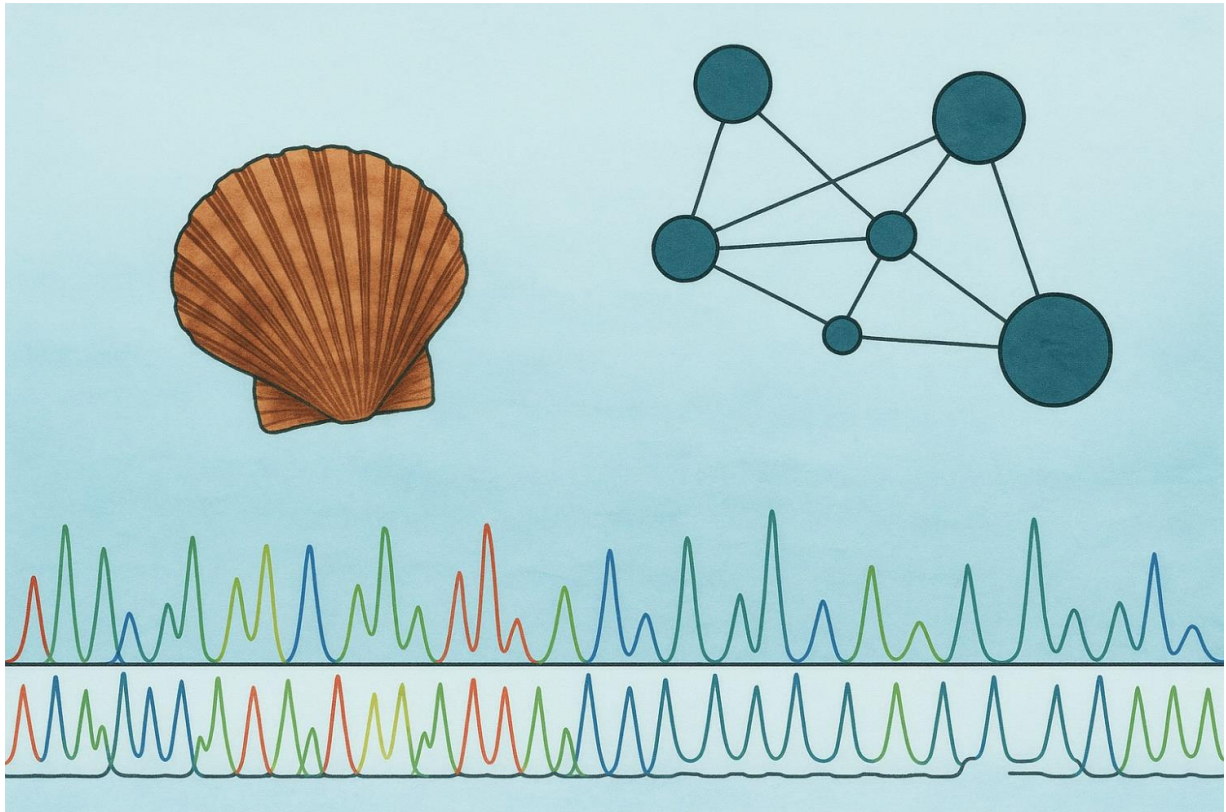


Serie: Informes científico-técnicos del
Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras

Informe Técnico N°43

Vieira patagónica: evaluación de la conectividad espacio-temporal de los
bancos a partir de marcadores genéticos multilocus

Autores: Marcelo J. Kittlein, Ailin Austrich.



Citar como: Kittlein, M. J., Austrich, A. (2024). Vieira patagónica: evaluación de la conectividad espacio-temporal de los bancos a partir de marcadores genéticos multilocus. Informes científico-técnicos del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras N° 43 (UNMdP-CONICET). 9pp. ISSN 2796-9088

Las opiniones expresadas en este producto informativo son las de su(s) autor(es), y no reflejan necesariamente los puntos de vista o políticas del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras. **ISSN 2796-9088**

La “Serie: Informes científico-técnicos del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras” se aloja en el sitio <https://www.iimyc.gob.ar/iimyc/es/informes-tecnicos/>

La utilización, redistribución, traducción y creación de obras derivadas de la presente publicación están autorizadas, a condición de que se cite la fuente original y que las obras que resulten sean publicadas bajo las mismas condiciones de libre acceso. Esta licencia se aplica exclusivamente al texto de la presente publicación. Para utilizar cualquier otro material que aparezca en ella (tal como textos, imágenes, ilustraciones o gráficos), será necesario pedir autorización a la Dirección del IIMyC iimyc@mdp.edu.ar. No está permitido utilizar el logotipo del IIMyC.

Si la obra se traduce, debe añadirse el siguiente descargo de responsabilidad junto a la referencia requerida: “La presente traducción no es obra del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC). El IIMyC no se hace responsable del contenido ni de la exactitud de la traducción. La edición original en el/los idiomas que se publique será el texto autorizado”.

Mar del Plata, agosto 2025

VIEIRA PATAGÓNICA: EVALUACIÓN DE LA CONECTIVIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE LOS BANCOS A PARTIR DE MARCADORES GENÉTICOS MULTILOCUS

Marcelo J. Kittlein¹, Ailin Austrich¹

¹Grupo Ecología y Genética de Poblaciones de Mamíferos. Departamento de Biología. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Consejo Nacional de Investigaciones Científica y Técnicas (CONICET), Mar del Plata, Argentina. [Correspondencia: Marcelo J. Kittlein <kittlein@mdp.edu.ar>]

RESUMEN. Se evaluó la estructura genética de la vieira patagónica *Zygochlamys patagonica*, derivando estimaciones de la conectividad espacial y temporal, a lo largo de su rango de distribución en la plataforma continental argentina mediante el análisis de datos de microsatélites obtenidos en 20 localidades. Se estimaron parámetros de diversidad genética, estructura poblacional y tasas relativas de migración reciente. Los niveles de heterocigosidad fueron moderadamente altos y los valores de F_{ST} en general bajos, lo que indica una diferenciación genética tenue entre localidades. Los análisis de agrupamiento y coordenadas principales revelaron una alta mezcla genética y escasa segregación geográfica, aunque algunas localidades presentaron patrones diferenciados de asignación. La red de migración estimada mostró flujos génicos intensos entre la mayoría de las localidades, con excepción de algunas que evidenciaron escasa conectividad, lo que sugiere posibles áreas con relativo aislamiento. Estos resultados indican una estructura genética poco marcada y una conectividad predominante mediada por dispersión larval. Estos resultados preliminares proporcionan una base de referencia para interpretar los patrones de flujo genético observados en función de la distribución espacial y temporal de variables ambientales clave, como la salinidad, la temperatura y la concentración de clorofila a, y su influencia sobre la conectividad larval y el establecimiento de nuevas cohortes. Esta información puede integrarse en modelos de evaluación y proyección orientados a anticipar los procesos de reclutamiento larval y crecimiento de los individuos en las distintas unidades de manejo utilizadas para la administración de la pesquería.

