



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

GENÓMICA DEL PAISAJE MARINO DEL RECURSO PESQUERO  
ABULÓN EN LA COSTA NOROESTE DEL PACÍFICO Y SUS  
IMPLICACIONES PARA EL MANEJO.

T E S I S

Que para obtener el grado de

**Doctor en Ciencias**

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

P r e s e n t a

**Jorge Alberto Mares Mayagoitia**

La Paz, Baja California Sur, julio de 2024.

## ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 15:00 horas del día 21 del Mes de junio del 2024, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

**"Genómica del paisaje marino del recurso pesquero abulón en la costa noreste del Pacífico y sus implicaciones para el manejo"**

Presentada por el alumno:

**Jorge Alberto Mares Mayagoitia**

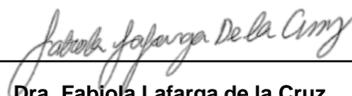
Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN Biología Marina

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

### LA COMISIÓN REVISORA



Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez  
Co-Director de Tesis



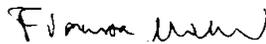
Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz  
Co-Directora de Tesis



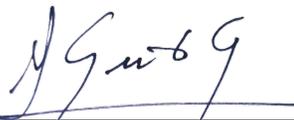
Dr. Pedro Cruz Hernández  
Co-Tutor de Tesis



Juan Antonio de Anda Montañez  
Co-Tutor de Tesis



PhD. Fiorenza Micheli  
Co-Tutora de Tesis



Dra. Alejandra Nieto Garibay,  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos

La Paz, Baja California Sur, a 20 de junio de 2024.

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

- Herramienta antiplagio:  
iThenticate
- Filtros utilizados:  
Excluir bibliografía.  
Excluir fuentes que sean menores a 10 palabras.  
Excluir las coincidencias inferiores a 10 palabras.
- Porcentajes de similitud:  
13%  
Se muestra captura de pantalla

		Citas incluidas	13%
		Bibliografía excluida	SIMILAR
Resumen de Coincidencias			
1	Internet 1582 palabras Copiado el 17-Oct-2022 <a href="http://cibnor.repositorioinstitucional.mx">cibnor.repositorioinstitucional.mx</a>		7%
2	Internet 307 palabras Copiado el 27-Ene-2024 <a href="http://academic.oup.com">academic.oup.com</a>		1%
3	Internet 146 palabras <a href="http://hdl.handle.net">hdl.handle.net</a>		1%
4	Internet 79 palabras Copiado el 02-Oct-2023 <a href="http://cicese.repositorioinstitucional.mx">cicese.repositorioinstitucional.mx</a>		<1%
5	Internet 56 palabras Copiado el 03-Nov-2021 <a href="http://repositoriodigital.ipn.mx">repositoriodigital.ipn.mx</a>		<1%
6	Internet 48 palabras Copiado el 12-Dic-2023 <a href="http://tesis.ipn.mx">tesis.ipn.mx</a>		<1%
7	Internet 47 palabras Copiado el 05-Mar-2024		<1%

### Firmas del Comité




---

Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez




---

Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz



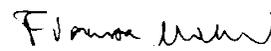

---

Dr. Pedro Cruz Hernández




---

Dr. Juan Antonio de Anda Montañez




---

PhD. Fiorenza Micheli

## **Conformación de Comités**

### **Comité Tutorial**

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

Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz  
Centro de Investigación Científica y de Estudios Superiores de Ensenada, S.C.  
Co-Directora de Tesis

Dr. Pedro Cruz Hernández  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Tutor de Tesis

PhD. Fiorenza Micheli  
Stanford University  
Co-Tutora de Tesis

Dr. Juan Antonio de Anda Montañez  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Tutor de Tesis

### **Comité Revisor de Tesis**

Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez  
Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz  
Dr. Pedro Cruz Hernández  
PhD. Fiorenza Micheli  
Dr. Juan Antonio de Anda Montañez

### **Jurado de Examen**

Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez  
Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz  
Dr. Pedro Cruz Hernández  
PhD. Fiorenza Micheli  
Dr. Juan Antonio de Anda Montañez

### **Suplentes**

Dr. Ricardo Pérez Enríquez  
Dr. David Arturo Paz García

## Resumen

La genómica del paisaje marino permite relacionar el efecto del ambiente con niveles de divergencia adaptativa en poblaciones de especies marinas con alto flujo genético. Los factores geográficos y ambientales dan forma a las adaptaciones locales, favoreciendo la comprensión de los efectos potenciales del cambio climático. El abulón es un recurso pesquero que se distribuye desde California (EE.UU.) hasta Baja California Sur (México) y está expuesto a un gradiente ambiental latitudinal, influido por el Sistema de la Corriente de California. Su manejo carece de información genética y trasciende la frontera internacional, donde México tiene una pesquería organizada en cuatro áreas administrativas, sostenida por las especies de abulón azul (*Haliotis fulgens*) y amarillo (*H. corrugata*), mientras Estados Unidos mantiene una veda permanente. Recientemente se obtuvo evidencia de estructura genómico-poblacional del recurso en México; sin embargo, se desconoce el efecto del ambiente sobre la variación genética del recurso a lo largo de su distribución. El objetivo de este estudio es describir la estructura genómica poblacional neutral y adaptativa del abulón cubriendo la mayor parte de su distribución. Para ello, se procesaron librerías genómicas de un total de 257 muestras de abulón azul y 203 de abulón amarillo mediante la técnica de secuenciación ddRAD. La estructura neutral del abulón azul delimitó espacialmente tres poblaciones: 1) California, EE.UU. y Ensenada, B.C., 2) Isla Guadalupe, y 3) Península de Baja California; mientras la del abulón amarillo identificó dos poblaciones: 1) California, EE.UU. y 2) Península de Baja California. La estructura adaptativa del abulón azul no presentó variación con respecto a la neutral, en contraste con la del abulón amarillo donde se detectó una divergencia genética de dos grupos a la altura de Punta Eugenia. Ambas estructuras adaptativas se asociaron significativamente con valores máximos de temperatura superficial del mar, pero solo la estructura adaptativa del abulón amarillo empató con la estructura ambiental y las eco-regiones marinas. Las diferencias en la estructura genómica poblacional entre especies podrían deberse a las características particulares en el ciclo de vida, temporada reproductiva y distribución batimétrica. El manejo de las especies implica considerar su estructura y patrones de conectividad en futuras estrategias, tales como áreas administrativas, zonas de no pesca, trazabilidad y repoblamiento de manera específica.

**Palabras clave:** genómica, paisaje marino, recurso abulón, cambio climático, manejo pesquero

**ORCID:** <https://orcid.org/0000-0001-7391-8355>

Vo. Bo. Co-Directores de Tesis



Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez



Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz

## Summary

Seascape genomics allows us to relate the effect of the environment to levels of adaptive divergence in populations of marine species with high gene flow. Geographical and environmental factors shape local adaptations, favoring the understanding of the potential effects of climate change. Abalone is a fishery resource distributed from California (USA) to Baja California (Mexico) and is exposed to a latitudinal environmental gradient, influenced by the California Current System. Its management lacks genetic information and transcends the international border, where Mexico has a fishery organized in four administrative areas, supported by the green (*Haliotis fulgens*) and pink (*H. corrugata*) abalone species, while the United States maintains a permanent ban. Recently, evidence of the genomic-population structure of the resource in Mexico was obtained; however, the effect of the environment on the genetic variation of the resource throughout its distribution is unknown. The objective of this study is to describe the neutral and adaptive population genomic structure of abalone, covering most of its distribution. For this purpose, genomic libraries from a total of 257 green abalone and 203 pink abalone samples were processed using the ddRAD sequencing technique. The neutral structure of green abalone spatially delimited three populations: 1) California, USA and Ensenada, B.C., 2) Guadalupe Island, and 3) Baja California Peninsula; while that of pink abalone identified two populations: 1) California, USA and 2) Baja California Peninsula. The adaptive structure of the green abalone did not show variation with respect to the neutral one, in contrast to that of the pink abalone where genetic divergence of two groups was detected at Punta Eugenia. Both adaptive structures were significantly associated with maximum sea surface temperature values, but only the adaptive structure of pink abalone matched with environmental structure and marine eco-regions of the area. Differences in population genomic structure between species could be due to particular characteristics in the life cycle, reproductive season, and bathymetric distribution. Species management implies considering their structure and connectivity patterns in future strategies, such as administrative areas, no-fishing zones, traceability, and targeted restocking.

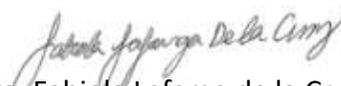
**Keywords:** Genomics, seascape, abalone resources, climate change, fisheries management

**ORCID:** <https://orcid.org/0000-0001-7391-8355>

Vo. Bo. Co-Directores de Tesis



Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez



Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz

## Dedicatoria

A mi compañero de vida por darle color a esta etapa.

A mi familia por su incanzable amor y constante apoyo.

A mi abuelita Esther por nutrir mi mente con sus experiencias e invitarme a crear las mías.

## **Agradecimientos**

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. como institución receptora de los estudios de Posgrado y al CONAHCyT por la beca otorgada (576982).

Al CONAHCyT por el financiamiento a los proyectos CONACYT Fronteras de la Ciencia “Patrones convergentes evolutivos de adaptación local en el ambiente marino (321016)”, PDCPN-2015-1743 “Un nuevo enfoque para la recuperación, inspección y vigilancia de recursos sobreexplotados de alto valor comercial, caso de estudio: La pesquería de abulón”, y al proyecto SEP-CONACYT 2015-01-257524 “Paisaje genómico en el medio marino: Patrones de diversidad adaptativa”.

A mi comité tutorial: Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez, Dra. Fabiola Lafarga de la Cruz, Dr. Pedro Cruz Hernández, Dr. Juan Antonio de Anda Montañez y PhD. Fiorenza Micheli por todo su apoyo, dedicación, paciencia y atenciones.

A la Mtra. Osvelia Ibarra Morales, Lic. Raquel Emilia Herrera Vega, Tania Verónica Núñez Valdez y al Lic. Horacio Sandoval Gómez de Posgrado por sus gentiles atenciones y consejos sobre cada proceso administrativo durante mi Doctorado.

A la Federación Regional de Sociedades Cooperativas de la Industria Pesquera de Baja California, F.C.L.: "Abuloneros y Langosteros", "Pescadores Nacionales de Abulón", "La Purísima", "Buzos y Pesca Pescadores", "Emancipación", "Leyes de Reforma" y "Progreso"; así como a las Sociedades Cooperativas de Producción Pesquera "Ensenada", "Puerto Canoas" y "Puerto Chale" por su paciencia, disposición y apoyo, tanto logístico como físico, durante los muestreos del trabajo de campo.

Al Dr. John Hyde de la Southwest Fisheries Science Center (SWFSC-NOAA) por su contribución al enriquecimiento del presente estudio con las muestras de abulón azul y amarillo de California.

A M.C. Delia Rojas Posadas, la Dra. Crisalejandra Rivera y la Dra. Norma Hernández Saavedra por el espacio del Laboratorio y apoyo durante nuestra estancia en el Laboratorio de Genética Molecular.

Al Centro de Investigación Científica de Estudios Superiores de Ensenada por recibirme en mi estancia de investigación. Al equipo de Acuicultura de la Dra. Fabiola Lafarga, Carmen, Brenda, Roberto, Mayela y al grupo del Laboratorio de Genómica Funcional de la Dra. Clarisa Galindo, a Pau, Sadot, Alex por su retroalimentación, apoyo y pláticas.

A mis compañeros del CIBNOR, Cami, Paulo, Vero Mendoza, Vladimir, Erick, Scarlet, Daniel, Natasha.

A mi amada familia: mi compañero Javier (Tipi) y Mary Paz Espinoza; mis padres, Adriana y Jorge; mi hermano, Mario, por su amor, paciencia y constante motivación.

## Contenido

Resumen .....	i
Summary .....	ii
Dedicatoria .....	iii
Agradecimientos .....	iv
Contenido .....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas.....	x
Abreviaturas .....	xi
<b>1.INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>2.ANTECEDENTES</b> .....	<b>4</b>
2.1 Genómica de paisaje marino .....	4
2.1.1 Ejemplos de genómica del paisaje marino en el mundo .....	5
2.2 Implicaciones para el manejo .....	6
2.2.1 Ejemplos de implicaciones en el manejo en el mundo.....	8
2.3 Recurso abulón como sujeto de estudio: Especies de abulón azul ( <i>Haliotis fulgens</i> ) y amarillo ( <i>Haliotis corrugata</i> ) .....	9
2.3.1 Biología.....	9
2.3.2 Manejo de la pesquería .....	10
2.3.3 Biogeografía y características oceanográficas del área de estudio .....	11
2.3.4 Contexto y problemática actual.....	12
<b>3.JUSTIFICACIÓN</b> .....	<b>15</b>
<b>4.HIPÓTESIS</b> .....	<b>16</b>
<b>5.OBJETIVOS</b> .....	<b>17</b>
5.1 Objetivo general .....	17
5.2 Objetivos particulares.....	17
<b>6.MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	<b>18</b>
6.1 Recolección de muestras.....	18
6.2 Análisis molecular .....	20
6.2.1 Extracción de ADN .....	20
6.2.2 Preparación de librerías genómicas ddRAD-Seq. ....	20
6.2.2.1 Doble digestión .....	20
6.2.2.2 Ligación de adaptadores tipo barcodes .....	21
6.2.2.3 Selección de Fragmentos de ADN .....	22
6.2.2.4 Incorporación de index. ....	22
6.3 Análisis bioinformático .....	23
6.4 Detección de SNPs <i>outliers</i> por <i>Fst</i> .....	24
6.5 Análisis de Equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) y Diversidad Genética .....	25
6.6 Diferenciación genética y estructura poblacional .....	25
6.7 Flujo Génico y Análisis de Aislamiento por Distancia (IBD).....	26
6.8 Análisis de Asociación Genotipo-Ambiente (GEA) .....	26
6.8.1 Estructura ambiental del Sistema de la Corriente de California .....	27
6.8.2 Detección de marcadores por Asociación Genotipo-Ambiente (GEA).....	28
6.8.3 Análisis de Redundancia (RDA) .....	28
6.8.4 Análisis espacial de Componentes Principales (sPCA).....	29

6.9 Asignamiento poblacional .....	30
6.9.1 Selección de SNPs discriminantes.....	30
6.9.2 Análisis de asignamiento y prueba de poder in silico.....	30
<b>7.RESULTADOS.....</b>	<b>32</b>
7.1 Análisis Bioinformático .....	32
7.2 Detección de marcadores <i>outliers</i> .....	32
7.3 Equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) y Diversidad Genética.....	33
7.4 Estructura genómica.....	34
7.4.1 Marcadores neutrales.....	34
7.4.2 Marcadores <i>outliers</i> .....	37
7.5 Conectividad genética y Aislamiento por distancia ( <i>IBD</i> ).....	40
7.6 Asociación Genotipo-Ambiente.....	42
7.6.1 Caracterización del paisaje marino y detección de marcadores de asociación genotipo-ambiente (GEA).....	42
7.6.2 Factores ambientales que determinan la estructura genómica.....	44
7.7 Asignamiento Poblacional .....	47
<b>8.DISCUSIÓN .....</b>	<b>49</b>
8.1 Estructura genómica poblacional neutral y conectividad genética .....	50
8.2 Estructura adaptativa y asociaciones genotipo-ambiente (GEA).....	52
8.3 Diferencias inter-específicas en la estructura genómica .....	54
8.4 Alcances y limitantes del estudio .....	55
8.5 Implicaciones para el manejo y cambio climático.....	57
<b>9.CONCLUSIONES .....</b>	<b>60</b>
<b>10.LITERATURA CITADA.....</b>	<b>62</b>
<b>11.ANEXOS .....</b>	<b>72</b>
Anexo A. Secuencias de Adaptadores tipo <i>Index</i> (Peterson <i>et al.</i> , 2012), en negritas se muestran los utilizados en el presente estudio. ....	72
Anexo B. Número de lecturas tras <i>demultiplex</i> en el componente <i>process_radtags.pl</i> de Stacks. ....	72
Anexo C. Alineamiento al genoma de referencia del abulón azul ( <i>Haliotis fulgens</i> ). ....	73
Anexo D. Resumen estadístico del módulo Stacks <i>ref_map.pl</i> . ....	73
Anexo E. Comparativo con trabajo previo de abulón azul ( <i>H. fulgens</i> ). ....	73
Anexo F. Comparativo con trabajo previo de abulón amarillo ( <i>H. corrugata</i> ).....	74
Anexo G. Selección de variables ambientales (sombreadas en gris) para <i>H. fulgens</i> . ....	74
Anexo H. Selección de variables ambientales (sombreadas en gris) para <i>H. corrugata</i> .....	74
Anexo I. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables ambientales usadas para el abulón azul ( <i>H. fulgens</i> ). Las correlaciones positivas se muestran sombreadas en azul ( $\geq 0.5$ ) y las negativas en rojo ( $-\geq 0.5$ )......	75
Anexo J. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables ambientales usadas para el abulón amarillo ( <i>H. corrugata</i> ). Las correlaciones positivas se muestran sombreadas en azul ( $\geq 0.5$ ) y las negativas en rojo ( $-\geq 0.5$ ).....	75
Anexo K. Precisión de asignamiento para los diferentes paneles de SNPs y las dos proporciones de individuos del abulón azul <i>Haliotis fulgens</i> . ....	76
Anexo L. Precisión de asignamiento usando 9,117 SNPs para las bases total y mitad de individuos del abulón azul <i>H. fulgens</i> . ....	76

Anexo M. Precisión de asignamiento para los diferentes paneles de SNPs y las dos proporciones de individuos del abulón amarillo <i>Haliotis corrugata</i> . .....	77
Anexo N. Precisión de asignamiento usando 9,117 SNPs para las bases total y mitad de individuos del abulón amarillo <i>H. corrugata</i> . .....	77
Anexo O.-Artículo publicado.-Seascape genomics of the Pink abalome ( <i>Haliotis corrugata</i> ): An insight into a cross-border species in the northeast Pacific coast. ....	78
Anexo P.-Artículo sometido.-A seascape genomics perspective on restrictive genetic connectivity overcoming signals of local adaptations in the green abalone ( <i>Haliotis fulgens</i> ) on the California Current System. ....	93

## Lista de figuras

<b>Figura 1.</b> Área de estudio con las zonas administrativas (números romanos) y las localidades de muestreo señaladas por letras: a) Palos Verdes (PV), b) Isla Santa Catalina (SCnaI), c) Isla San Clemente (SCTel), d) Dana Point Harbor (DPH), e) Ensenada (EN), f) Isla Guadalupe (GI), g) Isla San Jerónimo (SJI), h) Punta Canoas (PCS), i) Faro San José (FSJ), j) Isla Cedros (CI), k) Punta Eugenia (PE), l) Isla Natividad (NI), m) Bahía Tortugas (BT), n) Puerto Escondido (PuE), o) y p) Bahía Asunción (BA), q) La Bocana (LB), r) San Juanico (SJ). El asterísco azul representa los sitios donde se obtuvieron muestras de abulón azul y el asterísco amarillo los sitios de muestreo del abulón amarillo. Los polígonos en negro representan el área de las concesiones de las sociedades cooperativas y en rojo aquellos dibujados arbitrariamente. El área de los polígonos se utilizó para extraer valores de variables ambientales .....	19
<b>Figura 2.</b> Valores individuales de asignamiento según el método Evanno ( $K = 3$ ) de STRUCTURE para 9,100 loci neutrales (a), acomodo espacial de la estructura neutral de abulón azul <i>Haliotis fulgens</i> (b), DAPC con los primeros 60 componentes principales (PC) y con un BIC de tres <i>clusters</i> (c), y función discriminate 1 del DPAC (d).....	36
<b>Figura 3.</b> Valores individuales de asignamiento según el método Evanno ( $K = 2$ ) de STRUCTURE para 2,231 loci neutrales (a), acomodo espacial de la estructura neutral de abulón amarillo <i>Haliotis corrugata</i> (b), DAPC con los primeros 40 componentes principales (PC) y con un BIC de dos o tres <i>clusters</i> (c), y función discriminate 1 del DPAC (d).....	36
<b>Figura 4.</b> Valores individuales de asignamiento según el método Evanno ( $K = 3$ ) de STRUCTURE para 17 <i>loci outliers</i> (a), acomodo espacial de la estructura adaptativa de abulón azul <i>Haliotis fulgens</i> (b), DAPC con los primeros dos componentes principales (PC) y con un BIC de tres <i>clusters</i> (c), y función discriminate 1 del DPAC (d).....	39
<b>Figura 5.</b> Valores individuales de asignamiento según el método Evanno ( $K = 2$ ) de STRUCTURE para nueve <i>loci outliers</i> (a), acomodo espacial de la estructura neutral de abulón amarillo <i>Haliotis corrugata</i> (b), DAPC con los primeros ocho componentes principales (PC) y con un BIC no convergente (c), y función discriminate 1 del DPAC (d). .....	39
<b>Figura 6.</b> Redes de migración relativa para el abulón azul ( <i>Haliotis fulgens</i> ) con 9,100 SNPs neutrales y las 12 localidades de muestreo utilizando el índice $G_{ST}$ en divMigrate. Se muestran las tasas de migración $> 0.45$ , los círculos representan las localidades, las flechas especifican la dirección y magnitud de los valores relativos de migración (las flechas de la izquierda y la derecha indican una dirección hacia el sur o hacia el norte, respectivamente). Las flechas naranjas indican valores más altos de migración relativa en comparación con las flechas azules (a). Gráficos de aislamiento por distancia (IBD) de los valores $F_{ST}$ estandarizados frente a la distancia geográfica en el total de las localidades de muestreo (b) e IBD jerárquico solo con las localidades de la PBC (c).....	40
<b>Figura 7.</b> Redes de migración relativa para el abulón amarillo ( <i>Haliotis corrugata</i> ) con 2,231 SNPs neutrales y las 13 localidades de muestreo utilizando el índice $G_{ST}$ en divMigrate. Se muestran las tasas de migración $> 0.45$ , los círculos representan las localidades, las flechas especifican la dirección y magnitud de los valores relativos de migración (las flechas de la izquierda y la derecha indican una dirección hacia el sur o hacia el norte, respectivamente). Las flechas naranjas indican valores más altos de migración relativa en comparación con las flechas azules (a). Gráficos de aislamiento por distancia (IBD) de los valores $F_{ST}$ estandarizados frente a la distancia geográfica en el total de las localidades de muestreo (b) e IBD jerárquico solo con las localidades de la PBC (c).....	41

- Figura 8.** Caracterización del paisaje marino del área de estudio. Análisis ambiental de Componentes Principales (ePCA) con el total de localidades muestreadas (a), y estructura espacial de los dos grupos ambientales identificados (b), los polígonos indican el área donde se extrajeron los datos ambientales: a = PV, b = SCnal, c = SCTel, d = DPH, e = EN, f = GI, g = SJI, h = PCS, i = FSJ, j = CI, k = PE, l = NI, m = BT, n = PuE, o-p = BA, q = LB, r = SJ.....43
- Figura 9.** Análisis de redundancia (RDA) parsimoniosos para los conjuntos de loci de asociación genotipo-ambiente (GEA) y *outliers* del abulón azul (*H. fulgens*: a y b) y del abulón amarillo (*H. corrugata*: c y d), respectivamente. Las flechas indican las variables significativamente relacionadas con la estructura poblacional y los círculos son las localidades de muestreo. ....45
- Figura 10.** Análisis espacial de Componentes Principales (sPCA) del abulón azul (*H. fulgens*) (a) y regresiones lineales entre SST\_Max y los conjuntos de loci GEA (b) y *outliers* (c).....46
- Figura 11.** Análisis espacial de Componentes Principales (sPCA) del abulón amarillo (*H. corrugata*) (a) y regresiones lineales entre SST\_Max y los conjuntos de loci GEA (b) y *outliers* (c).....47
- Figura 12.** Precisiones de asignación estimadas para ocho paneles de SNPs (50-1000 SNPs más diferenciados) mediante los métodos de validación cruzada Monte-Carlo y SVM para abulón azul con dos proporciones de individuos para entrenamiento del modelo (0.7 y 0.8) (a), y los métodos de validación cruzada K-Fold y SVM para el abulón amarillo también con dos proporciones de individuos para el entrenamiento del modelo (4 y 5) (b). Detalles del gráfico de caja: la línea dentro de la caja representa la mediana; los bordes superior e inferior a los percentiles 25 y 75, los extremos de los bigotes son el mínimo y el máximo de los valores no *outlier*, y los valores *outlier* se muestran como puntos negros. ....48

## Lista de tablas

<b>Tabla 1.</b> Valores de diversidad genética del abulón azul ( <i>Haliotis fulgens</i> ) y tamaños de muestra por localidad.....	33
<b>Tabla 2.</b> Valores de diversidad genética del abulón amarillo ( <i>Haliotis corrugata</i> ) y tamaños de muestra por localidad. ....	34
<b>Tabla 3.</b> Los valores $F_{ST}$ de 9,100 loci neutrales del abulón azul ( <i>H. fulgens</i> ) se muestran debajo de la diagonal y los valores significativos por encima de la diagonal, resaltados en gris tras la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.0036$ ). ....	35
<b>Tabla 4.</b> Los valores $F_{ST}$ de 2,231 loci neutrales del abulón amarillo ( <i>H. corrugata</i> ) se muestran debajo de la diagonal y los valores significativos por encima de la diagonal, resaltados en gris tras la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.002$ ). ....	35
<b>Tabla 5.</b> Los valores $F_{ST}$ de 17 loci <i>outliers</i> del abulón azul ( <i>H. fulgens</i> ) se muestran debajo de la diagonal y los valores significativos por encima de la diagonal, resaltados en gris tras la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.0019$ ). ....	37
<b>Tabla 6.</b> Los valores $F_{ST}$ de nueve loci <i>outliers</i> del abulón amarillo ( <i>H. corrugata</i> ) se muestran debajo de la diagonal y los valores significativos por encima de la diagonal, resaltados en gris tras la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.002$ ). ....	38

**Abreviaturas**

ADN	Ácido desoxirribonucleico
BAC	Centros de Actividad Biológica
BC	Baja California
BCS	Baja California Sur
BWA	Alineamiento Burrows y Wheeler
BWA-MEM	Alineamiento Burrows y Wheeler - Coincidencia Exacta Máxima
BWT	Transformación Burrows y Wheeler
CC	Corriente de California
DAPC	Análisis discriminante de componentes principales
ddRAD-seq	Doble digestión asociada a sitios de restricción
$F_{ST}$	Índice de fijación de Nei
GEA	Asociación genotipo-ambiente
LFMM	Factor Latente de Modelos Mixtos
MEOW	Ecoregiones Marinas del Mundo
TM	Transición de Bahía Magdalena
PBC	Península de Baja California
RDA	Análisis de Redundancia
CSC	Cuenca Sur de California
SCC	Sistema de la Corriente de California
SNP	Nucleótido de un solo polimorfismo
TMC	Talla Mínima de Captura

## 1. INTRODUCCIÓN

El cambio climático es una de las principales amenazas para la biodiversidad mundial (Shukla *et al.*, 2022). Los registros históricos muestran un aumento gradual del contenido de calor de los océanos, con incrementos de temperatura de alrededor de 0.4 °C entre 1993 y 2019 y descensos globales del oxígeno disuelto de ~2% en las últimas cinco décadas (García-Soto *et al.*, 2021). Como consecuencia, cada vez es más urgente proteger a gran escala la biodiversidad marina mundial (Sala *et al.*, 2021) y mejorar las medidas de conservación y gestión marinas (Tittensor *et al.*, 2019). Sin embargo, los impactos del cambio climático a nivel poblacional son variables y a menudo inciertos, a pesar de los efectos esperados del cambio climático en cuanto a la reducción de la productividad de la pesca marina y la modificación de las áreas de distribución geográfica (Gaines *et al.*, 2018; Holsman *et al.*, 2019). Además, muchos recursos pesqueros marinos traspasan las fronteras políticas y están sujetos a medidas de gestión contrastantes entre países (Titley *et al.*, 2021). La eficacia y los impactos de los diferentes regímenes de gestión frente al cambio climático siguen siendo poco conocidos. Por lo tanto, existe una necesidad urgente de comprender e integrar las respuestas genómico-evolutivas al cambio climático para el futuro manejo de la pesca.

En este sentido, la genómica del paisaje marino permite distinguir los procesos evolutivos y ecológicos subyacentes que dan forma a las poblaciones marinas al distinguir entre la genómica neutral, que infiere principalmente la influencia de factores demográficos, y la genómica adaptativa, que asume un potencial adaptativo a través del efecto de marcados gradientes ambientales, siendo la migración y la selección natural las fuerzas ecoevolutivas principales que rigen dicha estructura de las poblaciones (Riginos *et al.*, 2016). Mediante la migración, el intercambio de material genético entre poblaciones tiende a homogeneizar o restringir las diferencias genéticas (Slatkin, 1987); mientras que las adaptaciones locales surgen de presiones selectivas específicas en entornos distintos, lo que conduce a la diferenciación genética (Kawecki y Ebert, 2004).

