos de sus sitios de desove (Andrade, 1992; Devis-Morales *et al.*, 2008). En donde, el área de impacto del giro y las corrientes marinas suscitaría un mayor intercambio de larvas desde Buenaventura hacia el golfo de Panamá, como se puede observar en los valores pareados de F_{ST} entre dichas regiones ($F_{ST} = 0.022$, $p = 0.001$; Tabla 5) e inclusive, mediante la asignación individual de organismos obtenidos en STRUCTURE es posible visualizar en el cluster perteneciente al golfo de Panamá una alta contribución de organismos provenientes de Buenaventura (Fig. 8A; $K = 3$). En ese contexto, el modelo de aislamiento por distancia encontrado aquí, el cual cubre un área geográfica de ≈ 1600 Km, es similar al grado de estructuración poblacional, y patrón de

aislamiento por distancia encontrado por Reguera-Rouzaud et al. (2021) en un rango de >2500 Km. Lo cual, al compararse con otros estudios a nivel mundial, basándose exclusivamente en especies pertenecientes a la familia Lutjanidae, varios de esos autores reportaron ausencia de aislamiento por distancia en rangos superiores a 2000 km, donde se hubiese esperado observar un patrón similar al obtenido en este trabajo (ver Muth et al., 2014; Kennington et al., 2017; Rosado-Nic et al., 2020).

Las pruebas de asignación individual obtenidas a partir STRUCTURE y mediante el análisis de componentes principales con discriminante (ADCP) detectan patrones de subestructuración genética. El valor óptimo de K calculado por STRUCTURE detecta la presencia de tres clusters (K = 3; Fig. 8A), señalando un posible aislamiento entre individuos provenientes de dos áreas separadas por el golfo de Panamá: Costa Rica norte-sur y Coiba versus Buenaventura. Sin embargo, el ADCP sugiere la presencia de cuatro clusters: 1) Costa Rica norte-sur, 2) Coiba, 3) golfo de Panamá y 4) Buenaventura (Fig. 8B). De ese modo, al contrastar el resultado obtenido en ADCP con un K = 4 y 5, es posible observar individuos con altos valores de probabilidad asignarse principalmente dentro del cluster del golfo de Panamá y Buenaventura donde se vuelve muy probable la injerencia del efecto Wahlund (ver Fig. 8A y B). Por lo que hubiese sido necesario aumentar el tamaño de muestra y el área geográfica hacia el sur que incluyese Ecuador, Perú e inclusive zonas insulares donde se distribuye *L. peru*, y así detectar de manera clara la señal de un posible cuarto o quinto cluster. Lo que da pie para razonar qué otros agentes ambientales relacionados a la dinámica oceanográfica de la región tienen injerencia sobre lo observado a partir de ADCP y STRUCTURE.

En ese contexto, la señal de diferenciación genética detectada estaría mostrando de manera general una heterogeneidad en la composición de individuos que conforman los distintos clusters; lo cual, en primera instancia permite asumir que las larvas fueron transportadas pasivamente por corrientes marinas locales. Principio que permitiría sugerir la retención y eventual asentamiento de larvas, debido a la interacción de las corrientes marinas con la capa límite de la costa, y la injerencia del sistema de giros en bahía de Panamá (ver sección 1.1.4; Carrillo et al., 2008). Procesos que en este caso apoyarían la heterogeneidad observada en la estructura de las regiones de Costa Rica norte-sur, Coiba y golfo de Panamá-Buenaventura (K = 3; Fig. 8A). En donde, la heterogeneidad observada en los organismos provenientes del golfo de Panamá podría estar ligada al sistema de giros presentes en la bahía de Panamá, debido a que esta región posee una importante cantidad de individuos que provienen de más de un grupo genético observable en las regiones circundantes (Fig. 8A). En ese contexto, el patrón de circulación anticiclónico en bahía de Panamá sería el giro que podría representar una barrera semipermeable, ya que retendría una cantidad importante de huevos y larvas, causando un impacto directo sobre el flujo génico entre regiones (Rodríguez-Rubio et al., 2003; Devis-Morales et al., 2008). Lo cual, es similar al caso reportado para *Elacatinus puncticulatus* (Gobiidae), en el cual,

Sandoval-Huerta et al. (2019) señalan aislamiento en su especie de estudio en dos áreas separadas por el golfo de Panamá: Costa Rica, y Panamá occidental *versus* Ecuador. Sin embargo, para otras especies de teleósteos la influencia del giro representa una gran barrera que las restringe exclusivamente al interior del golfo de Panamá, tal y como se ha reportado en *Protemblemaria perla* y *Tanyemblemaria alleni* (Chaenopsidae), *Paranebris bauchotae* (Scianidae), *Microdesmus hildebrandi* y *M. multiradiatus* (Microdesmidae), y finalmente *Ariopsis jimenez* y *Notarius lentiginosus* (Ariidae); e inclusive ha afectado varias especies de corales blandos (Robertson y Allen, 2015; ver Sandoval-Huerta, et al., 2019).

Con base en la estructura poblacional anterior, y dado que se analizó un grupo de muestras recolectadas en distintas fechas (Tabla 6) sería posible sugerir un efecto de variación temporal derivado del proceso de reclutamiento de *L. peru*. Ya que, con base en algunos trabajos realizados en la región (COPc-CRPC) se ha señalado que el proceso de reclutamiento de esta especie se da a lo largo del año, con varios picos máximos (Gutiérrez-Vargas, 1990; Barreto y Borda, 2008). El efecto de temporalidad inicialmente se intuyó a partir de valores F_{IS} positivos en la tabla 2, valores que se mantienen inclusive posterior al haber dividido el cluster del golfo de Panamá en dos (puerto Panamá, y Pedregal) ya que, contenían la mayor parte de las muestras analizadas recolectadas hasta con dos años de diferencia (2017 y 2019). En donde los nuevos valores de F_{IS} calculados siguen manteniendo sus valores positivos muy cercanos a cero (Figura 12A). E inclusive, para constatar algún cambio es la estructura genética de *L. peru* un nuevo análisis de STRUCTURE realizado con dicha división sigue apoyando una subestructura con un K óptimo igual a 3 (Figura 12B). No obstante, esta información debe tomarse con cautela, ya que sería necesario realizar muestreos exhaustivos, que involucre las características intrínsecas del ciclo reproductivo de la especie, así como la estacionalidad ambiental de la región para tener argumentos sólidos que expliquen el impacto del reclutamiento sobre *L. peru*.

Con base en lo anterior, los resultados obtenidos apoyan la hipótesis alternativa de la existencia de estructuración genética para *Lutjanus peru* en el Pacífico costero de Costa Rica, Panamá y Colombia, con influencia de procesos oceanográficos locales tales como las estacionalmente cambiantes corrientes marinas, aunado a la influencia del giro de la bahía de Panamá. En donde se sugiere que dicha dinámica oceanográfica podría tener un impacto importante en el transporte y retención de huevos y larvas en la cuenca de estudio.

Por otra parte, mediante las estimaciones de migración direccional relativa con la función divMigrate, se observa una orientación bidireccional en sus redes de flujo génico contemporáneo que permite comprender los patrones de diversidad y estructura actual (Fig. 9A) (Paz-Vinas et al., 2013; Sundqvist et al., 2016). Esto a su vez apoya la existencia de una estructura metapoblacional, en donde

la mayor parte de la migración se da desde las localidades de Costa Rica norte-sur, Coiba, y Buenaventura localidades que fungen como poblaciones origen, y el golfo de Panamá como sumidero debido al alto flujo neto (Fig. 9C). No obstante, debido a la condición de sumidero del golfo de Panamá se hubiese esperado observar una riqueza alélica (R_{16}) con un valor superior al de las otras regiones (Costa Rica norte-sur y Coiba; *ver* Tabla 2). Lo cual, podría señalar un bajo nivel de retención de organismos al interior del golfo. Sin embargo, con base en los valores F_{IS} del golfo se sugiere un proceso de autoreclutamiento de larvas, inclusive, a un nivel superior al de las otras regiones respondiendo a la diferencia encontrada en la riqueza alélica del golfo, versus las regiones mencionadas anteriormente (*ver* Tabla 2).

Ahora bien, en términos de hábitats, el golfo de Panamá se caracteriza por poseer en su mayoría costas con hábitats de fondos suaves (arenosos y lodosos) predilectos para el asentamiento de larvas de *L. peru* (Robertson y Allen, 2015; Vega *et al.*, 2016a; Reguera-Rouzaud *et al.*, 2021). Mientras que Costa Rica, Coiba (Panamá) y Colombia presentan una alta concentración de hábitats de arrecife rocoso, tipo de hábitat esencial para eventos reproductivos, así como de refugio y alimentación de organismos adultos (Robertson y Allen, 2015; Vega *et al.*, 2016a; Vega *et al.*, 2019). En ese contexto, la estructuración de *L. peru* podría responder principalmente al patrón de circulación anticiclónica del giro de la bahía de Panamá durante la estación lluviosa, y a las corrientes marinas adyacentes (Fig. 4; Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003; Gonzalez y D'Croz, 2007; Devis-Morales *et al.*, 2008). Lo cual, a su vez coincide con la mayoría de los picos máximos reproductivos de *L. peru* que se dan durante dicha época, lo que permitiría suponer que los huevos y las larvas sean transportadas por corrientes locales de manera pasiva hacia el golfo de Panamá (Fig. 4). Un ejemplo de la intensa actividad de las corrientes locales es la corriente costera de Colombia que, en tan solo 10 días, puede transportar larvas de *L. peru* desde la zona norte de Colombia hasta el interior del golfo de Panamá. Una vez que las larvas se encuentran allí, el giro de la bahía de Panamá podría retener una importante cantidad de ellas el tiempo suficiente hasta su asentamiento (Rodríguez-Rubio *et al.*, 2003; Chaigneau *et al.*, 2006; Devis-Morales *et al.*, 2008; Peña *et al.*, 2017). Por consiguiente, es crucial conocer la duración del periodo larval de una especie durante un proceso de dispersión, ya que, si el periodo es largo (60-365 días) es factible que la larva sea transportada a una gran distancia. No obstante, si el periodo es corto (20-35 días) la probabilidad de que un organismo pueda quedar retenido se incrementa, tal y como sucede para otras especies de teleósteos (Carrillo *et al.*, 2008; Ludt y Rocha, 2015). En ese contexto, se ha estimado (aunque no se ha medido) que el estado larval en *L. peru* podría variar entre 24 y 47 días (Drass *et al.*, 2000; Rocha-Olivares y Sandoval-Castillo, 2003), lo cual, permitiría plantear la hipótesis de que el golfo de Panamá tiende a retener un porcentaje importante de larvas de *L. peru*.

