



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

**Flujo génico e historia demográfica de *Phyllodactylus*
sentosus (Squamata: Phyllodactylidae) mediante
Genotipado por Secuenciación (GBS)**

TESIS

Para optar el Título Profesional de Biólogo
con mención en Zoología

AUTOR

Alejandra Dafne ARANA SALINAS

ASESOR

Dr. Jorge Luis RAMIREZ MALAVER

Lima, Perú

2023



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Arana, A. (2023). *Flujo génico e historia demográfica de Phyllodactylus sentosus (Squamata: Phyllodactylidae) mediante Genotipado por Secuenciación (GBS)*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

Metadatos complementarios

Datos de autor	
Nombres y apellidos	Alejandra Dafne Arana Salinas
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	71407703
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0003-1046-3343
Datos de asesor	
Nombres y apellidos	Jorge Luis Ramirez Malaver
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	43352480
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0001-8138-9203
Datos del jurado	
Presidente del jurado	
Nombres y apellidos	Rina Lastenia Ramírez Mesías
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	07923272
Miembro del jurado 1	
Nombres y apellidos	Jorge Luis Ramirez Malaver.
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	43352480
Miembro del jurado 2	
Nombres y apellidos	José Miguel Pérez Zúñiga
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	09648785
Miembro del jurado 3	
Nombres y apellidos	Alberto Ernesto López Sotomayor
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	10472260

Datos de investigación	
Línea de investigación	A.1.1.2. Biodiversidad y Ecología de Ecosistemas Terrestres
Grupo de investigación	Grupo de Investigación Evolución Molecular de la Biota en el Perú - EMBPe
Agencia de financiamiento	Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Vicerrectorado de Investigación y Posgrado. Programa de Proyectos de Investigación con Financiamiento para Grupos de Investigación. B19100931.
Ubicación geográfica de la investigación	País: Perú Departamento: Lima Provincia: Lima Distrito: Cercado Latitud: -12.0599 Longitud: -77.0863
Año o rango de años en que se realizó la investigación	Junio 2019 - mayo 2023
URL de disciplinas OCDE	Zoología, Ornitología, Entomología, ciencias biológicas del comportamiento https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.11



Universidad Nacional Mayor de San Marcos
(Universidad del Perú, Decana de América)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE
BIÓLOGA CON MENCIÓN EN ZOOLOGÍA
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN PRESENCIAL DE TESIS)**

Siendo las 10:20 horas del 9 de junio de 2023, en el Salón de Grados de la Facultad de Ciencias Biológicas y en presencia del Jurado formado por los profesores que suscriben, se inició la sesión para optar al **Título Profesional de Bióloga con mención en Zoología** de **ALEJANDRA DAFNE ARANA SALINAS**.

Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° UNMSM-20220100335, la titulando expuso su tesis: **FLUJO GÉNICO E HISTORIA DEMOGRÁFICA DE *Phyllodactylus sentosus* (SQUAMATA: PHYLLODACTYLIDAE) MEDIANTE GENOTIPADO POR SECUENCIACIÓN (GBS)**, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 20 calificativo: Aprobado con máximos honores.

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el **Título Profesional de Bióloga con mención en Zoología** a **ALEJANDRA DAFNE ARANA SALINAS** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo título, conforme a ley.

Siendo las 12:00 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 9 de junio de 2023.

Dra. RINA LASTENIA RAMIREZ MESIAS
(PRESIDENTA)

Dr. JORGE LUIS RAMIREZ MALAVER
(ASESOR)

Dr. JOSE MIGUEL PEREZ ZUÑIGA
(MIEMBRO)

Blgo. ALBERTO ERNESTO LOPEZ SOTOMAYOR
(MIEMBRO)



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

INFORME DE EVALUACION DE ORIGINALIDAD

ESCUELA PROFESIONAL : CIENCIAS BIOLÓGICAS

DIRECTORA(E) DE LA ESCUELA PROFESIONAL : MG. SILVIA YSABEL AGUILAR LUNA

OPERADOR DEL PROGRAMA INFORMATICO DE SIMILITUDES: Feedback Studio

DOCUMENTO EVALUADO* : **Flujo génico e historia demográfica de *Phyllodactylus sentosus* (Squamata: Phyllodactylidae) mediante Genotipado por Secuenciación (GBS)**

AUTOR DEL DOCUMENTO** : ARANA SALINAS ALEJANDRA DAFNE

FECHA DE RECEPCIÓN DEL DOCUMENTO : 05/mayo/2023

FECHA DE APLICACIÓN DEL SISTEMA INFORMATICO : 05/mayo/2023

SOFTWARE UTILIZADO :
TURNITIN (X)
ITHENTICATE ()
OTRO

CONFIGURACION DEL PROGRAMA DE SIMILITUDES
Excluye textos entrecomillados (X)
Excluye bibliografía (X)
Excluye cadenas menores a 40 palabras (X)
Otro criterio () (especificar)

PORCENTAJE DE SIMILITUDES *** : CINCO (05%)

FUENTES ORIGINALES DE LAS SIMILITUDES ENCONTRADAS ***** :

