



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
Unidad Iztapalapa

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**“ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL Y FILOGEOGRAFÍA DE
OCTOPUS MIMUS (CEPHALOPODA: OCTOPODIDAE) EN EL
PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL MEDIANTE EL USO DE *LOCI*
MICROSATÉLITES”**

TESIS

QUE PRESENTA

SCARLETT MUNGUÍA PRIETO

MATRÍCULA 2183801794

PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRA EN BIOLOGÍA

DIRECTORA: DRA. IRENE DE LOS ÁNGELES BARRIGA SOSA

**JURADO: DR. MIGUEL ÁNGEL DEL RÍO PORTILLA
DR. RICARDO PLIEGO CÁRDENAS
DRA. ERIKA MAGALLÓN GAYÓN
DR. UNAI MARCAIDA ABURTO**

Iztapalapa, Ciudad de México, enero 2021.

*La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
pertenece al Padrón de
Posgrados de Calidad del CONACyT.*

La investigación se realizó con los apoyos del proyecto Banco de Germoplasma de Recursos Genéticos Acuáticos y Fauna Silvestre: Primera Etapa, y de la beca CONACyT – 929802 por ser alumna del Posgrado en Ciencias Biológicas y de la Salud en la Maestría en Biología en la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

SCARLETT MUNGUÍA PRIETO

El día VIERNES, 29 de ENERO del año de 2020.

Comité Tutoral y Jurado

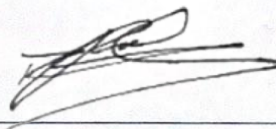
Directora: Dra. Irene de los Ángeles Barriga Sosa _____



Asesor: Dr. Miguel Ángel del Río Portilla _____



Asesor: Dr. Ricardo Pliego Cárdenas _____



Sinodal: Dra. Erika Magallón Gayón _____



Sinodal: Dr. Unai Marcaida Aburto _____



COMITÉ TUTORAL

TUTORA

DRA. IRENE DE LOS ÁNGELES BARRIGA SOSA

Laboratorio de Genética y Biología Molecular
Planta Experimental de Producción Acuícola
Departamento de Hidrobiología
Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa

ASESORES

DR. MIGUEL ÁNGEL DEL RÍO PORTILLA

Departamento de Acuicultura
Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada

DR. RICARDO PLIEGO CÁRDENAS

División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México

SINODALES

DRA. ERIKA MAGALLÓN GAYÓN

Candidata SNI CONACyT

DR. UNAI MARCAIDA ABURTO

Laboratorio de Pesquerías Artesanales
El Colegio de la Frontera Sur (CONACyT)
Unidad Campeche

Agradecimientos

La ciencia no sería posible sin la colaboración de un equipo de personas, tanto de amigos y familiares, como de colegas y profesores. La presente tesis es el resultado del apoyo de todo un equipo, del cual estoy completamente agradecida.

Le agradezco infinitamente a mi directora de tesis, la doctora Irene de los Ángeles Barriga Sosa. Primeramente, por darme la oportunidad de formar parte como estudiante de posgrado en su proyecto de *Octopus mimus*. Le estoy agradecida por sus enseñanzas, dirección y paciencia; y sobre todo por su atención, cariño y tiempo. Sin duda, esta travesía ha sido una experiencia inolvidable y una de las mejores oportunidades en mi vida.

Mis agradecimientos a mis asesores, el doctor Miguel Ángel del Río Portilla y el doctor Ricardo Pliego Cárdenas, por las observaciones, sugerencias y el apoyo que me fue brindado durante el periodo de la maestría.

Mis agradecimientos a la doctora Erika Magallón Gayón por enseñarme las bases teóricas necesarias y por compartirme su conocimiento sobre los programas computacionales de la genética de poblaciones que se utilizaron en el presente trabajo. Le estoy agradecida por haberme dedicado muchas horas de video llamada en tiempos de pandemia.

Le agradezco a mi prima-hermana, la Doctora Aines del Carmen Castro Prieto por sus invitaciones a los talleres de Genómica y Biología Molecular que se realizan cada año en el centro de Todos Santos de la Universidad de Colorado, Baja California Sur. Le estoy agradecida principalmente por su compañía, su ayuda emocional y sus observaciones constructivas.

Le agradezco a mi compañera y amiga del Laboratorio de Genética y Biología Molecular, la maestra Karen Y. Ruiz Mondragón por brindarme soporte emocional e intelectual.

El presente proyecto de investigación fue posible gracias a las becas otorgadas por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y a la Universidad Autónoma Metropolitana.

La presente tesis está dedicada a mi mamá, papá y a Tita. Sin su apoyo y amor, este proyecto de vida difícilmente se hubiera concretado.

RESUMEN

Octopus mimus es una especie de importancia pesquera que se distribuye a lo largo del litoral del Pacífico oriental. Con base en datos moleculares se ha evidenciado que su rango geográfico comprende desde el golfo de California y América Central hasta el norte de Chile. Asimismo, se ha reportado que *O. mimus* presenta baja diversidad y estructura genética debido principalmente a sus fluctuaciones demográficas, a su historia de vida y a la presión selectiva en el Pacífico oriental. Sin embargo, la estructura genética y los procesos evolutivos que influyen en el patrón filogeográfico de *O. mimus* no han sido revisados mediante marcadores hipervariables. Con la finalidad de evidenciar la estructura genética en *O. mimus* y sus relaciones filogeográficas en su distribución, en el presente estudio fueron utilizados marcadores microsatélites y la obtención de los resultados fue planteada con relación a tres niveles de resolución para validar la conformación de los dos grupos biogeográficos de *O. mimus* previamente identificados por otros autores. Los resultados obtenidos en el presente trabajo permitieron confirmar la baja estructura genética pero significativa ($P < 0.05$) de *O. mimus*, y se confirmaron los dos grupos biogeográficos (panámico y peruano) de la especie. El promedio de la diversidad genética de *O. mimus* fue alta con relación a la heterocigosidad observada y la esperada ($H_o = 0.714$, $H_e = 0.619$) y los análisis demográficos, con base en la prueba de Wilcoxon ($P < 0.05$) y la distribución de las frecuencias alélicas, indicaron la ausencia de cuellos de botella recientes. La construcción de un dendrograma permitió soportar la agrupación poblacional de *O. mimus* respecto a los dos grupos genéticos que conforman a la especie. La información obtenida será relevante para desarrollar posteriormente estrategias de conservación y un plan de manejo pesquero para *O. mimus*.

Palabras clave: DNA nuclear, heterocigosidad, marcador hipervariable.

ABSTRACT

Octopus mimus is an important fishery species that inhabits the eastern Pacific coastline. On the basis of molecular data, its geographical distribution has been revealed, which ranges from the Gulf of California and Central America to the North of Chile. Low levels of genetic diversity and population structure have been previously reported for *O. mimus*. The demographic fluctuations, the selective pressure in the eastern Pacific and the life history traits of *O. mimus* are some of the main causes that have been addressed in previous studies. Nonetheless, the genetic structure and the evolutionary processes which might have influenced the phylogeographic patterns of *O. mimus* are yet to be analyzed through the use of hypervariable genetic markers. In order to understand the genetic structure of *O. mimus* and its phylogeographic relationships in the eastern Pacific, microsatellite markers were employed. The results were obtained considering three main approaches which validated the two genetic groups as previously stated by other authors.

A low but significant genetic structure for *O. mimus* was determined ($P < 0.05$) and the two genetic groups that comprise this species (panamic and peruvian) were confirmed. Its genetic diversity levels were high ($H_o = 0.714$, $H_e = 0.619$) when compared to the expected heterozygosity, and the demographic analysis based on the Wilcoxon test probability values ($P < 0.05$), indicated the absence of recent genetic bottlenecks. A dendrogram construction supports the population clustering of the two *O. mimus* genetic groups as mentioned above. These results are relevant for the development of future management and conservation strategies for *O. mimus* populations in the eastern Pacific Ocean.

Keywords: nuclear DNA, heterozygosity, hypervariable DNA marker.

Tabla de contenido

LISTA DE FIGURAS	XIII
LISTA DE CUADROS	XV
LISTA DE ANEXOS	XVII
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	3
2.1 Generalidades del orden Octopoda.....	3
2.2 Familia Octopodidae	3
2.2.1 Taxonomía de la familia Octopodidae.....	5
2.2.2 Posición taxonómica de <i>Octopus mimus</i> Gould, 1852	5
2.2.3 Descripción de <i>Octopus mimus</i> Gould, 1852	6
2.3 Producción pesquera de pulpo en el mundo	8
2.3.1 Producción de pulpo en Latinoamérica	9
2.3.2 Regulación pesquera de pulpo en el Pacífico oriental.....	10
2.4 Genética de poblaciones.....	12
2.4.1 Estructura genética poblacional.....	12
2.4.2 Estructura genética poblacional de especies marinas	13
2.5 Filogeografía	14
2.6 Barreras oceanográficas	15
2.7 Pacífico oriental.....	16
2.7.1 Provincias biogeográficas del Pacífico oriental.....	17
2.7.2 Barreras oceanográficas del Pacífico oriental	18
2.7.3 Periodo glacial y cambios demográficos en el Pacífico oriental.....	20
2.8 Marcadores moleculares.....	21
2.8.1 Marcadores moleculares de origen mitocondrial.....	22
2.8.2 Marcadores moleculares de origen nuclear	23
2.8.3 Marcadores nucleares microsátélites	24
3. ANTECEDENTES	27
4. JUSTIFICACIÓN	30
5. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	31
6. HIPÓTESIS	32
7. OBJETIVOS	33
7.1 Objetivo general	33
7.2 Objetivos particulares.....	33
8. MATERIALES Y MÉTODOS	34
8.1 Selección de muestras	34
8.2 Extracción y cuantificación del DNA	34
8.3 Estandarización y selección de microsátélites y amplificación del DNA	35

8.4	Genotipificación y lectura de fragmentos alélicos	41
8.5	Análisis de microsatélites y estimación de las frecuencias alélicas	42
8.6	Niveles o enfoques de resolución de los resultados estadísticos	42
8.7	Estructura genética poblacional y divergencia genética.....	43
8.8	Diversidad genética y equilibrio de Hardy-Weinberg.....	44
8.9	Análisis demográfico poblacional.....	45
8.10	Filogeografía	46
9.	RESULTADOS.....	47
9.1	Genotipificación y lectura de fragmentos alélicos	47
9.2	Análisis de microsatélites y estimación de las frecuencias alélicas	48
9.3	Estructura genética poblacional y divergencia genética.....	50
9.4	Diversidad genética y equilibrio de Hardy-Weinberg.....	57
9.5	Análisis demográfico poblacional.....	60
9.6	Filogeografía	63
10.	DISCUSIÓN.....	66
11.	CONCLUSIONES.....	75
12.	LITERATURA CITADA.....	77
ANEXOS.....		94

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Morfología general de un pulpo (vista dorsal). Longitud total (LT), longitud del manto dorsal (LMD), manto dorsal (MD), cabeza (Ca), falsos ocelos (FO), brazos 1 (I), brazos 2 (II), brazos 3 (III) y brazos 4 (IV) (Fuente: Norman *et al.*, 2014; Cedillo-Robles *et al.*, *Sin publicar*).

Figura 2. Sitios de recolecta de las muestras de *Octopus mimus*. Las muestras fueron obtenidas de 27 localidades, las cuales comprenden tres zonas geográficas del Pacífico oriental (México, Ecuador y Perú). En paréntesis se señala el número de individuos muestreados por localidad. Los cuadrados rojos representan las localidades de México; los verdes, de Ecuador y los círculos azules, de Perú (Fuente: Modificada de Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020).

Figura 3. Ejemplos de las electroforesis en geles de agarosa de los productos amplificados para los nueve *loci* microsatélites seleccionados. Se muestran 13 individuos de *O. mimus* por locus (ver clave de la localidad en el Cuadro 1). Se observan fragmentos con tamaños de banda de 100 a 450 pares de base (pb). El marcador genético estándar utilizado fue GRE (Gene Ruler Express).

Figura 4. Frecuencias alélicas de seis *loci* aislados en *Octopus mimus* pertenecientes a 27 localidades del Pacífico oriental: (1) *Omi1038*, (2) *Omi15890* y (3) *Omi11488*, (4) *Omi35222*, (5) *Omi577* y (6) *Omi11849*. Los diferentes alelos por locus están representados por colores y se muestran en cada gráfico circular dependiendo de su frecuencia.

Figura 5. Agrupamiento de los individuos de *O. mimus* en poblaciones simuladas basado en un modelo Bayesiano y generado por el programa Structure. Se utilizó el valor de $K = 2$ como el

modelo probabilístico óptimo de agrupamiento. Cada barra/línea vertical representa un individuo y cada color muestra la composición genética asignada a un clúster genético diferente.

Figura 6. Estadístico ΔK resuelto en Structure Harvester para estimar la probabilidad máxima del número de poblaciones (K) con base en el método de Evanno para seis *loci* microsatélites de *O. mimus* en la región del Pacífico oriental. En el eje x se muestra el número de clústeres (1–7) y en el eje y , los valores de ΔK .

Figura 7. Agrupamiento de los individuos de *O. mimus* en poblaciones simuladas (sin diferenciar) basado en un modelo Bayesiano y generado por el programa Structure. Se utilizó el valor de $K = 4$ como el modelo probabilístico óptimo de agrupamiento respecto a Structure Harvester. Cada barra/línea vertical representa un individuo y cada color muestra la composición genética asignada a un clúster genético diferente. De la barra 1–54 son individuos pertenecientes a México, del 55–154 de Ecuador y del 155–278 de Perú.

Figura 8. Distribución de las frecuencias alélicas en forma de L ('L-shaped') para el grupo del Pacífico panámico (**a**), y Pacífico peruano (**b**) confirmando la ausencia de cuellos de botella recientes. En el eje x se observa la clase de frecuencia alélica y en el eje y , la frecuencia alélica.

Figura 9. Dendrograma UPGMA basado en las distancias de coancestría (Reynolds *et al.*, 1983) para 27 poblaciones de *O. mimus* procedentes del Pacífico oriental. Se presenta el grupo biogeográfico al que pertenece cada localidad, Pacífico panámico (P. panámico) y Pacífico peruano (P. peruano). Las claves de las localidades se muestran en el Cuadro 1.

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Descripción de los sitios de muestro en el Pacífico oriental. *Se incluyeron los dos individuos de Colombia en la región de Ecuador por el bajo número de individuos muestreados ($N = 2$). N (número de individuos muestreados).

Cuadro 2. Descripción de 14 *loci* microsatélites aislados en *Octopus mimus*.

Cuadro 3. Resumen de las frecuencias de los alelos nulos por localidad para los seis *loci* resueltos. Los guiones representan valores no disponibles. Las claves por localidad se muestran en el Cuadro 1.

Cuadro 4. Resumen del análisis de varianza molecular (AMOVA) de seis *loci* aislados de *Octopus mimus*. Los individuos se conformaron en dos grupos biogeográficos propuestos por Pliego-Cárdenas *et al.* (2020), Pacífico panámico y Pacífico peruano. *Valores no significativos ($P > 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{SC} (índice de fijación entre poblaciones dentro de grupos), F_{CT} (índice de fijación entre grupos) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total).

Cuadro 5. Estimadores de diversidad genética de seis *loci* para dos grupos, Pacífico panámico y peruano (1er nivel de resolución). Abreviaciones: N (número de individuos), N_a (número de alelos), H_o (heterocigosidad observada), H_e (heterocigosidad esperada), GWI (índice de Garza-Williamson), F_{IS} (coeficiente de endogamia). Significancia estadística ($P < 0.05$) para el HWE se muestra en cursivas.

Cuadro 6. Desviaciones en el equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) de seis *loci* aislados en *O. mimus*. Se presentan los valores estimados de χ^2 y P obtenidos de la prueba de Fisher (Genepop

on the web), y los valores de probabilidad determinados en el programa Arlequin. Significancia estadística ($P < 0.05$) se muestra en cursivas.

Cuadro 7. Estimadores de la demografía poblacional para el primer nivel de resolución bajo dos modelos mutacionales, el modelo de dos fases (TPM) y el modelo por pasos (SMM). En ambos modelos se estimaron las probabilidades de las pruebas de signos y de Wilcoxon para ambos grupos genéticos de *O. mimus*.

Cuadro 8. Estimadores de la demografía poblacional para el segundo nivel de resolución bajo dos modelos mutacionales, el modelo de dos fases (TPM) y el modelo por pasos (SMM). En ambos modelos se estimaron las probabilidades de las pruebas de signos y de Wilcoxon para los tres grupos de *O. mimus*.

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Ejemplos de los electroferogramas generados por los programas Peak Scanner (del inciso A al F) y STRand (inciso G). Cada electroferograma corresponde a un locus y se señalan los tamaños de los picos alélicos *A* y *B* por individuo. Los colores de los picos alélicos representan los siguientes fluorocromos: 5'FAM (azul), 5'HEX (verde) y 5'TAMRA (negro). El locus *Omi397* (inciso G) es monomórfico, ya que se observa un solo pico alélico, por lo que el valor es el mismo en ambos alelos.

Anexo 2. Frecuencias alélicas de seis *loci* microsátélites por localidad para *Octopus mimus*. Se muestran los alelos por locus. En rojo se indican los alelos raros y en subrayado, los alelos únicos. Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

Anexo 3. Análisis del desequilibrio de ligamiento para cada par de *loci* para las 27 localidades de *O. mimus* pertenecientes al Pacífico oriental. Se muestran las funciones de verosimilitud 'log likelihood' para el desequilibrio (LD) y equilibrio (LE) de ligamiento. Datos significativos ($P < 0.05$) se muestran resaltados en negritas. Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

Anexo 4. Análisis de varianza molecular (AMOVA) por locus (1er nivel de resolución). Se presentan los resultados del análisis de las localidades conformadas en dos grupos, Pacífico mexicano y Pacífico peruano. Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{ST} (coeficiente de divergencia genética entre subpoblaciones) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total).

Anexo 5. Resumen del análisis de varianza molecular (AMOVA) de seis *loci* aislados de *Octopus mimus* (2do nivel de resolución). Los individuos se conformaron en tres grupos: México, Ecuador

y Perú. *Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{SC} (índice de fijación entre poblaciones dentro de grupos), F_{CT} (índice de fijación entre grupos) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total).

Anexo 6. Análisis de varianza molecular (AMOVA) por locus (2do nivel de resolución). Los individuos se conformaron en tres grupos: México, Ecuador y Perú. Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{SC} (índice de fijación entre poblaciones dentro de grupos), F_{CT} (índice de fijación entre grupos) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total). Los loci *Omi11488* y *Omi11849* no arrojaron información.

Anexo 7. Resumen del AMOVA de seis loci aislados de *O. mimus* (3er nivel de resolución) para el análisis de las 27 localidades como un solo grupo. *Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{ST} (coeficiente de divergencia genética entre subpoblaciones) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total).

Anexo 8. AMOVA por locus (3er nivel de resolución) para el análisis de las 27 localidades. Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{ST} (coeficiente de divergencia genética entre subpoblaciones) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total). Los loci *Omi11488* y *Omi11849* no mostraron información.

Anexo 9. Matriz de los valores pareados de F_{ST} (abajo de la diagonal) y los valores significativos ($P < 0.05$) de las F_{ST} (arriba de la diagonal) se resaltan en cursivas. Los individuos de *O. mimus* se conformaron en tres grupos, México, Ecuador y Perú (2do nivel de resolución).

Anexo 10. Matrices de los valores de coancestría (Reynolds *et al.*, 1983) y de Slatkin (Slatkin, 1995) para el análisis de los tres grupos, México, Ecuador y Perú (2do nivel de resolución).

Anexo 11. Matriz de los valores pareados de F_{ST} (abajo de la diagonal). Significancia estadística ($P < 0.05$) se resalta en negritas (arriba de la diagonal). Se realizó el análisis general de las 27 localidades, las cuales se conformaron en un solo grupo (3er nivel de resolución). Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

Anexo 12. Matriz de los valores de coancestría (Reynolds *et al.*, 1983) para el análisis general de las 27 localidades, las cuales se conformaron en un solo grupo (3er nivel de resolución). Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

Anexo 13. Matriz de los valores de Slatkin (Slatkin, 1995) para el análisis general de las 27 localidades, las cuales se conformaron en un solo grupo (3er nivel de resolución). Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

Anexo 14. Estimadores de diversidad genética de seis *loci* microsatélites de *O. mimus*. El análisis se realizó al agrupar a los individuos en zonas geográficas, México, Ecuador y Perú. Abreviaciones: N (número de individuos), N_a (número de alelos por locus), H_o (heterocigosidad observada), H_e (heterocigosidad esperada), GWI (índice de Garza-Williamson), F_{IS} (coeficiente de endogamia). Significancia estadística ($P < 0.05$) del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) se resalta en cursivas.

Anexo 15. Estimadores de diversidad genética de seis *loci* microsatélites de *O. mimus*. El análisis se realizó para las 27 localidades sin agrupar. Abreviaciones: N (número de individuos), N_a (número de alelos por locus), H_o (heterocigosidad observada), H_e (heterocigosidad esperada), GWI (índice de Garza-Williamson), F_{IS} (coeficiente de endogamia). Significancia estadística ($P < 0.05$) del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE). Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

Anexo 16. Distribución de las frecuencias alélicas en forma de L ('L-shaped') para el grupo de México (**a**), Ecuador (**b**) y Perú (**c**), confirmando la ausencia de cuellos de botella recientes. En el eje x se observa la clase de frecuencia alélica y en el eje y , la frecuencia alélica.

Anexo 17. Matriz de las distancias geográficas (Km) obtenidas a través de Google Earth Pro 7.3 con base en las coordenadas geográficas. La estimación de las distancias geográficas se realizó en pares entre las 27 localidades. Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

1. INTRODUCCIÓN

Los cambios en la variación genética entre especies y sus poblaciones están relacionados, entre otras cosas, con las características biológicas y ecológicas de los organismos, así como de factores ambientales (e. g. temperatura, topografía). Un ejemplo de característica biológica es la capacidad de dispersión de las especies que puede generar cambios en el flujo genético de las poblaciones. De tal forma que aquellas especies con una limitada capacidad de dispersión pueden formar poblaciones genéticamente distintas y aquellas con gran capacidad de dispersión pueden mantener una homogeneidad genética poblacional, esto en términos de un mayor flujo genético. Sin embargo, esta relación entre la capacidad de dispersión y el flujo genético no siempre se cumple puesto que las fuerzas evolutivas actúan sobre la variación genética.

En los ambientes marinos, la dispersión de algunos organismos invertebrados está limitada principalmente por factores oceanográficos que influyen directamente en la estructura genética y en la diversificación de las especies (De Luca *et al.*, 2016). Los cefalópodos son una clase de moluscos marinos altamente diversificada en los océanos del mundo (Díaz *et al.*, 2000) y debido a que muchas especies presentan una alta fecundidad y un crecimiento rápido, son considerados un recurso pesquero importante (Casu *et al.*, 2002).

El octópodo *Octopus mimus*, Gould, 1852, es el principal componente en la pesquería de pulpo en el Pacífico oriental (Markaida y Gilly, 2016). Sin embargo, en los últimos años existe la discusión sobre su sinonimia con *Octopus hubbsorum*, Berry, 1953 (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2014). Con fundamento en su alta similitud genética y cercana relación entre estas dos especies (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2014), en el presente trabajo son tratadas como conespecíficas

y bajo el nombre de *O. mimus* por el principio de prioridad.

Recientemente y a través del polimorfismo del DNA mitocondrial, fue reportada una baja estructura genética de *O. mimus* a lo largo de su intervalo de distribución (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020). Asimismo, ha sido destacado que la corriente marina de Humboldt y el fenómeno “El Niño” pueden estar relacionados con la baja diversidad genética y carencia de estructura poblacional de *O. mimus* en Sudamérica (Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017).

Con la finalidad de evidenciar la presencia de estructura genética en *O. mimus* en el Pacífico oriental, en el presente estudio fueron utilizados marcadores hipervariables microsátélites. Asimismo, la diversidad genética y las relaciones filogeográficas fueron inferidas. La información obtenida será relevante para desarrollar posteriormente estrategias de conservación y un plan de manejo pesquero para la especie.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Generalidades del orden Octopoda

Los octópodos habitan exclusivamente en ambientes marinos y su rango de distribución ocurre en todas las latitudes, desde el ecuador hasta las zonas polares. Existen dos grandes categorías de octópodos, los pulpos incirrados, donde se incluyen las familias de pulpos béticos, y el segundo grupo, de pulpos cirrados. Ambos grupos muestran patrones de distribución diferentes. Los octópodos incirrados habitan en varios tipos de ambientes marinos y a diferentes profundidades. Se pueden encontrar en zonas rocosas y coralinas, sustratos arenosos y/o en pastos marinos. En contraste con los octópodos cirrados, los cuales se restringen a profundidades mayores y raramente se encuentran en zonas someras (Norman, 2016; Norman *et al.*, 2016).

Los pulpos béticos incirrados están repartidos en cinco familias: Octopodidae, Eledonidae, Enteroctopodidae, Megaleledonidae y Bathypolypodidae (Norman *et al.*, 2016). La familia Octopodidae es la que presenta la mayor diversidad de octópodos. La gran riqueza de especies de pulpos pertenecientes a esta familia se concentra en el océano Pacífico, seguido del Índico y del Atlántico (Rosa *et al.*, 2019).

2.2 Familia Octopodidae

La familia Octopodidae está compuesta por aproximadamente 200 especies béticas (Norman *et al.*, 2014). La distribución de algunas especies de pulpo incluye todos los océanos desde las zonas intermareales hasta las profundidades mayores a los 4,000 m (Norman *et al.*, 2014). Los juveniles de muchas especies permanecen como plancton por un tiempo y posteriormente al

alcanzar la etapa adulta se desplazan al fondo marino.

Los octopódidos son organismos musculares conformados por ocho brazos (cada brazo presenta dos filas de ventosas), una umbrela, un pico situado en el punto central de sus 8 extremidades, un sifón utilizado en la respiración y locomoción, un saco de tinta, un manto blando (**Figura 1**) y un sistema nervioso que le permite al organismo poder mimetizarse y camuflarse. En los machos, el tercer brazo del lado derecho está modificado, conocido como hectocótilo y este es introducido en la hembra durante el apareamiento para transferir los espermatozoides (Norman *et al.*, 2016).

Los pulpos son organismos semélparos, se considera que presentan un único evento de desove. Las hembras cuidan de sus huevos hasta el momento de la eclosión y posteriormente mueren (Norman *et al.*, 2016). El ciclo reproductivo de los pulpos está relacionado con el almacenamiento de los nutrientes, la disponibilidad del alimento y los factores ambientales (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011).

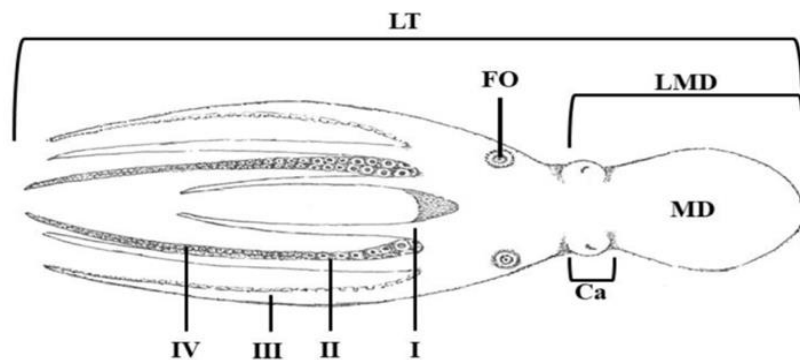


Figura 1. Morfología general de un pulpo (vista dorsal). Longitud total (LT), longitud del manto dorsal (LMD), manto dorsal (MD), cabeza (Ca), falsos ocelos (FO), brazos 1 (I), brazos 2 (II), brazos 3 (III) y brazos 4 (IV) (Fuente: Norman *et al.*, 2014; Cedillo-Robles *et al.*, Sin publicar).

2.2.1 Taxonomía de la familia Octopodidae

La identidad de algunas especies de pulpo permanece en conflicto (Norman y Hochberg, 2005; Guerra *et al.*, 2010b) debido a su comportamiento dinámico y capacidad de cripsis que desarrollan (Mäthger *et al.*, 2009). La alta plasticidad fenotípica de algunas especies dificulta su clasificación taxonómica, principalmente por la falta de estructuras duras (Amor *et al.*, 2016). Además, durante el proceso de fijación de los ejemplares, se pierden estructuras de tejido blando. Todos estos factores dificultan la diferenciación morfológica de especies emparentadas (Norman y Hochberg, 2005; Norman y Finn, 2016). Cabe destacar que, de las aproximadamente 200 especies de pulpo reportadas, menos de 50 han sido descritas detalladamente (Barriga-Sosa *et al.*, 1995; Boyle y Rodhouse, 2004).

Un ejemplo del conflicto de la identificación de algunas especies de pulpo es el complejo de especies de *O. vulgaris*, el cual ha sido ampliamente estudiado por diferentes autores (Söller *et al.*, 2000; Vidal *et al.*, 2010; Amor *et al.*, 2016) y a partir del cual han sido descritas especies crípticas como *O. insularis* (Leite *et al.*, 2008) y *O. sinensis* (Gleadall, 2016).

2.2.2 Posición taxonómica de *Octopus mimus* Gould, 1852

Octopus mimus Gould, 1852 fue descrito originalmente para Perú, aunque no fue hasta los años 90 que se hizo patente que se trata del principal pulpo costero de Perú y Chile (Guerra *et al.*, 1999). *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 fue descrito originalmente para el Golfo de California y también desde los años 90 se ha reconocido que es el principal pulpo en las pesquerías del Pacífico oriental tropical (López-Uriarte *et al.*, 2005; FAO, 2016; Diario Oficial de la Federación, 2017). Sin embargo, estudios recientes basados en secuencias de genes

mitocondriales evidencian que esta especie comparte haplotipos con la especie *O. mimus*, esta última distribuida en el Pacífico peruano (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2014) y que, debido a esto, a las distancias genéticas y a las relaciones filogenéticas cercanas entre estas dos especies, se ha sugerido que son sinónimos (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2014). Esta hipótesis de sinonimia fue posteriormente respaldada por el estudio previo centrado en el estudio de la estructura genética de la especie a lo largo de tres provincias biogeográficas del Pacífico oriental tropical (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020).

Por lo que en adelante en el presente trabajo se hace referencia a *O. hubbsorum* como *O. mimus*.

A continuación, se muestran los niveles taxonómicos de *O. mimus*:

Phylum: Mollusca

Clase: Cephalopoda

Subclase: Coleoidea

Superorden: Octopodiformes

Orden: Octopoda

Suborden: Incirrata

Superfamilia: Octopodoidea

Familia: Octopodidae

Género: *Octopus*

Especie: *Octopus mimus*

2.2.3 Descripción de *Octopus mimus* Gould, 1852

Octopus mimus es una especie de tamaño mediano a grande (longitud de manto ♀: 59.7-122.9

mm, ♂: 32.8-79 mm; longitud total ♀: 254.7-546 mm, ♂: 188-460 mm) que se caracteriza por presentar un manto grueso y alargado, de forma ovalada con el ápice redondeado. Es de cabeza pequeña con ojos prominentes. Presenta ocho brazos gruesos y musculares de tamaño mediano con dos filas de ventosas en cada brazo (número de ventosas en brazos normales ♀: 170- 264 y ♂: 180 a 236; en el hectocótilo ♂: 120 a 166). El tercer brazo derecho en machos es hectocotilizado y es corto respecto al brazo opuesto. El surco espermático se localiza a lo largo del hectocótilo de forma triangular. La lígula es pequeña de forma cónica. El sifón es cónico y sólido. Las demibranquias presentan de ocho a diez laminillas branquiales. Carece de falsos ocelos. La superficie del cuerpo muestra un patrón reticular de parches y surcos redondos de diferentes tamaños, siendo los surcos más oscuros que los parches. El color de la piel de los organismos preservados es entre gris claro a morado oscuro en la región dorsal y ventral. El tegumento es rugoso en la superficie dorsal y liso en la ventral. En el manto dorsal se posicionan cuatro papilas en forma de rombo y una papila extra al inicio de la cabeza. Cada ojo presenta una papila alargada y dos papilas cónicas a la mitad del globo ocular y debajo de este (Guerra *et al.*, 1999; Cedillo-Robles, *Sin publicar*).

Octopus mimus tiene una historia de vida bentónica y planctónica (Cardoso *et al.*, 2004; Amor *et al.*, 2016). Habita en costas rocosas y se desconoce si habita en otro tipo de sustrato (*e. g.* arenoso) (Guerra *et al.*, 1999). Su rango de dispersión incluye la zona intermareal y submareal que comprende hasta los 30 m de profundidad (López-Uriarte *et al.*, 2005; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011). *O. mimus* es un depredador generalista y oportunista que desempeña funciones tróficas en los ecosistemas marinos, ya que se alimenta de bivalvos, crustáceos y otros cefalópodos pequeños (Alejo-Plata *et al.*, 2009).

El ciclo de vida de *O. mimus* es corto (de 1 a 2 años). Presenta elevadas tasas de crecimiento y un único evento de desove con una puesta de 60,000 a 400,000 huevos (López-Uriarte y Ríos-Jara, 2009; Alejo-Plata y Gómez-Márquez, 2015). Las hembras desovan en todas las temporadas del año con una actividad reproductiva mayor durante el verano en el Pacífico peruano y durante el invierno y primavera en el Pacífico central (López-Uriarte y Ríos-Jara, 2009; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011).

2.3 Producción pesquera de pulpo en el mundo

La producción de pulpo esta posicionada en el segundo lugar de la captura de cefalópodos y es una pesca industrializada dentro del mercado internacional (Finkbeiner y Basurto, 2015). La alta demanda de pulpo es principalmente para consumo humano y para uso como carnada y representa hasta el 10 % de la producción pesquera mundial de cefalópodos (Boyle y Rodhouse, 2004; FAO, 2016; Sauer *et al.*, 2019). La captura de pulpo depende de las temporadas de reproducción de las especies y se lleva a cabo desde zonas intermareales (*e. g.* “*Octopus*” *cyanea*, en la región del Pacífico Indo-Occidental tropical), hasta la plataforma continental (*e. g.* *O. vulgaris* en el Atlántico oriental) (Boyle y Rodhouse, 2004).

La pesca de pulpo ha aumentado en los últimos 10 años (FAO, 2016, CONAPESCA, 2017), debido al crecimiento acelerado y la alta fecundidad que presentan algunas especies, aunado al decremento de la pesquería piscícola y la demanda del mercado mundial (Watson y Pauly, 2001). La producción mundial de pulpo es una actividad con grandes flujos monetarios. De acuerdo con las estadísticas de la producción de pulpo del 2010, se ha estimado que en promedio se exceden las 350,000 t anuales con un valor total de US\$1.07 mil millones por año

(FAO, 2016). Alrededor de 40,000 t anuales corresponden a la producción de *O. vulgaris* (Teske *et al.*, 2007; De Luca *et al.*, 2014; Sauer *et al.*, 2019). Esta especie es la más estudiada y capturada a nivel mundial por su amplia distribución y su elevada abundancia (Arkhipkin *et al.*, 2015). Sin embargo, su distribución ha permanecido en conflicto y se ha sugerido que la componen varias especies crípticas, por lo que actualmente se considera un “complejo de especies” (Warnke *et al.*, 2004, Amor *et al.*, 2016; Avendaño *et al.*, 2020).

Muchas especies de pulpo se consideran un mejor recurso pesquero que algunos grupos de peces. Las tasas rápidas de crecimiento, las estrategias de escape (comportamiento de cripsis) y la alta fecundidad de algunos octópodos, permiten considerar que las poblaciones de tales especies presentan una alta resiliencia, pueden reocupar nichos vacíos y/o aumentar el número de individuos una vez que los depredadores son removidos (Rigby y Sakurai, 2005; FAO, 2016).

