



# UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN)

P R E S E N T A

BIOL. ADRIÁN POMPA DOMÍNGUEZ

**FILOGEOGRAFÍA DE *Coryphopterus urosphilus* Ginsburg, 1938 (GOBIIDAE) EN EL PACÍFICO  
ORIENTAL TROPICAL.**

Director de Tesis: DR. OMAR CHASSIN NORIA.

Comité tutorial:

Dr. Omar Domínguez Domínguez  
Dr. Rodolfo Pérez Rodríguez  
Dr. Francisco Javier García De León  
Dr. Cuahutemoc Saenz Romero

Morelia, Michoacán



Septiembre 2018

# Índice

Resumen .....	1
Abstract .....	2
Introducción.....	3
Materiales y Métodos. ....	9
Recolecta Biológica.....	9
Amplificación y Secuenciación. ....	10
Diversidad Genética y Red de Haplotipos. ....	11
Diferenciación Genética.....	11
Demografía Histórica.....	11
Resultados.....	12
Material Biológico.....	12
Diversidad Genética.....	14
Red de Haplotipos. ....	15
Diferenciación Genética.....	17
Pruebas de Neutralidad y Demografía Histórica.....	19
Discusión.....	22
Diferenciación Genética y Provincias Biogeográficas. ....	22
Variación Genética y Demografía Histórica. ....	23
Conclusiones.....	25
Referencias.....	26

## Resumen

La regionalización biogeográfica del Pacífico Oriental Tropical (POT) se encuentra en continuo estudio y debate, ya que posee gran nivel de conectividad ecológica y características oceanográficas particulares y complejas sobre los ecosistemas, histórica y contemporáneamente, mismas que han sido moldeadas debido a la convergencia de las corrientes marinas, incidiendo sobre la distribución en especies que poseen dispersión larval. El presente estudio evaluó la estructura genética y filogeográfica de *Coryphopterus urosphilus* para determinar el efecto de las diferentes barreras y la distribución geográfica de la variación genética, utilizando el gen mitocondrial citocromo oxidasa subunidad I (*coxI*) en un total de 136 individuos. Dentro del POT se incluyeron cinco provincias biogeográficas: Cortés, Mexicana, Panámica (Continente), Revillagigedo y Galápagos (Insular), pertenecientes a 10 países. Las provincias continentales y la provincia de Galápagos mostraron valores altos de diversidad haplotípica y baja diversidad nucleotídica; la provincia de Revillagigedo presentó los valores más bajos de diversidades genéticas. Las muestras totales de las cinco provincias muestran dos haplogrupos bien diferenciados y con señales de expansión poblacional esta información también es apoyada por la red de haplotipos. Mediante las *Fst* pareadas se esclarece la diferenciación genética significativa entre las provincias de Galápagos y Revillagigedo respecto al Continente. Estos datos son confirmados con un análisis de AMOVA que sustenta dicha agrupación ( $\Phi_{st} = 0.44698$ ). En cuanto a demografía histórica los valores de  $F_s$  de Fu & Li para las tres poblaciones genéticamente diferenciadas sugieren un evento de cuello de botella seguido de una expansión poblacional; mediante el análisis Bayesian Skyline Plot, dicha expansión demográfica fue fechada en el Pleistoceno durante el último periodo interglaciar. La diferenciación genética entre las tres poblaciones identificadas hacen suponer que las brecha Centroamericana y de Sinaloa no funcionan como barreras naturales para la dispersión de *C. urosphilus*, mientras que la barrera oceánica que existe entre las islas y el continente son eficaces en el aislamiento de dichas poblaciones.

*Palabras clave:* Arrecife rocoso, Estructura genética, Flujo génico, Barreras oceanográficas, Provincias biogeográficas, Demografía.

## Abstract

The regionalization of the Tropical Eastern Pacific (TEP) is continuously studied and debated, due to its significant level of ecological connectivity and its specific, complex oceanographic characteristics on ecosystems. These ecosystems have been primarily formed by the convergence of marine currents, impacting species possessing larval dispersal and their distribution. This study assessed the genetic and phylogeographic structure of the *Coryphopterus urosphilus* to determine the effect of the different barriers and in this way regionalize the biogeographic provinces in respect to the study's species, using the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (*coxI*) gene in a total of 136 individuals. Within the TEP, five biogeographic provinces were addressed: the Cortez, Mexican, Panamic, Revillagigedo and Galápagos provinces, which belong to 10 countries. The three continental provinces displayed the highest values of haplotype diversity and nucleotide diversity. The Revillagigedo Province showed the lowest values of genetic diversity, allowing us to infer a process of founder effect. This information confirms the haplotype network, which shows two well-differentiated haplogroups with signs of population expansion. Pairwise *Fst* values clarify the significant genetic variation between the Galápagos and Revillagigedo provinces and the rest of the provinces, revealing the oceanic barrier. The results suggest the existence of three genetically differentiated populations: the Revillagigedo, the Galápagos, and the Continental. The AMOVA ( $\Phi_{CT} = 0.44327$ ) supports the grouping, revealing the largest value among groups, compared to a panmictic population. The *F<sub>s</sub>* values of Fu & Li for the three populations suggest a bottleneck event, followed by population expansion. Through Bayesian Skyline Plot analysis, this demographic expansion was dated during the Pleistocene in an interglacial period. The data of low gene flow and significant genetic variation among the three provinces show that the sandy breccias do not act as barriers for the dispersion of the *C. urosphilus*, while the oceanic divide does function as a natural barrier.

**Key words:** Rocky reef, Genetic structure, Gene flow, Oceanographic barriers, Biogeographic provinces, Demography.

## Introducción.

Las especies presentan cierto grado de estructuración genética asociado con la geografía, reflejando la interacción entre los procesos demográficos, genealógicos y la dinámica de la tierra, interpretando a su vez patrones bióticos. Dicho grado de estructuración es determinado en función de su diferenciación y diversidad genética, de sus niveles históricos en los patrones de flujo génico, la historia demográfica, las tasas mutacionales, el tamaño efectivo poblacional, a diferentes escalas espacio-temporales (Domínguez-Domínguez & Domínguez-Vázquez, 2009), así como a la selección y la recombinación (Slatkin, 1981).

La conectividad genética permite la cohesión entre poblaciones conespecíficas impidiendo su evolución independiente (Glynn *et al.*, 2016; Cowen & Sponungle 2009), se encuentra determinada por los niveles de migración de individuos entre las poblaciones influyendo factores de suma importancia; procesos biológicos, ecología del medio y condiciones ambientales locales (Lessios & Baums, 2017; Cowen & Sponungle, 2009). Sin embargo, el flujo génico es un principal componente en la estructura poblacional porque determina hasta qué punto cada población local es una unidad evolutiva independiente, o bien, descarta una adaptación local, impidiendo especiación (Aliaga, 2004; Balloux & Lugon-Moulin, 2002). Existen diferentes factores que son influyentes en este proceso micro-evolutivo en el medio marino, se pueden enlistar los siguientes: temperatura, salinidad, nutrientes, barreras físicas, distancia, clima y procesos oceanográficos, así como la historia de vida de las especies, su biología, capacidades de dispersión, comportamiento, y adaptaciones locales (Orell *et al.*, 1999; Piñeros & Gutiérrez, 2017). Dichos factores son fundamentales en los patrones evolutivos de la biodiversidad de la fauna marina (Dawson & Hammer, 2008).

El Pacífico Oriental Tropical (POT) es una zona heterogénea con una amplia diversidad de ambientes costeros, como arrecifes coralinos, arrecifes rocosos, bancos de arena, zonas pelágicas y estuarios (Domínguez *et al.*, 2012), se encuentra delimitado por el gradiente térmico de las corrientes frías del Norte de California y la corriente costera del Sur de Perú; al Oeste está

delimitado por la Barrera del Pacífico Este, y por el continente Americano al Este (*Glynn, 2017; Hastings, 2000*) e incluye cinco grupos de islas oceánicas: Archipiélago de Revillagigedo, Isla Clipperton, Isla del Coco, Isla Malpelo y el Archipiélago de las Galápagos. También cuenta con dos grandes discontinuidades de hábitat rocoso, que son brechas arenosas y/o fangosas sobre la línea continental conocidas como; la brecha de Sinaloa (370 Km) y la brecha Centroamericana (750 Km). De igual manera, el océano abierto es considerado otra barrera importante para el movimiento de organismos entre la línea costera y las islas oceánicas del POT; Revillagigedo (382 Km) y Galápagos, (972 km) (*Robertson & Allen, 2015; Briggs, 1974; Pedraza-Marrón, 2014; Kliman, 2016*). Las condiciones térmicas del POT son muy variables, lo que resulta en diferentes respuestas biológicas bien definidas según ubicación y temporalidad, por ejemplo; surgencias, giros oceánicos y fenómenos climáticos, (*Glynn, 2017*). El POT presenta fuertes vientos influenciados por la topografía del Continente Americano caracterizando la circulación de las corrientes marinas a escalas locales; remolinos permanentes e importantes surgencias, afectando niveles de profundidad respecto a la termoclina, lo que conlleva a la distribución desigual de los hábitats resultando en un patrón de poblaciones locales aisladas, especialmente para las especies demersales, que presentan una etapa larval pelágica, capacidad que otorga un gran potencial de distribución, y que debido al efecto de las corrientes son transportadas lejos de su sitio de eclosión, (*Kessler, 2006*). Las zonas marinas poco profundas pueden ser muy heterogéneas en comparación con zonas más profundas, ofreciendo más diversidad hábitats y nichos (*sensu Hutchinson, 1957*) que brindan oportunidades de especialización y especiación a lo largo de los límites ecológicos (*Bowen et al., 2013*).