Flujo génico e historia demográfica de *Phyllodactylus sentosus*
(Squamata: Phyllodactylidae) mediante Genotipado por
Secuenciación (GBS)

INFORME DE ORIGINALIDAD

5%	6%	0%	0%
INDICE DE SIMILITUD	FUENTES DE INTERNET	PUBLICACIONES	TRABAJOS DEL ESTUDIANTE

FUENTES PRIMARIAS

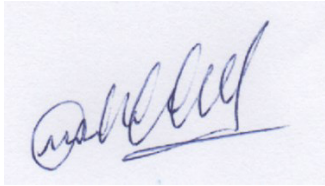
1	hdl.handle.net Fuente de Internet	5%
2	cybertesis.unmsm.edu.pe Fuente de Internet	<1%

OBSERVACIONES: Ninguna


CALIFICACION DE ORIGINALIDAD:

- Documento cumple criterios de originalidad sin observaciones (x)
- Documento cumple criterios de originalidad con observaciones ()
- Documento no cumple criterios de originalidad ()

FECHA DEL INFORME 05/mayo/2023



FIRMA DEL EVALUADOR



Firmado digitalmente por AGUILAR
LUNA Silvia Ysabel FAU
20148092282 soft
Motivo: Soy el autor del documento
Fecha: 08.05.2023 12:03:40 -05:00

FIRMA DEL DIRECTOR EP

- * Tesis para grado o título de pregrado
- ** Apellidos y nombres completos
- *** En letras y números
- **** Indicarlas en orden decreciente y su respectivo porcentaje

i. Resumen

La urbanización y la consecuente modificación antrópica del hábitat afecta a las poblaciones silvestres que residen en parches remanentes, pudiendo disminuir el flujo génico entre estas poblaciones y elevar la endogamia, y, por lo tanto, afectar la viabilidad de estas poblaciones. El flujo génico y la historia demográfica del gecko de Lima *Phyllodactylus sentosus*, una especie endémica del Perú y en peligro crítico, fueron analizados usando Genotipado por Secuenciación. Las poblaciones remanentes de esta especie en Lima se refugian en las “huacas” de la ciudad, áreas arqueológicas que conservan las características áridas del hábitat natural costero. Las bajas tasas de migración relativas entre las poblaciones estudiadas, y la falta de señal de aislamiento-por-distancia, indican que la ocupación humana y la consecuente modificación del hábitat de esta especie implican barreras para el flujo génico. Asimismo, la estimación de la historia demográfica de esta especie identificó un cuello de botella hace aproximadamente cuatro a seis mil años atrás, probablemente asociado a las primeras modificaciones del valle limeño por poblaciones preincas. Se recomienda que una medida de conservación eficaz para el gecko de Lima debe considerar la restauración de la conectividad entre sus poblaciones, por ejemplo, mediante el rescate genético a través de la migración asistida por el hombre.

Palabras clave: ADN, conservación, gecko, genómica poblacional, fragmentación de hábitat.

ii. Abstract

Urbanization and consequent anthropogenic habitat modification affects wild populations residing in remnant patches, potentially decreasing gene flow among these populations and increasing levels of inbreeding; thus, affecting the viability of these populations. The gene flow and demographic history of the Lima leaf-toed gecko *Phyllodactylus sentosus*, a critically endangered species endemic to Peru, were analyzed using Genotyping by Sequencing. The remnant populations of this species in Lima take refuge in the "huacas" of the city, archaeological areas that conserve the arid characteristics of the natural coastal habitat. The low relative migration rates among the populations studied, and the lack of isolation-by-distance signal, indicate that human settlements and the consequent modification of the habitat of this species imply barriers to gene flow. Likewise, the estimation of the demographic history of this species identified a bottleneck approximately four to six thousand years ago, probably associated with the first modifications of the Lima valley by pre-Inca populations. Based on these results, it is recommended that an effective conservation measure for the Lima gecko should restore connectivity among its populations, for example, by genetic rescue through human-assisted migration.

Keywords: DNA, conservation, gecko, habitat fragmentation, populations genomics.

iii. Dedicatoria

A la calidez de mi familia.
A las risas.
A la esperanza.
A la acción.

iv. Agradecimientos

Quisiera dar las gracias a todos los que han contribuido a hacer posible esta tesis, especialmente a mi asesor, el Dr. Jorge Ramírez, por su dirección, aliento, comprensión y amabilidad.

Asimismo, agradezco la contribución clave del Dr. José Pérez, quien compartió su vasto conocimiento y amplia experiencia trabajando con el gecko de Lima, y fue partícipe de los eventos de colecta de tejido. Agradezco también el generoso apoyo de Jordan Milla en las colectas en Huaca San Marcos; así como la ayuda de Katya Balta en el Parque de Las Leyendas. Gracias a Vanessa Sánchez y Fernando Valdez por su guía en Huaca Pucllana, y a Natalie Nuevo y la Asociación Asprovico por autorizar la visita al Cerro La Mulería. Agradezco también a Sol Fernández por proporcionarnos muestras de Mateo Salado. Gracias a Juan Francisco Esteves, por su arduo trabajo y buen ojo para capturar geckos. Por el apoyo en Pachacamac agradezco a Karol Silva del Departamento de Ecología y a sus compañeros Benjy Sedano y Gabriel Serrano.