ABSTRACT. Patagonian scallop: evaluation of the spatio-temporal connectivity of beds using multilocus genetic markers. The genetic structure of the Patagonian scallop *Zygochlamys patagonica* was evaluated by deriving estimates of spatial and temporal connectivity across its distribution range on the Argentine continental shelf, based on microsatellite data collected from 20 localities. Parameters of genetic diversity, population structure, and relative rates of recent migration were estimated. Heterozygosity levels were moderately high and F_{ST} values generally low, indicating weak genetic differentiation among localities. Clustering and principal coordinate analyses revealed a high degree of genetic admixture and limited geographic segregation, although some localities exhibited distinct assignment patterns. The inferred migration network showed strong gene flow among most localities, with a few sites displaying reduced connectivity, suggesting areas of relative isolation. These results indicate a weakly structured genetic pattern and predominantly larval-mediated connectivity. This preliminary evidence provides a reference framework for interpreting patterns of gene flow in relation to the spatial and temporal distribution of key environmental variables such as salinity, temperature, and chlorophyll a concentration, and their influence on larval connectivity and cohort establishment. This information can be incorporated into assessment and projection models aimed at anticipating larval recruitment and individual growth processes across the different management units used in the administration of the fishery.

Palabras clave: Bancos de vieiras, conectividad, genética, marcadores multilocus, microsatélites, vieira Patagónica, *Zygochlamys patagonica*.

Key words: Connectivity, genetics, multilocus markers, microsatellites, Patagonian scallop, scallop beds, *Zygochlamys patagonica*.

INTRODUCCIÓN

En el contexto del manejo de recursos marinos explotados, especialmente aquellos con fases larvales pelágicas, se ha vuelto cada vez más evidente la necesidad de complementar los enfoques tradicionales de biología pesquera con herramientas de la genética poblacional (Palumbi 2003; Ovenden *et al.* 2015). Mientras que los modelos de dinámica de poblaciones ofrecen estimaciones

de abundancia, mortalidad y reclutamiento, el análisis de la estructura genética y de la conectividad entre agregaciones permite identificar patrones subyacentes de intercambio de individuos y aislamiento funcional. Esta información resulta clave para detectar zonas críticas para la renovación poblacional, especialmente aquellas donde las condiciones ambientales —como la circulación oceánica, la temperatura, o la disponibilidad de alimento— pueden limitar el éxito del reclutamiento. Integrar

estos enfoques favorece una comprensión completa del sistema, mejora la identificación de unidades biológicas relevantes para la gestión y permite anticipar la resiliencia diferencial de las poblaciones frente a la presión pesquera o al cambio climático (Cowen y Sponaugle 2009; Palumbi 2003; Ovenden *et al.* 2015; Gagnaire *et al.* 2015; Botsford *et al.* 2009).

El análisis de la conectividad espacio-temporal entre bancos de vieira patagónica (*Zygochlamys patagonica*) resulta relevante para comprender mejor la dinámica poblacional de este recurso bentónico sedentario. Esta especie forma agregaciones discretas —o bancos— a lo largo de la plataforma continental, y los adultos presentan una movilidad muy reducida. Por esta razón, el mantenimiento de las poblaciones locales depende en gran medida de la dispersión de larvas pelágicas, que pueden conectar bancos distantes a través de procesos oceanográficos. Estimar esta conectividad permite evaluar el grado de independencia entre bancos y definir escalas espaciales apropiadas para su manejo.

Estudios previos sobre la estructura genética de *Zygochlamys patagonica* ya habían sido abordados de forma preliminar y comunicados en diversos encuentros científicos, destacándose el desarrollo y aplicación inicial de marcadores moleculares tipo ISSR (Inter Simple Sequence Repeats) para evaluar la variabilidad genética entre bancos a lo largo de su distribución en el Atlántico sudoccidental. Estos estudios demostraron niveles moderados a altos de polimorfismo y sugirieron patrones de diferenciación regional, incluso identificando posibles barreras al flujo génico entre sectores norte y sur de la distribución de la especie (Trucco y Lasta 2006, 2008, 2007, 2009).

Desde el punto de vista pesquero, contar con estimaciones de conectividad entre bancos contribuye a delimitar unidades biológicas operativas y a orientar medidas de manejo espacial. Una conectividad elevada sugiere que los bancos podrían funcionar como una población interconectada, mientras que una conectividad limitada implicaría un mayor grado de aislamiento entre agregaciones. Esta información puede ser útil para el diseño de áreas de veda, la implementación de estrategias de rotación del esfuerzo pesquero y el análisis de la respuesta del recurso ante la explotación (Planes 2000; Galarza *et al.* 2009).

La dispersión larval directa es difícil de observar en ambientes marinos abiertos, por lo que los enfoques genéticos ofrecen herramientas alternativas para inferir el flujo génico entre poblaciones. El análisis de la similitud en las frecuencias alélicas multilocus entre bancos permite detectar patrones de diferenciación genética que, bajo ciertos supuestos, pueden utilizarse para estimar tasas de migración. Estos datos reflejan procesos históricos y actuales de intercambio de individuos, principalmente en la etapa larval (Hedrick 2005; Hellberg 2009).

Los marcadores genéticos, como los microsatélites, proporcionan buena resolución para evaluar la estructura genética de las poblaciones y detectar diferencias sutiles entre bancos. Con esta información, es posible inferir si los eventos de reclutamiento local provienen mayoritariamente de larvas generadas en el mismo banco o si existe un aporte significativo desde otras áreas. Este tipo de análisis también permite identificar bancos que actúan como fuentes de propagación larval o como sumideros dependientes del aporte externo (Selkoe y Toonen 2006; James *et al.* 2002).

Contar con una estimación de las tasas de migración entre bancos puede enriquecer las evaluaciones pesqueras y facilitar el desarrollo de estrategias de manejo más ajustadas a la dinámica del recurso. Incorporar la conectividad genética al análisis del

stock puede ayudar a optimizar la distribución del esfuerzo, proteger zonas clave para el reclutamiento y anticipar respuestas del sistema a cambios en las condiciones ambientales o en la presión extractiva (Lowe *et al.* 2010).

En el caso de otros organismos marinos, como los peces, en ocasiones es posible estimar el grado de conexión entre áreas mediante el marcado de individuos y el posterior registro de recapturas a distintas distancias del punto de liberación. Estos métodos permiten obtener estimaciones directas de movimiento y dispersión. Sin embargo, en organismos como la vieira patagónica, cuya dispersión se limita exclusivamente a la etapa larval, este tipo de estudios no es factible. En estos casos, el análisis de la estructura genética poblacional y la inferencia del flujo génico representan las únicas herramientas disponibles para aproximarse a una estimación del intercambio entre bancos. Así, la genética poblacional se convierte en un proxy relevante para estudiar conectividad cuando no existen métodos observacionales directos (Selkoe *et al.* 2014).

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio y área de muestreo

La vieira patagónica (*Zygochlamys patagonica*) es un bivalvo bentónico de hábitos sedentarios que habita predominantemente sobre sustratos blandos de la plataforma continental argentina, desde latitudes templadas en el norte hasta regiones subantárticas en el sur. Esta especie constituye el recurso objetivo de una pesquería industrial relevante para el país, y su ciclo de vida está caracterizado por una fase larval planctónica con potencial de dispersión, seguida de una etapa adulta sedentaria que se mantiene asociada al fondo marino (Campodónico *et al.* 2019).

Con el objetivo de evaluar la conectividad genética de sus poblaciones a lo largo de su rango de distribución, se realizó una campaña de muestreo durante el año 2010 en la que se recolectaron muestras de individuos adultos en 20 localidades distribuidas latitudinalmente a lo largo de aproximadamente 2 400 km. Las localidades fueron seleccionadas para cubrir tanto zonas de explotación activa como sectores intermedios que podrían funcionar como corredores de conectividad o zonas de transición genética. Cada sitio de muestreo fue identificado con un número progresivo de norte a sur, siguiendo el orden geográfico según su latitud.