Sin embargo, mediante el análisis coalescente de MIGRATE-n se muestra un flujo génico histórico en donde el modelo de flujo mejor soportado fue el modelo completo por sobre el modelo de panmixia (Tabla 5; Tabla 9). Este resultado, favorece la presencia de una estructura metapoblacional, con una agrupación geográfica de fuentes netas (Costa Rica norte y golfo de Panamá) y sumideros netos (Costa Rica sur, Coiba y Buenaventura) específicos (Fig. 10; Tabla 9); mismos que contrastan con la perspectiva contemporánea. Lo cual, podría responder a eventos interanuales, de 2 a 7 años, como el fenómeno de El Niño-Oscilación Sureña (ENOS) siendo El Niño, precursor del calentamiento anómalo de aguas superficiales (Carvajal *et al.*, 1999). Tal y como se documentó entre 1982-1983, 1997-1998 y 2015-2016, eventos particularmente intensos y dañinos para los ecosistemas marinos y la dinámica oceanográfica (Guzmán *et al.*, 1987; Glynn, 2000; Fiedler, 2002b; Martínez-Castillo *et al.*, 2022). Aumentando la temperatura de la superficie marina hasta en 7°C por encima de la temperatura normal (25-26°C) durante periodos muy prolongados (p.ej., varios meses) (Guzmán *et al.*, 1987; Carvajal *et al.*, 1999; Martínez-Castillo *et al.*, 2022). Esto provocaría que la contracorriente norecuatorial (CCNE; Fig. 3) se fortalezca y ensanche, trayendo consigo aguas cálidas que impactan toda la región del Pacífico oriental tropical (Carvajal *et al.*, 1999; Robertson y Allen, 2015). Esto modificaría, localmente la magnitud y el patrón de los giros y corrientes marinas, afectando el transporte de larvas y huevos, así como el nivel de reclutamiento de *L. peru* en la región. Se ha documentado que, tanto huevos y larvas poseen un nivel de tolerancia menor en comparación a otras etapas de vida (p.ej., juveniles) volviéndoles muy vulnerables a cambios drásticos de temperatura (Santamaría-Miranda *et al.*, 2003; Rijnsdorp *et al.*, 2009). Por lo que, una grave perturbación en la dinámica oceanográfica y hábitats de *L. peru* en la región, como El Niño, aunado a un alto nivel de mortalidad en larvas antes de asentarse pudo haber sido crucial en la dinámica fuente-sumidero observada.

Ahora bien, con base en algunas tasas de mutación de microsatélites publicadas para teleosteos (5×10^{-5} - 1×10^{-3} ; Storz y Beaumont, 2002; Karlsson *et al.*, 2009) en un contexto donde se aborde cientos–miles de años atrás, sería posible señalar que la estructura metapoblacional observada se deba a procesos de glaciación ocurridos durante el Pleistoceno (Ludt y Rocha, 2015). En donde la configuración de las fuentes y sumideros en esa ventana temporal pudieron haber sido estructuradas por procesos de glaciación, los cuales ocasionaron cambios drásticos en la temperatura de la columna de agua, así como la disminución del nivel del mar variando la fuerza y dirección de las corrientes marinas a nivel global (Haq *et al.*, 1987; Ludt y Rocha, 2015). Dicha alteración climática, asimismo, impactó y pudo haber transformado múltiples sitios cercanos al ecuador en refugios glaciares (áreas resilientes ante fluctuaciones climáticas del pasado) caracterizados por albergar hábitats y condiciones oceanográficas estables para la sobrevivencia de gran número de organismos marinos (Campbell, 1982; von Prahll *et al.*, 1990; Taberlet *et al.*, 1998; Hewitt, 2000; Oyanedel-Pérez, 2015). Lo anterior en

principio modificaría la magnitud de las migraciones, y el proceso de transporte pasivo de larvas, así como la disponibilidad de hábitats para refugio, y posterior asentamiento larval en múltiples especies marinas. Modificaciones, que, a su vez, dejarían una huella profunda en los patrones de variación genética que pudiesen persistir durante cientos-miles de años, y que permitieran inferir la ocurrencia de procesos de migración, divergencia, colonización y la dinámica de fuente-sumidero en ese periodo (Awise, 2000; Peluso *et al.*, 2018). Por lo tanto, el impacto de los ciclos glaciales fue crítico, como se ha sugerido en otros estudios con actinopterigios (Díaz-Jaimes y Uribe-Alcocer *et al.*, 2006; Varela *et al.*, 2012; *ver detalladamente* Ludt y Rocha, 2015; Rubio-Castro *et al.*, 2016). La influencia de las glaciaciones en la estructura genética de organismos marinos a lo largo del océano Pacífico oriental se extiende a otros grupos taxonómicos tan variados como: condriictios, antozoos, moluscos, crustáceos, equinodermos, y poríferos (Pfeiler *et al.*, 2005; Hurtado *et al.*, 2013; *ver detalladamente* Ludt y Rocha, 2015).

Independientemente de la ventana temporal (contemporáneo o histórico) en que se aborde el tema de los patrones de flujo genético, ambos análisis (DivMigrate y Migrate-n) coinciden en que existe una estructura metapoblacional para *L. peru*. Estructura que da como resultado una baja, pero significativa diferenciación genética para *L. peru* ($F_{ST} = 0.027$, $p = 0.001$) sugiriendo un flujo de genes asimétrico entre sitios. Contrastante con especies como *Callinectes bellicosus* ($F_{ST} = 0.0$, $p = 1$; Cisneros-Mata *et al.*, 2019) y *Lutjanus argentiventris* ($F_{ST} = -0.00071$, $p = 1$; Reguera-Rouzaud *et al.*, 2020) que, a pesar de tener una baja diferenciación genética esta no es significativa, característica atribuible a niveles muy altos de flujo de genes entre sitios (Pfeiler *et al.*, 2005).

La estructura metapoblacional en este caso apoya la injerencia de la dinámica oceanográfica en la región, no obstante, dada la estructura a lo interno del golfo de Panamá, podría ser que los análisis DivMigrate y Migrate-n estén subestimando la señal para inferir la direccionalidad de flujo. Sin embargo, se sabe que el método de asignación individual bayesiana como STRUCTURE realiza asignaciones correctas solo en condiciones de flujo genético moderado a bajo (Pritchard *et al.*, 2000; Waples y Gaggiotti, 2006).

4.1 Implicaciones de su gestión

El grado de diferenciación y la conectividad entre poblaciones son procesos de relevancia biológica y ecológica que deben conocerse a profundidad, especialmente en especies con algún nivel de amenaza, con importancia comercial o bien, aquellas capturadas incidentalmente (Bernard *et al.*,

2016). De ese modo, se vuelve necesario determinar los patrones de la variabilidad genética de una especie en su rango de distribución, con el propósito de identificar unidades básicas de pesca y manejo en función de los conocimientos disponibles (Laikre *et al.*, 2005). Sin embargo, la información que se posee acerca de la estructura poblacional, patrones de conectividad, así como la variación geográfica de la demografía en *L. peru* para la región (COPc-CRPC) es limitada (Villalobos-Rojas *et al.*, 2014; Cisneros-Montemayor *et al.*, 2018; Pachecho-Rovira *et al.*, 2021).

No obstante, con base en la subestructuración genética encontrada en *L. peru*, se propone la existencia de tres subpoblaciones (*ver* Fig. 8A y B) con un alto grado de conectividad entre sí, evitando el aislamiento, lo que sugiere la presencia de una metapoblación para la especie con una dinámica fuente-sumidero, y que no es una población homogénea con apareamiento aleatorio, como lo suponen los instrumentos de manejo hasta el momento. De tal manera que, con base en la metapoblación aquí obtenida, la actividad de pesca sobre sus subpoblaciones podría afectar la dinámica de otras poblaciones vecinas, ya que dichas subpoblaciones no controlarían totalmente su productividad (MSC, 2020). Por lo tanto, ejemplos prácticos sobre implicaciones de manejo se han sugerido bajo el marco de garantizar que el esfuerzo pesquero y sus capturas tengan en cuenta la abundancia o biomasa en cada subpoblación. Enumerando así una serie de recomendaciones, por ejemplo: a) la pesquería debe gestionar su subpoblación para garantizar el reclutamiento sostenido, teniendo en cuenta las conexiones con subpoblaciones adyacentes y la dependencia sobre ellas; b) seguimiento del porcentaje de desovadores por recluta, que pueden confirmar una buena gestión de la pesquería que contribuya a las poblaciones circundantes; y c) seguimiento del reclutamiento entrante o de los niveles de la subpoblación, que confirme que los aportes del reclutamiento externo se mantienen (MSC, 2020).