A pesar del efecto homogeneizador del flujo genético, las presiones selectivas locales pueden dar lugar al desarrollo y mantenimiento de rasgos adaptativos (Lenormand, 2002; Yeaman y Whitlock, 2011), coexistiendo en poblaciones genéticamente conectadas (Sexton *et al.*, 2014). El equilibrio

entre estos procesos crea estructuras de población complejas en las que algunas regiones pueden mostrar una gran similitud genética debido al flujo genético, mientras que otras muestran una divergencia genética significativa impulsada por presiones ambientales que dan paso a las adaptaciones locales (Liggins *et al.*, 2020). Por tanto, la genómica del paisaje marino es una herramienta que aporta información para la gestión de la pesca y la conservación marina, tal como la delimitación espacial de la estructura poblacional y la exploración de las implicaciones del cambio climático en los patrones de adaptación, especialmente cuando las especies marinas cruzan fronteras internacionales (Benestan, 2020; Liggins *et al.*, 2020).

Estudios recientes indican que la temperatura es la variable más significativa del paisaje marino, dando forma a las adaptaciones locales a lo largo de gradientes ambientales latitudinales de gran escala en especies marinas con diferentes historias de vida y en varias regiones del mundo, como el caso de la costa del Atlántico en la frontera entre Estados Unidos (Stanley *et al.*, 2018), el sur de África (Teske *et al.*, 2019), la corriente de Humbolt en la costa Pacífico de América del sur (Segovia *et al.*, 2020), la corriente de Kuroshio en el archipiélago Ryukyu en Japón (Selmoni *et al.*, 2020a).

De manera similar, el Sistema de la Corriente de California (SCC) es un área heterogénea, influenciada principalmente por la Corriente de California (CC) la mayor parte del año y recorriendo en dirección sur por la costa Pacífico de California en Estados Unidos de América (EE.UU.) y la Península de Baja California (PBC) en México (Lynn y Simpson, 1987; Auad *et al.*, 2011), transportando aguas frías y ricas en nutrientes, ejerciendo una influencia significativa en verano con remolinos persistentes (Chenillat *et al.*, 2018), y una contracorriente más cálida cercana a las costas en las estaciones de otoño e invierno a lo largo de la región centro-sur de la PBC, alrededor de Punta Eugenia (Durazo, 2015). Este sistema pertenece a la provincia biogeográfica del Pacífico Nororiental Templado-Cálido, que se encuentra dividido por un marcado gradiente ambiental, diferenciando las ecoregiones marinas de Bahía del Sur de California (Southern California Bight), desde Punta Concepción, California, hasta Punta Eugenia en BCS, y la Transición de Bahía Magdalena (TM), desde Punta Eugenia hasta el final de la PBC (Spalding *et al.*, 2007).

Además, las costas de California, EE.UU., y la PBC en México, es una región que ha trabajado para fortalecer y mejorar la gestión y conservación de diversos recursos marinos desde una perspectiva binacional (Précoma *et al.*, 2021). En esta región, las especies de abulón son modelos relevantes para estudiar la genómica del paisaje marino en un contexto binacional y con esquemas de gestión contrastantes. En el Pacífico nororiental hay siete especies de abulón: azul (*Haliotis fulgens*), amarillo (*H. corrugata*), rojo (*H. rufescens*), pinto (*H. kamtschatkana*), plano (*H. walallensis*), negro (*H. cracherodii*) y blanco (*H. sorenseni*), y la mayoría de ellas muestran una distribución transfronteriza a lo largo de la costa de Estados Unidos y México (Supernault *et al.*, 2010). Sin embargo, las poblaciones de abulón han disminuido debido a la sobrepesca, la caza furtiva, las enfermedades y el cambio climático (Micheli *et al.*, 2008).

Estudios anteriores sobre la estructura poblacional de las especies de abulón en la región han revelado patrones variados debido a los diferentes marcadores moleculares y a las restringidas escalas espaciales utilizadas (Gutiérrez-González *et al.*, 2007; Díaz-Viloria *et al.*, 2009; Munguía-Vega *et al.*, 2015; Mejía-Ruiz *et al.*, 2020; Mares-Mayagoitia *et al.*, 2021). Estas limitaciones han dificultado una mejor comprensión de la diversidad genómica espacial de las poblaciones de abulón y de sus posibles implicaciones para la gestión de la pesca y la conservación. Las especies que sostienen alrededor del 97% de la pesquería de abulón, el abulón azul y amarillo, son un modelo interesante dado su alto valor económico, sus rasgos biológicos, su amplia distribución geográfica, su gestión binacional y la falta de información sobre su estructura genómico-poblacional desde una perspectiva binacional, pues México y Estados Unidos mantienen medidas independientes y discrepantes entre sí (CDFG, 2005; DOF, 2023).

Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue describir la estructura genómica-poblacional del recurso abulón azul y amarillo a escala internacional, para favorecer el desarrollo de estrategias de manejo desde una perspectiva binacional, considerando al paisaje marino genómico como una herramienta que permita inferir sobre la influencia de las características de las ecorregiones en los aspectos demográficos, productividad y resiliencia de los *stocks* ante el cambio climático (Hazen *et al.*, 2007; Therkildsen *et al.*, 2013).

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Genómica de paisaje marino

La genómica del paisaje marino integra los elementos del ambiente marino con la genómica poblacional con el fin de estudiar la influencia de los procesos ecoevolutivos sobre la variación de los *loci* distribuidos a lo largo del genoma (Luikart *et al.*, 2003). De esta manera, es posible distinguir los efectos de amplitud de genoma, como resultado de la migración (y deriva genética), de aquellos *locus* específicos, derivados de la selección natural (Nielsen *et al.*, 2020). Los efectos de amplitud de genoma permiten inferir sobre aspectos demográficos y los efectos *locus* específico se relacionan con adaptaciones locales a causa de la selección natural (Black *et al.*, 2001).

En este tipo de estudios los marcadores moleculares más utilizados actualmente son los SNP's, que se identifican como un cambio puntual de un nucleótido y se encuentran de manera abundante a lo largo del genoma (Morin *et al.*, 2004; Vignal *et al.*, 2002). La generación y genotipificación de miles de estos marcadores, principalmente en especies no modelo (Seeb *et al.*, 2011), ha sido posible gracias al desarrollo de técnicas de librerías de baja representación acopladas a plataformas de secuenciación masiva (Davey *et al.*, 2011).

Mediante estos marcadores, es posible identificar poblaciones, las cuales se describen como el arreglo de las frecuencias alélicas de los individuos que comparten un mismo tiempo y rango geográfico (Frankham *et al.*, 2004), en las que existe flujo genético entre los individuos que la conforman y pueden evaluarse con aquellos marcadores moleculares de naturaleza neutral. Por otra parte, también permiten identificar agrupaciones con potencial adaptativo con marcadores moleculares candidatos a selección (*outliers*) comunmente asociados a variables ambientales (Selkoe *et al.*, 2016), tales como factores oceanográficos (corrientes marinas) y variables ambientales (temperatura) para el estudio de los patrones de estructuración genética en especies marinas (White *et al.*, 2010; Riginos *et al.*, 2016).

En términos de diferenciación genética, las pruebas de valores de  $F_{ST}$  asumen modelos demográficos en equilibrio, favoreciendo la detección de valores atípicos como marcadores candidatos a selección (*outliers*), distinguiendo entre el efecto de la selección natural con *loci*

específicos, y los procesos demográficos como la migración, que afectan al genoma uniformemente (Lewontin y Krakauer, 1973). Asimismo, existen pruebas con enfoques de asociación genotipo-ambiente (GEA, por sus siglas en inglés), las cuales se han empleado de manera más reciente, evaluando las relaciones directas entre las frecuencias alélicas y distintos parámetros ambientales. Estas pruebas no consideran los modelos demográficos y permiten separar los efectos geográficos de los ambientales, probando hipótesis directamente relacionadas a la heterogeneidad ambiental y complementan la información generada a partir de marcadores *outliers* detectados por pruebas de  $F_{ST}$  (Brauer *et al.*, 2016).

### 2.1.1 Ejemplos de genómica del paisaje marino en el mundo

Delimitar la estructura genómica de distintas especies que comparten una misma distribución ha sido posible mediante la asociación de variables ambientales como la temperatura. Tal es el caso de la región de la costa del Atlántico entre la frontera de Estados Unidos y Canadá, donde se documentó que un gradiente de temperatura define la estructura poblacional de diversas especies marinas de importancia comercial con distintos ciclos de vida (Stanley *et al.*, 2018). Dicho gradiente separa en un grupo al norte, con temperaturas templadas, y otro grupo al sur, con temperaturas más cálidas a especies como el cangrejo verde europeo (*Carcinus maenas*) (Jeffery *et al.*, 2018), la gran vieira (*Placopecten magellanicus*) (Lehnert *et al.*, 2019; Wyngarden *et al.*, 2017), el bacalao del Atlántico (*Gadus morhua*), la langosta americana (*Homarus americanus*) y el camarón del norte (*Pandalus boreallis*) (Stanley *et al.*, 2018).

En las costas de Chile, Segovia y colaboradores (2020) emplearon como modelo de estudio a la ascidia *Pyura chilensis* e identificaron una correlación significativa entre la estructura genética espacial y diferentes variables ambientales como la temperatura superficial del mar, nutrientes y productividad. Delimitaron dos grupos: uno ubicado al norte y otro al sur de los 30° de latitud Sur, sugiriendo que los procesos de adaptación local son influenciados por la zona biogeográfica de transición del Sistema de la Corriente de Humboldt a pesar del efecto homogeneizador del flujo genético.

En el archipiélago de Ryukyo, Selmoni *et al.* (2020) identificaron marcadores moleculares asociados a genes con roles de respuesta al estrés térmico en el coral *Acropora digitifera*. Además,

debido a la influencia de la Corriente de Kuroshio en su área de estudio, incorporaron información sobre la distancia genética y espacial entre los arrecifes muestreados para inferir su conectividad a escala regional. Como resultado, lograron definir zonas con individuos que portan los genes de tolerancia térmica y cómo se dispersan a los arrecifes vecinos, destacando su utilidad para establecer zonas prioritarias para los arrecifes y sustentar estrategias de manejo y conservación de la especie.

Por otra parte, se han reportado similitudes entre la estructura neutral y los grupos con potencial adaptativo, como en el camarón tigre negro gigante (*Penaeus monodon*) en toda la región del Indo-Pacífico (Vu *et al.*, 2021), donde el análisis de *loci* neutrales identificó siete grupos genéticos, mientras que los *loci outlier* indicaron seis grupos potenciales adaptativos que mostraban una correlación significativa con los valores máximos y mínimos de temperatura superficial del mar. Mientras que, en el caso del blenio (*Eleginops maclovinus*) del norte de la Patagonia (Canales-Aguirre *et al.*, 2022), los *loci* neutrales y adaptativos revelaron la presencia de dos y tres grupos genéticos, respectivamente, siendo estos últimos *loci* potencialmente asociados con la salinidad.

Patrones similares se observaron en las costas de Reino Unido, donde Coscia *et al.* (2020) realizaron una simulación del transporte y conectividad de larvas entre las poblaciones del berberecho *Cerastoderma edule*, y una modelación hidrodinámica empleando el Modelo de Margen Atlántico NEMO (AMM15). Los autores mostraron evidencia de tres grupos genéticos separados dentro de una escala espacial relativamente pequeña: un grupo en la costa sur y otro al norte de Gales y un tercer grupo en la costa sur de Irlanda. La razón detrás de dicha estructura explicó el 71% de la varianza genética para los marcadores asociados a los valores mínimos de temperatura superficial del mar, y la distancia oceanográfica explicó el 21% de la varianza observada en los marcadores neutrales mediante un análisis de redundancia (RDA, por sus siglas en inglés).

## **2.2 Implicaciones para el manejo**

La genómica busca hacer frente a los problemas en conservación de la diversidad genética y servicios ecosistémicos, mediante la delimitación de la estructura poblacional, la descripción del flujo genético y la evaluación del impacto del cambio climático en especies de importancia

comercial (Shafer *et al.*, 2015). En este sentido, tomar en cuenta la biología evolutiva de las especies, permite identificar los procesos que generan variabilidad genética a lo largo del rango de su distribución, sentando las bases para desarrollar estrategias de manejo y conservación (Gaitán-Espitia y Hobday, 2021).

Identificar, monitorear y conservar la diversidad genética, suelen ser objetivos de baja prioridad para las políticas nacionales e internacionales en biodiversidad (Brodersen y Seehaase, 2014). Lo que genera una desconexión entre la academia y el sector productivo, el cual sería el principal afectado por las consecuencias de políticas adoptadas para solucionar los problemas en conservación (Sandström *et al.*, 2019). En la región que conforma el Sistema de la Corriente de California, son aún escasos y limitados los esfuerzos que se han enfocado en evaluar estructura y conectividad genética de varias especies marinas (Díaz-Viloria *et al.*, 2009; Iacchei *et al.*, 2013; Johansson *et al.*, 2015; Munguía-Vega *et al.*, 2015).

No obstante, otro tipo de estudios se han realizado con el fin de incentivar y mejorar las medidas de manejo y conservación de recursos marinos en la zona. Un ejemplo es la evaluación de la conectividad transfronteriza de diversas especies de importancia comercial utilizando modelos de dispersión de partículas, basados en los patrones de las corrientes oceánicas y los efectos potenciales del cambio climático (Arafeh-Dalmau *et al.*, 2022). Desafortunadamente, aun no hay estudios en la región que integren este tipo de modelos de dispersión con información genómica, y que aborden la estructura genética adaptativa desde una perspectiva global y a gran escala, esencial para comprender mejor la influencia del medio ambiente en la capacidad de recuperación de las poblaciones marinas.

Por lo tanto, los estudios integrales en genómica del paisaje marino a gran escala contribuirían a la comprensión de cada uno de los componentes oceanográficos y ambientales que promueven la estructuración poblacional de las especies de importancia pesquera para mejorar las estrategias de manejo y conservación desde una perspectiva binacional.

### 2.2.1 Ejemplos de implicaciones en el manejo en el mundo

La comprensión de los patrones espaciales de la conectividad marina, tales como magnitud y sentido, pueden ser utilizados para establecer áreas de conservación marina que sean fuente de larvas y favorezcan la resiliencia de las especies (Micheli *et al.*, 2012). Por ejemplo, Xuereb *et al.* (2018) identificaron dos poblaciones del pepino de mar gigante (*Parastichopus californicus*) al norte y sur de la localidad de Queen Charlotte Sound en la costa de California, EE.UU. tras modelar la naturaleza asimétrica de las corrientes oceánicas. Haciendo uso de marcadores SNPs neutrales, demostraron que los patrones oceanográficos locales representan un mejor predictor de la variación genética que la distancia geográfica, y propusieron llevar a cabo el manejo de cada grupo de manera independiente.

De manera similar, la detección de marcadores candidatos a selección se han empleado para delimitar espacialmente grupos con adaptaciones locales y proponer medidas para conservar su capacidad adaptativa en diversas especies marinas (Stanley *et al.*, 2018). El caso de estudio del cangrejo verde (*Carcinus maenas*), llevado a cabo por Jeffery *et al.* (2018), identificó que la temperatura superficial del mar es una variable ambiental predictiva de posibles expansiones futuras. Los autores señalan que el grupo sur desplazaría geográficamente al grupo del norte, como consecuencia del calentamiento en la temperatura superficial del mar de la región. Además, resaltan la necesidad de modelar a cada grupo de manera independiente para determinar el potencial de expansión del rango de la especie y el impacto en los ecosistemas costeros.

Finalmente, se ha observado que mediante SNPs altamente discriminantes es posible desarrollar paneles de marcadores que favorezcan la trazabilidad de los individuos a su población de origen (Jorde *et al.*, 2018). Un ejemplo en el que se utilizaron marcadores predominantemente neutrales es el trabajo realizado por Mejía-Ruíz *et al.* (2023) con abulón azul en la PBC, donde se alcanzó una alta precisión (>72%) para la población de Isla Guadalupe (GI) y el Grupo Costero del Sur con todos los paneles, y solo una alta probabilidad de asignamiento (>89%) en el Grupo Costero del Norte únicamente con el panel 1000-SNP. Por su parte, Villacorta-Rath *et al.* (2016) indicaron que las condiciones locales a las que la langosta roja del sur (*Jasus edwardsii*) está adaptada son lo suficientemente discriminantes para separar significativamente el grupo de Australia del grupo

de Nueva Zelanda. Con ello, los autores han manifestado que esta herramienta podría usarse para evitar el etiquetado incorrecto del país de origen y con fines de trazabilidad.

## **2.3 Recurso abulón como sujeto de estudio: Especies de abulón azul (*Haliotis fulgens*) y amarillo (*Haliotis corrugata*)**

### **2.3.1 Biología**

El abulón azul alcanza la madurez sexual a una longitud de concha de 6-12 cm (Sierra-Rodríguez *et al.*, 2006), y presenta un comportamiento reproductivo máximo en las estaciones de otoño-invierno e invierno-primavera (Vélez-Arellano *et al.*, 2020). El desarrollo larvario se considera dependiente de la temperatura, y se estima que la fase natatoria dura de 4 a 15 días en la columna de agua en un rango óptimo de temperatura de 20 a 23°C (Leighton, 2000), asentándose y desarrollándose en parches rocosos desde la zona intermareal hasta ~24 m de profundidad (Sierra-Rodríguez *et al.*, 2006).

Mientras que, el ciclo de vida del abulón amarillo presenta una etapa larval que dura de 3 a 5 días y culmina con el asentamiento bentónico de su larva velíger (Leighton 1974). Viven alrededor de 20 años y se encuentran principalmente en fondos marinos rocosos en extensas agregaciones de macroalgas *Macrocystis spp.* y *Eisenia spp.* entre los 7 y 44 metros de profundidad (Guzmán del Prío *et al.*, 1972). El pico reproductivo se produce de septiembre a noviembre en PBC cuando la temperatura del agua supera los 22 °C o a lo largo del año mientras las condiciones ambientales lo permitan (Vélez-Arellano *et al.*, 2020). En California, se ha reportado que la temporada reproductiva se extiende de marzo a noviembre (Ortíz-Quintanilla *et al.* 1990).

La distribución de ambas especies presenta una distribución en parches y discontinua, que se extiende desde Punta Concepción en California, EE.UU., hasta Bahía Magdalena, Baja California Sur, México para el abulón azul (Guzmán-del Prío, 1992) y hasta Isla Margarita en Baja California Sur, México para el abulón amarillo (Cox, 1962). Ambas especies se encuentran influenciadas por el Sistema de Corrientes de California (Aquad *et al.*, 2011), abarcando las eco-regiones marinas Bahía Sur de California (*Southern California Bight*) y Transición de Bahía Magdalena (*Magdalena Transition*) de la provincia biogeográfica del Pacífico nororiental templado-cálido (Spalding *et al.*, 2007).

### 2.3.2 Manejo de la pesquería

En California, EE.UU., las disposiciones de manejo se encuentran en el Plan de Recuperación y Gestión del Abulón (ARMP, por sus siglas en inglés) publicado en 2005, donde se especifica que la pesquería comercial y recreativa de ambas especies de abulón se encuentra cerrada desde 1996 tras el declive generalizado de la población. Puntualizando que los factores principales que contribuyeron al declive de las poblaciones del recurso abulón fueron la sobreexplotación, las capturas ilegales (furtivismo) y las mortalidades masivas por presencia de enfermedades asociadas a eventos de altas temperaturas del agua como el fenómeno ENSO (CDFG, 2005). Además, los fracasos reproductivos y de reclutamiento se han atribuido al efecto Allee, que puede provocar un bajo éxito en la fecundación externa de los reproductores marinos con fases adultas sedentarias o sésiles (Allee *et al.*, 1949).

En México, las disposiciones generales y actualizaciones para el manejo de la pesquería del recurso abulón están contenidas en la Carta Nacional Pesquera (CNP; DOF, 2023). En ella se establecen disposiciones tales como la delimitación de cuatro Zonas Administrativas (de norte a sur: I, II, III, IV):

- I) Isla Coronados, BC a Isla Cedros, BC
- II) Punta Eugenia, BCS a Bahía Asunción, BCS
- III) Bahía Asunción, BCS a Punta Abreojos, BCS
- IV) Punta Abreojos, BCS a Isla Margarita, BCS

Además de tallas mínimas de captura (TMC) por especie y temporadas de veda que obedecen a características biológicas y reproductivas específicas por zona.

Tallas mínimas de captura (TMC) y vedas para el abulón azul:

- I. TMC: 150 mm / Veda: julio-noviembre
- II. TMC: 145 mm / Veda: agosto-diciembre
- III. TMC: 140 mm / Veda: agosto-diciembre
- IV. MC: 120 mm / Veda: septiembre-enero

Tallas mínimas de captura (TMC) y vedas para el abulón amarillo:

- I. TMC: 140 mm / Veda: julio-noviembre
- II. TMC: 135 mm / Veda: agosto-diciembre
- III. TMC: 130 mm / Veda: agosto-diciembre
- IV. TMC: 110 mm / Veda: septiembre-enero

Al interior de las zonas administrativas se encuentran varias Sociedades Cooperativas de Producción Pesquera independientes, agrupadas en su mayoría en la Federación de Sociedades Cooperativas de Baja California (FEDECOOP); las cuales disponen de áreas concesionadas y cuotas específicas para la captura del recurso abulón (McCay *et al.*, 2014). De acuerdo con la Carta Nacional Pesquera (DOF, 2023), la contribución de la pesca del abulón azul es del 78.4% en el estado de Baja California (BC) y de 68.6% en Baja California Sur (BCS), mientras que la del abulón amarillo es de 21.1% en BC y de 31.4% en BCS.

### **2.3.3 Biogeografía y características oceanográficas del área de estudio**

A escala global, las ecorregiones son un tipo de zona biogeográfica cuyos factores ecológicos varían de un lugar a otro, pero en general incluyen aportes de nutrientes, regímenes de temperatura, corrientes y complejidad batimétrica o costera (Payne *et al.*, 2012; Spaldin *et al.*, 2007).

En el caso del área de distribución del recurso abulón, esta corresponde a la provincia biogeográfica Cálida-Templada del Pacífico Noreste de acuerdo con la clasificación de las Ecoregiones Marinas del Mundo (MEOOW, por sus siglas en inglés), y comprende dos ecoregiones marinas: 1) Cuenca Sur de California (*Southern California Bight*), desde Punta Concepción, California, hasta la localidad de Punta Eugenia en Baja California Sur (BCS), México; y 2) Transición de Bahía Magdalena, desde Punta Eugenia hasta el final de la PBC (Blanchette *et al.*, 2008; Spaldin *et al.*, 2007). Además, Fenberg *et al.* (2014) identificaron zonas de transición al interior de los límites de las barreras biogeográficas de Punta Concepción y Punta Eugenia, dependiendo de la historia de vida de las especies marinas de la zona.

Las costas del Pacífico de California y la PBC están bajo el efecto del Sistema de la Corriente de California (SCC), de manera constante durante el año (Lynn y Simpson, 1987). En general, este sistema se compone por la Corriente de California (CC), la cual presenta una dirección de norte a

sur y cuyas temporadas de mayor influencia son verano y otoño. También, presenta una contracorriente cercana a las costas, que se acentúa en otoño e invierno en la región sur de la PBC, limitando con el área de El Vizcaíno en la parte central (Durazo, 2015). Estas características, describen dos patrones oceanográficos que limitan en Punta Eugenia, al centro de la PBC, y coinciden con el quiebre biogeográfico. Al norte de Punta Eugenia, perduran temperaturas frías, altas concentraciones de oxígeno disuelto y baja salinidad a lo largo del año (Aquad *et al.*, 2011). Mientras que, al sur de Punta Eugenia se observa una alternancia estacional que se caracteriza por presentar temperaturas templadas en invierno-primavera y temperaturas cálidas en verano-otoño, esto como consecuencia del aporte de las masas de agua tropicales y subtropicales de la Corriente Nor-Ecuatorial (Durazo, 2015).

Además, la combinación de patrones de corrientes constantes y estacionales favorece la existencia de giros (Eddy), particularmente en dos zonas: una al sur del estado de California, principalmente en verano, y otra al centro de la PBC, a la altura de El Vizcaíno (Lynn y Simpson, 1987). No obstante, dichos giros funcionan como barreras oceanográficas que propician la alta concentración de nutrientes derivado de la acción de corrientes y surgencias (Amador-Buenrostro *et al.*, 1995; Lynn y Simpson, 1987).

Aunado a esto, Martínez-García y Lluch-Belda (2000) identificaron diversos Centros de Actividad Biológica (BAC, por sus siglas en inglés) a lo largo de la costa Pacífico desde Alaska hasta Costa Rica. Los BAC son centros donde hay mayor cantidad de nutrientes y agregaciones de productores primarios y macrozooplancton, como el estrecho de Santa Bárbara, Punta Baja, Sevastián Vizcaíno y el Golfo de Ulloa.

#### **2.3.4 Contexto y problemática actual**

Los estudios tradicionales en genética de poblaciones han sido inconsistentes en cuanto a escala espacial, tipo de marcadores moleculares utilizados y patrones de estructura distinta entre especies de abulón, mostrando resultados contrastantes. Por ejemplo, los primeros estudios sobre la estructura genética-poblacional del abulón azul (*H. fulgens*) en la PBC, utilizando marcadores microsatélites, demostraron una marcada estructura genómica neutral, distinguiendo una separación entre la localidad de Isla Guadalupe y algunas de la región central de la PBC (Gutiérrez-

González, *et al.*, 2007). Mientras que, Mejía-Ruiz *et al.* (2020) ampliando el área de estudio del abulón azul y utilizando marcadores de Polimorfismos de un Solo Nucleótido (*Single Nucleotide Polymorphism*, SNPS, por sus siglas en inglés), observaron el mismo patrón entre Isla Guadalupe y las localidades de la costa de la PBC. Sin embargo, registró por primera vez una diferenciación entre la porción norte de la PBC, en las localidades de Faro San José e Isla San Jerónimo al norte de Isla Cedros, y la porción sur de la PBC. Ambos estudios sustentan genéticamente que estas poblaciones pueden considerarse para estrategias de manejo y sugieren un mayor esfuerzo de muestreo en la porción norte de la PBC y en la región fronteriza entre Estados Unidos y México.

Por otro lado, en el caso del abulón amarillo (*H. corrugata*), Del Río-Portilla y Gonzalez-Avilés (2001) reportaron por primera vez una diferenciación genética en la localidad de Isla Cedros, entre las regiones norte (Punta Norte) y sur (San Agustín) de Isla Cedros e Isla San Benito utilizando 8 aloenzimas, sugiriendo que estas poblaciones se pueden considerar independientes para temas de manejo. Por su parte, Díaz-Viloria *et al.* (2009), haciendo uso de microsatélites, encontraron evidencia de una sola población (*panmixia*) entre las localidades de Isla Cedros, Isla Natividad, La Bocana y San Juanico en la PBC. Sin embargo, identificaron que estas localidades se encontraban genéticamente diferenciadas de la localidad de Isla San Clemente, ubicada en California, EE.UU., debido a un efecto de aislamiento por distancia. Un resultado similar fue mostrado por Munguía-Vega *et al.* (2015), donde se observa un efecto de aislamiento por distancia entre la localidad de San Diego, California, EE.UU., con respecto a las localidades de la PBC. No obstante, aunque no significativa, muestra evidencia de una posible diferenciación genética entre Isla Cedros y las localidades de Isla Natividad, La Bocana y Punta Abreojos.

Recientemente, Mares-Mayagoitia *et al.* (2021) evaluó la estructura genética poblacional del abulón amarillo ampliando el rango geográfico de muestreo en la PBC y utilizando marcadores SNPs. Sus resultados describen una sola población (*panmixia*) en la PBC con un ligero gradiente latitudinal de norte a sur, y reportan por primera vez dos grupos con potencial adaptativo: 1) grupo norte, desde Isla Cedros hasta Isla San Jerónimo, incluyendo Isla Guadalupe, y 2) grupo sur, desde Punta Eugenia, incluyendo Isla Natividad, hasta San Juanico. Este patrón fue sugerido anteriormente, mediante marcadores microsatélites por Munguía-Vega *et al.* (2015), quienes mostraron evidencia de diferenciación genética entre individuos de Isla Cedros, con respecto al

resto de localidades sureñas en la PBC. Ambos trabajos propusieron que dicha diferenciación sería posible gracias a la dinámica de corrientes en la zona estudiada.

Actualmente, se desconoce si hay presencia de algún límite de estructuración en altas latitudes de la PBC y en California debido a la falta de muestras de ambas especies de abulón. Sin embargo, antecedentes en el abulón amarillo con microsátélites han denotado una diferenciación genética entre una localidad al sur de California (Isla San Clemente, Díaz-Viloria *et al.*, 2009; o San Diego, Munguía-Vega *et al.*, 2015) y localidades del centro y sur de la PBC, posiblemente por un efecto de aislamiento por distancia y barreras oceanográficas presentes en la zona (Díaz-Viloria *et al.*, 2009; Munguía-Vega *et al.*, 2015).

Por otra parte, los estudios de genética poblacional disponibles en la región no han incorporado hasta el momento elementos del paisaje que denoten la influencia de los patrones oceanográficos y ambientales en esta zona de transición tropical templada (Mejía-Ruiz *et al.*, 2020; Mares-Mayagoitia *et al.*, 2021), para elucidar los efectos causales que potencialmente moldean la diversidad genómica neutral y adaptativa de múltiples taxa que habitan en la región, como se ha observado en otras regiones similares del mundo (Segovia *et al.*, 2020; Selmoni *et al.*, 2020; Stanley *et al.*, 2018; Teske *et al.*, 2019).