En cada una de estas localidades se recolectaron entre 30 y 100 ejemplares, priorizando una cobertura suficiente para representar la variabilidad genética local y asegurar la potencia estadística de los análisis posteriores. Los individuos fueron preservados adecuadamente en condiciones que permitieran la conservación del ADN para su posterior procesamiento en laboratorio. Esta estrategia de muestreo, amplia en cobertura espacial y equilibrada en número de individuos por sitio, fue diseñada para maximizar la capacidad de detección de patrones de diferenciación genética y evaluar la posible existencia de aislamiento por distancia o barreras a la dispersión larval a lo largo de la plataforma continental.

Procesamiento de muestras y genotipificación

Se genotiparon un total de 1351 individuos de vieira patagónica (*Zygochlamys patagonica*) recolectados en 20 localidades distribuidas a lo largo del rango geográfico completo de la especie sobre la plataforma continental argentina. Estas muestras abarcaron desde los bancos más septentrionales hasta los más australes explotados por la pesquería (Fig.1). El trabajo de laboratorio,

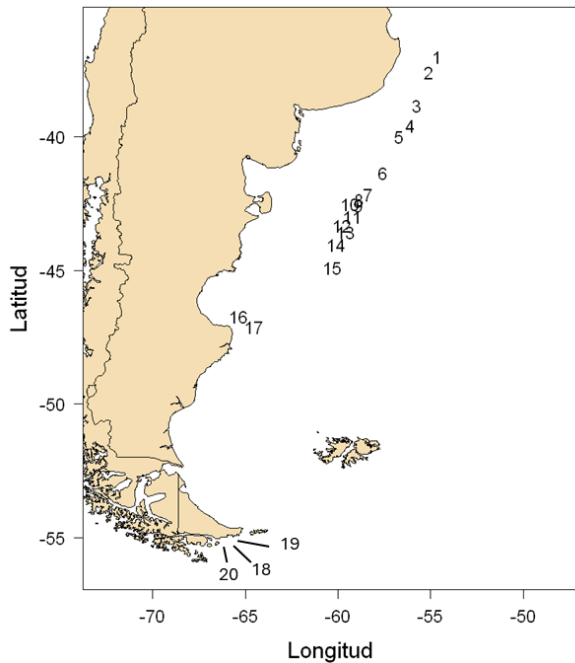


Fig. 1. Ubicación geográfica de los 20 sitios de muestreo utilizados para evaluar la conectividad genética de la vieira patagónica (*Zygochlamys patagonica*) a lo largo del talud continental argentino. Los sitios están numerados de norte a sur y se distribuyen a lo largo de más de 2.000 km de la plataforma continental, cubriendo el rango latitudinal completo de la especie en el Mar Argentino. Esta disposición espacial fue utilizada para estimar distancias geográficas entre pares de localidades y evaluar su relación con la diferenciación genética mediante valores pareados de F_{ST} .

Tabla 1

Coordenadas geográficas, número de individuos genotipados (N), heterocigosidad observada (H_o), heterocigosidad esperada (H_e), número promedio de alelos por locus (Na), número de alelos únicos (Nu) y F_{ST} locales de cada localidad de muestreo de *Zygochlamys patagonica*.

| Pop | Lat | Long | N | H_o | H_e | Na | Nu | F_{ST} |
|-----|--------|--------|-----|-------|-------|------|----|----------|
| 1 | -37.00 | -54.67 | 59 | 0.40 | 0.58 | 7.67 | 9 | 0.0064 |
| 2 | -37.58 | -55.08 | 48 | 0.40 | 0.54 | 6.66 | 8 | 0.0010 |
| 3 | -38.83 | -55.74 | 87 | 0.46 | 0.57 | 7.83 | 16 | 0.0028 |
| 4 | -39.58 | -56.10 | 63 | 0.39 | 0.57 | 7.14 | 3 | 0.0070 |
| 5 | -40.00 | -56.67 | 61 | 0.39 | 0.55 | 6.82 | 5 | 0.0064 |
| 6 | -41.37 | -57.57 | 61 | 0.44 | 0.56 | 7.22 | 5 | 0.0016 |
| 7 | -42.16 | -58.37 | 54 | 0.39 | 0.57 | 7.50 | 1 | 0.0060 |
| 8 | -42.36 | -58.86 | 67 | 0.38 | 0.55 | 6.80 | 5 | 0.0132 |
| 9 | -42.57 | -58.88 | 55 | 0.43 | 0.58 | 7.15 | 5 | 0.0076 |
| 10 | -42.53 | -59.34 | 64 | 0.41 | 0.52 | 6.62 | 9 | 0.0272 |
| 11 | -42.99 | -59.23 | 90 | 0.46 | 0.60 | 8.24 | 18 | 0.0032 |
| 12 | -43.32 | -59.82 | 76 | 0.42 | 0.57 | 7.69 | 13 | 0.0076 |
| 13 | -43.59 | -59.60 | 76 | 0.40 | 0.55 | 7.28 | 7 | 0.0047 |
| 14 | -44.05 | -60.13 | 74 | 0.46 | 0.59 | 7.58 | 14 | 0.0036 |
| 15 | -44.92 | -60.34 | 83 | 0.43 | 0.57 | 7.56 | 14 | 0.0062 |
| 16 | -46.73 | -65.40 | 39 | 0.51 | 0.58 | 8.34 | 12 | 0.0155 |
| 17 | -47.13 | -64.57 | 86 | 0.49 | 0.57 | 7.81 | 9 | 0.0047 |
| 18 | -55.07 | -66.00 | 78 | 0.41 | 0.55 | 7.28 | 14 | 0.0061 |
| 19 | -55.06 | -65.79 | 100 | 0.47 | 0.57 | 7.14 | 10 | 0.0037 |
| 20 | -55.16 | -66.09 | 30 | 0.50 | 0.56 | 7.50 | 26 | 0.0424 |

incluyendo la extracción de ADN, amplificación por PCR y el genotipado de los microsatélites, fue realizado en el laboratorio del Dr. Daniel Ruzzante, en la Universidad de Dalhousie (Canadá), siguiendo protocolos estandarizados para el procesamiento de marcadores genéticos en organismos marinos.

El conjunto de datos utilizado en este estudio corresponde a una nueva generación de información genética basada en 14 loci de microsatélites seleccionados por su calidad de amplificación, nivel de polimorfismo y cobertura entre muestras. La selección de estos loci se basó en estudios preliminares que exploraron la variabilidad genética de la especie, los cuales permitieron identificar un conjunto robusto de marcadores con capacidad para evaluar adecuadamente la conectividad poblacional a escalas espaciales amplias.

Si bien se dispone de información previa sobre la caracterización de algunos de estos loci y sus perfiles de variación alélica en subconjuntos de poblaciones, dichos datos no fueron incluidos en los análisis presentados aquí. Esto se debe a que el presente conjunto de datos, más extenso y homogéneo, ofrece una resolución superior y resulta más compatible con los métodos de evaluación genética implementados en los paquetes de software actuales. Por ello, se priorizó el uso exclusivo del nuevo conjunto genotípico para asegurar una mayor coherencia y potencia en los análisis de diversidad, estructura y migración poblacional.

Diversidad genética intra-poblacional

La diversidad genética dentro de cada localidad fue evaluada mediante el número promedio de alelos por locus, las heterocigosidades observada (H_o) y esperada (H_e). Estas estimaciones se realizaron en R utilizando funciones del paquete **hierfstat** (Goudet 2005), como **basic.stats()** para obtener resúmenes poblacionales por locus y **allelic.richness()** para calcular la riqueza alélica estandarizada. Complementariamente, el paquete **adegenet** (Jombart 2008), fue empleado para derivar estadísticas adicionales de diversidad a partir de objetos de clase **genind**, mientras que **summary()** y **Hs()** ofrecieron valores de heterocigosidad por población y por locus (Tabla 1).