2.3.1 Producción de pulpo en Latinoamérica

La pesquería de pulpo más importante en Latinoamérica ocurre en Chile, Perú y México. La producción de pulpo en Perú y Chile va en aumento. Ha sido reportado que se extraen alrededor de 500–3,000 t anuales, lo equivalente a 300,000–2,000,000 individuos de pulpo adulto de 1.5 kg (Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017).

En México, la pesquería de pulpo es considerada como una de las pesquerías con mayor potencial a nivel mundial (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2000). Esta actividad pesquera se lleva a cabo principalmente en las costas de Yucatán, Campeche, Baja California Sur y Guerrero. Por su volumen total, la pesquería de pulpo esta posicionada en el 11° lugar de la producción pesquera nacional y se encuentra en el cuarto lugar por su valor monetario (CONAPESCA,

2017). *O. maya* es la especie mayormente comercializada de México, la cual se captura en la península de Yucatán (Jurado-Molina, 2010; Sauer *et al.*, 2019).

En el litoral del Pacífico, la pesca de pulpo es reciente con registros a partir de los años 70 e incluye a tres especies: *O. hubbsorum*=*O. mimus* (Alejo-Plata *et al.*, 2009), *Octopus bimaculatus* (Villegas *et al.*, 2014) y *Octopus bimaculoides* (Diario Oficial de la Federación, 2017); siendo *O. mimus* la principal especie de pulpo que se captura en el Pacífico central y suroriental (Markaida y Gilly, 2016; Sauer *et al.*, 2019).

2.3.2 Regulación pesquera de pulpo en el Pacífico oriental

Las pesquerías de pulpo por lo general no llevan un registro directo sobre el manejo pesquero. Las pesquerías que presentan un registro controlado incluyen datos sobre las temporadas de veda, el cierre de áreas de pesca, el promedio del tamaño o peso de los organismos extraídos, entre otras medidas restrictivas (Norman y Finn, 2016).

Para el manejo sustentable de las pesquerías de pulpo se deben tomar en cuenta los atributos biológicos de las especies a comercializar. Existen dos factores importantes, el rendimiento reproductivo (proceso de reclutamiento) y el comportamiento de apareamiento (Norman y Finn, 2016). En cuanto al primer factor, algunas especies de pulpos bénticos pueden producir ya sea huevos abundantes pero pequeños (< 10% de la longitud del manto) que eclosionan en abundantes organismos planctónicos o pocos huevos grandes (> 10% de la longitud del manto) que eclosionan como organismos bénticos jóvenes (Thorson, 1950). Las pesquerías de pulpo al extraer especies de huevo grande presentan un menor potencial de reclutamiento. El manejo pesquero de especies de pulpo que presentan huevos pequeños y

abundantes deben ser motivo de regulación a grandes escalas. El comportamiento de apareamiento es el segundo factor que se debe tomar en cuenta, ya que por lo general se extraen pulpos del *stock* de organismos reproductores (FAO, 2016; Norman y Finn, 2016).

En México la normativa para la pesquería de pulpo se ha desarrollado en el golfo de México y Mar Caribe. Esta incluye una norma y un plan de manejo para las pesquerías de *O. insularis*, *O. maya* y *O. vulgaris* de Veracruz y la península de Yucatán (DOF, 2014; DOF, 2016a).

En el Pacífico mexicano el pulpo se extrae mediante buceo libre, *scuba* y trampas (López-Uriarte *et al.*, 2005; Markaida *et al.*, 2018; Sauer *et al.*, 2019). No existe ningún plan de manejo pesquero y sólo hay una norma oficial que regula la captura de *O. hubbsorum*=*O. mimus* y *O. bimaculatus* en la Bahía Los Ángeles (DOF, 2016b; CONAPESCA, 2017). De acuerdo con el Diario Oficial de la Federación (2018), el plan de manejo pesquero se encuentra en proceso de elaboración.

La pesquería de *O. mimus* está regulada únicamente en Perú y Chile por medio de una talla mínima de captura y las temporadas de veda regionales (Markaida y Gilly, 2016; Markaida *et al.*, 2018; Sauer *et al.*, 2019). En Ecuador, no se tienen registros de estadísticas pesqueras y no existe un plan de manejo para esta especie (Markaida y Gilly, 2016). Sin embargo, la captura de *O. mimus* tiene importancia artesanal en varias comunidades pesqueras (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2016).

2.4 Genética de poblaciones

La genética de poblaciones se centra en estudiar la distribución de la variación genética entre especies, poblaciones e individuos y las fuerzas evolutivas que la generan: mutación, selección, deriva génica y migración. Los patrones de la variación genética permiten entender las historias de vida de las especies y su grado de aislamiento evolutivo (Okumus y Çiftci, 2003). Las diferencias en la variación genética se expresan como los cambios generados en la cantidad y calidad de los alelos, genes y cromosomas que están presentes entre y dentro de las poblaciones (Okumus y Çiftci, 2003).

2.4.1 Estructura genética poblacional

El análisis de la estructura genética tiene como objetivos definir la composición genética de una población y el patrón de variación genética con relación a las frecuencias genotípicas observadas. Además, permite inferir las causas evolutivas sobre la distribución de la variación genética (Chakraborty, 1993).

La estructura genética de una población se caracteriza por el número de subpoblaciones, las frecuencias de las variantes genéticas (alelos) en cada subpoblación y el grado de aislamiento genético de las subpoblaciones. Una población que está conformada por subpoblaciones tiende a presentar un flujo genético restringido e inclusive, puede existir la ausencia de flujo genético entre subpoblaciones debido a la presencia de barreras geográficas, ecológicas y/o biológicas. En esos casos, los cambios evolutivos entre subpoblaciones ocurren bajo un proceso de aislamiento donde el flujo genético es nulo. Las nuevas mutaciones generadas se consideran privadas y el flujo genético entre las subpoblaciones retrasan el proceso de diferenciación

genética (Chakraborty, 1993).

2.4.2 Estructura genética poblacional de especies marinas

El estudio de la estructura genética poblacional de especies marinas altamente comercializadas es importante para la elaboración de planes de manejo que buscan conservar las unidades genéticas y prevenir la erosión genética (Casu *et al.*, 2002; Rodhouse, 2010). Este tipo de análisis determina el grado la homogeneidad y heterogeneidad de las poblaciones a lo largo de su distribución (Watson y Pauly, 2001).

La estructura genética de las poblaciones marinas está relacionada con la capacidad de dispersión de los organismos y otros procesos oceanográficos (Liu *et al.*, 2007; Haye *et al.*, 2014; Selkoe *et al.*, 2016). La dispersión puede ser afectada por diferentes restricciones en el ambiente, ocasionando el aislamiento de las poblaciones e impidiendo el flujo génico y, por ende, se genera una alta diferenciación genética (Han *et al.*, 2008). Por ejemplo, se ha evidenciado que el flujo génico en *Octopus variabilis* está restringido por barreras geográficas y por la dispersión limitada de esta especie, ya que no presenta una etapa planctónica, lo que ocasiona su diferenciación genética poblacional (Lü *et al.*, 2013).

Las especies marinas que presentan una etapa de desarrollo planctónico muestran una baja estructura genética, ya que hay una mayor conectividad entre poblaciones (Palumbi, 2003; Marko *et al.*, 2010; Pardo-Gandarillas *et al.*, 2018). De acuerdo con Pardo-Gandarillas *et al.* (2017), en el sistema de corrientes de Humboldt (Pacífico suroriental) se ha sugerido que *O. mimus* presenta niveles altos de conectividad y una baja estructura genética debido a su etapa planctónica y a su alto potencial de dispersión.

Estudios sobre la estimación de la estructura genética poblacional se han realizado en invertebrados marinos (Baird *et al.*, 2012; Kaczmarczyk *et al.*, 2012; Chabot *et al.*, 2015; Riesgo *et al.*, 2019; Yan *et al.*, 2020), en cefalópodos (Pérez-Losada *et al.*, 2002; Garoia *et al.*, 2004; Zheng *et al.*, 2009; Smith *et al.*, 2015); en pulpos (Casu *et al.*, 2002; Cabranes *et al.*, 2007; Juárez *et al.*, 2010; Larson *et al.*, 2015; Gao *et al.*, 2016; Muhammad *et al.*, 2018). En estos estudios se reportaron niveles bajos y moderados de estructura genética. Los autores relacionaron estos valores significativos principalmente con la influencia de los procesos oceanográficos que ocurren en el rango de distribución de las especies estudiadas.

2.5 Filogeografía

La filogeografía utiliza la información genética para estudiar la distribución geográfica de los linajes genealógicos, especialmente de aquellos que se encuentran entre poblaciones (Avice, 2000). La filogeografía toma en cuenta características espaciotemporales y se basa en métodos gráficos de coalescencia y estadísticos demográficos (Posada y Crandall, 2002). Además, la filogeografía pretende evaluar diferentes hipótesis biogeográficas, describir los procesos evolutivos del aislamiento reproductivo de las unidades poblacionales e inferir los procesos de origen, especiación y mantenimiento de la biodiversidad (Avice, 2000; Beheregaray, 2008).

La filogeografía deriva de la biogeografía histórica y ambas tienen como finalidad conocer la distribución geográfica de la diversidad y los factores que influyen en los procesos de distribución. Los estudios biogeográficos determinan la distribución de las especies y los filogeográficos, la distribución de la diversidad genética de las especies (Avice, 2000).

2.6 Barreras oceanográficas

En las zonas oceánicas donde por lo general no existen barreras físicas que impidan la migración de las especies, el flujo genético entre las poblaciones es propiciado por la capacidad de dispersión de las especies y, específicamente, en algunos organismos invertebrados dependerá directamente de la etapa larval. En este sentido, las corrientes oceánicas son consideradas el factor principal de dispersión que permite la conectividad entre las poblaciones que se encuentran alejadas entre sí (Cowen *et al.*, 2000; Cowen y Sponaugle, 2009; Chabot *et al.*, 2015). No obstante, la alta capacidad de dispersión de las especies no siempre se correlaciona con niveles altos de flujo genético (Weersing y Toonen, 2009). Existen otros factores que influyen sobre esta relación, como las barreras oceanográficas. Dentro esta categoría se encuentran los giros oceánicos y la convergencia entre las corrientes marinas (Weersing y Toonen, 2009; Schunter *et al.*, 2011). Los giros son un sistema de corrientes marinas rotativas y los más predominantes en todo el mundo son cinco: giros del Atlántico norte, Atlántico sur, océano Índico, Pacífico norte y Pacífico sur.

Los límites entre las provincias biogeográficas marinas se consideran barreras oceanográficas (Avisé, 2000). Estos límites pueden llegar a ser considerados como zonas de transición, las cuales son áreas de máxima interacción y de mayor riqueza biológica por el amplio repertorio de factores eco biológicos (Morrone, 2004). En los ecosistemas marinos, las corrientes marinas por lo general coinciden en las zonas de transición. La convergencia-divergencia entre las corrientes y los giros oceánicos ocasionan la formación de las zonas de transición (Teske *et al.*, 2011; Haye *et al.*, 2014).

Las corrientes marinas pueden generar cambios en la temperatura del agua y esto dependerá del origen de las corrientes respecto a su profundidad y a las masas de agua que las componen (Teske *et al.*, 2011; Haye *et al.*, 2014). Los cambios que se generan en la temperatura del agua debido a la naturaleza de las corrientes marinas pueden influir en la fisiología de algunos organismos, por lo que su capacidad de dispersión se puede ver afectada o favorecida (Jacobs *et al.*, 2004; Haye *et al.*, 2014).

La influencia de las barreras oceanográficas en la estructura genética poblacional se ha observado en diferentes especies marinas, entre las que destacan, calamares, tiburones, pulpos, corales, entre otros (Juárez *et al.*, 2010; Selkoe *et al.*, 2010; Lindgren, 2010; Chabot *et al.*, 2015, Gao *et al.*, 2016; Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017, Romero-Torres *et al.*, 2018; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020).

2.7 Pacífico oriental

El Pacífico oriental es un área que comprende numerosas barreras biogeográficas, las más representativas están localizadas en el cabo Mendocino, Punta Concepción, Punta Eugenia, la región de Los Ángeles, la península de Baja California, la brecha de América Central y de Sinaloa, el Istmo de Panamá y el ecuador (Chabot *et al.*, 2015). El impacto de estas barreras en la conectividad poblacional puede variar en magnitud dependiendo del grado de obstrucción y del origen de las barreras (Jacobs *et al.*, 2004; Robertson y Cramer, 2009; Chabot *et al.*, 2015).

El Pacífico oriental se ha descrito como una región que contiene la flora y fauna capaz de distribuirse ampliamente, aun con la presencia de barreras biogeográficas (Pardo-Gandarillas *et al.*, 2018) y mantiene una alta diversidad y productividad con un mayor nivel de endemismo

costal e intermareal (Palumbi, 1994; Lindgren, 2010). La distribución y composición de las poblaciones de pulpos en el Pacífico oriental es el resultado de la dinámica de múltiples eventos climáticos y oceanográficos (Cárdenas *et al.*, 2009), ya que esta región se caracteriza por presentar gradientes termales en el norte y sur, así como niveles variables de estabilidad ambiental respecto a las oscilaciones regionales de temperatura, oxígeno y salinidad (Pardo-Gandarillas *et al.*, 2018).

2.7.1 Provincias biogeográficas del Pacífico oriental

Las regiones biogeográficas se componen de provincias, las cuales están definidas con base en el grado de endemismo (Briggs, 1974). La región del Pacífico oriental entra en la categoría de las regiones biogeográficas cálidas y se compone de seis provincias biogeográficas, de norte a sur: California, Cortés, Panámica, Galápagos, Peruana-Chilena y Juan Fernández (Briggs y Bowen, 2012).

Las provincias marinas de temperaturas superficiales cálidas-templadas (20 °C) presentan un alto grado de endemismo y sus temperaturas funcionan como barrera al paso de las especies tropicales. Además, se consideran zonas donde se promueve la especiación. La provincia de California se extiende desde Los Ángeles, California, hasta la Bahía de Magdalena, México. La provincia de Cortés se extiende en todo el golfo de California, México, y presenta aguas cálidas-templadas. La provincia tropical Panámica se extiende desde la boca del golfo de California hasta el golfo de Guayaquil, entre los límites de Ecuador y Perú. Las islas Galápagos presentan un alto grado de endemismo y, por ende, se consideran una provincia biogeográfica. La provincia Peruana-Chilena se extiende desde los límites de Ecuador y Perú hasta la península

de Taitao, al sur de Chile. La provincia de Juan Fernández se localiza en el conjunto de islas de la región de Valparaíso, Chile (Briggs, 1974; Briggs y Bowen, 2012).

Existen zonas de transición en el Pacífico oriental que funcionan como límites biogeográficos. Una de estas incluye la provincia del Pacífico sureste cálido-templado (Pacífico peruano) y la provincia del Pacífico este tropical (Pacífico panámico) (Briggs, 1974; Spalding *et al.*, 2007).

2.7.2 Barreras oceanográficas del Pacífico oriental

En el Pacífico oriental se ubican diferentes sistemas de corrientes marinas de aguas cálidas y frías, entre las que destacan la corriente ecuatorial fría proveniente del Pacífico norte, el sistema de corrientes cálidas-templadas ecuatoriales que se dirigen hacia el oeste de las islas Galápagos, la corriente de California en la zona norte y el sistema de corrientes frías de Humboldt de Perú-Chile en la región del Pacífico suroriental (Briggs y Bowen, 2012; Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017, 2018). Las corrientes costeras superficiales que convergen en la zona del Pacífico suroriental son la corriente costera peruana y la corriente costera Ecuador-Perú (Chaigneau *et al.*, 2013). La primera proviene de Chile con aguas frías y sigue hasta el sur de Punta Aguja y Cabo Blanco, Perú y se desvía hacia las islas Galápagos. La corriente costera Ecuador-Perú forma parte de la Contracorriente Ecuatorial y fluye hacia el sur, cruzando las costas de Ecuador hasta llegar a Cabo Blanco, Perú. Esta corriente se desvía desde el norte de Perú hasta el oeste y se une con la corriente Ecuatorial (Chaigneau *et al.*, 2013). La convergencia de estas corrientes marinas genera cambios en los gradientes de salinidad y en la temperatura de la superficie del océano. Estos gradientes varían dependiendo de las temporadas anuales; en el invierno-

primavera, las aguas oceánicas son frías en el sistema de corrientes de Humboldt y en verano-otoño, las aguas son cálidas en el sistema tropical (Flores *et al.*, 2013).

La zona de mínimo oxígeno (OMZ, por sus siglas en inglés) es un área del océano donde la saturación del oxígeno disuelto en el fondo marino se encuentra entre los niveles más bajos. Las OMZs se encuentran en todo el mundo; existen tres grandes OMZs: en el norte del océano Índico (mar Árabe), Pacífico oriental y el sureste del Atlántico (frente a la costa occidental de África) (Maske *et al.*, 2019). La OMZ más extensa del mundo abarca la costa de Centroamérica y se extiende hasta el Pacífico suroriental (Díaz y Rosenberg, 1995). La OMZ en el Pacífico oriental comprende de los 45° N a los 30° S y se extiende dentro de un rango de 100 a 900 m de profundidad, abarcando casi en su totalidad la costa occidental de América (Karstensen *et al.*, 2008). La gran extensión de la OMZ en el Pacífico oriental se puede deber a que las aguas profundas intermedias presentan poca o escasa movilidad y poseen una baja concentración de oxígeno en contraste con las masas de agua originadas en la superficie del mar (Maske *et al.*, 2019).

La zona de transición entre la provincia Panámica y la provincia Peruana es variable respecto a su posición, extensión y a las condiciones oceanográficas que se modifican por el fenómeno ENSO (por sus siglas en inglés) o El Niño, Oscilación del Sur. ENSO es un evento oceanográfico que se compone de dos fases alternadas, la fase cálida (El Niño) y la fase fría (La Niña) (Zambrano, 1986). Este fenómeno es de gran importancia en el Pacífico, ya que genera un incremento en la temperatura del agua por el calentamiento anómalo de la superficie del océano en el Pacífico ecuatorial (Philander, 1985). En la zona de transición del Pacífico oriental, la fase cálida se proyecta hacia el sur y la fase fría, hacia el norte (Morón, 2000). Por ejemplo,

se ha reportado que este fenómeno oceanográfico modifica la biología reproductiva de *O. hubbsorum*=*O. mimus*, puesto que el incremento en la temperatura del agua genera la reducción de la duración de su periodo embrionario (Arntz *et al.*, 1988; Alejo-Plata *et al.*, 2009) y facilita su dispersión durante la fase planctónica (Saarman *et al.*, 2010).

Algunos estudios hacen referencia a la importancia que presentan las barreras oceanográficas con relación al flujo genético de los organismos marinos. Por ejemplo, Cheng *et al.* (2020) mencionaron que la estructura genética en el camarón *Orastosquilla oratoria* se debe principalmente a las corrientes marinas de la zona templada del Pacífico nororiental y a las corrientes que ocurren en las aguas tropicales. Además, el río Changjiang actúa como barrera al flujo genético de esta especie por generar cambios en la salinidad y temperatura de las aguas oceánicas. Similarmente, otros autores han reportado el efecto del fenómeno ENSO en el flujo genético de algunos invertebrados marinos: corales (Wood *et al.*, 2016) y calamares (Ibáñez y Poulin, 2014).

2.7.3 Periodo glacial y cambios demográficos en el Pacífico oriental

Las glaciaciones, los cambios en la intensidad de las surgencias y la temperatura superficial de las aguas oceánicas son parte de la dinámica climática del Pacífico oriental que afectan y/o afectaron en algún momento la distribución de las especies marinas (Chabot *et al.*, 2015). Estos factores ambientales están relacionados con eventos de expansión y contracción poblacional en los ecosistemas marinos (Janko *et al.*, 2007; Chabot *et al.*, 2015) y ocasionan que la diversidad genética de algunas especies se modifique debido a que se originan nuevas variantes alélicas como resultado de la expansión del tamaño efectivo poblacional. La disminución en el tamaño

efectivo poblacional se debe a las contracciones poblacionales (Chabot *et al.*, 2015). Un ejemplo de esto es la baja diversidad genética que se reporta en algunas especies de invertebrados marinos del Pacífico oriental. Esto ha sido asociado a los eventos históricos oceanográficos, a las barreras oceanográficas y/o a las restricciones en la dispersión de las especies (Ibáñez *et al.*, 2011; Haye *et al.* 2014).

La última glaciación máxima (LGM, por sus siglas en inglés), que ocurrió hace aproximadamente 19,000–23,000 años, tuvo un gran impacto en la demografía poblacional y diversidad genética de la fauna marina (Núñez *et al.*, 2015; Pardo-Gandarillas *et al.*, 2018). Durante las glaciaciones del Pleistoceno las condiciones climáticas fueron modificadas principalmente en Sudamérica oriental por la formación de capas de hielo (Kaplan *et al.*, 2008). La evidencia genética y demográfica sugiere que las especies marinas de esta región experimentaron contracciones y subsecuentes expansiones demográficas (Ibáñez *et al.*, 2011; Sánchez *et al.*, 2011; Haye *et al.*, 2014).

Asimismo, el hemisferio norte mostró afectaciones durante el periodo glacial. La extinción de algunas especies durante el periodo glacial permitió que algunos linajes del norte del Pacífico oriental se establecieran en las zonas oceánicas sudamericanas (Jacobs *et al.*, 2004; Chabot *et al.*, 2015). Algunas especies marinas lograron sobrevivir al emigrar hacia el sur y recolonizaron las latitudes altas posterior a este evento de expansión glacial (Marko *et al.*, 2010; Briggs y Bowen, 2013; Pardo-Gandarillas *et al.*, 2018).

2.8 Marcadores moleculares

Un marcador molecular es una secuencia de DNA que se localiza en un cromosoma y está

asociado a un gen o rasgo en particular con una posición o expresión fenotípica conocida, el cual es detectado por métodos analíticos que facilitan el estudio de la herencia genética (Okumus y Çiftci, 2003; Al-Samarai y Al-Kazaz, 2015). Un marcador monomórfico no varía entre organismos a diferencia de un marcador polimórfico, el cual muestra diferencias en su peso molecular o sitios de restricción. Por lo que puede presentar dos o más variantes en una secuencia de DNA y al ser mayor su grado de variación, se le considera un marcador hipervariable. Los marcadores moleculares se consideran una herramienta indispensable en estudios de diversidad genética debido a su alto nivel de precisión y reproducibilidad (Kumar *et al.*, 2018). Además, son utilizados ampliamente en la genética de poblaciones, en los análisis filogeográficos y filogenéticos.

Los marcadores moleculares se dividen en dos tipos, proteicos y nucleotídicos. Respecto a las proteínas como marcadores genéticos, se incluyen dos clases, las isoenzimas y aloenzimas (Abdul, 2014). Las primeras son variantes alélicas de una misma enzima, generalmente codificadas por diferentes *loci* y las aloenzimas son diferentes proteínas codificadas por diferentes alelos que presentan la misma función enzimática (Kumar *et al.*, 2018). Los marcadores moleculares se categorizan en dos clases con base en su dinámica evolutiva, el DNA mitocondrial y DNA nuclear (Okumus y Çiftci, 2003).

2.8.1 Marcadores moleculares de origen mitocondrial

El DNA mitocondrial (DNAm_t) representa una pequeña fracción del tamaño del genoma completo del organismo (Galtier *et al.*, 2009). El DNA mitocondrial por lo general es de herencia materna, esto significa que el genoma se comporta como un solo locus y todos los sitios

comparten un ancestro común. Además, presenta una cantidad mínima de duplicaciones y generalmente con la ausencia de intrones. Este tipo de marcador es variable en las poblaciones por sus tasas de mutación, por lo que puede generar señales sobre la historia evolutiva de una especie en un periodo de tiempo histórico (Gissi *et al.*, 2008; Galtier *et al.*, 2009).

El uso del DNAmT ha arrojado datos significativos en algunas especies de pulpo sobre la variación genética (Fadhlaoui-Zid *et al.*, 2012), las relaciones filogenéticas (Barriga-Sosa *et al.*, 1995; Amor *et al.*, 2016) e identificación genética (Kaneko *et al.*, 2011). Con relación al estudio molecular en *O. mimus* a través del DNAmT, se ha destacado, entre otros, su distinción genética con otras especies de pulpo (Söller *et al.*, 2002; Warnke *et al.*, 2004; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2014, 2016), el análisis de su demografía poblacional (Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017) y su estructura genética (Dueñas-Romero *et al.*, 2019; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020).

2.8.2 Marcadores moleculares de origen nuclear

Los marcadores nucleares, entre algunos ejemplos, como la amplificación aleatoria del DNA polimórfico (RAPDs, por sus siglas en inglés), polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados (AFLPs, por sus siglas en inglés), polimorfismos de un nucleótido único (SNPs, por sus siglas en inglés) y el número variable de repeticiones en tándem (VNTRs, por sus siglas en inglés), son de herencia biparental/Mendeliana (Harding *et al.*, 1992; Abdul, 2014).

Los marcadores VNTRs (variable number tandem repeats) son regiones estructurales del DNA donde una secuencia corta de nucleótidos (20–100 pb) se repite un número variable de veces en tándem. Por lo general esta categoría de marcadores nucleares se subdivide en microsatélites y minisatélites. Estos últimos son secuencias repetitivas constituidas por más de

cinco nucleótidos, en contraste con los microsatélites, los cuales están compuestos por un número menor de nucleótidos (Harding *et al.*, 1992; Abdul, 2014).

Debido a que el número de repeticiones está determinado individualmente y difiere entre la copia paterna de la materna, los análisis de los marcadores VNTRs son efectivos en las ciencias forenses, en pruebas de identidad paterna y en la genética de poblaciones (Harding *et al.*, 1992), y recientemente en la filogeografía (Koskinen *et al.*, 2002; Charrier *et al.*, 2014; Hodel *et al.*, 2017) e identificación de linajes (Rodríguez *et al.*, 2010; García-De León *et al.*, 2020).

2.8.3 Marcadores nucleares microsatélites

Los microsatélites (SSR, *simple sequence repeats* o STR, *short tandem repeats*, por sus siglas en inglés) son secuencias cortas de DNA (de 1 a 5 pares de nucleótidos) que se repiten en tándem, esto es, de manera consecutiva. Entre las ventajas más destacables de estos marcadores se tiene que son codominantes, lo que permite la diferenciación entre individuos homocigotos y heterocigotos; presentan tasas altas de mutación, se pueden utilizar con DNA degradado y muestran un número alto de alelos en un mismo locus, por lo que son marcadores altamente polimórficos (González, 2003). Las desventajas de los microsatélites incluyen la presencia de bandas inespecíficas ‘*stutter*’ y alelos nulos, considerados como alelos presentes en un locus que fallan al amplificar vía reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) (Dakin y Avise, 2004).

Los *loci* microsatélites son abundantes y se distribuyen en todo el genoma. Cada locus está caracterizado por una secuencia de DNA conocida. Tales secuencias presentan DNA único

(el cual define al locus) y motivos de repetición, los cuales pueden estar compartidos entre diferentes *loci*. Los elementos repetitivos consisten en reiteraciones de secuencias simples que se repiten en tándem (SSR). Por lo general están compuestos de dos a cuatro nucleótidos y se denominan de acuerdo con el tipo de motivo repetitivo (di, tri, tetra, pentanucleótidos, etc.) (DeWoody y Avise, 2000). Los extremos de cada cadena corta están flanqueados por secuencias de DNA no repetitivo (Abdul, 2014).

Los niveles de variabilidad asociados a los microsatélites y el potencial para aislar un alto número de *loci*, los coloca como marcadores que permiten detectar diferencias entre poblaciones genéticamente cercanas entre sí (Abdul, 2014). Los microsatélites que muestran pocos alelos son funcionales para los estudios poblacionales, en contraste con los que presentan *loci* más variables, los cuales son ideales en los análisis de pedigrí y de mapeo genético (Abdul, 2014). Los *loci* menos polimórficos son utilizados en la resolución de la ambigüedad taxonómica de algunas especies y los *loci* más polimórficos, como etiquetas genéticas en la acuicultura (Abdul, 2014). Los marcadores microsatélites permiten identificar la variación genética entre y dentro de las poblaciones, diferencian geográficamente a las poblaciones aisladas y generan información importante para determinar *stocks* (Liu y Cordes, 2004; Abdul, 2014).

El uso de microsatélites en cefalópodos se ha destacado en calamares (Shaw *et al.*, 2010; Sánchez *et al.*, 2020), sepias (Moghadam *et al.*, 2015), pulpos (Piertney *et al.*, 2003; Cabranes *et al.*, 2007; Juárez *et al.*, 2010; Melis *et al.*, 2017) y en *Nautilus* (Vandepas *et al.*, 2016). Los microsatélites han permitido detectar límites geográficos entre especies y poblaciones (González, 2003; Yang y Rannala, 2012), delimitar la distribución de las especies y la

conectividad entre poblaciones (González, 2003).

Los microsatélites en pulpos se han desarrollado y empleado para el estudio molecular de *O. vulgaris* (Greatorex *et al.*, 2000; De Luca *et al.*, 2014; Melis *et al.*, 2017), *Octopus minor* (Zuo *et al.*, 2011; Kang *et al.*, 2012), *Enteroctopus dofleini* (Toussaint *et al.*, 2012) y *O. bimaculatus* (Domínguez-Contreras *et al.*, 2014). En el caso de *O. mimus*, Galleguillos *et al.* (2011) aislaron y caracterizaron nueve *loci* microsatélites para la especie y Barriga-sosa *et al.* (en prep.) desarrollaron 43 *loci* microsatélites.

3. ANTECEDENTES

Los estudios moleculares son recurrentes para resolver problemas taxonómicos. Particularmente y con relación a *Octopus mimus*, estos se centran en la resolución de su identidad. Varios son los estudios que diferenciaron a *O. mimus* de *O. vulgaris* a partir de marcadores moleculares (Pérez-Losada *et al.*, 2002; Söller *et al.*, 2002; Warnke *et al.*, 2002). Durante mucho tiempo era considerado que *O. vulgaris* habitaba en el Pacífico sudamericano. Fue gracias a los estudios mencionados que se evidenció que *O. mimus* es la especie de pulpo que habita el Pacífico suroriental.

Adicionalmente, los datos moleculares mitocondriales, principalmente los genes citocromo oxidasa subunidad I (COI) y subunidad III (COIII) y el ARN ribosomal 16S (r16S), han permitido ampliar el intervalo de distribución de *Octopus mimus*. Inicialmente fue establecido que la especie estaba limitada a las costas de Perú y Chile. Sin embargo, fue evidenciado que la especie habita América Central (Warnke *et al.*, 2002; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2014) y el sur de la provincia Panámica (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2016). Finalmente, Pliego-Cárdenas *et al.* (2020) señalaron que *O. mimus* se distribuye a lo largo de tres provincias biogeográficas: Cortés, Panámica y Peruana.

En años recientes, es objeto de discusión la posible sinonimia entre *O. mimus* y *O. hubbsorum* en el Pacífico oriental tropical debido a que ambas especies son genéticamente similares y están filogenéticamente relacionadas (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2014). Además, ha sido sugerido que *O. mimus* está conformado por dos grupos genéticos, uno que habita el Pacífico panámico y otro en el Pacífico peruano (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2016; 2020).

Octopus mimus presenta baja diversidad genética y poca o nula estructura genética en el Pacífico oriental (Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017; Dueñas-Romero *et al.*, 2020; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020). Pardo-Gandarillas *et al.* (2017) determinaron a través de secuencias del gen mitocondrial COIII un patrón de diversidad genética de *O. mimus* que decrece hacia sur del Pacífico oriental en el Sistema de Corrientes de Humboldt como consecuencia de las fluctuaciones demográficas de la especie, de la presión selectiva en esta región y de una expansión poblacional post periodo glacial.

Igualmente, Dueñas-Romero *et al.* (2020) mencionaron que en el Pacífico mexicano la baja diversidad y la ausencia de estructura genética de *O. mimus* es el resultado de una expansión repentina de su población y de su historia de vida. Sin embargo, como fue mencionado en párrafos anteriores, ha sido sugerido que en el Pacífico oriental existen dos grupos biogeográficos de *O. mimus* con base en secuencias mitocondriales del gen COI, el grupo de la provincia Panámica y el de la provincia Peruana (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020). La estructura genética y los procesos evolutivos que influyen en el patrón filogeográfico de *O. mimus* en su rango completo de distribución no han sido revisados a través de marcadores moleculares nucleares.

Con relación al diseño de microsatélites, aunque Galleguillos *et al.* (2011) diseñaron nueve *loci* microsatélites para *O. mimus*, estos marcadores, en su mayoría, presentaron motivos de repetición interrumpidos y compuestos. Al menos dos de los *loci* presentaron deficiencia de heterocigotos, esto atribuido a la presencia de alelos nulos. Barriga-Sosa *et al.* (en prep.) aislaron 43 pares de *loci* microsatélites para *O. mimus* a partir de secuenciación masiva, de los cuales y mediante su estandarización, se seleccionaron los nueve más polimórficos para ser utilizados en

el presente estudio con individuos del Pacífico oriental.

4. JUSTIFICACIÓN

El estudio de la estructura genética y filogeografía de *O. mimus* permite generar información sobre la especie que sirve de apoyo para gestionar estrategias de manejo sobre su conservación y evitar la pérdida de diversidad genética y la disminución de su tamaño efectivo poblacional, ya que *O. mimus* se considera la principal especie de pulpo que se comercializa en el litoral del Pacífico (desde el Pacífico mexicano al Pacífico chileno).

El uso de los marcadores hipervariables microsátelites se centró en aportar conocimiento sobre la historia evolutiva de *O. mimus* en una escala de tiempo reciente. Así como corroborar y/o contrastar la información previa obtenida por otros autores acerca de su diversidad genética y estructura poblacional. Además, la demografía poblacional y las relaciones filogeográficas de esta especie aún no han sido revisadas en su rango de distribución a través de microsátelites. En otros estudios genéticos de *O. mimus* se han utilizado, por lo general, marcadores mitocondriales y ha sido observado que algunos resultados son comparables. La información obtenida en el presente estudio permitirá complementar los resultados obtenidos por Pliego-Cárdenas *et al.* (2020). Asimismo, los microsátelites fueron utilizados para evidenciar la previa sinonimia de *O. hubbsorum*=*O. mimus* propuesta por Pliego-Cárdenas *et al.* (2014, 2016) a través de marcadores mitocondriales.

5. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- ¿Los marcadores microsatélites permiten confirmar la diferenciación genética recientemente detectada a partir de un marcador mitocondrial en *Octopus mimus* en el Pacífico oriental?
- ¿Existe aislamiento poblacional o esta especie representa a una población panmíctica con un alto rango de distribución?
- ¿Cuáles son sus relaciones filogeográficas a lo largo de su distribución?

6. HIPÓTESIS

H₀: Debido a que los marcadores microsatélites presentan mayores tasas de mutación con relación a los marcadores mitocondriales y permiten revelar la historia evolutiva reciente de las especies, entonces se esperaría que en el caso de *Octopus mimus* se resuelva una baja pero significativa estructura genética que valide la presencia de los dos grupos genéticos previamente identificados al interior de la especie, así como una alta diversidad genética a lo largo de su distribución y una ausencia de cuellos de botella.

H_a: Debido a que los marcadores microsatélites presentan mayores tasas de mutación con relación a los marcadores mitocondriales y permiten revelar la historia evolutiva reciente de las especies, entonces se esperaría que en el caso de *Octopus mimus* se resuelva una alta y significativa estructura genética poblacional, así como un un patrón de diversidad genética que decrece hacia el Pacífico peruano y la presencia de cuellos de botella.

7. OBJETIVOS

7.1 Objetivo general

Determinar la estructura genética y los patrones filogeográficos de *Octopus mimus* en el Pacífico oriental mediante el uso de *loci* microsatélites.