Gracias a Denise Pozi-Escot, directora del Santuario Arqueológico Pachamac, y a Rommel Angeles por su apoyo para el muestreo y por la oportunidad de compartir la importancia del gecko de Lima con los niños de Pachacamac. Asimismo, gracias a las jefaturas del Parque de Las Leyendas. Agradezco asimismo a Clide Valladolid, la directora del Museo de sitio Puruchuco, por su apoyo invaluable; así como a la administración de Huaca Pucllana.

A la Dra. Rina Ramírez, responsable del Lab. de Sistemática Molecular y Filogeografía de la Fac. de Ciencias Biológicas de la UNMSM, por la provisión de instrumentación e instalaciones de laboratorio. Agradezco también a Fátima Rivera y a Sandra Justino por su guía y apoyo en el laboratorio.

Gracias a Letty y César, mis padres, por inspirarme. Por los desiertos, las lomas, los nevados y los bosques... Por mostrarme la naturaleza y dejarme decidir el resto.

Gracias también a todas aquellas amistades que brindaron su inefable apoyo y compañía. Gracias a mi familia, por ser valiente y asombrosa.

Gracias al VRIP-UNMSM por financiar esta tesis mediante el proyecto B19100931. Finalmente, a los docentes de la Fac. de Ciencias Biológicas gracias por motivarme y guiarme.

Índice

i. Resumen.....	ii
ii. Abstract.....	iii
iii. Dedicatoria	iv
iv. Agradecimientos	v
I. Introducción	8
I.1 Introducción.....	8
I.2 Planteamiento del problema.....	9
I.3 Objetivos.....	11
I.4 Importancia y alcance de la investigación	11
I.5 Limitaciones del estudio	12
II. Revisión Literaria.....	13
II.1 Marco teórico.....	13
II.1.1 Flujo génico	13
II.1.2 Estimación de historia demográfica.....	14
II.2 Antecedentes de la investigación	15
II.2.1 El gecko de Lima <i>Phyllodactylus sentosus</i>	15
II.2.2 Efecto de la fragmentación en poblaciones silvestres	20
II.2.3 Efecto de la urbanización en poblaciones silvestres	21
II.2.4 Estimación del flujo génico	23
II.2.5 Patrones geográficos de la variación genética	24
II.2.6 Estimación de Historia Demográfica.....	25
II.2.7 Análisis de genética poblacional con Genotipado por Secuenciación	26
II.2.8 La genética de poblaciones como herramienta para la conservación ...	26
III. Hipótesis.....	29
IV. Materiales y Métodos.....	29
IV.1 Área de estudio	29
IV.2 Diseño de investigación	31
IV.3 Población y muestra.....	32
IV.4 Procedimientos, técnicas e instrumentos de recolección de información	33
IV.4.1. Materiales e instrumentos.....	33
IV.4.2. Procedimientos y protocolos	34
IV.4.2.1. Muestreo y colecta de tejidos	34
• IV.4.2.2. Extracción de ADN	35
IV.4.2.3. Secuenciación.....	35

IV.5 Análisis Bioinformático	37
IV.5.1 Edición de datos y obtención de SNPs.....	37
IV.5.2 Flujo génico	37
IV. 5.3 Aislamiento por distancia.....	39
IV. 5.4 Historia demográfica.....	44
V. Resultados.....	42
V.1 Extracción de ADN, cuantificación y obtención de SNPs.....	42
V.2 Flujo génico	42
V.3 Aislamiento por distancia	44
V.4 Historia demográfica	45
VI. Discusión.....	48
VI.1. Flujo génico	48
VI.2. Historia demográfica.....	51
VII. Conclusiones y Recomendaciones	55
VII.1. Conclusiones	55
VII.2. Recomendaciones	56
VIII. Referencias Bibliográficas.....	57
IX. Anexos	71

I. Introducción

I.1 Introducción

Especies pequeñas con baja capacidad de dispersión y alta fidelidad al hogar, como el gecko de Lima *Phyllodactylus sentosus* Dixon & Huey, 1970, son especialmente propensas a experimentar efectos adversos debido a la fragmentación y modificación de su hábitat (French et al., 2018). *Phyllodactylus sentosus* es una especie con distribución restringida en el Perú que ha sido clasificada como especie en peligro crítico en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (Pérez & Balta, 2016; D.S. N° 004–2014–MINAGRI, 2014). La distribución de este gecko en la ciudad de Lima - Perú, se reduce a pequeños parches conformados principalmente por huacas (zonas arqueológicas preincaicas) y cerros (Pérez & Balta, 2016). En la actualidad, estas zonas están aisladas entre sí por áreas completamente urbanizadas, carentes de las características ambientales necesarias para la supervivencia de esta especie (Pérez & Balta, 2016).