La detección de desequilibrio de ligamiento entre pares de loci y las desviaciones del equilibrio de Hardy–Weinberg se evaluaron mediante pruebas exactas utilizando funciones del paquete **pegas** (Paradis 2010). En particular, se utilizó **hw.test()** para contrastar la distribución esperada de genotipos bajo equilibrio de Hardy–Weinberg, y **LD()** para examinar la asociación entre loci. Para minimizar la probabilidad de errores tipo I en pruebas múltiples, se aplicó una corrección por tasa de falsos descubrimientos (FDR) a los valores de significancia. La manipulación y limpieza de los datos genéticos, así como la verificación de formatos compatibles, fueron gestionadas mediante funciones auxiliares del paquete **poppr**, especialmente útiles para trabajar con estructuras genéticas complejas y subconjuntos de datos. La presencia de alelos nulos se evaluó utilizando la función **null.all()** del paquete **PopGenReport** (Adamack y Gruber 2014).

Diferenciación genética y aislamiento por distancia

La diferenciación genética entre pares de poblaciones fue cuantificada mediante el índice F_{ST} de Weir y Cockerham (1984), calculado con la función **pairwise.WCfst()** del paquete **hierfstat**, que proporciona estimaciones robustas basadas en varianzas inter e intra-poblacionales. Para validar los resultados y facilitar su

integración gráfica, se utilizaron objetos derivados de **adegenet** y **poppr**, permitiendo la conversión eficiente de estructuras y la preparación de matrices de distancia genética entre poblaciones.

Los valores de F_{ST} obtenidos fueron utilizados para explorar patrones de aislamiento por distancia. Se calcularon las distancias geográficas entre pares de localidades a partir de sus coordenadas y se correlacionaron con los valores de diferenciación genética mediante una prueba de Mantel. Esta prueba se implementó con la función **mantel()** del paquete **vegan** (Dixon 2003), utilizando 9 999 permutaciones para evaluar la significancia del patrón de correlación espacial.

Además, se generó una matriz triangular de valores F_{ST} representada como un mapa de calor, utilizando funciones del paquete **ggplot2** junto con **reshape2** para reorganizar los datos y facilitar su visualización. Esta representación gráfica permitió identificar comparaciones altamente diferenciadas, destacando las localidades 8, 10 y 20 como aquellas con mayores niveles de divergencia genética respecto del resto.

Estructura poblacional

Se evaluó la estructura genética entre localidades mediante un análisis de coordenadas principales (PCoA), construido a partir de la distancia genética de Nei. Esta técnica permite representar la variación genética multivariada en un espacio de menor dimensión, facilitando la visualización de patrones de agrupamiento o dispersión entre unidades de muestreo. El análisis se realizó utilizando matrices de distancias genéticas calculadas entre poblaciones, y las dos primeras coordenadas principales fueron graficadas para explorar la separación relativa entre localidades.

Se utilizó STRUCTURE v2.3.4 bajo un modelo de mezcla (*admixture*) con frecuencias alélicas correlacionadas (Pritchard *et al.* 2000). Para valores de k entre 2 y 20 se realizaron 5 réplicas independientes, cada una con un burn-in de 1000 000 iteraciones y una corrida MCMC de 500 000 iteraciones. Los resultados se procesaron con el paquete **coda**. El número óptimo de grupos se estimó mediante el criterio Δk de Evanno *et al.* (2005) (Fig. 6). La asignación individual para $k = 2, 4, 8, 12, 16$ y 20 se representó gráficamente (Fig. 5), evidenciando una estructura genética débil y mezcla generalizada entre localidades, con ciertos patrones diferenciales en los sitios 8, 10 y, especialmente, 20.

Red de migración relativa

Se utilizó la función **divMigrate()** del paquete **diversity** en R (Keenan *et al.* 2013), para estimar tasas de migración relativa entre poblaciones, basada en diferencias de frecuencias alélicas (Nm_{Gst}). La red se generó con 10 000 bootstraps, representando la dirección y magnitud relativa del flujo génico (Fig. 7). Las localidades 10 y 20 se destacaron por su baja conectividad entrante y saliente, sugiriendo aislamiento relativo.

RESULTADOS

La relación entre la distancia geográfica y la diferenciación genética entre pares de localidades fue evaluada mediante un análisis de aislamiento por distancia (IBD). Para ello, se estimaron los valores pareados de F_{ST} entre todas las combinaciones posibles de los 20 sitios de muestreo, y se compararon con las distancias geográficas lineales (en kilómetros) entre dichos sitios (Fig. 2).

Los resultados muestran una tendencia positiva leve, en la cual los valores de F_{ST} tienden a incrementarse con la distancia geográfica. Esta relación se representa mediante una línea de

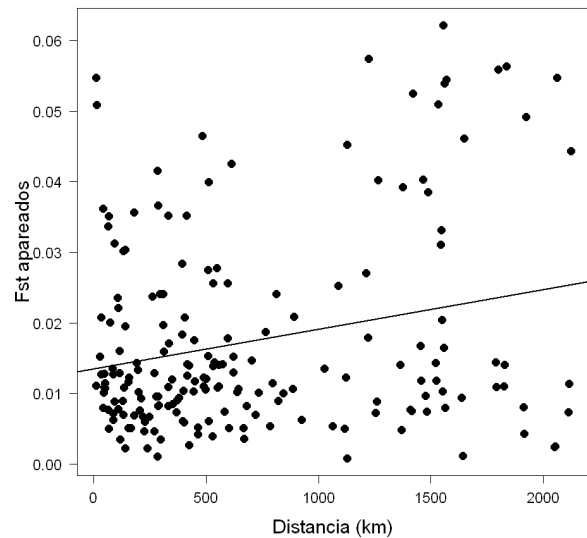


Fig. 2. Relación entre la distancia geográfica (en km) y los valores de diferenciación genética (F_{ST}) pareados entre 20 sitios de muestreo distribuidos a lo largo del rango de distribución de la vieira patagónica (*Zygochlamys patagonica*). Cada punto representa una comparación entre un par de localidades. La línea negra indica la relación lineal ajustada, que muestra un patrón donde la diferenciación genética aumenta ligeramente con la distancia geográfica; aunque no significativamente (test de Mantel Mantel, $r = 0.21$, $P = 0.13$).

regresión lineal ajustada, que sugiere un patrón de diferenciación genética creciente a medida que aumenta la distancia entre localidades. Sin embargo, dicha tendencia no resultó estadísticamente significativa, de acuerdo con el test de Mantel (coeficiente de correlación $r = 0.21$; $P = 0.13$). En conjunto, estos resultados indican que no se observa un patrón fuerte de aislamiento por distancia a lo largo del rango geográfico muestreado. La baja magnitud de diferenciación genética entre sitios distantes y la alta proporción de comparaciones con valores bajos de F_{ST} sugieren un alto grado de conectividad genética, posiblemente asociado a la dispersión larval de la especie y a la continuidad ambiental del hábitat a lo largo de la plataforma continental patagónica.

Para visualizar la distribución de las diferencias genéticas entre individuos y explorar posibles agrupamientos espaciales en función de la variación genética multilocus, se llevó a cabo un análisis de coordenadas principales (PCoA) basado en distancias genéticas de Nei. Esta aproximación multivariada permite representar en un espacio de menor dimensión la similitud genética entre individuos, facilitando la interpretación de patrones de diferenciación o mezcla entre localidades.