De ese modo, en un contexto hipotético, como discuten Sandoval-Castillo y Beheregaray, (2015) una fuerte presión pesquera aplicada sobre una población local podría crear una estructura artificial fuente-sumidero que afectaría la dinámica de la población en otros sitios, con efectos adversos para la metapoblación. Por ejemplo, en una subpoblación sumidero, la presión pesquera podría mitigarse mediante la entrada constante de inmigrantes, producto de la contribución de subpoblaciones fuente. Mientras que, si esa misma presión se sitúa sobre la subpoblación fuente, y esta a su vez no recibe migrantes podría tener consecuencias ecológicas severas en la metapoblación, como su extinción (Awise, 1998; Crowder *et al.*, 2000). Por lo tanto, es posible señalar que las fuentes por sus características intrínsecas son importantes de identificar, con el fin de manejarlas integralmente mediante el diseño de zonas de no captura, al interior de las Áreas Marinas Protegidas (AMP) tal y como ya se han realizado algunos esfuerzos para establecer AMPs alrededor de la isla del Caño (Costa Rica) (Cortés *et al.*, 2009), Parque Nacional Coiba (Panamá) y el Parque Nacional Isla

Gorgona (Colombia) (Caicedo *et al.*, 2006; Grüss *et al.*, 2014; Vega *et al.*, 2016a). Por lo que, la integración de dichas AMPs podrían mitigar varias de las principales amenazas sobre *L. peru* en la actualidad, como por ejemplo, la sobreexplotación del recurso por la práctica ilegal de su pesca, la extracción de organismos que aún no alcanzan su primera talla de madurez sexual, así como la comercialización de *L. peru* como otra especie que represente un valor monetario superior (Gutiérrez-Vargas, 1990; Barreto y Borda, 2009; Gold *et al.*, 2011; Vega *et al.*, 2016a; Vega *et al.*, 2016b; Cisneros-Montemayor *et al.*, 2018). Sin embargo, aún son necesarios más estudios demográficos para determinar la capacidad pesquera de cada región, y, asimismo, con base en la estructura metapoblacional encontrada sugerir la inclusión de esta en medidas de manejo del recurso, de lo contrario el riesgo de sobreexplotación incrementa.

Capítulo 5. Conclusiones

- Mediante los datos genéticos se determinó la presencia de subestructuración poblacional en la cuenca oceánica del Pacífico de Costa Rica, Panamá y Colombia. Sin embargo, las localidades de Costa Rica norte-sur, así como Coiba-Panamá no mostraron diferencias significativas producto de un alto flujo génico.
- La subestructura poblacional encontrada sugiere el impacto del efecto Wahlund, principalmente observable en la región de Coiba y golfo de Panamá.
- A partir de la subestructura genética encontrada, se observó que la presencia del giro anticiclónico en la bahía de Panamá coincidía con la mayoría de los picos máximos reproductivos de *Lutjanus peru*. Esto podría apoyar la hipótesis de que el giro tiene la función potencial de retener y transportar larvas hacia la región del golfo de Panamá.
- La subestructura poblacional encontrada apoya la presencia de una metapoblación para la especie.
- Con base en las ventanas temporales contemporáneas e históricas de flujo génico analizadas se encontraron regiones geográficas que actúan como fuentes, y otras como sumideros, influenciadas principalmente por la dinámica oceanográfica.
- Los sitios fuente (Costa Rica norte-sur, Coiba y Buenaventura) y sumidero (golfo de Panamá) contemporáneos señalados aquí, puede constituir información base para ser incluida en directrices para estrategias de conservación y gestión de Áreas Marinas Protegidas.
- Con base en la distribución geográfica de *L. peru* se sugiere aumentar el área de estudio a la totalidad del corredor marino del Pacífico este tropical (PET), para evaluar su estructuración genética incluyendo toda la dinámica oceanográfica de la región.

Literatura citada

- Alcala, N., Goudet, J., y Vuilleumier, S. 2014. On the transition of genetic differentiation from isolation to panmixia: What we can learn from D_{ST} and D . *Theoretical Population Biology*, 93, 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2014.02.003>
- Alcántara, M. R. 2007. Breve revisión de los marcadores moleculares. *Ecología molecular*, 541-566.
- Allendorf, F., Ryman, N., y Utter, F. 1987. Genetics and fishery management: past, present, and future. *Population genetics and fishery management*, 1-19.
- Allio, R., Donega, S., Galtier, N., y Nabholz, B. 2017. Large variation in the ratio of mitochondrial to nuclear mutation rate across animals: implications for genetic diversity and the use of mitochondrial DNA as a molecular marker. *Molecular biology and evolution*, 34(11), 2762-2772. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx197>
- Álvarez, L. y Manelia, J. 1996. Informe Nacional sobre el estado de la contaminación marina en el Pacífico de Panamá. Comisión Nacional de Medio Ambiente de Panamá CONAMA, documento de la Reunión CPPS/PNUMA de Expertos del Pacífico Sudeste para revisar el desarrollo de CONPACSE y el estado de la contaminación marina en el Pacífico Sudeste, Guayaquil, Ecuador: 22 pp.
- Amos, W., Hoffman, J. I., Frodsham, A., Zhang, L., Best, S., y Hill, A. V. S. 2006. Automated binning of microsatellite alleles: problems and solutions. *Molecular Ecology Notes*, 7(1), 10–14. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01560.x>
- Andrade, C. A. 1992. Movimiento geográfico en el Pacífico colombiano. *Boletín Científico CIOH*, (12), 23-38.
- ARAP. 2010. Documento de referencia para la elaboración de estudios de impacto ambiental (EsIA) en zonas marino-costeras y aguas continentales.
- Arce-Valdés, L. R. 2018. Estado de conservación e historia demográfica de *Cynoscion othonopterus* a través de la estimación de su tamaño efectivo poblacional. [Tesis de maestría no publicada]. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.
- Awise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., y Saunders, N. C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 489-522. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.002421>
- Awise, J. C. 1998. Conservation genetics in the marine realm. *Journal of Heredity*, 89(5), 377-382.
- Awise, J. C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press.
- Bagley, M. J., y Geller, J. B. 1998. Characterization of microsatellite loci in the vermilion snapper *Rhomboplites aurorubens* (Percoidae: Lutjanidae). *Molecular Ecology*, 7(8), 945–961. [doi:10.1046/j.1365-294x.1998.00413.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00413.x)

- Beerli, P., y Palczewski, M. 2010. Unified framework to evaluate panmixia and migration direction among multiple sampling locations. *Genetics* 185,313–326. <https://doi.org/10.1534/genetics.109.112532>
- Barreto, C. G., y Borda, C. A. 2008. Propuesta técnica para la definición de cuotas globales de pesca para Colombia, vigencia 2009. Documento Técnico concertado en el Comité Técnico Interinstitucional. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Ica, Ministerio de Ambiente y Vivienda y Desarrollo Territorial.
- Bernard, A. M., Feldheim, K. A., Heithaus, M. R., Wintner, S. P., Wetherbee, B. M., y Shivji, M. S. 2016. Global population genetic dynamics of a highly migratory, apex predator shark. *Molecular Ecology*, 25(21), 5312-5329. <https://doi.org/10.1111/mec.13845>
- Bernardi, G., Holbrook, S. y Schmitt, R. 2001. Gene flow at three spatial scales in a coral reef fish, the three-spot dascyllus, *Dascyllus trimaculatus*. *Marine Biology* 138, 457–465. <https://doi.org/10.1007/s002270000484>
- Bernardi, G., Alva-Campbell, Y. R., Gasparini, J. L., y Floeter, S. R. 2008. Molecular ecology, speciation, and evolution of the reef fish genus *Anisotremus*. *Molecular phylogenetics and evolution*, 48(3), 929-935. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.05.011>
- Bernardi, G., Ramon, M., Alva-Campbell, Y., Mccosker, J. E., Bucciarelli, G., Garske, L. E., Victor, B. C., y Crane, N. L. 2014. Darwin's fishes: phylogeography of Galápagos reef fishes. *Bulletin Marine Science*, 90, 533–549. <https://doi.org/10.5343/bms.2013.1036>
- Buchholz-Sørensen, M., y Vella, A. 2016. Population structure, genetic diversity, effective population size, demographic history, and regional connectivity patterns of the endangered dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Teleostei: Serranidae), within Malta's fisheries management zone. *PloS one*, 11(7), e0159864. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159864>
- Buckley, F. M., y Pollett, P. K. 2010. Limit theorems for discrete time metapopulation models. *Probability Surveys*, 7, 53-83. <https://doi.org/10.1214/10-PS158>
- Bussing, W., y López, M. 1994. Peces demersales y pelágicos del Pacífico de Centroamérica meridional, *Revista Biología Tropical*, Universidad de Costa Rica, 1. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Caicedo, J. A., Rubio, E. A., Zapata, L. A., y Giraldo, A. 2006. Estimación del crecimiento de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) basado en capturas artesanales experimentales realizadas en el Parque Nacional Natural Gorgona y su área de influencia, océano Pacífico colombiano. *Investigaciones marinas*, 34(2), 163-168. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-71782006000200015>
- Campbell, Jr, K. E. 1982. Late Pleistocene events along the coastal plain of northwestern South America. *Biological diversification in the tropics*, 423, 440.
- Carrillo, L., Yeomans, L. V., y de Jesús Navarrete, A. 2008. La incierta vida de las larvas marinas. *Ecofronteras*, 18-20.