7.2 Objetivos particulares

- Seleccionar los *loci* microsatélites específicos para *Octopus mimus*.
- Evaluar el polimorfismo de *loci* microsatélites.
- Determinar la estructura genética poblacional y la divergencia genética entre las poblaciones.
- Estimar la diversidad genética de la especie a lo largo de su distribución.
- Determinar la demografía histórica poblacional de la especie y sus relaciones filogeográficas a lo largo de su distribución.

8. MATERIALES Y MÉTODOS

8.1 Selección de muestras

Se procesaron y analizaron tejidos de 278 ejemplares de *Octopus mimus* (**Cuadro 1**) pertenecientes a la Colección de Tejidos del Laboratorio de Genética y Biología Molecular de la Planta Acuícola de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, los cuales proceden de capturas comerciales de un total de 27 localidades distribuidas a lo largo del Pacífico oriental, comprendiendo tres países: México ($N = 54$), Ecuador ($N = 100$) y Perú ($N = 124$) (**Cuadro 1, Figura 2**). Dos muestras proceden de isla Malpelo, Colombia. Sin embargo, se incluyeron en la zona de Ecuador debido al bajo número de individuos muestreados.

Las muestras de Ecuador y Perú fueron donadas por el Dr. Unai Markaida del Laboratorio de Pesquerías Artesanales, El Colegio de la Frontera Sur (CONACyT) Unidad Campeche, México. Las muestras analizadas en el presente trabajo se han utilizado en estudios anteriores para determinar la identidad y estructura genética de la especie (Pliego-Cárdenas *et al.*, 2014; 2016; 2020).

8.2 Extracción y cuantificación del DNA

El DNA total se extrajo de las 278 muestras mediante el macerado de 20 mg de tejido de brazo con el kit de purificación de DNA genómico de Wizard SV (Promega), siguiendo las especificaciones del fabricante. La calidad del DNA se cuantificó en el espectrofotómetro NanoDrop 2000/2000c (Thermo Scientific) y se validó la cuantificación del DNA a través del corrimiento electroforético del mismo en geles de agarosa al 1.5% con el amortiguador de carga

TAE 0.5x por un tiempo de corrimiento de 25 minutos a 95 V. La visualización y la estimación de los tamaños (en pares de base, pb) del DNA extraído por individuo se llevó a cabo en el programa GeneSnap v.6.

8.3 Estandarización y selección de microsatélites y amplificación del DNA

El procedimiento de estandarización se llevó a cabo en 43 *loci* microsatélites específicos para *O. mimus* que se obtuvieron a partir de secuenciación masiva (Barriga-Sosa *et al.*, en prep.). La estandarización se dividió en dos partes y se tomaron en cuenta tres aspectos: la correcta amplificación de los *loci*, los tamaños esperados de los productos amplificados y la nitidez de las bandas observadas en los geles de agarosa. Esto se llevó a cabo para cada individuo y locus amplificado.

La primera etapa de estandarización consistió en el ajuste de los 43 *loci* en seis individuos de *Octopus mimus*. Se utilizaron dos individuos de cada zona geográfica muestreada: México, Ecuador y Perú. De 43 *loci*, 20 amplificaron de manera correcta, puesto que cumplieron con los tres aspectos mencionados. Para que la primera etapa de estandarización resultara exitosa, se llevaron a cabo ajustes en las condiciones de amplificación por locus. Se utilizaron gradientes de temperatura (modificación en la temperatura de alineación de cada cebador), curvas de cloruro de magnesio (MgCl₂), diluciones del DNA total (1:10, 1:150) y coadyuvantes como la albúmina (BSA, por sus siglas en inglés) y el dimetilsulfóxido al 50% (DMSO). Además, se realizaron incrementos de 1 a 2 µl de DNA por reacción. La concentración del DNA total fue de 100 ng/µl.

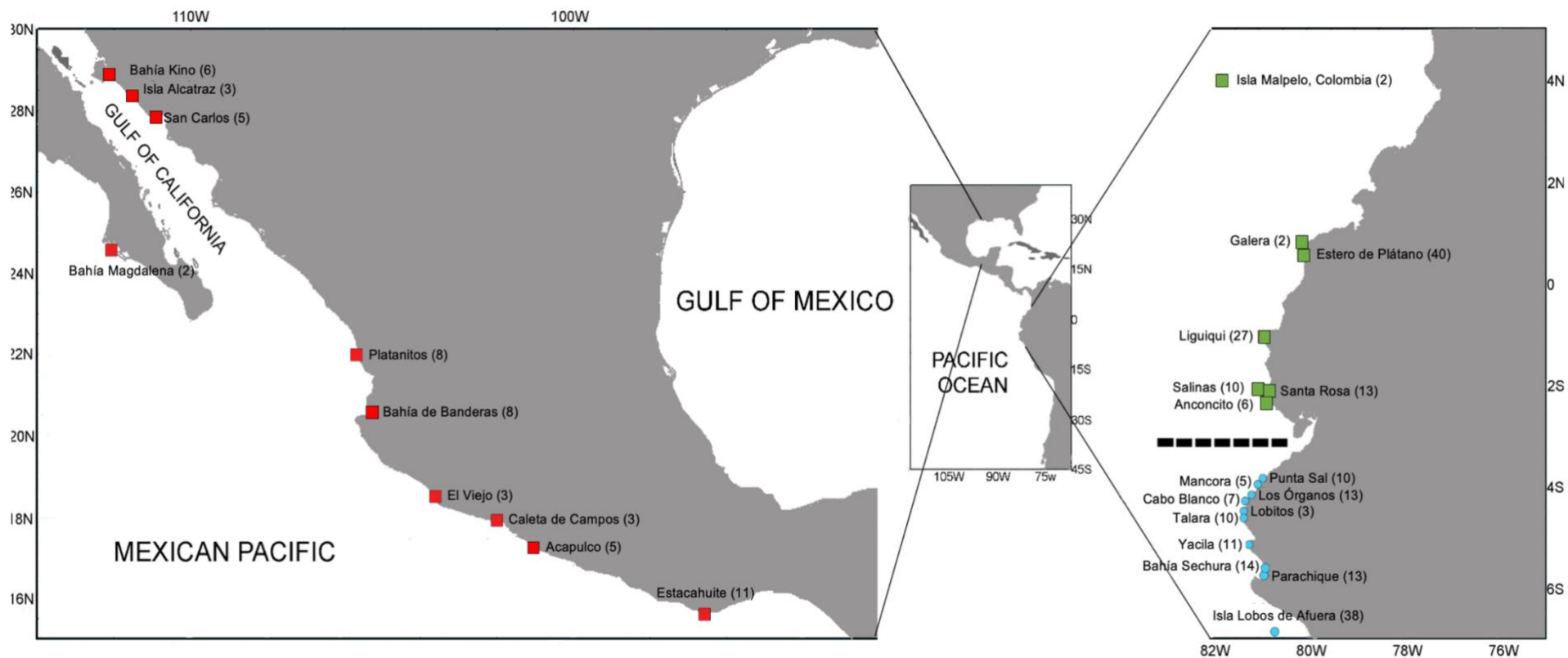


Figura 2. Sitios de recolecta de las muestras de *Octopus mimus*. Las muestras fueron obtenidas de 27 localidades, las cuales comprenden tres zonas geográficas del Pacífico oriental (México, Ecuador y Perú). En paréntesis se señala el número de individuos muestreados por localidad. Los cuadrados rojos representan las localidades de México; los verdes, de Ecuador y los círculos azules, de Perú (Fuente: Modificada de Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020). La línea punteada es la separación entre el Pacífico panámico y el Pacífico peruano.

La segunda etapa de estandarización consistió en reajustar los 20 *loci* previamente resueltos en 30 individuos de la especie. Se utilizaron 10 individuos por zona muestreada (México, $N = 10$; Ecuador, $N = 10$ y Perú, $N = 10$). De los 20 *loci*, 14 se resolvieron de forma adecuada (**Cuadro 2**).

En ambas etapas de estandarización, la amplificación de los microsatélites se efectuó mediante el uso de la técnica de PCR. Un volumen total de 10 μl por muestra fue obtenido y se utilizaron los siguientes reactivos: 5x amortiguador Flexi de PCR (Promega), 1 mM MgCl_2 (Thermo Scientific), 2 mM dNTPs (Thermo Scientific), 50 U *Taq* DNA polimerasa (Thermo Scientific), 0.2 μl de cada cebador (iniciador sentido e iniciador anti sentido) y 1 μl de DNA. La concentración de cada iniciador fue de 30 nmol/ μl . Cada corrida de PCR consistió en 35 ciclos y se llevó a cabo en el termociclador MyCycler-BioRad II. Se incluyeron los ciclos iniciales a 95 °C por 5 minutos y 94 °C por 40 segundos, seguido del alineamiento de los cebadores a diferentes temperaturas específicas de cada locus, de 58 °C a 60 °C, por 30 segundos (**Cuadro 2**) y, por último, dos ciclos de la extensión final a 72 °C por 40 segundos y 15 minutos, respectivamente. Posteriormente, se realizó la electroforesis de los productos amplificados en geles de agarosa y la estimación de los tamaños de los fragmentos amplificados por locus se realizó manualmente comparando los fragmentos amplificados con marcadores genéticos estándares (GeneRuler Express y GeneRuler 100 bp ladder, Thermo Scientific).

Posteriormente, cada uno de los 14 *loci* microsatélites se etiquetó con un solo fluorocromo (5'HEX, hexaclorofluoresceína; 5'FAM, fluoresceína o 5'TAMRA, tetrametilrodamina), haciendo uso de los servicios de Macrogen, Inc. (Seúl, Corea del Sur). Cada fluorocromo representa un color de fluorescencia distinto: 5'HEX (verde), 5'FAM (azul) y

5'TAMRA (negro). Una vez etiquetados los 14 microsatélites, se procedió a seleccionar los *loci* más polimórficos, los cuales fueron nueve y presentaron un motivo de repetición de tipo trinucleótido (**Cuadro 2, loci resaltados en negritas**).

Los nueve *loci* microsatélites que fueron seleccionados para el presente estudio se amplificaron vía PCR en el termociclador BioRad T100 para las 278 muestras. Cada corrida de PCR consistió en 35 ciclos y un volumen total de 10 µl fue obtenido por reacción, utilizando los siguientes reactivos: 5 µl Ruby Taq Máster¹ (2x) (Jena Bioscience), 0.2 µl de cada cebador y 1 µl de DNA. Las electroforesis de los productos amplificados de los nueve *loci* se realizaron en geles de agarosa (**Figura 3**).

Los nueve *loci* amplificados se colocaron en placas de 96 pozos para el secado de las muestras a temperatura ambiente por 46 horas mediante el uso de una bomba de vacío. Se utilizó un total de seis placas para cargar 278 reacciones por cada locus. En las placas uno, dos y cinco se incorporaron cinco *loci*: *Omi1038*, *Omi11849*, *Omi397*, *Omi577* y *Omi11488*. En las placas tres, cuatro y seis se agregaron los cuatro *loci* restantes: *Omi15890*, *Omi35222*, *Omi12160* y *Omi19574*. Los nueve *loci* se organizaron de esta forma en las placas respecto al tamaño observado y al fluorocromo con el que fue etiquetado cada locus (**Cuadro 2**).

¹ La polimerasa Ruby Taq Máster Mix contiene los reactivos siguientes: Taq DNA polimerasa, nucleótidos (dATP, dCTP, dGTP, dTTP), KCl, (NH₄)₂SO₄, MgCl₂ y colorante rojo.

Cuadro 1. Descripción de los sitios de muestro en el Pacífico oriental. *Se incluyeron los dos individuos de Colombia en la región de Ecuador por el bajo número de individuos muestreados ($N = 2$). N (número de individuos muestreados).

Provincia biogeográfica	Zona	Localidad	Clave	N	Coordenadas geográficas	Año de colecta	
Pacífico panámico	Pacífico mexicano, México	Bahía Kino, Sonora	BK	6	28° 48' 41.11" N; 111° 57' 2.36" W	2011	
		Isla Alcatraz, Sonora	SAI	3	28° 48' 56.94" N; 111° 58' 1.02" W	2010	
		San Carlos, Sonora	SSC	5	27° 58' 12" N; 111° 07' 12" W	2011	
		Bahía Magdalena, Baja California Sur	BM	2	24° 43' 18.08" N; 112° 5' 44.39" W	2011	
		Playa Platanitos, Nayarit	NAY	8	21° 22' 1.30" N; 105° 14' 26.60" W	2010	
		Bahía de Banderas, Jalisco	J	8	20° 36' 0.07" N; 105° 15' 0.04" W	2010	
		El Viejo, Colima	COL	3	19° 3' 27.62" N; 104° 19' 12.56" W	2010	
		Caleta de Campos, Michoacán	M	3	18° 4' 27.96" N; 102° 46' 7.06" W	2010	
		Acapulco, Guerrero	A	5	16° 47' 32.23" N; 99° 51' 45.97" W	2019	
		Estacahuite, Oaxaca	OAX	11	15° 40' 3.61" N; 96° 28' 50.25" W	2012	
	N total (México)			54			
	Pacífico ecuatoriano, Ecuador	Isla Malpelo (Colombia)*	IM	2	4° 0' 16.52" N; 81° 34' 57.09" W	2014	
		Galera	GA	2	0° 49' 21.68" N, 80° 2' 34.64" W	2014	
		Estero de Plátano, Manabí	EP	40	0° 46' 55.48" N, 80° 5' 35.23" W	2014	
		Liguiqui	LI	27	1° 1' 18.71" S, 80° 53' 15.63" W	2014	
		Salinas	E	10	2° 12' 41.50" S, 80° 56' 38.41" W	2013	
		Santa Rosa	SR	13	3° 15' 32.51" S, 80° 6' 25.52" W	2014	
		Anconcito	AN	6	2° 19' 3.19" S; 80° 54' 0.71" W	2014	
	N total (Ecuador)			100			
$N = 154$							
Pacífico peruano	Pacífico peruano, Perú	Punta Sal, Mancora Norte	PS	10	3° 58' 37.60" S, 80° 59' 1.70" W	2014	
		Mancora	MA	5	4° 6' 15.25" S, 81° 4' 0.75" W	2014	
		Los Órganos	LO	13	4° 10' 22.25" S, 81° 8' 4.15" W	2014	
		Cabo Blanco	CB	7	4° 14' 34.70" S, 81° 14' 17.86" W	2014	
		Lobitos	LOB	3	4° 26' 45.48" S, 81° 17' 3.96" W	2014	
		Talara	TA	10	4° 34' 6.61" S, 81° 16' 58.05" W	2014	
		Yacila	YA	11	5° 7' 34.35" S, 81° 10' 14.09" W	2014	
		Bahía Sechura, Parachique	BS	14	5° 37' 59.79" S, 80° 54' 32.58" W	2014	
		Parachique, La Bocana	PAR	13	5° 45' 38.24" S, 80° 52' 39.57" W	2014	
		Isla Lobos de Afuera	IA	38	6° 56' 51.14" S, 80° 42' 34.56" W	2014	
N total (Perú)			124				
$N = 124$							
N global (3 zonas)		278					

Cuadro 2. Descripción de 14 *loci* microsatélites aislados en *Octopus mimus*.

No.	Locus	Secuencia del primer 5' – 3'	Motivo de repetición	Tamaño esperado (pb)	Tamaño observado (pb)	Condiciones de PCR por locus	Fluorocromo
1	<u>Omi1038</u>	F: TCAAATCGTCCAACCCATGC R: CAGCATTCTCAGCATGTCCG	(ATC) ₈	319	300 – 320	Tm 58 °C, DNAt*	5'FAM
2	<u>Omi577</u>	F: GGTGGTCATGGAAGTGCAAG R: TGCTCGTGATGTTGTTGCC	(AAT) ₁₂	285	200 – 280	Tm 58 °C, DNAt (1:150)*	5'HEX
3	<u>Omi35222</u>	F: ACACGATAAAGAGCAACAGCG R: TGTGGTGGTCTACTGAGGC	(ACT) ₁₁	235	200 – 250	Tm 59 °C, DNAt*	5'HEX
4	<u>Omi11488</u>	F: TGACGCTGAGAAAGACAAACAC R: TGGTGTTTCATGATGACGACG	(ATC) ₁₃	139	100 – 130	Tm 59 °C, DNAt*	5'TAMRA
5	<u>Omi11849</u>	F: ACGCTCTGAGTTCAAATTCTGC R: GCCCAGTGTGCTAACGATTC	(AAT) ₈	208	180 – 200	Tm 60 °C, DNAt*	5'FAM
6	<u>Omi15890</u>	F: ATCGACTCATCTCCACTCCC R: GCCCAGCGTGCTAATGATTC	(AAT) ₁₀	118	110 – 120	Tm 60 °C, DNAt*	5'HEX
7	<u>Omi12160</u>	F: TCTGGGTGAGACTTGGATCC R: TAGGATGTGTGCAGTGCCC	(AAT) ₁₈	130	150 – 200	Tm 59 °C, DNAt*	5'FAM
8	<u>Omi19574</u>	F: GTCAAACCGTCCAACCCATG R: CAAGAAGCCACGAGAGCAAG	(ATC) ₁₆	201	150 – 200	Tm 60 °C, DNAt (1:10)*	5'TAMRA
9	<u>Omi397</u>	F: CCAGATGTAGCTACTCTCAGGG R: CATGGCCGAGTCAAATAGG	(ATC) ₈	407	320 – 400	Tm 60 °C, DNAt*	5'HEX
10	<i>Omi17028</i>	F: TGTTTGGTGGCAGTCGTTTC R: GCTAACGATTCTGCCAGCTC	(AAT) ₂₂	195	150 – 200	MgCl ₂ (2 mM), Tm 58 °C, DNAt*	5'HEX
11	<i>Omi20969</i>	F: AGAGTTACGCCTGCACCTAC R: CTGGCTTGCGGAAGAGTTAC	(ACAT) ₁₅	134	100 – 150	Tm 60 °C, DNAt, DMSO*	5'FAM
12	<i>Omi10660</i>	F: GCCCATTGTGCTCATAG R: GCTAGCATGGAAAGCAGACG	(ATC) ₉	231	200 – 300	Tm 60 °C, DNAt (1:500)*	5'HEX
13	<i>Omi3227</i>	F: GTGAGAAACAGCATGGTGGG R: CCAGCTGTAGAAACCATGCC	(ATC) ₁₁	410	350 – 420	MgCl ₂ (2 mM), Tm 60 °C, DNAt (1:150), BSA*	5'FAM
14	<i>Omi5903</i>	F: CAATCTGCTCCTTTCTGCC R: TCGTCTCGAGCAATTCTTACC	(AAC) ₉	444	450 – 480	Tm 60 °C, DNAt (1:500)*	5'FAM

Omi: *Octopus mimus*. Motivo de repetición de tipo trinucleótido para 13 *loci* y un solo tetranucleótido (*Omi20969*). Fluorocromos: 5'FAM (fluoresceína), 5'TAMRA (tetrametilrodamina), 5'HEX (hexaclorofluoresceína). Tm: temperatura de alineamiento de los cebadores en °C. Concentración del DNA total (DNAt) de 100 ng/μl. Se realizaron diluciones del DNA total (1:10, 1:150 y 1:500). Coadyuvantes utilizados: BSA (seroalbúmina bovina) y DMSO al 50% (dimetilsulfóxido). *Concentración de MgCl₂ de 1 mM. Tamaño esperado: tamaño estándar de cada locus de 118 a 444 pares de base (pb). Tamaño observado: fragmentos amplificados observados en los geles de agarosa con tamaños de banda de 100 a 480 pb. En negritas se señalan los nueve *loci* que se tomaron en cuenta para llevar a cabo la genotipificación haciendo uso de los servicios de MacroGen, Inc. En negritas y con subrayado se muestran los seis *loci* que fueron informativos para los análisis estadísticos.

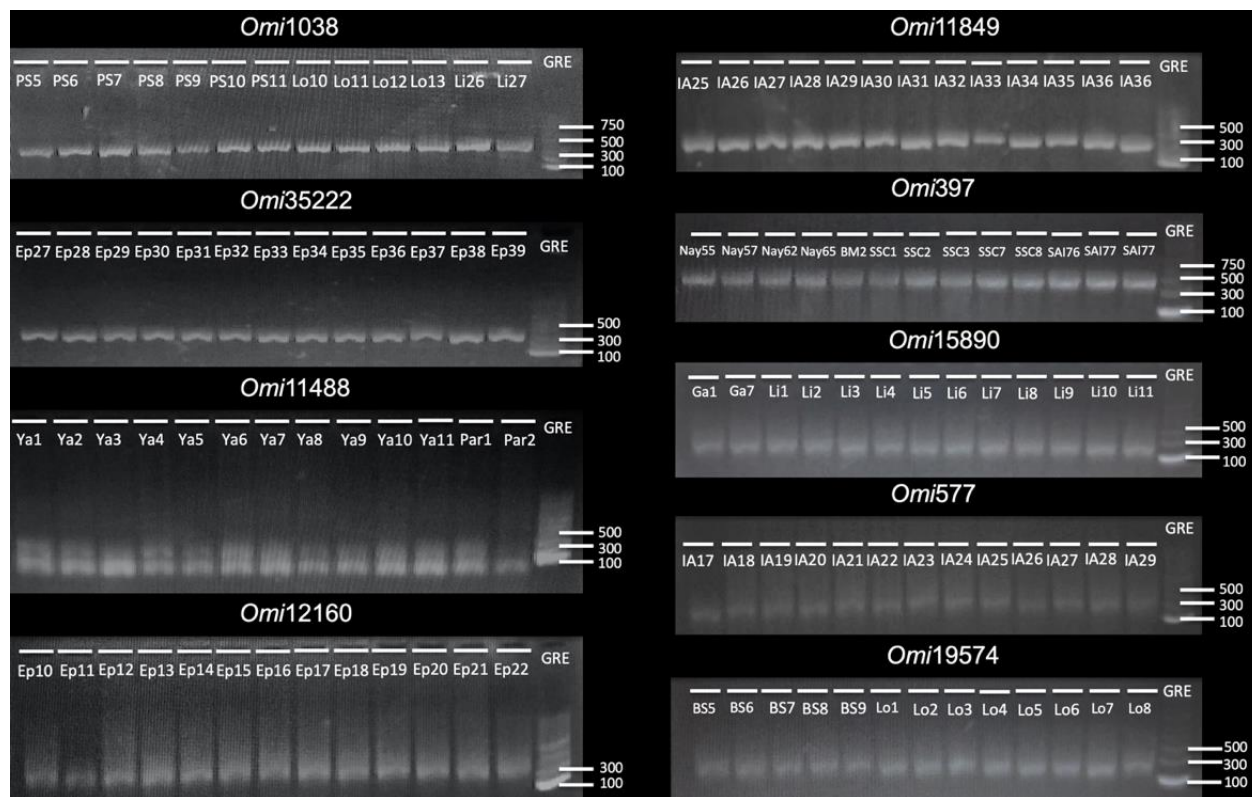


Figura 3. Ejemplos de las electroforesis en geles de agarosa de los productos amplificados para los nueve *loci* microsatélites seleccionados. Se muestran 13 individuos de *O. mimus* por locus (ver clave de la localidad en el Cuadro 1). Se observan fragmentos con tamaños de banda de 100 a 450 pares de base (pb). El marcador genético estándar utilizado fue GRE (Gene Ruler Express).

8.4 Genotipificación y lectura de fragmentos alélicos

Un total de 2,502 productos amplificados fueron genotipificados mediante el proceso de electroforesis capilar haciendo uso de los servicios de MacroGen, Inc. Las lecturas de los fragmentos alélicos, la visualización de los picos alélicos y la determinación de las tallas alélicas se realizaron en el programa Peak Scanner 1.0 (Applied Biosystems) y estos resultados se corroboraron en el programa STRand 2.2.30 (Toonen and Hughes, 2001). El programa STRand permitió detectar los picos alélicos que no se resolvieron previamente en Peak Scanner.

8.5 Análisis de microsatélites y estimación de las frecuencias alélicas

Se utilizaron los programas Micro-Checker 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.*, 2004) y Genepop on the Web (Raymond y Rousset, 1995) para identificar posibles errores en la asignación de genotipos y la presencia de alelos nulos por locus. Las frecuencias alélicas se generaron a través del programa Arlequin 3.5.2.2 (Excoffier y Lischer, 2010) y se visualizaron en gráficos circulares por localidad y por locus. El desequilibrio de ligamiento para cada par de *loci* se determinó con la finalidad de asegurar la distribución independiente de los alelos en una o varias poblaciones mediante la relación estadística de la función log-likelihood. Este análisis se realizó para las 27 poblaciones en el programa Arlequin 3.5.2.2.

8.6 Niveles o enfoques de resolución de los resultados estadísticos

Con la finalidad de probar la hipótesis alternativa planteada, los análisis estadísticos de estructura, divergencia y diversidad genética y demografía poblacional se llevaron a cabo bajo tres niveles o enfoques de resolución: 1) con la conformación de los dos grupos filogenéticos previamente detectados por Pliego-Cárdenas *et al.* (2020), los cuales fueron el Pacífico panámico (México y Ecuador) y el Pacífico peruano (Perú); 2) con la organización de las poblaciones en tres grupos (Pacífico mexicano, PM; Pacífico ecuatoriano, PE; y Pacífico peruano, PP); y 3) a nivel general, en donde las 27 localidades se conforman como un único grupo o población, considerada una revisión exhaustiva.

Los individuos de *O. mimus* se organizaron conforme a estos tres enfoques con el objetivo de investigar niveles significativos de estructura y divergencia genética.

8.7 Estructura genética poblacional y divergencia genética

Los análisis para la identificación del número de poblaciones genéticas en el Pacífico oriental y la asignación de los individuos en las poblaciones generadas se evaluaron a través del programa Structure 2.3 (Pritchard *et al.*, 2000). Este programa implementa un método de agrupamiento basado en un modelo Bayesiano para inferir la asociación de las poblaciones a partir de la correlación de las frecuencias alélicas (Pritchard *et al.*, 2000). Los parámetros implementados fueron el modelo ancestral de mezcla, K simulaciones independientes, considerando que va de $K = 1$ (suponiendo una población panmíctica) a $K = 27$ (el número de localidades geográficas con posibilidad de representar 27 poblaciones) y 10 réplicas por cada K , así como 100,000 repeticiones del método de Monte Carlo basados en las cadenas de Markov (MCMC, por sus siglas en inglés). El estadístico ΔK (Evanno *et al.*, 2005) se graficó a través de Structure Harvester 0.6.94 (Earl y von Holdt, 2012) para identificar y seleccionar el grupo que indicó el valor más alto de la probabilidad de K .

Se realizó un análisis de varianza molecular (AMOVA, por sus siglas en inglés) con la finalidad de estimar la diferenciación genética poblacional y realizar múltiples comparaciones en los diferentes niveles de estructura genética (entre grupos, entre poblaciones dentro de grupos, entre individuos dentro de poblaciones y dentro de individuos), esto con base en las frecuencias alélicas. El AMOVA se realizó bajo un total de 16,000 permutaciones en el programa Arlequin 3.5.2.2. Los valores de $P < 0.05$ se consideraron significativos. Además, con la finalidad de investigar posibles diferencias respecto al contenido alélico entre *loci* (valores de F_{ST}), se generó una matriz de distancias euclidianas con base en las frecuencias alélicas.

La estimación de la divergencia genética entre poblaciones se llevó a cabo con base en las

distancias de coancestría (Reynolds *et al.*, 1983) y las distancias genéticas de Slatkin (Slatkin, 1995) usando las F_{ST} pareadas y la varianza de las frecuencias alélicas (Weir y Cockerman, 1984) en Arlequin 3.5.2.2. La significancia de las distancias genéticas se evaluó al intercambiar a los individuos entre las poblaciones (Raymond y Rousset, 1995). Los parámetros que se tomaron en cuenta fueron 10,000 permutaciones y el nivel de significancia igual a 0.05. Si los valores de P son menores al nivel de significancia entre dos poblaciones, se considera que son significativamente diferentes.

8.8 Diversidad genética y equilibrio de Hardy-Weinberg

El polimorfismo de los microsatélites se analizó a través del número de alelos por locus (N_a), la heterocigosidad observada (H_o), la heterocigosidad esperada (H_E) y el coeficiente de endogamia (F_{IS}) (Wright, 1951) en el programa Arlequin 3.5.2.2. El coeficiente F_{IS} representa la desviación promedio de las proporciones genotípicas de un locus de las poblaciones respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE). Un valor de F_{IS} tendiente a ser negativo representa un exceso de heterocigotos (Kirby, 1975). El exceso de heterocigosidad se presenta cuando la H_o es mayor que la H_E y puede deberse a la reducción del tamaño efectivo poblacional (Pudovkin *et al.*, 1996).

Las desviaciones al equilibrio de HWE se analizaron mediante las probabilidades del HWE y los valores de F_{IS} por locus para cada población en Arlequin 3.5.2.2 con 1,000,000 pasos del método MCMC. El objetivo de este análisis fue estimar la deficiencia de la heterocigosidad debido a la presencia de alelos nulos y evaluar la hipótesis de que los genotipos observados son el producto de la unión gamética al azar. El análisis del HWE se corroboró en Genepop on the Web bajo los parámetros del método MCMC con 10,000 demorizaciones y 10,000 iteraciones para cada locus.

La significancia estadística del déficit o exceso de heterocigosidad se evaluó a través de la prueba exacta de Fisher con base en el método de MCMC. Las posibles causas de las desviaciones del equilibrio de *HWE* se analizaron en Micro-Checker 2.2.3.

8.9 Análisis demográfico poblacional

El análisis de la demografía histórica se evaluó a partir de dos métodos diferentes.

El primer método consistió en estimar la demografía poblacional a partir del índice de Garza-Williamson (*GWI*), el cual se determinó en Arlequin 3.5.2.2. Este índice permite conocer si una población ha presentado una reducción en su tamaño efectivo (cuello de botella) y utiliza la distribución de las frecuencias alélicas. Una población es sensible a los cuellos de botella cuando se tiene un número reducido de alelos. Por lo tanto, los valores de este estadístico son menores en aquellas poblaciones que estuvieron previamente bajo la influencia de cuellos de botella (Garza y Williamson, 2001; Excoffier y Lischer, 2010).

El segundo método se basó en la detección de cuellos de botella recientes en las poblaciones de *O. mimus* y en la resolución del análisis de expansiones y contracciones demográficas poblacionales. Este análisis se llevó a cabo en el programa Bottleneck 1.2.02 (Cornuet y Luikart, 1996) bajo el modelo mutacional de dos fases (TPM, por sus siglas en inglés) y el modelo mutacional por pasos (SMM, por sus siglas en inglés) con 10,000 iteraciones. La prueba de Wilcoxon fue estimada para detectar diferencias significativas entre los niveles de heterocigosidad de las poblaciones tomando en cuenta las frecuencias alélicas. Esta prueba no paramétrica permite obtener una señal alta para detectar cuellos de botella y es utilizada cuando se tienen pocos *loci* polimórficos (aproximadamente cuatro *loci*). Los resultados se graficaron en el programa RStudio.

Cabe mencionar que el programa Bottleneck no requiere de información sobre los tamaños poblacionales históricos o niveles pasados de variación genética, ni resultados sobre el exceso de heterocigosidad en las poblaciones ocasionado por la pérdida de alelos raros durante los eventos de cuello de botella (Cornuet y Luikart, 1996).

8.10 Filogeografía

Las relaciones filogeográficas de *O. mimus* se dilucidaron a partir de los resultados obtenidos de las distancias genéticas, la diferenciación genética poblacional y el análisis demográfico.

Con la finalidad de representar las relaciones entre las poblaciones de *O. mimus* y medir las similitudes entre ellas, se generó un dendrograma basado en las distancias genéticas de coancestría de Reynolds utilizando el método de agrupamiento jerárquico aglomerativo simple (UPGMA, por sus siglas en inglés) (Sokal y Michener, 1958) y el coeficiente de correlación de Pearson en el programa DendroUPGMA (García-Vallve *et al.*, 1999). El coeficiente de coancestría es utilizado como un estimador de las distancias genéticas en términos donde la divergencia entre poblaciones que presentan un ancestro común es generada debido principalmente a la deriva génica (Reynolds *et al.*, 1983).

La prueba de Mantel (Mantel, 1967) se realizó en Arlequin 3.5.2.2 con el objetivo de correlacionar la matriz de las distancias genéticas de los valores de F_{ST} y las distancias geográficas en kilómetros (Km). Estas últimas calculadas a través del programa Google Earth Pro 7.3 al trazar una línea recta con base en las coordenadas geográficas entre dos localidades. La estimación de las distancias geográficas se realizó en pares para las 27 localidades.

9. RESULTADOS

9.1 Genotipificación y lectura de fragmentos alélicos

La genotipificación de nueve *loci* microsatélites en un total de 278 ejemplares de *O. mimus* fue realizada. De los cuales y a partir de la visualización y determinación de los tamaños alélicos por individuo, siete *loci* (*Omi1038*, *Omi15890*, *Omi35222*, *Omi577*, *Omi397*, *Omi11849* y *Omi11488*) mostraron picos alélicos con buena resolución y una baja cantidad de artefactos. Estos *loci* se resolvieron adecuadamente en Peak Scanner y los resultados fueron validados en STRand (ver **Anexo 1**).

Los *loci* *Omi12160* y *Omi19574* no se resolvieron de manera adecuada y se optó por descartar ambos *loci* en los análisis siguientes para prevenir la obtención de datos estadísticos sesgados. El locus *Omi12160* mostró picos alélicos múltiples con baja resolución (nula nitidez en la forma de los picos alélicos) y una alta cantidad de ruido en los electroferogramas (picos ‘*stutter*’) para más del 80% de los individuos.

En el locus *Omi19574* se detectó una interferencia en todos los individuos posiblemente generada por el colorante rojo que contiene la polimerasa Ruby Taq Máster (2x). Esta polimerasa fue utilizada como reactivo durante la amplificación vía PCR para todos los individuos y *loci*. El láser que se utiliza en la electroforesis capilar para inducir la fluorescencia de los fluorocromos y así detectar el DNA, posiblemente ocasionó la excitación del colorante rojo con el fluoróforo 5'TAMRA del locus *Omi19574* y esto pudo haber ocasionado interferencia con el locus *Omi35222*, el cual se organizó en la misma placa y, además, presentó un tamaño observado similar (alrededor de 200 pb) al del locus *Omi19574*. El locus *Omi35222* se etiquetó con un fluoróforo

distinto (5'HEX) y este locus sí presentó una resolución adecuada para todos los individuos. Sin embargo, se cree que la fluorescencia del locus *Omi35222* se traslapó con la del locus *Omi19574*.

Una segunda causa sobre la nula resolución por el traslape de la fluorescencia de otros canales en el locus *Omi19574*, es la posibilidad de haber utilizado una alta cantidad de producto de PCR en los capilares. Los picos que se derivan de esto son llamados picos 'pull-up' y se generan precisamente por el traslape de la emisión espectral de los fluoróforos. Los picos 'pull-up' aparecen en la misma posición del electroferograma en todos los canales de fluorescencia. Con el fin de evitar los picos 'pull-up' se recomienda disminuir la cantidad de producto cargado en los capilares, reducir el tiempo de inyección y/o diluir el producto de PCR antes de cargarlo en los capilares (Schraml y Lion, 2003).

De los siete *loci* resueltos, el locus *Omi397* resultó monomórfico para los 278 individuos, por lo que no fue considerado en los análisis genéticos posteriores. Un gran número de individuos no se resolvieron para el locus *Omi11488* ($N = 160$). Sin embargo, fue tomado en cuenta para los análisis posteriores, ya que los picos alélicos mostraron nitidez.

Con base en los resultados obtenidos de la genotipificación y lectura de los microsatélites, los análisis genéticos restantes fueron realizados con seis *loci* microsatélites (*Omi1038*, *Omi15890*, *Omi35222*, *Omi577*, *Omi11849* y *Omi11488*) (**Cuadro 2, loci en subrayado**).