El análisis de los valores de F_{ST} pareados entre localidades también se representó gráficamente mediante un mapa de calor (Fig. 3), lo que permitió identificar de forma visual los patrones de diferenciación genética entre sitios específicos. En este gráfico, cada celda representa un valor de F_{ST} entre un par de localidades, codificado por una escala de colores que va del blanco al rojo: los tonos más cálidos (naranja a rojo) indican mayor diferenciación genética, mientras que los tonos más fríos (blanco a amarillo) reflejan menor diferenciación.

El patrón general es consistente con una diferenciación genética baja a moderada entre la mayoría de los sitios de

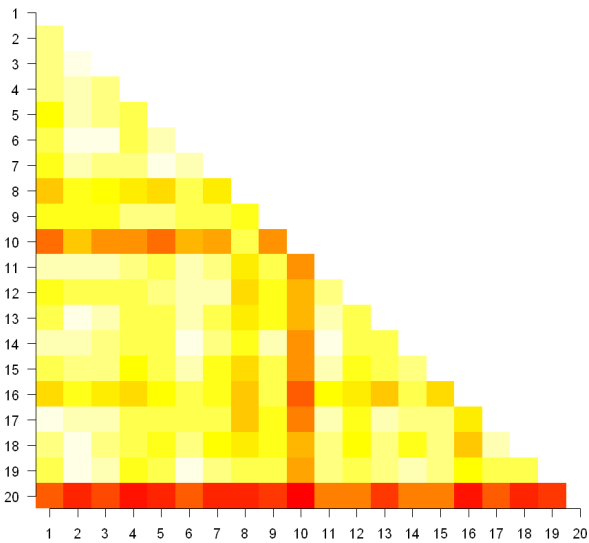


Fig. 3. Mapa de calor de los valores de F_{ST} pareados entre las 20 localidades de muestreo de *Zygochlamys patagonica*. Los valores representan la diferenciación genética entre pares de sitios, calculada a partir de marcadores multilocus. Los tonos más cálidos (naranja a rojo) indican mayor diferenciación genética, mientras que los tonos más fríos (blanco a amarillo) indican menor diferenciación. Se observa una mayor diferenciación genética asociada a las localidades 8, 10 y, en particular, la localidad 20, que presenta valores elevados de F_{ST} en la mayoría de sus comparaciones, lo que sugiere un aislamiento relativo respecto del resto de los sitios muestreados.

muestreo, con predominancia de tonos claros en la matriz. No obstante, se destacan ciertos bloques más intensamente coloreados, que indican comparaciones entre localidades con mayor divergencia genética. En particular, las localidades 8, 10 y, especialmente, 20 muestran valores elevados de F_{ST} en la mayoría de sus comparaciones bilaterales, lo cual sugiere una menor conectividad genética o una posición más periférica dentro del sistema poblacional.

Este patrón visual refuerza las observaciones realizadas en el análisis de aislamiento por distancia, donde, si bien no se detectó una relación estadísticamente significativa entre la distancia geográfica y la diferenciación genética, se evidenció cierta heterogeneidad estructural que podría estar influenciada por factores locales. En particular, la localidad 20 destaca como una unidad relativamente aislada, tanto por su posición diferenciada en el análisis de STRUCTURE como por sus valores consistentemente elevados de F_{ST} respecto al resto de los sitios muestreados.

El PCoA reveló una diferenciación genética moderada entre ciertos sitios, mientras que otros mostraron una superposición considerable en el espacio multivariado, lo que sugiere una estructura poco definida. En particular, las localidades 8, 10 y 20 tendieron a ocupar posiciones más diferenciadas en el espacio de coordenadas, coincidiendo con observaciones preliminares basadas en otras métricas de diferenciación Fig. 4.

El análisis de estructura genética llevado a cabo mediante el programa STRUCTURE no evidenció una partición clara de las poblaciones en grupos genéticos bien definidos. Las asignaciones individuales a los diferentes clústeres genéticos, representadas para valores de $k=2, 4, 8, 12, 16$ y 20 , muestran una mezcla generalizada de ancestrías entre las localidades (Fig. 5). Para valores bajos de k , la mayoría de los individuos presentan proporciones

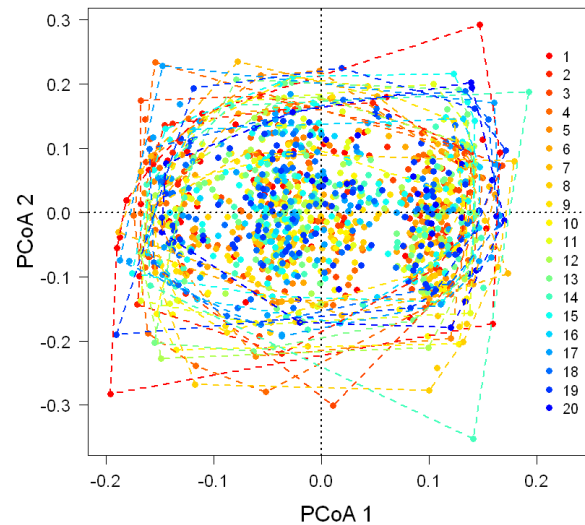


Fig. 4. Análisis de coordenadas principales (PCoA) de genotipos de microsatélites. Cada punto representa un individuo, codificado por color según su localidad de origen (1 a 20, colores cálidos y fríos para las sitios al norte y al sur, respectivamente, de la distribución geográfica de las muestras). Las coordenadas principales 1 y 2 explican la mayor proporción de variabilidad genética total. La dispersión de los individuos en el espacio bidimensional indica la estructura genética entre localidades. Se observa un alto solapamiento entre grupos, lo que sugiere una baja diferenciación genética entre localidades. Las líneas punteadas con los respectivos colores representan el polígono convexo que contiene los puntos de cada localidad.

similares de coancestría, sin que se distingan agrupamientos consistentes entre sitios de muestreo.

A medida que se incrementa el número de clústeres hipotéticos (k), el patrón de mezcla persiste, y no se observan estructuras abruptas que indiquen diferenciación genética fuerte entre localidades. Esto sugiere que el conjunto de poblaciones analizado presenta una alta conectividad genética o bien que la resolución de los datos no permite detectar agrupamientos significativos. Sin embargo, para valores relativamente altos de k (especialmente $k=16$ y $k=20$), comienza a apreciarse una leve diferenciación en algunas localidades específicas. En particular, el sitio 20 muestra una asignación diferencial más marcada respecto del resto de las poblaciones, lo que podría reflejar cierta singularidad genética o un grado menor de conectividad. También se observan patrones menos consistentes de diferenciación en los sitios 8 y 10, aunque con menor intensidad. En conjunto, los resultados sugieren una estructura genética débil en la mayoría del área muestreada, compatible con una mezcla genética extensa, con indicios de diferenciación leve y localizada que podrían justificarse por procesos históricos, geográficos o ecológicos particulares.