Dentro del POT se establecen cuatro principales direcciones para el intercambio de genes entre poblaciones conespecíficas; entre el Este y el Pacífico central, entre la costa continental y las islas exteriores, entre las islas, y a lo largo de la costa e islas cercanas a la costa (*Lessios & Baums, 2017*). En cada dirección existen potenciales barreras al flujo de genes mediada por la dispersión larval, entre las más importantes son, el hábitat inadecuado para el establecimiento de poblaciones adultas y de las corrientes que canalizan el movimiento de las larvas a lo largo de un área en particular, o bien, condiciones ambientales diferenciales entre zonas oceánicas (*Glynn et al., 2016; Glynn & Ault, 2000*), participando en procesos de especiación de la región. Asimismo, las épocas reproductivas de las especies pueden estar relacionadas con el patrón de corrientes (*Sandoval-Huerta, 2014*), donde periodos cambiantes de corrientes oceanográficas influyen sobre la

abundancia de alimento y depredación, afectando su distribución, por ejemplo, durante el efecto de El Niño se ha registrado a *C. urosphilus* (1997) en bahía Samanco, Perú (Hooker, 2009). Ahora bien, este complejo y variante sistema de corrientes, aunado a los giros y surgencias marinas, origina una alta productividad primaria, propiciando su aprovechamiento por especies arrecifales, factor estrechamente relacionado con la dispersión y/o retención larval (Rocha et al., 2005; Taylor & Hellberg, 2005; Floeter et al., 2008), dichos giros pueden funcionar como barreras entre las poblaciones al mantener a las larvas cerca de las costas donde nacieron; retención larval (López-Chávez et al., 2016), (Fig. 1).

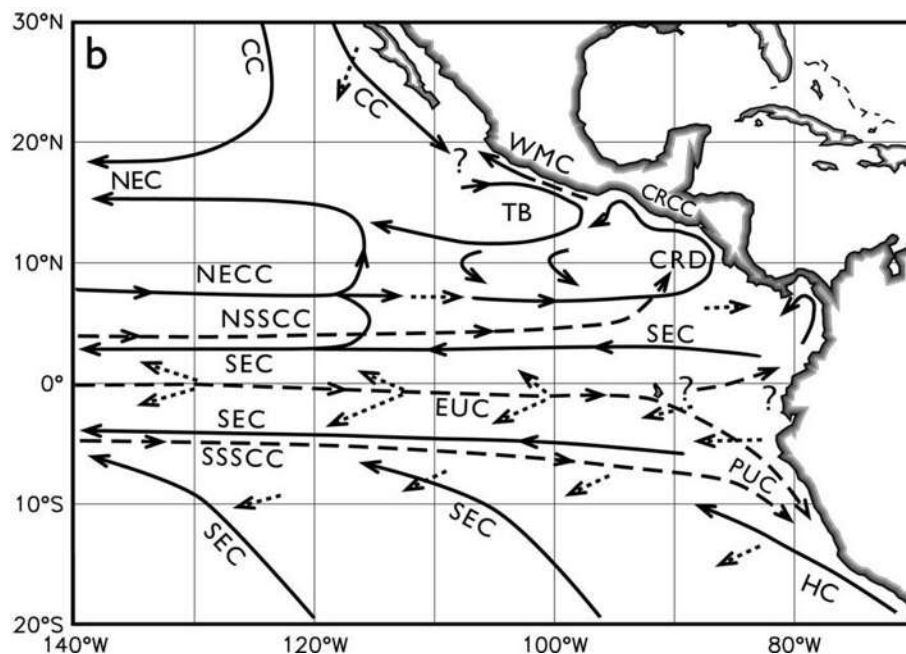


Fig. 1 Patrón de corrientes del Pacífico Oriental Tropical. CC= Corriente de California, CNE= Corriente Norecuatorial, CCNE= Contracorriente Norecuatorial, WMC= Corriente del Oeste de México (CCM), CCR= Corriente de Costa Rica, CSE= Corriente Surecuatorial, CT= Corriente o giro de Tehuantepec. (Kessler, 2006).

Diversos autores han regionalizado el POT para dilucidar la significancia evolutiva en base a las provincias biogeográficas, y así lograr entender de mejor manera procesos de especiación, así como la planificación de la conservación marina. Hastings (2000) en base al endemismo propone cuatro provincias biogeográficas (Cortés, Mexicana, Panámica y Galápagos), estableciendo que la brecha de Sinaloa y Centroamérica funcionan como barreras geográficas asilando poblaciones, siendo la más efectiva la brecha oceánica, Briggs (1974) en base a la composición y distribución ictiológica, definió las provincias por el grado de endemismo (> 10%), concluyendo en tres provincias

biogeográficas (Mexicana, Panámica y Galápagos), no reconociendo la provincia de Cortés, *Robertson & Cramer (2009)* refiriéndose a fauna distintiva propone tres provincias (Cortés, Panámica e Islas Oceánicas), *Walker (1960)* postula dos provincias (Cortés y Mexicana), y *Spalding et al., (2007)* reconoce 62 provincias biogeográficas marinas globales proponiendo dos provincias para el POT (Panámica y Galápagos). Diversos trabajos con enfoques filogeográficos, han revelado subdivisiones dentro y entre especies que modifican o redefinen las provincias biogeográficas marinas, (*Awise, 2000; Briggs & Bowen, 2012*), por lo que dichos límites han sido tema de debate con el objetivo de dilucidar la significancia evolutiva de las provincias biogeográficas. De acuerdo a recientes estudios genéticos en diferentes especies de peces marinos, se han detectado grupos genéticos entre poblaciones continentales e insulares, (*Bernal-Hernández, 2017; Palmerín-Serrano, 2017*). Razón por la cual para la delimitación de las provincias biogeográficas en el medio marino es sustancial incluir la interrelación de estudios filogeográficos, biogeográficos y de estructura poblacional de las diversas especies para entender de mejor manera patrones de conectividad y/o fragmentación poblacional que actúan en cada región y poder regionalizar las provincias biogeográficas en base a procesos evolutivos.

Respecto a especies demersales que durante su etapa adulta presentan poca movilidad, la duración larval y la dirección e intensidad de las corrientes marinas impacta en el potencial de dispersión, de las especies o poblaciones, para posteriormente establecerse en el fondo rocoso, convirtiéndose en especies residentes. Por lo que es de suma importancia analizar la duración y dispersión larval para entender patrones de distribución con base en su efecto y su relación con los diversos factores potenciales: las corrientes marinas, las estrategias intrínsecas de las especies, efecto de las diferentes barreras oceanográficas, así como la disponibilidad de hábitat; lo que podría ayudar a esclarecer la estructura genética entre poblaciones conespecíficas. Las larvas pelágicas siguen patrones regulares, aunque también se han observado cambios estacionales —rumbos temporales— ocasionando traslado de especies a nuevos sitios (*Meekan et al., 2001; Urbiola-Rangel & Chassin-Noria, 2013*). Para *C. urospilus* no hay datos respecto a la duración larval, sin embargo hay información para especies hermanas; *Coryphopterus glaucofrenum* presenta un estadio larval promedio de 26.8 días (*Sponaugle & Cowen, 1994*), mientras que *Coryphopterus kuna*, presenta una vida larval de 60 días, madurar rápidamente y ser reproductiva en tres semanas completando su

ciclo de vida a los dos meses después de su asentamiento; la etapa adulta pone sus huevos en el sustrato rocoso (Victor *et al.*, 2010).

Algunos autores postulan que una duración larval amplia puede presentar dispersión y flujo de genes a través de largas distancias, logrando colonizar otras regiones biogeográficas, evitando la especiación alopátrica (Riginos & Victor, 2001), mientras que otros autores enfatizan que no siempre una larga etapa larval implica mayor conectividad (Victor & Wellington, 2000). Se ha registrado que las larvas con un desarrollo rápido inmediato a su eclosión pueden facilitar su permanencia cerca de la costa (Leis, 1991). También se ha documentado que las larvas condicionan su movilidad a lo largo de la columna de agua (capacidad natatoria), ya que pueden ser transportadas por diferentes corrientes, además, su retención o propagación dependen de la depredación, del tipo de sustrato, de la disponibilidad de refugio y de la presencia de con-específicos (Levin, 2006; Pineda *et al.*, 2007; Carr, 1991; Sandoval-Huerta, 2014). Asimismo, sin un hábitat adecuado al momento del reclutamiento, las larvas pueden disminuir su tasa de crecimiento, retrasando la metamorfosis, siendo ésta una adaptación que resulta efectiva para el asentamiento de las poblaciones reproductoras y así logrando la transferencia génica. Luiz *et al.*, (2013), analiza la capacidad de peces de arrecife para colonizar nuevos sitios y establecer nuevas poblaciones reproductivas en base a variables como tamaño del cuerpo, comportamiento de crianza y actividad nocturna, determinando que la duración larval no es factor fundamental y determinante en la extensión de rangos de distribución. Trabajos comparativos entre la duración de la larva pelágica y el rango geográfico, e incluso en el flujo génico, muestran una relación no significativa sobre la conectividad genética de las poblaciones marinas, por lo que se evidencia que las explicaciones a la biogeografía y la historia evolutiva de las especies consiste en enfoques ecológicos, físicos, genéticos e históricos (Victor & Wellington, 2000; Bernardi *et al.*, 2008), razones por las cuales la conectividad genética no puede ser medida ni centrada sólo en los patrones de dispersión respecto a la duración larval, (Victor, 1986; Cowen, 1991).

El término críptico proviene del griego *kryptikos*, que significa oculto. Los peces crípticos, también llamados criptobénticos, son muy abundantes en los fondos marinos de arrecifes rocosos y coralinos, peces de tamaño pequeño que generalmente no sobrepasan 10 cm de longitud, poseen la capacidad de mimetizarse con el fondo marino principalmente como defensa respecto a sus

depredadores (Galván, 2011). Un claro ejemplo es la especie *Coryphopterus urosphilus* de la familia Gobiidae, especie críptica y estrechamente relacionada al fondo rocoso, especie con un rango de profundidad entre 2 a 40 metros, dicho rango no es compartido con sus especies hermanas, (Baldwin & Robertson, 2015). Se piensa que por su dispersión larval pelágica, la cual es auxiliada a través de las corrientes marinas, presenta amplia distribución dentro del POT. Por lo tanto *Coryphopterus urosphilus*, es un excelente modelo para estudiar los posibles efectos de las barreras en el POT sobre la estructura genética de sus poblaciones y los patrones filogeográficos de la región. El presente trabajo tiene como objetivo realizar un análisis filogeográfico y de genética de poblaciones en esta especie usando un fragmento del gen mitocondrial citocromo oxidasa subunidad 1 (*cox1*) del ADN mitocondrial para dilucidar el número de poblaciones y el patrón filogeográfico bajo perspectivas históricas y contemporáneas e interpretando su historia evolutiva. Se enfatiza la comprobación y el efecto de las diferentes barreras físicas para esclarecer el patrón filogeográfico.