El efecto de la modificación humana del hábitat de especies silvestres en su flujo génico es difícil de generalizar porque la misma infraestructura puede ser una barrera o un corredor dependiendo de la especie. En el caso de las ciudades, los edificios y las autopistas suelen impedir el desplazamiento de individuos de especies silvestres entre parches disminuyendo el flujo génico (Johnson & Munshi-South, 2017). Como consecuencia, se espera que la deriva genética actúe con fuerza en cada parche y aumente la diferenciación genética (Johnson & Munshi-South, 2017). Asimismo, la modificación del hábitat puede causar reducciones en el tamaño de la población de especies silvestres, las cuales, aunque en años posteriores pueden recuperarse en número de individuos, suelen sufrir una pérdida de diversidad genética por el fuerte efecto de la deriva génica durante el cuello de botella (Allendorf et al., 2022).

Tanto el estudio del flujo génico como el de la historia demográfica de especies silvestres son clave para el desarrollo de programas de conservación, pues un análisis de la historia demográfica brinda información sobre los efectos

causados por la modificación del hábitat en la población y de haber ocurrido un cuello de botella, permite saber cuán reciente ha sido y su causa (Allendorf et al., 2010). Asimismo, evaluar el flujo génico permite diseñar estrategias para minimizar los efectos negativos de los paisajes urbanos buscando vías para mantener o reestablecer el flujo génico entre las poblaciones que habitan los parches (Johnson & Munshi-South, 2017).

En este estudio, utilizamos la técnica de secuenciación de representación reducida denominada Genotipado por secuenciación (GBS), la cual miles de SNP de todo el genoma, para evaluar el efecto de la modificación del hábitat de *P. sentosus* por actividad humana en su flujo génico e historia demográfica en Lima.

1.2 Planteamiento del problema

1.2.1 Determinación del problema

Entre las diversas amenazas a la biodiversidad que la actividad antrópica puede causar, destacan la modificación y fragmentación del hábitat (Harrison & Bruna, 1999; Rogan & Lacher, 2018). La fragmentación puede llevar a una reducción de la conectividad entre los parches de hábitat natural, que quedan separados en una matriz de hábitat modificado. Esta falta de conectividad trae el peligro de disminuir el flujo génico entre estas poblaciones aisladas, aumentando el efecto de la deriva génica en cada una de estas poblaciones, disminuyendo la diversidad genética y causando depresión endogámica (French et al., 2018; Miles et al., 2019; Hoehn et al., 2007).

La fragmentación del hábitat por desarrollo urbano es particularmente compleja en comparación con otros ejemplos como la actividad agrícola (Culley et al., 2007; Johnson & Munshi-South, 2017; Miles et al., 2019). La urbanización implica la modificación de la topografía del área con la inclusión de edificios y pistas de asfalto, así como la instalación de áreas verdes dispersadas a lo largo de las ciudades, lo cual afecta la conectividad de las poblaciones de especies silvestres, aislándolas en la mayoría de los casos, pero también ayudando a la dispersión de algunas especies invasoras (Culley et al., 2007; Johnson & Munshi-South, 2017; French et al., 2018; Miles et al., 2019). Considerando que el crecimiento urbano tiene una tasa acelerada y que en la actualidad más de la

mitad de la población humana habita en ciudades (Müller et al., 2010; Smith et al., 2018), es imperativo estudiar el efecto de la urbanización y su consecuente fragmentación del hábitat sobre poblaciones silvestres.

Una especie silvestre que ha sufrido grandes modificaciones antrópicas en el paisaje de gran parte de su distribución es el gecko de Lima *Phyllodactylus sentosus* Dixon & Huey, 1970. Esta especie ha sido categorizada por la IUCN y por la legislación del Perú como en peligro crítico (Pérez & Balta, 2016; D.S. N° 004–2014–MINAGRI., 2014). Sus poblaciones en la ciudad de Lima se ven reducidas a parches representados por las huacas -zonas arqueológicas precolombinas - y cerros (Dixon & Huey, 1970; Pérez & Balta, 2016), lugares que mantienen un suelo árido con rocas pequeñas lo cual es necesario para este gecko (Pérez et al., 2017). Estas zonas están aisladas entre sí por áreas completamente urbanizadas.

Un gran desafío en el estudio del efecto de la urbanización en la conectividad y flujo génico entre las poblaciones de especies silvestres en peligro crítico es la necesidad de poder obtener información genética precisa minimizando el impacto del estudio en la especie (Frankham et al., 2010). Sin embargo, en los últimos años el estudio de genética de poblaciones se ha visto potenciado por el desarrollo de técnicas de representación reducida como el Genotipado por Secuenciación, que permite la obtención de miles de marcadores moleculares en forma de SNPs, sin la necesidad de un genoma de referencia (Morin et al., 2009; Ekblom & Galindo, 2011; Elshire et al., 2011; Wallace & Mitchell, 2017).

En el presente estudio, se analizó el efecto de la baja capacidad de dispersión de la especie, la ocupación humana y la consecuente fragmentación del hábitat de *Phyllodactylus sentosus* en el flujo génico y la historia demográfica de esta especie en doce diferentes localidades de la provincia de Lima utilizando la técnica de Genotipado por Secuenciación.