La evaluación del número óptimo de clústeres genéticos mediante el método de Evanno tampoco arrojó evidencia concluyente de una estructura genética bien definida. Si bien se observan ciertos picos en los valores de Δk para distintos valores de k (por ejemplo, en $k = 6$ y $k = 10$), la presencia de múltiples máximos alternativos, sin un pico dominante y consistente, sugiere que no existe un número claramente óptimo de agrupamientos genéticos para describir la variación obser-

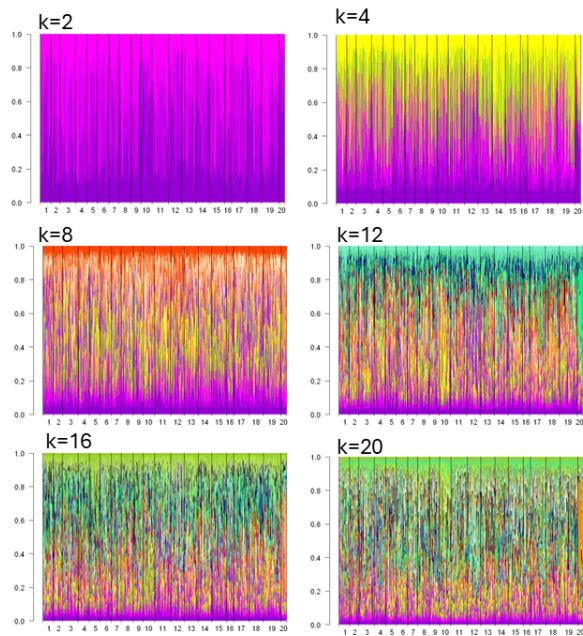


Fig. 5. Asignación individual a clústeres genéticos para diferentes valores putativos de k (2, 4, 8, 12, 16 y 20), según el análisis de estructura poblacional realizado con el programa STRUCTURE. Cada barra vertical representa un individuo y los colores indican la proporción de coancestría asignada a cada clúster. Las agrupaciones se presentan por localidad de muestreo (1 a 20). En general, se observa una alta mezcla genética entre localidades, sin una estructura clara o consistente entre los valores de k , lo que sugiere una diferenciación genética tenue. No obstante, las localidades 8, 10 y especialmente la 20 muestran ciertos patrones diferenciados de asignación, que podrían reflejar una cierta singularidad genética o menor conectividad con el resto de las poblaciones.

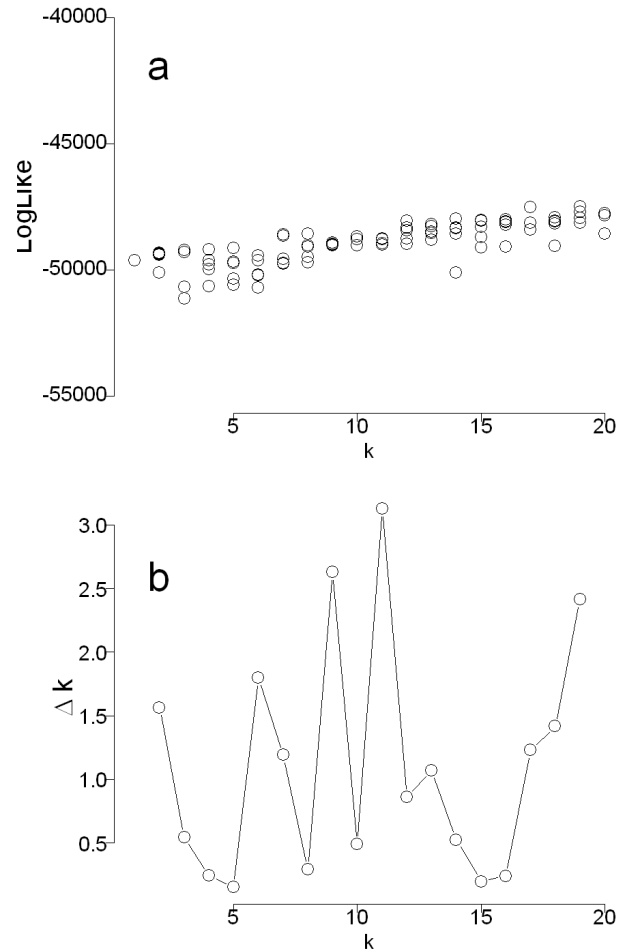


Fig. 6. Resultados del método de Evanno para determinar el número óptimo de unidades poblacionales (k) en *Zygochlamys patagonica* a partir de datos multilocus analizados con el programa STRUCTURE. a) Valores de verosimilitud logarítmica (LogLike) para diferentes valores de K (de 2 a 20), donde cada punto representa una replicación independiente. b) Valores de Δk según el criterio de Evanno, calculados a partir de la variabilidad de la verosimilitud entre replicaciones sucesivas. Aunque se observan algunos picos en Δk , no se identifica un valor de k claramente óptimo, lo que sugiere una estructura genética poco marcada o continua a lo largo de la distribución de la especie.

vada. Esta variabilidad en los picos de Δk es indicativa de una estructura genética difusa, probablemente reflejo de una mezcla continua entre localidades o de una diferenciación demasiado débil para ser captada de forma robusta por el modelo. En conjunto con los patrones de asignación individual obtenidos en STRUCTURE, los resultados del método de Evanno refuerzan la interpretación de una conectividad genética elevada y la ausencia de fronteras poblacionales claramente definidas a lo largo del rango geográfico muestreado.

La red de migración relativa entre las 20 localidades de muestreo, estimada con la función `divMigrate()` del paquete `diveRsity`, permite visualizar la conectividad genética en términos de flujo génico entre pares de poblaciones, basado en diferencias de frecuencias alélicas. En esta representación, cada nodo corresponde a una localidad, y el color de los círculos refleja su posición latitudinal, con tonos más cálidos hacia el norte y tonos más fríos hacia el sur. Las flechas indican la dirección y

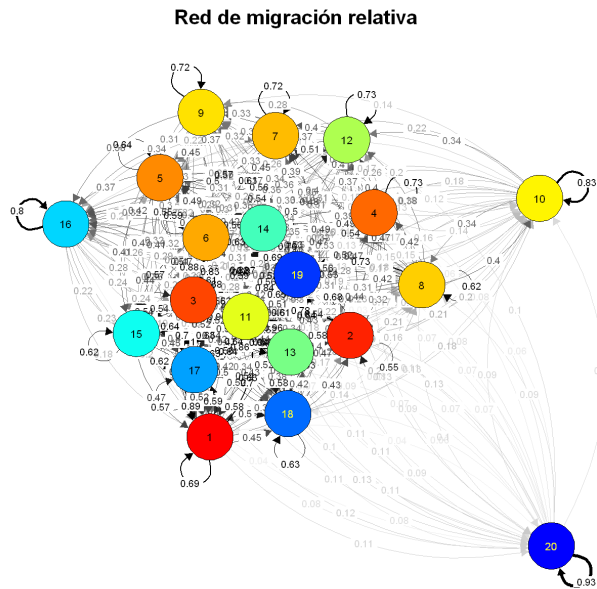


Fig. 7. Red de migración relativa entre las 20 localidades de muestreo de *Zygochlamys patagonica*, estimada mediante la función `divMigrate()` del paquete `diveRsity` en R. Cada nodo representa una localidad, y el color de los círculos reflejan la latitud con colores cálidos para las localidades al norte y tonos fríos para las localidades al sur. Las flechas indican la dirección y magnitud relativa del flujo génico, basado en diferencias de frecuencia alélica, con valores más altos indicados por flechas más gruesas. Se observa una red densa de migración entre la mayoría de las localidades, aunque destacan las localidades 10 y especialmente la 20, que muestran una baja conectividad entrante y saliente, lo que sugiere un aislamiento relativo dentro del sistema.

magnitud relativa del flujo génico, donde flechas más gruesas representan flujos relativamente más intensos.