9.2 Análisis de microsatélites y estimación de las frecuencias alélicas

La presencia de alelos nulos se detectó en todos los *loci* a excepción del locus *Omi11849*. El locus *Omi1038* presentó alelos nulos únicamente en la población de San Carlos en el Pacífico mexicano. Los *loci* *Omi15890*, *Omi35222* y *Omi11488* mostraron alelos nulos para las tres zonas geográficas

(Pacífico mexicano, ecuatoriano y peruano). El locus *Omi577* presentó alelos nulos en México y Ecuador (**Cuadro 3**). El programa Micro-Checker no detectó errores en la asignación de genotipos.

Cuadro 3. Resumen de las frecuencias de los alelos nulos por localidad para los seis *loci* resueltos. Los guiones representan valores no disponibles debido al bajo número de individuos muestreados. Los valores iguales a cero representan frecuencias nulas de alelos nulos. Las claves por localidad se muestran en el Cuadro 1.

Provincia Biogeográfica	Zona Geográfica	Localidad	<i>Loci</i>					
			<i>Omi1038</i>	<i>Omi15890</i>	<i>Omi35222</i>	<i>Omi577</i>	<i>Omi11488</i>	<i>Omi11849</i>
Pacífico panámico	Pacífico mexicano	A	0.000	–	0.105	0.000	–	–
		BK	0.000	0.038	0.000	0.000	0.000	0.000
		BM	0.000	0.000	0.000	–	0.000	0.000
		COL	0.000	0.111	0.000	0.577	–	–
		J	0.000	0.000	0.000	0.125	–	–
		M	0.000	0.000	0.000	0.450	–	0.000
		NAY	0.000	0.157	0.173	0.409	0	–
		OAX	0.000	0.047	0.034	0.623	0	0.000
		SAI	0.000	0.176	0.000	–	–	–
	SSC	0.200	0.107	0.000	0.450	0.176	–	
	Pacífico ecuatoriano	IM	0.000	0.000	0.333	–	–	–
		EP	0.000	0.012	0.078	0.000	0.182	0.000
		GA	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
		LI	0.000	0.000	0.118	0.000	0.000	0.000
E		0.000	0.118	0.212	0.000	0.421	0.000	
SR		0.000	0.175	0.106	0.000	0.220	0.000	
Pacífico peruano	Pacífico peruano	AN	0.000	0.021	0.000	0.000	0.141	0.000
		IA	0.000	0.011	0.119	0.336	0.283	0.000
		PS	0.000	0.000	0.043	0.447	0.123	0.000
		BS	0.000	0.000	0.067	0.507	0.023	0.000
		LOB	0.000	0.000	0.000	0.577	0.000	–
		LO	0.000	0.137	0.052	0.452	0.389	0.000
		MA	0.000	0.000	0.000	0.253	0.000	–
		CB	0.000	0.000	0.000	0.780	0.119	–
		YA	0.000	0.000	0.030	0.302	0.173	0.000
PAR	0.000	0.000	0.253	0.000	0.077	0.000		
TA	0.000	0.000	0.053	0.000	0.172	0.000		

Las frecuencias alélicas de los seis *loci* se presentaron en gráficos circulares y se ordenaron en mapas geográficos. Cada gráfico circular representa una localidad (**Figura 4**). No se mostraron diferencias en las frecuencias alélicas de los grupos de México, Ecuador y Perú para los *loci*: *Omi1038*, *Omi15890*, *Omi577*, *Omi11488* y *Omi11849*. El locus *Omi35222* fue el que más variantes alélicas presentó (24 alelos diferentes) para todas las localidades estudiadas, en

comparación con los *loci* restantes (**Anexo 2**).

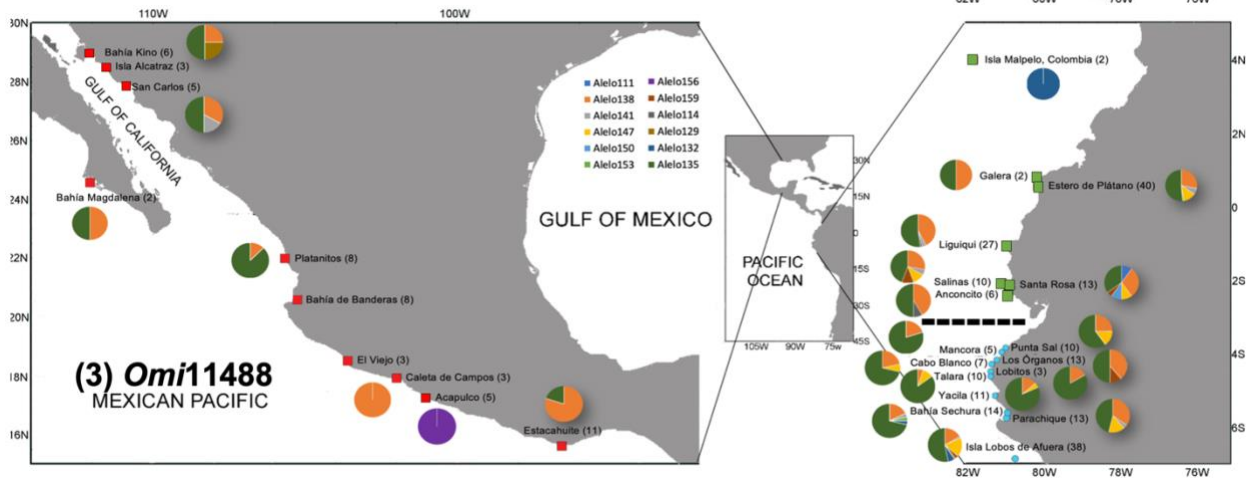
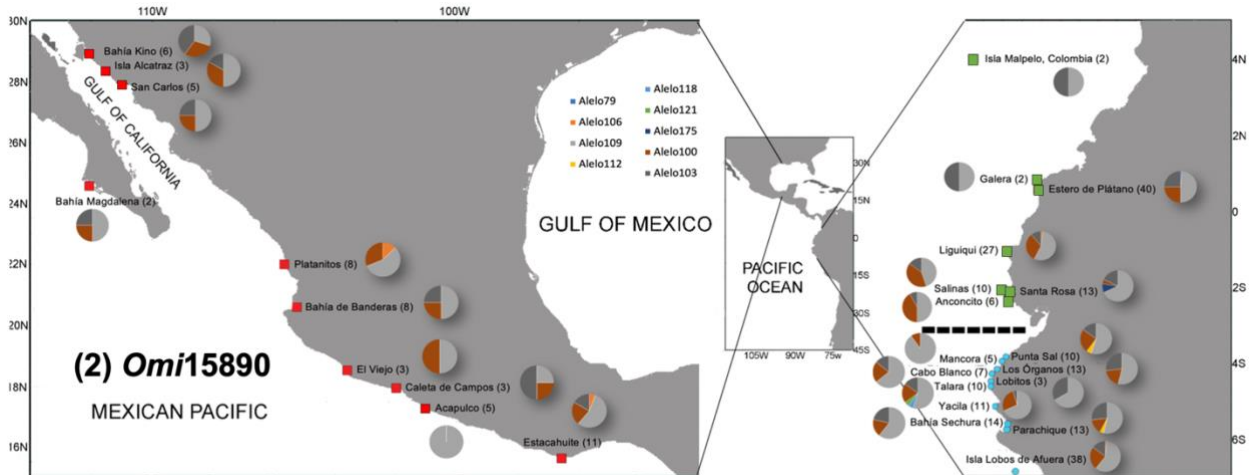
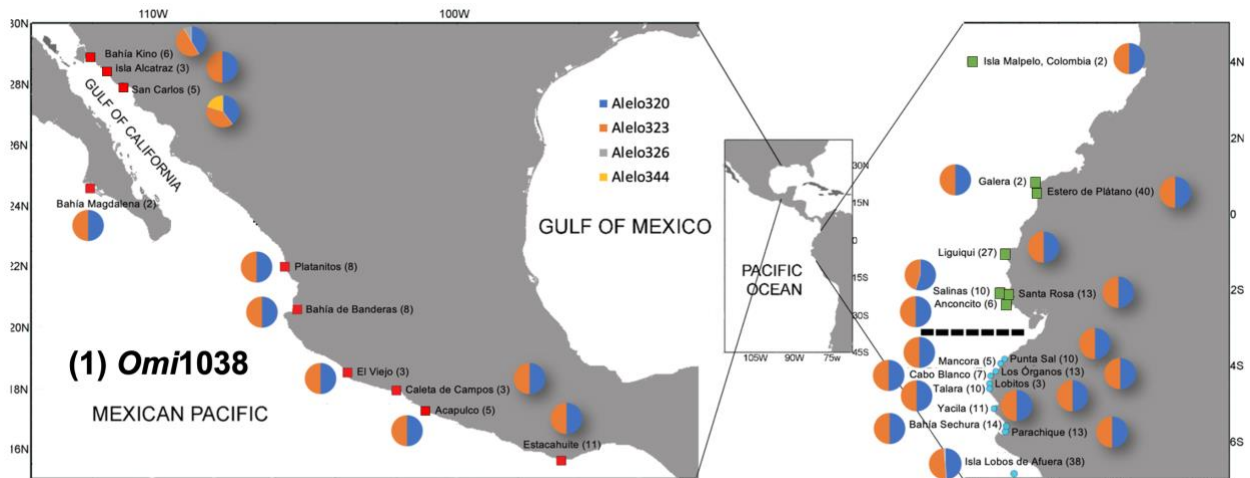
Con base en las frecuencias alélicas, se estimó un total de 15 alelos (A) únicos y 20 alelos raros (**Figura 4, Anexo 2**). El locus *Omi1038* obtuvo un alelo único y un alelo raro, el locus *Omi15890* presentó cuatro alelos únicos y dos alelos raros, el locus *Omi11488* mostró tres alelos únicos y siete alelos raros, el locus *Omi11849* presentó cuatro alelos únicos y dos alelos raros, el locus *Omi35222* presentó tres alelos únicos y ocho alelos raros y el locus *Omi577* no presentó ni alelos raros ni alelos únicos.

En cuanto al desequilibrio de ligamiento, los valores significativos ($P < 0.05$) para la prueba de ligamiento se obtuvieron para ocho pares de *loci* que se presentaron en diferentes localidades de las tres zonas geográficas muestreadas (**Anexo 3**).

9.3 Estructura genética poblacional y divergencia genética

Es importante mencionar que no se realizó el análisis de agrupamiento de los individuos bajo el nivel de resolución de los dos grupos biogeográficos del Pacífico oriental (Pacífico panámico y Pacífico peruano), debido a que se requiere un número mínimo de tres grupos para llevar a cabo el análisis.

Para el nivel de resolución de las tres zonas geográficas del Pacífico oriental (Pacífico mexicano, ecuatoriano y peruano) y con la finalidad de determinar el número de poblaciones de *O. mimus*, se definieron dos grupos con base en el gráfico de barras generado en Structure (**Figura 5**) y tomando la probabilidad máxima de $K = 2$ como valor modelo de ΔK . En el clúster 1 (color rojo) se agruparon a los individuos principalmente de México y Ecuador y en el clúster 2 (color verde), se asignaron individuos de Perú y Ecuador.



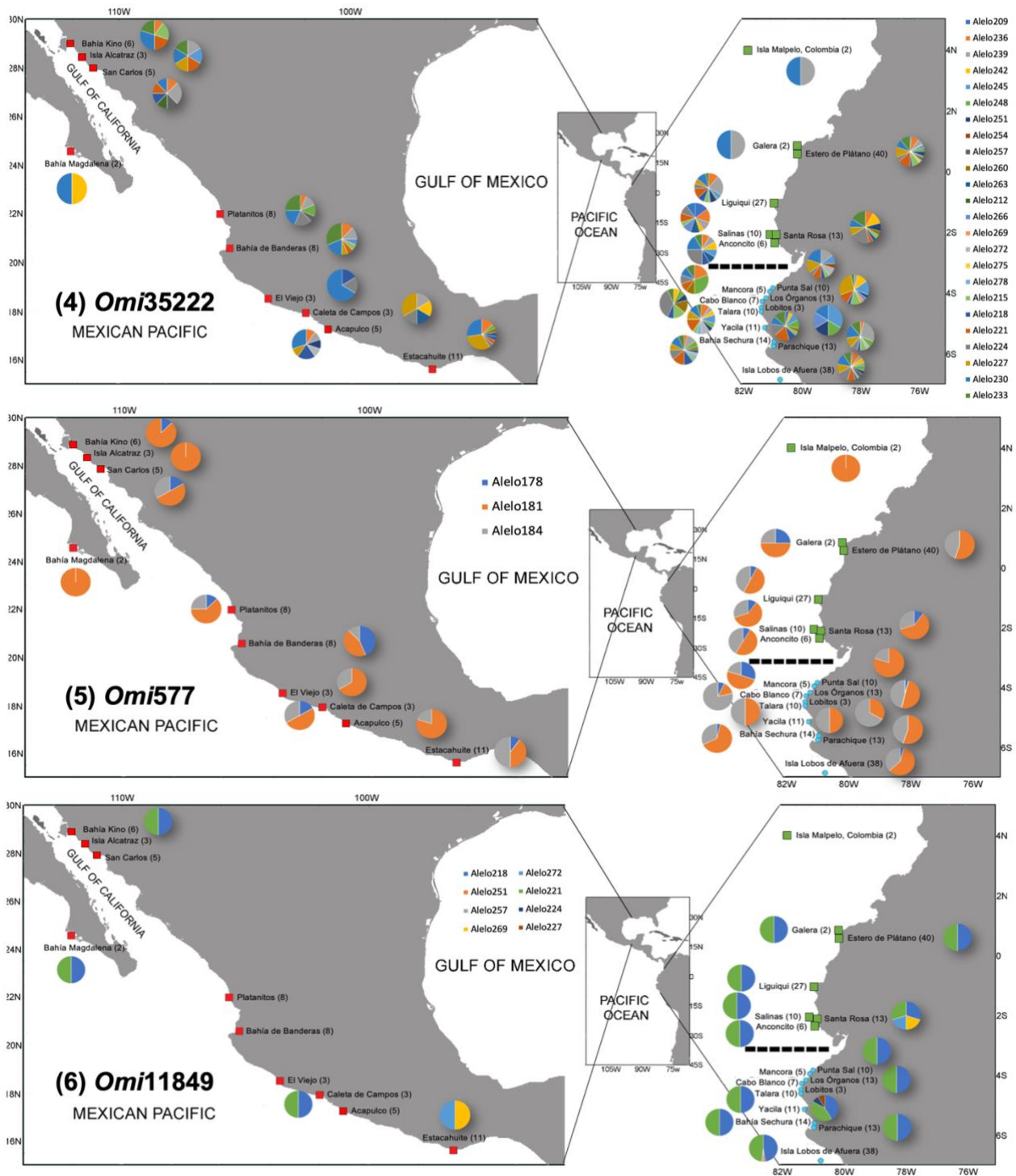


Figura 4. Frecuencias alélicas de seis *loci* aislados en *Octopus mimus* pertenecientes a 27 localidades del Pacífico oriental: (1) *Omi1038*, (2) *Omi15890* y (3) *Omi11488*, (4) *Omi35222*, (5) *Omi577* y (6) *Omi11849*. Los diferentes alelos por locus están representados por colores y se muestran en cada gráfico circular dependiendo de su frecuencia.

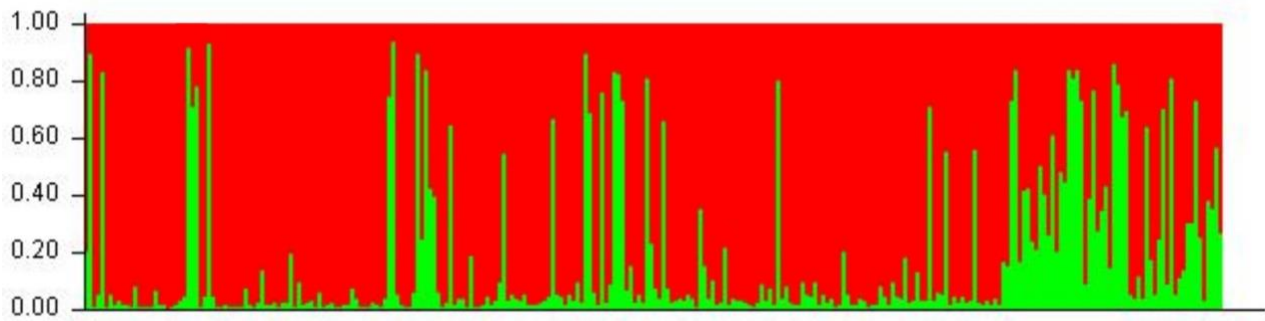


Figura 5. Agrupamiento de los individuos de *O. mimus* en poblaciones simuladas basado en un modelo Bayesiano y generado por el programa Structure. Se utilizó el valor de $K = 2$ como el modelo probabilístico óptimo de agrupamiento. Cada barra/línea vertical representa un individuo y cada color muestra la composición genética asignada a un clúster genético diferente.

Para el nivel de resolución de las 27 localidades de *O. mimus* consideradas como poblaciones distintas, el número óptimo de clústeres identificados mediante el estadístico de probabilidad ΔK fue igual a cuatro ($\Delta K = 4$). El pico más alto de los valores de ΔK representa el clúster $K = 4$ (**Figura 6**).

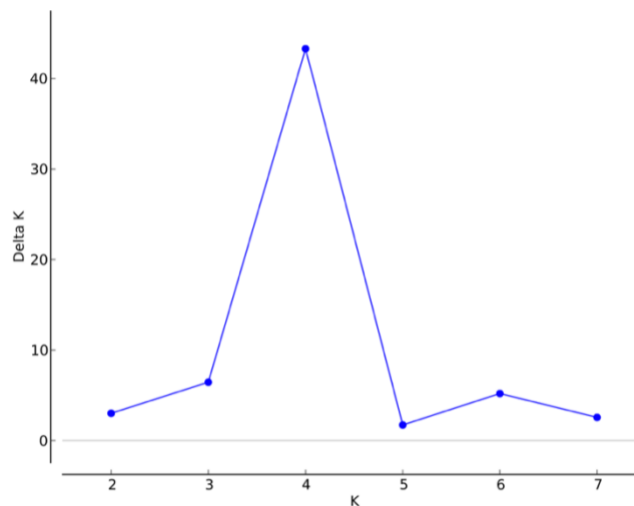


Figura 6. Estadístico ΔK resuelto en Structure Harvester para estimar la probabilidad máxima del número de poblaciones (K) con base en el método de Evanno para seis *loci* microsatélites de *O. mimus* en la región del Pacífico oriental. En el eje x se muestra el número de clústeres (1–7) y en el eje y , los valores de ΔK .

El gráfico de barras para agrupar a los individuos de *O. mimus* se generó bajo el modelo óptimo de ΔK con un número de cuatro clústeres ($K = 4$), el cual se estimó en Structure Harvester. En este análisis se obtuvo un patrón homogéneo en las poblaciones genéticas, ya que la composición genética fue similar para todos los individuos. En este caso no se consideraría que *O. mimus* sea una especie que presenta una diferenciación genética poblacional marcada entre los individuos (Figura 7).

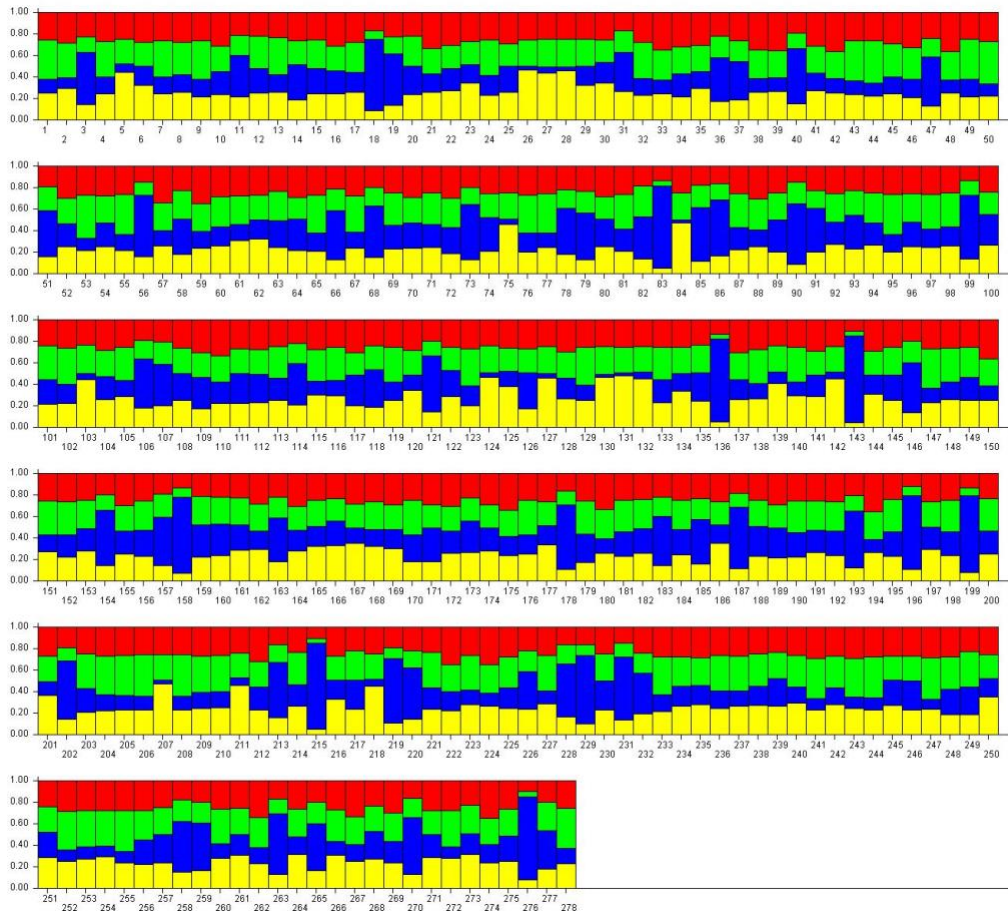


Figura 7. Agrupamiento de los individuos de *O. mimus* en poblaciones simuladas (sin diferenciar) basado en un modelo Bayesiano y generado por el programa Structure. Se utilizó el valor de $K = 4$ como el modelo probabilístico óptimo de agrupamiento respecto a Structure Harvester. Cada barra/línea vertical representa un individuo y cada color muestra la composición genética asignada a un clúster genético diferente. De la barra 1–54 son individuos pertenecientes a México, del 55–154 de Ecuador y del 155–278 de Perú.

El análisis de varianza molecular (AMOVA) para el primer nivel de resolución donde fueron analizados dos grupos biogeográficos (Pacífico panámico y Pacífico peruano), arrojó un valor positivo bajo para el índice de fijación $F_{CT} = 0.008$ y significativo ($P < 0.05$). Los valores de los índices de fijación restantes fueron negativos ($F_{SC} = -0.021$, $F_{IT} = -0.203$ y $F_{IS} = -0.188$) y no significativos ($P > 0.05$). El mayor porcentaje de variación poblacional se observó *dentro de individuos* (120.29 %) y *entre grupos* (0.83 %) (**Cuadro 4**). El AMOVA por locus indicó una baja diferenciación genética, aunque para la mayoría de los *loci*, esta fue no significativa a excepción del locus *Omi11488* ($P = 0.002$). Ninguno de los *loci* mostró valores significativos de endogamia (**Anexo 4**).

Cuadro 4. Resumen del análisis de varianza molecular (AMOVA) de seis *loci* aislados de *Octopus mimus*. Los individuos se conformaron en dos grupos biogeográficos propuestos por Pliego-Cárdenas *et al.* (2020), Pacífico panámico y Pacífico peruano. *Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{SC} (índice de fijación entre poblaciones dentro de grupos), F_{CT} (índice de fijación entre grupos) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total).

Tipo de variación	% de variación	Índices de fijación
Entre grupos	0.830	$F_{CT} = 0.008^*$
Entre poblaciones dentro de grupos	-2.090	$F_{SC} = -0.021$
Entre individuos dentro de poblaciones	-19.030	$F_{IT} = -0.203$
Dentro de individuos	120.290	$F_{IS} = -0.188$

En el segundo nivel de resolución donde se analizaron tres grupos: Pacífico mexicano, Pacífico ecuatoriano y Pacífico peruano, se resolvió una nula diferenciación genética entre las poblaciones de *O. mimus* con base en el valor negativo de $F_{CT} = -0.019$ y no significativo ($P >$

0.05). Los valores para los índices de fijación restantes ($F_{SC} = -0.004$, $F_{IT} = -0.215$ y $F_{IS} = -0.188$) resultaron negativos y no significativos (**Anexo 5**). El mayor porcentaje de variación se obtuvo *dentro de individuos* (121.49 %). La descripción del AMOVA por locus se muestra en el **Anexo 6**. No se obtuvieron los valores del AMOVA por locus para dos *loci* (*Omi11488* y *Omi11849*). Los *loci* restantes mostraron valores nulos de diferenciación genética y con una significancia estadística de $P < 0.05$ (**Anexo 6**).

Para el tercer nivel de resolución, donde se analizaron las 27 poblaciones como poblaciones distintas, la variación genética se atribuyó a la variación *dentro de individuos* (122.40%) (**Anexo 7**). Los porcentajes de los otros dos tipos de variación (*entre poblaciones* y *entre individuos dentro de poblaciones*) resultaron negativos. Los valores de los índices de fijación también fueron negativos y no significativos ($P > 0.05$) (**Anexo 7**). Por lo que no se observó un patrón de estructura genética. El AMOVA por locus arrojó valores nulos de estructura genética para la mayoría de los *loci* a excepción del locus *Omi577*, que resultó significativo ($P < 0.05$). No se mostró información sobre dos *loci* (*Omi11488* y *Omi11849*) (**Anexo 8**).

El análisis de divergencia genética se basó en la estimación de la matriz de las F_{ST} pareadas. En el primer nivel de resolución, entre el grupo del Pacífico panámico y Pacífico peruano, se obtuvo un valor positivo bajo pero significativo ($F_{ST} = 0.005$, $P = 0.003$). Valores iguales a 0.005 fueron obtenidos para la matriz de coancestría (Reynolds *et al.*, 1983) y para la matriz de Slatkin (Slatkin, 1995). En el segundo nivel de resolución, los valores pareados de F_{ST} indican una baja diferenciación genética ($F_{ST} = 0.003$), aunque significativa ($P = 0.019$) entre el grupo de Ecuador y Perú. No se observó una diferenciación genética entre el grupo de México y Ecuador ($F_{ST} = -0.066$, $P = 1.000$), ni entre México y Perú ($F_{ST} = -0.036$, $P = 1.000$) (**Anexo 9**). Los valores de las

matrices de Reynolds y de Slatkin comprobaron los resultados obtenidos de los valores de F_{ST} , ya que los valores entre las tres matrices fueron similares (**Anexo 10**). Los valores pareados de F_{ST} para el análisis del tercer nivel de resolución (**Anexo 11**) fueron homogéneos y en su mayoría negativos y no significativos. Para algunas localidades fueron obtenidos valores positivos iguales o menores a 0.100, los cuales se tradujeron en una baja diferenciación. Sin embargo, la mayoría de los valores fueron no significativos (**Anexo 11**). Las matrices de Reynolds (**Anexo 12**) y de Slatkin (**Anexo 13**) resolvieron valores similares con relación a la matriz de los valores de F_{ST} .

9.4 Diversidad genética y equilibrio de Hardy-Weinberg

De acuerdo con la estimación de la diversidad genética no se mostraron diferencias entre los valores de los tres niveles de resolución.

En el primer nivel de resolución se obtuvo un promedio de $N_a = 8.667$ respecto al número de alelos para el grupo del Pacífico panámico y un valor similar para el Pacífico peruano ($N_a = 8.500$). No obstante, el locus *Omi35222* presentó el mayor número de alelos para ambos grupos ($N_a = 23$, Pacífico panámico y $N_a = 24$, Pacífico peruano). Los valores de heterocigosidad observada ($H_o = 0.423-1.000$, Pacífico panámico; $H_o = 0.296-1.000$, Pacífico peruano) fueron altos al compararlos con los valores de la heterocigosidad esperada ($H_e = 0.512-0.919$, Pacífico panámico; $H_e = 0.506-0.934$, Pacífico peruano). Los valores promedio de heterocigosidad observada y esperada para el Pacífico panámico y peruano, fueron $H_o = 0.736$, $H_e = 0.634$ y $H_o = 0.693$, $H_e = 0.603$, respectivamente. El locus *Omi11488* fue el que mostró la heterocigosidad observada más baja en ambos grupos. Los niveles de endogamia resultaron negativos para la mayoría de los *loci* en ambos grupos del Pacífico (**Cuadro 5**).

Cuadro 5. Estimadores de diversidad genética de seis *loci* para dos grupos, Pacífico panámico y peruano (1er nivel de resolución). Abreviaciones: N (número de individuos), N_a (número de alelos), H_o (heterocigosidad observada), H_e (heterocigosidad esperada), GWI (índice de Garza-Williamson), F_{IS} (coeficiente de endogamia). Significancia estadística ($P < 0.05$) para el HWE se muestra en cursivas.

Provincia	Clave	Zonas geográficas	N	Locus	N_a	H_o	H_e	P (HWE)	GWI	FIS
Pacífico panámico	Ppan	México y Ecuador	154	<i>Omi 1038</i>	4	0.987	0.512	<i>0.000</i>	0.444	-0.934
				<i>Omi 15890</i>	6	0.578	0.626	<i>0.000</i>	0.182	0.078
				<i>Omi 35222</i>	23	0.722	0.919	<i>0.000</i>	0.885	0.215
				<i>Omi 577</i>	3	0.708	0.550	<i>0.000</i>	1.000	-0.289
				<i>Omi 11488</i>	12	0.423	0.645	<i>0.000</i>	0.706	0.345
				<i>Omi 11849</i>	4	1.000	0.552	<i>0.000</i>	0.211	-0.824
				Promedio	8.667	0.736	0.634	0.000	0.571	-0.235
Pacífico peruano	Pper	Perú	124	<i>Omi 1038</i>	3	1.000	0.506	<i>0.000</i>	1.000	-0.984
				<i>Omi 15890</i>	7	0.585	0.568	<i>0.002</i>	0.875	-0.031
				<i>Omi 35222</i>	24	0.726	0.934	<i>0.000</i>	0.857	0.224
				<i>Omi 577</i>	3	0.548	0.528	<i>0.036</i>	1.000	-0.040
				<i>Omi 11488</i>	8	0.296	0.547	<i>0.000</i>	0.727	0.460
				<i>Omi 11849</i>	6	1.000	0.538	<i>0.000</i>	0.429	-0.872
				Promedio	8.500	0.693	0.603	0.006	0.815	-0.207
Promedio total					8.583	0.714	0.619	0.003	0.693	-0.221

En el segundo nivel de resolución, el promedio del número de alelos para el Pacífico mexicano fue de $N_a = 6.667$, en comparación con el Pacífico ecuatoriano ($N_a = 8.000$) y el Pacífico peruano ($N_a = 8.500$). Los valores promedio obtenidos sobre la heterocigosidad observada y esperada para el Pacífico mexicano, ecuatoriano y peruano fueron $H_o = 0.675$, $H_e = 0.664$, $H_o = 0.768$, $H_e = 0.630$ y $H_o = 0.693$, $H_e = 0.603$, respectivamente. Los valores promedio de la heterocigosidad observada ($H_o = 0.712$) respecto a la heterocigosidad esperada ($H_e = 0.632$) para los tres grupos (México, Ecuador y Perú) fue alta. Los valores promedio de F_{IS} para México, Ecuador y Perú fueron negativos ($F_{IS} = -0.041$, $F_{IS} = -0.314$ y $F_{IS} = -0.207$, respectivamente). El valor promedio general de F_{IS} para las tres zonas geográficas fue igual a -0.187 (**Anexo 14**).

En el tercer nivel de resolución, se detectaron niveles homogéneos para las 27 poblaciones

y para los 6 *loci* analizados. Un total de 60 alelos fueron observados; el locus *Omi35222* obtuvo el mayor número de alelos ($N_a = 24$). El promedio del número de alelos (N_a) para los seis *loci* mostró un rango de valores uniformemente bajos ($N_a = 2.0$, localidad de Bahía Magdalena, México; $N_a = 6.5$, localidad de Isla Lobos de Afuera, Perú). El rango de los valores promedio de la heterocigosidad observada ($H_o = 0.111-1.000$) fueron altos respecto a los valores de la heterocigosidad esperada ($H_e = 0.200-0.750$) para las 27 localidades. El rango de valores del coeficiente de endogamia (F_{IS}) estuvieron entre $F_{IS} = -1.000$ a $F_{IS} = 1.000$ (**Anexo 15**).

Las desviaciones en el *HWE* con base en el método de Fisher se observaron para la mayoría de los *loci* (*Omi1038*, *Omi35222*, *Omi577*, *Omi11488* y *Omi11849*) a excepción del locus *Omi15890*. Sin embargo, y con base en la probabilidad del *HWE*, todos los *loci* a excepción del locus *Omi35222* estuvieron fuera del equilibrio (**Cuadro 6**). Las desviaciones en el *HWE* por zona geográfica y localidad se presentan en los **Anexo 14** y **15**. El análisis con Micro-Checker indicó que los alelos nulos fueron la causa principal y más probable de las desviaciones en el equilibrio de *HWE* de los *loci* microsatélites.

Cuadro 6. Desviaciones en el equilibrio de Hardy-Weinberg (*HWE*) de seis *loci* aislados en *O. mimus*. Se presentan los valores estimados de χ^2 y P obtenidos de la prueba de Fisher (Genepop on the web), y los valores de probabilidad determinados en el programa Arlequin. Significancia estadística ($P < 0.05$) se muestra en cursivas.

Locus	Método de Fisher		HWE
	χ^2	$P(\chi^2)$	P
<i>Omi1038</i>	> 251.498	< 2.9×10^{-27}	<i>0.000</i>
<i>Omi15890</i>	42.535	0.696	<i>0.010</i>
<i>Omi35222</i>	148.564	<i>9.11×10^{-4}</i>	0.114
<i>Omi577</i>	>170.227	< 3.74×10^{-16}	<i>0.012</i>
<i>Omi11488</i>	>140.592	< 2.72×10^{-14}	<i>0.014</i>
<i>Omi11849</i>	>126.312	< 7.19×10^{-16}	<i>0.027</i>

9.5 Análisis demográfico poblacional

La estimación de índice de Garza-Williamson (*GWI*) para el primer nivel de resolución arrojó los valores promedio para el Pacífico panámico de $GWI = 0.571$ y para el Pacífico peruano de $GWI = 0.815$. Con relación al promedio general de ambos grupos biogeográficos, el valor fue de $GWI = 0.693$ (**Cuadro 5**). En el segundo enfoque de resolución, al agrupar los individuos en tres grupos, se obtuvo un valor promedio del $GWI = 0.677$ para el Pacífico mexicano, $GWI = 0.644$ para el Pacífico ecuatoriano y $GWI = 0.815$ para el Pacífico peruano. El valor promedio general para las tres zonas geográficas fue de $GWI = 0.712$ (**Anexo 14**). En el tercer nivel de resolución respecto a las 27 localidades de *O. mimus*, se obtuvo un rango de valores promedio, el mínimo fue de $GWI = 0.567$ para la localidad de Santa Rosa, Ecuador y el valor máximo de $GWI = 0.927$ para la localidad de Estacahuite, México. Los valores promedio fueron homogéneos para las 27 localidades (**Anexo 15**). Los resultados obtenidos bajo los tres niveles de resolución indicaron que las poblaciones de *O. mimus* no han sido sometidas por cuellos de botella recientes, ya que, de acuerdo con los promedios registrados, se mantuvieron entre los valores mayores a $GWI = 0.500$ y cercanos al $GWI = 1.000$.