En el presente trabajo, se planteó evaluar cómo el paisaje marino heterogéneo del SCC afecta a la estructura genómica poblacional y grupos con adaptaciones locales a lo largo del área de distribución del abulón azul y amarillo. Además de contrastar los resultados entre ambas especies, pues al ser un recurso compartido, se busca generar información genómica que contribuya a coordinar y mejorar las estrategias de manejo desde una perspectiva binacional.

### 3. JUSTIFICACIÓN

Los abulones azul (*Haliotis fulgens*) y amarillo (*H. corrugata*) son especies de importancia comercial que comparten distribución latitudinal desde las costas de California, EE.UU. hasta las de Baja California Sur en México. Esta área se encuentra sujeta a presiones ambientales a causa del Sistema de la Corriente de California y está cada vez más expuestas a eventos climatológicos extremos debido al cambio climático. No obstante, presentan una distribución batimétrica y características reproductivas diferenciadas entre especies. Por lo que, describir la respuesta de cada especie a nivel genético es necesario para proponer medidas de manejo y conservación coordinadas y compatibles entre Estados Unidos y México.

Por lo tanto, se plantearon las siguientes preguntas de investigación:

1. ¿Cuál es la contribución relativa de las características ambientales heterogeneas que componen el Sistema de la Corriente de California en la estructura genómica poblacional neutral y en los grupos con potencial adaptativo para ambas especies de abulón?
2. ¿Cómo responde cada especie a nivel genético a las presiones ambientales diferenciadas?

#### **4. HIPÓTESIS**

Dado que la distancia geográfica y patrones de corrientes inciden en la capacidad de dispersión larval característica de cada especie de abulón, entonces el efecto de aislamiento por distancia dará forma a la estructura genómica poblacional neutral específica para abulón azul y amarillo.

Dado que la divergencia adaptativa responde a los efectos del gradiente ambiental propio del Sistema de la Corriente de California, entonces los grupos con adaptaciones locales de ambas especies de abulón coincidirán espacialmente con los patrones descritos para las ecorregiones marinas.

## 5. OBJETIVOS

### 5.1 Objetivo general

Identificar la estructura genómica poblacional del recurso abulón azul y amarillo, y los grupos con asociación genotipo-ambiente (potencial adaptativo) a lo largo de su distribución en la costa noreste del Pacífico.

### 5.2 Objetivos particulares

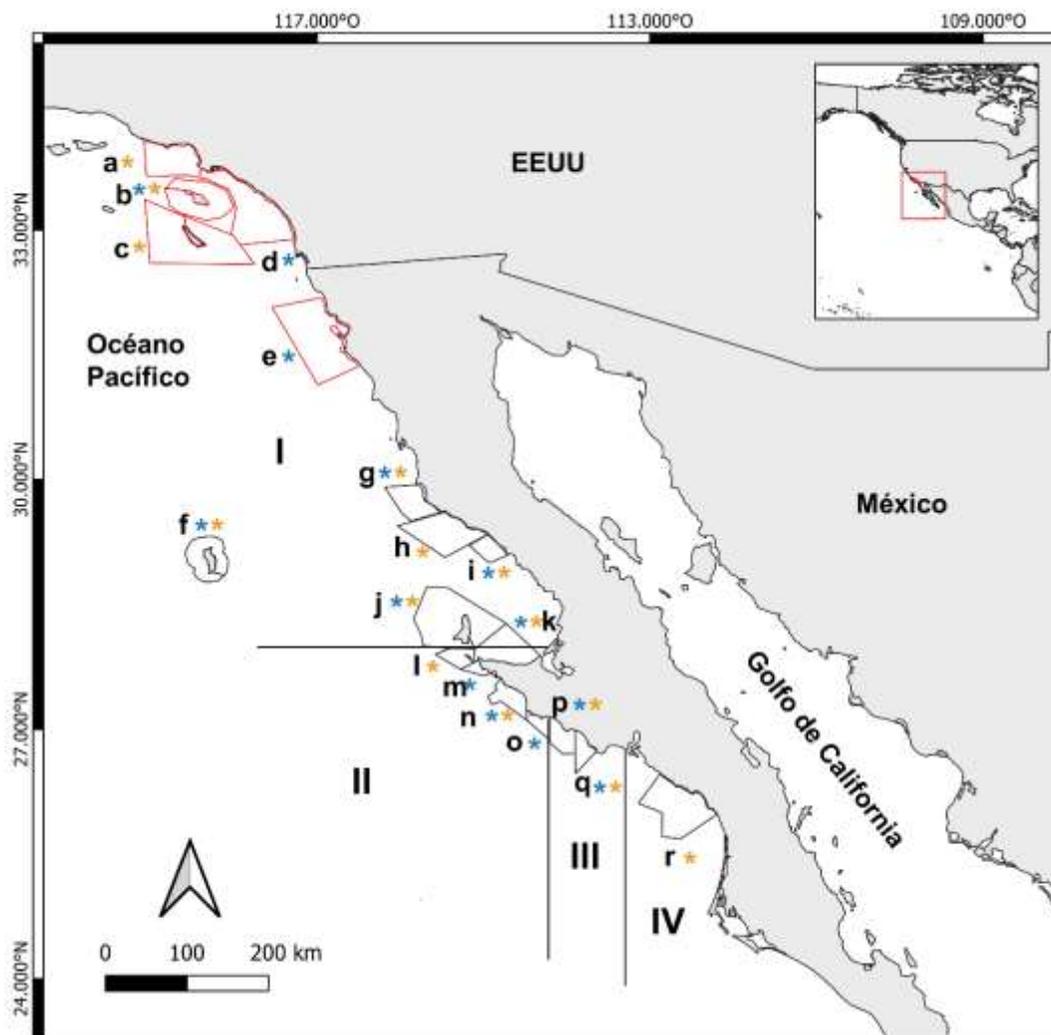
- Delimitar espacialmente la estructura genómica poblacional del recurso pesquero abulón azul (*Haliotis fulgens*) y amarillo (*H. corrugata*).
- Determinar la magnitud y el sentido de la conectividad genética en ambas especies.
- Identificar grupos con potencial adaptativo (asociación genotipo-ambiente) en ambas especies.
- Establecer implicaciones de manejo específicas desde una perspectiva binacional.

## 6. MATERIAL Y MÉTODOS

### 6.1 Recolección de muestras

Las muestras de tejido muscular se obtuvieron de organismos de la pesquería comercial de abulón, proporcionados por pescadores pertenecientes a la Federación de Sociedades Cooperativas de Baja California (FEDECOOP), quienes capturaron el recurso mediante buceo semiautónomo. Los muestreos se realizaron a lo largo de BCS en las localidades de La Bocana, Bahía Asunción, Puerto Escondido, Punta Eugenia e Isla Natividad en julio 2017, y BC en las localidades de Isla Cedros, Faro San José, Isla San Jerónimo e Isla Guadalupe en mayo 2018. Además, se incluyeron muestras de la localidad de San Juanico, obtenidas previamente por Díaz-Viloria (2006), y muestras de las localidades de Ensenada y Punta Canoas en BC, y de Isla San Clemente, Isla Santa Catalina, Dana Point Harbor y Palos Verdes de California, EE.UU. (Figura 1). Las muestras de California se recolectaron en 2012 y fueron facilitadas por el Dr. John Hyde de la Southwest Fisheries Science Center (SWFSC-NOAA). Todas las muestras se preservaron en alcohol al 96% en viales etiquetados para su identificación y se realizaron cinco recambios de alcohol al 96% para asegurar la fijación del tejido.

En el caso del abulón azul se obtuvieron un total de 303 muestras procedentes de 12 localidades que abarcaban la mayor parte del área de distribución de la especie, desde el sur de California, EE.UU. (DPH: Puerto de Dana Point, SCnal: Isla Santa Catalina) hasta la PBC (EN: Ensenada, GI: Isla Guadalupe, SJI: Isla San Jerónimo, FSJ: Faro San José, CI: Isla Cedros, PE: Punta Eugenia, BT: Bahía Tortugas, PuE: Puerto Escondido, BA: Bahía Asunción, LB: La Bocana). Mientras que para el abulón amarillo se obtuvieron 296 muestras en total, procedentes de 13 localidades, también cubriendo la mayor parte de su área de distribución desde el sur de California, Estados Unidos (PV: Palos Verdes, SCnal: Isla Santa Catalina, SCl: Isla San Clemente) hasta la PBC (GI: Isla Guadalupe, SJI: Isla San Jerónimo, PCS: Puerto Canoas, FSJ: Faro San José, CI: Isla Cedros, NI: Isla Natividad, PE: Punta Eugenia, PuE: Puerto Escondido, BA: Bahía Asunción, SJ: San Juanico).



**Figura 1.** Área de estudio con las zonas administrativas (números romanos) y las localidades de muestreo señaladas por letras: a) Palos Verdes (PV), b) Isla Santa Catalina (SCnaI), c) Isla San Clemente (SCTel), d) Dana Point Harbor (DPH), e) Ensenada (EN), f) Isla Guadalupe (GI), g) Isla San Jerónimo (SJI), h) Punta Canoas (PCS), i) Faro San José (FSJ), j) Isla Cedros (CI), k) Punta Eugenia (PE), l) Isla Natividad (NI), m) Bahía Tortugas (BT), n) Puerto Escondido (PuE), o) y p) Bahía Asunción (BA), q) La Bocana (LB), r) San Juanico (SJ). El asterisco azul representa los sitios donde se obtuvieron muestras de abulón azul y el asterisco amarillo los sitios de muestreo del abulón amarillo. Los polígonos en negro representan el área de las concesiones de las sociedades cooperativas y en rojo aquellos dibujados arbitrariamente. El área de los polígonos se utilizó para extraer valores de variables ambientales

## 6.2 Análisis molecular

### 6.2.1 Extracción de ADN

El ADN se extrajo por el método cloroformo alcohol isoamílico descrito por Sambrook y Russell (2001). Por otro lado, se cuantificó y evaluó la pureza del ADN mediante espectrofotometría utilizando un equipo NanoDrop™ 2000 (Thermo Scientific), considerando la relación 260/280 y 260/230 para descartar y re-extraer las muestras con presencia de contaminantes como proteínas, fenol leídos a 280 nm y contaminantes EDTA, carbohidratos y fenol leídos a 230 nm. La concentración de ADN se cuantificó mediante fluorescencia en el equipo Qubit™ (Thermo Fisher Scientific). Las muestras con concentraciones fuera del límite de detección del Qubit™ (e. q. > 100 ng/μL en NanoDrop™) fueron diluidas en TE 0.1X. Las muestras se llevaron a una concentración final de 50 ng/μL.

Por último, se evaluó la integridad del ADN por medio de electroforesis en geles de agarosa-Synergel™ (Diversified Biotech) al 1%, donde se utilizó intercalante SYBER™ Gold (Thermo Fisher Scientific) y un marcador de peso molecular 1 KB Plus (Thermo Fisher Scientific) para su verificación en un foto-documentador ChemiDoc™ (Bio-Rad).

### 6.2.2 Preparación de librerías genómicas ddRAD-Seq.

Las librerías genómicas se generaron siguiendo el protocolo de Peterson *et al*, (2012) del método de Secuenciación de ADN Asociado a Sitios de Restricción de Doble Digestión (*ddRAD-Seq*). Este consta de cuatro etapas para su ejecución: 1) doble digestión, 2) ligación de adaptadores tipo *barcodes*, 3) selección de fragmentos e 4) incorporación de adaptador tipo *index*.

#### 6.2.2.1 Doble digestión

La doble digestión implica la hidrólisis del ADN de alto peso molecular utilizando dos enzimas de restricción: MspI (5'-C|CGG-3') (NEB®) de corte frecuente y EcoRI-HF (5'-G|AATTC-3') (NEB®) de corte poco frecuente.

Las reacciones requirieron de 500 ng de ADN contenidos en un volumen de 30  $\mu$ L de TE 0.1 X, 1x Buffer Cutsmart (NEB<sup>®</sup>), 10 U EcoRI-HF (NEB<sup>®</sup>), 10 U MspI (NEB<sup>®</sup>) y se dejaron en incubación a temperatura ambiente por un periodo aproximado de 12 h. Posteriormente, se utilizaron 1.5x de perlas magnéticas (*AMPure XP beads*; Beckman Coulter) para la purificación de las muestras y se realizaron dos lavados usando 150  $\mu$ L con etanol al 70%. Finalmente, el ADN se eluyó en 30  $\mu$ L de TE 0.1x.

#### 6.2.2.2 Ligación de adaptadores tipo barcodes

La ligación permite la adhesión de adaptadores específicos en los extremos cohesivos (*sticky ends*). Por un lado, los adaptadores P1 o *barcodes* se unen al sitio de restricción formado por la enzima EcoRI-HF, estos son únicos por individuo y existen un total de 48 diferentes para completar un set de muestras. Mientras que el adaptador común P2 se une al sitio de restricción de la enzima MspI.

La ligación se realizó en un volumen de 40  $\mu$ L, se usó Buffer T4 Ligasa 1x (NEB<sup>®</sup>), 10 U de T4 DNA Ligasa (NEB<sup>®</sup>) y 2  $\mu$ M de los adaptadores P1 y P2. La reacción se dejó actuar durante toda la noche a temperatura ambiente y se detuvo al incubar las muestras a una temperatura de 65° C por 10 min para inactivar la enzima. El producto se purificó con perlas magnéticas (*AMPure XP beads*; Beckman Coulter) en una proporción de 1.5x y el ADN se eluyó en 30  $\mu$ L de TE (0.1x). Se realizaron reacciones de PCR para verificar la ligación en un volumen total de 12.5  $\mu$ L, utilizando 1  $\mu$ L de ADN ligado, 1 X GoTaq<sup>®</sup> ADN polimerasa (Promega), 0.8  $\mu$ M del cebador Illumina F (5'-AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACTCTTCCCTACACGACG-3') y cebador Illumina R (5'-CAAGCAGAAGACGGCATACGAGATCGTGATGTGACTG GAGTTCAGACGTGTGC-3'). El perfil de la PCR comenzó con una desnaturalización a 94°C por dos min, seguido de 20 ciclos de desnaturalización a 94°C por 30 seg, un acoplamiento a 60°C por 30 seg y una extensión a 72°C por 45 seg.

El resultado se observó en un fotodocumentador ChemiDoc<sup>™</sup> (Bio-Rad) tras realizar una electroforesis en gel de agarosa-Synergel<sup>™</sup> (Diversified Biotech) al 2%, con SYBER<sup>™</sup> Gold (Thermo Fisher Scientific) como intercalante y un marcador de peso molecular 1 KB Plus (Thermo Fisher Scientific). Los productos ligados y purificados se cuantificaron mediante Qubit<sup>™</sup> (Thermo Fisher Scientific). Se elaboraron *pools* a partir de los productos ligados, mezclando las muestras que

corresponden a 48 individuos, con *barcodes* diferentes, en concentraciones equimolares. Cada *pool* se concentró con perlas magnéticas (*AMPure XP beads*; Beckman Coulter) en una proporción de 1.5x y se eluyeron en 30 µL de TE (0.1x).

### 6.2.2.3 Selección de Fragmentos de ADN

La selección de fragmentos se realizó siguiendo el protocolo del equipo Pippin Prep (Sage Science) para cada *pool*. El tamaño de los fragmentos fue, aproximadamente, igual o mayor a 376 pb ( $\pm 50$  pb). No obstante, para las muestras de las localidades de Palos Verdes, Dana Point Harbor, Isla San Clemente, Isla Santa Catalina Ensenada y Punta Canoas, se realizó la selección de fragmentos por perlas.

### 6.2.2.4 Incorporación de index.

Los *pools* recuperados de la selección de fragmentos se enriquecieron y se incorporaron los adaptadores de Illumina mediante una PCR. Para cada *pool* se prepararon ocho reacciones para PCR, cada una se llevó a cabo en un volumen final de 20 µL, con 3 µL de ADN de cada *pool*, 1 X Buffer Phusion HF (NEB®), 0.4 µM dNTPs, 0.5 µM de cada cebador (cebador Illumina F y cebador Illumina R) y 0.5 U Taq Phusion DNA polimerasa (NEB®). El Programa de la PCR establecido, consistió en una desnaturalización a 94°C por dos min, seguido de 10 ciclos de desnaturalización a 94° C por 30 segundos, un alineamiento a 60°C por 30 seg y una extensión a 72°C por 45 seg.

Por medio del cebador Illumina R se incluyó un *index* diferente. Se consideraron los siguientes *index* para el abulón azul: *Index1\_ATCACG*, *Index2\_CGATGT*, *Index3\_TTAGGC*, *Index4\_TGACCA*, *Index5\_ACAGTG*, *Index6\_GCCAAT*, *Index7\_CAGATC*, *Index8\_ACTTGA*, *Index9\_GATCAG*, *Index10\_TAGCTT*, *Index12\_CTTGTA*.

Mientras que, para el abulón amarillo se utilizaron los siguientes *index*: *Index1\_ATCACG*, *Index2\_CGATGT*, *Index3\_TTAGGC*, *Index4\_TGACCA*, *Index5\_ACAGTG*, *Index6\_GCCAAT*, *Index9\_GATCAG*; facilitando la identificación de las variantes de cada individuo. Las ocho reacciones de cada *pool* se concentraron con 1.5x de perlas magnéticas (*AMPure XP beads*; Beckman Coulter) y se eluyeron en 30 µL de TE 0.1x.

Finalmente, se realizó una electroforesis en gel de agarosa-Synergel™ (Diversified Biotech) al 2% con SYBER™ Gold (Thermo Fisher Scientific) como intercalante y un marcador de peso molecular 1 KB Plus (Thermo Fisher Scientific). El producto se visualizó en un foto-documentador ChemiDoc™ (Bio-Rad) para corroborar el tamaño de los *pools*. Al confirmar el tamaño esperado, cada *pool* se cuantificó mediante cuantificación fluorométrica con Qubit™ (Thermo Fisher Scientific).

Las librerías finales se formaron al combinar dos *pools* con concentraciones equimolares y se purificaron con 1.5x perlas magnéticas (*AMPure XP beads*; Beckman Coulter). Las librerías fueron secuenciadas por la compañía NovoGene© (Sacramento, California, Estados Unidos de América) en líneas de secuenciación Illumina HiSeqX, con lecturas pareadas de ~150 pb.

### 6.3 Análisis bioinformático

Las secuencias del abulón azul y el abulón amarillo fueron procesadas de manera independiente siguiendo el siguiente flujo de trabajo:

En primer lugar, las secuencias de ambas especies fueron *demultiplexadas* con el software Stacks v.2.54 (Catchen *et al.*, 2013), utilizando el componente *process\_radtags*. En este componente, se rescataron los *barcodes* y sitios de corte RAD- Tag (-r), se eliminaron todas las lecturas con una base no marcada (-c), así como las lecturas con puntuaciones de baja calidad (-q) considerando un nivel de calidad Phred (-s) < 25 para el abulón azul y < 30 para el abulón amarillo.

Las lecturas retenidas se alinearon al genoma de referencia del abulón azul obtenido del repositorio en línea <https://abalone.dbgenome.org> de la Universidad de Ciencia y Tecnología del Estado de Iowa (Masonbrink *et al.*, 2019), mediante el algoritmo BWA-MEM con el software BWA 0.7.12 (Li y Durbin, 2009). Los alineamientos fueron filtrados con el componente *samtools view*, del software samtools 1.4 (Li *et al.*, 2009) para que la función *grep* retuviera los alineamientos únicos, filtrando con un MapQ 30 (-q), manteniendo las lecturas pareadas apropiadamente (-f 0 × 02) y eliminando tanto las lecturas suplementarias (-F 0 × 800) como las no mapeadas (-F 0 × 04). Los loci y genotipos fueron llamados para alineamientos ordenados por el módulo *ref\_map.pl* en Stacks v.2.54 (Catchetn *et al.*, 2013), usando la configuración predeterminada, genotipos y sitios variantes a un nivel de significancia del 5% en *gstacks* (--var-alpha 0.05 y --gt-alpha 0.05).

El módulo *populations* se utilizó como filtro final; reteniendo aquellos SNPs genotipados presentes en al menos el 80% de los individuos ( $-r = 0.80$ ) y el 100% de las localidades de muestreo del abulón azul ( $-p = 12$ ) y abulón amarillo ( $-p = 13$ ). Asimismo, se implementó una frecuencia del alelo menor  $> 3\%$  ( $min-maf = 0.03$ ) para el set de datos del abulón azul y del  $> 5\%$  ( $min-maf = 0.05$ ) para el abulón amarillo con el fin de diferenciar entre variantes comunes y raras en las poblaciones putativas. Por último, se usó el parámetro *-write-single-snp* para restringir el llamado solo al primer SNP por locus. Los archivos genepop y VCF filtrados resultantes se convirtieron a los formatos necesarios para los análisis posteriores utilizando el software PGDSPIDER v.2.1.1.5 (Lischer y Excoffier, 2012).

#### 6.4 Detección de SNPs *outliers* por *Fst*

Los loci *outliers* (posibles loci bajo selección) se detectaron utilizando Bayescan v.2.1 (Foll y Gaggiotti, 2008) y PCAdapt v.4.3.3 (Luu *et al.*, 2017; Privé *et al.*, 2020) para la base de SNPs total del abulón azul, mientras que para la base de SNPs del abulón amarillo además se usó el programa OutFLANK (Whitlock y Lotterhos, 2015). En ambos sets de marcadores SNPs, BayeScan se rejecutó con un *pr\_odds* de 100, un *burn-in* de 50,000 pasos y 100,000 iteraciones. Los resultados se corrigieron utilizando una tasa de falsos descubrimientos (FDR, por sus siglas en inglés) de 0.05 con el logaritmo de los valores  $q$ . Con PCAdapt se utilizó primero un análisis de componentes principales (PCA) para determinar el número de poblaciones para las bases de SNPs del abulón azul ( $k = 3$ ) y amarillo ( $k = 2$ ), y los SNP atípicos se detectaron después de que la distribución de los valores  $p$  se corrigiera mediante un FDR con valores  $q$  de 0.05. OutFLANK se realizó utilizando una distribución  $F_{ST}$  neutral, cortando los loci con valores  $F_{ST}$  en los extremos de ambas colas, utilizando los parámetros de *LeftTrimFraction* y *RightTrimFraction* con 0.05, una heterocigosidad mínima de 0.1, y los loci *outlier* se identificaron utilizando un intervalo de valores  $q$  de 0.05. Sólo los marcadores SNPs compartidos entre BayeScan y PCAdapt fueron clasificados como *outliers* para el abulón azul y los marcadores compartidos entre Bayescan, PCAdapt y OutFLANK para el abulón amarillo.

## 6.5 Análisis de Equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) y Diversidad Genética

La prueba de equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) se realizó en GenoDive 3.05 (Meirmans, 2010), tras excluir los marcadores candidatos a selección. Se implementaron 10,000 permutaciones y la corrección secuencial de Bonferroni, los *loci* en desequilibrio en al menos la mitad de las localidades muestreadas fueron excluidos, generando la base de marcadores neutrales.

Después de filtrar los *loci*, se investigó la diversidad genética para las 12 y 13 localidades de muestreo del abulón azul y amarillo, respectivamente. Se estimaron la heterocigosidad observada ( $H_o$ ) y esperada ( $H_e$ ), la riqueza alélica ( $A_r$ ) y el coeficiente de endogamia ( $F_{is}$ ) para cada localidad, utilizando el paquete ADEGENET 1.3.1 (Jombart y Ahmed, 2011) en R.

## 6.6 Diferenciación genética y estructura poblacional

Una vez obtenidos los marcadores neutrales y candidatos a selección (*ouliers*), se organizaron dos matrices de datos para los análisis de estructuración poblacional: 1) Grupo de marcadores neutrales y 2) Grupo de marcadores *ouliers*.

En primer lugar, se estimó el índice de diferenciación poblacional pareada mediante el estimador  $F_{ST}$  (Weir y Cockerham, 1984) en el paquete R StAMPP v 1.6.3 (Pembleton *et al.*, 2013), el nivel de significancia para cada comparación pareada se basó en 10,000 permutaciones y se corrigió para comparaciones múltiples con una corrección secuencial de Bonferroni (Holm, 1979).

Posteriormente, la estructura poblacional se examinó con un Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC, por sus siglas en inglés) (Jombart *et al.*, 2010) en el paquete R ADEGENET v 1.3.1 (Jombart y Ahmed, 2011), que es un método que maximiza las diferencias entre grupos a la vez que minimiza la variación dentro de ellos. Para evitar un sobreajuste del modelo, el número óptimo de componentes principales (PC, por sus siglas en inglés) retenidos se determinó mediante la función *xvalDapc*, y el número óptimo de agrupaciones evaluó el criterio de información bayesiano (BIC, por sus siglas en inglés) con la función *find.clusters*. Se realizaron los DAPC con el número de PC y agrupaciones identificados.

Por último, se utilizó el algoritmo de agrupación bayesiano implementado en STRUCTURE v 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2002; Falush *et al.*, 2003) para inferir el número más probable de poblaciones

putativas (K), probando hasta 12 (K=1 a 12) agrupaciones genéticamente potenciales para el abulón azul y 13 (K=1 a 13) para el amarillo entre individuos utilizando cinco réplicas para cada valor de K. El modelo de mezcla y las frecuencias alélicas correlacionadas se aplicaron con 10,000 pasos de burn-in y 100,000 iteraciones del método Monte Carlo Cadena de Markov, incluyendo información previa sobre la ubicación del muestreo. El programa StrAuto (Chhatre y Emerson, 2017) combina el análisis STRUCTURE con STRUCTURE HARVESTER (Earl y VonHoldt, 2012) para inferir el valor óptimo de K utilizando el estadístico  $\Delta K$  (Evanno *et al.*, 2005). Los resultados del mejor K se compilaron con CLUMPP v 1.1.2 (Jakobsson y Rosenberg, 2007) y se visualizaron con DISTRUCT v 1.1 (Rosenberg 2004).

### **6.7 Flujo Génico y Análisis de Aislamiento por Distancia (IBD)**

Se evaluaron las tasas direccionales de migración relativa para los sets de loci neutrales de cada especie de abulón, entre las localidades de muestreo y se generaron redes de migración utilizando valores  $G_{ST}$  (Nei, 1973) como medida de distancia genética con la función *divMigrate* (Sundqvist *et al.*, 2016) del paquete R *diveRsity* (Keenan *et al.*, 2013) implementando 1,000 repeticiones bootstrap y un umbral de filtro arbitrario de 0.45. Los patrones de flujo génico se visualizaron utilizando gráficos de red producidos con el paquete *qgraph* de R (Epskamp *et al.*, 2012).

El efecto del aislamiento por distancia (IBD, por sus siglas en inglés) se estimó comparando las matrices de distancia genética estandarizada  $F_{ST}/(1 - F_{ST})$  de los loci neutrales y *outliers* contra la distancia geográfica, la cual se estimó en kilómetros mediante la distancia costera más corta entre localidades utilizando Google EarthTM. La prueba mantel calculó la relación entre las matrices con la función *mantel.randtest* implementada en el paquete R ADEGENET v 1.3.1 (Jombart y Ahmed, 2011) con 9,999 iteraciones probando IBD para todas las localidades del muestreo del abulón azul (12) y amarillo (13), así como un IBD jerárquico solo usando las localidades correspondientes a la PBC de ambas especies.

### **6.8 Análisis de Asociación Genotipo-Ambiente (GEA)**

La información ambiental se obtuvo de los recursos disponibles públicamente: el satélite AquaModis (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/griddap/>) para las variables de temperatura superficial del mar y clorofila, y el Servicio Marino Copérnico de la UE (2017) para

las variables de pH y oxígeno disuelto. Las áreas de concesión pesquera en la PBC y las áreas circundantes de cada localidad de muestreo perteneciente al estado de California se utilizaron para dibujar polígonos y extraer datos ambientales (Figura 3a). Los conjuntos de datos ambientales proporcionaron registros para el periodo 2002-2019 y se procesaron en R utilizando el paquete raster v.2.8 (Hijmans, 2016) para calcular promedios, máximos y mínimos mensuales.

Se realizó una exploración para las bases de datos de SST y Chla, utilizando los paquetes *raster* v. 2.0-12 (Hijmans y van Etten, 2012) para leer, escribir, analizar y modelar datos espaciales; *maptools* v. 1.0-2 (Bivand *et al.*, 2020a) para manipular datos geográficos; *ncdf4* v. 1.17 (Pierce, 2019) que proporciona una interfaz R de alto nivel para los archivos de datos binarios escritos con la biblioteca netCDF de Unidata; y *rgdal* v. 1.5-18 (Bivand *et al.*, 2020b) que obtiene enlaces a la biblioteca de abstracción de datos “geoespaciales”. Asimismo, se utilizó una línea de códigos proporcionada por el Dr. Raúl Martínez en el software R v.4.0.2 (R Development Core Team, 2008). La información explorada incluyó valores promedio, mínimos y máximos. De esta manera, se identificaron errores del satélite, se reinició el análisis y se compilaron todas las capas en un objeto “SST”, al cual se ejecutó la función *dropLayer* con la que se eliminaron las capas con dichos errores.