## **Materiales y Métodos.**

### **Recolecta Biológica.**

Se realizaron recolectas en 48 localidades a lo largo del POT, los sitios fueron seleccionados con el fin de representar de la mejor manera las cinco provincias biogeográficas: Cortés, Mexicana y Panámica; y finalmente, Revillagigedo y Galápagos (Fig. 2). Durante la recolecta de organismos se utilizó equipo de Buceo Autónomo (SCUBA). Los ejemplares fueron anestesiados con aceite de clavo, y después capturados con ayuda de una jeringa de succión de acrílico. Posteriormente, se obtuvo tejido (aleta pectoral izquierda), o en caso de organismos de talla muy pequeña se depositó el individuo completo en viales para ser preservados en alcohol absoluto a  $-75^{\circ}\text{C}$ ; tanto los viales como los ejemplares fueron depositados en la Colección Ictiológica del Laboratorio de Biología Acuática de la UMSNH (*MICH.-PEC-227-07-09*).

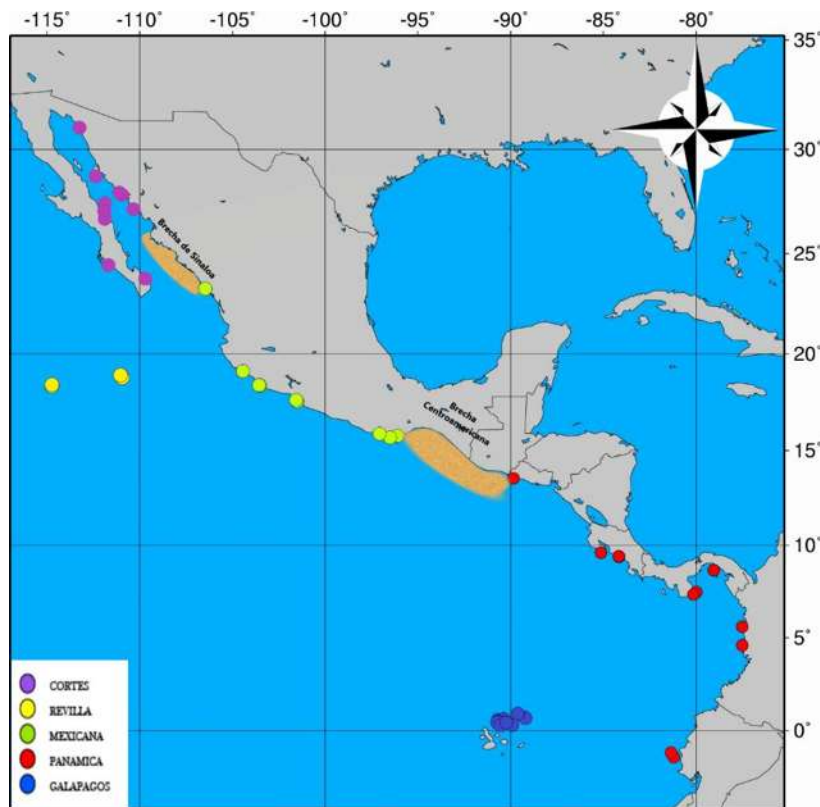


Figura 2. Ubicación y localidades de los sitios de recolecta.

## Amplificación y Secuenciación.

Las extracciones de ADN se realizaron mediante el método de fenol-cloroformo de *Sambrook et al.*, (1989). La amplificación de fragmentos específicos del marcador mitocondrial (*cox1*) se realizó mediante la reacción en cadena de la polimerasa (*PCR*). Las concentraciones finales fueron: 0.5  $\mu\text{M}$  de cada primer Fishf (5'-TCAACYAATCAYAAAGATATYGGCAC-3') y Fishr (5'-TAAACTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3') (*Ward et al.*, 2005), 0.5 mM de Dntp's, 3.5 mM de  $\text{MgCl}_2$  y 1U de Taq DNA polimerasa, las reacciones fueron llevadas a cabo en un volumen de 12.5  $\mu$  con las siguientes condiciones: temperatura de desnaturalización de 5 minutos a 95°C, 35 ciclos de 30 segundos a 95°C (desnaturalización), 30 segundos a 54°C (alineamiento), 45 segundos a 72°C (extensión) y una extensión final de 5 minutos a 72°C. Los productos fueron revisados en gel de agarosa a 1.5% para posteriormente ser enviados al servicio de secuenciación (Macrogen Sequencing Inc., en Seúl, Corea del Sur). Las secuencias fueron revisadas y alineadas manualmente en el programa MEGA, y analizados mediante Blast para verificar que pertenecieran a la especie en estudio, posteriormente se cotejaron con el cromatograma para descartar errores en la secuenciación.

## Diversidad Genética y Red de Haplotipos.

Se calculó la diversidad genética para cada provincia biogeográfica y para el total de la población obteniendo el número de haplotipos ( $H_n$ ), la diversidad haplotípica ( $H_d$ ), la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ), (Nei, 1987), el promedio de diferencias nucleotídica ( $K$ ) y el número de sitios polimórficos ( $S$ ), utilizando el programa DnaSP v.5.10 (Librado & Rozas, 2009). Se elaboraron las redes de haplotipos usando el software POPART 1.7 (Leigh & Bryant, 2015), utilizando el método de Median-Joining el cual implementa distancias génicas a través de Máxima Parsimonia, para inferir las relaciones genéticas entre secuencias intraespecíficas (bajos niveles de divergencia), dentro de una única red reticular de conexiones cortas (Bandelt, et al., 1999). También se realizó una red de haplotipos con las tres poblaciones genéticas estimadas con los métodos de diferenciación genética (ver más adelante), Continente, Revillagigedo y Galápagos (Fig. 3a,b).

## Diferenciación Genética.

Se estimó la diferenciación genética con el estadístico  $F_{st}$  (Wright, 1931) entre las diferentes provincias y poblaciones genéticas utilizando la diferencia entre haplotipos con el programa Arlequín v. 3.5 (Excoffier & Lischer, 2010), y se utilizó el test de corrección múltiple de Bonferroni para analizar los valores de significancia. También se realizó un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para estimar el porcentaje de variación genética entre las poblaciones, donde la agrupación a priori fue la siguiente: Continente (Cortés, Mexicana y Panámica), Revillagigedo y Galápagos.

## Demografía Histórica.

En cuanto a los parámetros demográficos, se llevaron a cabo las pruebas de neutralidad  $D$  de Tajima (1989) y  $F_s$  de Fu, (1997) con el programa Arlequín v. 3.5, pruebas basadas en la distribución de polimorfismos en las secuencias, y así poder inferir cambios en el tamaño poblacional. En cuanto a la dinámica poblacional y demográfica histórica, fue también analizada con el modelo de

coalescencia Bayesian Skyline Plot (BSP) para inferir cambios históricos del tamaño poblacional a lo largo del tiempo con el programa Beast v.1.47 (Drummond & Rambaut, 2007). Para el análisis se usó un modelo de reloj molecular Lognormal relajado, el cual fue calibrado con la tasa de sustitución reportados para Gobios de 1.8% a 2%, (0.009 - 0.01 sustituciones/sitio/Ma.) de acuerdo a Keith et al., (2011). El análisis bayesiano se realizó usando cadenas de Markov (MCMC) por 120 millones de generaciones muestreando cada 1,000 topologías y descartando el 10% de las mismas. Finalmente, la convergencia de las cadenas se analizó evaluando el tamaño efectivo de muestra (ESS), con el programa Tracer v.1.5 (Drummond & Rambaut, 2007).

## Resultados.

### Material Biológico.

Se secuenciaron un total de 136 organismos (513 *pb*) para gen *coxI*, siendo 25 ejemplares para la provincia de Cortés, 31 de la provincia de Revillagigedo, 32 de la provincia Mexicana, 22 de la provincia Panámica y 26 para la provincia de Galápagos (Tabla 1).

**Tabla 1. Organismos secuenciados y ubicación geográfica de las localidades. N= individuos secuenciados para el gen mitocondrial *coxI*.**

Provincias	Estado/país	Población	Localidad	Coordenadas		N <i>coxI</i>
				Latitud	Longitud	
Cortés	Baja C. Sur	Mulegé	Isla Tortuga	27° 25' 50.3"	111° 51' 58.3"	1
	Baja C. Sur	Mulegé	Santa Inés	27° 1' 59.1"	111° 54' 49.1"	1
	Baja C. Sur	Mulegé	Ventilas	26° 41' 59.8"	111° 52' 14.0"	3
	Baja C. Sur	La Paz	Punta Pescadero	23° 45' 44.7"	109° 42' 44.9"	1
	Baja C. Sur	La Paz	Pta. del	24° 26' 48.7"	111° 38' 37.3"	4