- Carvajal, Y., Jiménez, H., y Materón, H. 1999. Efectos ecológicos del fenómeno ENOS en Colombia. *Revista Peruana de Biología*, 6(3), 152-159. <https://doi.org/10.15381/rpb.v6i3.8442>.
- Chaigneau, A., Abarca del Rio, R., y Colas, F. 2006. Lagrangian study of the Panama Bight and surrounding regions. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 111(C9). <https://doi.org/10.1029/2006JC003530>
- Chelton, D. B., Freilich, M. H., y Esbensen, S. K. 2000. Satellite observations of the wind jets off the Pacific Coast of Central America. Part II: Relationships and dynamical considerations, *Monthly Weather Review*, 128(7), 2019–2043. [https://doi.org/10.1175/1520-0493\(2000\)128<2019:SOOTWJ>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0493(2000)128<2019:SOOTWJ>2.0.CO;2)
- Chesser, R. K., Rhodes Jr, O. E., Sugg, D. W., y Schnabel, A. 1993. Effective sizes for subdivided populations. *Genetics*, 135(4), 1221-1232.
- Chiappa-Carrara, X., Rojas-Herrera, A. A., y Mascaró, M. 2004. Coexistencia de *Lutjanus peru* y *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en la costa de Guerrero, México: relación con la variación temporal en el reclutamiento. *Revista de Biología Tropical*, 52(1), 177-185.
- Choat, J. H. 2012. Spawning Aggregations in Reef Fishes; Ecological and Evolutionary Processes. In: Sadovy de Mitcheson Y., Colin P. (eds) Reef Fish Spawning Aggregations: Biology, Research and Management. Fish y Fisheries Series, vol 35. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1980-4_4
- Cisneros-Mata, M. Á., Munguía-Vega, A., Rodríguez-Félix, D., Aragón-Noriega, E. A., Grijalva-Chon, J. M., Arreola-Lizárraga, J. A., y Hurtado, L. A. 2019. Genetic diversity and metapopulation structure of the brown swimming crab (*Callinectes bellicosus*) along the coast of Sonora, Mexico: Implications for fisheries management. *Fisheries Research*, 212, 97-106. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.11.021>
- Cisneros-Montemayor, A. M., Harper, S., y Tai, T. C. 2018. The market and shadow value of informal fish catch: a framework and application to Panama. In *Natural Resources Forum*. 42(2), 83-92. <https://doi.org/10.1111/1477-8947.12143>
- Cortés, J., Guzmán, H. M., Fonseca, A. C., Alvarado, J. J., Breedy, O., Fernández, C., Segura, A., y Ruiz, E. 2009. Ambientes y organismos marinos de la Reserva Biológica Isla del Caño, Área de Conservación Osa, Costa Rica. Serie Técnica: Apoyando los esfuerzos en el manejo y protección de la biodiversidad tropical. No. 13. TNC, San José, Costa Rica. 48 p.
- Cowen, R. K., y Sponaugle, S. 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual review of marine science*, 1, 443-466. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163757>
- Craig, M. T., Hastings, P.A., Pondella, D.J., Robertson, D.R., y Rosales-Casián, J.A. 2006. Phylogeography of the flag cabrilla *Epinephelus labriformis* (Serranidae): implications for the biogeography of the Tropical Eastern Pacific and the early stages of speciation in a marine shore fish. *Journal of Biogeography*, 33, 969–979. <https://doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01467.x>
- Crooks, K. R., y Sanjayan, M. A. 2006. Connectivity Conservation: Maintaining Connections for Nature. In: Crooks, K.R. and Sanjayan, M., Eds.: *Connectivity Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, 1-20. <http://dx.doi.org/10.1017/cbo9780511754821.001>

- Crowder, L. B., Lyman, S. J., Figueira, W. F., y Priddy, J. 2000. Source-sink population dynamics and the problem of siting marine reserves. *Bulletin of Marine Science*, 66(3), 799-820.
- Cruz-Romero, M., Espino-Bar, J., Mimbela-López, A., García-Boa, L., Obregón-Alcaraz, y E. Girón-Botello. 1991. Biología reproductiva en tres especies del género *Lutjanus* en la costa de Colima, México, 118 pp. Informe Final, Clave CONACYT: P220CCoR892739, México.
- Devis-Morales, A., Schneider, W., Montoya-Sánchez, R. A., y Rodríguez-Rubio, E. 2008. Monsoon-like winds reverse oceanic circulation in the Panama Bight. *Geophysical Research Letters*, 35(20). <http://dx.doi.org/10.1029/2008GL035172>
- Díaz-Jaimes, P., y Uribe-Alcocer, M. 2006. Spatial differentiation in the eastern Pacific yellowfin tuna revealed by microsatellite variation. *Fisheries Science*, 72, 590–596. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2006.01188.x>
- Díaz, J. M., Vieira, C. A., y Melo, G. J. 2011. Diagnóstico de las principales pesquerías del Pacífico colombiano. Fundación Marviva – Colombia, Bogotá, 242 p.
- Domeier, M. L. 2011. Revisiting Spawning Aggregations: Definitions and Challenges. *Reef Fish Spawning Aggregations: Biology, Research and Management*, 1–20. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1980-4_1
- Drass, D. M., Bootes, K. L., Lyczkowski-Shultz, J., Comyns, B. H., Holt, G. J., Riley, C. M., y Phelps, R. P. 2000. Larval development of red snapper, *Lutjanus campechanus*, and comparisons with co-occurring snapper species. *Fishery Bulletin*, 98(3), 507–527.
- Earl, D. A., y von Holdt, B., M. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4(2) 359-361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- English, S., Wilkinson, C., y Baker, V. 1997. Survey manual for tropical marine resources (No. 333.952 S9).
- Estrada-Godínez, J. A., Moreno-Figueroa, L. D., Maldonado-García, M., Pérez-Urbiola, J. C., Romero-Rodríguez, J., y Audelo-Naranjo, J. M. 2015. Influence of the temperature on the early larval development of the Pacific red snapper, *Lutjanus peru* (Nichols & Murphy, 1922). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(1), 137-145. <https://doi.org/10.3856/vol43-issue1-fulltext-12>
- Excoffier, L., Smouse, P. E., y Quattro, J. M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131(2), 479-491. <https://doi.org/10.1093/genetics/131.2.479>
- Excoffier, L., y Lischer, H. E. L. 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), 546–67. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>

- Falush, D., Stephens, M., y Pritchard, J., K. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, 164(4), 1567-1587. <https://doi.org/10.1093/genetics/164.4.1567>
- Félix-Uraga, R. 2006. Dinámica poblacional de la sardina del pacífico *Sardinops sagax* (Jenyns 1842) (Clupeiformes: clupeidae), en la costa oeste de la península de Baja California y el sur de California [Tesis doctoral no publicada]. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional.
- Fiedler, P. C. 2002a. The annual cycle and biological effects of the Costa Rica Dome. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(2), 321-338.
- Fiedler, P. C. 2002b. Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series*, 244, 265-283.
- Fiedler, P. C., y Talley, L. D. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 143-180.
- Gaither, M. R., Jones, S. A., Kelley, C., Newman, S. J., Sorenson, L., y Bowen, B. W. 2011. High connectivity in the deepwater snapper *Pristipomoides filamentosus* (Lutjanidae) across the Indo-Pacific with isolation of the Hawaiian Archipelago. *PLoS One*, 6(12), e28913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028913>
- Gallardo-Cabello, M., Sarabia-Méndez, M., Espino-Barr, E., y Anislado-Tolentino, V. 2010. Biological aspects of *Lutjanus peru* in Bufadero Bay, Michoacán, México: growth, reproduction, and condition factors. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45(2), 205-215. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572010000200002>
- Gandra, M., Assis, J., Martins, M. R., y Abecasis, D. 2021. Reduced global genetic differentiation of exploited marine fish species. *Molecular biology and evolution*, 38(4), 1402-1412. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa299>
- Garcés, H. 2021. Lista sistemática preliminar de los peces marinos comerciales del Pacífico de Panamá. *Tecnociencia*, 23(1), 198-237.
- Glynn, P. W. 2000. Effects of the 1997–98 El Niño Southern Oscillation on eastern Pacific corals and coral reefs: An overview. In *Proc. 9th int. coral reef symp*, 2, 1169-1174.
- Gold, J. R., Voelker, G., y Renshaw, M. A. 2011. Phylogenetic relationships of tropical western Atlantic snappers in Subfamily Lutjaninae (Lutjanidae; Perciformes) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102, 915–929. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01621.x>
- Gonzalez, L. M., y D´Croz, L. 2007. Variabilidad espacial del afloramiento en el Golfo de Panamá. *Tecnociencia*, 9(2), 107-119.
- Gómez, J. A., Villalaz, J. R., y D'Croz, L. 2005. Caribbean Marine Biodiversity, the known and the unknown. DEStech Publications, Lancaster, USA. 157-167.

- Goudet, J. 2003. FSTAT (v2 9.4): a program to estimate and test population genetics parameters. Available from <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html> Updated from Goudet [1995].
- Grüss, A., Robinson, J., Heppell, S. S., Heppell, S. A., y Semmens, B. X. (2014). Conservation and fisheries effects of spawning aggregation marine protected areas: what we know, where we should go, and what we need to get there. *ICES Journal of Marine Science*, 71(7), 1515-1534. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu038>
- Gutiérrez-Vargas, R. 1990. Tasas de crecimiento, mortalidad, reclutamiento, rendimiento y biomasa relativos por recluta de *Lutjanus peru* (Perciformes: Lutjanidae) en el Pacífico Noroeste de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 38(2B), 441-447.
- Guzmán, H. M., Cortés, J., Richmond, R. H., y Glynn, P. W. 1987. Efectos del fenómeno de "El Niño Oscilación Sureña" 1982/83 en los arrecifes coralinos de la Isla del Caño, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 35(2), 325-332.
- Guzmán-Mora, A. G., y Molina-Ureña, H. (2008). La pesquería artesanal de peces en Golfo Dulce, Costa Rica. <http://hdl.handle.net/1834/31248>
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706), 41-49.
- Haq, B. U., Hardenbol, J. A. N., y Vail, P. R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235(4793), 1156-1167.
- Harrison, S., y Hastings, A. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(4), 180-183. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)20008-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)20008-4)
- Heist, E. J., y Gold, J. R. 2000. DNA microsatellite loci and genetic structure of red snapper in the Gulf of Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129(2), 469-475. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2000\)129<0469:DMLAGS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2000)129<0469:DMLAGS>2.0.CO;2)
- Hernández-Álvarez, C., Bayona-Vásquez, N. J., Domínguez-Domínguez, O., Uribe-Alcocer, M., y Díaz-Jaimes, P. 2020. Phylogeography of the Pacific red snapper (*Lutjanus peru*) and spotted rose snapper (*Lutjanus guttatus*) in the inshore tropical eastern Pacific. *Copeia*, 108(1), 61-71. <https://doi.org/10.1643/CG-18-157>
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405, 907–913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hixon, M. A., y Webster, M. S. 2006. Density dependence in reef fish populations. Numerical and energetic processes in the ecology of coral reef fishes. *Coral Reef Fishes'*. (ed. by PF Sale.), 303-325.
- Holleley, C. E., y Geerts, P. G. 2009. Multiplex Manager 1.0: a cross-platform computer program that plans and optimizes multiplex PCR. *BioTechniques*, 46(7), 511-517. <https://doi.org/10.2144/000113156>