### **6.8.1 Estructura ambiental del Sistema de la Corriente de California**

Se realizó un Análisis ambiental de Componentes Principales (ePCA, por sus siglas en inglés) con la información ambiental extraída de los polígonos de las localidades de muestreo y, mediante la función *prcomp* implementada en el paquete stats del entorno R (R Development Core Team, 2008), se describió la estructura ambiental del área de estudio perteneciente al Sistema de Corrientes de California y se identificaron las variables subyacentes a dicha estructura. En total, se estandarizaron las 12 variables ambientales utilizando la función *scale*, y se retuvieron los dos primeros componentes principales (CP) (Tabla Suplementaria S7). Se calcularon los coeficientes de correlación de Spearman entre todas las variables ambientales para evaluar la colinealidad a partir de una regresión logística múltiple, y se priorizaron las variables biológicamente más relevantes para construir la matriz ambiental para el análisis de Asociación Genotipo-Ambiente (GEA, por sus siglas en inglés).

### 6.8.2 Detección de marcadores por Asociación Genotipo-Ambiente (GEA)

Los análisis GEA se realizaron en el conjunto total de datos SNPs de ambas especies para investigar la posible correlación entre las variables ambientales y la frecuencia de genotipos particulares. Se construyó una matriz ambiental para el abulón azul a partir de las variables más significativas del ePCA, como los valores máximos de temperatura superficial del mar (SST\_Max), máximos de clorofila a (Chla\_Max) y máximos de pH (pH\_Max). En el caso del análisis para el abulón amarillo, la matriz ambiental se construyó a partir de los valores máximos de la temperatura superficial del mar (SST\_Max), mínimos de oxígeno disuelto (O2\_Min) y promedio de clorofila a (Chla\_Mean). Realizamos dos análisis para detección de marcadores de asociación genotipo-ambiente: 1) Factor latente de modelos mixtos (LFMM, por sus siglas en inglés; Frichot *et al.*, 2013); y 2) análisis de redundancia (RDA, por sus siglas en inglés). El LFMM v 1.4 correlaciona las variables ambientales con la variación genotípica para identificar valores atípicos, considerando la estructura de la población (K) y las variables ambientales como factores latentes. Se implementó en el paquete R LEA (Frichot y Francois, 2015) utilizando 100,000 iteraciones después de un burn-in de los primeros 10,000 pasos y cinco ejecuciones independientes para cada análisis para estimar los diferentes parámetros. Para los resultados se utilizó la media de las puntuaciones z y los valores de significación asociados a cada SNP se calcularon utilizando  $\alpha = 0.05$  corregido con un FDR. El RDA, que es una técnica de ordenación multivariante para analizar los *loci* y predictores ambientales simultáneamente, determina cómo los grupos de *loci* covarían en respuesta a la matriz ambiental (Rellstab *et al.*, 2015; Forester *et al.*, 2018). Solo los marcadores comunes entre los métodos de GEA se consideraron para análisis posteriores.

### 6.8.3 Análisis de Redundancia (RDA)

El RDA descompone la relación genotipo-ambiente en ejes ortogonales que identifican diferentes patrones de covariación entre los datos genéticos y una matriz de variables ambientales (Van den Wollenberg, 1977). De esta manera, se evaluó la posible asociación de los *loci* candidatos a selección con las variables ambientales y geográficas por medio de VEGAN v.2.5.1 (Oksanen *et al.*, 2019). En cuanto a la distancia geográfica, se utilizaron mapas de eigenvectores de Moran (dbMEM), transformando las coordenadas geográficas a coordenadas cartesianas con la función *geoXY* del paquete SODA v.1.0.6 (Chambers, 2013) en R. Dichas coordenadas, fueron convertidas

posteriormente a distancia euclidiana con la función *dist*, y finalmente se utilizó la función *pcmn* para obtener los dbMEM en VEGAN. Los datos ambientales incluyeron el promedio mensual, de máximos y mínimos de las variables para cada localidad.

Por otra parte, para los datos genéticos se utilizó la frecuencia de alelos menores (MAF, por sus siglas en inglés) de los *loci* candidatos a selección, los cuales fueron estandarizados utilizando la función *decostand* con el método Hellinger, también con el paquete VEGAN. Se utilizó el método de ordenación escalonada, con la función *ordistep* (Blanchet *et al.*, 2008), para seleccionar las variables que covariaron con los datos genéticos, se evaluó el nivel de significancia con la función *anova.cc* y 1,000 permutaciones en VEGAN. Se realizó un RDA parsimonioso utilizando las variables seleccionadas después de conocer el factor de inflación de la variancia (*VIF*) de cada una con la función *vif.cca*. Posteriormente, se llevó a cabo una RDA parcial condicionando la variable de temperatura superficial del mar (SST\_Max) en el análisis del abulón azul y la variable geográfica (dbMEM-1; Borcard *et al.*, 1992) en el caso del abulón amarillo utilizando el paquete ADESPATIAL v.0.0-8 (Dray *et al.*, 2022).

#### **6.8.4 Análisis espacial de Componentes Principales (sPCA)**

Por último, un Análisis espacial de Componentes Principales (sPCA, por sus siglas en inglés) se realizó con el conjunto de marcadores GEA para evaluar la estructura espacial en ADEGENET v1.3.1 (Jombart y Ahmed, 2011). Este utiliza un método *neighborhood-by-distance* para inferir la variación de los SNPs candidatos a selección, significativamente asociados con la temperatura máxima (SST\_Max), con la distancia geográfica de las localidades, construyendo una red de proximidad espacial entre las localidades de muestreo con las coordenadas de latitud y longitud. Los *lagged scores* obtenidos en el sPCA fueron extraídos, se estandarizaron con la función *scales* y se utilizaron para transformar la variación genética de los SNPs candidatos en clinas geográficas multilocus por localidad. La variación ambiental de la temperatura superficial del mar (SST\_Max) se correlacionó por localidades de muestreo con los valores *q* obtenidos por STRUCTURE en el conjunto de datos *outliers* utilizando una regresión logística suavizada (LOESS, por sus siglas en inglés) para ajustar las líneas de tendencia.

## 6.9 Asignamiento poblacional

### 6.9.1 Selección de SNPs discriminantes

Las bases de de datos SNPs del abulón azul y amarillo se trataron independientemente, dividiendo a los individuos de manera aleatoria para crear una base de datos para entrenamiento de modelo y otra para prueba, esto con el fin de prevenir sesgo en la precisión de asignamiento y evitar un artefacto en los resultados (Anderson, 2010; Waples, 2010). Los datos de prueba se utilizaron exclusivamente para seleccionar a los loci más discriminantes y los de entrenamiento para evaluar la precisión de asignamiento de los individuos a su población de origen.

La estructura genómico-neutral detectada en cada especie se consideró para agrupar a los individuos de la base de datos de prueba e identificar los loci más discriminantes. Los SNPs fueron ordenados jerárquicamente utilizando los valores de  $F_{ST}$  obtenidos con *vcftools* v3.0 para maximizar la diferenciación genética entre los grupos. Para cada especie se crearon siete paneles de SNPs (50, 100, 200, 300, 500, 800, y 1000 SNPs), comenzando con aquel que presentó los valores más altos de  $F_{ST}$ , calculado con la función *basic.stats* del paquete *hierfstat* v0.04-22 (Goudet y Jombart, 2015) en *R*.

### 6.9.2 Análisis de asignamiento y prueba de poder in silico

Para evaluar el asignamiento poblacional con distintos paneles de SNPs, se probó la precisión de asignación de los individuos a su población de origen con el paquete *assignPOP* v1.1.4 (Chen *et al.*, 2018) en *R*, el cual divide aleatoriamente el conjunto de datos de entrenamiento (no usados para clasificar loci) en conjuntos de datos independientes de entrenamiento y prueba evitando la introducción de un sesgo de calificación alto (Anderson, 2010; Waples, 2010). Para cada conjunto de datos de entrenamiento, se reduce la dimensionalidad de un subconjunto de características de entrenamiento (genotipos) utilizando Análisis de Componentes Principales.

Posteriormente, la salida es usada para construir las funciones de clasificación de aprendizaje automático y asignar a los individuos de prueba a una población de origen. El proceso se puede repetir varias veces mediante un procedimiento de validación cruzada (Monte-Carlo o *K*-fold) donde el usuario especifica el número o proporción de individuos de cada “población” fuente que

se utilizará para entrenar al modelo. Los procedimientos de remuestreo de validación cruzada permiten la creación imparcial de conjuntos de datos de entrenamiento “equilibrados” (mismo tamaño de muestra) entre las poblaciones de origen, así como una evaluación de su precisión predictiva (Chen *et al.*, 2018). Para cada uno de los paneles de SNPs del abulón azul se realizaron procedimientos de validación cruzada de Monte-Carlo con la función *assign.MC* de *assignPOP* con dos proporciones de individuos (0.7 y 0.8) de cada grupo y todos los loci para entrenar los modelos. En el caso del abulón amarillo, se utilizó el procedimiento de validación cruzada *K-fold* con la función *assign.kfold* con dos proporciones de individuos con valores 4 y 5 (60% y 80%, respectivamente). Cada combinación de entrenamiento y prueba fueron iteradas 100 veces. Ambos modelos predictivos se construyeron utilizando la función de clasificación “Support Vector Machine” (SVM), ya que ha mostrado ser la que genera precisiones de asignación más altas que las otras funciones disponibles (Chen *et al.*, 2018).

Debido a que la precisión de asignación es mayor cuando se utilizan todos los marcadores disponibles que cuando sólo se usa un panel reducido de SNPs altamente informativos (Anderson, 2010), se realizaron 4 pruebas de asignación utilizando todos los marcadores en ambas escalas; dos usando todos los individuos por grupo y otras dos usando sólo los individuos de entrenamiento, de esta manera se pudo inferir si alguno de los paneles de SNPs llevaba a un sesgo alto de asignación.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Análisis Bioinformático

En general, se obtuvieron un total de 1,813,283,642 lecturas crudas de la base de datos del abulón azul ( $n = 303$ ) y 1,456,949,043 lecturas crudas del abulón amarillo ( $n = 296$ ). Se descartaron las muestras de abulón azul con menos de un millón de lecturas ( $n = 23$ ) y tres duplicados, y las muestras de abulón amarillo con menos de 1.5 millones de lecturas ( $n = 79$ ) y dos duplicados, dando un total de 277 muestras de abulón azul y 215 de abulón amarillo para el proceso de alineamiento con genoma de referencia.

El genoma de referencia del abulón azul fue utilizado para el alineamiento de las secuencias del abulón azul y amarillo. Se identificaron un total de 1,277,832,122 alineamientos propiamente pareados para el abulón azul y 595,035,479 para el abulón amarillo mediante el algoritmo BWA-mem. Posteriormente, los alineamientos fueron procesados en el módulo *ref\_map.pl* de Stacks, donde se identificaron 464,889 SNPs para el abulón azul y 328,681 para el abulón amarillo.

El módulo *populations* se ejecutó para el filtrado de SNPs correspondiente, tras el que se excluyeron 20 muestras de abulón azul con menos de 17% de datos faltantes y 12 muestras de abulón azul con menos de 18% de datos faltantes. En el caso del abulón azul se detectó un desequilibrio de ligamiento significativo entre 470 loci ( $p > 0.05$ ) para obtener un total de 9,117 SNPs con menos del 10% de datos faltantes en 257 individuos, y para el abulón amarillo un total de 2,242 SNPs con menos de 15% de datos faltantes en 203 individuos. Los datos obtenidos en este estudio presentaron una mayor cantidad y mejor calidad que aquellos obtenidos en estudios previos (Mejía-Ruíz *et al.*, 2020; Mares-Mayagoitia *et al.*, 2021) (Tabla Suplementaria S6).

### 7.2 Detección de marcadores *outliers*

Los métodos BayeScan y PCAdapt detectaron 17 loci *outliers* para el abulón azul mientras que los métodos BayeScan, PCAdapt y OutFLANK, detectaron nueve loci *outliers* para el abulón amarillo, los cuales fueron considerados como candidatos a selección y se emplearon para los análisis subsecuentes.

### 7.3 Equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) y Diversidad Genética

Tras realizar la prueba de HWE en el abulón azul no se identificaron SNPs en desequilibrio, solo para el caso del abulón amarillo se identificaron dos SNPs en desequilibrio en al menos siete de las 13 localidades de muestreo después de la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.000023$ ). Los loci en desequilibrio y *outliers* fueron removidos para formar la base de datos neutral con un total de 9,100 SNPs para el abulón azul y 2,231 para el abulón amarillo.

En general, los valores de diversidad genética se mantuvieron con poca variación entre las localidades de muestreo, como los valores de heterocigosidad esperada (*He*) oscilando entre 0.19-0.20 para el abulón azul, y entre 0.15-0.18 para el abulón amarillo (Tabla 1 y 2, respectivamente).

**Tabla 1.** Valores de diversidad genética del abulón azul (*Haliotis fulgens*) y tamaños de muestra por localidad.

Región	Localidad	Abrev.	Año	<i>N</i>	<i>Ng</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>Fis</i>	<i>Ar</i>
Cal	Dana Point Harbor	DPH	2014 16 20	39	24	0.19	0.19	0.017	1.35
Cal	Isla Santa Catalina	SCnal	2012	27	25	0.19	0.19	0.020	1.35
PBC	Ensenada	EN	2017 19	31	28	0.19	0.19	0.020	1.36
PBC	Isla Guadalupe	GI	2018 19	40	29	0.19	0.18	0.052	1.36
PBC	Isla San Jeronimo	SJI	2017	13	13	0.19	0.18	0.049	1.36
PBC	Faro San José	FSJ	2017	12	11	0.19	0.17	0.067	1.36
PBC	Isla Cedros	CI	2018	25	24	0.20	0.18	0.065	1.37
PBC	Punta Eugenia	PE	2017	20	19	0.20	0.19	0.051	1.37
PBC	Bahía Tortugas	BT	2017	20	14	0.20	0.19	0.050	1.37
PBC	Puerto Escondido	PuE	2017	20	20	0.20	0.19	0.056	1.37
PBC	Bahía Asunción	BA	2017	36	32	0.20	0.18	0.061	1.37
PBC	La Bocana	LB	2017	20	18	0.20	0.19	0.043	1.36
<b>Total</b>				<b>303</b>	<b>257</b>				

Cal = California, EE.UU., PBC = Península de Baja California, *N* = número de muestras, *Ng* = número de muestras genotipadas, *He* = heterocigosidad esperada, *Ho* = heterocigosidad observada, *Fis* = coeficiente de endogamia, *Ar* = riqueza alélica.

**Tabla 2.** Valores de diversidad genética del abulón amarillo (*Haliotis corrugata*) y tamaños de muestra por localidad.

Region	Localidad	Abrev.	Año	<i>N</i>	<i>Ng</i>	<i>He</i>	<i>Ho</i>	<i>Fis</i>	<i>Ar</i>
Cal	Palos Verdes	PV	2012	20	14	0.15	0.15	0.015	1.671
Cal	Isla Santa Catalina	SCnal	2012	20	10	0.15	0.15	0.002	1.654
Cal	Isla San Clemente	SCTel	2012	21	9	0.15	0.15	0.000	1.664
PBC	Isla Guadalupe	GI	2018   19	40	25	0.17	0.16	0.042	1.753
PBC	Isla San Jerónimo	SJI	2017	20	14	0.17	0.15	0.067	1.749
PBC	Puerto Canoas	PCS	2017	23	20	0.16	0.16	0.011	1.744
PBC	Faro San José	FSJ	2017	20	9	0.16	0.15	0.069	1.720
PBC	Isla Cedros	CI	2018	20	20	0.18	0.16	0.053	1.769
PBC	Isla Natividad	NI	2017	24	9	0.16	0.15	0.019	1.716
PBC	Punta Eugenia	PE	2017	20	20	0.17	0.17	0.008	1.747
PBC	Puerto Escondido	PuE	2017	20	15	0.15	0.15	0.017	1.715
PBC	Bahía Asunción	BA	2017	28	19	0.15	0.15	-0.02	1.708
PBC	San Juanico	SJ	2006	20	19	0.17	0.17	0.003	1.748
	<b>Total</b>		<b>296</b>	<b>203</b>					

## 7.4 Estructura genómica

### 7.4.1 Marcadores neutrales

Se llevó a cabo una prueba de diferenciación con el índice de  $F_{ST}$  para las bases de SNPS neutrales del abulón azul y amarillo. Para el abulón azul se observaron valores bajos que oscilan entre -0.00 y 0.06, agrupando valores indiferenciados dentro de las localidades de California (DPH y SCnal) y el grupo del sur (de CI a LB), pero mostrando diferencias significativas al interior de las localidades del norte de la PBC (EN a FSJ) tras la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.0036$ ; Tabla 3). De manera similar, para el abulón amarillo los valores de  $F_{ST}$  también fueron bajos, oscilando de -0.002 a 0.028, destacando la localidad oceánica de Isla Guadalupe (GI), que fue la única significativamente diferente del resto ( $p < 0.05$ ). Para las localidades californianas (PV, SCnal y SCTel), se observaron valores significativamente altos en comparación con las localidades de la PBC (NI, PE, PuE, BA y SJ) tras la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.002$ ; Tabla 4).

**Tabla 3.** Los valores  $F_{ST}$  de 9,100 loci neutrales del abulón azul (*H. fulgens*) se muestran debajo de la diagonal y los valores significativos por encima de la diagonal, resaltados en gris tras la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.0036$ ).

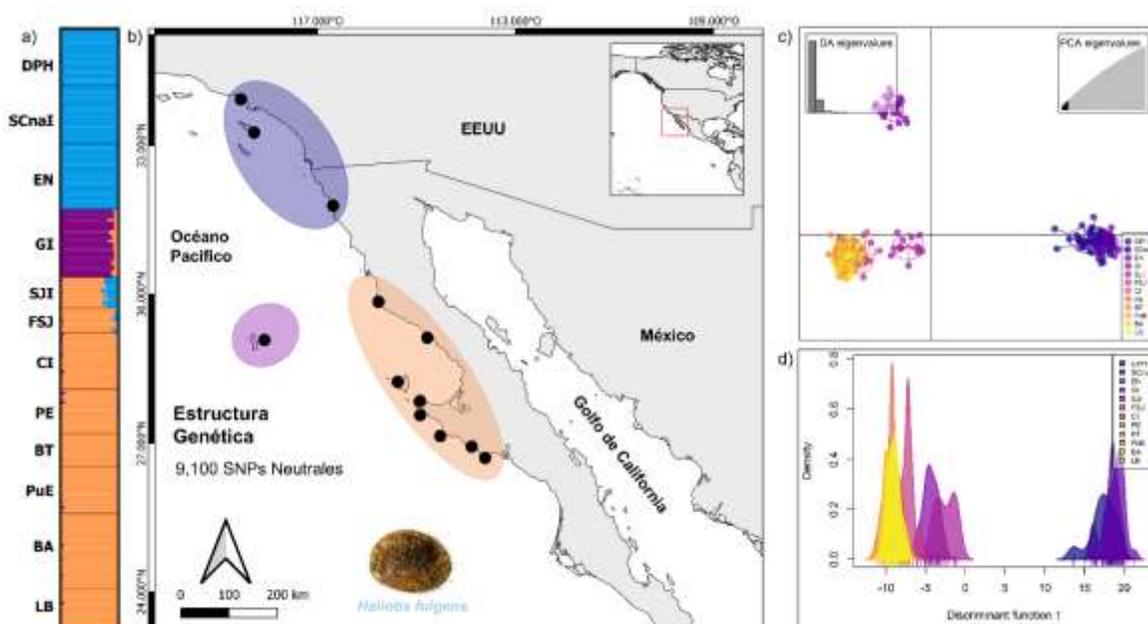
	DPH	SCnal	EN	GI	SJI	FSJ	CI	PE	BT	PuE	BA	LB
DPH	--	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCnal	0.00	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EN	0.00	0.01	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
GI	0.05	0.06	0.06	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SJI	0.04	0.04	0.04	0.02	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
FSJ	0.05	0.05	0.06	0.02	0.01	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CI	0.05	0.06	0.06	0.02	0.01	0.00	--	0.22	0.10	0.39	0.02	0.49
PE	0.05	0.06	0.06	0.02	0.01	0.01	0.00	--	0.27	0.15	0.03	0.17
BT	0.05	0.06	0.06	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	--	0.53	0.21	0.34
PuE	0.05	0.06	0.06	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	--	0.3	0.07
BA	0.05	0.06	0.06	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	--	0.38
LB	0.05	0.06	0.06	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	--

**Tabla 4.** Los valores  $F_{ST}$  de 2,231 loci neutrales del abulón amarillo (*H. corrugata*) se muestran debajo de la diagonal y los valores significativos por encima de la diagonal, resaltados en gris tras la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.002$ ).

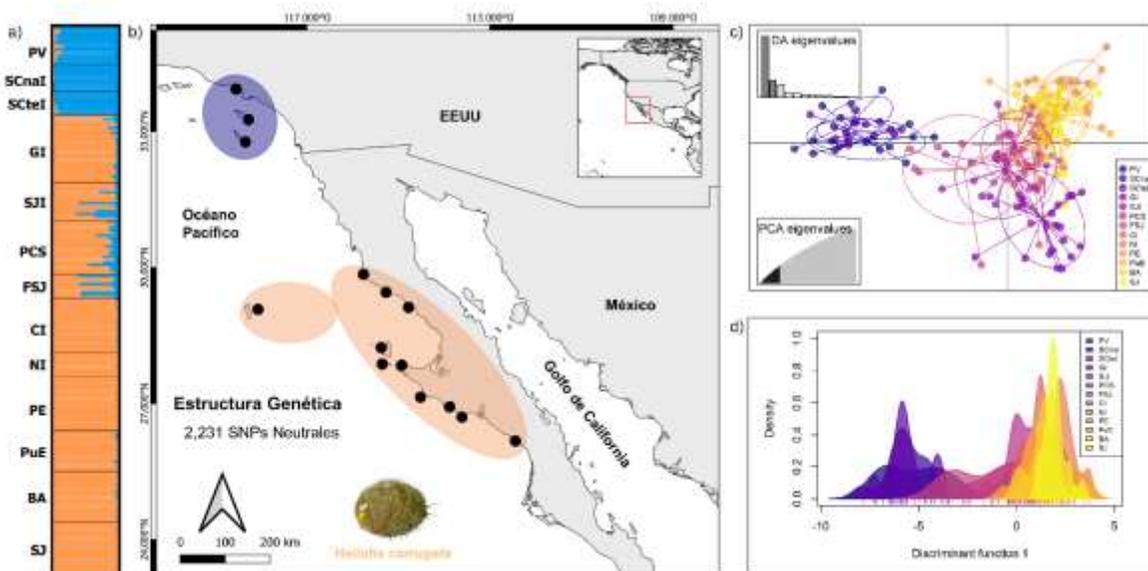
	PV	SCnal	Sctel	GI	SJI	PCS	FSJ	CI	NI	PE	PuE	BA	SJ
PV	--	0.16	0.77	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCnal	0.00	--	0.28	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Sctel	0.00	0.00	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
GI	0.02	0.02	0.02	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SJI	0.01	0.01	0.01	0.00	--	0.01	0.06	0.09	0.01	0.00	0.07	0.00	0.00
PCS	0.01	0.02	0.01	0.00	0.00	--	0.00	0.00	0.00	0.01	0.75	0.00	0.02
FSJ	0.01	0.02	0.01	0.01	0.00	0.01	--	0.37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CI	0.02	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	--	0.06	0.03	0.08	0.00	0.00
NI	0.02	0.03	0.02	0.01	0.00	0.01	0.01	0.00	--	0.69	0.87	0.19	0.12
PE	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	--	0.43	0.29	0.20
PuE	0.02	0.02	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	--	0.82	0.83
BA	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	--	0.10
SJ	0.02	0.02	0.02	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	--

En el caso de los análisis de estructuración, tanto el análisis STRUCTURE (Fig. 2a, 3a), como el Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC) (Fig. 2c, 3c), describieron tres y dos poblaciones para el abulón azul y el abulón amarillo, respectivamente, conformadas de la siguiente manera. Poblaciones del abulón azul: 1) Población Norte (DPH, SCnal y EN), 2) población de Isla Guadalupe (GI), y 3) población Sur de las localidades costeras de la PBC (SJI, FSJ, CI, PE, BT, PuE, BA

y LB) (Fig. 2b). Poblaciones del abulón amarillo: 1) Población de California (PV, SCnaI y Sctel), y 2) población de la PBC (GI, SJI, PCS, FSJ, CI, NI, PE, PuE, BA y SJ) (Fig. 3b).



**Figura 2.** Valores individuales de asignamiento según el método Evanno ( $K = 3$ ) de STRUCTURE para 9,100 loci neutrales (a), acomodo espacial de la estructura neutral de abulón azul *Haliotis fulgens* (b), DAPC con los primeros 60 componentes principales (PC) y con un BIC de tres *clusters* (c), y función discriminante 1 del DPAC (d).



**Figura 3.** Valores individuales de asignamiento según el método Evanno ( $K = 2$ ) de STRUCTURE para 2,231 loci neutrales (a), acomodo espacial de la estructura neutral de abulón amarillo *Haliotis corrugata* (b), DAPC con los primeros 40 componentes principales (PC) y con un BIC de dos o tres *clusters* (c), y función discriminante 1 del DPAC (d).

### 7.4.2 Marcadores *outliers*

El set de marcadores *outliers* mostró niveles más altos de  $F_{ST}$  para el recurso abulón. Oscilando en un rango de -0.02 a 0.44, aclarando la separación de patrones del grupo Norte (DPH, SCnal y EN), Isla Guadalupe (GI) y las localidades costeras de la PBC (SJI, FSJ, CI, PE, BT, PuE, BA y LB) en el abulón azul ( $p \leq 0.0019$ ; Tabla 5). Mientras que para el abulón amarillo presentó valores de  $F_{ST}$  que oscilaron de -0.138 a 0.449, describiendo el patrón estructural entre el grupo Norte (PV, SCnal, SCTel, GI, SJI, PCS, FSJ y CI) y el grupo Sur (NI, PE, PuE, BA y SJ) ( $p \leq 0.002$ ; Tabla 6).

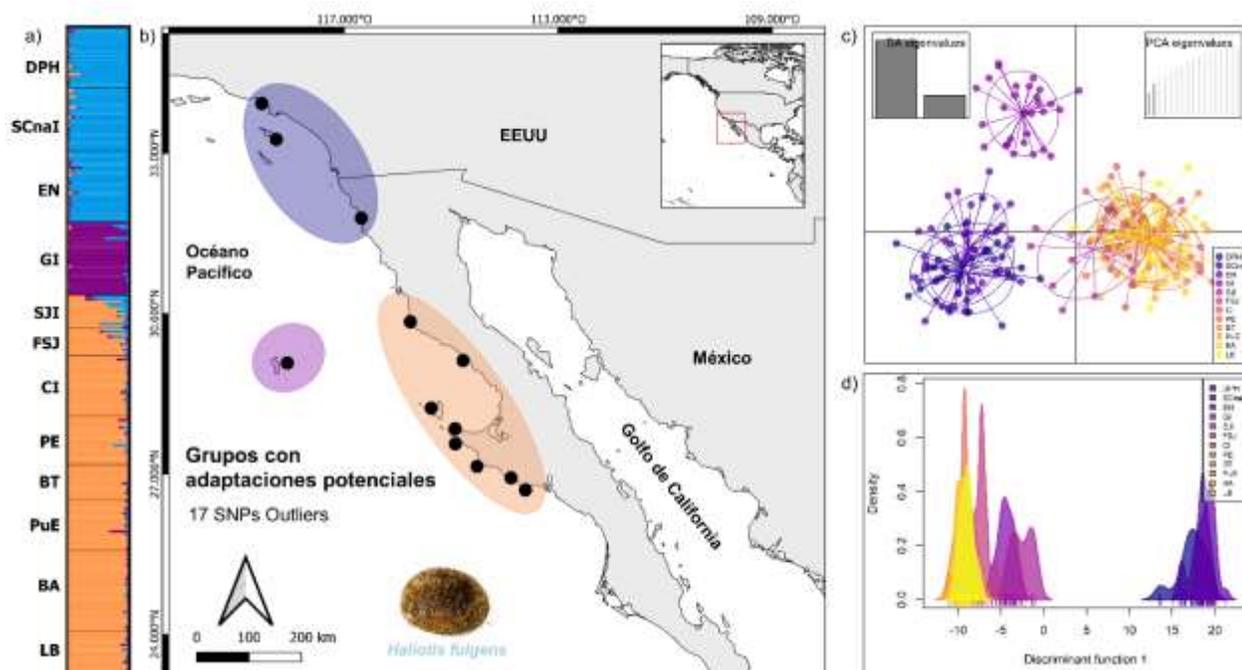
**Tabla 5.** Los valores  $F_{ST}$  de 17 *loci outliers* del abulón azul (*H. fulgens*) se muestran debajo de la diagonal y los valores significativos por encima de la diagonal, resaltados en gris tras la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.0019$ ).