El segundo análisis demográfico llevado a cabo en el programa Bottleneck para el primer nivel de resolución de los dos grupos genéticos, arrojó valores no significativos, indicando una estabilidad demográfica (**Cuadro 7**). Los seis *loci* se ajustaron a ambos modelos mutacionales, el modelo de dos fases (TPM) y el modelo por pasos (SMM). Los valores obtenidos a través de la prueba de Wilcoxon y la prueba de signos bajo el modelo mutacional TPM no mostraron un exceso significativo de heterocigotos para ambos grupos ($P > 0.05$), confirmando la ausencia de cuellos de botella recientes para las poblaciones de *O. mimus*. En cuanto al modelo mutacional SMM, el

valor de probabilidad en la prueba de signos para el grupo del Pacífico panámico mostró un exceso de heterocigotos y para el grupo del Pacífico peruano, el valor no fue significativo. La prueba de Wilcoxon bajo el mismo modelo indicó la ausencia del exceso de heterocigosidad para ambos grupos, puesto que los valores no fueron significativos.

Cuadro 7. Estimadores de la demografía poblacional para el primer nivel de resolución bajo dos modelos mutacionales, el modelo de dos fases (TPM) y el modelo por pasos (SMM). En ambos modelos se estimaron las probabilidades de las pruebas de signos y de Wilcoxon para ambos grupos genéticos de *O. mimus*.

Provincia	Modelo de dos fases (TPM)			Modelo por pasos (SMM)		
	Prueba de signos		Prueba de Wilcoxon (exceso de <i>He</i>)	Prueba de signos		Prueba de Wilcoxon (exceso de <i>He</i>)
	No. Esperado de <i>loci</i> con exceso de heterocigosidad	<i>P</i>	<i>P</i>	No. Esperado de <i>loci</i> con exceso de heterocigosidad	<i>P</i>	<i>P</i>
Pacífico panámico	3.47	0.200	0.219	3.56	0.044	0.961
Pacífico peruano	3.45	0.506	0.578	3.57	0.186	0.945

Las gráficas de modo de cambio (‘mode shift’) mostraron una distribución en forma de ‘L’ para ambos grupos con base en las frecuencias alélicas (**Figura 8**). Esto dio soporte a la evidencia de una ausencia de cuellos de botella recientes.

El segundo nivel de resolución arrojó valores no significativos ($P > 0.05$) para las pruebas de signos y de Wilcoxon en ambos modelos mutacionales (TPM y SMM). No se obtuvo un exceso de heterocigotos para ninguna de las dos pruebas ni modelos mutacionales analizados, indicando la ausencia de cuellos de botella recientes para las poblaciones de *O. mimus* (**Cuadro 8**).

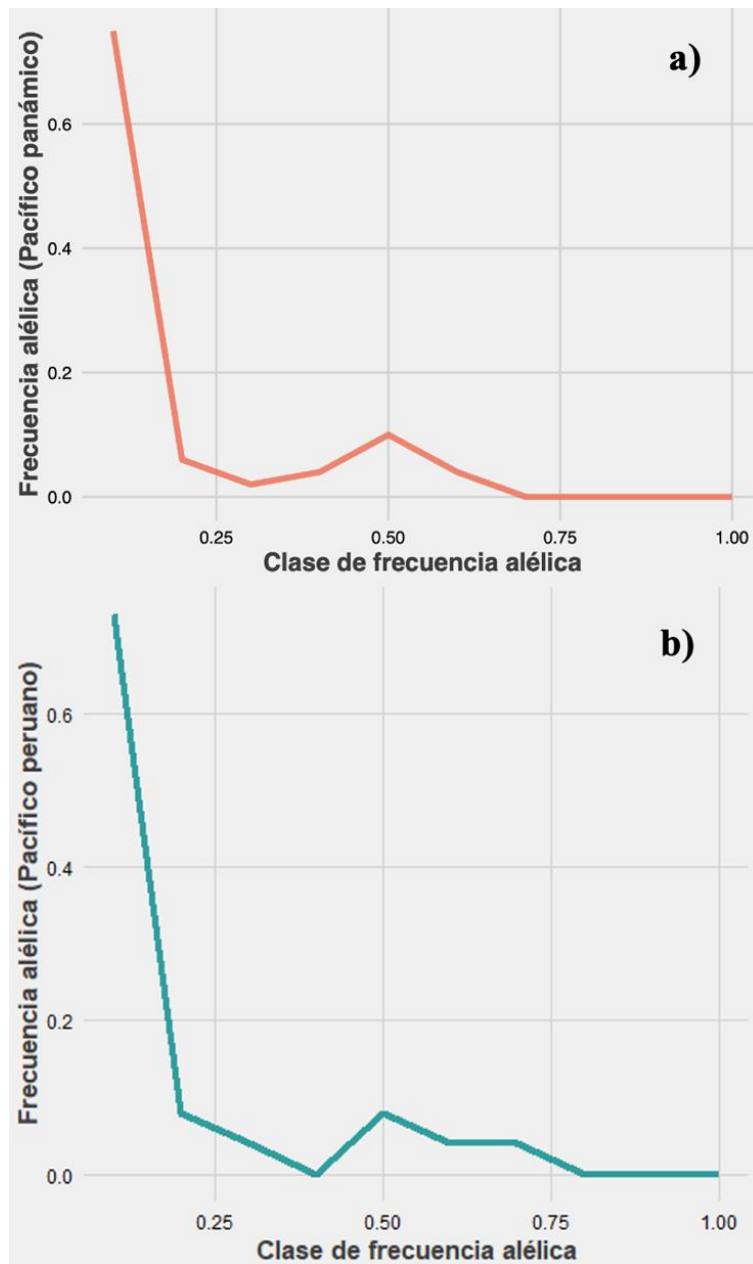


Figura 8. Distribución de las frecuencias alélicas en forma de L ('L-shaped') para el grupo del Pacífico panámico (a), y Pacífico peruano (b) confirmando la ausencia de cuellos de botella recientes. En el eje x se observa la clase de frecuencia alélica y en el eje y, la frecuencia alélica.

Cuadro 8. Estimadores de la demografía poblacional para el segundo nivel de resolución bajo dos modelos mutacionales, el modelo de dos fases (TPM) y el modelo por pasos (SMM). En ambos modelos se estimaron las probabilidades de las pruebas de signos y de Wilcoxon para los tres grupos de *O. mimus*.

Zona geográfica	Modelo de dos fases (TPM)			Modelo por pasos (SMM)		
	Prueba de signos		Prueba de Wilcoxon (exceso de <i>He</i>)	Prueba de signos		Prueba de Wilcoxon (exceso de <i>He</i>)
	No. Esperado de loci con exceso de heterocigosidad	<i>P</i>	<i>P</i>	No. Esperado de loci con exceso de heterocigosidad	<i>P</i>	<i>P</i>
México	3.51	0.514	0.344	3.44	0.215	0.781
Ecuador	3.31	0.443	0.219	3.41	0.225	0.719
Perú	3.45	0.507	0.781	3.59	0.182	0.961

La distribución en forma de ‘L’ de los valores de las frecuencias alélicas se visualizó en gráficos de modo de cambio para cada uno de los tres grupos analizados (**Anexo 16**). La forma de la distribución confirmó la ausencia de cuellos de botella recientes para las poblaciones de *O. mimus*.

Los datos registrados en ambos métodos para determinar la demografía histórica poblacional de *O. mimus*, tanto la estimación del índice de Garza-Williamson como los cuellos de botella, fueron concordantes y permitieron la resolución de la ausencia del exceso de heterocigosidad de las poblaciones de *O. mimus*. Además, se comprobó que en tiempos recientes las poblaciones de esta especie no han sido influenciadas por eventos de cuellos de botella recientes.

9.6 Filogeografía

El dendrograma UPGMA generado con base en las distancias de coancestría (**Figura 9**) reveló la conformación de dos grupos principales. El primero agrupó localidades principalmente de México y Ecuador (Pacífico panámico) y únicamente cuatro localidades de Perú (Pacífico peruano),

mientras que en el segundo clado se agrupó la mayoría de las localidades pertenecientes al Pacífico peruano y solo una del Pacífico panámico. Asimismo, se conformaron dos localidades completamente separadas de los dos clados principales, una del Pacífico panámico (OAX) y otra del Pacífico peruano (CB), sugiriendo que ambas localidades son diferentes respecto a las que se agruparon en los clados 1 y 2.

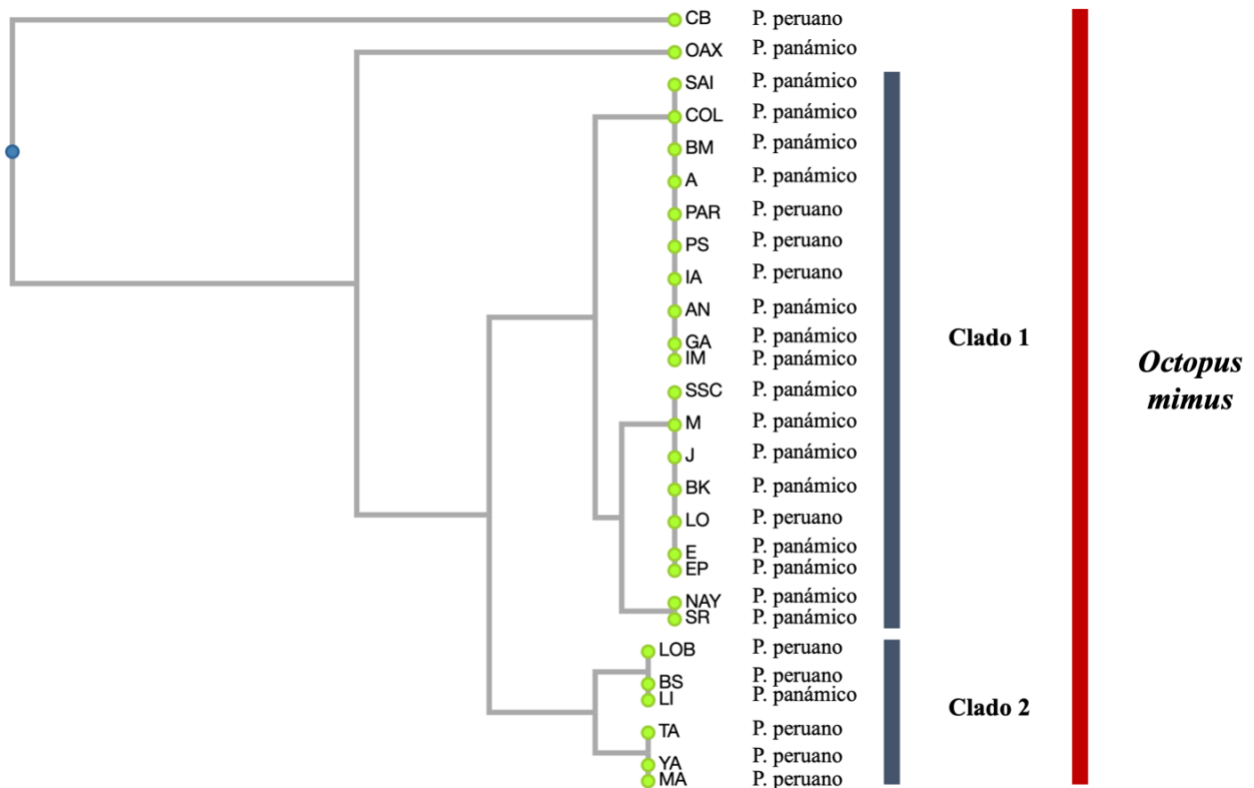


Figura 9. Dendrograma UPGMA basado en las distancias de coancestría (Reynolds *et al.*, 1983) para 27 localidades de *O. mimus* procedentes del Pacífico oriental. Se presenta el grupo biogeográfico al que pertenece cada localidad, Pacífico panámico (P. panámico) y Pacífico peruano (P. peruano). Las claves de las localidades se muestran en el Cuadro 1.

Finalmente, la prueba de Mantel mostró una señal nula sobre la detección de aislamiento por distancia ($R^2 = -0.356$, $P = 0.999$) entre los valores de la matriz de distancias genéticas de coancestría (**Anexo 11**) y la matriz de distancias geográficas (**Anexo 17**), sugiriendo que el patrón

de diferenciación genética analizado entre las poblaciones de *O. mimus* no está relacionado con su origen geográfico.

10. DISCUSIÓN

Los niveles positivos y significativos que fueron identificados para el análisis de estructura genética en el primer nivel de resolución ($F_{CT} = 0.008$, $P < 0.05$), indicaron una baja diferenciación genética entre las localidades de *O. mimus* y la presencia de dos grupos. El primero se conformó en su mayoría por individuos de México y Ecuador (Pacífico panámico) y el segundo grupo, principalmente por organismos de Perú (Pacífico peruano). Igualmente, ambos grupos genéticos fueron confirmados por el análisis bayesiano de agrupación de individuos y por el análisis UPGMA. Con base en esto, se soporta la conformación de los dos grupos biogeográficos de *O. mimus* en el Pacífico oriental detectados previamente por Pliego-Cárdenas *et al.* (2020).

Los resultados obtenidos fueron concordantes con el límite biogeográfico detectado previamente por Pliego-Cárdenas *et al.* (2020), el cual corresponde a la frontera entre las provincias biogeográficas Panámica y Peruana. Esta frontera funciona como barrera para el flujo genético de algunas poblaciones y especies (Keigwin, 1982; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020).

La formación de los dos grupos genéticos de *O. mimus*, el del sur y del norte del Pacífico oriental puede deberse a:

- 1) La zona de transición del Pacífico oriental que se localiza entre las provincias biogeográficas Panámica y Peruana, ya que es una zona de mezcla que funciona como un límite biogeográfico en la dispersión de las especies (Flores *et al.*, 2013). En esta zona convergen distintas corrientes marinas provenientes tanto del norte del Pacífico como del sur. Las aguas oceánicas cálidas-templadas que fluyen en las corrientes ecuatoriales de América Central y convergen con las aguas frías del Sistema de corrientes de Humboldt provenientes del Pacífico suroriental pueden

generar diferentes gradientes de temperatura y salinidad, y ocasionar cambios repentinos en el flujo genético de los organismos marinos (Jacobs *et al.*, 2004; Haye *et al.*, 2014). Además, estos procesos oceanográficos cambian de acuerdo con las temporadas anuales (Flores *et al.*, 2013).

La zona de transición del Pacífico oriental es dinámica debido también a la presencia de otros eventos oceanográficos como la incidencia del fenómeno ENSO, el cual genera cambios oceanográficos significativos y afecta la distribución de *O. mimus*, ya que, al haber un incremento en la temperatura del agua, se reduce su periodo embrionario. Por lo tanto, se anticipa la etapa reproductora de la especie (Defeo y Castilla, 1998; Warnke, 1999; Alejo-Plata *et al.*, 2009; Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020). El fenómeno ENSO puede durar desde unos cuantos meses hasta más de un año y cuando surge este evento, se traslapa con el periodo de desove de *O. mimus*, el cual puede presentarse en todas las temporadas del año, aunque la actividad reproductiva mayor se genera durante el verano en el Pacífico suroriental y durante el invierno y primavera en el Pacífico central (Alejo-Plata *et al.*, 2009; López-Uriarte y Ríos-Jara, 2009; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2011).

2) La historia de vida de *O. mimus* se caracteriza por presentar una alta fecundidad (105,000–144,000 huevos) y una etapa inicial planctónica que dura aproximadamente de dos semanas a tres meses (Alejo-Plata *et al.*, 2009; Alejo-Plata y Gómez-Márquez, 2015; Domínguez-Contreras *et al.*, 2018), lo que puede propiciar una gran dispersión, un mayor flujo genético entre poblaciones y una baja estructura genética (Palumbi, 2003; Ward, 2006; Villanueva *et al.*, 2016). Posterior a la etapa planctónica de *O. mimus*, los organismos se vuelven sedentarios en la etapa adulta. Esto podría permitir comprender el patrón de estructura genética de la especie en el presente estudio, ya que el sedentarismo durante la etapa adulta en los pulpos no es inusual (Scheel y Bisson,

2012; Larson *et al.*, 2015).

Melis *et al.* (2017) consideran que las historias de vida de las especies influyen sobre la diversidad y la estructura genética, provocando diferencias en la dinámica y conectividad de poblaciones. La capacidad de dispersión de *O. mimus* depende de la duración de su etapa larval, de su modo de desarrollo pelágico planctotrófico y béntico durante su etapa adulta, así como de la influencia de algunas barreras oceanográficas del Pacífico oriental, entre las que destacan la convergencia-divergencia de las corrientes marinas y los giros oceánicos (Teske *et al.*, 2011; Haye *et al.*, 2014). Estos procesos pueden incrementar o reducir el potencial de dispersión (Rocha *et al.*, 2005). Por ejemplo, las poblaciones separadas geográficamente pueden conectarse entre sí a través del flujo de agua de las corrientes marinas y los giros oceánicos retienen a los organismos, evitando su dispersión (Mitarai *et al.*, 2009).

3) Otras razones que pueden modificar la estructura genética en *O. mimus* son el comportamiento filopátrico de algunos individuos o su adaptación a ciertas condiciones oceanográficas y el desove en distintos meses del año (Alejo-Plata *et al.*, 2009; Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017; Segovia *et al.*, 2017).

Los estudios que se han enfocado en la resolución de la estructura genética de *O. mimus* con marcadores mitocondriales (Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017; Dueñas-Romero *et al.*, 2020; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020) han mostrado niveles bajos y moderados de diferenciación genética o incluso, carecer de esta ($F_{ST} = 0.118$ y $F_{ST} = 0.127$, $P < 0.05$; $F_{ST} = 0.019$, $P = 0.08$; $F_{ST} = 0.16$, $P < 0.05$, respectivamente). Estos valores son similares a los detectados en el presente estudio con microsatélites. Por el contrario, con marcadores nucleares, Domínguez-Contreras *et al.* (2018) analizaron la estructura genética de tres especies que se distribuyen en el noroeste del Pacífico

mexicano (*O. bimaculoides*, *O. bimaculatus* y *O. hubbsorum*) a partir de siete *loci* microsatélites desarrollados para *O. bimaculatus*. Los autores reportaron niveles altos de estructura genética para *O. bimaculoides* ($F_{ST} = 0.19$, $P = 0.000$) y *O. bimaculatus* ($F_{ST} = 0.19$, $P = 0.000$) y moderados para *O. hubbsorum* ($F_{ST} = 0.16$, $P = 0.000$). Estos niveles de estructura genética los asociaron principalmente con las historias de vida de cada especie. Sin embargo, este estudio fue realizado únicamente para la zona del golfo de California y se utilizaron microsatélites heterólogos (Domínguez *et al.*, 2014).

Otros estudios enfocados en especies de pulpos han encontrado de moderada a alta diferenciación genética poblacional y sus valores son comparables con los obtenidos en el presente estudio. Muhammad *et al.* (2018) obtuvieron una alta estructura poblacional ($F_{ST} = 0.880$, $P < 0.05$) en *O. minor* con base en los marcadores mitocondriales rodopsina y octopina deshidrogenasa. Asimismo, Lü *et al.* (2013) indicaron una alta estructura genética ($F_{ST} = 0.912$, $P < 0.001$) en *O. variabilis*, determinado a partir de marcadores AFLPs. El patrón de estructura genética encontrado en estos estudios proporciona la evidencia de que la capacidad de dispersión de *O. minor* y *O. variabilis* se encuentra limitada. Si fuera el caso contrario, su dispersión generaría una homogeneidad poblacional.

En otras especies marinas se ha reportado tanto una alta estructura genética (*Hippocampus ingens*, Saarman *et al.*, 2010) y una baja estructura genética (*Mustelus henlei*, Chabot *et al.*, 2015; *Pampus argenteus*, Li *et al.*, 2018; *Munida*, Yan *et al.*, 2020). Estos estudios mencionan la importancia de los límites de las provincias biogeográficas, ya que existen diferentes barreras oceanográficas que influyen en la dispersión de las especies, generando distintos patrones de conectividad.

Los valores de diversidad genética resueltos para los tres niveles de resolución en *O. mimus* en el presente estudio fueron altos y homogéneos ($H_o= 0.712$, $H_e= 0.633$). En otros estudios de pulpos se han reportado valores similares de diversidad genética con microsatélites, incluyendo la especie de estudio (Cabranes *et al.*, 2007; Moreira *et al.*, 2011; Melis *et al.*, 2017; Juárez *et al.*, 2018; Domínguez-Contreras *et al.*, 2018). Por ejemplo, Domínguez-Contreras *et al.* (2018) obtuvieron valores altos de heterocigosidad para tres especies de pulpo: *O. bimaculoides* ($H_o= 0.74$, $H_e= 0.63$), *O. bimaculatus* ($H_o= 0.80$, $H_e= 0.76$) y *O. hubbsorum* ($H_o= 0.64$, $H_e= 0.64$). Sin embargo, es importante retomar que se utilizaron microsatélites heterólogos en su estudio. El uso de microsatélites heterólogos puede ocasionar una reducción en el nivel de polimorfismo de los *loci*, generar un número alto de *loci* monomórficos y ocasionar la obtención de una baja diversidad genética. Por lo que el número de alelos y la diversidad genética son mayores en las especies donde los microsatélites fueron diseñados originalmente (Primmer y Merilä, 2000). La baja resolución de *loci* heterólogos ha sido observado en algunas especies: en abejas (García-Tavares *et al.*, 2007) y ranas (Primmer y Merilä, 2000). Sin embargo, esto puede no ser el caso en el estudio de Domínguez-Contreras *et al.* (2018), ya que se observó para *O. mimus* una alta estructura y diversidad genética y un promedio del número de alelos por locus ($N_a= 7.26$) similar al del presente estudio ($N_a= 8.583$). Los *loci* heterólogos son más polimórficos y pueden amplificar de mejor forma en especies genéticamente cercanas de donde se derivaron originalmente los microsatélites (Dawson *et al.*, 2013), como es el caso entre *O. mimus* y *O. bimaculatus*.

Niveles moderados y relativamente altos de diversidad genética en *O. mimus* han sido reportados en varios estudios (Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017; Dueñas-Romero *et al.*, 2020; Pliego-Cárdenas *et al.*, 2020). Pardo-Gandarillas *et al.* (2017) indicaron un patrón de diversidad genética que decrece del sur de Perú hacia el sur de Chile, debido a las fluctuaciones demográficas en la

población de *O. mimus* que influyen en la diversidad genética de la especie, a la presión selectiva en el sistema de corrientes de Humboldt y a los cambios en las condiciones oceanográficas que ocurrieron durante la última glaciación máxima. En el presente estudio, no se observó un patrón similar, ya que los valores fueron altos y homogéneos tanto para el grupo del Pacífico panámico, como para el del Pacífico peruano. Algunos autores relacionan los valores altos de diversidad genética en microsatélites con el tamaño efectivo poblacional alto, la migración de nuevos genes por el apareamiento al azar entre varias poblaciones, la baja presión selectiva, la estrategia reproductiva poligámica que algunas especies presentan y el efecto de procesos históricos (Larson *et al.*, 2015; Juárez *et al.*, 2018). Sin embargo, se ha reportado un tamaño efectivo poblacional de bajo a moderado para *O. mimus* ($N_e = 7,350-142,000$) (Alejo-Plata *et al.*, 2009; Pardo-Gandarillas *et al.*, 2017; Domínguez-Contreras *et al.*, 2018). La diversidad genética homogénea en *O. mimus* que se obtuvo en el presente estudio, posiblemente se debe a un evento fundador y a una expansión demográfica ocasionada durante el periodo glacial del Pleistoceno.

En el caso contrario, otros estudios señalan moderada heterocigosidad ($H_o = 0.796$, $H_e = 0.823$) en *O. mimus* (Galleguillos *et al.*, 2011) y esto lo atribuyeron al efecto Wahlund, a la presencia de alelos nulos, a la endogamia y/o a la selección. Para otras especies de pulpo, por ejemplo, en *O. vulgaris*, De Luca *et al.* (2016) mediante el uso de 13 *loci* microsatélites detectaron valores bajos de heterocigosidad ($H_o = 0.187-0.731$) e indicaron un exceso de homocigosidad. El déficit de heterocigosidad puede deberse a algunas características de la biología de los pulpos, como la semelpariedad, la baja fecundidad y el comportamiento territorial, los cuales pueden ocasionar la reproducción entre relativos y generar valores altos de endogamia. Por el contrario, también se ha observado que en algunas especies de pulpo esto no sucede. Juárez *et al.* (2010) utilizaron cuatro *loci* microsatélites heterólogos (diseñados para *O. vulgaris*) en poblaciones de *O.*

maya y mostraron valores negativos de F_{IS} para algunas localidades. Esto indicó que tales localidades se encuentran dentro del HWE y presentan un exceso de heterocigotos. Los autores mencionan que los valores negativos del coeficiente de endogamia se relacionan con la posible abundancia de pulpos adultos en zonas geográficas donde la probabilidad de apareamiento entre relativos disminuye. Además, los valores no significativos de F_{IS} permiten inferir que los tamaños poblacionales son grandes y esto evita la endogamia (Juárez *et al.*, 2018).

Las desviaciones en el HWE se observaron para la mayoría de los *loci* y esto es atribuido principalmente a la presencia de alelos nulos y/o al efecto Wahlund (Johnson y Black, 1984). Sin embargo, se ha reportado que los alelos nulos son comunes en algunas especies de invertebrados marinos (Thaler *et al.*, 2014; Roterman *et al.*, 2016). En estudios de genética de poblaciones las frecuencias de los alelos nulos iguales a 0.2 son aceptadas al utilizar microsatélites (Dakin y Avise, 2004). En el presente estudio se observaron frecuencias bajas a moderadas en los alelos nulos y únicamente el locus *Omi577* exhibió frecuencias altas (> 0.2). El efecto Wahlund, por el otro lado, puede ser resultado del exceso de homocigosidad y de las estimaciones significativas de F_{IS} (Waples, 2014). No obstante, no fue el caso en el presente estudio, ya que el coeficiente de endogamia no resultó significativo para ningún locus, ni población. Además, no se obtuvieron valores significativos del exceso de homocigosidad. Las desviaciones en el HWE también pueden resultar del tamaño pequeño poblacional muestreado. En estudios poblacionales que utilizan microsatélites, alrededor de 25-30 individuos por población se consideran suficientes para la obtención de estimaciones precisas de diversidad genética y flujo genético (Hale *et al.*, 2012).

De acuerdo con los resultados obtenidos de demografía poblacional y con base en las estimaciones de la prueba de Wilcoxon, no se observó un exceso significativo de heterocigosidad

en *O. mimus* y esto fue confirmado por la ausencia de cuellos de botella recientes, la forma de distribución en ‘L’ de las frecuencias alélicas y los valores promedio del índice de Garza-Williamson detectados en ambos grupos genéticos resueltos. Por el contrario, Dueñas-Romero *et al.* (2020) sugieren con base en marcadores mitocondriales una posible expansión poblacional repentina de *O. mimus* durante el Pleistoceno y una estabilidad poblacional posterior al periodo glacial. Pardo-Gandarillas *et al.* (2017) mencionan que debido a las expansiones demográficas en *O. mimus* y a su tamaño efectivo poblacional reducido, sus poblaciones posiblemente pasaron por un evento de contracción ocasionado por la reducción de la temperatura de la superficie del mar en el Pacífico suroriental durante el periodo glacial, seguido de una expansión poblacional posterior a las glaciaciones del Pleistoceno. Otros autores han reportado eventos de expansión poblacional en algunas especies marinas en el Pacífico oriental (Saarman *et al.*, 2010; García-Rodríguez *et al.*, 2017) y esto ha sido asociado con algunos procesos oceanográficos que sucedieron durante los periodos glaciales del Pleistoceno, ya que esta época se caracteriza por cambios importantes en las surgencias y en el flujo del nivel del mar, así como cambios de la temperatura del nivel del mar (Jacobs *et al.*, 2004). Los resultados obtenidos en el presente estudio son contrastantes con los de otros autores debido posiblemente a los marcadores moleculares que fueron utilizados. Las altas tasas mutacionales de los microsatélites pueden resultar en análisis estadísticos más robustos, ya que permiten conocer la historia evolutiva de las especies que por lo general no es aparente con marcadores menos variables (Nielsen *et al.*, 2001).

Los resultados obtenidos a través de los microsatélites permitieron comprender que en *O. mimus* se presenta el flujo genético necesario que mantiene elevada su diversidad genética y que los procesos oceanográficos y la capacidad de dispersión de la especie, son factores influyentes en su estructura genética. Los resultados de diversidad genética son consistentes con la ausencia de

cuellos de botella recientes y el nulo exceso de heterocigosidad estimado. Se puede inferir que, debido a la presencia de los procesos oceanográficos, tales como las corrientes y giros oceánicos y a su relación con la capacidad de dispersión de *O. mimus*, no se observó una correlación entre las distancias genéticas y las distancias geográficas (prueba de Mantel). Sin embargo, es importante que se lleve a cabo la elaboración de un plan de manejo pesquero específico de *O. mimus* y que además se delimiten *stocks* pesqueros, tomando en consideración las observaciones del presente estudio, aunado a la información que previamente ha sido recabada por otros autores.

11. CONCLUSIONES

Es importante mencionar que los marcadores microsatélites permitieron esclarecer una parte de la historia evolutiva reciente de *O. mimus* gracias a sus altas tasas mutacionales. De acuerdo con los datos obtenidos, se aceptó la hipótesis nula y se rechazó la hipótesis alterna, ya que con relación a la estructura genética *O. mimus*, esta fue baja, aunque significativa, haciendo válido el hecho de la distribución de esta especie en la provincia Panámica y en la provincia Peruana, como previamente otros autores lo habían descrito. *O. mimus* no representa una población panmíctica a lo largo de su distribución, ya que se conforma en dos grandes grupos genéticos.

La especie presentó una alta diversidad genética homogénea en su rango de distribución, no detectándose un decrecimiento en su diversidad genética hacia el Pacífico peruano.

El índice de Garza-Williamson, la significancia estadística de la prueba de Wilcoxon y el gráfico de cambio, indicaron que *O. mimus* no ha presentado cuellos de botella recientes.

El dendrograma permitió dar soporte a la conformación de los dos grupos genéticos de *O. mimus* en el Pacífico oriental y los valores de la prueba de Mantel indicaron que el patrón de estructura genética analizado no está relacionado con su origen geográfico.

El análisis de la estructura genética de *O. mimus* con base en la implementación de microsatélites sugiere la conformación de dos unidades de manejo pesquero para la especie, uno del Pacífico panámico que agrupe organismos de México y Ecuador y el del Pacífico peruano, con individuos de Perú.

Una recomendación es aumentar el número de *loci* microsatélites para comprender de una mejor manera la variación a nivel poblacional y las diferencias que se pueden producir al obtener

los resultados. Además, es importante analizar un número similar de muestras por población para evitar la sobreestimación de los análisis genéticos.

Es necesario compilar el estudio sobre las relaciones filogeográficas de la especie en todo su rango de distribución, incluyendo ambos tipos de datos moleculares, mitocondriales y los microsatelitales, estos últimos resueltos en el presente estudio, con la finalidad de obtener una mejor comprensión de la historia evolutiva de la especie.

12. LITERATURA CITADA

- Abdul, P. M. 2014. Application of microsatellite markers in conservation genetics and fisheries management: recent advances in population structure analysis and conservation strategies. *Genetics Research International*. **2014**: 1–11.
- Alejo-Plata, M. C., Gómez-Márquez, J. L., Ramos-Carrillo, S. y Herrera-Galindo, J. E. 2009. Reproducción, dieta y pesquería del pulpo *Octopus hubbsorum* (Mollusca: Cephalopoda) en la costa de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*. **57** (1–2): 63–78.
- Alejo-Plata, M. y Gómez-Márquez, J. L. 2015. Reproductive biology of *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) from the coast of Oaxaca, Mexico. *American Malacological Bulletin*. **33**: 89–100.
- Al-Samarai, F. R. y Al-Kazaz, A. A. 2015. Molecular markers: an introduction and applications. *European Journal of Molecular Biotechnology*. **9** (3): 1–13.
- Amor, M. D., Norman, M. D., Roura, A., Leite, T. S., Gleadall, I. G., Reid, A., Perales-Raya, C., Lu, C. C., Silvey, C. J., Vidal, E. A. G., Hochberg, F. G., Zheng, X., Strugnell, J. M. 2016. Morphological assessment of the *Octopus vulgaris* species complex evaluated in light of molecular-based phylogenetic inferences. *Zoologica Scripta*. **46** (3): 275–288.
- Arkhipkin, A. I., Rodhouse, P. G. K., Pierce, G. J., Sauer, W., Sakai, M., Allcock, L. Y Zeidberg, L. D. 2015. World squid fisheries. *Reviews in Fisheries Science and Aquaculture*. **23** (2): 92–252.
- Arntz, W., Valdivia, E. y Ceballos, J. 1988. Impact of El Niño 1982-1983 on the commercially exploited invertebrates (mariscos) of peruvian shore. *Meeresforsch.* **32**: 3–22.
- Arreguín-Sánchez, F., Solís-Ramírez, M. y González de la Rosa, M. E. 2000. Population dynamics and stock assessment for *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopodidae). *Revista de Biología Tropical*. **48**: 35–43.
- Awise, J. C. 2000. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*. **36**: 3–15.
- Baird, H. P., Miller, K. J. y Stark, J. S. 2012. Genetic population structure in the Antarctic benthos: insights from the widespread amphipod, *Orchomenella franklini*. *PLoS ONE*. **7** (3): 1–10.
- Barriga-Sosa, I. D. L. A., Beckenbach, K., Hartwick, B. y Smith, M. J. 1995. The molecular phylogeny of five Eastern North Pacific *Octopus* species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **4**: 163–174.

- Barriga-Sosa, I. D. L. A., Garduño-Hernández, C. D., Prieto, S. M., Córdova-Vicenteño, L., Díaz-Larrea, J. y Del Río-Portilla, M. A. Microsatellite bioinformatic analysis of next generation sequencing data from two *Octopus* (Cephalopoda: Octopodidae) species (en prep.).
- Beheregaray, L. B. 2008. Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology*. **17**: 3754–3774.
- Berry, S. S. 1953. Preliminary diagnoses of six west American species of octopus. *Leaflet in Malacology*. **1** (19): 51–58.
- Boyle, P. R. y Rodhouse, P. G. 2004. Cephalopods: ecology and fisheries. Blackwell Science. United Kingdom. 459 p.
- Briggs, J. C. 1974. Marine zoogeography. McGraw-Hill. New York. 475 p.
- Briggs, J. C. y Bowen, B. W. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography*. **39**: 12–30.
- Briggs, J. C. y Bowen, B. W. 2013. Marine shelf habitat: biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*. **40**: 1023–1035.
- Cabranes, C., Fernández-Rueda, P. y Martínez, J. L. 2007. Genetic structure of *Octopus vulgaris* around the Iberian Peninsula and Canary Islands as indicated by microsatellite DNA variation. *ICES Journal of Marine Science*. **65** (1): 12–16.
- Cárdenas, L., Castilla, J. C. y Viard, F. 2009. A phylogeographical analysis across three biogeographical provinces of the south-eastern Pacific: The case of the marine gastropod *Concholepas concholepas*. *Journal of Biogeography*. **36**: 969–981.
- Cardoso, F., Villegas, P. y Estrella, C. 2004. Observaciones sobre la biología de *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopoda) en la costa peruana. *Revista Peruana de Biología*. **11**: 45–50.
- Casu, M., Maltagliati, F., Meloni, M., Casu, D., Binelli, G., Curini, M. y Castelli, A. 2002. Genetic structure of *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda) from the Mediterranean Sea as revealed by a microsatellite locus. *Italian Journal of Zoology*. **69**: 295–300.
- Cedillo-Robles, C. Caracterización morfológica y distribución geográfica de pulpos (Cephalopoda: Octopodidae) en México (*Sin publicar*).
- Chabot, C. L., Espinoza, M., Mascareñas-Osorio, I. y Rocha-Olivares, A. 2015. The effect of biogeographic and phylogeographic barriers on gene flow in the brown smoothhound shark, *Mustelus henlei*, in the northeastern Pacific. *Ecology and Evolution*. **5** (8): 1585–1600.