1.2.2 Formulación del problema

¿Cuál es el efecto de la baja capacidad de dispersión de la especie, la ocupación humana y la consecuente fragmentación del hábitat de *P. sentosus* en el flujo génico y la historia demográfica de esta especie en doce localidades de la provincia de Lima utilizando análisis de flujo génico, aislamiento por distancia y

estimación de historia demográfica en base a información molecular obtenida usando la técnica de Genotipado por Secuenciación?

I.3 Objetivos

- **Objetivo General**

- Analizar el efecto de la ocupación humana y la consecuente fragmentación del hábitat de *Phyllodactylus sentosus* en el flujo génico y la historia demográfica de esta especie en diferentes localidades de la provincia de Lima.

- **Objetivos Específicos**

- Estimar los niveles de flujo génico entre poblaciones de *Phyllodactylus sentosus* en Lima.
- Determinar si existe una relación entre el grado de flujo génico entre las poblaciones y la distancia geográfica entre ellas realizando un análisis de Aislamiento por Distancia.
- Identificar la posible ocurrencia de eventos demográficos recientes que influyan sobre el flujo génico y la estructura genética poblacional de *Phyllodactylus sentosus* en Lima.

I.4 Importancia y alcance de la investigación

A pesar de que *P. sentosus* es considerado en peligro crítico por la IUCN y es una especie endémica del Perú, el conocimiento que se tiene de esta especie es muy limitado (D.S. N° 004–2014–MINAGRI, 2014; Pérez & Balta, 2016). Actualmente se considera, para motivos de la gestión de su conservación, que el área geográfica que ocupa es menor de 8 km² y es reducida principalmente por el crecimiento de la ciudad, lo cual también reduce la calidad del hábitat (Cossíos & Icochea, 2006; Pérez & Balta, 2016).

La medición del flujo génico entre poblaciones fragmentadas es importante pues puede ayudar a reconocer qué poblaciones se encuentran más amenazadas o en mayor grado de aislamiento. Aquellas poblaciones totalmente aisladas estarían en mayor peligro de extinción local (Culley et al., 2007; Allendorf et al., 2022). Debido a que la medición directa de dispersión es difícil de realizar en especies con tasa baja de captura como el gecko de Lima, la estimación del flujo génico es una gran alternativa que brinda información de

tasas de migración en medidas que reflejan el éxito reproductivo de dichos migrantes.

Es particularmente importante el estudio del flujo génico y la historia demográfica del gecko de Lima *Phyllodactylus sentosus* para comprender qué procesos han afectado a su genómica poblacional, y así brindar información para la correcta gestión para la conservación de esta especie. Siendo el presente trabajo parte del primer gran proyecto que usa genómica para estudiar el estado de las poblaciones de esta especie en Peligro Crítico, los resultados brindarán herramientas clave para la conservación de *P. sentosus*.

Finalmente, cabe resaltar que, al estar esta especie ubicada en Lima en zonas que también tienen valor histórico y cultural, el presente estudio brinda la oportunidad de mostrar que estas áreas también tienen valor biológico, y así aunar esfuerzos en la preservación de las huacas de la ciudad de Lima.

1.5 Limitaciones del estudio

Una de las principales limitaciones del presente estudio fue la dificultad para muestrear en localidades que no están bajo la protección de instituciones arqueológicas que cuenten con personal de seguridad durante la noche. El muestreo se debe llevar a cabo en la noche por la variación de actividad de *P. sentosus* (Pérez & Balta, 2016), sin embargo, realizar el muestreo en ciertas localidades durante la noche representaba un peligro para el equipo de investigadores por problemas de inseguridad ciudadana en la zona. Esta fue la principal razón por la cual no se logró acceder a las localidades de La Atarjea e Instituto Nacional de Salud.

Asimismo, al ser este estudio parte del primer proyecto que investiga aspectos genéticos de esta especie en peligro crítico, se presentan limitaciones relacionadas a la falta de información genética disponible para la especie en comparación con especies más ampliamente estudiadas. En particular, no se cuenta con información sobre la tasa de mutación de SNPs específica de esta especie. Sin embargo, esta es una limitación que múltiples estudios de genética poblacional enfrentan (Kuhn, 2021), y se superó utilizando el valor más aproximado disponible en la literatura.

II. Revisión Literaria

II.1 Marco teórico

II.1.1. Flujo génico

El flujo génico entre poblaciones, también entendido como migración, es un factor que afecta tanto la diversidad genética de estas poblaciones, como el tamaño poblacional e incluso su supervivencia (Lowe et al., 2010; Allendorf et al., 2022). Asimismo, estudios de flujo génico son la base de muchos planes de conservación que buscan reestablecer la conectividad entre poblaciones o recuperar su diversidad genética (Frankham, 2015).