Empachado						
	Sonora	Guaymas	Las Gringas	27° 53' 7.5"	110° 57' 17.7"	5
	Sonora	Guaymas	Seri Muerto	28° 4' 59"	111° 16' 32.3"	1
	Sonora	Guaymas	Caleta de Zorro	27° 56' 13.3'	111° 5' 41.7"	1
	Sonora	Guaymas	Bahía San Carlos	27° 56' 16.9"	111° 3' 1.9"	2
	Sonora	Puerto Peñasco	Isla San Jorge	31° 0' 38.5"	113° 14' 34.8"	1
	Sonora	Hermosillo	Isla Tiburón	28° 45' 31.3"	112° 21' 23.7"	5
				Total		25
Revillagigedo	Colima	Isla Socorro	Isla Bahía lozano	18° 43' 20.2"	110° 56' 54.8"	9
	Colima	Isla Socorro	Bahía playa norte	18° 51' 36.6"	110° 59' 4.8"	7
	Colima	Isla Clarión	Bahía del muelle	18° 20' 44.4"	114° 43' 54.2"	13
	Colima	Isla Clarión	Pesca Marinos	18° 20' 37.2"	114° 43' 50.1"	1
	Colima	Isla Clarión	Las Pirámides	18° 22' 2.3"	114° 45' 27.4"	1
				Total		31
Méxicana	Michoacán	Aguila	Barco Hundido	18° 21' 8.8"	103° 31' 18.7"	2
	Michoacán	Azueta	Zapote Madero	18° 22' 54.8"	103° 32' 1.6"	1
	Guerrero	Azueta	Morros de Potosí	17° 32' 2.8"	101° 29' 50.4"	2
	Guerrero	Zihuatanejo	Las Gatas	17° 37' 19.4"	101° 33' 6.9"	12
	Oaxaca	Sn. Pedro Pochutla	La Blanca	15° 44' 55.7"	96° 7' 7.6"	3
	Oaxaca	San Pedro Mixtepec	Pared del Faro	15° 51' 20"	97° 4' 4.9"	2
	Oaxaca	Huatulco	Punta Chahue	15° 45' 9.9"	96° 7' 27.3"	3
	Oaxaca	Sn. Pedro Pochutla	la boquilla	15° 40' 54.9"	96° 27' 55.7"	3
	Colima	Manzanillo	Punta Carrizales	19° 5' 47.8"	104° 26' 20.5"	3
	Sinaloa	Mazatlán	Isla Pájaros	23° 15' 30.5"	106° 28' 26.4"	1
				Total		32
Panámic	Panamá	Los santos	Los Longos	7° 28' 40.7"	79° 59' 34.4"	2
	Panamá	Arch. Las Perlas	Pacheca	8° 39' 7' 17"	79° 3' 12"	1
	Panamá	Arch. Las perlas	Arrecife Saboga	8° 38' 29.1"	79° 3' 32"	2
	Panamá	Los Santos	Los Frailes	7° 20' 51.6"	80° 8' 11.5"	1
	Costa Rica	San miguel	Piscina Reserva	9° 34' 47.6"	85° 8' 12.9"	2
	Costa Rica	Puntarenas	Isla Larga	9° 22' 52.8"	84° 9' 56.7"	1
	Costa Rica	Puntarenas	Isla Orocuila	9° 23' 52.8"	84° 8' 56.7"	1
	Costa Rica	Puntarenas	Piedra Bisan	9° 24' 13.8"	84° 10' 8.8"	4
	El Salvador	Sonsonante	Los Cobanos	13° 31' 51.2"	89° 50' 48.1"	3
	Ecuador	Santa Elena	El Pelado	-1° 56' 7.4"	80° 47' 18.8"	1
	Ecuador	Manabí	Isla Salango	-1° 35' 3.4"	80° 51' 47.9"	2
	Colombia	Nuqui	Rocata	5° 36' 19.7"	77° 29' 52.2"	1
	Colombia	Nuqui	Piedra Wacha	5° 37' 19.7"	77° 28' 52.2"	1
				Total		22

Galápagos	Ecuador	Isla San Cristóbal	Muelle Predial	0° 53' 36.5"	89° 36' 40.6"	3
	Ecuador	Isla San Cristóbal	Punta Pitt	0° 42' 44.9"	89° 14' 52.8"	1
	Ecuador	Isla San Cristóbal	Roca Ahogada	0° 34' 54.7"	90° 40' 43.5"	3
	Ecuador	Islote Mosquera	Mosquera	0° 24' 17.1"	90° 16' 32.4"	2
	Ecuador	Isla Isabela	Sullivan	0° 17' 48.6"	90° 33' 17.9"	4
	Ecuador	Isla Genovesa	Bahía Darwin	0° 18' 41.1"	89° 57' 22.2"	1
	Ecuador	Isla Rábida	Rábida	0° 25' 23.5"	90° 42' 16.4"	7
	Ecuador	Isla Pinzón	Pinzón	0° 37' 43.8"	90° 40' 34.8"	4
	Ecuador	Isla Santa Cruz	Camaño	0° 31' 34.3"	90° 13' 25.3"	1
					Total	26
					Total	136

## Diversidad Genética.

El *gen coxI* presento un total de 25 sitios polimórficos y 9 sitios informativos. Los índices de diversidad genética mostraron valores globales altos de diversidad haplotípica (Hd), valores bajos de diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) y promedio de diferencias nucleotídicas bajas (K), (Hd= 0.850;  $\pi$ = 0.00546; K= 2.800). La provincia de Cortés presento los valores más altos (Hd= 0.880;  $\pi$ = 0.00604), mientras que la provincia de Revillagigedo presento los valores más bajos (Hd= 0.434;  $\pi$ = 0.00101). La diversidad genética también se estimó por poblaciones genéticas diferenciadas, después de los análisis de diferenciación genética (ver más adelante), así el Continente (Cortés, Mexicana y Panámica) mostró los valores más altos de diversidad (Hd= 0.774;  $\pi$ = 0.00532), en comparación a las poblaciones genéticas de Revillagigedo y Galápagos. (Tabla 2).

**Tabla 2. Índices de diversidad genética de *coxI* para *Coryphopterus urospilus*.**

Provincia	N	Hn	Hd $\pm \sigma$	$\pi$	K	S
*Cortés	25	11	<b>0.880 <math>\pm</math> 0.041</b>	<b>0.00604</b>	3.100	14
*Revillagigedo	31	5	<b>0.434 <math>\pm</math> 0.100</b>	<b>0.00101</b>	0.516	4
Mexicana	32	7	0.649 $\pm$ 0.080	0.00538	2.758	9
Panámica	22	8	0.788 $\pm$ 0.068	0.00449	2.303	9
Galápagos	26	9	0.658 $\pm$ 0.099	0.00197	1.009	7
*Continente	79	19	<b>0.774 <math>\pm</math> 0.040</b>	<b>0.00532</b>	2.732	20
Total	136	27	<b>0.850 <math>\pm</math> 0.016</b>	<b>0.00546</b>	2.800	25

**N= tamaño de muestra, Hn= número de haplotipos, Hd= diversidad haplotípica,  $\pi$ = diversidad nucleotídica,  $\sigma$ = desviación estándar, K= promedio de diferencias nucleotídica por pares, S= número de sitios polimórficos**  
**\*Provincias y/o poblaciones genéticas con los valores más altos y bajos de diversidades haplotípica y nucleotídica**

## Red de Haplotipos.

Se identificaron 27 haplotipos, 20 de ellos privados y 7 compartidos. Se observa la formación de dos haplogrupos separados por tres pasos mutacionales. (Fig. 3a). El haplogrupo I está integrado por 8 haplotipos, y cuenta con un haplotipo de alta frecuencia, dichos haplotipos están presentes en las provincias de Cortés, Mexicana, Panámica (Continente). El haplogrupo II se compone por 19 haplotipos, una haplotipo de alta frecuencia ocurriendo únicamente en organismos de la provincia de Revillagigedo (23 organismos) y un haplotipo que comparte organismos de las cinco provincias biogeográficas (Cortés, Mexicana, Panámica, Revillagigedo y Galápagos). La red también refleja dentro del haplogrupo II un haplotipo perteneciente a la provincia de Cortés separado por dos pasos mutacionales. También se realizó una red de haplotipos con las tres poblaciones genéticas estimadas con los métodos de diferenciación genética (ver más adelante), Continente, Revillagigedo y Galápagos (Fig. 3b).

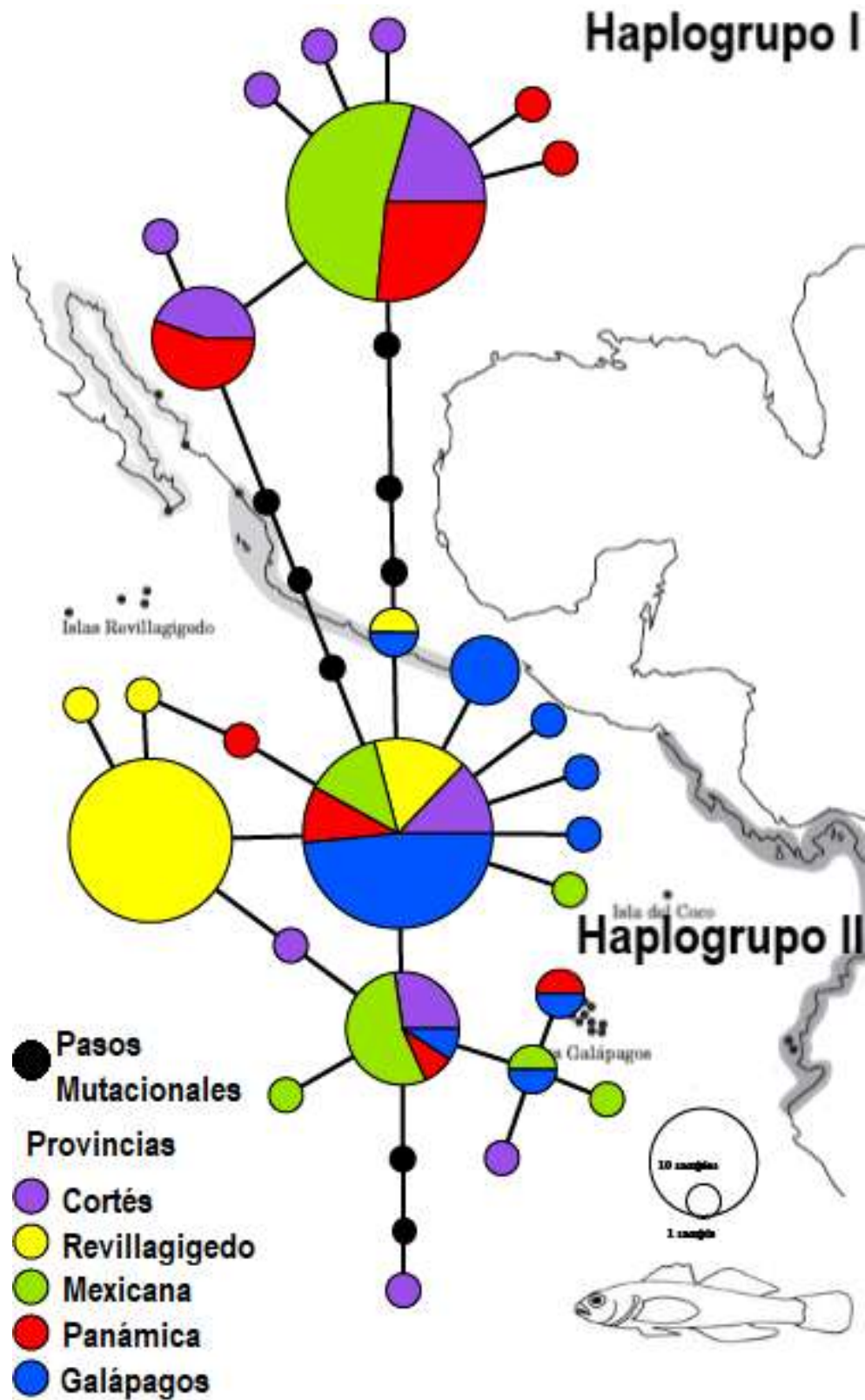


Fig. 3a. Red de haplotipos para el gen mitocondrial *coxI*. Los colores representan cada provincia biogeográfica de acuerdo a la leyenda. El área de los círculos es proporcional a la frecuencia del haplotipo.