La figura evidencia una red densa de conectividad genética entre la mayoría de las localidades, lo que sugiere un sistema metapoblacional con intercambio genético frecuente y probablemente mediado por la dispersión larval. Este patrón es coherente con la estructura genética generalizada y débil detectada mediante STRUCTURE y el análisis de F_{ST} .

Sin embargo, también se destacan ciertas localidades con patrones atípicos de conectividad. En particular, la localidad 20 muestra una conectividad extremadamente baja, tanto entrante como saliente, con escasos vínculos migratorios y flujos de baja magnitud. Esta situación refuerza la evidencia de su aislamiento relativo dentro del sistema, ya observado en los análisis de STRUCTURE, F_{ST} y PCoA. Asimismo, la localidad 10 presenta una conectividad reducida respecto al resto, aunque en menor medida que la localidad 20.

En conjunto, los resultados obtenidos mediante `divMigrate` apoyan la interpretación de que, si bien existe una conectividad genética extensa a lo largo del rango de distribución de *Zygochlamys patagonica*, algunas localidades periféricas presentan signos consistentes de diferenciación genética y aislamiento, posiblemente debido a barreras oceanográficas, condiciones ambientales particulares o efectos históricos de colonización.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio revelan una estructura genética generalizada débil en *Zygochlamys patagonica* a lo largo de su rango de distribución en la plataforma continental

argentina. Este patrón es consistente con una alta conectividad genética entre bancos, presumiblemente mediada por la dispersión larval, ya que los adultos de esta especie son prácticamente sésiles y la conectividad directa entre agregaciones depende casi exclusivamente del transporte pasivo de larvas por corrientes oceánicas.

Los análisis presentados en este estudio constituyen una primera aproximación al estudio de la conectividad genética espacial en *Zygochlamys patagonica*, y deben interpretarse como parte de un proceso en curso orientado al desarrollo de herramientas más refinadas para la evaluación de la estructura poblacional. Si bien el enfoque multilocus basado en microsatélites ha permitido detectar patrones relevantes de diversidad y flujo génico, se reconoce que se trata de un análisis preliminar, sujeto a expansión y profundización. En etapas futuras, se prevé incorporar metodologías de mayor resolución, como paneles SNP o enfoques genómicos, así como avanzar hacia una integración explícita de datos ambientales y oceanográficos. Esta línea de trabajo busca no solo describir patrones de diferenciación genética, sino también entender los procesos ecológicos y físicos que los generan, con el objetivo de mejorar la capacidad de diagnóstico y proyección en el contexto de la gestión pesquera.

Los valores de F_{ST} fueron en general bajos, tanto a nivel global como entre pares de localidades, lo que indica diferenciación genética tenue. Este hallazgo se ve reforzado por el alto solapamiento en los análisis de coordenadas principales (PCoA), donde no se observaron agrupamientos geográficos claros, aunque sí se identificaron ciertos sitios con una dispersión más limitada y posiciones diferenciadas en el espacio multivariado (localidades 8, 10 y especialmente 20). Estas diferencias locales pueden reflejar una reducción en la conectividad larval, procesos de deriva genética o una historia demográfica distinta.

Los análisis de STRUCTURE también apoyan la existencia de una estructura genética poco marcada. La asignación individual mostró patrones de mezcla generalizada, con ausencia de clústeres bien definidos incluso a valores altos de k . La evaluación mediante el método de Evanno no permitió identificar un valor óptimo claro de agrupamientos, lo que sugiere que el modelo no capta divisiones poblacionales consistentes. La aparición de varios picos secundarios en los valores de Δk refuerza esta interpretación de una estructura difusa o continua, donde los límites poblacionales son graduales o poco detectables con la resolución disponible.

La falta de una relación estadísticamente significativa entre la distancia geográfica y la diferenciación genética (test de Mantel, $r = 0.21$, $P = 0.13$) indica que no se presenta un patrón fuerte de aislamiento por distancia (IBD). Esta ausencia de correlación puede explicarse por la existencia de una red larval ampliamente interconectada, en la cual el transporte larvario compensa las distancias geográficas entre bancos. No obstante, el mapa de calor de F_{ST} pareados permitió visualizar que algunas localidades muestran comparaciones consistentemente más diferenciadas, lo que indica cierta heterogeneidad espacial en la conectividad genética.

Los análisis de migración reciente realizados mediante `divMigrate()` complementan esta interpretación. La red de migración evidencia una estructura de conectividad densa, con múltiples flujos de alta magnitud entre localidades, lo que refuerza la existencia de una metapoblación con intercambio larval generalizado. Sin embargo, también se identificaron nodos con conectividad reducida, en particular la localidad 20, que presenta flujos débiles tanto entrantes como salientes, sugiriendo un aislamiento

relativo. La localidad 10 también mostró un patrón atenuado de conectividad, lo cual podría estar asociado a características oceanográficas locales, a una menor producción larval o a una baja eficiencia en la retención/reclutamiento.

Estas observaciones permiten postular la existencia de ciertos focos periféricos de diferenciación genética dentro de un sistema mayoritariamente continuo. Dichas zonas podrían representar unidades parcialmente independientes desde el punto de vista genético, lo que tiene implicancias relevantes para el manejo pesquero. En particular, bancos con baja conectividad podrían ser más vulnerables a la sobreexplotación si dependen principalmente del reclutamiento local. Por otro lado, bancos altamente conectados podrían funcionar como fuentes larvales clave para el sostenimiento del recurso en áreas adyacentes.

En este contexto, los resultados obtenidos proporcionan una línea de base robusta para incorporar consideraciones de conectividad genética en los modelos de evaluación pesquera y en la planificación espacial del esfuerzo de explotación. Además, estos patrones pueden integrarse con datos oceanográficos y ambientales (como temperatura, salinidad y productividad primaria) para anticipar eventos de reclutamiento o fallas de conectividad en escenarios de cambio ambiental.

Finalmente, se destaca que los análisis presentados aquí constituyen una aproximación indirecta a la conectividad poblacional, válida especialmente en organismos con dispersión exclusivamente larval como *Z. patagonica*. Si bien los niveles de diferenciación observados son bajos, el enfoque multilocus basado en microsatélites permitió detectar matices locales relevantes y resalta el valor de los estudios genéticos para comprender la dinámica espacio-temporal de recursos bentónicos de interés pesquero.

Para avanzar en la interpretación de los patrones de conectividad genética detectados, resulta fundamental incorporar un enfoque de genética del paisaje marino, que permita evaluar cómo los factores ambientales y oceanográficos influyen en la estructuración espacial de las poblaciones. La dispersión larval en especies como *Zygochlamys patagonica* no ocurre en un medio homogéneo, sino que está modulada por gradientes físicos, químicos y biológicos que pueden actuar como facilitadores o barreras al flujo génico. La presencia de localidades como la 20, que muestra un aislamiento relativo en múltiples análisis, sugiere que existen factores ambientales o hidrodinámicos específicos que restringen el intercambio larval con otras regiones.

En este sentido, el uso de capas ambientales continuas que describan la variación espacial de parámetros como la temperatura superficial del mar (SST), la salinidad superficial (SSS) y la concentración de clorofila-a (Chl-a) permitiría modelar el paisaje marino desde la perspectiva de la permeabilidad ambiental para la dispersión larval. Estas variables, integradas en modelos de resistencia o de superficie de fricción, pueden utilizarse para generar matrices de distancia ecológica que se comparen con matrices genéticas mediante técnicas como regresión sobre distancia o análisis de varianza parcial (pbdRDA). Esto permitiría cuantificar en qué medida el ambiente contribuye a explicar la diferenciación genética observada entre bancos (Balkenhol *et al.* 2016; Riginos *et al.* 2016; Selkoe *et al.* 2016; Galand *et al.* 2018; Thomas *et al.* 2020).