- Chaigneau, A., Domínguez, N., Eldin, G., Flores, R., Grados, C. y Echevin, V. 2013. Near-coastal circulation in the Northern Humboldt current system from shipboard ADCP data. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. **118** (10): 5252–5266.
- Chakraborty, R. 1993. Analysis of genetic structure of populations: meaning, methods, and implications. *Human Population Genetics*. New York. pp. 189–206.
- Charrier, O., Dupont, P., Pornon, A. y Escaravage, N. 2014. Microsatellite marker analysis reveals the complex phylogeographic history of *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) in the Pyrenees. *PLoS ONE*. **9** (3): e92976.
- CONAPESCA. 2017. Anuario estadístico de Acuicultura y Pesca 2017. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca, México. 300 p.
- Cornuet, J. M. y Luikart, G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*. **144**: 2001–2014.
- Cowen, R. K., Lwiza, K. M. M., Sponaugle, S., Paris, C. B. y Olson, D. B. 2000. Connectivity of marine populations: open or closed? *Science*. **287** (5454): 857–859.
- Cowen, R. K. y Sponaugle, S. 2009. Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science*. **1**: 443–466.
- Dakin, E. E. y Avise, J. C. 2004. Microsatellite null alleles in parentage analysis. *Heredity*. **93**: 504–509.
- Dawson, D. A., Ball, A. D., Spurgin, L. G., Martín-Gálvez, D., Stewart, I. R. K., Horsburgh, G. J., Potter, J., Molina-Morales, M., Bicknell, A. W. J., Preston, S. A. J., Ekblom, R., Slate, J. y Burke, T. 2013. High-utility conserved avian microsatellite markers enable parentage and population studies across a wide range of species. *BMC Genomics*. **14** (176): 1–22.
- Defeo, O. y Castilla, J. C. 1998. Harvesting and economic patterns in the artisanal *Octopus mimus* (Cephalopoda) fishery in a northern Chile cove. *Fisheries Research*. **38**: 121–130.
- De Luca, D., Catanese, G., Fiorito, G. y Procaccini, G. 2014. A new set of pure microsatellite loci in the common *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 for multiplex PCR assay and their cross-amplification in *Octopus maya* Voss & Solís Ramírez, 1966. *Conservation Genetics Resources*. **7**: 299–301.
- De Luca, D., Catanese, G., Procaccini, G. y Fiorito, G. 2016. *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797) in the Mediterranean Sea: genetic diversity and population structure. *PLOSone*. **11** (2): 1–19.
- DeWoody, J. A. y Avise, J. C. 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous

- fishes compared with other animals. *Journal of Fish Biology*. **56** (3): 461–473.
- Diario Oficial de la Federación. 2017. Carta Nacional Pesquera. Disponible en http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5525712&fecha=11/06/2018&print=true
- Díaz, R. y Rosenberg, Y. 1995. Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. **33**: 245–303.
- Díaz, J. M., Ardila, N. y Gracia, A. 2000. Calamares y pulpos del Mar Caribe Colombiano. *Biota Colombiana*. **1** (2): 195–201.
- DOF. 2014. Acuerdo por el que se da a conocer el Plan de Manejo Pesquero de pulpo (*O. maya* y *O. vulgaris*) del Golfo de México y Mar Caribe. Diario Oficial de la Federación. Disponible en http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5338727&fecha=28/03/2014
- DOF. 2016a. Norma Oficial Mexicana NOM-008-SAG/PESC-2015, para ordenar el aprovechamiento de las especies de pulpo en las aguas de jurisdicción federal del golfo de México y Mar Caribe. Diario Oficial de la Federación. Disponible en http://diariooficial.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5432972&fecha=13/04/2016
- DOF. 2016b. Acuerdo por el que se establece la veda temporal y tallas mínimas de captura para la pesca de las especies de pulpo en Bahía de los Ángeles, Baja California. Diario Oficial de la Federación. Disponible en http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5439570&fecha=01/06/2016
- Domínguez-Contreras, J. F., Munguía-Vega, A., Ceballos-Vázquez, B. P., Arellano-Martínez, M. y Culver, M. 2014. Characterization of microsatellite *loci* from two-spotted octopus *Octopus bimaculatus* Verrill, 1883 from pyrosequencing reads. *Conservation Genetics Resources*. **6** (2): 465–468.
- Domínguez-Contreras, J. F., Munguía-Vega, A., Ceballos-Vázquez, B. P., Arellano-Martínez, M., García-Rodríguez, F. J., Culver, M. y Reyes-Bonilla, H. 2018. Life histories predict genetic diversity and population structure within three species of *Octopus* targeted by small-scale fisheries in Northwest Mexico. *PeerJ*. **6**: 1–25.
- Dueñas-Romero, J. D. J., Granados-Amores, J., Palacios-Salgado, D. S., Domínguez-Contreras, J. F., Flores-Ortega, J. R. y García-Rodríguez, F. J. 2020. Diversity and population genetic Structure of *Octopus hubbsorum* in the Mexican Pacific inferred from mitochondrial DNA sequences. *Marine Freshwater Research*. **72** (1): 35–43.
- 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**: 359–361.
- Excoffier, L. y Lischer, H. E. 2010. Arlequin suite version 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. **10**: 564–567.
- 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.
- Fadhlaoui-Zid, K., Knittweis, L., Aurelle, D., Nafkha, C., Ezzeddine, S., Fiorentino, F., Ghmati, H., Ceriola, L., Jarboui, O. y Maltagliati, F. 2012. Genetic structure of *Octopus vulgaris* (Cephalopoda, Octopodidae) in the central Mediterranean Sea inferred from the mitochondrial COIII gene. *Comptes Rendus Biologies*. **335** (10–11): 625–636.
- FAO. 2016. Cephalopods of the world: An annotated and illustrated catalogue of cephalopods species known to date. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*. **4** (3): 1–398.
- Finkbeiner, E. M. y Basuto, X. 2015. Re-defining co-management to facilitate small-scale fisheries reform: An illustration from northwest Mexico. *Marine Policy*. **51**: 433–441.
- Flores, R., Espino, M. y Luque, G. 2013. Patrones de variabilidad ambiental en el mar peruano. *Revista Peruana de Biología*. **20** (1): 21–28.
- Gao, X., Zheng, X., Bo, Q. y Li, Q. 2016. Population genetics of the common long-armed octopus *Octopus minor* (Sasaki, 1920) (Cephalopoda: Octopoda) in Chinese waters based on microsatellite analysis. *Biochemical Systematics and Ecology*. **66**: 129–136.
- Galleguillos, R., Canales, C. B., Ferrada, S. y Barrera, A. 2011. SSRs in *Octopus mimus*: development and characterization of nine microsatellite loci. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. **46** (3): 491–494.
- Galtier, N., Nabholz, B., Glémin, S. y Hurst, G. D. D. 2009. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. *Molecular Ecology*. **18**: 4541–4550.
- García-Vallve, S., Palau, J. y Romeu, A. 1999. Horizontal gene transfer in glycosyl hydrolases inferred from codon usage in *Escherichia coli* and *Bacillus subtilis*. *Molecular Biology and Evolution*. **16** (9): 1125–1134.
- García-Tavares, M., Dos Santos-Dias, L. A., Arantes-Borges, A., Meneses-Lopes, D., Pereira-Busse, A. H., Guimarães-Costa, R., Fernandes-Salomão, T. M., De Oliveira-Campos, L. A. 2007. Genetic divergence between populations of the stingless bee urucu amarela (*Melipona rufiventris* group, Hymenoptera, Meliponini): is there a new *Melipona* species

- in the Brazilian state of Minas Gerais? *Genetics and Molecular Biology*. **30**: 667–675.
- García-Rodríguez, F. J., Pérez-Enríquez, R., Medina-Espinoza, A. y Vega-Velázquez, A. 2017. Genetic variability and historic stability of the California spiny lobster *Panulirus interruptus* in the Gulf of California. *Fisheries Research*. **185**: 130–136.
- García-De León, F. J. Dillman, C. B., De Los Santos, A. B., George, A. L., Camarena-Rosales, F., Barriga-Sosa, I. D. L. A. y Mayden, R. L. 2020. First steps towards the identification of evolutionarily significant units in Mexican native trout: An assessment of microsatellite variation. *Environmental Biology of Fishes*. **103**: 733–756.
- Garoia, F., Guarniero, I., Ramšak, A., Ungaro, N., Landi, M., Piccinetti, C., Mannini, P. y Tinti, F. 2004. Microsatellite DNA variation reveals high gene flow stocks of the European squid and cuttlefish (Cephalopoda). *Heredity*. **93**: 166–174.
- Garza, J. C. y Williamson, E. G. 2001. Detection of reduction in population size using data from microsatellite *loci*. *Molecular Ecology*. **10**: 305–318.
- Gissi, C., Iannelli, F. y Pesole, G. 2008. Evolution of the mitochondrial genome of Metazoa as exemplified by comparison of congeneric species. *Heredity*. **101**: 301–320.
- Gleadall, I. G. 2016. *Octopus sinensis* d'Orbigny, 1841 (Cephalopoda: Octopodidae): Valid species name for the commercially valuable east Asian common octopus. *Species Diversity*. **21** (1): 31–42.
- González, E. G. 2003. Microsatélites: sus aplicaciones en la conservación de la biodiversidad. *Graellsia*. **59** (2–3): 377–388.
- Gould, A. A. 1852. Reports of the United States exploring expedition 1838-1842. Vol. I. Philadelphia. *Mollusca and Shells*. **12**: 1–510.
- Greatorex, E. C., Jones, C. S., Murphy, J., Key, L. N., Emery, A. M. y Boyle, P. R. 2000. Microsatellite markers for investigating population structure in *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda). *Molecular Ecology*. **9**: 641–642.
- Guerra, A., Cortez, T. y Rocha, F. 1999. Redescrición del pulpo de los Changos, *Octopus mimus* Gould, 1852, del litoral chileno-peruano (Mollusca, Cephalopoda). *Iberus*. **17**: 37–57.
- Guerra, A., Allcock, L. y Pereira, J. 2010b. Cephalopod life history, ecology and fisheries: An introduction. *Fisheries Research*. **106**: 117–124.
- Hale, M. L., Burg, T. M. y Steeves, T. E. 2012. Sampling for microsatellites-based population genetic studies: 25 to 30 individuals per population is enough to accurately estimate allele

- frequencies. *PLoS ONE*. **7**: e45170.
- Han, Z. Q., Gao, T. X., Takashi, Y. y Yasunori, S. 2008. Genetic population structure of *Nibea albiflora* in Yellow Sea and East China Sea. *Fisheries Science*. **74**: 544–552.
- Harding, R. M., Boyce, A. J. y Clegg, J. B. 1992. The evolution of tandemly repetitive DNA: recombination rules. *Genetics*. **132**: 847–859.
- Haye, P. A., Segovia, N. I., Muñoz-Herrera, N. C., Gálvez, F. E., Martínez, A., Meynard, A., Pardo-Gandarillas, M. C., Poulin, E. y Faugeron, S. 2014. Phylogeographic structure in benthic marine invertebrates of the southeast Pacific coast of Chile with differing dispersal potential. *PLoS ONE*. **9** (2): 1–15.
- Hodel, R. G. J., Chen, S., Payton, A. C., McDaniel, S. F., Soltis, P. y Soltis, D. E. 2017. Adding *loci* improves phylogeographic resolution in red mangroves despite increased missing data: comparing microsatellites and RAD-Seq and investigating *loci* filtering. *Scientific Reports*. **7** (17598): 1–14.
- Ibáñez, C. M., Cubillos, L. A., Tafur, R., Argüelles, J., Yamashiro, C. y Poulin, E. 2011. Genetic diversity and demographic history of *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series*. **431**: 163–171.
- Ibáñez, C. M y Poulin, E. 2014. Genetic structure and diversity of squids with contrasting life histories in the Humboldt Current System. *Hidrobiológica*. **24** (1): 1–10.
- Jacobs, D. K., Haney, T. A. y Louie, K. D. 2004. Genes, diversity, and geologic process on the Pacific Coast. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. **32**: 601–652.
- Janko, K., Lecointre, G., DeVries, A., Couloux, A., Cruaud, C. y Marshall, C. 2007. Did glacial advances during the Pleistocene influence differently the demographic histories of benthic and pelagic Antarctic shelf fishes? Inferences from intraspecific mitochondrial and nuclear DNA sequence diversity. *BMC Evolutionary Biology*. **7** (220): 1–17.
- Johnson, M. S. y Black, R. 1984. The Wahlund effect and the geographical scale of variation in the intertidal limpet *Siphonaria* sp. *Marine Biology*. **79**: 295–302.
- Juárez, O. E., Rosas, C. y Arena, L. 2010. Heterologous microsatellites reveal moderate genetic structure in the *Octopus maya* population. *Fisheries Research*. **106**: 209–213.
- Juárez, O. E., Enríquez, L., Camarena-Rosales, F., Arena, L., Galindo-Sánchez, C. E., Lafarga-De la Cruz, F., López-Galindo, L., Nambo, K. y Rosas, C. 2018. Genetic monitoring of the Mexican four-eyed octopus *Octopus maya* population: New insights and perspectives for the fishery management. *Fisheries Research*. **206**: 109–114.

- Jurado-Molina, J. 2010. A Bayesian framework with implementation error to improve the management of the red octopus (*Octopus maya*) fishery off the Yucatan Peninsula. *Ciencias Marinas*. **36** (1): 1–14.
- Kaczmarczyk, D., Luczynski, M. y Brzuzan, P. 2012. Genetic variation in three paddlefish (*Polyodon spathula* Walbaum) stocks based on microsatellite DNA analysis. *Czech Journal of Animal Science*. **57** (8): 345–352.
- Kaneko, N., Kubodera, T. e Iguchis, A. 2011. Taxonomic study of shallow-water octopuses (Cephalopoda: Octopodidae) in Japan and adjacent waters using mitochondrial genes with perspectives on octopus DNA barcoding. *Malacología*. **54** (1–2): 97–108.
- Kang, J. H., Park, J. Y. y Choi, T. J. 2012. Genetic differentiation of octopuses from different habitats near the Korean Peninsula and eastern China based on analysis of the mtDNA cytochrome C oxidase 1 gene. *Genetic and Molecular Research*. **11** (4): 3988–3997.
- Kaplan, M. R., Fogwill, C. J., Sugden, D. E., Hulton, N. R. J., Kubik, P. W. y Freeman, S. P. H. T. 2008. Southern Patagonian glacial chronology for the Last Glacial period and implications for Southern Ocean climate. *Quaternary Science Reviews*. **27**: 284–294.
- Karstensen, J., Stramma, L. y Visbeck, M. 2008. Oxygen minimum zones in the eastern tropical Atlantic and Pacific oceans. *Progress in Oceanography*. **77**: 331–350.
- Keigwin, L. 1982. Isotopic paleoceanography of the Caribbean and East Pacific: role of Panama uplift in late Neogene time. *Science*. **217** (4557): 350–353.
- Kirby, G. C. 1975. Heterozygote frequencies in small subpopulations. *Theoretical Population Biology*. **8**: 31–48.
- Koskinen, M., Nilsson, J., Veselov, A. J., Potutkin, A. G., Ranta, E. y Primmer, C. R. 2002. Microsatellite data resolve phylogeographic patterns in European grayling, *Thymallus thymallus*, Salmonidae. *Heredity*. **88**: 391–401.
- Kumar, M., Chaudhary, V., Kumar, V., Sirohi, U. y Rakesh, V. 2018. Genetic studies in common vegetable crops by using biochemical and DNA markers: a review. *HortFlora Research Spectrum*. **7** (3): 177–191.
- Larson, S., Ramsay, C. y Cosgrove, J. A. 2015. Multiple paternity and preliminary population genetics of giant pacific octopuses, *Enteroctopus dofleini*, in Oregon, Washington and the southeast coast of Vancouver Island, BC. *Diversity*. **7** (2): 195–205.
- Leite, T. S., Haimovici, M., Molina, W. y Warnke, K. 2008. Morphological and genetic description of *Octopus insularis*, a new cryptic species in the *Octopus vulgaris* complex (Cephalopoda:

- Octopodidae) from the tropical southwestern Atlantic. *Journal of Molluscan Studies*. **74**: 63–74.
- Lindgren, A. R. 2010. Systematics and distribution of the squid genus *Pterygioteuthis* (Cephalopoda: Oegopsida) in the Pacific Eastern Tropical Pacific Ocean. *Journal of Molluscan Studies*. **76**: 389–398.
- Li, Y., Lin, L. S. y Gao, T. X. 2018. Genetic signatures of polymorphic microsatellite *loci* in the Ambiguous silver pomfret, *Pampus argenteus* (Teleostei, Stromateidae). *ZooKeys*. **810**: 139–151.
- Liu, Z. J. y Cordes, J. F. 2004. DNA marker technologies and their applications in aquaculture genetics. *Aquaculture*. **238** (1–4): 1–37.
- Liu, J. X., Gao, T. X., Wu, S. F. y Zhang, Y. P. 2007. Pleistocene isolation in the Northwest Pacific marginal seas and limited dispersal in marine fish. *Chelon haematocheilus* (Temminck & Schlegel, 1845). *Molecular Ecology*. **16**: 275–288.
- López-Uriarte, E., Ríos-Jara, E. y Pérez-Peña, M. 2005. Range extension for *Octopus hubbsorum* Berry, 1953 (Cephalopoda: Octopodidae) in the Mexican Pacific. *Bulletin of Marine Science*. **77**: 171–179.
- López-Uriarte, E. y Ríos-Jara, E. 2009. Reproductive biology of *Octopus hubbsorum* (Mollusca: Cephalopoda) along the central Mexican Pacific coast. *Bulletin of Marine Science*. **84**: 109–121.
- Lü, Z. M., Liu, L. Q., Li, H., Wu, C. W. y Zhang, J. S. 2013. Deep phylogeographic break among *Octopus variabilis* populations in China: Evidence from mitochondrial and nuclear DNA analyses. *Biochemical Systematics and Ecology*. **51**: 224–231.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*. **27**: 209–220.
- Markaida, U. y Gilly, W. F. 2016. Cephalopods of Pacific Latin America. *Fisheries Research*. **173** (2): 113–121.
- Markaida, U., Flores, L., Arias, E. y Mora, E. 2018. Reproduction and population structure of *Octopus mimus* fished in a marine protected area of Ecuador. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. **98** (6): 1383–1389.
- Marko, P. B., Hoffman, J. M., Emme, S. A., McGovern, T. M., Keever, C. C. y Nicole Cox, L. 2010. The ‘Expansion–Contraction’ model of Pleistocene biogeography: Rocky shores suffer a sea change? *Molecular Ecology*. **19**: 146–169.

- Maske, H., Escobar, E., Sánchez, L., Alemada-Jauregui, C. O., Chapa-Balcorta, C., Sosa-Ávalos, R. y Hernández-Ayón, J. M. 2019. Zona del mínimo de oxígeno en el Pacífico mexicano. En Pellat, F. P., Hernández-Ayón, J. M., Sosa-Ávalos, R. y Velázquez-Rodríguez, A. S. (eds.) *Primer reporte del estado del ciclo del carbono en México: agenda azul y verde*. Programa mexicano del carbono (PMC). Estado de México, México. pp. 86–102.
- Mäthger, L. M., Denton, E. J., Marshall, N. J. y Hanlon, R. T. 2009. Mechanisms and behavioural functions of structural coloration in cephalopods. *Journal of the Royal Society, Interface*. **6 Suppl 2**: S149–63.
- Melis, R., Vacca, L., Cuccu, D., Mereu, M., Cau, A., Follesca, M. C., Cannas, R. 2017. Genetic population structure and phylogeny of the common octopus, *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 in the western Mediterranean Sea through nuclear and mitochondrial markers. *Hydrobiologia*. **807** (1): 1–20.
- Mitarai, S., Siegel, D. A. y Winters, K. B. 2008. A numerical study of stochastic larval settlement in the California Current system. *Journal of Marine Systems*. **69**: 295–309.
- Moghadam, H. Y., Zolgharnein, H., Aliabadi, M. A., Keyvanshokoo, S. y Modarresi, M. 2015. Genetic analysis of cuttlefish *Sepia pharaonis* (Ehrenberg, 1831) population in Persian Gulf with microsatellites. *Journal of Shellfish Research*. **34**: 1–5.
- Moreira, A. A., Gomes-Tomás, A. R. y Silva-Hilsdorf, A. W. 2011. Evidence for genetic differentiation of *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda) fishery populations from the southern coast of Brazil as revealed by microsatellites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **407**: 34–40.
- Morón, O. 2000. Características del ambiente marino frente a la costa peruana. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*. **19** (1–2): 179–204.
- Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología*. **48** (2): 149–162.
- Muhammad, F., Lü, Z. M., Liu, L., Gong, L., Du, X., Shafi, M. y Kaleri, H. A. 2018. Genetic structure of *Octopus minor* around Chinese waters as indicated by nuclear DNA variations (Mollusca, Cephalopoda). *ZooKeys*. **775**: 1–14.
- Muhammad, F., Chen, W., Liu, L., Gong, L., Xun, D., Shafi, M. y Lü, Z. 2019. Genetic structure of *Amphioctopus fangsiao* (Mollusca, Cephalopoda) in Chinese waters inferred from variation in three mtDNA genes (ATPase 6, ND2 and ND5). *Hydrobiologia*. **838**: 111–119.
- Nielsen, E. E., Hansen, M. M., Schmidt, C., Meldrup, D., Grønkaer, P. 2001. Population of origin

- of Atlantic cod. *Nature*. **413**: 272.
- Norman, M. D. y Hochberg, F. G. 2005. The current status of octopus taxonomy. *Phuket Marine Biological Center Research Bulletin*. **66**: 127–154.
- Norman, M. D., Finn, J. K. y Hochberg, F. G. 2014. Family Octopodidae. En Jereb, P., Roper, C. F. E., Norman, M. D. y Finn, J. K. (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 3. Rome, FAO. pp. 36–215.
- Norman, M. D. 2016. General remarks on octopods. En Jereb, P., Roper, C. F. E., Norman, M. D. y Finn, J. K. (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 3. Rome, FAO. pp. 6–9.
- Norman, M. D. y Finn, J. K. 2016. World octopod fisheries. En Jereb, P., Roper, C. F. E., Norman, M. D. y Finn, J. K. (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 3. Rome, FAO. pp. 9–14.
- Norman, M. D., Finn, J. K. y Hochberg, F. G. 2016. Family Octopodidae. En Jereb, P., Roper, C. F. E., Norman, M. D. y Finn, J. K. (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 3. Rome, FAO. pp. 36–215.
- Núñez, J. D., Iriarte, P. F., Ocampo, E. H., Iudica, C. y Cledón, M. 2015. Deep phylogeographic divergence among populations of limpet *Siphonaria lessoni* on the east and west coasts of South America. *Marine Biology*. **162**: 595–605.
- Okumus, I. y Çiftci, Y. 2003. Fish population genetics and molecular markers: II- molecular markers and their applications in fisheries and aquaculture. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **3**: 51–79.
- Avendaño, O., Roura, A., Cedillo-Robles, C. E., González, A. F., Rodríguez-Canul, R., Velázquez-Abunader, I. y Guerra, A. 2020. *Octopus americanus*: a cryptic species of the *O. vulgaris* complex redescribed from the Caribbean. *Aquatic Ecology*. **54**: 909–925.
- Palumbi, S. R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **25**: 547–572.
- Palumbi, S. R. 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine

- reserves. *Ecological Applications*. **13**: S146–S158.
- Pardo-Gandarillas, M. C., Ibáñez, C. M., Yamashiro, C., Méndez, M. A. y Poulin, E. 2017. Demographic inference and genetic diversity of *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopodidae) throughout the Humboldt Current System. *Hydrobiologia*. **1**: 1–12.
- Pardo-Gandarillas, M. C., Ibáñez, C. M., Torres, F. I., Sanhueza, V., Fabres, A., Escobar-Dodero, J., Mardones, F. O. y Méndez, M. A. 2018. Phylogeography and species distribution modeling reveal the effects of the Pleistocene ice ages on an intertidal limpet from the south-eastern Pacific. *Journal of Biogeography*. **45** (1): 1–17.
- Pérez-Losada, M. P., Guerra, A. y Sanjuan, A. 2002. Allozyme divergence supporting the taxonomic separation of *Octopus mimus* and *Octopus maya* from *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopoda). *Bulletin of Marine Science*. **71**: 653–664.
- Philander, S. G. 1985. El Niño and La Niña. *Journal of Atmospheric Sciences*. **42** (23): 2652–2662.
- Piertney, S. B., Hudelot, C., Hochberg, F. G. y Collins, M. A. 2003. Phylogenetic relationships among cirrate octopods (Mollusca: Cephalopoda) resolved using mitochondrial 16S ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolutions*. **27**: 348–353.
- Pliego-Cárdenas, R., García-Domínguez, F. A., Ceballos-Vázquez, B. P., Villalejo-Fuerte, M. y Arellano-Martínez, M. 2011. Reproductive aspects of *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) from Espíritu Santo Island, southern Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas*. **37** (1): 23–32.
- Pliego-Cárdenas, R., Hochberg, F. G., García de León, F. J. y Barriga-Sosa, I. D. L. A. 2014. Close genetic relationships between two American octopuses: *Octopus hubbsorum* Berry, 1953, and *Octopus mimus* Gould, 1852. *Journal of Shellfish Research*. **33** (1): 293–303.
- Pliego-Cárdenas, R., Flores, L., Markaida, U., Barriga-Sosa, I. D. L. A., Mora, E. y Arias, E. 2016. Genetic evidence of the presence of *Octopus mimus* in the artisanal fisheries of octopus in Santa Elena Peninsula, Ecuador. *American Malacological Bulletin*. **34** (1): 1–5.
- Pliego-Cárdenas, R., Prieto, S. M., Apon, M. A., Markaida, U. y Barriga-Sosa, I. D. L. A. 2020. Genetic structure of *Octopus mimus* Gould, 1852 along three biogeographic marine provinces. *Marine Biodiversity*. **50** (46): 1–9.
- Posada, D. y Crandall, K. A. 2002. The effect of recombination on the accuracy of phylogeny estimation. *Journal of Molecular Evolution*. **54**: 396–402.
- Primmer, C. R. y Merilä, J. 2002. A low rate of cross-species microsatellite amplification success

- in Ranid frogs. *Conservation Genetics*. **3**: 445–449.
- Pritchard, J. K., Stephens, M. y Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. **155**: 945–959.
- Pudovkin, A. I., Zaykin, D. V. y Hedgecock, D. 1996. On the potential for estimating the effective number of breeders from heterozygote excess in progeny. *Genetics*. **144**: 383–387.
- Raymond, M. y Rousset, F. 1995. GENEPOP 3.3: population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*. **86**: 248–249.
- Reynolds, J., Weir, B. S. y Cockerham, C. C. 1983. Estimation of the coancestry coefficient: basis for a short-term genetic distance. *Genetics*. **105**: 767–779.
- Riesgo, A., Taboada, S., Pérez-Portela, R., Melis, P., Xavier, J. R., Blasco, G. y López-Legentil, S. 2019. Genetic diversity, connectivity and gene flow along the distribution of the emblematic Atlanto-Mediterranean sponge *Petrosia ficiformis* (Haplosclerida, Demospongiae). *BMC Evolutionary Biology*. **19** (24): 1–18.
- Rigby, P. R. y Sakurai, Y. 2005. Multidimensional tracking of giant Pacific octopuses in northern Japan reveals unexpected foraging behaviour. *Marine Technology Society Journal*. **39** (1): 64–67.
- 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.
- Rocha, L. A., Robertson, D. R., Rocha, C. R., Tassell, J. L., Craig, M. T. y Bowen, B. W. 2005. Recent invasion of the tropical Atlantic by an Indo-Pacific coral reef fish. *Molecular Ecology*. **14** (13): 3921–3928.
- Rodhouse, P. G. 2010. Effects of environmental variability and change on cephalopod populations: an introduction to the CIAC '09 Symposium special issue. *ICES Journal of Marine Science*. **67**: 1311–1313.
- Rodríguez, F., Pérez, T., Hammer, S. E., Albornoz, J. y Domínguez, A. 2010. Integrating phylogeographic patterns of microsatellite and mtDNA divergence to infer the evolutionary history of chamois (genus *Rupicapra*). *BMC Evolutionary Biology*. **10** (222): 1–19.
- Romero-Torres, M., Treml, E. A., Acosta, A. y Paz-García, D. A. 2018. The Eastern Tropical Pacific coral population connectivity and the role of the Eastern Pacific Barrier. *Nature*. **8**: 1–13.
- Rosa, R., Pissarra, V., Borges, F. O., Xavier, J., Gleadall, I. G., Golikov, A., Bello, G., Morais, L.,

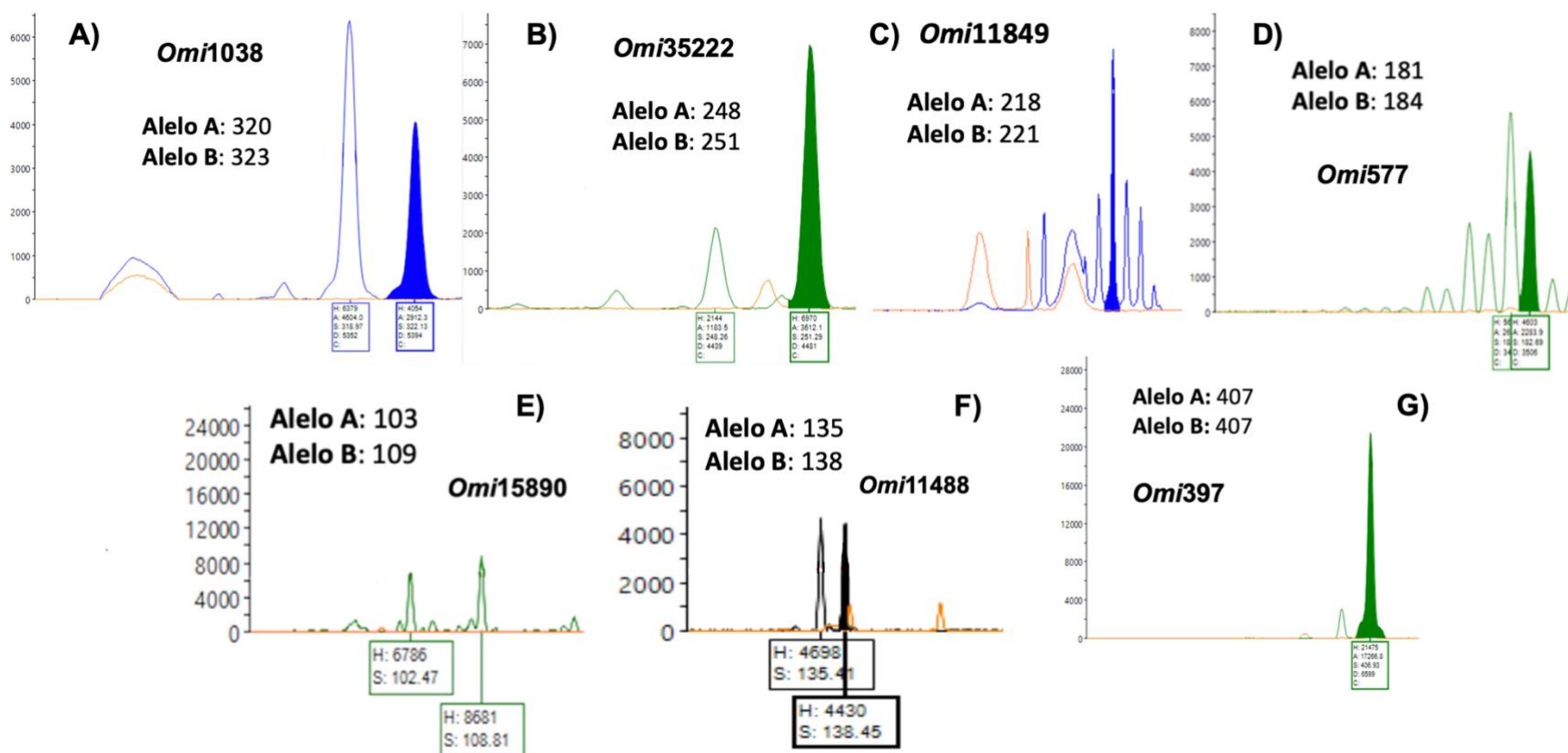
- Lishchenko, F., Roura, A., Judkins, H., Ibáñez, C. I., Piatkowski, U., Vecchione, M. y Villanueva, R. 2019. Global patterns of species richness in coastal cephalopods. *Frontiers in Marine Science*. **6** (469): 1–16.
- Roterman, C. N., Copley, J. T., Linse, K. T., Tyler, P. A. y Rogers, A. D. 2016. Connectivity in the cold: the comparative population genetics of vent-endemic fauna in the Scotia Sea, Southern Ocean. *Molecular Ecology*. **25**: 1073–1088.
- 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**: 1989–2000.
- Sánchez, R., Sepúlveda, R., Brante, A. y Cárdenas, L. 2011. Spatial pattern of genetic and morphological diversity in the direct developer *Acanthina monodon* (Gastropoda: Mollusca). *Marine Ecology Progress Series*. **434**: 121–131.
- Sánchez, G., Kawai, K., Yamashiro, C., Fujita, R. y Umino, T. 2020. Patterns of mitochondrial and microsatellite DNA markers describe historical and contemporary dynamics of the Humboldt squid *Dosidicus gigas* in the Eastern Pacific Ocean. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. **30**: 519–533.
- Sauer, W. H. H., Gleadall, I. G., Downey-Breder, Z., Gillespie, G., Haimovici, M., Ibáñez, C. M., Katugin, O. N., Leporati, S., Lipinski, M. R., Markaida, U., Ramos, J. E., Rosa, R., Villanueva, R., Arguelles, J., Briceño, F. A., Carrasco, S. A., Che, L. J., Chen, C. S., Cisneros, R., Connors, E., Crespi-Abril, A. C., Kulik, V. V., Drobyazin, E. N., Emery, T., Fernández-Álvarez, F. A., Furuya, H., González, L. W., Gough, C., Krishnan, P., Kumar, B., Leite, T., Lu, C. C., Mohamed, K. S., Sakaguchi, H., Samuel, D., Sasikumar, G., Wada, T., Zheng, X., Tian, Y., Pang, Y., Yamrungrueng, A. y Pecl, G. 2019. *World octopus fisheries*. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*. 151 p.
- Scheel, D. y Bisson, L. 2012. Movement patterns of giant Pacific octopuses, *Enteroctopus dofleini* (Wülker, 1910). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **416**: 21–31.
- Schraml, E. y Lion, T. 2003. Interference of dye-associated fluorescence signals with quantitative analysis of chimerism by capillary electrophoresis. *Leukemia*. **17**: 221–223.
- Segovia, N. I., Gallardo-Escárate, C., Poulin, E. y Haye, P. A. 2017. Lineage divergence, local adaptation across a biogeographic break, and artificial transport, shape the genetic structure in the ascidian *Pyura chilensis*. *Scientific Reports*. **7** (44559): 1–12.
- Selkoe, K. A., Watson, J. R., White, C., Horin, T. B., Iacchei, M., Mitarai, S., Siegel, D. A., Gaines, S. D. y Toonen, R. J. 2010. Taking the chaos out of genetic patchiness: seascape genetics