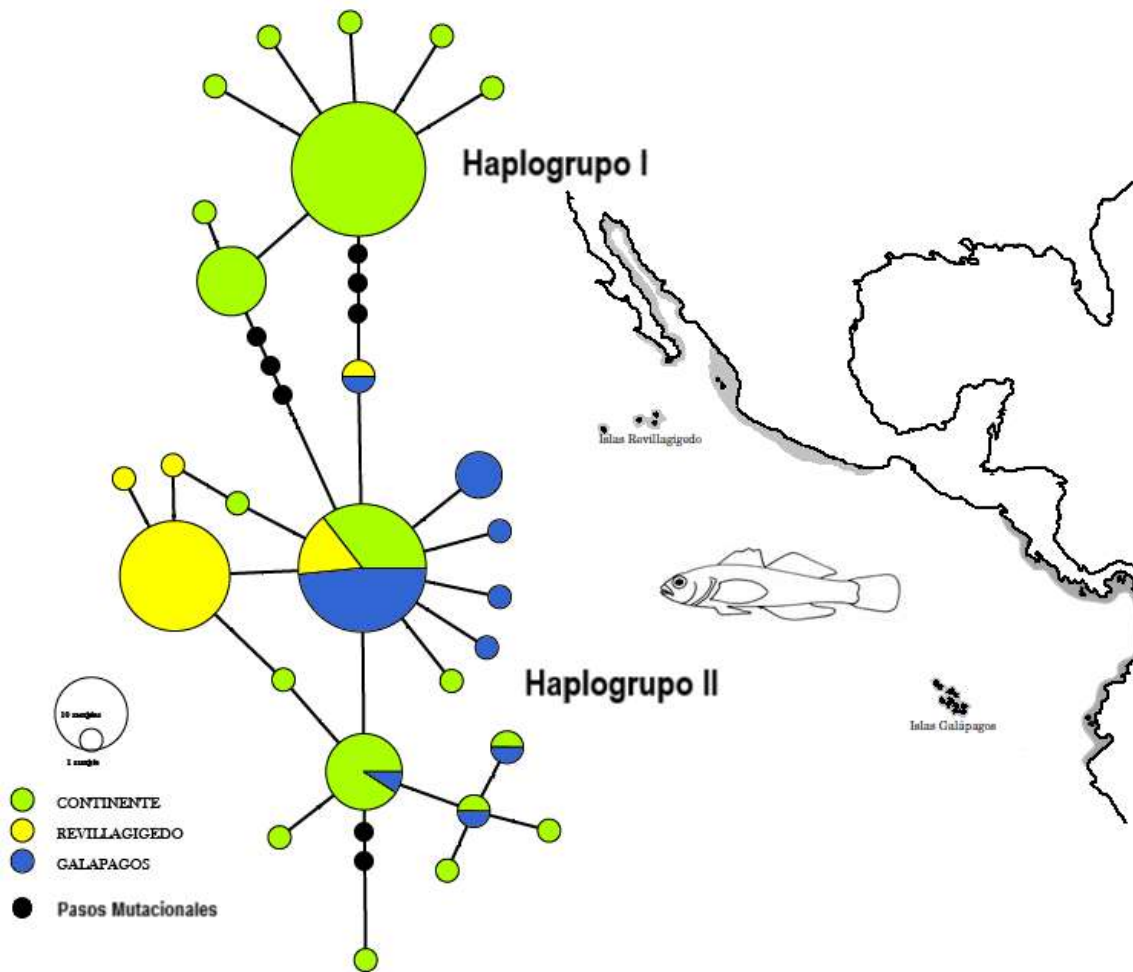


Fig. 3b. Red de haplotipos para el gen mitocondrial *coxI*. Los colores representan cada población genética de acuerdo a la leyenda. El área de los círculos es proporcional a la frecuencia del haplotipo.

## Diferenciación Genética.

Los valores  $F_{st}$  fueron significativos para las provincias de Revillagigedo y Galápagos respecto a Cortés, Mexicana y Panámica, encontrando el valor más alto entre la Provincia de Revillagigedo y la provincia Panámica ( $\Phi_{st} = 0.66$ ), mientras que el valor más bajo entre la Provincia de Galápagos respecto a la provincia de Cortés ( $\Phi_{st} = 0.36$ ) (Tabla 3a). El análisis de diferenciación genética para las tres poblaciones genéticas (Continente, Revillagigedo y Galápagos) mostró el valor más bajo entre la población de Galápagos respecto a la población del Continente ( $\Phi_{st} = .36$ ), y el valor más alto se encontró entre la población de Revillagigedo y la población del Continente ( $\Phi_{st} = 0.48$ ), (Tabla 3b).

**Tabla 3a.  $\Phi_{st}$  pareados entre poblaciones para *C. urospilus***

PROVINCIA	Galápagos	Revillagigedo	Panamáica	Mexicana	Cortés
Galápagos					
Revillagigedo	<b>.4771*</b>				
Panamáica	<b>.5259*</b>	<b>.6632*</b>			
Mexicana	<b>.3727*</b>	<b>.5365*</b>	0.0110		
Cortés	<b>.3637*</b>	<b>.5216*</b>	0.0001	0.0001	

Los valores negativos fueron sustituidos (0.0001). \*Valores significativos (Bonferroni)  $p$ -valor = <0.0051

**Tabla 3b.  $\Phi_{st}$  pareados entre poblaciones genéticas para *C. urospilus***

PROVINCIA	Revillagigedo	Galápagos	Continente
Revillagigedo			
Galápagos	<b>*0.4771</b>		
Continente	<b>*0.4875</b>	<b>*0.3633</b>	

\*Valores significativos (Bonferroni)  $p$ -valor = <0.0169

El análisis de varianza molecular (AMOVA) respecto a las tres poblaciones genéticas identificadas (Continente, Revillagigedo y Galápagos), encontró un valor de variación significativo entre las poblaciones (44.7%,  $\Phi_{st}$ = 0.44698  $p$ = 0.00001), (Tabla 4).

**Tabla 4. Resultados del análisis de varianza molecular indicando el porcentaje de la variación total entre las poblaciones genéticas.**

GRUPOS	Fuente de variación	% de variación	Índice de fijación	$p$ -valor
Continente/ Revillagigedo /Galápagos	Entre poblaciones genéticas	<b>*44.70</b>	<b>*<math>\Phi_{ST}</math> 0.44698</b>	0.00001
	Dentro de poblaciones genéticas	55.30		

**\* Valores significativos  $p$ -valor = <0.05.**

## Pruebas de Neutralidad y Demografía Histórica

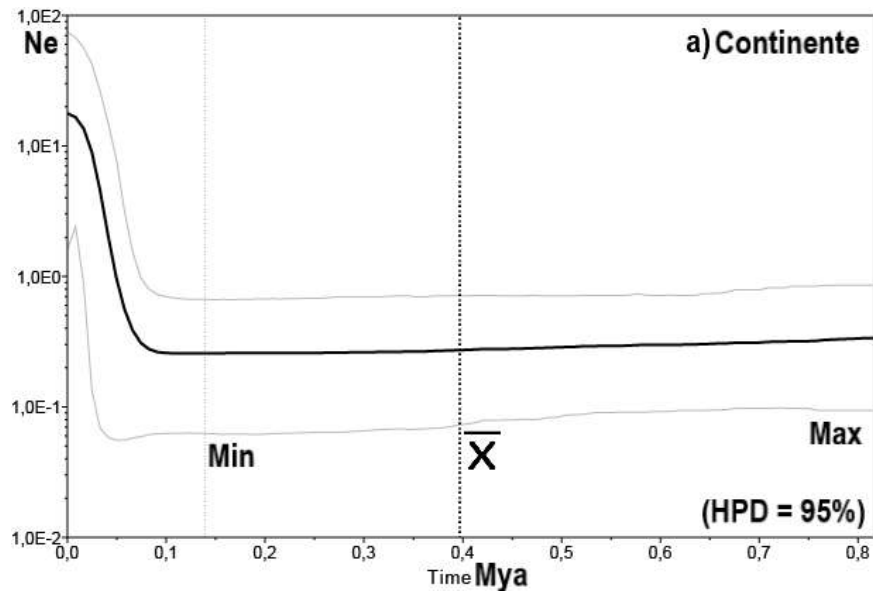
Respecto a los valores de neutralidad de las tres poblaciones genéticas identificadas (Continente, Revillagigedo y Galápagos), los valores se mostraron negativos y no significativos en función a las D de Tajima (-1.19367  $p$ = 0.12067) tanto en las poblaciones genéticas como totales, mientras de las F de Fu & Li a nivel global, así como para las tres poblaciones genéticas separadas fueron negativas y significativas (-5.00743  $p$ = 0.01400), (Tabla 5).

**Tabla 5. Pruebas de neutralidad de las secuencias de *coxI*.**

Provincias	D de Tajima	F de Fu
Continente	-0.97084 $p$ = 0.18000	<b>*-6.9115 <math>p</math>= 0.01600</b>
Revillagigedo	-1.23322 $p$ = 0.12000	<b>*-2.3746 <math>p</math>= 0.03500</b>
Galápagos	-1.37695 $p$ = 0.07600	<b>*-5.7361 <math>p</math>= 0.00001</b>
Total	-1.19367 $p$ = 0.12067	<b>*-5.0074 <math>p</math>= 0.01400</b>

**\*Valores significativos  $p$ -valor= <.05**

El análisis Bayesian Skyline Plot muestra una expansión en el tamaño efectivo poblacional el cual comenzó hace (75–50 mil años) en las dos poblaciones insulares (Revillagigedo y Galápagos), mientras que la población del Continente presentó un declive poblacional para una posterior expansión en el tamaño efectivo poblacional en un tiempo un poco más antiguo, (85–50 mil años), logrando su estabilidad poblacional recientemente hace 10 mil años. Dichas expansiones comienzan durante el último periodo interglacial del Pleistoceno, Eems (128 – 67 mil años) (Hoarau *et al.*, 2007) (Fig. 4 y 5).