	DPH	SCnal	EN	GI	SJI	FSJ	CI	PE	BT	PuE	BA	LB
DPH	--	1	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCnal	-0.02	--	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EN	0.01	0.01	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
GI	0.35	0.36	0.30	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SJI	0.23	0.21	0.22	0.32	--	0.21	0.14	0.00	0.01	0.19	0.00	0.10
FSJ	0.33	0.32	0.29	0.33	0.03	--	0.84	0.07	0.39	0.26	0.54	0.5
CI	0.37	0.35	0.34	0.38	0.03	-0.01	--	0.00	0.44	0.62	0.88	0.55
PE	0.40	0.39	0.37	0.42	0.06	0.04	0.02	--	0.07	0.66	0.18	0.14
BT	0.41	0.39	0.38	0.44	0.07	0.01	0.00	0.02	--	0.11	0.99	0.33
PuE	0.35	0.33	0.33	0.38	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01	--	0.78	0.71
BA	0.41	0.39	0.38	0.42	0.05	0.00	-0.01	0.01	-0.02	0.00	--	0.49
LB	0.37	0.36	0.34	0.37	0.04	0.00	0.00	0.01	0.01	-0.01	0.00	--

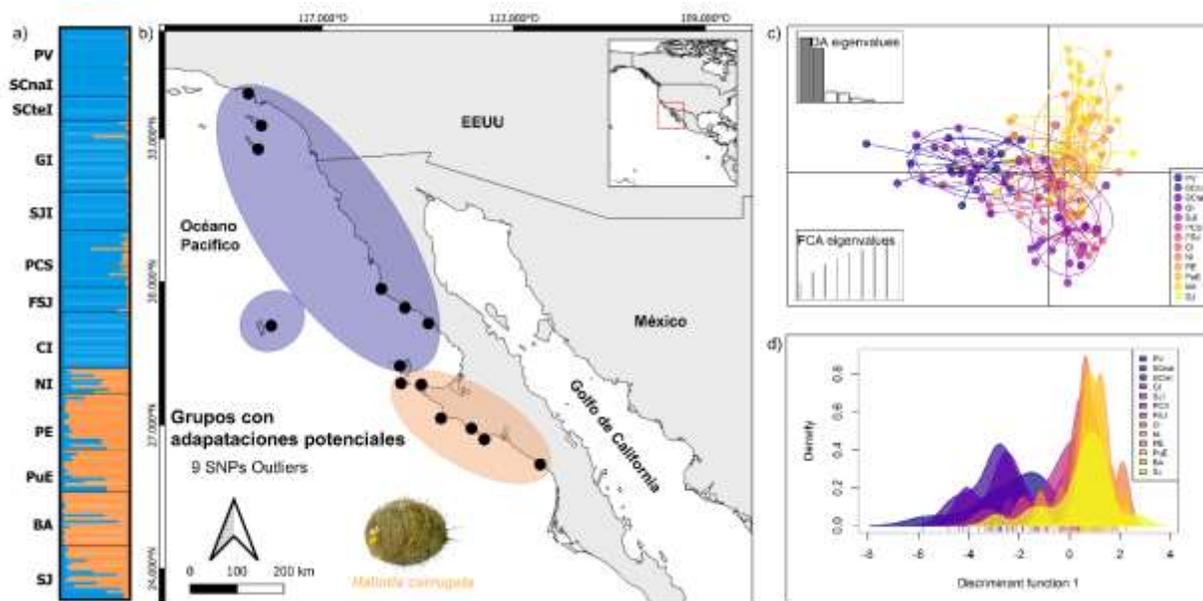
**Tabla 6.** Los valores  $F_{ST}$  de nueve loci *outliers* del abulón amarillo (*H. corrugata*) se muestran debajo de la diagonal y los valores significativos por encima de la diagonal, resaltados en gris tras la corrección secuencial de Bonferroni ( $p \leq 0.002$ ).

	PV	SCnal	Sctel	GI	SJI	PCS	FSJ	CI	NI	PE	PuE	BA	SJ
<b>PV</b>	--	0.63	0.48	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<b>SCnal</b>	0.01	--	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<b>Sctel</b>	0.00	0.01	--	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<b>GI</b>	0.31	0.38	0.36	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<b>SJI</b>	0.15	0.26	0.23	0.21	--	0.00	0.97	0.39	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<b>PCS</b>	0.03	0.13	0.07	0.27	0.12	--	0.03	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.02
<b>FSJ</b>	0.12	0.23	0.20	0.23	-0.06	0.08	--	0.23	0.04	0.00	0.01	0.00	0.01
<b>CI</b>	0.19	0.28	0.24	0.16	0.00	0.13	0.02	--	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<b>NI</b>	0.14	0.20	0.19	0.23	0.18	0.07	0.11	0.19	--	0.46	0.93	0.11	0.90
<b>PE</b>	0.21	0.30	0.25	0.34	0.28	0.12	0.21	0.30	-0.01	--	0.37	0.05	0.24
<b>PuE</b>	0.20	0.28	0.25	0.30	0.22	0.12	0.17	0.25	-0.05	0.00	--	0.17	0.65
<b>BA</b>	0.25	0.30	0.28	0.41	0.33	0.21	0.28	0.35	0.04	0.05	0.02	--	0.14
<b>SJ</b>	0.12	0.19	0.15	0.25	0.17	0.05	0.12	0.18	-0.04	0.01	-0.02	0.02	--

Los análisis de estructuración de STRUCTURE (Fig. 4a) y DAPC (Fig. 4c), describieron los mismos patrones que los marcadores neutrales para el abulón azul (Figura 4b): 1) Grupo Norte (DPH, SCnal y EN), 2) Isla Guadalupe (GI), y 3) grupo Sur de las localidades costeras de la PBC (SJI, FSJ, CI, PE, BT, PuE, BA y LB). Mientras que para el abulón amarillo, los análisis de STRUCTURE (Fig. 5a) y DAPC (Fig. 5c) describieron dos grupos diferentes a los observados por los marcadores neutrales: 1) Grupo Norte (PV, SCnal, Sctel, GI, SJI, PCS, FSJ y CI), y 2) grupo Sur (NI, PE, PuE, BA y SJ) (Fig. 5b).



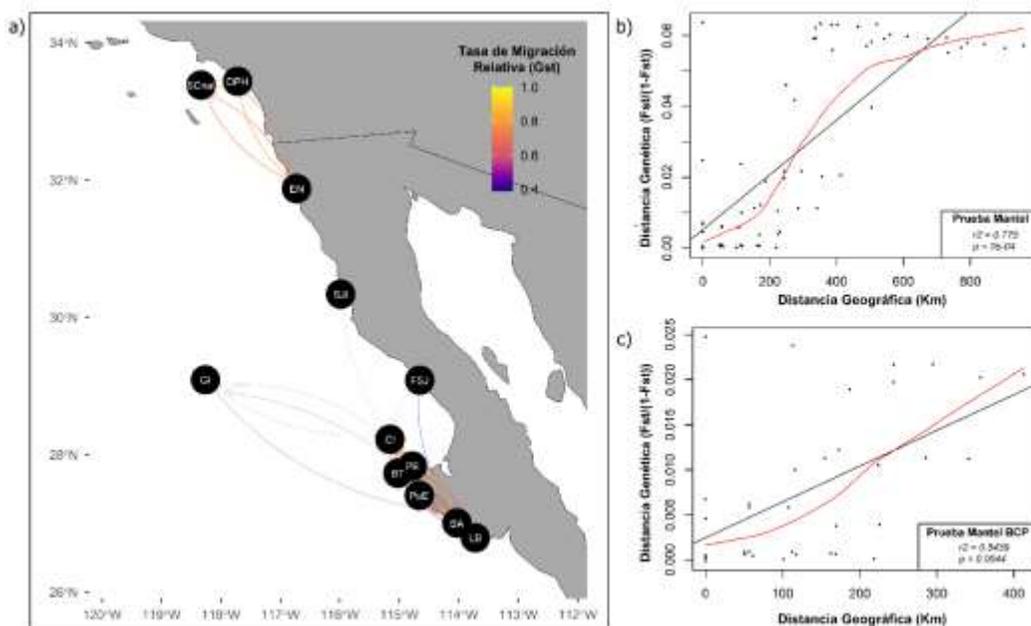
**Figura 4.** Valores individuales de asignamiento según el método Evanno ( $K = 3$ ) de STRUCTURE para 17 *loci outliers* (a), acomodo espacial de la estructura adaptativa de abulón azul *Haliotis fulgens* (b), DAPC con los primeros dos componentes principales (PC) y con un BIC de tres *clusters* (c), y función discriminante 1 del DPAC (d).



**Figura 5.** Valores individuales de asignamiento según el método Evanno ( $K = 2$ ) de STRUCTURE para nueve *loci outliers* (a), acomodo espacial de la estructura neutral de abulón amarillo *Haliotis corrugata* (b), DAPC con los primeros ocho componentes principales (PC) y con un BIC no convergente (c), y función discriminante 1 del DPAC (d).

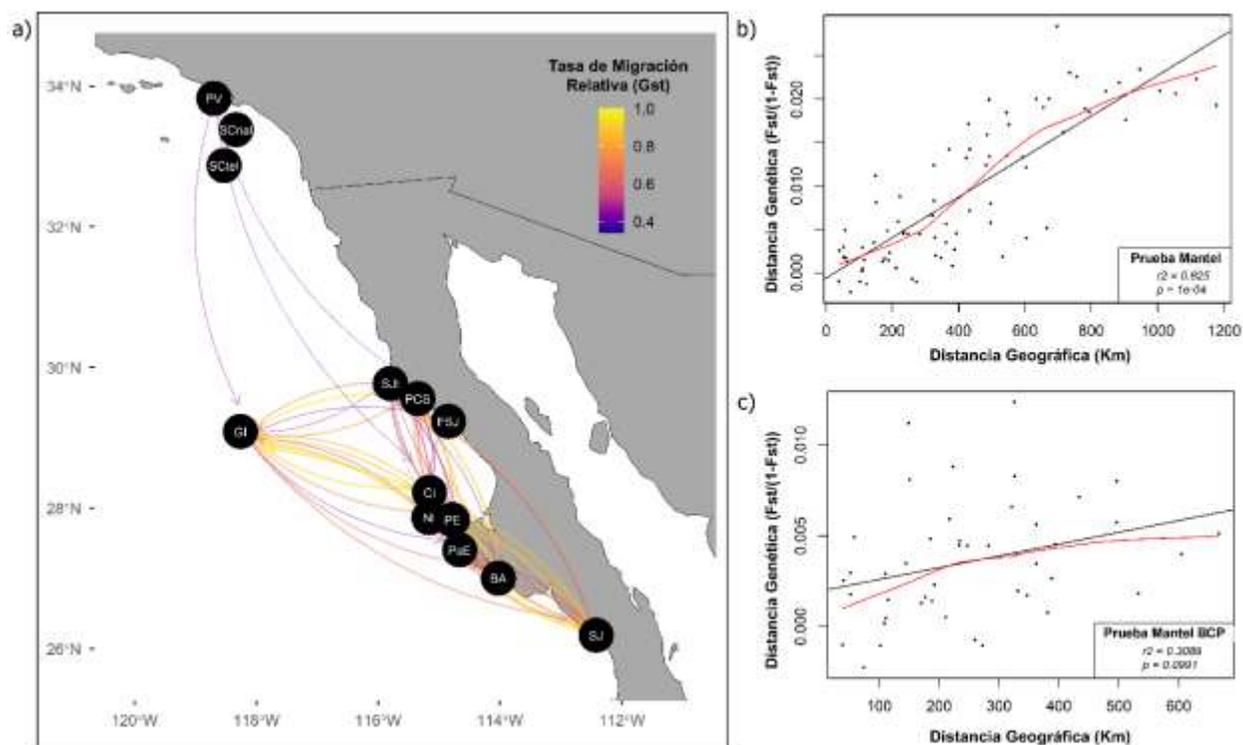
### 7.5 Conectividad genética y Aislamiento por distancia (IBD)

La tasa de migración relativa mediante divMigrate mostró patrones direccionales del flujo genético consistentes entre el abulón azul y amarillo. El abulón azul mostró conectividad genética al interior de las localidades de la población Norte (DPH, SCna1 y EN), pero no con el resto de las localidades de la península de Baja California (PBC), entre las cuales se observó un mayor flujo genético con excepción de la localidad de Isla Guadalupe (GI). Cabe resaltar que se observó un flujo limitado desde las localidades norteñas de la PBC (SJI y FSJ), reflejando una posible separación de estas localidades también exhibida en el DAPC del conjunto de datos neutrales (Fig. 6a). El análisis global de aislamiento por distancia (IBD), utilizando los 9,100 *loci* neutrales y todas las localidades de muestreo, fue estadísticamente significativo ( $r^2 = 0.775$ ,  $p < 0.05$ ) (Fig. 6b), así como el IBD jerárquico ( $r^2 = 0.544$ ,  $p < 0.05$ ) tras remover las localidades del grupo Norte (DPH, SCna1 y EN; Fig. 6c).



**Figura 6.** Redes de migración relativa para el abulón azul (*Haliotis fulgens*) con 9,100 SNPs neutrales y las 12 localidades de muestreo utilizando el índice  $G_{ST}$  en divMigrate. Se muestran las tasas de migración  $> 0.45$ , los círculos representan las localidades, las flechas especifican la dirección y magnitud de los valores relativos de migración (las flechas de la izquierda y la derecha indican una dirección hacia el sur o hacia el norte, respectivamente). Las flechas naranjas indican valores más altos de migración relativa en comparación con las flechas azules (a). Gráficos de aislamiento por distancia (IBD) de los valores  $F_{ST}$  estandarizados frente a la distancia geográfica en el total de las localidades de muestreo (b) e IBD jerárquico solo con las localidades de la PBC (c).

La tasa de migración relativa del abulón amarillo mostró un sutil flujo genético unidireccional hacia el sur desde las localidades de California (PV, SCnaI y SCtel) hacia la PBC. Por el contrario, se observó un intercambio bidireccional y constante de flujo genético entre las localidades de la PBC (Fig. 7a). A diferencia del abulón azul, el análisis global de IBD en el abulón amarillo, mostró una relación significativa ( $r^2 = 0.825$ ,  $p < 0.05$ ) entre distancias geográficas y genéticas utilizando los 2,231 *loci* neutrales y todas las localidades de muestreo (Fig. 7b). Sin embargo, tras remover las localidades del sur de California (PV, SCnaI, SCtel) del análisis, no se observó ninguna relación significativa ( $r^2 = 0.309$ ,  $p > 0.05$ ) (Fig. 7c).



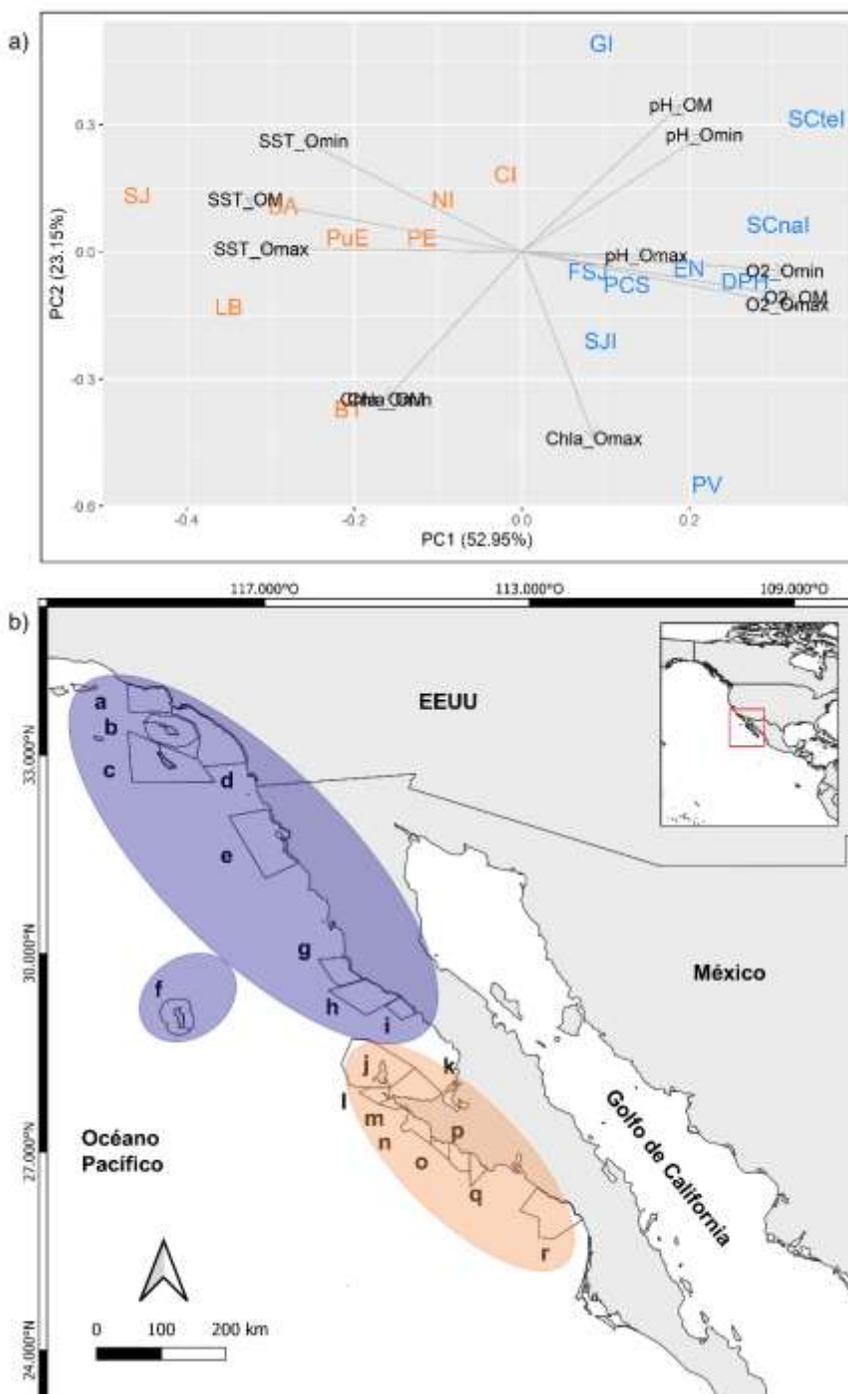
**Figura 7.** Redes de migración relativa para el abulón amarillo (*Haliotis corrugata*) con 2,231 SNPs neutrales y las 13 localidades de muestreo utilizando el índice  $G_{ST}$  en divMigrate. Se muestran las tasas de migración  $> 0.45$ , los círculos representan las localidades, las flechas especifican la dirección y magnitud de los valores relativos de migración (las flechas de la izquierda y la derecha indican una dirección hacia el sur o hacia el norte, respectivamente). Las flechas naranjas indican valores más altos de migración relativa en comparación con las flechas azules (a). Gráficos de aislamiento por distancia (IBD) de los valores  $F_{ST}$  estandarizados frente a la distancia geográfica en el total de las localidades de muestreo (b) e IBD jerárquico solo con las localidades de la PBC (c).

## 7.6 Asociación Genotipo-Ambiente

### 7.6.1 Caracterización del paisaje marino y detección de marcadores de asociación genotipo-ambiente (GEA)

El paisaje marino del Sistema de la Corriente de California (SCC) se caracterizó en dos grupos ambientales identificados por un Análisis ambiental de Componentes Principales (ePCA), donde los dos primeros componentes principales (PC) retuvieron el 76.1% de la varianza acumulada (Fig. 8a): 1) un grupo Norte que abarcó las localidades PV, DPH, SCnaI, SCteI, EN, GI, SJI, PCS y FSJ, y un grupo Sur que incluyó las localidades CI, PE, BT, PuE, BA, LB y SJ (Fig. 8b).

Para construir las matrices ambientales, se extrajeron las variables significativas de las localidades de muestreo de cada especie de abulón, donde se identificaron los valores máximos de temperatura superficial del mar (SST\_Max), máximos de clorofila a (Chla\_Max) y máximos de pH (pH\_Max) para el abulón azul (Tabla Suplementaria S10), y SST\_Max, valores mínimos de oxígeno disuelto (O2\_Min) y promedio de clorofila a (Chla\_Mean) para el abulón amarillo (Tabla Suplementaria S10). No obstante, para la detección de marcadores GEA, entre los métodos LFMM y RDA, solo se consideró SST\_Max como la variable más relevante biológicamente y se identificaron en consenso cinco y tres loci GEA para el abulón azul y amarillo, respectivamente (Tabla Suplementaria S12).



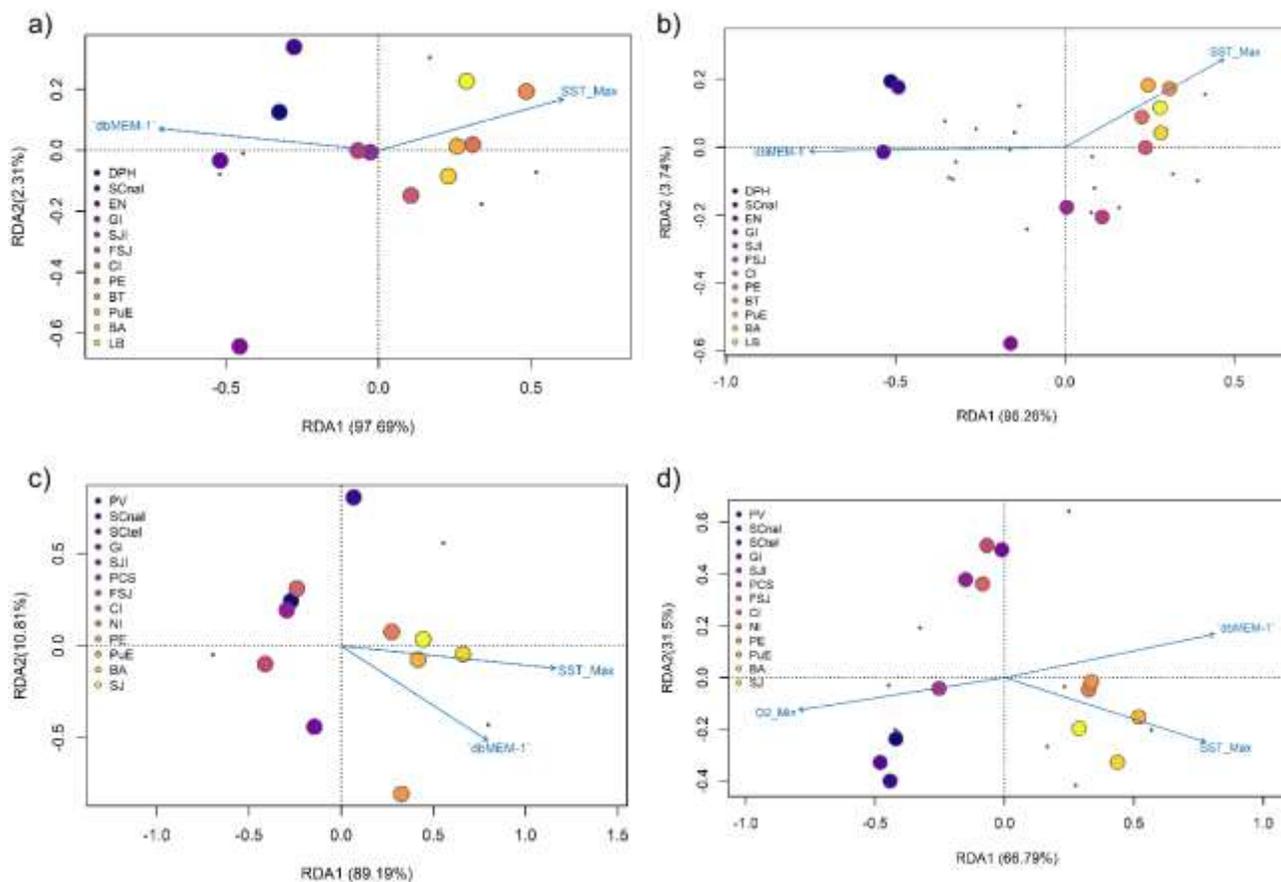
**Figura 8.** Caracterización del paisaje marino del área de estudio. Análisis ambiental de Componentes Principales (ePCA) con el total de localidades muestreadas (a), y estructura espacial de los dos grupos ambientales identificados (b), los polígonos indican el área donde se extrajeron los datos ambientales: a = PV, b = SCnal, c = SCTel, d = DPH, e = EN, f = GI, g = SJI, h = PCS, i = FSJ, j = CI, k = PE, l = NI, m = BT, n = PuE, o-p = BA, q = LB, r = SJ.

### 7.6.2 Factores ambientales que determinan la estructura genómica

Además de las variables espaciales (dbMEM), en el análisis de redundancia (RDA) realizado para evaluar los factores ambientales que modelan la estructura GEA del recurso abulón, se consideraron las variables ambientales de SST\_Max, Chla\_Max y pH\_Max para el abulón azul y SST\_Max, O2\_Min y Chla\_Mean para el abulón amarillo. Así, se realizaron los RDA parsimoniosos y RDA parciales para los conjuntos de datos de marcadores GEA y *outliers* en cada especie.

Para el conjunto de datos del abulón azul, la función *ordistep* en la base de loci GEA identificó que las variables SST\_Max ( $F = 6.32$ ,  $adjR^2 = 0.32$ ,  $p = 0.0178$ ) y dbMEM-1 ( $F = 11.276$ ,  $adjR^2 = 0.48$ ,  $p = 0.00069$ ) estaban significativamente correlacionadas. Los mismos resultados se observaron para el conjunto de datos de loci *outliers* con SST\_Max ( $F = 3.89$ ,  $adjR^2 = 0.20$ ,  $p = 0.0374$ ) y la distancia geográfica (dbMEM-1) ( $F = 13.904$ ,  $adjR^2 = 0.54$ ,  $p = 9.999e-05$ ). Mientras que con el abulón amarillo, la función *ordistep* en la base de loci GEA identificó significativamente a las variables SST\_Max ( $F = 15.296$ ,  $adjR^2 = 0.5437$ ,  $p = 9.999e-05$ ) y la distancia geográfica (dbMEM1) ( $F = 4.1553$ ,  $adjR^2 = 0.2082$ ,  $p = 0.0341$ ), y con la base de loci *outliers* a las variables SST\_Max ( $F = 5.89$ ,  $adjR^2 = 0.39$ ,  $p = 0.0004$ ), O2\_Min ( $F = 2.88$ ,  $adjR^2 = 0.39$ ,  $p = 0.0419$ ) y la distancia geográfica (dbMEM-1;  $F = 6.05$ ,  $adjR^2 = 0.30$ ,  $p = 0.0008$ ).

Con la información anterior, se construyeron los RDA parsimoniosos para ambos conjuntos de loci en cada especie. En el abulón azul el RDA parsimonioso del conjunto de loci GEA fue significativo ( $F = 6.459$ ,  $adjR^2 = 0.49$ ,  $p = 0.009$ ), donde el primer eje del RDA explicó el 97.69% ( $adjR^2 = 0.4981$ ) de la varianza del modelo (Fig. 9a), al igual que el conjunto de loci *outlier* ( $F = 10.727$ ,  $adjR^2 = 0.64$ ,  $p = 0.001$ ), donde el primer eje de la RDA explicó el 96.26% ( $adjR^2 = 0.6387$ ) de la varianza del modelo (Fig. 9b). En el abulón amarillo el RDA con el conjunto de loci GEA (Fig. 9c; explicando 89.19% de la varianza) y *outliers* (Fig. 9d; explicando 66.79%) también fueron significativos ( $F = 10.15$ ,  $adjR^2 = 0.6039$ ,  $p = 0.001$ , y  $F = 4.0139$ ,  $adjR^2 = 0.4297$ ,  $p = 0.002$ , respectivamente).



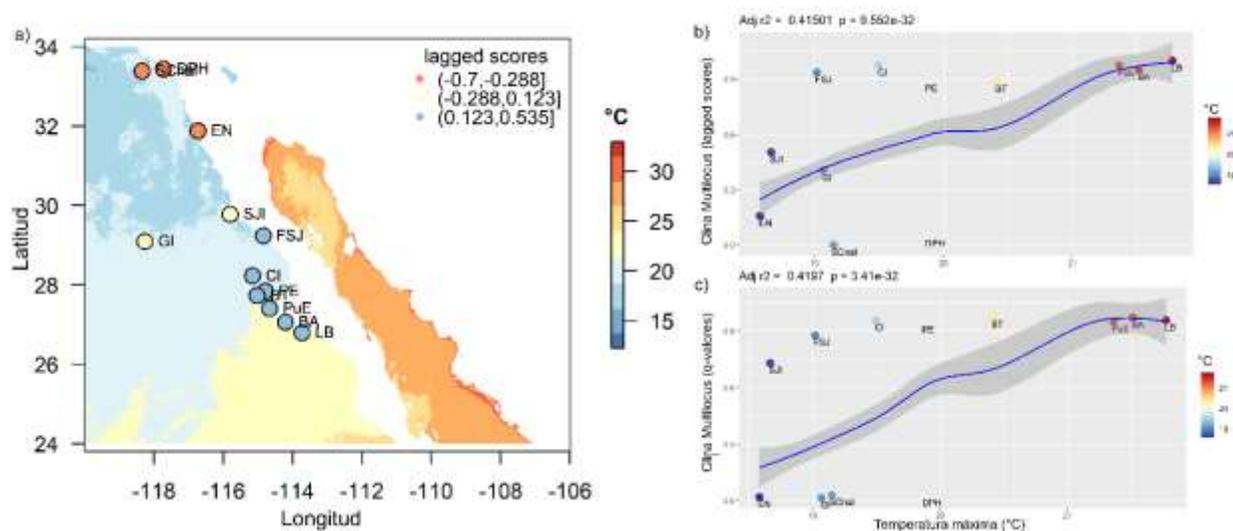
**Figura 9.** Análisis de redundancia (RDA) parsimoniosos para los conjuntos de loci de asociación genotipo-ambiente (GEA) y *outliers* del abulón azul (*H. fulgens*: a y b) y del abulón amarillo (*H. corrugata*: c y d), respectivamente. Las flechas indican las variables significativamente relacionadas con la estructura poblacional y los círculos son las localidades de muestreo.