- Hurtado, L. A., Lee, E. J., y Mateos, M. 2013. Contrasting phylogeography of sandy vs. rocky supralittoral isopods in the megadiverse and geologically dynamic Gulf of California and adjacent areas. *PloS one*, 8(7), e67827. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067827>
- 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(1), 1-15. <https://doi.org/10.1186/1471>
- Johnson, M. S., y Black, R. 2006. Islands increase genetic subdivision and disrupt patterns of connectivity of intertidal snails in a complex archipelago. *Evolution*, 60(12), 2498-2506. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01885.x>
- Karlsson, S., Saillant, E., y Gold, J. R. 2009. Population structure and genetic variation of lane snapper (*Lutjanus synagris*) in the northern Gulf of Mexico. *Marine Biology*, 156(9), 1841-1855.
- Kalinowski, S. T. 2005. HP-RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Molecular Ecology Notes*, 5(1), 187-189. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00845.x>
- Keenan, K. 2017. DiveRcity: A comprehensive, general purpose population genetics analysis package, R package version, 1, 90.
- Kennington, W. J., Keron, P. W., Harvey, E. S., Wakefield, C. B., Williams, A. J., Halafih, T., y Newman, S. J. 2017. High intra-ocean but limited inter-ocean genetic connectivity in populations of the deep-water oblique-banded snapper *Pristipomoides zonatus* (Pisces: Lutjanidae). *Fisheries Research*, 193, 242–249. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.04.015>
- Kessler, W. S. 2002. Mean three-dimensional circulation in the northeast tropical Pacific. *Journal of Physical Oceanography*, 32(9), 2457-2471. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(2002\)032<2457:MTDCIT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(2002)032<2457:MTDCIT>2.0.CO;2)
- Laikre, L., Palm, S. y Ryman, N. 2005. Genetic population structure of fishes: implications for coastal zone management. *A Journal of the Human Environment*. 34(2), 111-119. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-34.2.111>
- Landínez-García, R. M., Ospina-Guerrero, S. P., Rodríguez-Castro, D. J., Arango, R., y Márquez, E. 2009. Genetic analysis of *Lutjanus synagris* populations in the Colombian Caribbean. *Ciencias Marinas*, 35(4), 321-331.
- Larsson, L. C., Laikre, L., Palm, S., André, C., Carvalho, G. R., y Ryman, N. 2007. Concordance of allozyme and microsatellite differentiation in a marine fish, but evidence of selection at a microsatellite locus. *Molecular Ecology*, 16(6), 1135-1147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03217.x>
- Lessios, H.A., y Baums, I. B. 2017. Gene flow in coral reef organisms of the Tropical Eastern Pacific. *Coral Reefs of the World*, 477-499. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_16
- Lett, C., Nguyen-Huu, T., Cuif, M., Saenz-Agudelo, P., y Kaplan, D. M. 2015. Linking local retention, self-recruitment, and persistence in marine metapopulations. *Ecology*, 96(8), 2236-2244. <https://doi.org/10.1890/14-1305.1>

- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *American Entomologist*, 15(3), 237-240.
- Lopera-Barrero, N. M., Povh, J. A., Ribeiro, R. P., Gomes, P. C., Jacometo, C. B., y Silva Lopes, T. D. 2008. Comparación de protocolos de extracción de ADN con muestras de aleta y larva de peces: extracción modificada con cloruro de sodio. *Ciencia e investigación agraria*, 35(1), 77-86. <https://dx.doi.org/10.4067/S0718-16202008000100008>
- López, A. M. 2016. Estudio de la variabilidad genética de *Lutjanus peru* del Pacífico mexicano mediante análisis de microsatélites y ADN mitocondrial (ADNmt). [Tesis de maestría no publicada]. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional.
- López-Pérez, R., A y Becerril-Morales, F. 1999. La predicción de la respuesta temporal del perfil de playa como elemento fundamental en la gestión costera. *Ciencia y mar*, 3(9), 29.
- Ludt, W. B., y Rocha, L. A. 2015. Shifting seas: The impacts of Pleistocene sea-level fluctuations on the evolution of tropical marine taxa. *Journal of Biogeography*, 42(1), 25-38. <https://doi.org/10.1111/jbi.12416>
- Maciel-Mata, C. A., Manríquez-Morán, N., Octavio-Aguilar, P., y Sánchez-Rojas, G. 2015. El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta universitaria*, 25(2), 03-19. <https://doi.org/10.15174/au.2015.690>
- Macpherson, E., García-Rubies, A., y Gordo, A. 2000. Direct estimation of natural mortality rates for littoral marine fishes using populational data from a marine reserve. *Marine Biology*, 137(5), 1067-1076. <https://doi.org/10.1007/s002270000408>
- Martínez-Andrade, F. 2003. A comparison of life histories and ecological aspects among snappers (Pisces: Lutjanidae). [Tesis doctoral no publicada]. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Martínez-Castillo, V., Rodríguez-Troncoso, A. P., Mayfield, A. B., Rodríguez-Zaragoza, F. A., y Cupul-Magaña, A. L. 2022. Coral Recovery in the Central Mexican Pacific 20 Years after the 1997–1998 El Niño Event. In *Oceans*, 3, (1), 48-59. <https://doi.org/10.3390/oceans3010005>
- McManus, L. C., Tekwa, E. W., Schindler, D. E., Walsworth, T. E., Colton, M. A., Webster, M. M., Essington, T. E., Forrest, D. L., Palumbi, S. R., Mumby, P. J., y Pinsky, M. L. 2021. Evolution reverses the effect of network structure on metapopulation persistence. *Ecology*, e03381. <https://doi.org/10.1002/ecy.3381>
- Molina-Quirós, J. L. 2016. Conectividad genética del pargo seda (*Lutjanus peru*) a lo largo de la costa Pacífica de Costa Rica: implicaciones de su gestión. [Tesina de bachillerato no publicada]. Universidad Latina de Costa Rica.
- MSC. 2020. Marine Stewardship Council. Fisheries Certifications Requirements and Guidance. 2(2), 1-89.
- Morato, T., Afonso, P., Lourinho, P., Nash, R. D. M., y Santos, R. S. 2003. Reproductive biology and recruitment of the white sea bream in the Azores. *Journal of Fish Biology*, 63(1), 59-72. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00129.x>

- Munguía-Vega, A., Jackson, A., Marinone, S. G., Erisman, B., Moreno-Baez, M., Girón-Nava, A., Pfister, T., Aburto-Oropeza, O., y Torre, J. 2014. Asymmetric connectivity of spawning aggregations of a commercially important marine fish using a multidisciplinary approach. *PeerJ* 2:e511 <https://doi.org/10.7717/peerj.511>
- Munguía-Vega, A., Marinone, S. G., Paz-García, D. A., Giron-Nava, A., Plomozo-Lugo, T., Gonzalez-Cuellar, O., Hudso-Weaver, A., García-Rodríguez, F. J., y Reyes-Bonilla, H. 2018. Anisotropic larval connectivity and metapopulation structure driven by directional oceanic currents in a marine fish targeted by small-scale fisheries. *Marine Biology*, 165(1), 1-16. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3267-x>
- Muss, A., Ross Robertson, D., Stepien, C. A., Wirtz, P., y Bowen, B. W. 2001. Phylogeography of *Ophioblennius*: the role of ocean currents and geography in reef fish evolution. *Evolution*, 55(3), 561. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2001\)055\[0561:pootro\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2001)055[0561:pootro]2.0.co;2)
- Muths, D., Gouws, G., Mwale, M., Tessier, E., y Bourjea, J. 2012. Genetic connectivity of the reef fish *Lutjanus kasmira* at the scale of the western Indian Ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(5), 842–853. <https://doi.org/10.1139/f2012-012>
- O'Reilly, P. T., Canino, M. F., Bailey, K. M., y Bentzen, P. 2004. Inverse relationship between F_{ST} and microsatellite polymorphism in the marine fish, walleye pollock (*Theragra chalcogramma*): implications for resolving weak population structure. *Molecular Ecology*, 13(7), 1799-1814. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02214.x>
- Ohta T. 1982. Linkage disequilibrium due to random genetic drift in finite subdivided populations. *Proc Natl Acad Sci USA*. 79(6), 1940–1944. <https://doi.org/10.1073/pnas.79.6.1940>
- Ospina-Guerrero, S. P., Landinez-García, R. M., Rodríguez-Castro, D. J., Arango, R., y Márquez, E. 2008. Conectividad genética de *Stegastes partitus* en el Caribe Sur evidenciada por análisis microsatélite. *Ciencias marinas*, 34(2), 155-163.
- Oyanedel-Pérez, A. B. (2015). Refugios glaciales pleistocénicos de invertebrados bentónicos en Patagonia Áreas prioritarias para la conservación de biodiversidad dulceacuícola. [Tesis de doctorado no publicada]. Universidad de Concepción.
- Pacheco-Rovira, L., Pacheco-Tack, R., y Rodríguez-Martínez, C. 2021. Ciclo reproductivo de la especie *Lutjanus peru* (Nichols y Murphy, 1922), aspectos microscópicos del crecimiento y desarrollo de los ovocitos. *Tecnociencia*, 23(2), 93-109. <https://revistas.up.ac.pa/index.php/tecnociencia/article/view/2270>
- Paz-García, D. A., Munguía-Vega, A., Plomozo-Lugo, T., y Weaver, A. H. 2017. Characterization of 32 microsatellite loci for the Pacific red snapper, *Lutjanus peru*, through next generation sequencing. *Molecular biology reports*, 44(2), 251-256. <https://doi.org/10.1007/s11033-017-4105-4>
- Peakall, R., y Smouse, P., E. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*, 28(19), 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>