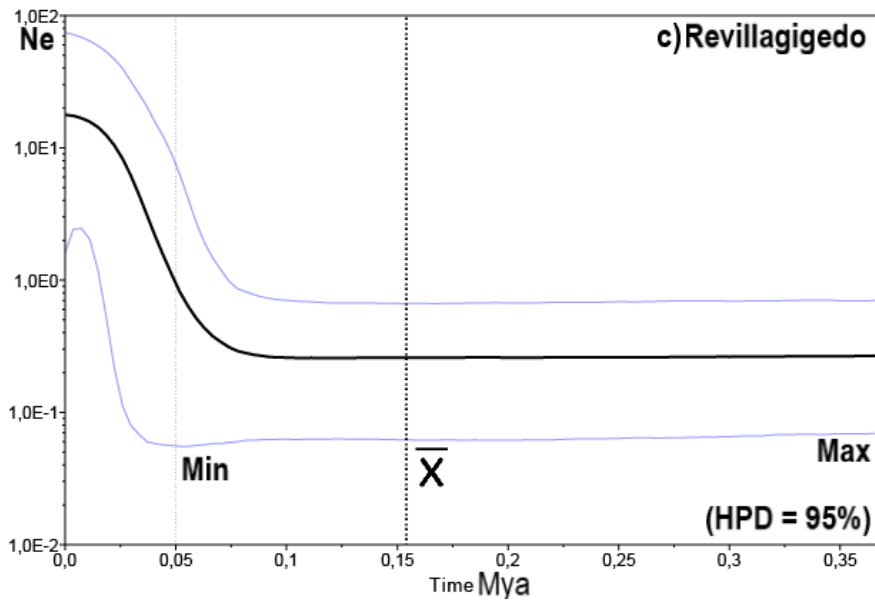
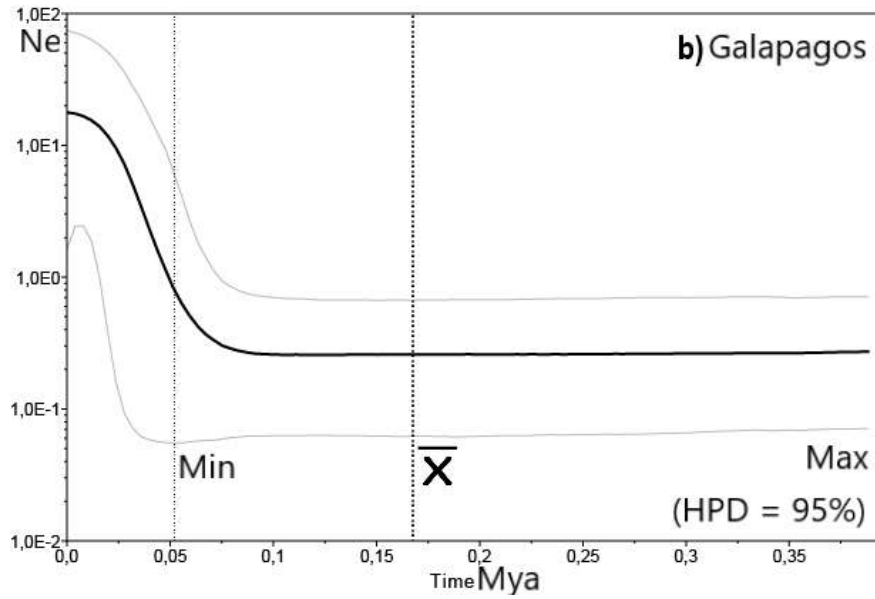


Fig. 4 a, b, c. Bayesian Skyline Plots (BSP) para *coxI*. El eje X está en unidades de millones de años antes del presente y eje Y el tamaño poblacional efectivo y tiempo generacional. Las líneas punteadas representan la ubicación del límite de confianza superior (Máx.), la media ( $\bar{X}$ ) y el límite inferior (Mín.) del. La línea negra es la estimación de la mediana y el área entre las líneas grises es la región HPD = 95%. Las líneas azules representan los límites de confianza respecto al tamaño efectivo poblacional.

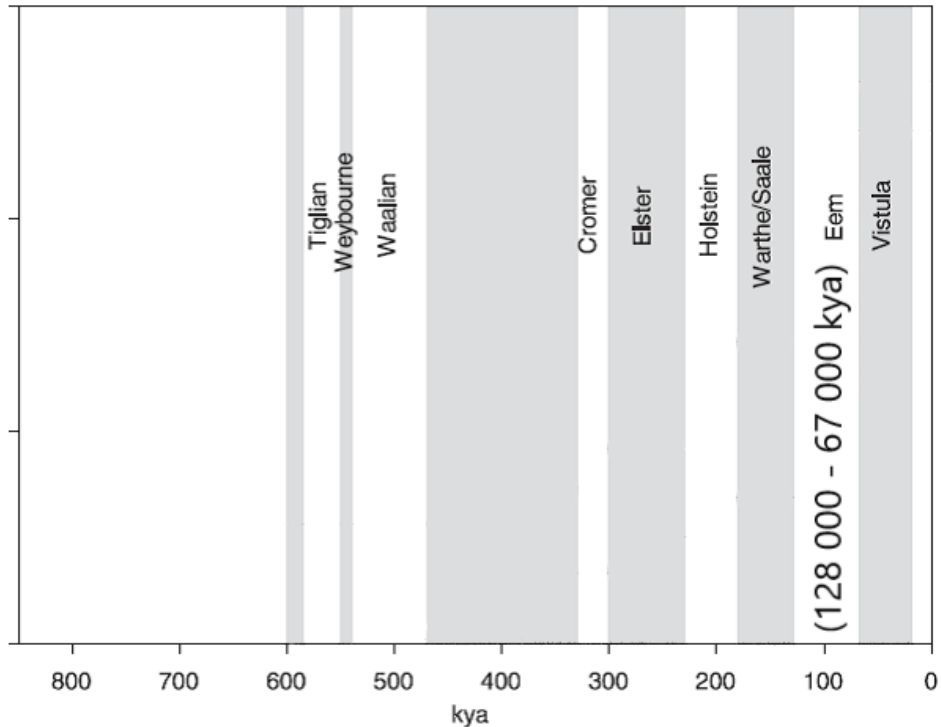


Fig. 5. Diagrama de periodos glaciares e interglaciares durante el Pleistoceno. El eje X representa miles de años. Las épocas glaciares son representadas en color gris y épocas interglaciares en color blanco. Modificado de (Hoarau et al., 2007).

## Discusión.

Los enfoques filogeográficos proporcionan el entendimiento acerca de los factores históricos: oscilaciones climáticas, movimientos tectónicos, cambios demográficos y la dinámica en la distribución de las especies, y contemporáneos: corrientes marinas, condiciones climáticas y efectos dispersantes en las especies, (Kawamura, 2017; Crandall et al., 2011). Dichos factores permiten analizar y puntualizar eventos únicos e influyentes, respecto a ubicación y temporalidad (Bernardi, 2014; Bernardi, 2008; Slatkin, 1994). Los cuales desempeñan un papel importante en la configuración de la estructura genética poblacional, de tal manera que en comparativa entre especies que presentan historias biogeográficas similares dentro de una misma región se pueden soportar diversas respuestas históricas, actuales e intrínsecas muy definidas dentro de las cuencas oceánicas (Rocha et al., 2007).

## Diferenciación Genética y Provincias Biogeográficas.

Respecto a la estructura genética, los valores de *Fst* muestran una clara diferenciación genética de las provincias insulares (Revillagigedo y Galápagos) respecto a las provincias Continentales (Cortés, Mexicana y Panámica), esclareciendo la existencia de tres poblaciones genéticas diferenciadas (Continente, Revillagigedo y Galápagos). El AMOVA respalda dicha estructuración con el 44.70 % de variación, esta diferenciación genética de las provincias insulares respecto al continente ya ha sido reportada para otras especies (Bernal-Hernández, 2017; Palmerín-Serrano, 2017). Dichos resultados apoyan la hipótesis que la brecha oceánica funge como una barrera física para la dispersión de *C. urosphilus*, mientras que la brecha Centroamericana y la brecha de Sinaloa no, estas últimas sólo permiten por el contrario una conectividad genética en esta especie demersal de los arrecifes del POT. Esta conectividad genética podría ser explicada por procesos oceanográficos tales como los giros anticiclónicos, los cuales originan retención de las larvas pelágicas cerca de la costa, así como diversos patrones de corrientes como puede ser la influencia de la corriente de Costa Rica y la pérdida de fuerza estacional de los vientos alisios en el golfo de Tehuantepec — Efecto Cíclico del Niño —, lo que origina un fuerte desplazamiento de agua oceánica en dirección a la provincia Mexicana y de Cortés (Kessler, 2006). Aunado esto, la duración larval y posicionamiento en la columna de agua, así como la capacidad de dispersión de *C. urosphilus* permitiría atravesar las brechas arenosas y/o fangosas o el paso de un número de migrantes mayor respecto con las poblaciones insulares (Kessler, 2006), evitando diferenciación genéticamente entre los individuos de los sitios recolectados en las provincias de Panamá, Cortés y Mexicana pero diferenciándolas con respecto a las poblaciones insulares, vislumbrando procesos oceanográficos e históricos. La conectividad genética entre las provincias de Cortés y la Mexicana representa un resultado contrario a recientes estudios en especies cripticas del POT (Bernal-Hernández, 2017, Torres-Hernández, 2014), lo cual pudiera deberse a las características intrínsecas de *C. urosphilus* como la duración larval o la capacidad de dispersión.