El RDA parcial en el abulón azul mostró solo una relación significativa para la variable espacial de la distancia geográfica (dbMEM-1) cuando se controló la variable ambiental SST\_Max en los conjuntos de loci GEA ( $F = 4.5095$ ,  $adjR^2 = 0.1739$ ,  $p = 0.01399$ ) y *outliers* ( $F = 9.4692$ ,  $adjR^2 = 0.3923$ ,  $p = 0.0009$ ). En contraste con el abulón amarillo, donde la variable ambiental SST\_Max fue significativa al controlar la variable espacial (dbMEM-1) en los conjuntos de loci GEA ( $F = 12.501$ ,  $adjR^2 = 0.4047$ ,  $p = 0.0009$ ) y *outliers* ( $F = 3.2481$ ,  $adjR^2 = 0.1195$ ,  $p = 0.01499$ ).

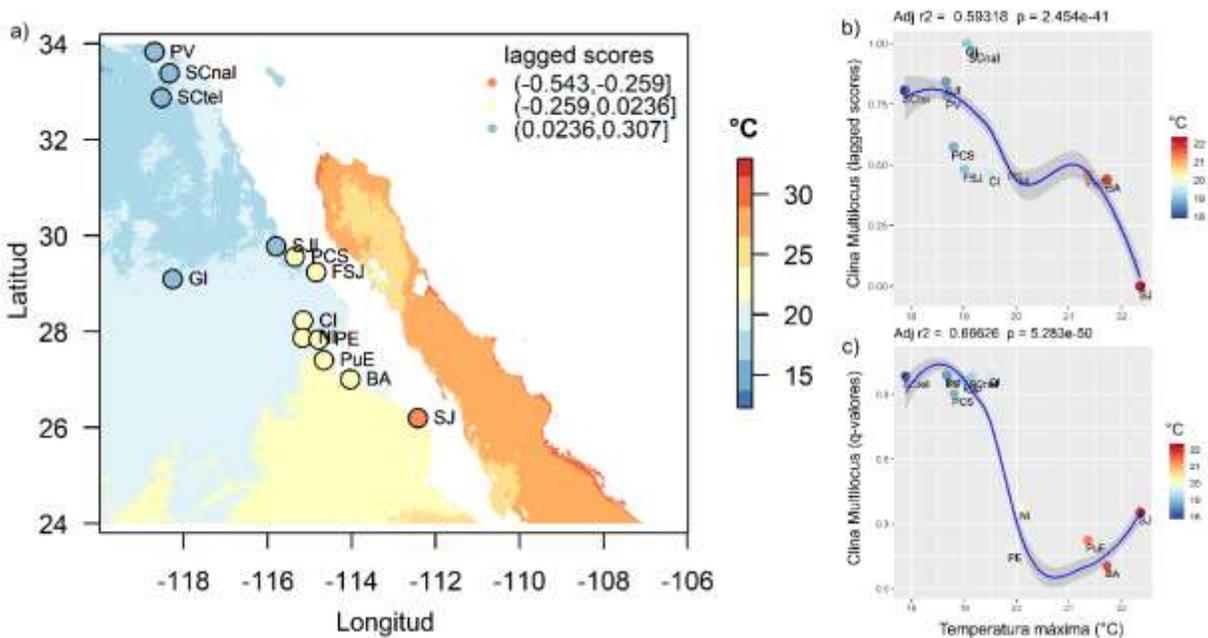
El sPCA se realizó para los conjuntos de *loci* GEA del abulón azul y amarillo para representar espacialmente la variabilidad genética. Se observó una estructura similar a la encontrada por los

DAPCs y STRUCTURE, aunque en el abulón azul agrupó a las localidades GI y SJI (Fig. 10a), mientras que en el abulón amarillo las agrupó en el Norte (Fig. 11a).

Aunque la regresión logística (LOESS) fue estadísticamente significativa en el abulón azul para el conjunto de *loci* GEA ( $adjR^2 = 0.4150$ ,  $p = 9.552e-32$ ; Fig. 10b) y *outliers* ( $adjR^2 = 0.4197$ ,  $p = 3.41e-32$ ; Fig. 10c), la tendencia fue más evidente para el abulón amarillo y sus conjuntos de loci GEA ( $adjR^2 = 0.5932$ ,  $p = 2.454e-41$ ; Fig. 11b) y las probabilidades de asignación (valores  $q$ ) de STRUCTURE del conjunto de *loci outliers* ( $adjR^2 = 0.6663$ ,  $p = 5.283e-50$ ; Fig. 11c).



**Figura 10.** Análisis espacial de Componentes Principales (sPCA) del abulón azul (*H. fulgens*) (a) y regresiones lineales entre SST\_Max y los conjuntos de loci GEA (b) y *outliers* (c).



**Figura 11.** Análisis espacial de Componentes Principales (sPCA) del abulón amarillo (*H. corrugata*) (a) y regresiones lineales entre SST\_Max y los conjuntos de loci GEA (b) y *outliers* (c).

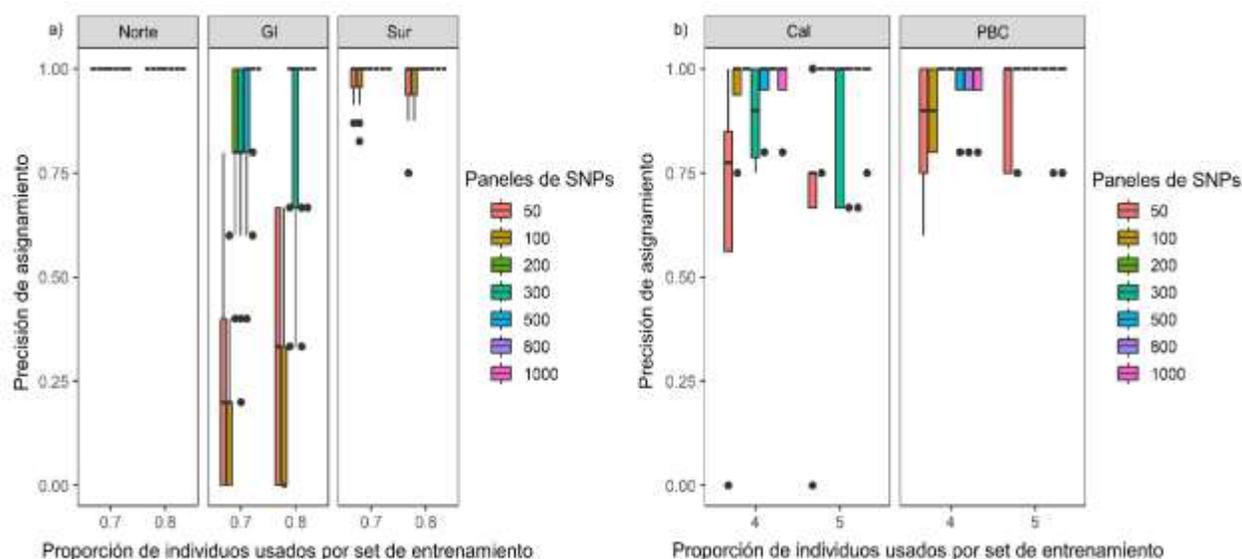
### 7.7 Asignamiento Poblacional

Los conjuntos globales de datos para abulón azul y amarillo incluyeron el total de 9,117 y 2,242 *loci*, respectivamente. La estructura poblacional para el análisis se basó en los resultados obtenidos en los resultados de estructura neutral, conformando tres poblaciones para el abulón azul: 1) Norte (DPH, SCnal y EN), 2) Isla Guadalupe (GI) y 3) Sur (SJI, FSJ, CI, PE, BT, PuE, BA y LB), y dos para el abulón amarillo: 1) California (PV, SCnal y SCTel), y 2) PBC (GI, SJI, PCS, FSJ, CI, NI, PE, PuE, BA y SJ).

En el caso del abulón azul, tras la validación cruzada Monte-Carlo y el método SVM, las precisiones globales de asignación mostraron un alto poder discriminatorio (>75%) principalmente para cada panel SNP de los grupos Norte y Sur. Los individuos del grupo Norte (DPH, SCnal y EN) tuvieron las tasas de asignación más altas para cada panel SNP. Los individuos del grupo Sur (SJI, FSJ, CI, PE, BT, PuE, BA y LB) oscilaron entre el 90% y el 100% para los paneles de 50 y 100 SNP, pero mostraron una tasa del 100% para el resto de paneles SNP. Por el contrario, los individuos de GI mostraron las menores precisiones de asignación para los paneles de 50 y 100 SNP, que oscilaron entre el 0% y el 70%, seguidos por los paneles de 200, 300 y 500 SNP, que oscilaron entre el 70%

y el 100%; no obstante, los paneles de 800 y 1000 SNP mostraron una tasa de precisión de asignación del 100% (Fig. 10a).

Ahora bien, en el abulón amarillo se empleó la validación cruzada *K*-Fold y el método SVM, las precisiones globales de asignación mostraron un alto poder discriminatorio (>75%) en la mayoría de los paneles de SNPs de los grupos California y PBC. Los individuos de ambos grupos tuvieron tasas de asignación altas a partir del panel de 500 SNPs en adelante con un valor 5 de proporción de individuos (75%) usados para el entrenamiento del modelo. Dichos paneles y proporción de individuos presentaron el 100% de precisión de asignamiento a la población de origen (Fig. 10b).



**Figura 12.** Precisiones de asignación estimadas para ocho paneles de SNPs (50-1000 SNPs más diferenciados) mediante los métodos de validación cruzada Monte-Carlo y SVM para abulón azul con dos proporciones de individuos para entrenamiento del modelo (0.7 y 0.8) (a), y los métodos de validación cruzada *K*-Fold y SVM para el abulón amarillo también con dos proporciones de individuos para el entrenamiento del modelo (4 y 5) (b). Detalles del gráfico de caja: la línea dentro de la caja representa la mediana; los bordes superior e inferior a los percentiles 25 y 75, los extremos de los bigotes son el mínimo y el máximo de los valores no *outlier*, y los valores *outlier* se muestran como puntos negros.

## 8. DISCUSIÓN

Las disposiciones de manejo y conservación de las especies de abulón en el Pacífico nororiental se encuentran en el Diario Oficial de la Federación (2023) en México y en el Plan de Recuperación y Manejo del Abulón (ABRMP, por sus siglas en inglés) del Departamento de Pesca y Vida Silvestre de California en Estados Unidos (CDFGM, 2005). No obstante, dichas disposiciones sobre las especies de abulón en cada país no han incorporado información genética. Incluir información genética en las medidas de manejo y recuperación podría mejorar la eficacia de las estrategias de conservación de las especies de abulón y favorecer la resiliencia de esta pesquería frente al cambio climático, aumentando la probabilidad de su sostenibilidad a largo plazo. Actualmente, no existen estrategias binacionales en común a pesar de compartir varias especies de abulón que han sufrido importantes reducciones en su abundancia a causa de la sobreexplotación y mortalidades masivas por la presencia de enfermedades y el cambio climático. Este estudio aporta nuevos conocimientos sobre la estructura genética neutral y adaptativa de las poblaciones del abulón azul y amarillo, abarcando la mayor parte de su distribución geográfica.

El presente estudio muestra evidencia de patrones espaciales de adaptaciones locales, estructura y conectividad genética distintivos de cada especie, relevantes para comprender el impacto diferencial de las características del paisaje marino en la estructura genómica de sus poblaciones para proponer estrategias más afines a ellas. En este sentido, los resultados aportan nueva información sobre el papel que juega la interacción entre la conectividad genética y las adaptaciones locales en dos especies que comparten una misma distribución latitudinal y presentan diferencias en su distribución batimétrica y en su ciclo de vida. En el abulón azul se infiere que la estructura genómica poblacional neutral se ve influenciada por la distancia geográfica y las pruebas de asociación genotipo-ambiente no son concluyentes en cuanto a una posible divergencia adaptativa que responda a una presión ambiental. Mientras que en el abulón amarillo se observa una mayor influencia de los patrones de corrientes sobre su estructura genómica poblacional neutral y la presencia de adaptaciones locales que coinciden espacialmente con las características ambientales de las ecoregiones marinas de la zona.

De esta manera, este estudio puede apoyar a los tomadores de decisiones a nivel binacional e incorporar dicha información en la Carta Nacional Pesquera (DOF 2023) o en el Plan de Recuperación y Manejo del Abulón (CDFG 2005) con fines de conservación y manejo, así como servir de ejemplo para su posterior aplicación a especies que abarcan fronteras multinacionales.

### **8.1 Estructura genómica poblacional neutral y conectividad genética**

El análisis de la estructura genómica poblacional neutral reveló la presencia de tres poblaciones distintas para el abulón azul. Una población Norte que abarcó desde California, Estados Unidos, hasta Ensenada, Baja California (DPH, SCnal y EN), una segunda fue Isla Guadalupe (GI), y la población Sur incluyó las localidades costeras de la península de Baja California (PBC) (SJI, FSJ, CI, PE, BT, PuE, BA y LB). La delimitación geográfica de la población Norte, desde California hasta Ensenada, Baja California, representa un hallazgo relevante, ya que muestra claramente una estructura y conectividad genética entre localidades de Estados Unidos y México no observada previamente para esta especie ni para el abulón amarillo (Díaz-Viloria *et al.*, 2009; Munguía-Vega *et al.*, 2015; Mares-Mayagoitia *et al.*, 2024). El aislamiento poblacional de Isla Guadalupe ha sido una constante en estudios previos sobre esta especie utilizando SNPs (Mejía-Ruíz *et al.*, 2020) y microsatélites (Gutiérrez-González *et al.*, 2007). El mayor contraste entre la estructura neutral identificada previamente por Mejía-Ruíz *et al.* (2020) es la agrupación de las localidades SJI y FSJ como parte de su clasificación poblacional Norte, cuando en este estudio se agruparon junto al resto de las localidades de la porción sur de la península. No obstante, en el DAPC se observó una aparente partición de las localidades SJI y FSJ como otra agrupación, lo que plantea la cuestión de si el patrón de agrupación podría aclararse con un mayor esfuerzo de muestreo en la zona comprendida entre Ensenada, Baja California, y la localidad SJI. Esto lleva a considerar para futuras investigaciones la exploración de muestreos adicionales en la zona.

En el caso del abulón amarillo las dos poblaciones identificadas en la presente investigación, el sur de California, Estados Unidos (PV, SCnal, y Sctel) y la PBC, México (GI, ISJ, PCS, FSJ, CI, NI, PE, PuE, BA, y SJ), son consistentes con el patrón de estructura neutral previamente reportado por estudios con microsatélites (Díaz-Viloria *et al.*, 2009; Munguía-Vega *et al.*, 2015), contrastando con el abulón azul. Los resultados del análisis de aislamiento por distancia (IBD) indicaron una relación significativa entre las distancia geográfica y genética, aunque la hipótesis IBD fue

rechazada dada la falta de una relación significativa en un IBD jerárquico al considerar solo las localidades de la PBC. La relación espuria identificada se explica comparando dos grupos genéticos geográficamente distantes en lugar de un modelo *stepping-stone*. Por lo tanto, otros factores como las corrientes marinas podrían describir mejor la estructura poblacional neutral en el abulón amarillo contrario a lo observado con el abulón azul donde el efecto del aislamiento por distancia explica significativamente la relación de la distancia geográfica con la distancia genética a escala total y jerárquica.

Un modelo de dispersión larvaria considerando las características generales de las especies de abulón en la ecoregión marina Cuenca Sur de California (CSC) (*Southern California Bight*), reveló una conectividad larvaria transfronteriza durante todo el año del sur de California hasta Baja California, México con altos niveles de retención local de larvas (~ 25%) en la zona del sur de California (Arafeh-Dalmau *et al.*, 2023). Por lo tanto, el flujo genético del abulón azul y amarillo podría estar restringido por la presencia a largo plazo de remolinos ciclónicos y anticiclónicos formados en la superficie o subsuperficie, respectivamente, y manteniendo un hábitat adecuado el tiempo suficiente para promover el desarrollo y el autorreclutamiento de las larvas (Chenillat *et al.*, 2018), acentuando las diferencias en el ciclo de vida de ambas especies y dando lugar a sus patrones de estructura genética distintivos. De esta manera, los giros más superficiales afectarían principalmente al abulón azul. Mientras que, los giros subsuperficiales costeros, con un ciclo estacional otoño-invierno (Kurian *et al.*, 2011), podrían incidir en la conectividad genética del abulón amarillo (Vélez-Arellano *et al.*, 2020). Estos resultados son congruentes con los obtenidos en la región para una comunidad de invertebrados con diferentes tipos de larvas, donde se presentaron patrones de estructuración similares a los del abulón azul y amarillo, dependiendo de las características del ciclo de vida y la capacidad de dispersión del invertebrado en cuestión (Fenberg *et al.*, 2014).

Estudios que combinan modelos de dispersión y análisis de la estructura genética han identificado patrones similares a los del abulón azul y amarillo entre la zona del sur de California y la PBC, en el caracol de cima ondulada (*Megastraea undosa*; Haupt *et al.*, 2013), el kelp gigante (*Macrocystis pyrifera*; Johansson *et al.*, 2015) y dos especies de gasterópodos con larvas planctónicas de corta duración (*Littorina scutulata* y *L. plena*; Hohenlohe, 2004). Además de ser patrones que se han

observados en varias regiones a nivel mundial, que han identificado una estructura genética neutral y una alta conectividad genética (Dalongeville *et al.*, 2018; Muir *et al.*, 2020; Macleod *et al.*, 2024), predominantemente moldeada por factores como el impacto de las corrientes oceánicas en la dispersión larvaria (Coscia *et al.*, 2020) y la duración de la fase larvaria (Dibattista *et al.*, 2017).

Lamentablemente, el presente estudio carece de un modelo de dispersión que nos permita vincular exhaustivamente los patrones oceanográficos durante todo el año y las temporadas potenciales de desove de ambas especies con la estructura neutral y conectividad genética observadas.

## **8.2 Estructura adaptativa y asociaciones genotipo-ambiente (GEA)**

En el abulón azul los grupos con potencial adaptativo mostraron el mismo patrón que la estructura neutral. Similitudes entre los patrones de estructura neutral y adaptativa se han registrado en estudios de diversas especies marinas, como el camarón tigre negro gigante (*Penaeus monodon*) en la región del Indo-Pacífico (Vu *et al.*, 2021). En este estudio, el análisis de loci neutrales identificó siete grupos genéticos, mientras que los loci *outliers* indicaron seis grupos de potencial adaptativo que mostraban una correlación significativa entre la frecuencia de alelos menores y los valores máximos o mínimos de la temperatura superficial del mar. Mientras que, en el blenio (*Eleginops maclovinus*) del norte de la Patagonia (Canales-Aguirre *et al.*, 2022) los loci neutrales y adaptativos revelaron la presencia de dos y tres grupos genéticos, respectivamente, donde estos últimos se asociaron potencialmente con la salinidad.

Sin embargo, en este trabajo no se encontró ninguna asociación genotipo-ambiente significativa en abulón azul, sugiriendo que esta estructura puede estar influida principalmente por la distancia geográfica y los patrones de las corrientes marinas, contrastando con los resultados descritos para el abulón amarillo.

En cambio, los análisis de estructura adaptativa en el abulón amarillo identificaron dos grupos: uno al norte, desde California hasta el centro de la PBC (PV, SCnaI, SCTel, GI, SJI, PCS, FSJ, y CI), y otro en la zona sur de la PBC (NI, PE, PuE, BA, y SJ). Este patrón concuerda con lo reportado previamente en la PBC (Mares-Mayagoitia *et al.*, 2021) y concluye que su región central de la PBC

podría ser una zona de transición. Patrones similares de divergencia adaptativa se han observado en varias zonas de transición oceanográfica en todo el mundo, como las costas fronterizas del Atlántico Norte de Estados Unidos y Canadá (Stanley *et al.*, 2018) y el sur de África (Teske *et al.*, 2019), reforzando la idea de que algo similar está ocurriendo en la zona de Punta Eugenia.

El límite biogeográfico de Punta Eugenia en México también representa el límite entre dos ecorregiones marinas con características contrastantes (Spalding *et al.*, 2007). La CSC en el norte, desde Punta Concepción hasta Punta Eugenia, se encuentra bajo el efecto permanente de la Corriente de California y arrastra aguas frías a lo largo del año, especialmente durante las estaciones invierno-primavera, y la TM en el sur, desde Punta Eugenia hasta Cabo, con dos patrones a lo largo del año, uno frío en las estaciones invierno-primavera y otro cálido en verano-otoño bajo la influencia de la Contracorriente Nor-Ecuatorial del Norte (Auaud *et al.*, 2011; Durazo, 2015).

En este caso, la temperatura juega un papel importante en la estructura ambiental de la zona de estudio, coincidiendo con la diferenciación genómico-adaptativa del abulón amarillo y su distribución latitudinal. Es plausible que la temperatura ejerza una presión selectiva y modele su estructura genómica, ya que se ha documentado el efecto de dicha variable sobre diferentes procesos biológicos, tales como la duración del desarrollo larvario (Leighton, 1974), la estación reproductiva (Vélez-Arellano *et al.*, 2020), las funciones fisiológicas (Lluch-Cota *et al.*, 2023) y la tasa de crecimiento de la especie (Vargas-López *et al.*, 2021).

De manera similar al SCC, tales asociaciones con gradientes de temperatura y patrones de corrientes se han reportado en otros sistemas marinos en el mundo, apoyando la evidencia de adaptaciones locales en otras especies marinas a pesar del alto flujo genético (Stanley *et al.*, 2018; Nielsen *et al.*, 2020). Por ejemplo, la estructura genómica adaptativa de la ascidia *Pyura chilensis* en el Sistema de la Corriente de Humboldt (HCS) en Chile, se asoció con variables de temperatura y surgencias, delineando dos grupos que coinciden con la ruptura biogeográfica dentro de la región, uno al norte y otro al sur de los 30° S (Segovia *et al.*, 2020). Asimismo, dos grupos genómicos del coral *Acropora digitifera* se asociaron con genotipos adaptados al estrés térmico, moldeados por el efecto de la corriente de Kuroshio en el archipiélago de Ryukyu, Japón (Selmoni *et al.*, 2020a).

### 8.3 Diferencias inter-específicas en la estructura genómica

La estructura genética puede variar significativamente entre especies filogenéticamente cercanas (Buitrago-López *et al.*, 2023), estrategias reproductivas o los ciclos de vida (van der Ven *et al.*, 2021), capacidad de dispersión larvaria (Treml *et al.*, 2015) y diferencias en distribución batimétrica (Galaska *et al.*, 2021). La distribución batimétrica del abulón azul va desde la zona intermareal hasta ~24 m de profundidad, mientras que el abulón amarillo se distribuye desde los 7 m hasta los 44 m de profundidad (Sierra-Rodríguez *et al.*, 2006). De acuerdo con Vélez-Arellano *et al.*, (2020), el abulón azul y el amarillo son reproductores externos con temporadas reproductivas diferentes, se han reportado picos reproductivos en el abulón azul en las temporadas otoño-invierno e invierno-primavera, mientras que para el abulón amarillo se ha observado que puede reproducirse durante todo el año, si las condiciones ambientales son favorables. Estas características específicas en los modos reproductivos de cada especie pueden influir en los patrones de diferenciación genética en términos de flujo genético y estructura, ya que el abulón azul podría mostrar un reclutamiento muy localizado debido a su distribución batimétrica superficial, dando lugar a una conectividad genética restringida, en comparación con el desove del abulón amarillo a mayores profundidades y más expuesto a corrientes marinas (Hellberg, 2009).

Un ejemplo en el que estrategias reproductivas, entre dos especies filogenéticamente cercanas, presentan restricciones a su dispersión larval que dan como resultado a patrones de estructura y conectividad genética semejantes a los del abulón azul y amarillo, se ha documentado principalmente en corales y consisten en estrategias de desove externo o “crianza de cigotos”. En este sentido, las especies con desove externo liberan los gametos en la columna de agua, donde se produce la fecundación, seguida de una serie de etapas de desarrollo antes del reclutamiento y prolongando su dispersión, mientras que las especies de coral con estrategia de crianza de cigoto, experimentan la fecundación y el desarrollo larvario dentro del pólipo parental, acortando y restringiendo su capacidad de dispersión larvaria de horas a pocos días después de su liberación (Harrison y Wallace, 1990). Este fenómeno es abordado por Thomas *et al.* (2020) en Rowley Shoals al noroeste de Australia, donde el coral con desove externo *Acropora digitifera* formaba una única población panmíctica caracterizada por un amplio flujo genético, y el coral con

estrategia de crianza de cigoto *Isopora brueggemanni* mostraba altos niveles de estructura genética, sugiriendo un amplio auto-reclutamiento y una conectividad genética restringida. De forma similar, Buitrago-López *et al.* (2023) examinaron la estructura poblacional de dos corales pocilloporidos comunes, *Pocillopora verrucosa* y *Stylophora pistillata* a lo largo del Mar Rojo, donde el primero mostró signos mínimos de diferenciación poblacional, y el segundo presentó una estructura poblacional más compleja.

#### **8.4 Alcances y limitantes del estudio**

Como especie modelo, el genoma de referencia del abulón azul permitió incrementar el número de SNPs desde los 2,216 obtenidos por el método de genotipado *denovo* (Mejía-Ruíz *et al.*, 2020) a 9.117, representando el 99.63% de los alineamientos mapeados con éxito. Por el contrario, al ser una especie no modelo, el abulón amarillo requirió del genoma de referencia del abulón azul para realizar el alineamiento mediante el método BWA-MEM (Burrows y Wheeler 1994), con el que se obtuvo un porcentaje de alineamientos mapeados con éxito del 97.18% (Mu *et al.*, 2012; Li 2013). Estos resultados superaron otros estudios de especies no modelo con una tasa de mapeo inferior, como el atún amarillo (*Thunnus albacares*) con un 86.59% (Pecoraro *et al.*, 2015) y el atún blanco (*T. alalunga*) con un 93.9% de alineaciones mapeadas (Vaux *et al.*, 2021). Este método también incrementó el número de SNPs, aunque en menor proporción con respecto al abulón azul, de 1,796 obtenidos por el método de genotipado *denovo* (Mares-Mayagoitia *et al.* 2021) a 2,242.

Por otra parte, el efecto de lote (*batch effect*) son factores técnicos, no biológicos, que también pueden afectar a la variación de los SNPs resultantes, pero se producen en lotes de muestras, entre placas, series de secuenciación, recolecciones/recolectores de tejidos y fechas de recolección, etc. No obstante, dicho efecto puede ser controlado y mitigado por una serie de filtros siguiendo las recomendaciones de Rochette y Catchen (2017), como aquellos parámetros que retienen los loci presentes en 80% de los individuos (-r) y en el 100% de las localidades muestreadas (-p), favorecieron la obtención de loci con valores inferiores al 10% y 15% de datos faltantes por individuo e inferiores al 17% y 18% por loci para el abulón azul y amarillo, respectivamente. Con ello, se mejoró el poder estadístico de los SNPs y se redujó el potencial efecto de lote entre las librerías genómicas de las muestras de California y México.

Otra fuente potencial de sesgo que debe reconocerse es el tamaño de muestras heterogéneo entre localidades, algunas localidades con tamaños de muestra bajos podrían no reflejar las frecuencias alélicas de las poblaciones reales, y las inferencias deben tomarse con cautela. Sin embargo, estudios han demostrado que un tamaño de muestra superior a ocho individuos es suficiente para obtener estimaciones precisas de  $F_{ST}$  cuando se utilizan SNPs y que los estudios genéticos en especies no modelo pueden obtener casi la misma potencia estadística que los estudios realizados en especies modelo utilizando marcadores desarrollados con técnicas en secuenciación de próxima generación (Willing *et al.*, 2012; Nazareno *et al.*, 2017; Weng *et al.*, 2021).

También, se empleó una estrategia de muestreo híbrida para compensar el bajo número de loci candidatos y optimizar la potencia estadística en el análisis de asociación genotipo-ambiente. Teniendo en cuenta las ecorregiones marinas y el tamaño de muestra recomendado, cumplimos los supuestos de cubrir una mayor escala geográfica del área de distribución del recurso abulón y se consideraron variables ambientales relevantes para la biología del recurso (Selmoni *et al.*, 2020b). De este modo, los RDAs apoyaron la estructura adaptativa con los conjuntos de marcadores *outliers* y de asociación genotipo-ambiente, sugiriendo que el efecto de la temperatura es clave dentro del SCC para el abulón amarillo, como se ha probado en otros sistemas (Segovia *et al.*, 2020; Delaval *et al.*, 2022) y coherente con la sobreposición observada entre las ecorregiones marinas (Spalding *et al.*, 2007; Payne *et al.*, 2012).