- reveals ecological and oceanographic drivers of genetic patterns in three temperate reef species. *Molecular Ecology*. **19**: 3708–3726.
- Selkoe, K. A., Aloia, C. C., Crandall, E. D., Iacchei, M., Liggins, L., Puritz, J. B. y Toonen, R. J. 2016. A decade of seascape genetics: Contributions to basic and applied marine connectivity. *Marine Ecology Progress Series*. **554**: 1–19.
- Shaw, P. W., Hendrickson, L., McKeown, N. J., Stonier, T., Naud, M. J. y Sahuer, W. H. H. 2010. Discrete spawning aggregations of loliginid squid do not represent genetically distinct populations. *Marine Ecology Progress Series*. **408**: 117–127.
- Schunter, C., Carreras-Carbonell, J., Macpherson, E., Tintoré, J., Vidal-Vijande, E., Pascual, A., Guidetti, P. y Pascual, M. 2011. Matching genetics with oceanography: directional gene flow in a Mediterranean fish species. *Molecular Ecology*. **20** (24): 5167–5181.
- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics*. **139** (1): 457–462.
- Smith, T. M., Green, C. P. y Sherman, C. D. H. 2015. Patterns of connectivity and population structure of the southern calamary *Sepiotheutis australis* in southern Australia. *Marine and Freshwater Research*. **66**: 942–947.
- Sokal, R. y Michener, C. A. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *University of Kansas Science Bulletin*. **38**: 1409–1438.
- Söller, R., Warnke, K., Saint Paul, U. y Blohm, D. 2000. Sequence divergence of mitochondrial DNA indicates cryptic biodiversity in *Octopus vulgaris* and supports the taxonomic distinctiveness of *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopodidae). *Marine Biology*. **136**: 29–35.
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B. S., Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S. A., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. A. y Robertson, J. 2007. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*. **57** (7): 573–583.
- Teske, P. R., Papadopoulos, I., Mmonwa, K. L., Matumba, T. G., McQuaid, C. D., Barker, N. P. y Beheregaray, L. B. 2011. Climate-driven genetic divergence of limpets with different life histories across a southeast African marine biogeographic disjunction: Different processes, same outcome. *Molecular Ecology*. **20** (23): 5025–5041.
- Thaler, A. D., Plouviez, S., Saleu, W., Alei, F., Jacobson, A., Boyle, A. E., Schultz, T. F., Carlsson, J. y Van Dover, C. L. 2014. Comparative population structure of two deep-sea Hydrothermal-Vent-Associated decapods (*Chorocaris* sp. 2 and *Munidopsis lauensis*) from

- southwestern Pacific back-arc basins. *PLoS ONE*. **9** (7): e101345.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. **25**: 1–45.
- Toonen, R. J. y Hughes, S. 2001. Increased throughput for fragment analysis on ABI Prism 377 Automated Sequencer using a membrane comb and STRand Software. *Biotechniques*. **31**: 1320–1324.
- Toussaint, R. K., Sage, G. K., Talbot, S. L. y Scheel, D. 2012. Microsatellite marker isolation and development for the giant Pacific octopus (*Enteroctopus dofleini*). *Conservation Genetics Resources*. **4**: 545–548.
- Vandepas, L. E., Dooley, F. D., Barord, G. J., Swalla, B. J. y Ward, P. D. 2016. A revisited phylogeography of *Nautilus pompilius*. *Ecology and Evolution*. **6** (14): 4924–4935.
- Van Oosterhout, C. Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M. y Shipley, P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*. **4**: 535–538.
- Vidal, E., Fuentes, L. y Da Silva, L. B. 2010. Defining *Octopus vulgaris* populations: A comparative study of the morphology and chromatophore pattern of paralarvae from Northeastern and Southwestern Atlantic. *Fisheries Research*. **106**: 117–248.
- Villanueva, R., Vidal, E. A., Fernández-Álvarez, F. A. y Nabhitabhata, J. 2016. Early mode of life and hatchling size in cephalopod mollusks: influence on the species distributional ranges. *PLoS ONE*. **11** (11): 1–27.
- Villegas, E. J. A., Ceballos-Vázquez, B. P., Markaida, U., Abitia-Cárdenas, A., Medina-López, M. A. y Arellano-Martínez, M. 2014. Diet of *Octopus bimaculatus* Verrill, 1883 (Cephalopoda: Octopodidae) in Bahía De Los Ángeles, Gulf of California. *Journal of Shellfish Research*. **33**: 305–314.
- Waples, R. S. 2014. Testing for Hardy-Weinberg proportions: have we lost the plot? *Journal of Heredity*. **106**: 1–19.
- Ward, R. D. 2006. The importance of identifying spatial population structure in restocking and stock enhancement programmes. *Fisheries Research*. **80** (1): 9–18.
- Warnke, K. 1999. Observations on the embryonic development of *Octopus mimus* (Mollusca: Cephalopoda) from northern Chile. *The Veliger*. **42** (3): 211–217.
- Warnke, K., Söller, R., Blohm, D. y Saint-Paul, U. 2002. Assessment of the phylogenetic

- relationship between *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 and *O. mimus* Gould, 1852, using mitochondrial 16S rDNA in combination with morphological characters. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*. **57**: 401–405.
- Warnke, K., Söller, R., Blohm, D. y Saint-Paul, U. 2004. A new look at geographic and phylogenetic relationships within the species groups surrounding *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda): indications of very wide distribution from mitochondrial DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. **42** (4): 306–312.
- Watson, R. y Pauly, D. 2001. Systematic distortions in world fisheries catch trends. *Nature*. **414**: 534–536.
- Weersing, K. A. y Toonen, R. J. 2009. Population genetics, larval dispersal and demographic connectivity in marine systems. *Marine Ecology Progress Series*. **393**: 1–12.
- Weir, B. S. y Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution*. **38**: 1358–1370.
- Wood, S., Baums, I. B., Ridgwell, A., Kessler, W. S. y Hendy, E. J. 2016. El Niño and coral larval dispersal across the eastern Pacific marine barrier. *Nature Communications*. **7** (12571): 1–12.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*. **15**: 323–354.
- Yang, Z. y Rannala, B. 2012. Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nature Review Genetics*. **13**: 303–314.
- Yan, R. J., Schnabel, K. E., Rowden, A. A., Guo, X. Z. y Gardner, J. P. A. 2020. Population structure and genetic connectivity of squat lobsters (*Munida* Leach, 1820) associated with vulnerable marine ecosystems in the southwest Pacific Ocean. *Frontiers in Marine Science*. **6** (791): 1–18.
- Zambrano, E. 1986. El fenómeno de “El Niño” y la oscilación sur (ENSO). *INOCAR*. **3** (1): 195–203.
- Zheng, X., Ikeda, M., Kong, L., Lin, X., Li, Q. y Taniguchi, N. 2009. Genetic diversity and population structure of the golden cuttlefish, *Sepia esculenta* (Cephalopoda: Sepiidae) indicated by microsatellite DNA variations. *Marine Ecology*. **30**: 448–454.
- Zuo, Z., Zheng, X. y Yuan, Y. 2011. Development and characterization of 12 polymorphic microsatellite loci in *Octopus minor* (Sasaki, 1920). *Conservation Genetic Resources*. **3**: 489–491.

ANEXOS



Anexo 1. Ejemplos de los electroferogramas generados por los programas Peak Scanner (del inciso A al F) y STRand (inciso G). Cada electroferograma corresponde a un locus y se señalan los tamaños de los picos alélicos A y B por individuo. Los colores de los picos alélicos representan los siguientes fluorocromos: 5'FAM (azul), 5'HEX (verde) y 5'TAMRA (negro). El locus *Omi397* (inciso G) es monomórfico, ya que se observa un solo pico alélico, por lo que el valor es el mismo en ambos alelos.

Anexo 3. Análisis del desequilibrio de ligamiento para cada par de *loci* para las 27 localidades de *O. mimus* pertenecientes al Pacífico oriental. Se muestran las funciones de verosimilitud ‘log likelihood’ para el desequilibrio (LD) y equilibrio (LE) de ligamiento. Datos significativos ($P < 0.05$) se muestran resaltados en negritas. Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

Localidad	Par de <i>loci</i>	LnLHood LD	LnLHood LE	<i>P</i>
IM	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 15890	-4.159	-4.852	0.946
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 35222	-4.159	-4.159	1.000
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 577	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 35222	-3.466	-6.238	0.331
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 577	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 577	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
<i>Omi</i> 11488— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000	
EP	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 15890	-113.702	-117.482	0.277
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 35222	-222.570	-240.739	0.541
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 577	-58.557	-85.704	0.000
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11488	-132.854	-139.798	0.174
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11849	-98.096	-116.775	0.000
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 35222	-236.330	-264.307	0.117
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 577	-101.368	-109.272	0.009
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11488	-155.882	-163.366	0.323
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11849	-138.890	-140.343	0.815
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 577	-214.144	-232.529	0.288
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11488	-253.457	-286.622	0.503
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11849	-242.279	-263.599	0.501
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11488	-125.593	-131.588	0.200
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11849	-96.068	-108.564	0.000
<i>Omi</i> 11488— <i>Omi</i> 11849	-154.858	-162.658	0.085	

GA	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-1.386	-2.773	0.625
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-1.386	-2.773	0.626
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-2.773	-4.159	0.956
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-1.386	-2.773	0.633
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-4.158	-4.852	0.949
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-1.386	-2.773	0.631
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-2.773	-4.159	0.961
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-1.386	-2.773	0.626
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-4.158	-4.852	0.948
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-2.773	-4.159	0.956
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-1.386	-2.773	0.623
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-4.158	-4.852	0.949
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-2.773	-4.159	0.630
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-4.158	-6.238	0.949
<i>Omi11488—Omi11849</i>	-4.158	-4.852	0.949	
LI	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-59.049	-60.692	0.432
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-130.401	-134.606	0.963
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-30.041	-48.756	0.000
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-55.186	-56.225	0.675
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-54.309	-66.093	0.000
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-142.226	-157.868	0.510
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-67.266	-72.018	0.120
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-75.932	-79.488	0.500
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-85.564	-89.355	0.226
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-136.496	-145.932	0.986
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-133.039	-153.401	0.010
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-150.694	-163.269	0.750
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-64.661	-67.551	0.456
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-65.471	-77.419	0.000
<i>Omi11488—Omi11849</i>	-83.456	-84.888	0.830	

E	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-24.294	-24.960	0.721
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-46.052	-49.064	0.933
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-15.163	-19.938	0.011
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-37.041	-37.904	0.930
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-17.507	-18.919	0.312
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-45.528	-58.975	0.049
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-26.494	-29.849	0.285
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-41.539	-47.816	0.412
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-27.820	-28.830	0.918
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-47.438	-53.953	0.988
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-47.438	-71.919	0.002
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-46.915	-52.934	0.622
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-38.597	-42.794	0.752
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-23.082	-23.808	0.989
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	-35.131	-41.774	0.071
SR	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-43.448	-46.934	0.741
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-63.393	-74.133	0.789
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-34.992	-45.246	0.003
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-56.971	-60.750	0.981
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-39.656	-46.306	0.058
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-62.007	-83.493	0.013
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-46.360	-54.606	0.151
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-58.811	-70.111	0.365
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-51.609	-55.666	0.895
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-64.086	-81.805	0.186
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-68.938	-97.309	0.083
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-64.609	-82.865	0.080
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-60.620	-68.422	0.826
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-49.631	-53.978	0.777
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	-55.516	-69.483	0.027

AN	<i>Omi 1038—Omi 15890</i>	-12.864	-13.101	0.927
	<i>Omi 1038—Omi 35222</i>	-22.887	-25.830	0.973
	<i>Omi 1038—Omi 577</i>	-6.862	-11.021	0.065
	<i>Omi 1038—Omi 11488</i>	-13.688	-13.794	0.888
	<i>Omi 1038—Omi 11849</i>	-11.797	-14.570	0.161
	<i>Omi 15890—Omi 35222</i>	-22.887	-30.613	0.298
	<i>Omi 15890—Omi 577</i>	-12.864	-15.804	0.340
	<i>Omi 15890—Omi 11488</i>	-15.703	-18.577	0.177
	<i>Omi 15890—Omi 11849</i>	-16.989	-19.353	0.406
	<i>Omi 35222—Omi 577</i>	-22.887	-28.533	0.846
	<i>Omi 35222—Omi 11488</i>	-21.671	-31.306	0.124
	<i>Omi 35222—Omi 11849</i>	-23.581	-32.082	0.470
	<i>Omi 577—Omi 11488</i>	-14.046	-17.273	0.247
	<i>Omi 577—Omi 11849</i>	-15.250	-16.497	0.799
<i>Omi 11488—Omi 11849</i>	-19.392	-20.046	0.875	
IA	<i>Omi 1038—Omi 15890</i>	-95.866	-99.249	0.434
	<i>Omi 1038—Omi 35222</i>	-203.334	-208.216	1.000
	<i>Omi 1038—Omi 577</i>	-76.341	-77.646	-617.000
	<i>Omi 1038—Omi 11488</i>	-141.636	-143.964	0.971
	<i>Omi 1038—Omi 11849</i>	-88.272	-105.930	0.000
	<i>Omi 15890—Omi 35222</i>	-227.344	-245.537	0.958
	<i>Omi 15890—Omi 577</i>	-110.409	-114.968	0.277
	<i>Omi 15890—Omi 11488</i>	-168.387	-181.286	0.267
	<i>Omi 15890—Omi 11849</i>	-135.908	-143.251	0.180
	<i>Omi 35222—Omi 577</i>	-212.310	-223.934	0.861
	<i>Omi 35222—Omi 11488</i>	-247.219	-290.252	0.147
	<i>Omi 35222—Omi 11849</i>	-234.600	-252.218	0.967
	<i>Omi 577—Omi 11488</i>	-148.092	-159.683	0.024
	<i>Omi 577—Omi 11849</i>	-118.409	-121.648	0.380
<i>Omi 11488—Omi 11849</i>	-162.268	-187.966	0.000	

PS	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-22.474	-24.274	0.624
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-42.233	-45.698	0.959
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-16.940	-16.940	1.000
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-22.912	-22.912	1.000
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-19.149	-24.001	0.022
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-42.756	-56.110	0.181
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-25.923	-27.351	0.590
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-30.780	-33.323	0.729
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-31.312	-34.412	0.474
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-44.835	-48.775	0.855
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-46.222	-54.747	0.790
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-48.131	-55.836	0.927
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-22.787	-25.988	0.045
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-26.630	-27.077	0.555
<i>Omi11488—Omi11849</i>	-31.835	-33.049	0.711	
BS	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-28.315	-29.805	0.378
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-66.255	-72.494	0.928
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-29.788	-29.818	0.942
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-30.538	-30.885	0.969
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-24.252	-26.332	0.126
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-68.858	-82.891	0.413
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-38.692	-40.215	0.583
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-38.019	-41.282	0.705
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-34.880	-36.729	0.531
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-68.858	-82.903	0.086
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-69.381	-83.971	0.463
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-71.984	-79.417	0.867
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-36.450	-41.295	0.147
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-36.495	-36.741	1.000
<i>Omi11488—Omi11849</i>	-35.478	-37.809	0.671	

LOB	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-3.989	-4.512	0.509
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-7.285	-9.364	0.956
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-3.989	-4.512	0.603
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-3.989	-4.090	0.786
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-7.285	-9.718	0.935
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-2.433	-4.866	0.253
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-3.989	-4.443	1.000
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-7.285	-9.718	0.792
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-7.285	-9.295	0.859
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-3.989	-4.443	1.000
	<i>Omi577—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
LO	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-31.640	-31.640	1.000
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-53.675	-58.429	0.839
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-25.481	-25.706	0.888
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-41.610	-41.610	1.000
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-16.062	-16.755	0.878
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-61.653	-72.048	0.547
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-34.911	-39.325	0.064
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-49.771	-55.229	0.168
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-29.064	-30.373	0.699
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-57.765	-66.113	0.601
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-68.245	-82.017	0.732
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-54.299	-57.162	0.917
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-45.769	-49.294	0.343
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-23.663	-24.439	0.867
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	-38.060	-40.343	0.420

MA	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-5.968	-6.023	0.908
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-16.788	-19.037	0.808
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-10.719	-11.683	0.731
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-6.831	-7.083	0.556
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-15.571	-18.129	0.695
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-10.127	-10.775	0.608
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-5.939	-6.175	1.000
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-15.571	-23.788	0.111
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-15.571	-19.189	0.547
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-10.820	-11.835	0.416
	<i>Omi577—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
CB	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-12.405	-13.876	0.390
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-22.661	-26.820	0.578
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-11.911	-12.649	0.848
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-14.032	-14.091	0.887
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-24.048	-30.992	0.560
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-15.008	-16.821	0.444
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-17.607	-18.263	1.000
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-24.048	-29.766	0.294
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-25.856	-31.207	0.766
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-14.936	-17.036	0.432
	<i>Omi577—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000

YA	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-20.672	-20.791	0.881
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-46.855	-51.707	0.938
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-14.226	-16.636	0.058
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-19.442	-19.612	0.844
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-28.190	-32.348	0.075
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-48.765	-57.248	0.419
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-21.579	-22.177	0.541
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-24.592	-25.153	1.000
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-35.342	-37.890	0.509
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-46.855	-53.093	0.686
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-50.491	-56.070	0.834
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-55.526	-68.806	0.746
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-18.807	-20.998	0.315
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-29.576	-33.735	0.075
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	-34.732	-36.711	0.597
PAR	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-29.522	-31.370	0.445
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-59.204	-60.339	0.997
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-12.536	-18.638	0.005
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-31.672	-33.031	0.505
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-25.059	-31.298	0.005
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-60.097	-73.687	0.247
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-30.503	-31.986	0.584
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-43.012	-46.385	0.785
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-42.374	-44.645	0.681
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-59.204	-60.955	1.000
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-60.267	-75.354	0.102
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-66.859	-73.614	0.980
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-30.521	-33.653	0.151
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-25.500	-31.914	0.005
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	0.021	-46.313	0.021

TA	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-22.981	-26.083	0.335
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-47.438	-51.767	0.982
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-6.931	-13.863	0.004
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-16.573	-16.602	0.812
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-16.940	-22.485	0.008
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-46.745	-63.987	0.188
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-22.981	-26.083	0.114
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-27.040	-28.822	1.000
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-31.907	-34.705	0.809
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-47.438	-51.767	0.995
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-47.608	-54.506	0.609
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-47.438	-60.389	0.201
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-16.573	-16.602	0.789
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-16.940	-22.485	0.008
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	-24.452	-25.224	0.976
A	<i>Omi1038—Omi15890</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-18.174	-19.730	0.994
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-6.831	-7.083	0.596
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi15890—Omi577</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-16.957	-19.882	0.676
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi577—Omi11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi577—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000

BK	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 15890	-17.682	-21.079	0.596
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 35222	-18.205	-24.374	0.315
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 577	-15.433	-16.821	0.772
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11488	-15.433	-17.273	0.971
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11849	-14.046	-15.887	0.545
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 35222	-22.194	-31.728	0.242
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 577	-18.035	-24.175	0.056
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11488	-20.285	-24.627	0.561
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11849	-18.898	-23.241	0.170
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 577	-20.285	-27.471	0.116
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11488	-22.194	-27.923	0.689
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11849	-22.194	-26.537	0.691
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11488	-15.956	-20.370	0.126
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11849	-15.956	-18.984	0.132
	<i>Omi</i> 11488— <i>Omi</i> 11849	-10.411	-19.435	0.001
BM	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 15890	-4.159	-4.852	0.959
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 35222	-1.386	-2.773	0.615
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 577	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11488	-4.159	-4.852	0.950
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11849	-4.159	-4.852	0.946
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 35222	-4.159	-4.852	0.980
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 577	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11488	-3.466	-6.931	0.153
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11849	-3.466	-6.931	0.160
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 577	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11488	-4.159	-4.852	0.949
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11849	-4.159	-4.852	0.955
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 11488— <i>Omi</i> 11849	-3.466	-6.931	0.152

COL	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 15890	-5.545	-5.450	1.000
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 35222	-5.375	-5.899	0.616
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 577	-5.899	-5.899	1.000
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 35222	-5.899	-7.285	0.205
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 577	-7.285	-7.285	1.000
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 577	-6.592	-7.638	1.000
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 11488— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
J	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 15890	-16.248	-18.022	0.380
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 35222	-29.452	-31.632	0.973
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 577	-11.574	-16.426	0.016
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 1038— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 35222	-30.076	-38.564	0.301
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 577	-21.045	-23.357	0.376
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 15890— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 577	-31.362	-36.967	0.820
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 35222— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11488	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 577— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi</i> 11488— <i>Omi</i> 11849	0.000	0.000	1.000

M	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-7.285	-8.671	0.965
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-7.285	-9.364	0.943
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-7.285	-7.455	0.713
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	-5.899	-6.592	0.937
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-8.671	-13.876	0.715
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-7.978	-11.967	0.566
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	-7.978	-11.104	0.680
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-8.671	-12.660	0.945
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	-7.285	-11.797	0.364
	<i>Omi577—Omi11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi577—Omi11849</i>	-7.285	-9.888	0.377
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
NAY	<i>Omi1038—Omi15890</i>	-18.619	-18.619	1.000
	<i>Omi1038—Omi35222</i>	-30.498	-32.225	0.984
	<i>Omi1038—Omi577</i>	-18.362	-18.563	0.918
	<i>Omi1038—Omi11488</i>	-18.885	-18.957	0.826
	<i>Omi1038—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi15890—Omi35222</i>	-31.362	-39.753	0.140
	<i>Omi15890—Omi577</i>	-23.112	-26.091	0.285
	<i>Omi15890—Omi11488</i>	-24.077	-26.485	0.478
	<i>Omi15890—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi35222—Omi577</i>	-32.918	-39.697	0.445
	<i>Omi35222—Omi11488</i>	-28.066	-40.091	0.002
	<i>Omi35222—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi577—Omi11488</i>	-21.304	-26.429	0.032
	<i>Omi577—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi11488—Omi11849</i>	0.000	0.000	1.000

OAX	<i>Omi 1038—Omi 15890</i>	-37.660	-40.759	0.806
	<i>Omi 1038—Omi 35222</i>	-42.204	-48.423	0.722
	<i>Omi 1038—Omi 577</i>	-35.443	-37.816	0.801
	<i>Omi 1038—Omi 11488</i>	-30.861	-32.409	0.692
	<i>Omi 1038—Omi 11849</i>	-20.135	-21.029	0.969
	<i>Omi 15890—Omi 35222</i>	-43.729	-61.915	0.003
	<i>Omi 15890—Omi 577</i>	-41.650	-51.308	0.056
	<i>Omi 15890—Omi 11488</i>	-40.125	-45.901	0.179
	<i>Omi 15890—Omi 11849</i>	-32.625	-34.520	0.718
	<i>Omi 35222—Omi 577</i>	-47.195	-58.973	0.267
	<i>Omi 35222—Omi 11488</i>	-46.685	-53.566	0.744
	<i>Omi 35222—Omi 11849</i>	-40.364	-42.185	0.957
	<i>Omi 577—Omi 11488</i>	-40.024	-42.959	0.606
	<i>Omi 577—Omi 11849</i>	-29.880	-31.578	0.648
<i>Omi 11488—Omi 11849</i>	-23.176	-26.171	0.059	
SAI	<i>Omi 1038—Omi 15890</i>	-7.285	-7.455	0.933
	<i>Omi 1038—Omi 35222</i>	-8.671	-10.751	0.961
	<i>Omi 1038—Omi 577</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 1038—Omi 11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 1038—Omi 11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 15890—Omi 35222</i>	-8.671	-14.046	0.179
	<i>Omi 15890—Omi 577</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 15890—Omi 11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 15890—Omi 11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 35222—Omi 577</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 35222—Omi 11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 35222—Omi 11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 577—Omi 11488</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 577—Omi 11849</i>	0.000	0.000	1.000
<i>Omi 11488—Omi 11849</i>	0.000	0.000	1.000	
SSC	<i>Omi 1038—Omi 15890</i>	-18.174	-19.712	0.986
	<i>Omi 1038—Omi 35222</i>	-18.174	-25.257	0.629
	<i>Omi 1038—Omi 577</i>	-17.481	-19.882	0.916
	<i>Omi 1038—Omi 11488</i>	-17.481	-19.882	0.899
	<i>Omi 1038—Omi 11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 15890—Omi 35222</i>	-18.867	-29.416	0.180
	<i>Omi 15890—Omi 577</i>	-18.174	-24.041	0.407
	<i>Omi 15890—Omi 11488</i>	-18.174	-24.041	0.407
	<i>Omi 15890—Omi 11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 35222—Omi 577</i>	-17.481	-29.586	0.062
	<i>Omi 35222—Omi 11488</i>	-18.867	-29.586	0.420
	<i>Omi 35222—Omi 11849</i>	0.000	0.000	1.000
	<i>Omi 577—Omi 11488</i>	-14.708	-24.211	0.004
	<i>Omi 577—Omi 11849</i>	0.000	0.000	1.000
<i>Omi 11488—Omi 11849</i>	0.000	0.000	1.000	

Anexo 4. Análisis de varianza molecular (AMOVA) por locus (1er nivel de resolución). Se presentan los resultados del análisis de las localidades conformadas en dos grupos, Pacífico mexicano y Pacífico peruano. Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{ST} (coeficiente de divergencia genética entre subpoblaciones) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total).

Locus	Entre poblaciones	Entre individuos dentro de poblaciones	Dentro de individuos	Índices de fijación					
	% de variación	% de variación	% de variación	F_{ST}	P	F_{IT}	P	F_{IS}	P
Omi 1038	-0.007	-95.657	195.664	0.000	1.000	-0.957	1.000	-0.957	1.000
Omi 15890	0.552	3.023	96.426	0.006	0.139	0.036	0.241	0.030	0.255
Omi 35222	0.116	21.889	77.995	0.001	0.704	0.220	0.000	0.219	0.000
Omi 577	0.366	-17.545	117.179	0.004	0.175	-0.172	1.000	-0.176	1.000
Omi 11488	3.371	38.534	58.095	0.034	0.002	0.419	0.000	0.399	0.000
Omi 11849	0.025	-84.698	184.673	0.000	0.430	-0.847	1.000	-0.847	1.000

Anexo 5. Resumen del análisis de varianza molecular (AMOVA) de seis loci aislados de *Octopus mimus* (2do nivel de resolución). Los individuos se conformaron en tres grupos: México, Ecuador y Perú. *Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{SC} (índice de fijación entre poblaciones dentro de grupos), F_{CT} (índice de fijación entre grupos) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total).

Tipo de variación	% de variación	Índices de fijación
Entre grupos	-1.890	$F_{CT} = -0.019$
Entre poblaciones dentro de grupos	-0.380	$F_{SC} = -0.004$
Entre individuos dentro de poblaciones	-19.220	$F_{IT} = -0.215$
Dentro de individuos	121.490	$F_{IS} = -0.188$

Anexo 6. Análisis de varianza molecular (AMOVA) por locus (2do nivel de resolución). Los individuos se conformaron en tres grupos: México, Ecuador y Perú. Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{SC} (índice de fijación entre poblaciones dentro de grupos), F_{CT} (índice de fijación entre grupos) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total). Los loci *Omi11488* y *Omi11849* no arrojaron información.

Locus	Entre grupos	Entre poblaciones dentro de grupos	Entre individuos dentro de poblaciones	Dentro de individuos	Índices de fijación							
	% de variación	% de variación	% de variación	% de variación	F_{CT}	P	F_{SC}	P	F_{IT}	P	F_{IS}	P
<i>Omi1038</i>	0.001	0.125	-95.766	195.641	0.000	0.052	0.001	0.411	-0.956	1.000	-0.959	1.000
<i>Omi15890</i>	0.397	-1.144	4.121	96.626	0.004	0.193	-0.011	0.907	0.034	0.244	0.041	0.198
<i>Omi35222</i>	0.279	0.618	23.801	75.303	0.003	0.093	0.006	0.077	0.247	0.000	0.240	0.000
<i>Omi577</i>	0.314	4.890	-22.067	116.863	0.003	0.094	0.049	0.010	-0.169	1.000	-0.233	1.000

Anexo 7. Resumen del AMOVA de seis loci aislados de *O. mimus* (3er nivel de resolución) para el análisis de las 27 localidades como un solo grupo. *Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{ST} (coeficiente de divergencia genética entre subpoblaciones) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total).

Tipo de variación	% de variación	Índices de fijación
Entre poblaciones	-1.660	$F_{ST} = -0.017$
Entre individuos dentro de poblaciones	-19.100	$F_{IT} = -0.208$
Dentro de individuos	120.760	$F_{IS} = -0.188$

Anexo 8. AMOVA por locus (3er nivel de resolución) para el análisis de las 27 localidades. Significancia estadística ($P < 0.05$). Índices de fijación: F_{IS} (coeficiente de endogamia), F_{ST} (coeficiente de divergencia genética entre subpoblaciones) y F_{IT} (coeficiente de endogamia de un individuo dentro de la población total). Los loci *Omi11488* y *Omi11849* no mostraron información.

Locus	Entre poblaciones	Entre individuos dentro de poblaciones	Dentro de individuos	Índices de fijación					
	% de variación	% de variación	% de variación	F_{ST}	P	F_{IT}	P	F_{IS}	P
<i>Omi1038</i>	0.125	-95.767	195.641	0.001	0.348	-0.956	1.000	-0.959	1.000
<i>Omi15890</i>	-0.879	4.126	96.753	-0.009	1.000	0.032	0.243	0.041	0.197
<i>Omi35222</i>	0.808	23.822	75.370	0.008	1.000	0.246	0.000	0.240	0.000
<i>Omi577</i>	5.107	-22.090	116.983	0.051	0.005	-0.170	1.000	-0.233	1.000

Anexo 9. Matriz de los valores pareados de F_{ST} (abajo de la diagonal) y los valores significativos ($P < 0.05$) de las F_{ST} (arriba la diagonal) se resaltan en cursivas. Los individuos de *O. mimus* se conformaron en tres grupos, México, Ecuador y Perú (2do nivel de resolución).

	Ecuador	Perú	México
Ecuador	*	<i>0.019</i>	1.000
Perú	<i>0.003</i>	*	1.000
México	-0.066	-0.036	*

Anexo 10. Matrices de los valores de coancestría (Reynolds et al., 1983) y de Slatkin (Slatkin, 1995) para el análisis de los tres grupos, México, Ecuador y Perú (2do nivel de resolución).

Matriz de coancestría (Reynolds *et al.*, 1983)

	Ecuador	Perú	México
Ecuador	*		
Perú	0.003	*	
México	0.000	0.000	*

Matriz de Slatkin (Slatkin, 1995)

	Ecuador	Perú	México
Ecuador	*		
Perú	0.003	*	
México	0.000	0.000	*

Anexo 11. Matriz de los valores pareados de F_{ST} (abajo de la diagonal). Significancia estadística ($P < 0.05$) se resalta en negritas (arriba de la diagonal). Se realizó el análisis general de las 27 localidades, las cuales se conformaron en un solo grupo (3er nivel de resolución). Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

	IM	EP	GA	LI	E	SR	AN	IA	PS	BS	LOB	LO	MA	CB	YA	PAR	TA	A	BK	BM	COL	J	M	NAY	OAX	SAI	SSC
IM	*	0.191	0.327	0.114	0.545	0.059	0.254	0.403	0.830	0.263	0.097	0.131	0.046	0.029	0.036	0.601	0.045	0.522	0.113	0.662	0.799	0.309	0.396	0.333	0.038	1.000	0.375
EP	0.001	*	0.336	0.111	0.954	0.163	0.519	0.468	0.190	0.923	0.640	1.000	0.111	0.097	0.043	0.678	0.148	1.000	0.996	0.337	0.999	1.000	0.977	1.000	0.990	1.000	1.000
GA	-0.148	-0.025	*	0.356	0.625	0.170	0.352	0.355	0.639	0.514	0.098	0.553	0.232	0.058	0.063	0.763	0.049	0.951	0.426	0.329	1.000	1.000	0.495	0.778	0.472	1.000	0.851
LI	0.009	0.002	-0.048	*	0.845	0.028	0.850	0.016	0.085	0.481	0.327	0.994	0.140	0.042	0.020	0.365	0.016	1.000	0.902	0.149	1.000	1.000	0.953	0.999	0.989	1.000	1.000
E	0.006	-0.022	-0.035	-0.020	*	0.557	0.986	0.967	0.944	0.380	0.247	0.513	0.151	0.027	0.203	0.865	0.470	0.999	0.971	0.845	0.995	1.000	0.981	0.991	0.560	1.000	0.991
SR	0.070	0.001	-0.003	0.011	-0.009	*	0.437	0.661	0.124	0.299	0.095	0.798	0.164	0.029	0.016	0.417	0.008	0.993	0.271	0.234	0.857	0.996	0.703	0.918	0.447	0.968	0.769
AN	-0.001	-0.016	-0.060	-0.034	-0.058	-0.017	*	0.679	0.465	0.786	0.521	0.950	0.461	0.555	0.297	0.611	0.112	0.993	0.842	0.527	1.000	1.000	0.951	0.999	0.937	1.000	0.992
IA	-0.008	-0.003	-0.008	0.011	-0.023	-0.009	-0.017	*	0.509	0.983	0.625	0.985	0.609	0.117	0.145	0.413	0.207	1.000	0.973	0.576	0.994	1.000	0.878	0.999	0.825	0.999	0.997
PS	-0.078	0.002	-0.048	0.007	-0.028	0.013	-0.012	-0.005	*	0.988	0.475	0.929	0.499	0.021	0.103	0.410	0.209	0.999	0.973	0.877	1.000	1.000	0.873	1.000	0.468	1.000	0.991
BS	0.031	-0.016	-0.034	-0.008	0.003	0.000	-0.028	-0.021	-0.038	*	0.477	0.385	0.453	0.042	0.930	0.874	0.995	1.000	0.928	0.546	0.989	1.000	0.644	0.999	0.102	1.000	0.970
LOB	0.187	-0.039	-0.060	-0.025	0.033	0.020	-0.043	-0.027	-0.015	-0.016	*	0.525	0.281	0.489	0.879	0.716	0.984	0.411	0.024	0.102	0.601	0.197	0.407	0.364	0.156	0.899	0.418
LO	0.093	-0.044	-0.030	-0.030	0.000	-0.021	-0.047	-0.025	-0.030	0.002	-0.012	*	0.057	0.057	0.389	0.998	0.955	0.986	0.442	0.378	0.519	0.603	0.930	0.140	0.495	0.981	0.865
MA	0.178	0.009	0.005	0.000	0.037	0.008	-0.019	-0.015	-0.010	-0.009	0.007	0.061	*	0.057	0.808	0.184	0.873	0.639	0.022	0.095	0.479	0.931	0.089	0.856	0.053	0.930	0.423
CB	0.253	0.010	0.060	0.015	0.066	0.039	-0.027	0.016	0.069	0.047	-0.027	0.045	0.063	*	0.720	0.203	0.794	0.080	0.006	0.025	0.295	0.062	0.207	0.112	0.034	0.311	0.227
YA	0.118	0.014	0.045	0.018	0.012	0.036	-0.008	0.008	0.018	-0.028	-0.071	-0.001	-0.041	-0.027	*	0.016	0.810	0.962	0.083	0.088	0.953	0.940	0.082	0.994	0.034	0.990	0.824
PAR	-0.051	-0.011	-0.088	-0.008	-0.021	-0.009	-0.023	-0.003	-0.006	-0.021	-0.049	-0.049	0.004	0.003	0.024	*	0.056	1.000	0.957	0.457	0.999	1.000	0.977	1.000	0.985	1.000	0.999
TA	0.052	0.002	0.003	0.016	-0.007	0.035	0.003	0.003	0.003	-0.045	-0.116	-0.035	-0.046	-0.030	-0.028	0.011	*	0.996	0.299	0.073	0.983	0.995	0.216	0.999	0.113	0.996	0.985
A	-0.022	-0.178	-0.242	-0.162	-0.165	-0.147	-0.212	-0.169	-0.262	-0.145	-0.017	-0.079	-0.016	0.055	-0.090	-0.213	-0.153	*	0.898	0.912	0.944	0.956	0.520	0.991	0.569	1.000	0.919
BK	0.002	-0.069	-0.105	-0.042	-0.078	-0.009	-0.073	-0.049	-0.086	-0.049	0.059	-0.006	0.038	0.107	0.018	-0.065	-0.019	-0.128	*	0.289	0.354	0.924	0.286	0.495	0.067	0.805	0.417
BM	-0.103	-0.021	-0.121	-0.011	-0.059	0.002	-0.065	-0.031	-0.096	-0.032	0.061	0.012	0.037	0.150	0.045	-0.036	0.019	-0.218	-0.048	*	0.804	0.236	0.203	0.668	0.198	0.898	0.484
COL	-0.042	-0.142	-0.183	-0.148	-0.139	-0.094	-0.238	-0.147	-0.198	-0.100	-0.009	-0.002	-0.007	0.014	-0.106	-0.164	-0.112	-0.171	-0.029	-0.134	*	0.080	0.599	0.856	0.416	0.896	0.727
J	-0.004	-0.119	-0.205	-0.110	-0.101	-0.129	-0.151	-0.103	-0.119	-0.071	0.000	-0.011	-0.057	0.034	-0.046	-0.140	-0.079	-0.067	-0.072	-0.014	0.044	*	0.520	0.666	0.150	0.913	0.993
M	0.065	-0.092	-0.156	-0.080	-0.092	-0.057	-0.124	-0.056	-0.069	-0.035	0.012	-0.079	0.067	0.024	0.031	-0.117	-0.013	-0.031	-0.020	-0.019	0.011	-0.043	*	0.428	0.583	1.000	0.741
NAY	0.054	-0.059	-0.057	-0.061	-0.040	-0.045	-0.112	-0.072	-0.089	-0.049	0.017	0.033	-0.036	0.042	-0.068	-0.074	-0.074	-0.088	-0.014	-0.017	-0.042	-0.015	0.015	*	0.052	1.000	0.871
OAX	0.151	-0.035	-0.049	-0.037	-0.006	-0.009	-0.068	-0.016	-0.008	0.026	0.046	-0.004	0.079	0.060	0.041	-0.056	0.014	-0.023	0.053	0.071	-0.011	0.016	-0.042	0.057	*	0.570	0.556
SAI	-0.167	-0.228	-0.271	-0.216	-0.210	-0.183	-0.258	-0.219	-0.308	-0.193	-0.065	-0.118	-0.101	0.014	-0.157	-0.246	-0.191	-0.257	-0.121	0.181	-0.063	-0.070	-0.125	-0.102	-0.035	*	0.891
SSC	0.075	-0.105	-0.163	-0.111	-0.082	-0.047	-0.135	-0.087	-0.096	-0.060	-0.013	-0.040	0.001	0.022	-0.049	-0.122	-0.090	-0.105	-0.023	-0.012	-0.063	-0.110	-0.095	-0.039	-0.020	-0.125	*