Migración es definida para los propósitos de este estudio como el movimiento entre poblaciones de individuos, los cuales se establecen en la nueva población por suficiente tiempo para reproducirse y contribuir al acervo genético (Wright, 1951). Para calcular el flujo génico se suele calcular índices derivados de la frecuencia alélica (Alcala et al., 2014). Los valores más comunes son F_{st} , G_{st} y D (Alcala et al., 2014; Jost, 2008; Wright 1943). Sin embargo, en la mayoría de los casos se asume que la migración es simétrica, aunque en la realidad en muchas poblaciones donde se ha detectado estructuración genética poblacional se ha detectado migración asimétrica (Pringle et al., 2011).

Obtener detalles de la direccionalidad de la migración que ocurre entre poblaciones puede proporcionar información para la toma de decisiones de manejo pertinentes, así como brindar información para entender los procesos que llevaron a la estructuración de la población (Pringle et al., 2011; Sundqvist et al., 2016). Asimismo, puede brindar información sobre potenciales dinámicas en metapoblaciones, lo cual puede ayudar a determinar cuáles poblaciones deben priorizarse en esfuerzos de conservación (Sundqvist et al., 2016).

II.1.2. Estimación de historia demográfica

Los patrones actuales de flujo génico, diversidad genética y endogamia de especies amenazadas son en gran parte resultado de la historia demográfica de las especies en cuestión. Muchas de las especies amenazadas han pasado por un proceso demográfico denominado cuello de botella, el cual suele tener efectos genéticos negativos en las poblaciones (Allendorf et al., 2022). Un cuello de botella se define como una reducción brusca del tamaño de la población, que puede ser a corto o largo plazo (Frankham et al., 2010). Estas poblaciones, incluso cuando se recuperan en número, suelen sufrir una pérdida de diversidad genética -también llamada erosión genética- porque durante el cuello de botella la deriva genética provocó fluctuaciones aleatorias en las frecuencias alélicas que suelen significar la desaparición de alelos raros (Li et al., 2022). Asimismo, estas poblaciones también muestran altos niveles de endogamia, pérdida de diversidad genética y pueden tener una menor *fitness* reproductivo y potencial adaptativo (Frankham et al., 2010). Por último, estas poblaciones durante los cuellos de botella pueden tener una selección purificadora reducida, lo que significa que la deriva genética relaja la selección de tal forma que permite que persistan más alelos deletéreos en las poblaciones (Bouzat, 2010; Li et al., 2022).

La estimación de los cuellos de botella poblacionales también puede informar a los gestores de la conservación sobre lo reciente que fue el cuello de botella y cuál fue su causa. Hay formas de detectar los cuellos de botella recientes frente a los históricos (Allendorf et al., 2022). Muchos de estos enfoques se basan en enfoques de genoma completo que analizan muchos loci a lo largo del genoma (Allendorf et al., 2022). Muchas herramientas emergentes están vinculadas a la tecnología de secuenciación de próxima generación, que es capaz de proporcionar cantidades masivas de información genética utilizando un menor número de muestras (Willi et al., 2021). Estas herramientas permiten probar escenarios demográficos más complejos y, de este modo, examinar cómo los acontecimientos del pasado y de los últimos años han modelado las condiciones genéticas de las poblaciones que actualmente queremos preservar (Willi et al., 2021).

II.2 Antecedentes del estudio

II.2.1. El gecko de Lima *Phyllodactylus sentosus*

II.2.1.1 Descripción y taxonomía

El género *Phyllodactylus*, comprendido por 58 especies, tiene una amplia distribución geográfica desde el sur de California hasta la costa del norte de Chile (Arteaga et al., 2019; Dixon & Huey, 1970; Koch et al., 2016; McCranie & Hedges, 2013; Ramírez-Reyes & Flores-Villela, 2018; Ramírez-Reyes et al., 2020; Torres-Carvajal et al., 2013; Uetz et al., 2021). Aquellas especies del género *Phyllodactylus* que habitan en áreas áridas de la costa con sustrato arenoso, presentan lamelas digitales terminales pequeñas y fosas nasales dorsolaterales (Dixon & Huey, 1970). Dentro de este grupo se encuentra *Phyllodactylus sentosus*, llamado comúnmente el gecko de Lima o gecko de las huacas.

La especie *Phyllodactylus sentosus* es descrita por Dixon y Huey (1970) en su etapa adulta como un gecko de colores grises y cremas opacos, con coloración críptica, con tubérculos triedros muy desarrollados en la zona dorsal, en la cola, y en la zona proximal de las extremidades (Dixon & Huey, 1970). Por otro lado, en estado juvenil, los geckos de Lima presentan una coloración dorsal naranja brillante y una coloración ventral crema (Dixon & Huey, 1970). Asimismo, estos geckos en ambas etapas tienen manchas blancas, grises y negras (Dixon & Huey, 1970) (Figura 1).

Las lamelas ubicadas en las terminaciones digitales de este gecko son pequeñas en comparación a otras especies del género, lo cual puede ser una adaptación al tipo de hábitat en el que viven (Dixon & Huey, 1970). Una característica también utilizada para el diagnóstico de esta especie es la presencia de escamas redondeadas y del mismo tamaño en la zona ventral de la cola (Dixon & Huey, 1970).



Figura 1. *Phyllodactylus sentosus* (Arriba) Juvenil, (Abajo) Adulto.