Por último, la falta de una matriz de conectividad larvaria derivada de un modelo de dispersión es una de las principales limitaciones de este trabajo. Otros estudios que incorporan dichas matrices han evaluado el efecto de las corrientes oceánicas en la estructura genómica neutral (Xuereb *et al.*, 2018; Benestan *et al.*, 2021), así como la interacción de las corrientes y la temperatura superficial del mar en las adaptaciones locales de las especies marinas (Coscia *et al.*, 2020; Selmoni *et al.*, 2020a). Sin embargo, la estructura neutral de las poblaciones de abulón azul y amarillo coincidió con el rango geográfico donde puede existir una barrera potencial para la dispersión de las larvas de ambas especies en la ecorregión CSC (Arafteh-Dalmau *et al.* 2023), lo que sugiere un flujo genético restringido en la zona fronteriza entre California y las localidades más norteñas de la PBC.

## 8.5 Implicaciones para el manejo y cambio climático

Aunque muchas cuestiones, incluidas las pesquerías, se han abordado mediante colaboraciones binacionales entre México y Estados Unidos (Aburto-Oropeza *et al.*, 2014), las políticas existentes para el manejo y conservación del recurso abulón carecen de este enfoque y difieren entre países. Mientras que México regula la pesquería de esta especie mediante vedas y tamaños de captura para cada zona administrativa (DOF 2023), en Estados Unidos la pesquería se encuentra en veda permanente (CDFGM, 2005). Además, ninguna de las regulaciones incluye datos genéticos ni la consideración del impacto del cambio climático, tomando en cuenta que la zona de California y la costa de la PBC es un punto de rápido calentamiento oceánico, esto de acuerdo con 50 años de datos históricos de la temperatura superficial del mar (Hobday y Pecl, 2014).

No obstante, en la región central de la península de Baja California existen casos de éxito para la conservación y manejo de los recursos marinos, principalmente enfocados en la delimitación de reservas marinas por sociedades cooperativas formadas por pescadores locales en las que se ha observado una tendencia positiva en la conservación de especies en comparación con las áreas delimitadas para la pesca (Micheli *et al.*, 2012; Smith *et al.*, 2022). Aunque estas medidas se encuentren en una fase inicial y a escala local, son de suma importancia porque reflejan el interés de los pescadores locales por la conservación y la gestión adecuada de sus recursos.

Así, los resultados del análisis de asignamiento poblacional de este estudio representa un primer paso para desarrollar nuevas estrategias que contribuyan a la conservación y manejo de los recursos pesqueros. En general, los paneles de marcadores SNPs que permiten una tasa de asignamiento poblacional cercana al 100%, representan el 8.77% (800 SNPs) de un total de 9,117 SNPs para el abulón azul, y del 22.3% (500 SNPs) de un total de 2,242 SNPs para el abulón amarillo; por lo que desarrollar los paneles de marcadores para la trazabilidad de ambas especies serían los pasos a seguir para contribuir a la sostenibilidad y legalidad de las cadenas de suministro de productos del mar, beneficiando tanto a pescadores como a consumidores (Aranceta-Garza *et al.*, 2011). Además, también favorecerían los esfuerzos de translocación a través del monitoreo genético como se ha intentado anteriormente en México (Searcy-Bernal *et al.*, 2013) y Estados Unidos (Taniguchi *et al.*, 2013), fortaleciendo las relaciones binacionales en temas de conservación y manejo.

Además, delinear espacialmente la estructura genómica neutral y adaptativa de la región puede contribuir a la planificación espacial marina para apoyar la resiliencia ante el cambio climático (Malcolm y Ferrari, 2019). Por ejemplo, los resultados de este trabajo sugieren que proteger el potencial adaptativo de la especie en México puede requerir un cambio de las zonas administrativas, reduciendo de cuatro a tres áreas para el abulón azul y de cuatro a dos áreas para el abulón amarillo. Asimismo, las autoridades gubernamentales podrían facilitar canales de comunicación para difundir el modelo de reserva marina implementado por la Cooperativa Buzos y Pescadores en Isla Natividad, que ha demostrado promover la recuperación de poblaciones de abulón tras mortalidades por extremos climáticos (Micheli *et al.*, 2012) y escalarlo a toda la región de la PBC, en conjunto con el resto de las Sociedades Cooperativas y el apoyo de organizaciones de la sociedad civil (OSCs) y la comunidad científica, siguiendo como ejemplo los esfuerzos interinstitucionales que se han realizado en el Caribe mexicano (Moreno *et al.*, 2017). A nivel internacional, es necesario fortalecer la relación binacional de manejo de recursos compartidos a través de acuerdos que fomenten la coproducción de información científica y el intercambio de resultados que favorezcan las políticas de cooperación para la protección y repoblamiento del recurso abulón.

Los análisis recientes y los modelos de dispersión abordados por Arafeh-Dalmau *et al.* (2023) sugieren que el cambio climático puede afectar de forma diferente a las especies marinas de la ecorregión CSC y de la parte central de la PBC. En particular, para los abulones, la evaluación de riesgos indicó una alta vulnerabilidad a los factores de estrés ambiental y una lenta tasa de recuperación, estimada entre 31 y 47 años. Tanto sus patrones de conectividad transfronteriza, como el efecto de las olas de calor, son relevantes para la estructura genómica neutral y adaptativa. En primer lugar, los modelos de dispersión mostraron una disminución de la densidad larvaria (hasta un 63%) y la pérdida de conexiones transfronterizas, lo que provocaría un aumento de la retención local y alteraría la estructura neutral de la población a mediano plazo. En segundo lugar, diferentes escenarios modelados dieron como resultado una alta probabilidad de experimentar una ola de calor en cualquier punto previo al año 2100, similar a la ola de calor marina del 2014-2015, generando una disminución prevista del 59% de la densidad del recurso abulón.

Ante los impactos previstos, los resultados del presente estudio subrayan la importancia de considerar la estructura neutral y adaptativa del abulón azul y amarillo, respectivamente, para las estrategias de co-manejo a nivel local y binacional en las estrategias con las cooperativas pesqueras locales. Aunque aún falta profundizar en el posible efecto del ambiente en el abulón azul, la evidencia genómico-ambiental en el abulón amarillo sobre los dos grupos con potencial adaptativo asociados a los valores máximos de temperatura superficial del mar, se sugiere considerar esta particularidad para una futura delimitación espacial de redes de reservas marinas o áreas marinas protegidas, con especial atención a los márgenes de la distribución de las especies donde los individuos pueden tolerar condiciones menos que óptimas (Schneider, 2018), y se recomienda extender un enfoque de paisaje marino a múltiples especies para preservar el potencial evolutivo de las poblaciones marinas y generar una mejor comprensión de los procesos ecoevolutivos sobre diversos ciclos de vida (Benestan *et al.*, 2022).

## 9. CONCLUSIONES

A pesar de compartir la misma distribución latitudinal, el abulón azul y amarillo mostraron patrones de estructura genética distintos, particularmente en la delimitación de poblaciones entre Estados Unidos y México. Con ello, se señaló cómo las diferencias en el ciclo de vida de cada especie y sus características específicas de dispersión larval pueden llegar a influir en dichos patrones, sugiriendo que las estrategias de manejo deben tener en cuenta tanto la variación genética neutral como la adaptativa para conservar eficazmente las poblaciones de ambas especies de abulón.

El presente estudio reveló que la estructura genética neutral y la distancia geográfica desempeñan papeles fundamentales en la configuración de la dinámica de las poblaciones del abulón azul, enmascarando el efecto de las adaptaciones locales y remarcando la necesidad de estrategias de conservación que abarquen la frontera entre México y Estados Unidos.

Los esfuerzos futuros deberían dar prioridad al desarrollo de marcadores SNPs para la trazabilidad y el seguimiento genético con el fin de apoyar los esfuerzos de translocación y garantizar la sostenibilidad de las cadenas de suministro de productos del mar.

Los límites geográficos de la estructura poblacional de ambas especies permanecen poco claros debido a un efecto multifactorial, como la falta de localidades de muestreo cerca de la frontera México-Estados Unidos, la presencia o ausencia de hábitat, alimento, entre otros factores.

Solo el abulón amarillo presentó una asociación genotipo-ambiente significativa con los valores máximos de temperatura superficial del mar, la cual divide en dos grupos con adaptaciones locales que coinciden con la estructura ambiental y las ecorregiones marinas de CSC y TM, situadas al norte y al sur de la ruptura biogeográfica de Punta Eugenia, respectivamente.

En términos de prácticas que fomenten la conservación del recurso abulón, se insta a la ampliación de los esfuerzos para crear más reservas marinas a lo largo de la costa de la PBC, fomentar el registro de los valores máximos de temperatura superficial del mar mediante un seguimiento constante y al cambio de cuatro a dos zonas administrativas que den prioridad al

potencial de adaptación, ya que existen suficientes pruebas de un flujo genético homogéneo y persistente en la región de la PBC.

Por último, para respaldar los posibles grupos adaptativos locales en el abulón amarillo e identificar posibles asociaciones genotipo-ambiente en el abulón azul, es necesario investigar a mayor profundidad el genoma completo y aumentar el tamaño de muestra para mejorar la imagen de los patrones adaptativos en ambas especies de abulón. Este conocimiento proporcionará información sólida para asesorar a las partes interesadas en las acciones de manejo y conservación desde una perspectiva binacional.

## 10. LITERATURA CITADA

- Aburto-Oropeza, O., Johnson, A.F., Agha, M., Allen, E.B., Allen, M.F., Arellano-González, J., Arenas-Moreno, D.M., Beas-Luna, R., Butterfield, S., Caetano, G., Caselle, J.E., Castañeda-Gaytán, G., Castorani, M.C.N., Cat, L.A., Cavanaugh, K., Chambers, J.Q., Cooper, R.D., Arafah-Dalmau, N., Dawson, T., Díaz de la Vega-Pérez, A., y Taylor, J.E. (2014). Harnessing cross-border resources to confront climate change. *Environmental Science Policy*, 87: 128-132. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2018.01.00>.
- Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. y Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- Anderson, C.E. (2010). Assessing the power of informative subsets of loci for population assignment: standard methods are upwardly biased. *Molecular Ecology Resources*, 20: 701–710. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02846.x>.
- Arafah-Dalmau N, Munguia-Vega A, Micheli F, Vilalta-Navas A, Villaseñor-Derbez JC, Précoma-de la Mora M, Schoeman DS, Medellín-Ortíz A, Cavanaugh KC, Sosa-Nishizaki O, Burnham, T.L.U., Knight, C.J. y Woodson, C.B. (2023). Integrating climate adaptation and transboundary management: guidelines for designing climate-smart marine protected areas. *One Earth*, 6:1523–1541. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2023.10.002>
- Aranceta-Garza, F., Pérez-Enríquez, R. y Cruz, P. (2011). PCR-SSCP method for genetic differentiation of canned abalone and commercial gastropods in the Mexican retail market. *Food Control*, 22: 1015-1020.
- Auad, G., Roemmich, D. y Gilson, J. (2011). The California Current System in relation to the Northeast Pacific Ocean circulation. *Progress in Oceanography*, 91: 576–592.
- Benestan, L., Fietz, K., Loiseau, N., Guérin, P.E., Trofimenko, E., Rühls, S., Schmidt, C., Rath, W., Biastoch, A., Pérez-Ruzafa, A., Baixauli, P., Forcada, A., Arcas, E., Lenfant, P., Mallol, S., Goñi, R., Velez, L., Höppner, M., Kininmonth, S., Mouillot, D., Puebla, O. y Manel, S. (2021). Restricted dispersal in a sea of gene flow. *Proceedings of the Royal Society A*, 288: 20210458.
- Benestan, L., Loiseau, N., Guérin, P.E., Pérez-Ruzafa, A., Forcada, A., Arcas, E., Lenfant, P., Mallol, S., Goñi, R., Velez, L., Mouillot, D., Puebla, O. y Manel, S. (2022). Contrasting influence of seascape, space and marine reserves on genomic variation in multiple species. *Ecography*, 1: e06127 <https://doi.org/10.1111/ecog.06127>.
- Benestan, L. (2020). Population genomics applied to fishery management and conservation. In *Population genomics: marine organisms* (eds. Oleksiak, M. F. y Rajora, O. P.). Springer [https://doi.org/10.1007/13836\\_2019\\_68](https://doi.org/10.1007/13836_2019_68).
- Blanchette, C.A., Miner, C.M., Raimondi, P.T., Lohse, D., Heady, K.E.K. y Broitman, B.R. (2008). Biogeographical patterns of rocky intertidal communities along the Pacific coast of North America. *Journal of Biogeography*, 35: 1593-1607.
- Borcard, D., Legendre P. y Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73: 1045–1055.
- Buitrago-López, C., Cárdenas, A., Hume, B.C.C., Gosselin, T., Staubach, F., Aranda, M., Barshis, D.J., Sawall, Y. y Voolstra, C.R. (2023). Disparate population and holobiont structure of pocilloporid corals across the Red Sea gradient demonstrate species-specific evolutionary trajectories. *Molecular Ecology*, 32: 2151–2173.
- Burrows, M. y Wheeler, D.J. (1994). A Block-sorting Lossless Data Compression Algorithm. *Scientific Research Communications: Research Report*, 124: 1-18.

- California Department of Fish and Game Marine Region. (2005). Abalone recovery and management plan. Sacramento, CA, USA. *California Department of Fish and Game Marine Region*, 1-363.
- Canales-Aguirre, C.B., Larson, W.A., McKinney, G.J., Claire, C.E., Rocha, J.D., Ceballos, S.G., Cádiz, M.I., Yáñez, J.M. y Gomez-Uchida, D. (2022). Neutral and adaptive loci reveal fine-scale population structure in *Eleginops maclovinus* from north Patagonia. *Ecology and Evolution*, 12:e9343. <https://doi.org/10.1002/ece3.9343>
- Chen, K., Marschall, A.E., Sovic, G.M., Fries, C.A., Gibbs, L.H. y Ludsin, A.S. (2018). assignPOP: An R package for population assignment using genetic, non-genetic, or integrated data in a machine-learning framework. *Methods in Ecology and Evolution*, 9: 439–446. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12897>.
- Chenillat, F., Franks, P.J.S., Capet, X., Rivière, P., Grima, N., Blanke, B. y Combes, V. (2018). Eddy properties in the Southern California Current System. *Ocean Dynamics*, 68: 761–777. <https://doi.org/10.1007/s10236-018-1158-4>.
- Chhatre, V.E. y Emerson, K.J. (2017). StrAuto: automation and parallelization of structure analysis. *BMC Bioinformatics*, 18: 1–11.
- Coscia, I., Wilmes, S.B., Ironside, J.E., Goward-Brown, A., O’Dea, E., Malham, S.K., McDevitt, A.D. y Robins, P.E. (2020). Fine-scale seascape genomics of an exploited marine species, the common cockle *Cerastoderma edule*, using a multimodelling approach. *Evolutionary Applications*, 13: 1854–1867. <https://doi.org/10.1111/eva.12932>
- Cox, K.W. (1962). California abalones, family Haliotidae. *Department of Fish and Game. Fish Bull*, 118.
- Delaval, A. Frost, M., Bendall, V., Hetherington, S.J., Stirling, D., Hoarau, G., Jones, C.S. y Noble, L.R. (2022). Population and seascape genomics of a critically endangered benthic elasmobranch, the blue skate *Dipturus batis*. *Evolutionary Applications*, 15: 78-94.
- Díaz-Viloria N, Cruz P, Guzmán-Del Prío SA, Perez-Enriquez R (2009) Genetic Connectivity Among Pink Abalone *Haliotis corrugata* Populations. *Journal of Shellfish Research*, 28: 599-608.
- DOF. (2023). Carta Nacional Pesquera SAGARPA, CONAPESCA. *Diario Oficial de la Federación*, 1-158.
- Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guénard, G., Jombart, T., Larocque, G., Legendre, P., Madi, N., Wagner, H.H. y Siberchicot, A. (2022). adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis. R package version 0.3-19. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>
- Durazo, R. (2015). Seasonality of the transitional region of the California Current System off Baja California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120: 1173–1196.
- Earl, D.A. y VonHoldt, B.M. (2012). Structure harvester: a website and program for visualizing structure output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 4: 359–361.
- Epskamp, S., Cramer, A.O.J., Waldorp, L.J., Schmittmann, V.D. y Borsboom, D. (2012). qgraph: network visualizations of relationships in psychometric data. *Journal of Statistical Software*, 48: 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v048.i04>
- EU Copernicus Marine Service (2017) Global Ocean - In-Situ-Near-RealTime Observations. Retrieved from <http://marine.copernicus.eu>.
- 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: 2611–2620.
- Falush, D., Stephens, M. y Pritchard, J.K. (2003). Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, 164: 1567-1587.

- Fenberg, P.B., Menge, B.A., Raimondi, P.T. y Rivadeneira, M.M. (2014). Biogeographic structure of the northeastern Pacific rocky intertidal: the role of upwelling and dispersal to drive patterns. *Ecography*, 37: 001-013.
- Foll, M. y Gaggiotti, O. (2008). A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a Bayesian perspective. *Genetics*, 180: 977–993.
- Forester, B.R., Lasky, J.R., Wagner, H.H. y Urban, DL. (2018). Comparing methods for detecting multilocus adaptation with multivariate genotype-environment associations. *Molecular Ecology*, 27: 2215–2233. <https://doi.org/10.1111/mec.14584>
- Frichot, E. y Francois, O. (2015). LEA: an R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 925–929.
- Frichot, E., Schoville, S.D., Bouchard, G. y Francois, O. (2013). Testing for associations between loci and environmental gradients using latent factor mixed models. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 1687–1699.
- Gaines, S.D., Costello, C., Owashi, B., Mangin, T., Bone, J., García-Molinos, J., Burden, M., Dennis, H., Halpern, B.S., Kappel, C.V., Kleisner, K.M. y Ovando, D. (2018). Improved fisheries management could offset many negative effects of climate change. *Science Advances*, 4: eaao1378. 1-9.
- Galaska, M.P., Liu, G., West, D., Erickson, K., Quattrini, A.M., Bracco, A. y Herrera, S. (2021). Seascape Genomics Reveals Metapopulation Connectivity Network of *Paramuricea biscaya* in the Northern Gulf of Mexico. *Frontiers in Marine Science*, 8:790929. doi:10.3389/fmars.2021.790929
- García-Soto, C. Cheng, L., Caesar, L., Schmidtko, S., Jewett, E.B., Cheripka, A., Rigor, I., Caballero, A., Chiba, S., Báez, J.C., Zielinski, T. y Abraham, J.P. (2021). An Overview of Ocean Climate Change Indicators: Sea Surface Temperature, Ocean Heat Content, Ocean pH, Dissolved Oxygen Concentration, Arctic Sea Ice Extent, Thickness and Volume, Sea Level and Strength of the AMOC (Atlantic Meridional Overturning Circulation). *Frontiers in Marine Science*, 8: 642372. doi:10.3389/fmars.2021.642372.
- Goudet, J. y Jombart, T. (2015). Hierfstat: estimation and tests of hierarchical Fstatistics. R package version 0.04–22. <https://CRAN.R-project.org/package=hierfstat>.
- Gutiérrez-González, J.L., Cruz, P., Del Rio-Portilla, M.A. y Pérez-Enríquez, R. (2007). Genetic structure of green abalone *Haliotis fulgens* population off Baja California, México. *Journal of Shellfish Research*, 26: 839–846.
- Guzmán-del Prío, S.A., De la Campa-de Guzmán, S. y Pineda-Barrera, J. (1972). Flora macroscópica asociada a los bancos de abulón (*Haliotis spp.*) en algunas áreas de la costa occidental de Baja California. Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras. Memoria IV Congreso Nac Ocean México 257-265.
- Guzmán-del Prío, S.A. (1992). A review of the biology of abalone and its fishery in Mexico. In: Shepard, S.A., Tegner, M.J., Guzmán-del Prío, S.A., eds. *Abalone of the world. Biology, Fisheries and Culture*. Hoboken: Wiley-Blackwell, 341–360.
- Harrison, P.L. y Wallace, C.C. (1990). Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. *Coral reefs*, 133-207.
- Haupt, A.J., Micheli, F., Palumbi, S.R. (2013). Dispersal at a snail's pace: Historical processes affect contemporary genetic structure in the exploited wavy top snail (*Megastrea undosa*). *Journal of Heredity*, 104: 327-340. doi:10.1093/jhered/est002.
- Hellberg, M.E. (2009). Gene flow and isolation among populations of marine animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 291-310.

- Hijmans, R.J. y van Etten, J. (2012). raster: geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0-12.
- Hobday, A.J. y Pecl, G.T. (2014). Identification of global marine hotspots: sentinels for change and vanguards for adaptation action. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24: 415-425.
- Hohenlohe, P.A. (2004). Limits to gene flow in marine animals with planktonic larvae: models of Littorina species around Point Conception, California. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82: 169-187.
- Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6: 65–70.
- Holsman, K.K., Hazen, E.L., Haynie, A., Gourguet, S., Hollowed, A., Bograd, S.J., Samhouri, J.F. y Aydin, K. (2019). Towards climate resiliency in fisheries management. *ICES Journal of Marine Science*, 76:1368-1378. doi:10.1093/icesjms/fsz031.
- Iacchei, M., Ben-Horin, T., Selkoe, K.A., Bird, C.E., García-Rodríguez, F.J. y Toonen, R.J. (2013). Combined analyses of kinship and FST suggest potential drivers of chaotic genetic patchiness in high gene-flow populations. *Molecular Ecology*, 22: 3476-3494.
- Jakobsson, M. y Rosenberg, N.A. (2007). CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*, 23:1801–1806.
- Johansson, M.L., Alberto, F., Reed, D.C., Raimondi, P.T., Coelho, N.C., Young, M.A., Drake, P.T., Edwards, C.A., Cavanaugh, K., Assis, J., Ladah, L.B., Bell, T.W., Coyer, J.A., Siegel, D.A. y Serrão, E.A. (2015). Seascape Drivers of *Macrocystis pyrifera* population genetic structure in the Northeast Pacific. *Molecular Ecology*, 24: 4866-4885.
- Jombart, T. y Ahmed, I. (2011). adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*, 27: 3070–3071.
- Jombart, T., Devillard, S. y Balloux, F. (2010). Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics*, 11:94. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-11-94>.
- Kawecki, T. J., y Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12): 1225-1241.
- Keenan, K., McGinnity, P., Cross, T.F., Crozier, W.W. y Prodöhl, P.A. (2013). DiveRsity: an R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 782–788. <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
- Kurian, J., Colas, F., Capet, X., McWilliams, J.C., Chelton, D.B. (2011). Eddy properties in the California Current System. *Journal of Geophysical Research*, 116: 1-18.
- Leighton, D.L. (1974). The influence of temperature on larval and juvenile growth in three species of southern California abalones. *Fishery Bulletin (Wash DC)*, 72: 1137-1145.
- Leighton, L.D. (2000). The biology and culture of the California abalones. *Pittsburgh: Dorrance Publishing Co.*
- Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4): 183-189.
- Li, H. (2013) Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM. *arXiv: Genomics*, 1-3.
- Li, H. y Durbin, R. (2009). Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics*, 25: 1754–1760.

- Li, H., Handsaker, B., Wysoker, A., Fennell, T., Ruan, J., Homer, N., Marth, G., Abecasis, G. y Durbin, R.; 1000 Genome Project Data Processing Subgroup. (2009). The sequence alignment/map (SAM) format and SAMtools. *Bioinformatics*, 25: 2078–2079.
- Liggins, L., Trembl, E.A. y Riginos, C. (2020). Seascape genomics: contextualizing adaptive and neutral genomic variation in the ocean environment. In: Oleksiak, M.F. y Rajora, O.P., eds. *Population genomics: marine organisms*. Switzerland: Springer. [https://doi.org/10.1007/13836\\_2019\\_68](https://doi.org/10.1007/13836_2019_68)
- Lischer, H. y Excoffier, L. (2012). PGDSPIDER: an automated data conversion tool for connecting population genetics and genomics programs. *Bioinformatics*, 28: 298–299.
- Lluch-Cota, S.E., Sicard, M.T., Calderon-Liévanos, S. y Velasco-Echavarría, H. (2023). Empirical evidence of temperature variability as a concurrent limiting factor for abalone distribution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 282: 108252.
- Luu, K., Bazin, E. y Blum, M.G. (2017). pcadapt: an R package to perform genome scans for selection based on principal component analysis. *Molecular Ecology Resources*, 17: 67–77.
- Lynn, R.J. y Simpson, J.J. (1987). The California current system: the seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research*, 92: 12947–12966.
- Malcolm, H.A. y Ferrari, R. (2019). Strong fish assemblage patterns persist over sixteen years in a warming marine park, even with tropical shifts. *Biological Conservation*, 232: 152-163.
- Mares-Mayagoitia, J.A., De-Anda-Montañez, J.A., Pérez-Enríquez, R., Mejía-Ruíz, P., Gutiérrez-González, J.L. y Valenzuela-Quiñonez, F. (2021). Neutral and adaptive population structure of pink abalone (*Haliotis corrugata*): fishery management implications. *ICES Journal of Marine Science*, 1–13. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsab098>.
- Mares-Mayagoitia, J.A., Lafarga-De la Cruz, F., Micheli, F., Cruz-Hernández, P., de-Anda-Montañez, J.A., Hyde, J., Hernández-Saavedra, N.Y., Mejía-Ruíz, P., De Jesús-Bonilla, V.S., Vargas-Peralta, C.E. y Valenzuela-Quiñonez, F. (2024). Seascape genomics of the pink abalone (*Haliotis corrugata*): An insight into a cross-border species in the northeast Pacific coast. *Journal of Heredity*, 20: 1-15. <https://doi.org/10.1093/jhered/esad083>
- McCay, B.J., Micheli, F., Ponce-Díaz, G., Murray, G., Shester, G., Ramirez-Sanchez, S. y Weisman, W. (2014). Cooperatives, concessions, and co-management on the Pacific coast of Mexico. *Marine Policy*, 44:49–59.
- Meirmans, P.G. (2020). genodiveversion 30: easy-to-use software for the analysis of genetic data of diploids and polyploids. *Molecular Ecology Resources*, 20: 1126–1131.
- Mejía-Ruíz, P., Pérez-Enríquez, R., Mares-Mayagoitia, J.A. y Valenzuela-Quiñonez, F. (2020). Population genomics reveals a mismatch between management and biological units in green abalone (*Haliotis fulgens*). *PeerJ*, 8:e9722.
- Mejía-Ruíz, P., Perez-Enriquez, R., Severin, A., Martínez-Rincón, R.O., Garza, J.C., Mares-Mayagoitia, J.A. y Valenzuela-Quiñonez, F. (2023). A novel diagnostic SNP panel for fishery management of green abalone (*Haliotis fulgens*). *Fisheries Research*, 266:106786. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106786>
- Micheli, F., Shelton, A.O., Bushinsky, S.M., Chiu, A.L., Haupt, A.J., Heiman, K.W., Kappel, C.V., Lynch, M.C., Martone, R.G., Dunbar, R.B. y Watanabe, J. (2008). Persistence of depleted abalones in marine reserves of central California. *Biological Conservation*, 141: 1078-1090.
- Micheli, F., Saenz-Arroyo, A., Greenley, A., Vazquez, L., Espinoza-Montes, J.A., Rossetto, M. y De Leo, G.A. (2012). Evidence that marine reserves enhance resilience to climatic impacts. *PLoS One*, 7: e40832. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040832>

- Micheli, F., Shelton, A.O., Bushinsky, S.M., Chiu, A.L., Haupt, A.J., Heiman, K.W., Kappel, C.V., Lynch, M.C., Martone, R.G., Dunbar, R.B. y Watanabe, J. (2008). Persistence of depleted abalones in marine reserves of central California. *Biological Conservation*, 141: 1078–1090.
- Moreno, A., Bourillón, L., Flores, E. y Fulton, S. (2017). Fostering fisheries management efficiency through collaboration networks: the case of the Kanan Kay Alliance in the Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 93: 233–247. <https://doi.org/10.5343/bms.2015.1085>
- Mu, J.C., Jiang, H., Kiani, A., Mohiyuddin, M., Bani-Asadi, N. y Wong, W.HI. (2012). Fast and accurate read alignment for resequencing. *Bioinformatics*, 28: 2366–73.
- Munguía-Vega, A., Sáenz-Arroyo, A., Greenley, A.P., Espinoza-Montes, J.A., Palumbi, S.R., Rossetto, M. y Micheli, F. (2015). Marine reserves help preserve genetic diversity after impacts derived from climate variability: lessons from the pink abalone in Baja California. *Global Ecology and Conservation*, 4: 264–276.
- Nazareno, A.G., Bemmels, J.B., Dick, C.W. y Lohmann, L.G. (2017). Minimum sample sizes for population genomics: an empirical study from an Amazonian plant species. *Molecular Ecology Resources*, 17: 1136–1147. doi: 10.1111/1755-0998.12654
- Nei, M. (1973). Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 70:3321–3323. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321>.
- Nielsen, E.S., Henriques, R., Beger, M., Toonen, R.J. y von der Heyden, S. (2020). Multi-model seascape genomics identifies distinct environmental drivers of selection among sympatric marine species. *BMC Ecology and Evolution*, 20: 121 <https://doi.org/10.1186/s12862-020-01679-4>.
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Antoniazzi-Evangelista, H.B., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M.H., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C.J.F. y Weedon, J. (2019). Vegan: community ecology package ordination. Methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. Version 2.5-1. CRAN Repository.
- Ortiz-Quintanilla, M., León-Carballo, G., Reinecke-Reyes, M., Lelevier-Grijalva, A., Turrubiates-Morales, J., y González-Aviles, J. (1990). Proceso reproductivo en especies de abulón (*Haliotis* spp.) y su relación con los mecanismos regulatorios pesqueros en la Costa Occidental e islas adyacentes de la Península de Baja California, México. In: *VIII Simposio Internacional de Biología Marina*, 156–163.
- Payne, M. C., Brown, C. A., Reusser, D. A. y Lee, H. (2012). Ecoregional analysis of nearshore sea-surface temperature in the north Pacific. *PLoS ONE*, 7: e30105.
- Pecoraro, C., Babbucci, M., Villamor, A., Franch, R., Papetti, C., Leroy, B., Ortega-Garcia, S., Muir, J., Rooker, J., Arocha, F., Murua, H., Zudaire, I., Chassot, E., Bodin, N., Tinti, F., Bargelloni, L. y Cariani, A. (2015). Methodological assessment of 2b-RAD genotyping technique for population structure inferences in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Marine Genomics*, 25: 43–48.
- Pembleton, L.W., Cogan, N.O. y Forster, J.W. (2013). StAMPP: an R package for calculation of genetic differentiation and structure of mixed-ploidy level populations. *Molecular Ecology Resources*, 13: 946–952. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12129>
- Peterson, B.K., Weber, J.N., Kay, E.H., Fisher, H.S. y Hoekstra, H.E. (2012). Double digest RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS One*, 7:e37135.