- Peluso, L., Tascheri, V., Nunes, F. L. D., Castro, C. B., Pires, D. O., y Zilberberg, C. 2018. Contemporary and historical oceanographic processes explain genetic connectivity in a Southwestern Atlantic coral. *Scientific Reports*, 8(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21010-y>
- Peña, R., Dumas, S., y Contreras-Olguín, M. 2017. Organogenesis of the digestive system in Pacific red snapper (*Lutjanus peru*) larvae. *Aquaculture Research*, 48(4), 1561-1575. <https://doi.org/10.1111/are.12991>
- Perez-Enriquez, Ricardo, Valadez-Rodríguez, Janeth A., Max-Aguilar, Adriana, Dumas, Silvie, y Diaz-Viloria, Noe. 2020. Parental contribution in a cultivated stock for the spotted rose snapper *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869) estimated by newly developed microsatellite markers. *Latin american journal of aquatic research*, 48(2), 247-256. <https://dx.doi.org/10.3856/vol48-issue2-fulltext-2424>
- Pérez-España, H. P. 2003. Ecological importance of snappers in the stability of modeled coastal ecosystems. *Ecological modelling*, 168(1-2), 13-24. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00201-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00201-1)
- Pfeiler, E., Hurtado, L. A., Knowles, L. L., Torre-Cosío, J., Bourillón-Moreno, L., Márquez-Farías, J. F., y Montemayor-López, G. (2005). Population genetics of the swimming crab *Callinectes bellicosus* (Brachyura: Portunidae) from the eastern Pacific Ocean. *Marine Biology*, 146(3), 559-569. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1463-y>
- Pianka, E. R. 1970. On r-and K-selection. *The american naturalist*, 104(940), 592-597. <https://doi.org/10.1086/282697>
- Pile, A. J., Lipcius, R. N., van Montfrans, J., y Orth, R. J. 1996. Density-dependent settler-recruit-juvenile relationships in blue crabs. *Ecological Monographs*, 66(3), 277-300. <https://doi.org/10.2307/2963519>
- Pineda, J. 2000. Linking larval settlement to larval transport: assumptions, potentials, and pitfalls. *Oceanography of the eastern Pacific*, 1, 84-105.
- Pineda, J., Hare, J. A., y Sponaugle, S. U. 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20(3), 22-39. <https://www.jstor.org/stable/24860094>
- Pinhal, D., Domingues, R. R., Bruels, C. C., Ferrette, B. L., Gadig, O. B., Shivji, M. S., y Martins, C. 2020. Restricted connectivity and population genetic fragility in a globally endangered Hammerhead Shark. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 30, 501-517. <https://doi.org/10.1007/s11160-020-09607-x>
- Polovina, J. J., y Ralston, S (eds). 1987. *Tropical snapper and groupers: Biology and Fisheries Management*. Westview Press Inc., Boulder, Colorado, 561-603.
- Poveda, G., y Mesa, O. J. 2000. On the existence of Lloró (the rainiest locality on Earth): Enhanced ocean-land-atmosphere interaction by a low-level jet. *Geophysical research letters*, 27(11), 1675-1678. <https://doi.org/10.1029/1999GL006091>

- Pritchard, J. K., Stephens, M., y Donnelly, P. 2000. Inference of population structure from multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.
- Putman, A. I., y Carbone, I. 2014. Challenges in analysis and interpretation of microsatellite data for population genetic studies. *Ecology and evolution*, 4(22), 4399-4428. <https://doi.org/10.1002/ece3.1305>
- Raymond, M., y Rousset, F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86, 248-249.
- Reguera-Rouzaud, N., Díaz-Viloria, N., Sánchez-Velasco, L., Flores-Morales, A. L., Parés-Sierra, A., Aburto-Oropeza, O., y Munguía-Vega, A. 2020. Yellow snapper (*Lutjanus argentiventris*) connectivity in the Southern Gulf of California. *Marine Biodiversity*, 50(4). <https://doi.org/10.1007/s12526-020-01070-y>
- Reguera-Rouzaud, N., Díaz-Viloria, N., Pérez-Enríquez, R., Espino-Barr, E., Rivera-Lucero, M. I., y Munguía-Vega, A. 2021. Drivers for genetic structure at different geographic scales for Pacific red snapper (*Lutjanus peru*) and yellow snapper (*Lutjanus argentiventris*) in the tropical eastern Pacific. *Journal of Fish Biology*, 98(5), 1267-1280. <https://doi.org/10.1111/jfb.14656>
- Reitzel, A. M., Miner, B. G., y McEdward, L. R. 2004. Relationships between spawning date and larval development time for benthic marine invertebrates: a modeling approach. *Marine Ecology Progress Series*, 280, 13-23. <https://doi.org/10.3354/meps280013>
- Riccioni, G., Stagoni, M., Landi, M., Ferrara, G., Barbujani, G., y Tinti, F. 2013. Genetic structure of bluefin tuna in the Mediterranean Sea correlates with environmental variables. *PLoS One*, 8(11), e80105. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080105>
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43(1), 223-225. <https://doi.org/10.2307/2409177>
- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Möllmann, C., y Pinnegar, J. K. 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES journal of marine science*, 66(7), 1570-1583. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp056>
- Robertson, D. R., y Cramer, K. L. 2009. Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 380, 1-17. <https://doi.org/10.3354/meps07925>
- Robertson, D. R., y Allen, G. R. 2015. Peces costeros del Pacífico oriental tropical: sistema de información en línea. Version 2.0. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Balboa: República de Panamá.
- Rocha-Olivares, A., y Gomez-Muñoz, V. M. 1993. Validation of otolith age determination of the Pacific red snapper *Lutjanus peru* (Perciformes: Lutjanidae) in La Paz bay and adjacent waters, BCS, Mexico. *Ciencias Marinas*, 19(3), 321-331. <https://doi.org/10.7773/cm.v19i3.937>
- Rocha-Olivares, A. 1998. Age, growth, mortality, and population characteristics of the Pacific red snapper, *Lutjanus peru*, off the southeast coast of Baja California, Mexico. *US Fishery Bulletin*, 96(3), 562-574. <https://doi.org/10.7773/cm.v30i4.342>

- Rocha-Olivares, A., y Sandoval-Castillo, J. R. 2003. Diversidad mitocondrial y estructura genética en poblaciones alopatricas del huachinango del Pacífico *Lutjanus peru*. *Ciencias marinas*, 29(2), 197-205.
- Rocha, L. A., Robertson, D. R., Roman, J., Bowen, B. W. 2005. Ecological speciation in tropical reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: biological sciences*, 272(1563), 573–579. <https://doi.org/10.1098/2004.3005>
- Rocha, M., y Gasca, J. 2007. Ecología molecular de la conservación. *Ecología Molecular*, 251-272.
- Rodríguez-Rubio, E., Schneider, W., y Abarca del Río, R. 2003. On the seasonal circulation within the Panama Bight derived from satellite observations of wind, altimetry, and sea surface temperature. *Geophysical Research Letters*, 30(7). <https://doi.org/10.1029/2002GL016794>
- Roiux, P. S. 2011. PopGenKit: useful functions for (batch) file conversion and data resampling in microsatellite datasets. R package, version 1.0.
- Rojas, M. 1997. Fecundidad y épocas de reproducción del "pargo mancha" *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44(3), 477-487.
- Rojas, P. A. 2007. Monitoreo de peces demersales del PNN Gorgona y su área de influencia: aspectos biológicos y pesqueros. Informe Técnico. Cali, Colombia.
- Rosado-Nic, OdJ., Hogan, J. D., Lara-Arenas, J. H., Rosas-Luis, R., Carrillo, L., y Villegas-Sánchez, C. A. 2020. Gene flow between subpopulations of gray snapper (*Lutjanus griseus*) from the Caribbean and Gulf of Mexico. *PeerJ* 8: e8485. <https://doi.org/10.7717/peerj.8485>
- Ross-Salazar, E. 2014. Artes, métodos e implementos de pesca. Fundación MarViva, San José, Costa Rica. 86 p.
- Rousset, F. 2008. Genepop'007: a complete reimplementatión of the Genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 8(1), 103-106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
- Rubio-Castro, G. G., Quiñonez-Velázquez, C., y García-Rodríguez, F. J. 2016. Genetic diversity and population structure of Indo-Pacific sailfish *Istiophorus platypterus* in the eastern Pacific. *Fisheries Science*, 82(2), 241-249. <http://doi.org/10.1007/s12562-015-0952-x>
- Saarman, N. P., Louie, K. D., y Hamilton, H. 2010. Genetic differentiation across eastern Pacific oceanographic barriers in the threatened seahorse *Hippocampus ingens*. *Conservation Genetics*, 11(5), 1989-2000. <https://doi.org/10.1007/s10592-010-0092-x>
- Sale, P. F., Doherty, P. J., y Douglas, W. A. 1980. Juvenile recruitment strategies and the coexistence of territorial pomacentrid fishes. *Bulletin of Marine Science*, 30(1), 147-158.
- Sánchez-Rojas, G., y Gallina, S. 2007. Metapoblaciones, el reto en la biología de la conservación: el caso del venado bura en el Bolsón de Mapimí. *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos*, 115-124.

- Sandoval-Castillo, J., y Beheregaray, L. B. 2015. Metapopulation structure informs conservation management in a heavily exploited coastal shark (*Mustelus henlei*). *Marine Ecology Progress Series*, 533, 191-203. <https://doi.org/10.3354/meps11362>
- Sandoval-Huerta, E. R., Beltrán-López, R. G., Pedraza-Marrón, C. R., Paz-Velásquez, M. A., Angulo, A., Robertson, D. R., Espinoza, E., y Domínguez-Domínguez, O. 2019. The evolutionary history of the goby *Elacatinus puncticulatus* in the tropical eastern pacific: Effects of habitat discontinuities and local environmental variability. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 130, 269-285. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.020>
- Santamaría-Miranda, A., Elorduy-Garay, J. F., y Rojas-Herrera, A. A. 2003. Hábitos alimentarios de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) en las costas de Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical*, 51(2), 503–517.
- Schlötterer, C. 2000. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma*, 109(6), 365–371. <https://doi.org/10.1007/s004120000089>
- Schuelke, M. 2000. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nature Biotechnology*, 18(2), 233–234. <https://doi.org/10.1038/72708>
- Schwartz, M. K., Luikart, G., y Waples, R. S. 2007. Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in ecology & evolution*, 22(1), 25-33. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.08.009>
- Shaw, P., Pierce, G., y Boyle, P. 1999. Subtle population structuring within a highly vagile marine invertebrate, the veined squid *Loligo forbesi*, demonstrated with microsatellite DNA markers. *Molecular Ecology*, 8(3), 407–417. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00588.x>
- Storz, J., y Beaumont, M., A. 2002. Testing for genetic evidence of population expansion and contraction: an empirical analysis of microsatellite DNA variation using a hierarchical Bayesian model. *Evolution* 56:154–166
- 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. <https://doi.org/10.1002/ece3.2096>
- Syms, C., y Jones, G. P. 2000. Disturbance, habitat structure, and the dynamics of a coral-reef fish community. *Ecology*, 81(10), 2714-2729. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2714:DHSATD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2714:DHSATD]2.0.CO;2)
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A. G., y Cosson, J. F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular ecology*, 7(4), 453-464. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x>
- Toonen, R. J., Wilhelm, T. A., Maxwell, S. M., Wagner, D., Bowen, B. W., Sheppard, C. R. C., Taei, S. M., Teroroko, T., Moffitt, R., Gaymer, C. F., Morgan, L., Lewis, N., Sheppard, A. L. S., Parks, J., y Friedlander, A. M. 2013. One size does not fit all: the emerging frontier in large-scale marine conservation. *Marine pollution bulletin*, 77(1-2), 7-10. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.10.039>