## Variación Genética y Demografía Histórica.

La baja diversidad nucleotídica y la alta frecuencia de unos pocos haplotipos, sugiere que las poblaciones han sufrido una reducción en su tamaño efectivo poblacional o cuello de botella fijando rápidamente mutaciones por la acción de la deriva génica, sin embargo, haplotipos de alta frecuencia y varios satélites de baja frecuencia es indicativo de una expansión poblacional posterior al cuello de botella reciente, como consecuencia de la aparición de nuevas mutaciones, patrón que

ha sido identificado en varias especies dentro del POT como *Anisotremus interruptus* y *Scorpaenodes xyris* (Bernal-Hernández, 201; Palmerín-Serrano, 2017). La presencia de haplotipos con alta frecuencia pertenecientes de la población genética de Continente en el haplogrupo II puede deberse a que aún no ha pasado el tiempo suficiente para eliminar haplotipos ancestrales por efecto de la deriva génica debido a un aislamiento reciente, o bien el número de migrantes entre las poblaciones es relativamente bajo y se refleja en haplotipos compartidos de baja frecuencia. El resultado de dichos procesos recientes es una significativa estructura genética entre las poblaciones pero no un patrón filogeográfico claro (Pedraza-Marrón, 2014). En particular, la población de Revillagigedo debido a la baja diversidad haplotípica y nucleotídica infiere un cuello de botella reciente o un posible proceso de efecto fundador (Grant & Bowen, 1998).

En peces de arrecife los procesos de cuellos de botella y las expansiones, a menudo se ha demostrado que coinciden con los cambios en el nivel del mar impactando la dinámica de las poblaciones, dicha expansión es concordante con otros grupos organismos como algas y corales (Delrieu-Trottin, 2017, Hoarau et al., 2007, Stirling, 1998). Lo que sugiere, dio lugar a posibles procesos en peces arrecifales que pueden conducir al endemismo, como colonizaciones en hábitats potenciales para el reclutamiento efectivo y la conectividad larval respecto al intercambio de migrantes a nuevos sitios. En cuanto al análisis  $F$  de  $F_u$ , los valores soportan la premisa de una expansión poblacional de las tres poblaciones genéticas. Revillagigedo presentó un valor negativo siendo la población más cercana a la Neutralidad, esto se puede observar tanto en la baja diversidad haplotípica y nucleotídica como en la red de haplotipos donde exhibe pocos haplotipos privados de baja frecuencia. En cuanto a la población del Continente la cual mostró valores de las  $F$  de  $F_u$  negativos y más alejados a la neutralidad aunado a su diversidad genética son indicativos de un posible cuello de botella seguido de una expansión poblacional, tales expansiones se han asociado con periodos interglaciares del Pleistoceno, cuando las variaciones del nivel del mar afectaron profundamente el hábitat (Nolting et al., 2016). El análisis de BSP en base a un solo locus mitocondrial (*cox1*) data el comienzo de una expansión poblacional para todas las poblaciones en el Pleistoceno (Eems). Era geológica caracterizada por las fluctuaciones climáticas bien definidas, como el aumento de la temperatura y aumento en el nivel del mar, así como el cambio en las corrientes oceanográficas, la amplitud de área de algunas zonas insulares, condiciones reflejadas en el medio marino a nivel global (Geist et al., 2014; Hoarau et al., 2007; Delrieu-Trottin et al., 2017;

Volk, 2017; Marko et al., 20107), según ubicación y temporalidad, dependiendo de la posición en relación con las antiguas capas de hielo. (Stirling, 1998; Sidall, et al. 2003). Respecto a la población Continente refleja una disminución poblacional comenzando durante una época glacial hace aproximadamente hace 800 mil años, enfatizando que durante las épocas glaciales se presentaron reducciones en el hábitat marino debido disminución en el nivel del mar (~ 60 – 120 mts.), ocasionando contracciones de las poblaciones marinas arrecifales, mientras que la expansión poblacional comenzando hace aproximadamente 85 mil años durante un periodo interglacial, donde aumento el nivel marino, condición que incentiva a las especies a una expansión y colonización de nuevos sitios (Piñeros & Gutiérrez, 2017), que incluso con un nivel de migración bajo se puede permitir la recuperación de sus poblaciones frente a los cambios climáticos históricos (Delrieu-Trottin, 2017), lo que infiere que las poblaciones de *C. urosphilus* del Continente pudieron haberse desplazado a nuevos sitios; las poblaciones insulares, de igual manera que las poblaciones insulares se muestra el comienzo en la expansión poblacional durante el pleistoceno tardío, dichas expansiones por su parte son concordantes con el aumento de temperatura en el medio marino, factor que ayudo al incremento de la cobertura arrecifal hace 120 mil años abonando a la proliferación de especies arrecifales (Waelbroeck et al., 2002)

## Conclusiones.

*Coryphopterus urosphilus*, de acuerdo a los datos de un fragmento del gen *cox1* del ADN mitocondrial, mostro tres poblaciones genéticas; Revillagigedo, Galápagos y Continente. El origen de esta estructura genética parece ser influenciada por la brecha oceánica que funciona como una barrera contra el flujo genético. Además dicha estructura genética no apoya la clasificación del POT con base en endemismos, razón por la cual es de suma importancia la realización de estudios filogeográficos para designar las provincias biogeográficas y su significancia evolutiva. En las tres poblaciones se observó una diversidad genética baja con haplotipos de baja frecuencia, con haplotipos compartidos por las tres poblaciones genéticas que podrían representar haplotipos ancestrales que no han podido eliminarse por la deriva génica por tratarse de eventos de aislamiento

recientes, o bien, existe flujo génico con un bajo número de migrantes entre las poblaciones que se refleja en haplotipos compartidos, en un poco claro patrón filogeográfico pero con una estructura genética significativa. En particular la población de Revillagigedo con un haplotipo de alta frecuencia y pocos satélites privados de baja frecuencia indican que la población sufrió un cuello de botella más reciente o efecto fundador donde también se exhiben haplotipos ancestrales que no han podido eliminarse por la deriva génica lo que infiere un incompleto sorteo de linajes. Los valores negativos y significativos respecto a la prueba de neutralidad sugieren que las tres poblaciones genéticas sufrieron un cuello de botella seguido de una expansión poblacional, soportada por la red de haplotipos en forma de estrella y el análisis de BSP, sugiriendo que dichos cambios en el tamaño poblacional tuvo comienzo durante el último periodo interglacial del pleistoceno tardío y observándose una disminución poblacional en la población continente durante un periodo glacial.

## Referencias.

- Aliaga Poma, C. (2004). Variabilidad genética de *Colossoma macropomum* y *Piaractus brachipomus* en la región del Alto Madera (Amazonía boliviana) para el análisis del polimorfismo de la longitud de secuencias intrónicas (EPIC-PCR).***
- Avise, J. C. (2000). Phylogeography Harvard University Press Cambridge. Massachusetts Google Scholar.***
- Baldwin, C. C., & Robertson, D. R. (2015). A new, mesophotic *Coryphopterus goby* (Teleostei, Gobiidae) from the southern Caribbean, with comments on relationships and depth distributions within the genus. *ZooKeys*, (513), 123.***
- Balloux, F., & Lugon-Moulin, N. (2002). The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular ecology*, 11(2), 155-165.***

- Bandelt, H. J., Forster, P., & Röhl, A. (1999).** *Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Molecular biology and evolution, 16(1), 37-48.*
- Bernal-Hernandez, M. C. 2017.** *Filogenia, biogeografía y filogeografía sugieren especiación críptica en Scorpaenodes xyris (Scorpaenidae: Teleostei) Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México. 60pp.*
- Bernardi, G., Alva-Campbell, Y. R., Gasparini, J. L., & Floeter, S. R. (2008).** *Molecular ecology, speciation, and evolution of the reef fish genus Anisotremus. Molecular phylogenetics and evolution, 48(3), 929-935.*
- Bernardi, G. (2014).** *Baja California disjunctions and phylogeographic patterns in sympatric California blennies. Frontiers in Ecology and Evolution, 2, 53.*
- Briggs, J. C. (1974).** *Marine zoogeography.*
- Briggs, J. C., & Bowen, B. W. (2012).** *A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. Journal of Biogeography, 39(1), 12-30.*
- Bowen, B. W., Rocha, L. A., Toonen, R. J., & Karl, S. A. (2013).** *The origins of tropical marine biodiversity. Trends in Ecology & Evolution, 28(6), 359-366.*
- Carr, M. H. (1991).** *Habitat selection and recruitment of an assemblage of temperate zone reef fishes. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 146(1), 113-137.*
- Clement, M., Posada, D. C. K. A., & Crandall, K. A. (2000).** *TCS: a computer program to estimate gene genealogies. Molecular ecology, 9(10), 1657-1659.*
- Crandall, E. D., Sbrocco, E. J., DeBoer, T. S., Barber, P. H., & Carpenter, K. E. (2011).** *Expansion dating: calibrating molecular clocks in marine species from expansions onto the Sunda Shelf following the Last Glacial Maximum. Molecular Biology and Evolution, 29(2), 707-719.*
- Cowen, R. K. (1991).** *Variation in the planktonic larval duration of the temperate wrasse Semicossyphus pulcher. Marine ecology progress series. Oldendorf, 69(1), 9-15.*
- Cowen, R. K., & Sponaugle, S. (2009).** *Larval dispersal and marine population connectivity.*
- Delrieu-Trottin, E., Mona, S., Maynard, J., Neglia, V., Veuille, M., & Planes, S. (2017).** *Population expansions dominate demographic histories of endemic and widespread Pacific reef fishes. Scientific reports, 7, 40519.*
- Dawson, M. N., & Hamner, W. M. (2008).** *A biophysical perspective on dispersal and the geography of evolution in marine and terrestrial systems. Journal of the Royal Society Interface, 5(19), 135-150.*
- Domínguez-Domínguez, O., & Vázquez-Domínguez, E. (2009).** *Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. Animal biodiversity and conservation, 32(1), 59-70.*
- Domínguez-Domínguez, O., Madrigal-Guridi, X., Sandoval-Huerta, E., Torres-Hernández, E., Jacobo-Cabral, S. E., Palacios-Morales, G., & García-Meráz, A. Informe final\* del Proyecto HJ021 Listado taxonómico de la ictiofauna de la costa de Michoacán.**