Asimismo, la incorporación de vectores de conectividad derivados de modelos de circulación oceánica, especialmente aquellos que simulan trayectorias larvales bajo diferentes escenarios hidrodinámicos, representa una herramienta clave para estimar conectividad funcional. Estos modelos permiten generar

matrices de probabilidad de conexión entre sitios que reflejan la dirección y magnitud del transporte larval potencial. Al integrar los con datos genéticos, se puede evaluar si las rutas de dispersión simuladas concuerdan con los patrones empíricos de flujo génico, lo que ofrece una validación mutua entre enfoques. En conjunto, la genética del paisaje aplicada al medio marino ofrece un marco poderoso para interpretar los hallazgos genéticos en función de procesos ecológicos y oceanográficos subyacentes, y para informar estrategias de manejo espacialmente explícitas que consideren no solo la posición geográfica de los bancos, sino también la estructura del entorno marino que los conecta o los aísla (Cowen *et al.* 2006; Trembl *et al.* 2008; Faurby y Barber 2012; Rodríguez-Ezpeleta *et al.* 2017).

REFERENCIAS

- Adamack, A. T. y Gruber, B. (2014). Popgenreport: simplifying basic population genetic analyses in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(4):384–387.
- Balkenhol, N., Cushman, S. A., Storfer, A., y Waits, L. P. (2016). *Landscape Genetics: Concepts, Methods, Applications*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Botsford, L. W., White, J., Coffroth, M., Paris, C., Planes, S., Shearer, T., y Thorrold, S. (2009). Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas: matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs*, 28(2):327–337.
- Campodónico, S., Escolar, M., García, J., y Aubone, A. (2019). Historical overview and current status of the patagonian scallop *Zygochlamys patagonica* (king 1832) fishery in argentina. biology, stock assessment and management. *Marine and Fishery Science (MAFIS)*, 32(2):125–148.
- Cowen, R. K., Paris, C. B., y Srinivasan, A. (2006). Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311(5760):522–527.
- Cowen, R. K. y Sponaugle, S. (2009). Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science*, 1:443–466.
- Dixon, P. (2003). Vegan, a package of R functions for community ecology. *Journal of vegetation science*, 14(6):927–930.
- Evanno, G., Regnaut, S., y Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular ecology*, 14(8):2611–2620.
- Faurby, S. y Barber, P. H. (2012). Modelling dispersal and connectivity of marine populations with a lagrangian approach: influence of climatological variability. *Ecography*, 35(11):1004–1013.
- Gagnaire, P.-A., Broquet, T., Aurelle, D., Viard, F., Souissi, A., Bonhomme, F., y Arnaud-Haond, S. (2015). Using neutral, selected, and hitchhiker loci to assess connectivity of marine populations in the genomic era. *Evolutionary Applications*, 8(8):769–786.
- Galand, P. E., Pereira, O., Hochart, C., Auguet, J.-C., y Debros, D. (2018). A strong link between marine microbial community composition and function challenges the idea of functional redundancy. *ISME Journal*, 12(10):2470–2478.
- Galarza, J. A., Carreras-Carbonell, J., Macpherson, E., Pascual, M., Roques, S., Turner, G. F., y Rico, C. (2009). Assessing the influence of ocean currents on population structure of coastal fish species using microsatellite markers. *Marine Ecology Progress Series*, 384:245–257.

- Goudet, J. (2005). Hierfstat, a package for R to compute and test hierarchical f-statistics. *Molecular ecology notes*, 5(1):184–186.
- Hedrick, P. W. (2005). Genetic approaches to measuring connectivity. *Oceanography*, 18(3):14–21.
- Hellberg, M. E. (2009). Gene flow and isolation among populations of marine animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40:291–310.
- James, M. K., Armsworth, P. R., Mason, L. B., y Bode, M. (2002). Sources, sinks, and the design of marine reserve networks. *Ecological Applications*, 12(sp1):70–84.
- Jombart, T. (2008). adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24(11):1403–1405.
- 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(8):782–788.
- Lowe, C. G., Anthony, K. M., Jarvis, E. T., y Bellquist, L. F. (2010). Using genetics to describe populations and inform management decisions for marine resources: examples from the California current. *Oceanography*, 23(3):104–111.
- Ovenden, J. R., Berry, O., Welch, D. J., Buckworth, R. C., y Dichmont, C. M. (2015). Ocean's eleven: a critical evaluation of the role of population, evolutionary and molecular genetics in the management of wild fisheries. *Fish and Fisheries*, 16(1):125–159.
- Palumbi, S. R. (2003). Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological Applications*, 13(sp1):146–158.
- Paradis, E. (2010). pegas: an R package for population genetics with an integrated-modular approach. *Bioinformatics*, 26(3):419–420.
- Planes, S. (2000). Genetic structure of marine fish populations: is the concept of stock relevant? *ICES Journal of Marine Science*, 57(3):595–602.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., y Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2):945–959.
- Riginos, C., Crandall, E. D., Liggins, L., Bongaerts, P., y Trembl, E. A. (2016). Navigating the currents of seascape genomics: how spatial analyses can augment population genomic studies. *Current Zoology*, 62(6):581–601.
- Rodríguez-Ezpeleta, N., Carrion-Cortez, J., Petereit, C., y et al. (2017). Seascape genomics: applications in connectivity and adaptation of marine populations. *Fisheries Oceanography*, 26(4):365–378.
- Selkoe, K. A., D'Aloia, C. C., Crandall, E. D., Iacchei, M., Liggins, L., Puritz, J. B., y Toonen, R. J. (2016). A decade of seascape genetics: contributions to basic and applied marine connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 554:1–19.
- Selkoe, K. A. y Toonen, R. J. (2006). Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters*, 9(5):615–629.
- Selkoe, K. A., Watson, J. R., White, C., Ben Horin, T., Iacchei, M., Mitarai, S., Siegel, D. A., Gaines, S. D., y Toonen, R. J. (2014). Marine connectivity: a new look at pelagic larval duration and genetic metrics of dispersal. *Marine Ecology Progress Series*, 519:171–185.
- Thomas, L., Kennington, W. J., Evans, R. D., Kendrick, G. A., y Stat, M. (2020). Restricted gene flow and local adaptation highlight the importance of the seascape in seagrass populations. *Evolutionary Applications*, 13(2):432–449.
- Trembl, E. A., Halpin, P. N., Urban, D. L., y Pratson, L. F. (2008). Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology*, 23:19–36.
- Trucco, I. y Lasta, M. (2006). Desarrollo de marcadores de ADN (ISSR) en la vieira *Zygochlamys patagonica*. Resumen presentado en las Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar (JNCM 2006).
- Trucco, I. y Lasta, M. (2007). Variación genética en *Zygochlamys patagonica*: análisis preliminar mediante marcadores ISSR. Resumen presentado en el International Pectinid Workshop (IPW 2007).
- Trucco, I. y Lasta, M. (2008). Identificación de marcadores moleculares ISSR en *Zygochlamys patagonica*. Technical Report Informe de Investigación INIDEP N° 6-2008, INIDEP.
- Trucco, I. y Lasta, M. (2009). Estructura genética en bancos de vieira patagónica: avances preliminares. Resumen presentado en el International Pectinid Workshop (IPW 2009).
- Weir, B. S. y Cockerham, C. C. (1984). Estimating f-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, pp. 1358–1370.