II.2.1.2. Distribución geográfica

La literatura indica que la distribución geográfica de *Phyllodactylus sentosus* está restringida a la provincia de Lima, a excepción de un reporte de una población en la región de Ica (Dixon & Huey, 1970; Cossíos y Icochea 2006; Pérez et al., 2013; Olivera et al., 2016; Venegas et al., 2017). Esta última población podría ser de una especie diferente, pues presenta preferencias de hábitat marcadamente diferentes y variaciones en coloración (Pérez, com. pers). La filogenia de las especies del género *Phyllodactylus* registrados en Perú aún está en proceso de investigación (Pérez, com. pers).

En cuanto a la población limeña de *Phyllodactylus sentosus*, destaca su localidad tipo: la huaca San Marcos (Dixon & Huey, 1970). Posteriormente, Tello (1998) registró otras localidades en otras huacas de la capital de Perú. Es así como, actualmente, existen reportes de quince localidades en las cuales se ubica alguna población de *Phyllodactylus sentosus* en Lima (Tabla 1, Figura 2). Las localidades recientemente reportadas son aquellas señaladas en el trabajo

de Arana (2021), las cuales se encuentran entre el Río Chillón y el Río Rímac: localidades Universidad Nacional de Ingeniería (UNI), San Martín de Porres, Cerro Mulería, y El Paraíso (Figura 2).

Tabla 1. Localidades de distribución de *Phyllodactylus sentosus* reportadas en Lima (Arana, 2021; Dixon & Huey, 1970; Cossíos y Icochea 2006; Pérez et al., 2013; Olivera et al., 2016).

LOCALIDAD DE REGISTRO	DISTRITO	LATITUD (grados decimales)	LONGITUD (grados decimales)
Cerro La Mulería	Los Olivos	-11.99900	-76.90250
El Paraíso	San Martín de Porres	-11.95040	-77.11970
Garagay	San Martín de Porres	-12.00350	-77.08950
Huaca Mateo Salado	Cercado	-12.06650	-77.06390
Tambo Inga	Puente Piedra	-11.88970	-77.07090
Huaca San Marcos	Cercado	-12.05990	-77.08630
Huallamarca	Miraflores	-12.09740	-77.04040
Instituto Nacional de Salud	Chorrillos	-12.18410	-77.01820
La Atarjea	El Agustino	-12.02200	-76.91730
Pachacamac	Lurín	-12.25880	-76.89950
Parque Las Leyendas	San Miguel	-12.07290	-77.08410
Puruchuco	Ate	-12.04790	-76.9340
Huaca Pucllana	Miraflores	-12.11060	-77.03320
San Martín de Porres	San Martín de Porres	-12.01970	-77.06730
Universidad Nacional de Ingeniería	Rímac	-12.02480	-77.04630