- Drummond, A. J., & Rambaut, A. (2007). *BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees*. *BMC evolutionary biology*, 7(1), 214.**
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. (2010). *Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows*. *Molecular ecology resources*, 10(3), 564-567.**
- Floeter, S. R., Rocha, L. A., Robertson, D. R., Joyeux, J. C., Smith-Vaniz, W. F., Wirtz, P., & Brito, A. (2008). Atlantic reef fish biogeography and evolution. *Journal of Biogeography*, 35(1), 22-47.**
- Fu, Y. X. 1996. *New statistical tests of neutrality for DNA samples from a population*. *Genetics* 143:557–570.**
- Galván-Villa, C. M. (2011). *Peces crípticos: componente importante de los sistemas arrecifales*. *Conabio. Biodiversitas*, 97, 1-5.**
- Geist, D. J., Snell, H., Snell, H., Goddard, C., & Kurz, M. D. (2014). *A paleogeographic model of the Galápagos Islands and biogeographical and evolutionary implications*. *The Galápagos: a natural laboratory for the Earth Sciences*. American Geophysical Union, Washington DC, USA, 145-166.**
- Glynn, P. W., & Ault, J. S. (2000). *A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region*. *Coral reefs*, 19(1), 1-23.**
- Glynn, P. W., Manzello, D. P., & Enochs, I. C. (Eds.). (2016). *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and Loss in a Dynamic Environment (Vol. 8)*. Springer.**
- Glynn, P. W. (2017). *History of Eastern Pacific Coral Reef Research*. In *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific* (pp. 1-37). Springer, Dordrecht.**
- Ginsburg, I. (1938). *Eight new species of gobioid fishes from the American Pacific coast*. University of Southern California Press.**
- Grant, W. A. S., & Bowen, B. W. (1998). *Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation*. *Journal of heredity*, 89(5), 415-426.**
- Hastings, P. A. (2000). *Biogeography of the tropical eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128(3), 319-335.**
- Hoarau, G., Coyer, J. A., Veldsink, J. H., Stam, W. T., & Olsen, J. L. (2007). *Glacial refugia and recolonization pathways in the brown seaweed *Fucus serratus**. *Molecular ecology*, 16(17), 3606-3616.**
- Hutchinson, G. E. (1957). *A Treatise on Limnology: Geography, physics, and chemistry*. pt. 1. *Geography and physics of lakes (Vol. 1)*. John Wiley & Sons.**
- Hooker M. (2009). *Nuevos registros de peces costeros tropicales para el Perú*. *Revista Peruana de Biología*, 16(1), 33-41.**

- Kawamura, K., Miyake, T., Obata, M., Aoki, H., & Komaru, A. (2017). Population demography and genetic characteristics of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* in Japan. *Biochemical Systematics and Ecology*, 70, 211-221.
- Keith, P., Lord, C., Lorion, J., Watanabe, S., Tsukamoto, K., Couloux, A., & Dettai, A. (2011). Phylogeny and biogeography of Sicydiinae (Teleostei: Gobiidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Marine biology*, 158(2), 311-326.
- Kessler, W. S. (2006). The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 181-217.
- Kliman, R. M. (2016). *Encyclopedia of Evolutionary Biology*. Academic Press.
- Leigh, J. W., & Bryant, D. (2015). popart: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1110-1116.
- Leis, J. M. (1991). The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral fishes. *The ecology of fishes on coral reefs*.
- Lessios, H. A., & Baums, I. B. (2017). Gene flow in coral reef organisms of the Tropical Eastern Pacific. In *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific* (pp. 477-499). Springer, Dordrecht.
- Levin, L. A. (2006). Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and comparative biology*, 46(3), 282-297.
- Librado, P., & Rozas, J. (2009). DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25(11), 1451-1452.
- López-Chávez, F. J., Chassin-Noria, O., Ríos-Chávez, P., Rocha-Ramírez, V., Macip-Ríos, R., & Oyama, K. (2016). Phylogeography of the purple snail *Plicopurpura pansa* along the Mexican Pacific coast. *Ciencias Marinas*, 42(1), 1-14.
- Luiz, O. J., Allen, A. P., Robertson, D. R., Floeter, S. R., Kulbicki, M., Vigliola, L., & Madin, J. S. (2013). Adult and larval traits as determinants of geographic range size among tropical reef fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201304074.
- Marko, P. B., Hoffman, J. M., Emme, S. A., McGovern, T. M., Keever, C. C., & Nicole Cox, L. (2010). The 'Expansion–Contraction' model of Pleistocene biogeography: rocky shores suffer a sea change?. *Molecular Ecology*, 19(1), 146-169.
- Meekan, M., Wilson, S., Halford, A., & Retzel, A. (2001). A comparison of catches of fishes and invertebrates by two light trap designs, in tropical NW Australia. *Marine biology*, 139(2), 373-381.
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. New York, USA: Columbia University Press.
- Nolting, A., Zahm, C., Kerans, C., & Brooks, D. (2016, June). Spatial and temporal characterization of mechanical rock properties from West Caicos, British West Indies. In 50th US Rock Mechanics/Geomechanics Symposium. American Rock Mechanics Association.

- Orell, M., Lahti, K., Koivula, K., Rytönen, S., & Welling, P. (1999). Immigration and gene flow in a northern willow tit (*Parus montanus*) population. *Journal of Evolutionary Biology*, 12(2), 283-295.
- Palmerín-Serrano, M. C. 2017. Historia evolutiva de *Anisotremus interruptus* (Perciformes: Haemulidae) en el Pacífico Oriental Tropical Tesis Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México. 38 pp.
- Pedraza-Marrón, Ma. del C. 2014. Historia Evolutiva del Género *Malacoctenus* (LABRISOMIDAE) en el Pacífico Oriental Tropical. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Tesis de Maestría. 107 pp.
- Pineda, J., Hare, J. A., & Sponaugle, S. U. (2007). Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20(3), 22-39.
- Piñeros, V. J., & Gutiérrez-Rodríguez, C. (2017). Population genetic structure and connectivity in the widespread coral-reef fish *Abudefduf saxatilis*: the role of historic and contemporary factors. *Coral Reefs*, 36(3), 877-890.
- Riginos, C., & Victor, B. C. (2001). Larval spatial distributions and other early life-history characteristics predict genetic differentiation in eastern Pacific blennioid fishes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1479), 1931-1936.
- Robertson, D. R., & Allen, G. R. (2015). Peces costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.
- Robertson, D. R., y K. L. Cramer. 2009. Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 380, 1-17.
- Rocha, L. A., Craig, M. T., & Bowen, B. W. (2007). Phylogeography and the conservation of coral reef fishes. *Coral Reefs*, 26(3), 501-512.
- Rocha, L. A., Robertson, D. R., Rocha, C. R., Van Tassell, J. L., Craig, M. T., & Bowen, B. W. (2005). Recent invasion of the tropical Atlantic by an Indo-Pacific coral reef fish. *Molecular Ecology*, 14(13), 3921-3928.
- Sandoval Huerta, E. R. 2014. Filogeografía de *Elacatinus puncticulatus* (Teleostei, Gobiidae) en el Pacífico Oriental Tropical. Tesis de Maestría. Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 83 pp.
- Sidall, M., Rohling, E. J., Almogi-Labin, A., Hemleben, C., Meischner, D., Schmelzer, I., & Smeed, D. A. (2003). Sea-level fluctuations during the last glacial cycle. *Nature*, 423(6942), 853.
- Sambrook, J., E. F. Fritsch & T. Maniatis., 1989. *Molecular cloning: a laboratory manual*. 2nda. edición. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor.
- Slatkin, M. (1981). Estimating levels of gene flow in natural populations. *Genetics*, 99(2), 323-335.
- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. En: Real LA (Ed.) *Ecological Genetics*, pp. 3-18. Princeton University Press.

- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M. A. X., & Martin, K. D. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *AIBS Bulletin*, 57(7), 573-583.
- Sponaugle, S., & Cowen, R. K. (1994). Larval durations and recruitment patterns of two Caribbean gobies (Gobiidae): contrasting early life histories in demersal spawners. *Marine Biology*, 120(1), 133-143.
- Stirling, C. H., Esat, T. M., Lambeck, K., & McCulloch, M. T. (1998). Timing and duration of the Last Interglacial: evidence for a restricted interval of widespread coral reef growth. *Earth and Planetary Science Letters*, 160(3-4), 745-762.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123:585–595.
- Taylor, M. S., & Hellberg, M. E. (2005). Marine raiations at small geographic scales: speciation in neotropical reef gobies (ELACATINUS). *Evolution*, 59(2), 374-385.
- Torres-Hernandez, M. C. 2014. Filogeografía de *Axoclinus storeyae* (Teleostei: Tripterygiidae) en el Pacífico Mexicano) Tesis Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México. 66 pp.
- Urbiola-Rangel, E., & Chassin-Noria, O. (2013). Genetic connectivity of *Stegastes acapulcoensis* (Pomacentridae) on Mexican central Pacific. *HIDROBIOLOGICA*, 23(3), 415-419.
- Victor, B. C. (1986). Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a Coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(6), 1208-1213.
- Victor, B. C., Vásquez-Yeomans, L., Valdez-Moreno, M., Wilk, L., Jones, D. L., Lara, M. R., & Shivji, M. (2010). The larval, juvenile, and adult stages of the Caribbean goby, *Coryphopterus kuna* (Teleostei: Gobiidae): a reef fish with a pelagic larval duration longer than the post-settlement lifespan. *Zootaxa*, 2346, 53-61.
- Victor, B. C., & Wellington, G. M. (2000). Endemism and the pelagic larval duration of reef fishes in the eastern Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 205, 241-248.
- Volk, D. (2017). Go with the flow: patterns of connectivity in low dispersal coral reef gobies (*Coryphopterus* spp.) throughout the western Atlantic.
- Waelbroeck, C., Labeyrie, L., Michel, E., Duplessy, J. C., McManus, J. F., Lambeck, K., & Labracherie, M. (2002). Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. *Quaternary Science Reviews*, 21(1-3), 295-305.
- Walker, B. W. (1960). The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. *Systematic Zoology*, 9(3/4), 123-133.

**Ward, R. D., Zemplak, T. S., Innes, B. H., Last, P. R., & Hebert, P. D. (2005). DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 360(1462), 1847-1857.**

**Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16(2), 97.**