- TNC. 2008. Evaluación de ecorregiones marinas en Mesoamérica. Sitios prioritarios para la conservación en las ecorregiones Bahía de Panamá, Isla del Coco y Nicoya del Pacífico Oriental Tropical, y en el Caribe de Costa Rica y Panamá. Programa de Ciencias Regional, Región de Mesoamérica y El Caribe. The Nature Conservancy, San José, Costa Rica. 165 págs.
- Valencia-Gasti, J. A., Baumgartner, T., y Durazo, R. 2015. Efectos del clima oceánico sobre el ciclo de vida y la distribución de peces pelágicos menores en el Sistema de la Corriente de California, frente a Baja California. *Ciencias marinas*, 41(4), 315-348. <https://doi.org/10.7773/cm.v41i4.2571>.
- van Oosterhout C., Hutchinson, W., Wills, D., y Shipley, P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4(3), 535-538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Varela, A. I., Ritchie, P. A., y Smith, P. J. 2012. Low levels of global genetic differentiation and population expansion in the deep-sea teleost *Hoplostethus atlanticus* revealed by mitochondrial DNA sequences. *Marine Biology* 159, 1049–1060. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1885-x>
- Vázquez-Hurtado, M., Maldonado-García, M., Lechuga-Devéze, C. H., Acosta-Salmón, H., y Ortega-Rubio, A. 2010. La pesquería artesanal en la Bahía de La Paz y su área oceánica adyacente (Golfo de California, México). *Ciencias marinas*, 36(4), 433-444.
- Vega, Á. J., Robles, Y. A., y Godi, K. 2015. El papel de los manglares como criaderos de pargo (*Lutjanidae*) en el Golfo de Chiriquí. *Tecnociencia*, 17(2), 83-97.
- Vega, Á. J., Maté, J. L., y Yolani, A. R. P. 2016a. Primer Reporte de agregaciones de desove para los pargos seda (*Lutjanus peru*) (Nicholson y Murphy, 1992) y mancha (*Lutjanus guttatus*) (Steindachner, 1869) en el Parque Nacional Coiba, Pacífico de Panamá. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute*.
- Vega, Á. J., Robles Y. A., y Maté, J. L. 2016b. La pesca artesanal en el Parque Nacional Coiba y zona de influencia. *Biología y pesquería de Tecnociencia*. 23(1), 142 sus principales recursos, con recomendaciones de manejo. Fundación MarViva, Ciudad de Panamá, Panamá.
- Vega, Á. J., Robles, Y. A., Montes, L., y Mantell, K. 2019. Caracterización ecológica rápida de Bajo 20 y Bajo bahía Brincanco en el sector noreste del Parque Nacional Coiba, Pacífico Panameño. *Revista Colegiada de Ciencia*, 1(1), 81-95. <https://revistas.up.ac.pa/index.php/revcolciencia/article/view/1024>
- Vigilant, L., Stoneking, M., Harpending, H., Hawkes, K., y Wilson, A. C. 1991. African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science*, 253(5027), 1503-1507. <https://doi.org/10.1126/science.1840702>
- Villalobos-Rojas, F., Herrera-Correal, J., Garita-Alvarado, C. A., Clarke, T., y Beita-Jiménez, A. 2014. Actividades pesqueras dependientes de la ictiofauna en el Pacífico Norte de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 119-137.
- von Prah, H., Escobar, J. C., y Peña, E. J. 1990. Biogeografía de los corales hermatípicos del Pacífico colombiano. *Revista de Ciencias*, 2.

- Wahlund, S. 1928. Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas*, 11(1), 65-106.
- Waples, R. S., y Gaggiotti, O. 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular ecology*, 15(6), 1419-1439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02890.x>
- Ward, R. D. 2000. Genetics in fisheries management. *Hydrobiology*, 420(1), 191-201. <https://doi.org/10.1023/A:1003928327503>
- Weir, B. S. y Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 1358-1370. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1984.tb05657.x>
- Zhang, Z., Li, J., Zhao, X. Q., Wang, J., Wong, G. K. S., y Yu, J. 2006. KaKs_Calculator: calculating Ka and Ks through model selection and model averaging. *Genomics, proteomics & bioinformatics*, 4(4), 259-263. [https://doi.org/10.1016/S1672-0229\(07\)60007-2](https://doi.org/10.1016/S1672-0229(07)60007-2)

Anexos

ANEXO A.

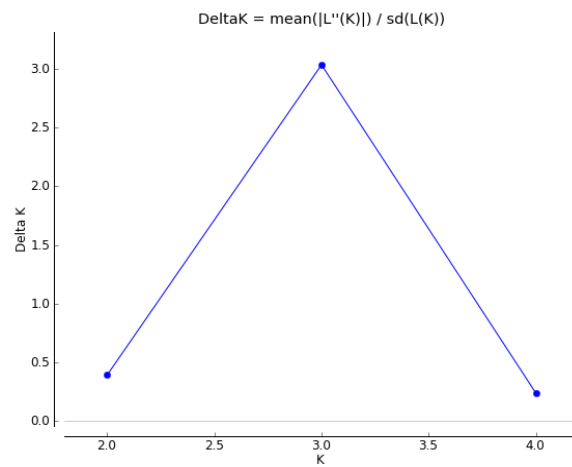


Figura 11. Gráfico de Evanno *et al.*, (2005) para detectar el número de grupos K que mejor se ajusta a los datos.

ANEXO B.

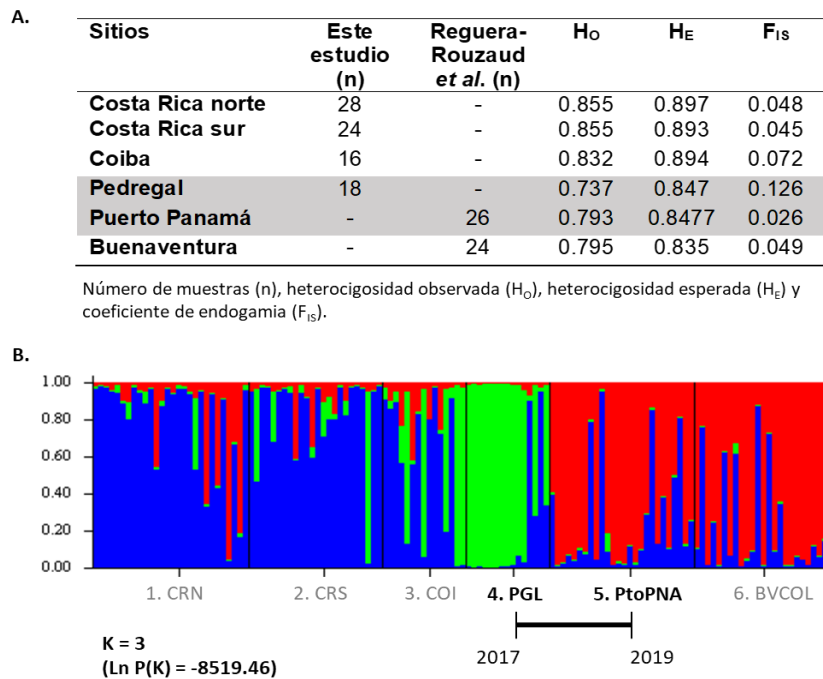


Figura 12. A). Algunos índices de diversidad genética para cada ubicación geográfica en evaluación, donde se resaltan: Pedregal y puerto de Panamá, regiones que conformaban el golfo de Panamá. Esto con el fin de verificar un efecto de temporalidad de las muestras recolectadas. **B).** Análisis de estructura poblacional a partir de genotipos de microsatélite en 136 individuos de *Lutjanus peru* en seis sitios de donde se resaltan: Pedregal y puerto de Panamá, con el fin de observar la asignación de individuos bajo esta nueva regionalización. Con conglomerados genéticos agrupados en particiones óptimas (K = 3) según la clasificación bayesiana STRUCTURE. La línea de tiempo dada en años corresponde a las fechas de recolecta de tejido para su análisis (ver Tabla 6 para más detalles).

ANEXO C.