Anexo 12. Matriz de los valores de coancestría (Reynolds et al., 1983) para el análisis general de las 27 localidades, las cuales se conformaron en un solo grupo (3er nivel de resolución). Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

	IM	EP	GA	LI	E	SR	AN	IA	PS	BS	LOB	LO	MA	CB	YA	PAR	TA	A	BK	BM	COL	J	M	NAY	OAX	SAI	SSC
IM	*																										
EP	0.001	*																									
GA	0.000	0.000	*																								
LI	0.009	0.002	0.000	*																							
E	0.006	0.000	0.000	0.000	*																						
SR	0.072	0.001	0.000	0.011	0.000	*																					
AN	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*																				
IA	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	*																			
PS	0.000	0.002	0.000	0.007	0.000	0.013	0.000	0.000	*																		
BS	0.031	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	*																	
LOB	0.206	0.000	0.000	0.000	0.033	0.020	0.000	0.000	0.000	0.000	*																
LO	0.097	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	*															
MA	0.196	0.009	0.005	0.000	0.038	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.063	*														
CB	0.292	0.010	0.062	0.015	0.069	0.040	0.000	0.016	0.071	0.049	0.000	0.046	0.065	*													
YA	0.125	0.014	0.046	0.019	0.012	0.036	0.000	0.008	0.018	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*												
PAR	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.003	0.024	*											
TA	0.054	0.002	0.003	0.017	0.000	0.036	0.003	0.003	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	*										
A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.057	0.000	0.000	0.000	*									
BK	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.061	0.000	0.039	0.113	0.019	0.000	0.000	0.000	*								
BM	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.063	0.012	0.038	0.162	0.046	0.000	0.019	0.000	0.000	*							
COL	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*						
J	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.034	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.045	*				
M	0.067	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.012	0.000	0.069	0.024	0.032	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	*			
NAY	0.055	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.034	0.000	0.043	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	*		
OAX	0.164	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.026	0.047	0.000	0.082	0.062	0.042	0.000	0.014	0.000	0.055	0.073	0.000	0.016	0.000	0.059	*		
SAI	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*	
SSC	0.078	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.022	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*

Anexo 13. Matriz de los valores de Slatkin (Slatkin, 1995) para el análisis general de las 27 localidades, las cuales se conformaron en un solo grupo (3er nivel de resolución). Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

	IM	EP	GA	LI	E	SR	AN	IA	PS	BS	LOB	LO	MA	CB	YA	PAR	TA	A	BK	BM	COL	J	M	NAY	OAX	SAI	SSC
IM	*																										
EP	0.001	*																									
GA	0.000	0.000	*																								
LI	0.009	0.002	0.000	*																							
E	0.006	0.000	0.000	0.000	*																						
SR	0.075	0.001	0.000	0.011	0.000	*																					
AN	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*																				
IA	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	*																			
PS	0.000	0.002	0.000	0.007	0.000	0.013	0.000	0.000	*																		
BS	0.032	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	*																	
LOB	0.229	0.000	0.000	0.000	0.034	0.021	0.000	0.000	0.000	0.000	*																
LO	0.102	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	*															
MA	0.216	0.009	0.005	0.000	0.039	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.065	*														
CB	0.339	0.010	0.064	0.015	0.071	0.040	0.000	0.016	0.074	0.050	0.000	0.047	0.068	*													
YA	0.133	0.014	0.048	0.019	0.012	0.037	0.000	0.008	0.018	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*												
PAR	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.003	0.025	*											
TA	0.055	0.002	0.003	0.017	0.000	0.037	0.003	0.003	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	*										
A	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.058	0.000	0.000	0.000	*									
BK	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.062	0.000	0.039	0.119	0.019	0.000	0.000	0.000	*								
BM	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.065	0.012	0.038	0.176	0.048	0.000	0.019	0.000	0.000	*							
COL	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*						
J	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.035	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.046	*				
M	0.069	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.012	0.000	0.072	0.024	0.032	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	*				
NAY	0.057	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.035	0.000	0.044	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	*			
OAX	0.178	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.027	0.048	0.000	0.085	0.064	0.043	0.000	0.014	0.000	0.056	0.076	0.000	0.016	0.000	0.603	*		
SAI	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*	
SSC	0.081	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.022	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*

Anexo 14. Estimadores de diversidad genética de seis *loci* microsatélites de *O. mimus*. El análisis se realizó al agrupar a los individuos en zonas geográficas, México, Ecuador y Perú. Abreviaciones: *N* (número de individuos), *N_a* (número de alelos por locus), *H_o* (heterocigosidad observada), *H_e* (heterocigosidad esperada), *GW* (índice de Garza-Williamson), *F_{IS}* (coeficiente de endogamia). Significancia estadística ($P < 0.05$) del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) se resalta en cursivas.

Zona geográfica	<i>N</i>	Locus	<i>N_a</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>P</i> (HWE)	<i>GW</i>	<i>F_{IS}</i>
Pacífico mexicano (México)	54	<i>Omi 1038</i>	4	0.981	0.532	<i>0.000</i>	0.444	-0.858
		<i>Omi 15890</i>	4	0.533	0.643	<i>0.015</i>	1.000	0.172
		<i>Omi 35222</i>	20	0.788	0.893	0.341	0.909	0.118
		<i>Omi 577</i>	3	0.333	0.557	<i>0.000</i>	1.000	0.404
		<i>Omi 11488</i>	5	0.412	0.624	<i>0.043</i>	0.500	0.347
		<i>Omi 11849</i>	4	1.000	0.733	<i>0.035</i>	0.211	-0.429
		Promedio	6.667	0.675	0.664	0.072	0.677	-0.041
Pacífico ecuatoriano (Ecuador)	100	<i>Omi 1038</i>	2	0.989	0.503	<i>0.000</i>	1.000	-0.979
		<i>Omi 15890</i>	6	0.598	0.621	<i>0.012</i>	0.182	0.038
		<i>Omi 35222</i>	23	0.697	0.929	<i>0.000</i>	0.885	0.251
		<i>Omi 577</i>	3	0.896	0.539	<i>0.000</i>	1.000	-0.669
		<i>Omi 11488</i>	10	0.426	0.649	<i>0.000</i>	0.588	0.345
		<i>Omi 11849</i>	4	1.000	0.540	<i>0.000</i>	0.211	-0.867
		Promedio	8.000	0.768	0.630	0.002	0.644	-0.314
Pacífico peruano (Perú)	124	<i>Omi 1038</i>	3	1.000	0.506	<i>0.000</i>	1.000	-0.984
		<i>Omi 15890</i>	7	0.585	0.568	<i>0.004</i>	0.875	-0.031
		<i>Omi 35222</i>	24	0.726	0.934	<i>0.000</i>	0.857	0.224
		<i>Omi 577</i>	3	0.548	0.528	<i>0.036</i>	1.000	-0.040
		<i>Omi 11488</i>	8	0.296	0.547	<i>0.000</i>	0.727	0.460
		<i>Omi 11849</i>	6	1.000	0.538	<i>0.000</i>	0.429	-0.872
		Promedio	8.500	0.693	0.603	0.007	0.815	-0.207
Promedio de las tres zonas			7.722	0.712	0.632	0.027	0.712	-0.187

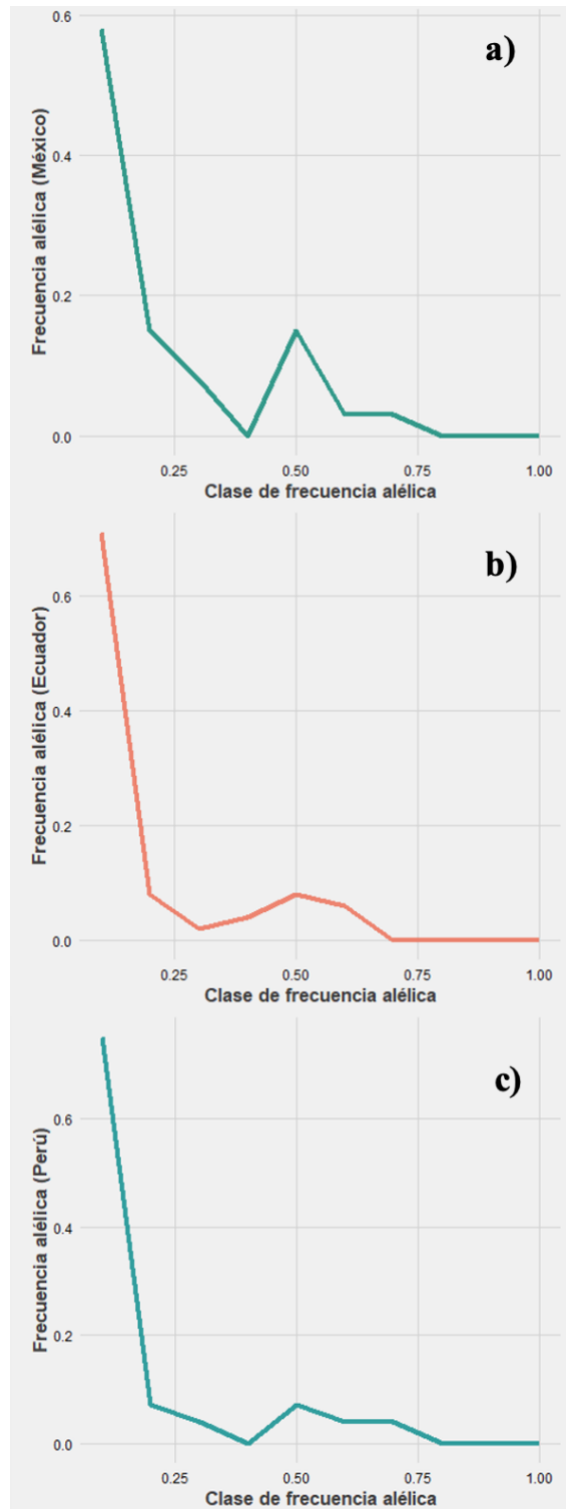
Anexo 15. Estimadores de diversidad genética de seis *loci* microsatélites de *O. mimus*. El análisis se realizó para las 27 localidades sin agrupar. Abreviaciones: *N* (número de individuos), *N_a* (número de alelos por locus), *H_o* (heterocigosidad observada), *H_e* (heterocigosidad esperada), *GW* (índice de Garza-Williamson), *F_{IS}* (coeficiente de endogamia). Significancia estadística ($P < 0.05$) del equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE). Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

Localidad	Clave	<i>N</i>	Locus	<i>N_a</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>P</i> (HWE)	<i>GW</i>	<i>F_{IS}</i>
Isla Malpelo	IM	2	<i>Omi</i> 1038	2	1.000	0.667	1.000	1.000	-1.000
			<i>Omi</i> 15890	2	1.000	1.000	1.000	0.667	0.000
			<i>Omi</i> 35222	2	0.000	0.667	0.334	0.500	1.000
			<i>Omi</i> 577	1	0.000	0.000	–	1.000	–
			<i>Omi</i> 11488	1	0.000	0.000	–	1.000	–
			<i>Omi</i> 11849	0	0.000	0.000	–	0.000	–
			Promedio	1.333	0.333	0.389	0.778	0.694	0.000
Estero de Plátano	EP	40	<i>Omi</i> 1038	2	1.000	0.507	0.000	1.000	-1.000
			<i>Omi</i> 15890	4	0.625	0.645	0.577	0.364	0.032
			<i>Omi</i> 35222	19	0.725	0.930	0.001	0.826	0.223
			<i>Omi</i> 577	2	0.897	0.501	0.000	1.000	-0.810
			<i>Omi</i> 11488	5	0.359	0.645	0.000	0.714	–
			<i>Omi</i> 11849	2	1.000	0.510	0.000	1.000	–
			Promedio	5.667	0.768	0.623	0.096	0.820	-0.389
Galera	GA	2	<i>Omi</i> 1038	2	1.000	0.667	1.000	1.000	-1.000
			<i>Omi</i> 15890	2	1.000	0.667	1.000	0.667	-1.000
			<i>Omi</i> 35222	2	1.000	0.667	1.000	0.500	-1.000
			<i>Omi</i> 577	3	1.000	0.833	1.000	1.000	-0.333
			<i>Omi</i> 11488	2	1.000	0.667	1.000	1.000	–
			<i>Omi</i> 11849	2	1.000	1.000	1.000	1.000	–
			Promedio	2.167	1.000	0.750	1.000	0.861	-0.833
Liguiqui	LI	27	<i>Omi</i> 1038	2	1.000	0.509	0.000	1.000	-1.000
			<i>Omi</i> 15890	4	0.667	0.591	0.598	1.000	-0.132
			<i>Omi</i> 35222	13	0.630	0.905	0.000	0.591	0.308
			<i>Omi</i> 577	3	1.000	0.574	0.000	1.000	-0.768
			<i>Omi</i> 11488	4	0.593	0.558	0.667	0.400	–
			<i>Omi</i> 11849	2	1.000	0.515	0.000	1.000	–
			Promedio	4.667	0.815	0.609	0.211	0.832	-0.398
Salinas	E	10	<i>Omi</i> 1038	2	0.900	0.521	0.046	1.000	-0.800
			<i>Omi</i> 15890	3	0.400	0.647	0.200	0.750	0.395
			<i>Omi</i> 35222	10	0.500	0.937	0.000	0.500	0.480
			<i>Omi</i> 577	3	0.800	0.568	0.361	1.000	-0.440
			<i>Omi</i> 11488	5	0.111	0.739	0.000	0.556	–
			<i>Omi</i> 11849	2	1.000	0.667	1.000	1.000	–
			Promedio	4.167	0.619	0.680	0.268	0.801	-0.091
Santa Rosa	SR	13	<i>Omi</i> 1038	2	1.000	0.524	0.003	1.000	-1.000
			<i>Omi</i> 15890	4	0.455	0.515	0.158	0.154	0.123
			<i>Omi</i> 35222	11	0.667	0.917	0.019	0.688	0.282
			<i>Omi</i> 577	3	0.800	0.568	0.361	1.000	-0.440
			<i>Omi</i> 11488	6	0.500	0.795	0.017	0.353	–
			<i>Omi</i> 11849	4	1.000	0.822	0.028	0.211	–
			Promedio	5.000	0.737	0.690	0.098	0.567	-0.259
Anconcito	AN	6	<i>Omi</i> 1038	2	1.000	0.545	0.091	1.000	-1.000
			<i>Omi</i> 15890	3	0.500	0.621	0.654	0.750	0.211
			<i>Omi</i> 35222	9	0.833	0.939	0.392	0.563	0.123
			<i>Omi</i> 577	3	1.000	0.621	0.091	1.000	-0.714
			<i>Omi</i> 11488	3	0.333	0.621	0.220	0.333	–
			<i>Omi</i> 11849	2	1.000	0.571	0.314	1.000	–
			Promedio	3.667	0.778	0.653	0.294	0.774	-0.345

Isla Lobos de Afuera	IA	38	<i>Omi 1038</i>	3	1.000	0.520	0.000	1.000	-0.949
			<i>Omi 15890</i>	4	0.568	0.573	0.082	1.000	0.009
			<i>Omi 35222</i>	16	0.658	0.925	0.000	0.842	0.291
			<i>Omi 577</i>	3	0.553	0.519	0.555	1.000	-0.066
			<i>Omi 11488</i>	7	0.242	0.663	0.000	0.636	–
			<i>Omi 11849</i>	4	1.000	0.551	0.000	0.286	–
			Promedio	6.167	0.670	0.625	0.106	0.794	-0.179
Punta Sal	PS	10	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.526	0.007	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	4	0.700	0.642	0.543	0.800	-0.096
			<i>Omi 35222</i>	10	0.700	0.921	0.113	0.500	0.250
			<i>Omi 577</i>	2	0.000	0.337	0.009	1.000	1.000
			<i>Omi 11488</i>	3	0.400	0.584	0.242	0.600	–
			<i>Omi 11849</i>	2	1.000	0.538	0.037	1.000	–
			Promedio	3.833	0.633	0.591	0.158	0.817	0.039
Bahía Sechura	BS	14	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.519	0.001	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	3	0.643	0.574	0.533	0.750	-0.125
			<i>Omi 35222</i>	14	0.786	0.944	0.120	0.636	0.173
			<i>Omi 577</i>	3	0.143	0.500	0.003	1.000	0.722
			<i>Omi 11488</i>	5	0.429	0.471	0.756	0.625	–
			<i>Omi 11849</i>	2	1.000	0.600	0.400	1.000	–
			Promedio	4.833	0.667	0.601	0.302	0.835	-0.057
Lobitos	LOB	3	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.600	0.401	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	2	0.667	0.533	1.000	0.667	-0.333
			<i>Omi 35222</i>	5	1.000	0.933	1.000	0.385	-0.091
			<i>Omi 577</i>	2	0.667	0.533	1.000	1.000	-0.333
			<i>Omi 11488</i>	2	0.333	0.333	1.000	1.000	–
			<i>Omi 11849</i>	0	0.000	0.000	–	0.000	–
			Promedio	2.167	0.611	0.489	0.880	0.810	-0.439
Los Órganos	LO	13	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.520	0.001	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	3	0.385	0.625	0.154	0.750	0.394
			<i>Omi 35222</i>	11	0.692	0.889	0.003	0.579	-0.229
			<i>Omi 577</i>	3	0.538	0.557	1.000	1.000	0.034
			<i>Omi 11488</i>	3	0.111	0.621	0.003	0.333	–
			<i>Omi 11849</i>	2	1.000	1.000	1.000	1.000	–
			Promedio	4.000	0.621	0.702	0.360	0.777	-0.200
Mancora	MA	5	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.556	0.126	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	2	0.200	0.200	1.000	0.500	0.000
			<i>Omi 35222</i>	7	0.800	0.911	0.491	0.500	0.135
			<i>Omi 577</i>	3	0.600	0.689	0.110	1.000	0.143
			<i>Omi 11488</i>	2	0.400	0.356	1.000	1.000	–
			<i>Omi 11849</i>	0	0.000	0.000	–	0.000	–
			Promedio	2.667	0.500	0.452	0.545	0.800	-0.181
Cabo Blanco	CB	7	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.538	0.038	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	3	0.714	0.560	1.000	0.750	-0.304
			<i>Omi 35222</i>	8	0.857	0.868	0.313	0.500	0.014
			<i>Omi 577</i>	3	0.286	0.385	0.231	1.000	0.273
			<i>Omi 11488</i>	3	0.286	0.473	0.441	0.600	–
			<i>Omi 11849</i>	0	0.000	0.000	–	0.000	–
			Promedio	3.167	0.524	0.471	0.404	0.770	-0.254

Yacila	YA	11	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.524	0.003	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	3	0.455	0.481	1.000	0.750	0.057
			<i>Omi 35222</i>	11	0.818	0.931	0.378	0.611	0.126
			<i>Omi 577</i>	2	0.818	0.524	0.091	1.000	-0.607
			<i>Omi 11488</i>	3	0.091	0.325	0.008	0.600	-
			<i>Omi 11849</i>	4	1.000	0.697	0.011	1.000	-
			Promedio	4.167	0.697	0.580	0.248	0.827	-0.356
Parachique	PAR	13	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.520	0.001	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	4	0.692	0.637	0.447	0.800	-0.091
			<i>Omi 35222</i>	10	0.385	0.889	0.000	0.500	0.577
			<i>Omi 577</i>	2	0.923	0.517	0.006	1.000	-0.846
			<i>Omi 11488</i>	4	0.615	0.668	0.010	0.800	-
			<i>Omi 11849</i>	2	1.000	0.529	0.011	1.000	-
			Promedio	4	0.769	0.627	0.079	0.850	-0.340
Talara	TA	10	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.526	0.007	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	5	0.800	0.663	0.521	0.625	-0.220
			<i>Omi 35222</i>	13	0.700	0.958	0.000	0.591	0.280
			<i>Omi 577</i>	2	1.000	0.526	0.007	1.000	-1.000
			<i>Omi 11488</i>	3	0.100	0.279	0.053	0.600	-
			<i>Omi 11849</i>	2	1.000	0.533	0.025	1.000	-
			Promedio	4.500	0.767	0.581	0.102	0.803	-0.485
Acapulco	A	5	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.556	0.128	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	1	0.000	0.000	-	1.000	-
			<i>Omi 35222</i>	7	0.600	0.911	0.048	0.368	0.368
			<i>Omi 577</i>	2	0.400	0.356	1.000	1.000	-0.143
			<i>Omi 11488</i>	1	0.000	0.000	-	1.000	-
			<i>Omi 11849</i>	0	0.000	0.000	-	0.000	-
			Promedio	2.167	0.333	0.304	0.392	0.789	-0.258
Bahía Kino	BK	6	<i>Omi 1038</i>	3	1.000	0.621	0.090	1.000	-0.714
			<i>Omi 15890</i>	3	0.600	0.733	0.542	0.750	0.200
			<i>Omi 35222</i>	5	1.000	0.867	1.000	0.625	-0.176
			<i>Omi 577</i>	2	0.250	0.250	1.000	1.000	0.000
			<i>Omi 11488</i>	3	1.000	0.833	1.000	0.750	-
			<i>Omi 11849</i>	2	1.000	0.667	1.000	1.000	-
			Promedio	3.000	0.808	0.662	0.772	0.854	-0.173
Bahía Magdalena	BM	2	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.667	1.000	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	3	0.500	0.833	0.332	0.750	0.500
			<i>Omi 35222</i>	2	1.000	0.667	1.000	0.400	-1.000
			<i>Omi 577</i>	1	0.000	0.000	-	0.000	-
			<i>Omi 11488</i>	2	1.000	1.000	1.000	1.000	-
			<i>Omi 11849</i>	2	1.000	1.000	1.000	1.000	-
			Promedio	2.000	0.750	0.694	0.866	0.830	-0.500
El Viejo	COL	3	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.600	0.400	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	2	0.333	0.600	1.000	0.500	0.500
			<i>Omi 35222</i>	3	0.667	0.600	1.000	0.600	-0.143
			<i>Omi 577</i>	2	0.000	0.533	0.200	1.000	1.000
			<i>Omi 11488</i>	0	0.000	0.000	-	0.000	-
			<i>Omi 11849</i>	0	0.000	0.000	-	0.000	-
			Promedio	1.500	0.333	0.389	0.650	0.775	0.089

Bahía Banderas	J	8	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.533	0.025	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	3	0.750	0.667	0.333	0.750	-0.135
			<i>Omi 35222</i>	8	0.750	0.875	0.504	0.444	0.152
			<i>Omi 577</i>	3	0.875	0.642	0.002	1.000	-0.400
			<i>Omi 11488</i>	0	0.000	0.000	–	0.000	–
			<i>Omi 11849</i>	0	0.000	0.000	–	0.000	–
			Promedio	2.667	0.563	0.453	0.216	0.799	-0.346
Caleta de Campos	M	3	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.600	0.400	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	3	1.000	0.833	1.000	0.750	-0.330
			<i>Omi 35222</i>	5	1.000	0.933	1.000	0.357	-0.091
			<i>Omi 577</i>	3	0.333	0.733	0.200	1.000	0.600
			<i>Omi 11488</i>	1	0.000	0.000	–	1.000	–
			<i>Omi 11849</i>	2	1.000	1.000	1.000	1.000	–
			Promedio	2.667	0.722	0.683	0.720	0.821	-0.205
Platanitos	NAY	8	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.533	0.025	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	3	0.375	0.608	0.108	0.750	0.400
			<i>Omi 35222</i>	7	0.500	0.883	0.008	0.583	0.451
			<i>Omi 577</i>	3	0.250	0.567	0.021	1.000	0.576
			<i>Omi 11488</i>	2	0.250	0.250	1.000	1.000	–
			<i>Omi 11849</i>	0	0.000	0.000	–	0.000	–
			Promedio	2.833	0.396	0.474	0.232	0.867	0.107
Estacahuite	OAX	11	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.526	0.007	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	4	0.556	0.647	0.210	1.000	0.149
			<i>Omi 35222</i>	9	0.727	0.831	0.162	0.563	0.130
			<i>Omi 577</i>	3	0.200	0.611	0.002	1.000	0.684
			<i>Omi 11488</i>	2	0.400	0.356	1.000	1.000	–
			<i>Omi 11849</i>	2	1.000	1.000	1.000	1.000	–
			Promedio	3.667	0.647	0.662	0.397	0.927	-0.009
Isla Alcatraz	SAI	3	<i>Omi 1038</i>	2	1.000	0.600	0.400	1.000	-1.000
			<i>Omi 15890</i>	3	0.333	0.733	0.202	0.750	0.600
			<i>Omi 35222</i>	6	1.000	1.000	1.000	0.667	0.000
			<i>Omi 577</i>	1	0.000	0.000	–	1.000	–
			<i>Omi 11488</i>	0	0.000	0.000	–	0.000	–
			<i>Omi 11849</i>	0	0.000	0.000	–	0.000	–
			Promedio	2.000	0.389	0.389	0.534	0.806	-0.133
San Carlos	SSC	5	<i>Omi 1038</i>	3	0.800	0.711	0.035	0.333	-0.143
			<i>Omi 15890</i>	3	0.500	0.714	0.314	0.750	0.333
			<i>Omi 35222</i>	7	1.000	0.964	1.000	0.438	-0.043
			<i>Omi 577</i>	3	0.333	0.733	0.199	1.000	0.600
			<i>Omi 11488</i>	3	0.333	0.733	0.201	1.000	–
			<i>Omi 11849</i>	0	0.000	0.000	–	0.000	–
			Promedio	3.167	0.494	0.643	0.350	0.704	0.187



Anexo 16. Distribución de las frecuencias alélicas en forma de L ('L-shaped') para el grupo de México (a), Ecuador (b) y Perú (c), confirmando la ausencia de cuellos de botella recientes. En el eje x se observa la clase de frecuencia alélica y en el eje y, la frecuencia alélica.

Anexo 17. Matriz de las distancias geográficas (Km) obtenidas a través de Google Earth Pro 7.3 con base en las coordenadas geográficas. La estimación de las distancias geográficas se realizó en pares entre las 27 localidades. Las claves de cada localidad se muestran en el Cuadro 1.

	A	BK	SSC	BM	COL	J	M	NAY	OAX	SAI	IM	AN	E	EP	GA	LI	SR	BS	CB	IA	LO	LOB	MA	PAR	PS	TA	YA
A	0																										
BK	1817.26	0																									
SSC	1693.83	123.41	0																								
BM	1545.67	452.73	372.75	0																							
COL	534.62	1329.4	1206.23	1018.9	0																						
J	707.36	1133.7	1010.48	839.09	196.62	0																					
M	339.76	1513.5	1390.19	1214.3	196.49	382.28	0																				
NAY	759.3	1105.3	982.07	805.28	223.81	34.89	413.39	0																			
OAX	382.39	2154.6	2032.38	1912.3	913.72	1076.3	720.95	1110.44	0																		
SAI	1818.73	1.66	125.14	453.49	1330.9	1135	1514.7	1107.3	2156.2	0																	
IM	2447.08	4222.6	4102.44	3991.4	2980.5	3153.2	2783.71	3186.69	2079.4	4224.1	0																
AN	2968.07	4779.8	4657.14	4506.7	3487.1	3673.7	3291.88	3704.16	2626.5	4781.3	703.23	0															
E	2956.26	4767.7	4645.06	4494.9	3475.3	3660.9	3280.19	3692.47	2614.5	4769.3	691.07	12.67	0														
EP	2798.68	4590.9	4469.85	4344	3328.2	3506.2	3131.65	3539.31	2439.4	4592.5	392.93	354.2	344.3	0													
GA	2800.06	4591.6	4470.5	4343.4	3329.7	3507.6	3133.11	3540.66	2440.4	4593.2	391.29	360	350.2	7.16	0												
LI	2867.42	4674.4	4551.33	4409.4	3390.4	3573.4	3194.63	3605.82	2519.8	4675.9	561.22	143.3	131.7	218.2	224.57	0											
SR	3104.24	4916.2	4793.5	4642.4	3622.3	3807.7	3427.67	3840.18	2763	4917.7	819.83	136.5	148.6	446.8	451.25	262.17	0										
BS	3240.83	5058.2	4934.79	4764.1	3748.1	3937.9	3554.81	3968.68	2914.9	5059.1	1068.2	366.5	378.1	715.4	720.54	509.61	277.04	0									
CB	3099.99	4916.6	4793.31	4628.7	3611	3799.2	3417.4	3830.65	2769.5	4917.9	912.87	216.2	227	570.1	575.71	358.27	166.22	157.98	0								
IA	3367.47	5184.6	5061.33	4884.5	3870.4	4061.2	3678.73	4091.93	3046.1	5186	1215	512.3	524.2	857.4	862.35	655.43	413.1	146.95	304.69	0							
LO	3101.69	4917.9	4794.63	4630.6	3613.6	3801.3	3419.6	3832.81	2770.2	4919.4	905.66	206.8	217.9	559.8	565.39	349.47	152.46	163.38	13.9	310.3	0						
LOB	3113.63	4930.4	4807.03	4640.6	3623.8	3812.3	3430.34	3843.56	2784.4	4931.8	935.03	239.2	249.9	593.1	598.72	381.13	185.31	137.72	23.03	283.8	34.49	0					
MA	3100.94	4916.9	4794.02	4630.8	3613.2	3801	3419.36	3832.46	2768.7	4918.4	898.5	198.5	209.7	550.9	556.38	341.36	141.82	169.95	24.46	316.8	10.66	44.87	0				
PAR	3253.91	5070.8	4947.7	4776.3	3760.9	3950.3	3567.75	3981.37	2928.3	5072.5	1082.6	380.7	392.4	728.7	733.84	523.86	289.53	14.53	172.52	132.5	177.87	152.2	184.36	0			
PS	3096.48	4912	4789.06	4626.8	3609.6	3796.7	3415.48	3828.56	2763.3	4913.7	885.09	183.7	195.3	535.3	540.79	326.93	125.7	183.28	40.79	329.8	27.37	61.67	16.83	197.56	0		
TA	3124.06	4940.9	4817.55	4649.9	3633.8	3822.3	3440.39	3853.67	2795.4	4942.3	948.59	252.5	263.4	606.2	611.86	394.53	195.01	124.84	36.34	270.6	46.74	13.56	56.67	139.28	73.34	0	
YA	3179.23	4996.3	4872.83	4702.9	3687.3	3876.2	3494.29	3907.56	2852.4	4997.8	1010.7	312	323.3	664.2	669.65	454.84	237.87	63.12	97.96	207.7	105.52	76.28	113.6	77.29	128.75	62.95	0

Declaración de originalidad

El (La) que suscribe Scarlett Munguía Prieto,
alumno (a) del posgrado Maestría en Biología,
de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana
Iztapalapa y autor(a) de la tesis o idónea comunicación de resultados titulada:
"Estructura genética poblacional y filogeografía de Octopus mimus (Cephalopoda:
Octopodidae) en el Pacífico Oriental tropical mediante el uso de loci microsatélites",

Declaro que:

1. La tesis o idónea comunicación de resultados que presento ante H. Jurado para lo obtención del grado de Maestra en Biología es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis o idónea comunicación de resultados no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firmó en la Ciudad de México el 26 de enero
del 2021.

Atentamente

Scarlett Munguía Prieto

Nombre y firma del alumno

Este documento debe ser firmado con tinta azul y debe anexarse copia en la tesis o idónea comunicación de resultados (tesina, reporte, etc.), el documento original será conservado por el Coordinador del Posgrado.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00196

Matricula: 2183801794

Estructura genética poblacional y filogeografía de *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopoda) en el Pacífico oriental tropical determinada mediante loci microsatélites polimórficos.



Sc
SCARLETT MUNGUÍA PRIETO
ALUMNA

REVISÓ

[Signature]
MTRA. ROSALÍA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

Con base en la Legislación de la Universidad Autónoma Metropolitana, en la Ciudad de México se presentaron a las 11:00 horas del día 29 del mes de enero del año 2021 POR VÍA REMOTA ELECTRÓNICA, los suscritos miembros del jurado designado por la Comisión del Posgrado:

DR. RICARDO PLIEGO CARDENAS
DRA. ERIKA MAGALLON GAYON
DR. UNAI MARCAIDA ABURTO
DR. MIGUEL ANGEL DEL RIO PORTILLA

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRA EN BIOLOGIA

DE: SCARLETT MUNGUÍA PRIETO

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

[Signature]
DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTE

[Signature]
DR. RICARDO PLIEGO CARDENAS

VOCAL

[Signature]
DRA. ERIKA MAGALLON GAYON

VOCAL

[Signature]
DR. UNAI MARCAIDA ABURTO

SECRETARIO

[Signature]
DR. MIGUEL ANGEL DEL RIO PORTILLA

El presente documento cuenta con la firma -autégrafa, escaneada o digital, según corresponda- del funcionario universitario competente, que certifica que las firmas que aparecen en esta acta - Temporal, digital o dictamen- son auténticas y las mismas que usan los c.c. profesores mencionados en ella