- Précoma-de la Mora, M., Bennett, N.J., Fulton, S., Munguia-Vega, A., Lasch-Thaler, C., Walther-Mendoza, M., Zepeda-Domínguez, J.A., Finkbeiner, E.M., Green, A.L., Suárez, A., Weaver, A.H., Figueroa-Carranza, A.L.R., Vega-Velázquez, A., Zepeda, C., Montes, C., Fuentes-Montalvo, D.A., Micheli, F., Reyes-Bonilla, H., Chollett, I., Lopez-Ercilla, I., Torres-Origel, J.F., Vázquez-Vera, L., García-Rivas, M.C., Mancha-Cisneros, M.M., Espinosa-Romero, M.J., Martín-Ruiz, M., Arafah-Dalmau, N., González-Cuellar, O.T., Huchim, O. y Rodríguez-Van Dyck, S. (2021). Integrating biophysical, socio-economic and governance principles into marine reserve design and management in Mexico: From theory to practice. *Frontiers in Marine Science*, 8: 778980. doi:10.3389/fmars.2021.778980.
- Pritchard, J., Falush, D. y Stephens, M. (2002). Inference of population structure in recently admixed populations. *The American Journal of Human Genetics*, 71: 177.
- Privé, F., Luu, K., Vilhjálmsson, B.J. y Blum, M.G. (2020). Performing highly efficient genome scans for local adaptation with R package pcadapt version 4. *Molecular Biology and Evolution*, 37: 2153–2154.
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M.A., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., de Bakker, P.I.W., Daly, M.J. y Sham, P.C. (2007). PLINK: a tool set for wholegenome association and population-based linkage analyses. *The American Journal of Human Genetics*, 81(3): 559–575.
- R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing; 2008. <http://www.R-project.org>
- Rellstab, C., Gugerli, F., Eckert, A.J., Hancock, A.M. y Holderegger, R. (2015). A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. *Molecular Ecology*, 24: 4348–4370.
- Riginos, C., Crandall, E.D., Liggins, L., Bongaerts, P. y Trembl, E. (2016). Navigating the currents of seascape genomics: how spatial analyses can augment population genomic studies. *Current Zoology*, 62: 581-60.
- Rochette, N.C. y Catchen, J.M. (2017). Deriving genotypes from RAD-seq shortread data using Stacks. *Nature Protocols*, 12: 2640–2659. <https://doi.org/10.1038/nprot.2017.123>
- Rosenberg, N.A. (2004). distruct: a program for the graphical display of population structure. *Molecular Ecology Notes*, 4: 137–138.
- Sala, E., Mayorga, J., Bradley, D., Cabral, R.B., Atwood, T.B., Auber, A., Cheung, W., Costello, C., Ferretti, F., Friedlander, A.M., Gaines, S.D., Garilao, C., Goodell, W., Halpern, B.S., Hinson, A., Kaschner, K., Kesner-Reyes, K., Leprieur, F., McGowan, J., Morgan, L.E., Mouillot, D., Palacios-Abrantes, J., Possingham, H.P., Rechberger, K.D., Worm, B. y Lubchenco, J. (2021) Protecting the global ocean for biodiversity, food and climate. *Nature*, 592: 397- 402.
- Sambrook, J. y Russell, D.W. (2001). *Molecular cloning a laboratory manual*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Schneider, C.L. (2018). Marine Refugia Past, Present, and Future: Lessons from Ancient Geologic Crises for Modern Marine Ecosystem Conservation. *Marine Conservation Paleobiology* [https://doi.org/10.1007/978-3-319-73795-9\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-319-73795-9_8).
- Searcy-Bernal, R., Anguiano-Beltrán, C., Espinoza-Montes, J. A. y Carpizo-Iltuarte, E. (2013). Restocking of abalone populations (*Haliotis* Spp.) in Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 32(1): 189–195.
- Segovia, N.I., González-Wevar, C.A. y Hay, P.A. (2020). Signatures of local adaptation in the spatial genetic structure of the ascidian *Pyura chilensis* along the southeast Pacific coast. *Scientific Reports*, 10: 14098.

- Selkoe, K.A., D'Aloia, C.C., Crandall, E.D., Iacchei, M., Liggins, L., Puritz, J.B., von der Heyden, S., Toonen, R.J. (2016). A decade of seascape genetics: contributions to basic and applied marine connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 635: 1-23.
- Selmoni, O., Rochat, E., Lecellier, G., Berteaux-Lecellier, V. y Joost, S. (2020). Seascape genomics as a new tool to empower coral reef conservation strategies: An example on north-western Pacific *Acropora digitifera*. *Evolutionary Applications*, 13: 1923-1938 (a).
- Selmoni, O., Vajana, E., Guillaume, A., Rochat, E. y Joost, S. (2020). Sampling strategy optimization to increase statistical power in landscape genomics: A simulation-based approach. *Molecular Ecology Resources*, 20: 154-169 (b).
- Sexton, J.P., Hangartner, S.B. y Hoffmann, A.A. (2014). Genetic isolation by environment or distance: which pattern of gene flow is most common?. *Evolution*, 68(1): 1-15.
- Shukla, P.R., Skea, J., Slade, R., Fradera, R., Pathak, M., Khouradajie, A.A., Belkacemi, M., van Diemen, R., Hasija, A., Lisboa, G., Luz, S., Malley, J., McCollum, D., Some, S. y Vyas, P. (2022). IPCC: Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA. doi: 10.1017/9781009157926.
- Sierra-Rodríguez, P., Muciño-Díaz, M., Gutiérrez-González, J.L. y Turrubiates-Morales, J.R. (2006). La pesquería del abulón. In: *Sustentabilidad y pesca responsable en México: Evaluación y Manejo* (eds. Arreguín-Sánchez, F., Belendez-Moreno, L., Mendez Gómez-Humaran, I., Solana-Sansores, R. y Rangel-Dávalos, C.). Instituto Nacional de la Pesca. La Paz, Baja California Sur, México 1-33.
- Slatkin, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236(4803): 787-792.
- Smith, A., Aguilar, J.D., Boch, C., De Leo, G., Hernández-Velasco, A., Houck, S., Martinez, R., Monismith, S., Torre, J., Woodson, C.B. y Micheli, F. (2022). Rapid recovery of depleted abalone in Isla Natividad, Baja California, Mexico. *Ecosphere*, 13: e4002.
- 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: 573-583.
- Stanley, R.R.E., DiBacco, C., Lowen, B., Beiko, R.G., Jeffery, N.W., Van Wyngaarden, M., Bentzen, P., Brickman, D., Benestan, L., Bernatchez, L., Johnson, C., Snelgrove, P.V.R., Wang, Z., Wringe, B.F. y Bradbury, I.R. (2018). A climate-associated multispecies cryptic cline in the northwest Atlantic. *Science Advances*, 4: 1-7.
- Sundqvist, L., Keenan, K., Zackrisson, M., Prodöhl, P. y Kleinhans, D. (2016). Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and Evolution*, 6: 3461-3475. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.2096>
- Supernault, K.J., Demsky, A., Campbell, A., Ming, T.J., Miller, K.M. y Withler, R.E. (2010). Forensic genetic identification of abalone (*Haliotis* spp.) of the northeastern Pacific Ocean. *Conservation Genetics*, 11: 855-865.
- Taniguchi, I.K., Stein, D., Lampson, K. y Rogers-Bennett, L. (2013). Testing translocation as a recovery tool for pink (*Haliotis corrugata*) and green (*Haliotis fulgens*) abalone in southern California. *Journal of Shellfish Research*, 32(1): 209-216.
- Teske, P.R., Sandoval-Castillo, J., Golla, T.R., Emami-Khoyi, A., Tine, M., von der Heyden, S. y Beheregaray, L.B. (2019). Thermal selection as a driver of marine ecological speciation. *Proceedings of the Royal Society B*, 286: 20182023. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.2023>.

- Thomas, L., Underwood, J.N., Adam, A.A.S., Richards, Z.T., Dugal, L., Miller, K.J. y Gilmour, J.P. (2020). Contrasting patterns of genetic connectivity in brooding and spawning corals across a remote atoll system in northwest Australia. *Coral Reefs*, 39: 55–60. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01884-8>
- Titley, M.A., Butchart, S.H.M., Jones, V.R., Whittingham, M.J. y Willis, S.G. (2021) Global inequities and political borders challenge nature conservation under climate change. *PNAS*, 118: e2011204118.
- Tittensor, D.P., Beger, M., Boerder, K., Boyce, D.G., Cavanagh, R.D., Cosandey-Godin, A., Ortuño-Crespo, G., Dunn, D.C., Ghiffary, W., Grant, S.M., Hannah, L., Halpin, P.N., Harfoot, M., Heaslip, S.G., Jeffery, N.W., Kingston, N., Lotze, H.K., McGowan, J., Mcleod, E., Mcowen, C.J., O'leary, B.C., Schiller, L., Stanley, R.R.E., Westhead, M., Wilson, K.L. Y Worm, B. (2019). Integrating climate adaptation and biodiversity conservation in the global ocean. *Science Advances*, 5: eaay9969.
- Treml, E.A., Ford, J.R., Black, K.P. y Swearer, S.E. (2015). Identifying the key biophysical drivers, connectivity outcomes, and metapopulation consequences of larval dispersal in the sea. *Movement Ecology*, 3: 17. doi10.1186/s40462-015-0045-6
- van der Ven, R.M., Flot, J.F., Buitrago-López, C. y Kochzius, M. (2021). Population genetics of the brooding coral *Seriatopora hystrix* reveals patterns of strong genetic differentiation in the Western Indian Ocean. *Journal of Heredity*, 126: 351–365. <https://doi.org/10.1038/s41437-020-00379-5>.
- Vargas-López VG, Vergara-Solana F, Arreguín-Sánchez F (2021) Effect of environmental variability on the individual growth of pink abalone (*Haliotis corrugata*) and green abalone (*Haliotis fulgens*) in the Mexican Pacific. *Regional Studies in Marine Science*, 46: 101877.
- Vaux, F., Bohn, S., Hyde, J.R. y O'Malley, K.G. (2021). Adaptive markers distinguish North and South Pacific *Albacore* amid low population differentiation. *Evolutionary Applications*, 14: 1343-1364.
- Vélez-Arellano, N., Valenzuela-Quiñonez, F., García-Domínguez, F.A., Lluch-Cota, D.B., Gutiérrez-González, J.L. y Martínez-Rincón, R.O. (2020). Long-term analysis on the spawning activity of green (*Haliotis fulgens*) and pink (*Haliotis corrugata*) abalone along the central west coast of Baja California. *Fisheries Research*, 228: 105588.
- Vu, N.T.T., Zenger, K.R., Silva, C.N.S., Guppy, J.L. y Jerry, D.R. (2021). Population Structure, Genetic Connectivity, and Signatures of Local Adaptation of the Giant Black Tiger Shrimp (*Penaeus monodon*) throughout the Indo-Pacific Region. *Genome Biology and Evolution*, 13(10). doi:10.1093/gbe/evab214
- Waples, S.R. (2010). High-grading bias: subtle problems with assessing power of selected subset of loci for population assignment. *Molecular Ecology*, 19: 2599–2601.
- Weir, B.S. y Cockerham, C.C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38: 1358–1370.
- Weng, Z., Yang, Y., Wang, X., Wu, L., Hua, S., Zhang, H. y Meng, Z. (2021). Parentage analysis in giant grouper (*Epinephelus lanceolatus*) using microsatellite and SNP markers from genotyping-by-sequencing data. *Genes*, 12: 1042. <https://doi.org/10.3390/genes12071042>
- White, C., Selkoe, K.A., Watson, J., Siegel, D.A., Zacherl, D.C. y Toonen, R.J. (2010). Ocean currents help explain population genetic structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1688): 1685-1694.

- Whitlock, M.C. y Lotterhos, K.E. (2015). Reliable detection of loci responsible for local adaptation: inference of a null model through trimming the distribution of  $F_{ST}$ . *The American Naturalist*, 186: S24-S36.
- Willing, E.M., Dreyer, C. y van Oosterhout, C. (2012). Estimates of genetic differentiation measured by  $F_{ST}$  do not necessarily require large sample sizes when using many SNP markers. *PLoS ONE*, 7(8): e42649. doi:10.1371/journal.pone.0042649
- Xuereb, A. Benestan, L., Normandeau, É., Daigle, R.M., Curtis, J.M.R., Bernatchez, L. y Fortin, M.J. (2018). Asymmetric oceanographic processes mediate connectivity and population genetic structure, as revealed by RADseq, in a highly dispersive marine invertebrate (*Parastichopus californicus*). *Molecular Ecology*, 27: 2347-2364.
- Yeaman, S. y Whitlock, M.C. (2011). The genetic architecture of adaptation under migration-selection balance. *Evolution*, 65(7): 1897-1911.

## 11. ANEXOS

Anexo A. Secuencias de Adaptadores tipo *Index* (Peterson *et al.*, 2012), en negritas se muestran los utilizados en el presente estudio.

Nombre Identificador	Secuencia
PCR1	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC- TCTTTCCCTACACGACG
<b>PCR2_Idx_1_ATCACG</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATCGTGA- TGTGACTGGAGTTCAGACGTGTGC
<b>PCR2_Idx_2_CGATGT</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATACATC- GGTACTGGAGTTCAGACGTGTGC
<b>PCR2_Idx_3_TTAGGC</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATGCCTAA- GTGACTGGAGTTCAGACGTGTGC
<b>PCR2_Idx_4_TGACCA</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTGGTCA- GTGACTGGAGTTCAGACGTGTGC
<b>PCR2_Idx_5_ACAGTG</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATCACTGTG- TGACTGGAGTTCAGACGTGTGC
<b>PCR2_Idx_6_GCCAAT</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATATTGGCG- TGACTGGAGTTCAGACGTGTGC
<b>PCR2_Idx_7_CAGATC</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATGATCTGGT- GACTGGAGTTCAGACGTGTGC
<b>PCR2_Idx_8_ACTTGA</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTCAAGTGT- GACTGGAGTTCAGACGTGTGC
<b>PCR2_Idx_9_GATCAG</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATCTGATCGT- GACTGGAGTTCAGACGTGTGC
<b>PCR2_Idx_10_TAGCTT</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATAAGCTAGT- GACTGGAGTTCAGACGTGTGC
PCR2_Idx_11_GGCTAC	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATGTAGCCGT- GACTGGAGTTCAGACGTGTGC
<b>PCR2_Idx_12_CTTGTA</b>	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTACAAGGTG- ACTGGAGTTCAGACGTGTGC

Anexo B. Número de lecturas tras *demultiplex* en el componente *process\_radtags.pl* de Stacks.

Categoría	<i>H. fulgens</i>	<i>H. corrugata</i>
Total Seq	2,108,074,272	2,598,530,060
Retenidas	<b>1,813,283,642</b>	<b>1,456,949,043</b>
Barcodes no encontrados	18,888,048	802,624,378
Baja calidad	207,868,637	279,888,587
RAD sitio de corte no encontrado	68,031,889	59,068,052

**Anexo C. Alineamiento al genoma de referencia del abulón azul (*Haliotis fulgens*).**

Flagstats	<i>Haliotis fulgens</i>		<i>Haliotis corrugata</i>	
	Sin Filtrar	Filtrado	Sin Filtrar	Filtrado
Total alineamientos de calidad	1,652,799,369	1,277,832,122	1,284,037,067	595,035,479
Total alineamientos suplementarios	26,104,083	0	99,202,095	0
Total alineamientos mapeados	1,646,591,092	1,277,832,122	1,252,317,160	525,417,307
Total pareados en secuencia	1,626,695,286	1,277,832,122	1,184,834,972	525,417,307
Total pareados apropiadamente	1,514,205,678	1,277,832,122	823,797,614	525,417,307
Total mapeado a sí mismo	1,618,200,039	1,277,832,122	1,137,179,790	525,417,307
Total alineamientos único	2,286,039	0	15,935,275	0
Total mapeados a distintos chr	59,330,550	0	257,172,484	0

**Anexo D. Resumen estadístico del módulo Stacks *ref\_map.pl*.**

<i>ref_map.pl</i>	<i>H. fulgens</i>	<i>H. corrugata</i>
<b>Alineamientos BAM</b>	1,232,450,785	595,035,479
<b>Alineamientos Primarios</b>	1,193,407,577	478,937,712
<b>Soft clipped</b>	39,043,208	116,097,767
<b>Loci</b>	464,889	328,681
<b>Covertura promedio</b>	50.4x	34.7x
<b>Desv. Est.</b>	39.2x	41.5x
<b>Min</b>	4.3x	3x
<b>Max</b>	184.3x	358x

**Anexo E. Comparativo con trabajo previo de abulón azul (*H. fulgens*).**

Módulos y Filtros	Presente Estudio	Mejía-Ruíz <i>et al.</i> , 2020
Método de ensamble	<i>ref_map.pl</i>	<i>denovo_map.pl</i>
<i>Process_radtags</i> : Phred Score	25	10
Total de Secuencias	2,108,074,272	1,420,020,148
BWA Alineamientos	1,277,832,122	NA
Loci detectados	1,602,992	353,332
<i>Populations: p</i>	100%	100%
SNPs	9,117	2,216
<i>Missing Data</i> por loci	10%	NA
<i>Missing Data</i> per ind	17%	10%
Conjunto de loci Neutrales	9,100	2,170
Conjunto de <i>F<sub>ST</sub></i> outliers	17	NA

**Anexo F. Comparativo con trabajo previo de abulón amarillo (*H. corrugata*).**

Módulos y Filtros	Presente Estudio	Mares-Mayagoitia <i>et al.</i> , 2021
Método de ensamble	<i>ref_map.pl</i>	<i>denovo_map.pl</i>
<i>Process_radtags</i> : Phred Score	25	10
Total de Secuencias	2,598,530,060	1,375,139,686
BWA Alineamientos	595,035,479	NA
Loci detectados	328,681	610,512
<i>Populations</i> : <i>p</i>	100%	90%
SNPs	2,242	1,796
<i>Missing Data</i> por loci	15%	30%
<i>Missing Data</i> per ind	18%	30%
Conjunto de loci Neutrales	2,231	1,733
Conjunto de <i>F<sub>ST</sub></i> outliers	9	6

**Anexo G. Selección de variables ambientales (sombreadas en gris) para *H. fulgens*.**

Variable Ambiental	Abreviatura	PC1	PC2
Promedio pH	pH_Mean	-3.0391537	-1.2290236
Min pH	pH_Min	-3.645717	-0.1322334
Max pH	pH_Max	-2.3542351	-0.6382395
Promedio oxígeno disuelto	O2_Mean	-1.8554357	3.8233704
Min oxígeno disuelto	O2_Min	-1.0411996	-1.8360758
Max oxígeno disuelto	O2_Max	-0.9417112	-0.7715757
Promedio temperatura superficial del mar	SST_Mean	-0.0452599	1.310641
Min temperatura superficial del mar	SST_Min	1.17882648	0.4608419
Max temperatura superficial del mar	SST_Max	2.32360042	-2.4218815
Promedio clorofila <i>a</i>	Chla_Mean	2.25879066	0.4239691
Min clorofila <i>a</i>	Chla_Min	3.12750611	1.2724089
Max clorofila <i>a</i>	Chla_Max	4.03398846	-0.262202

**Anexo H. Selección de variables ambientales (sombreadas en gris) para *H. corrugata*.**

Variable Ambiental	Abreviatura	PC1	PC2
Promedio clorofila <i>a</i>	Chla_Mean	-0.1578676	-0.43364079
Min clorofila <i>a</i>	Chla_Min	-0.1578676	-0.43364079
Max clorofila <i>a</i>	Chla_Max	0.1320469	-0.42046873
Promedio oxígeno disuelto	O2_Mean	0.3833731	-0.12542976
Min oxígeno disuelto	O2_Min	0.3668851	-0.01323603
Max oxígeno disuelto	O2_Max	0.3691948	-0.15412283
Promedio pH	pH_Mean	0.2143636	0.42806392
Min pH	pH_Min	0.2524115	0.33033222
Max pH	pH_Max	0.1586198	0.0407003
Promedio temperatura superficial del mar	SST_Mean	-0.3873827	0.13120823
Min temperatura superficial del mar	SST_Min	-0.297603	0.30897449
Max temperatura superficial del mar	SST_Max	-0.3760032	0.02757298

**Anexo I. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables ambientales usadas para el abulón azul (*H. fulgens*). Las correlaciones positivas se muestran sombreadas en azul ( $\geq 0.5$ ) y las negativas en rojo ( $-\geq 0.5$ ).**

	pH_Mean	pH_Min	pH_Max	O2_Mean	O2_Min	O2_Max	SST_Mean	SST_Min	SST_Max	Chla_Mean	Chla_Min	Chla_Max
pH_Mean	1.00	0.87	0.26	0.45	0.65	0.27	-0.39	0.14	-0.46	-0.61	-0.61	-0.28
pH_Min	0.87	1.00	0.45	0.59	0.72	0.41	-0.60	-0.17	-0.73	-0.53	-0.53	-0.25
pH_Max	0.26	0.45	1.00	0.39	0.37	0.46	-0.49	-0.29	-0.56	-0.01	-0.01	0.08
O2_Mean	0.45	0.59	0.39	1.00	0.94	0.95	-0.98	-0.73	-0.74	-0.48	-0.48	0.25
O2_Min	0.65	0.72	0.37	0.94	1.00	0.86	-0.88	-0.48	-0.67	-0.55	-0.55	0.13
O2_Max	0.27	0.41	0.46	0.95	0.86	1.00	-0.95	-0.75	-0.71	-0.38	-0.38	0.24
SST_Mean	-0.39	-0.60	-0.49	-0.98	-0.88	-0.95	1.00	0.80	0.83	0.36	0.36	-0.24
SST_Min	0.14	-0.17	-0.29	-0.73	-0.48	-0.75	0.80	1.00	0.58	0.02	0.02	-0.49
SST_Max	-0.46	-0.73	-0.56	-0.74	-0.67	-0.71	0.83	0.58	1.00	0.35	0.35	0.21
Chla_Mean	-0.61	-0.53	-0.01	-0.48	-0.55	-0.38	0.36	0.02	0.35	1.00	1.00	0.45
Chla_Min	-0.61	-0.53	-0.01	-0.48	-0.55	-0.38	0.36	0.02	0.35	1.00	1.00	0.45
Chla_Max	-0.28	-0.25	0.08	0.25	0.13	0.24	-0.24	-0.49	0.21	0.45	0.45	1.00

**Anexo J. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables ambientales usadas para el abulón amarillo (*H. corrugata*). Las correlaciones positivas se muestran sombreadas en azul ( $\geq 0.5$ ) y las negativas en rojo ( $-\geq 0.5$ ).**

	pH_Mean	pH_Min	pH_Max	O2_Mean	O2_Min	O2_Max	SST_Mean	SST_Min	SST_Max	Chla_Mean	Chla_Min	Chla_Max
pH_Mean	1.00	0.91	0.20	0.30	0.40	0.25	-0.34	0.00	-0.51	-0.76	-0.76	-0.49
pH_Min	0.91	1.00	0.34	0.42	0.43	0.36	-0.49	-0.20	-0.65	-0.54	-0.54	-0.44
pH_Max	0.20	0.34	1.00	0.26	0.23	0.34	-0.35	-0.19	-0.47	-0.08	-0.08	-0.08
O2_Mean	0.30	0.42	0.26	1.00	0.92	0.96	-0.96	-0.83	-0.86	-0.24	-0.24	0.52
O2_Min	0.40	0.43	0.23	0.92	1.00	0.85	-0.87	-0.58	-0.77	-0.47	-0.47	0.47
O2_Max	0.25	0.36	0.34	0.96	0.85	1.00	-0.94	-0.83	-0.85	-0.14	-0.14	0.47
SST_Mean	-0.34	-0.49	-0.35	-0.96	-0.87	-0.94	1.00	0.87	0.93	0.16	0.16	-0.49
SST_Min	0.00	-0.20	-0.19	-0.83	-0.58	-0.83	0.87	1.00	0.74	-0.22	-0.22	-0.61
SST_Max	-0.51	-0.65	-0.47	-0.86	-0.77	-0.85	0.93	0.74	1.00	0.21	0.21	-0.24
Chla_Mean	-0.76	-0.54	-0.08	-0.24	-0.47	-0.14	0.16	-0.22	0.21	1.00	1.00	0.29
Chla_Min	-0.76	-0.54	-0.08	-0.24	-0.47	-0.14	0.16	-0.22	0.21	1.00	1.00	0.29
Chla_Max	-0.49	-0.44	-0.08	0.52	0.47	0.47	-0.49	-0.61	-0.24	0.29	0.29	1.00

**Anexo K. Precisión de asignamiento para los diferentes paneles de SNPs y las dos proporciones de individuos del abulón azul *Haliotis fulgens*.**

Panel	prop.ind	Norte			GI			Sur		
		Promedio	Mediana	DE	Promedio	Mediana	DE	Promedio	Mediana	DE
50	0.70	1.00	1.00	0.00	0.24	0.20	0.20	0.98	1.00	0.03
	0.80	1.00	1.00	0.00	0.31	0.33	0.26	0.98	1.00	0.05
100	0.70	1.00	1.00	0.00	0.16	0.20	0.18	0.97	1.00	0.04
	0.80	1.00	1.00	0.00	0.13	0.00	0.20	0.97	1.00	0.04
200	0.70	1.00	1.00	0.00	0.86	0.80	0.14	1.00	1.00	0.00
	0.80	1.00	1.00	0.00	0.90	1.00	0.19	1.00	1.00	0.00
300	0.70	1.00	1.00	0.00	0.83	0.80	0.18	1.00	1.00	0.00
	0.80	1.00	1.00	0.00	0.89	1.00	0.19	1.00	1.00	0.00
500	0.70	1.00	1.00	0.00	0.87	1.00	0.15	1.00	1.00	0.00
	0.80	1.00	1.00	0.00	0.96	1.00	0.12	0.95	1.00	0.00
800	0.70	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00
	0.80	1.00	1.00	0.00	0.98	1.00	0.07	1.00	1.00	0.00
1000	0.70	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00
	0.80	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00

**Anexo L. Precisión de asignamiento usando 9,117 SNPs para las bases total y mitad de individuos del abulón azul *H. fulgens*.**

Panel	prop.ind	Norte			GI			Sur		
		Promedio	Mediana	DE	Promedio	Mediana	DE	Promedio	Mediana	DE
Total	0.70	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.03
	0.80	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00
Medio	0.70	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00
	0.80	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00

**Anexo M. Precisión de asignamiento para los diferentes paneles de SNPs y las dos proporciones de individuos del abulón amarillo *Haliotis corrugata*.**

panel	prop.ind	Cal			PBC		
		Promedio	Mediana	DE	Promedio	Mediana	DE
50	3	0.58	0.50	0.23	0.90	0.86	0.08
	4	0.64	0.78	0.44	0.85	0.90	0.19
100	3	0.81	0.83	0.20	0.90	1.00	0.16
	4	0.94	1.00	0.13	0.90	0.90	0.12
200	3	0.69	0.83	0.25	0.95	1.00	0.08
	4	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00
300	3	1.00	1.00	0.00	0.90	0.86	0.08
	4	0.89	0.90	0.13	1.00	1.00	0.00
500	3	0.94	1.00	0.10	0.94	1.00	0.10
	4	0.95	1.00	0.10	0.95	1.00	0.10
800	3	0.94	1.00	0.10	0.95	1.00	0.08
	4	1.00	1.00	0.00	0.95	1.00	0.10
1000	3	0.89	1.00	0.19	0.95	1.00	0.08
	4	0.95	1.00	0.10	0.95	1.00	0.10

**Anexo N. Precisión de asignamiento usando 9,117 SNPs para las bases total y mitad de individuos del abulón amarillo *H. corrugata*.**

panel	prop.ind	Cal			PBC		
		Promedio	Mediana	DE	Promedio	Mediana	DE
Total	3	0.97	1.00	0.05	0.99	0.98	0.01
	4	0.97	1.00	0.06	0.99	1.00	0.01
Medio	3	0.94	1.00	0.10	0.95	1.00	0.08
	4	0.94	1.00	0.13	0.95	1.00	0.10