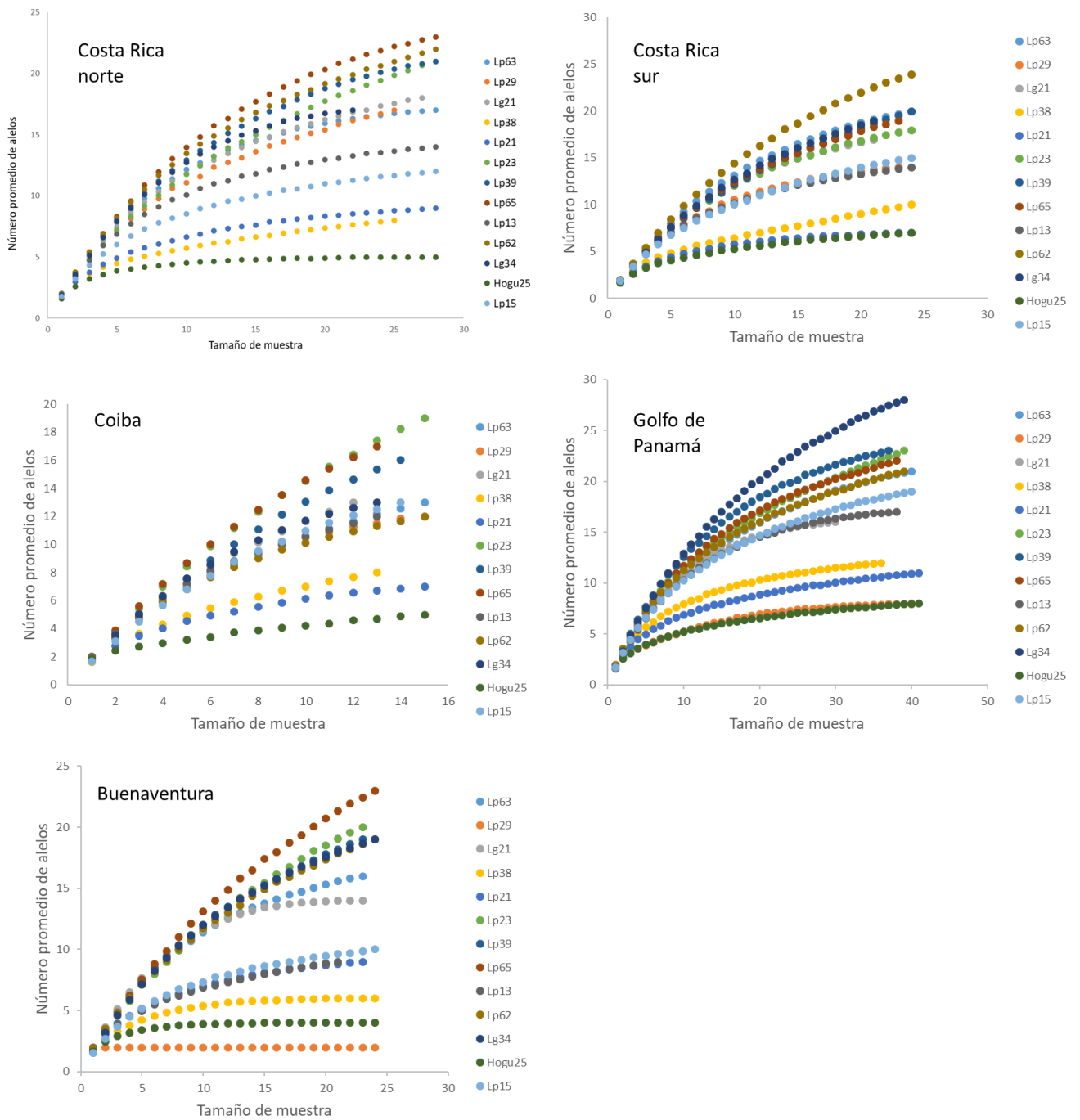


Figura 13. Curvas de rarefacción a partir del promedio de número de alelos por locus para cada población (PopGenKit en R v3.6.1; Rioux, 2011).

ANEXO D.

Tabla 6. Sitios geográficos en la costa Pacífica de Costa Rica, Panamá y Colombia, tamaño de muestra, año de recolecta, y el rango de longitud total (cm) para organismos de *Lutjanus peru*.

Sitio	Tamaño de muestra	Año de recolecta	Longitud total (cm)
Costa Rica norte	2	2015	23.9 - 29.8
	18	2016	28.1 - 79.2
	2	2018	27.5 - 28.5
	6	2019	27.3 - 27.7
Costa Rica sur	24	2016	30.5 - 42.5
Coiba, Panamá	16	2019	25.2 - 39.4
Golfo de Panamá	36	2017	-
	18	2019	26.8 - 41.3
Buenaventura, Colombia	24	2017	-
Tota	136		

ANEXO E.

Tabla 7. Codificación de los cinco modelos en relación flujo génico entre sitios de muestreo, realizado en MIGRATE-n. El asterisco (*) implica flujo genético entre sitios, mientras que cero (0) implica que no hay flujo génico entre sitios. Las especificaciones de cada modelo se detallan en la sección: 2.3.2 *Estructura poblacional y flujo génico*.

a) Modelo panmixia	Un solo tamaño de población				
Un solo tamaño de población	*				
b) Modelo completo	Costa Rica norte	Costa Rica sur	Coiba	Golfo de Panamá	Buenaventura
Costa Rica norte	*	*	*	*	*
Costa Rica sur	*	*	*	*	*
Coiba	*	*	*	*	*
Golfo de Panamá	*	*	*	*	*
Buenaventura	*	*	*	*	*
c) Modelo aislamiento por distancia	Costa Rica norte	Costa Rica sur	Coiba	Golfo de Panamá	Buenaventura
Costa Rica norte	*	*	0	0	0
Costa Rica sur	*	*	*	0	0
Coiba	0	*	*	*	0
Golfo de Panamá	0	0	*	*	*
Buenaventura	0	0	0	*	*
d) Modelo norte-sur	Costa Rica norte	Costa Rica sur	Coiba	Golfo de Panamá	Buenaventura
Costa Rica norte	*	*	*	*	*
Costa Rica sur	0	*	*	*	*
Coiba	0	0	*	*	*
Golfo de Panamá	0	0	0	*	*
Buenaventura	0	0	0	0	*
e) Modelo sur-norte	Costa Rica norte	Costa Rica sur	Coiba	Golfo de Panamá	Buenaventura
Costa Rica norte	*	0	0	0	0
Costa Rica sur	*	*	0	0	0
Coiba	*	*	*	0	0
Golfo de Panamá	*	*	*	*	0
Buenaventura	*	*	*	*	*

ANEXO F.

Tabla 8. Índices de diversidad genética para cada uno de los 13 microsatélites. El tamaño de muestra para cada loci fue de 136 individuos, número de alelos (Na), riqueza alélica (Ra), heterocigosidad observada (Ho), heterocigosidad esperada (He), coeficiente de endogamia (Fis), valores de equilibrio Hardy-Weinberg (EHW), alelos privados (Ap), y riqueza de alelos privados (Rap).

Locus	Na	Ra	Ho	He	Fis	EHW	Ap	Rap
Lupe-13	23	13.42	0.87	0.90	0.164	0.223	10.6	0.83
Lupe-21	29	8.91	0.82	0.95	0.006	0.363	7.08	0.67
Lupe-23	30	13.39	0.84	0.93	0.126	0.215	14.0	1.32
Lupe-29	20	7.17	0.77	0.94	0.211	0.140	8.58	0.65
Lupe-39	32	7.07	0.86	0.94	0.129	0.411	14.3	1.52
Lupe-62	38	14.13	0.91	0.93	0.059	0.334	13.6	1.63
Lupe-63	31	14.23	0.88	0.94	0.108	0.346	13.0	1.14
Lupe-65	34	15.07	0.83	0.96	0.223	0.462	15.1	1.66
Lgut-15	25	10.89	0.71	0.90	0.232	0.240	10.6	1.06
Lgut-21	14	13.81	0.80	0.78	0.286	0.316	13.1	1.29
Lgut-34	32	14.22	0.78	0.96	0.289	0.179	14.2	1.16
Lgut-38	16	4.99	0.76	0.79	0.105	0.320	7.07	0.79
Hogu-25	11	10.75	0.70	0.70	0.043	0.243	4.89	0.50
Promedio:	25.76	11.39	0.82	0.86	0.132	0.75	11.2	1.09

*No se detectaron desviaciones significativas ($p < 0.001$) EHW antes ni posterior a la corrección de Holm-Bonferroni (< 0.0039).

ANEXO G.

Tabla 9. Número de migrantes para los 13 loci. Θ es el tamaño efectivo de la población a escala de mutación para las poblaciones receptoras y mean (M) la tasa de migración a escala de mutación. También se proporcionó el número de migrantes que entran (Nm in) y salen (Nm out) en cada sitio, así como su diferencia (Nm out - Nm in) que define el papel de cada sitio como fuente neta (valores positivos) o como sumidero neto (valores negativos). Codificación de las regiones: Costa Rica norte (CRN), Costa Rica sur (CRS), Coiba, golfo de Panamá (GPNA) y Buenaventura (BVCOL).

Parámetro	Mean (M)	Nm = $\Theta*(M/4)$	Nm in	Nm out	Nm out – Nm in
Θ_{CRN}	0.09807		2.072	2.459	0.387
Θ_{CRS}	0.09787		2.452	1.706	-0.746
Θ_{Coiba}	0.09784		1.956	1.501	-0.455
Θ_{GPNA}	0.09824		1.466	1.600	0.134
Θ_{BVCOL}	0.09800		2.055	2.087	-0.032
$M_{CRS \text{ a } CRN}$	18.658	0.457			
$M_{Coiba \text{ a } CRN}$	17.452	0.427			
$M_{GPNA \text{ a } CRN}$	26.398	0.648			
$M_{BVCOL \text{ a } CRN}$	22.058	0.540			
$M_{CRN \text{ a } CRS}$	48.6232	1.192			
$M_{Coiba \text{ a } CRS}$	8.504	0.208			
$M_{GPNA \text{ a } CRS}$	18.813	0.462			
$M_{BVCOL \text{ a } CRS}$	24.083	0.590			
$M_{CRN \text{ a } Coiba}$	18.538	0.454			
$M_{CRS \text{ a } Coiba}$	21.404	0.524			
$M_{GPNA \text{ a } Coiba}$	21.626	0.531			
$M_{BVCOL \text{ a } Coiba}$	18.263	0.447			
$M_{CRN \text{ a } GPNA}$	12.264	0.301			
$M_{CRS \text{ a } GPNA}$	10.602	0.259			
$M_{Coiba \text{ a } GPNA}$	16.181	0.396			
$M_{BVCOL \text{ a } GPNA}$	20.816	0.510			
$M_{CRN \text{ a } BVCOL}$	21.164	0.512			
$M_{CRS \text{ a } BVCOL}$	19.026	0.466			
$M_{Coiba \text{ a } BVCOL}$	19.210	0.470			
$M_{GPNA \text{ a } BVCOL}$	24.730	0.607			