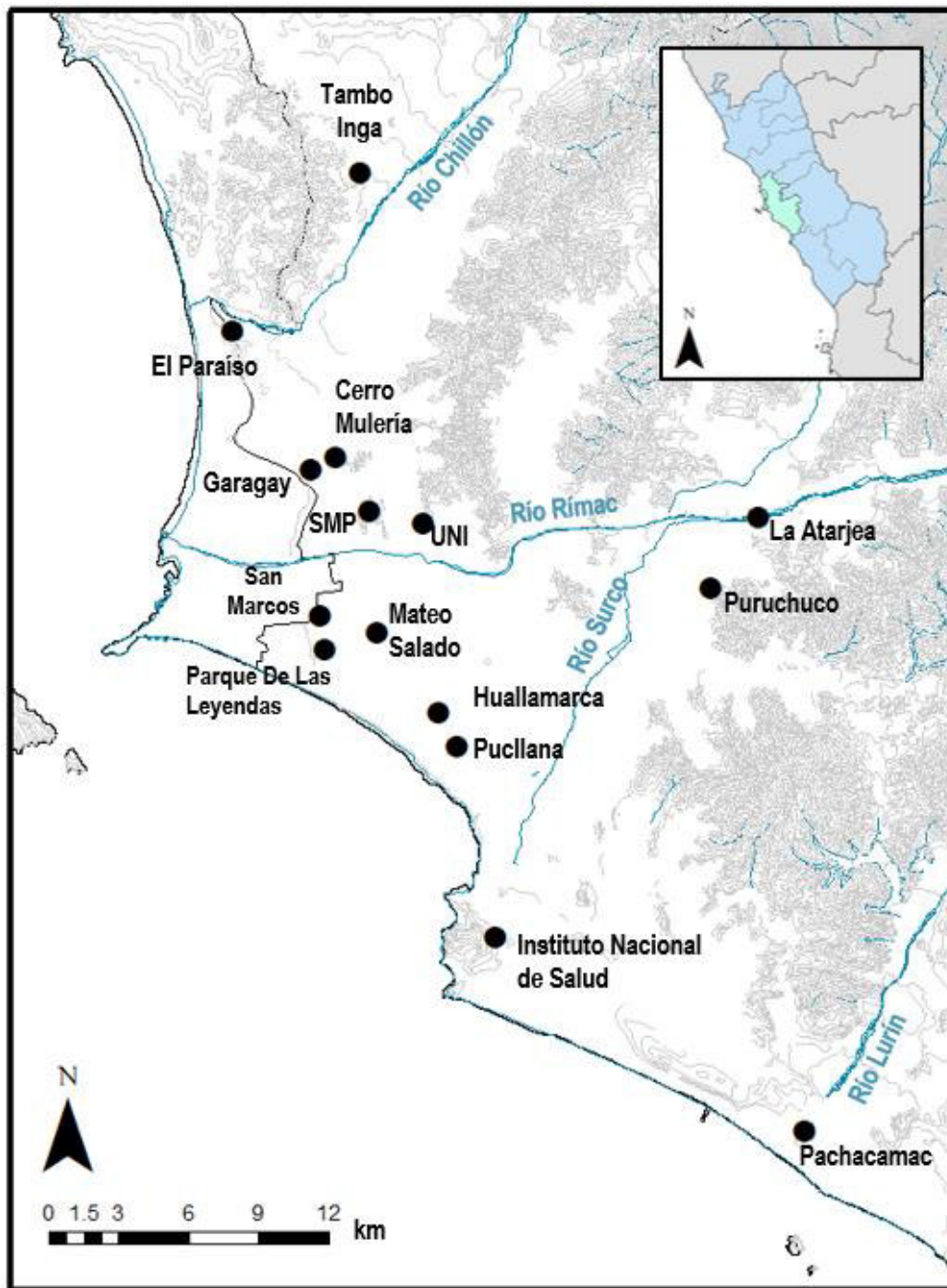


Figura 2. Mapa con localidades en Lima donde *Phyllodactylus sentosus* ha sido reportado (Dixon & Huey, 1970; Cossíos y Icochea 2006; Pérez et al., 2013; Olivera et al., 2016). Mapa modificado de Arana (2021).

II.2.1.3. Hábitat, dieta y reproducción

La especie *Phyllodactylus sentosus*, con base en estudios realizados en localidades ubicadas en Lima, muestra preferencia por áreas con sustrato árido y arenoso, sin vegetación, y con rocas pequeñas entre las cuales se refugia (Pérez & Balta, 2016). Asimismo, los geckos también pueden utilizar orificios que se forman en la infraestructura de las huacas para refugiarse (Dixon & Huey, 1970; Pérez & Balta, 2016).

La dieta de *Phyllodactylus sentosus* incluye insectos (tisanuros, himenópteros y coleópteros) y pequeñas arañas (Magan, 2010). Su comportamiento de forrajeo es pasivo, esperando a que se acerquen presas (Fernández, 2019).

En cuanto a su reproducción, se estima que la época reproductiva de *Phyllodactylus sentosus* se extiende desde setiembre hasta enero, con un pico reproductivo en diciembre (Fernández, 2019). La edad a la que se estima empieza su etapa reproductiva es al año (Pérez, com. pers). Se presume que esta especie coloca uno o dos huevos una vez al año (Dixon & Huey, 1970; Pérez et al., 2017).

II.2.1.4 Estado de conservación

La especie *Phyllodactylus sentosus* está clasificada en la categoría de Peligro Crítico por la legislación peruana y por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (D. S. N° 004–2014–MINAGRI, 2014; Pérez & Balta, 2016). Esta última institución señala que le corresponde esta categoría al gecko de Lima puesto que su distribución reportada suma menos de ocho kilómetros cuadrados, y por la severa fragmentación de su hábitat (Pérez & Balta, 2016).

Además de estas amenazas de reducción y fragmentación del hábitat, el gecko de Lima enfrenta la invasión por parte de animales como perros, gatos y roedores que entran a las zonas arqueológicas (Pérez et al., 2013). Asimismo, debido al reducido conocimiento sobre esta especie, el protocolo de mantenimiento de las edificaciones arqueológicas generalmente incluye la remoción de sustrato suelto, lo cual de realizarse sin cuidado puede dañar a los geckos (Olivera et al., 2016).

II.2.2. Efecto de la fragmentación en poblaciones silvestres

En un proceso de fragmentación, un hábitat continuo con ciertas características es destruido en algunas zonas, de tal manera que es reducido a parches más pequeños (Franklin et al., 2002; Saunders et al., 1991; Wilcove et al., 1986). Estos parches se encuentran aislados unos de otros por una matriz de hábitat con características distintas a las del hábitat natural original (Franklin et al., 2002; Saunders et al., 1991).

Este proceso trae consigo una reducción del área total con las características naturales (Fahrig, 2003; Saunders et al., 1991), pero también origina un aumento del fenómeno llamado “efecto borde” (Franklin et al., 2002). Este “efecto borde” se refiere a cambios en la estructura de las poblaciones y comunidades silvestres frente a la aparición de zonas limítrofes entre dos tipos diferentes de hábitats (Franklin et al. 2002; Murcia, 1995; Rogan & Lacher, 2018).

En el caso de la fragmentación, se forman bordes artificiales alrededor de los parches, formándose zonas “borde” que son más susceptibles a influencias externas (Franklin et al., 2002; Rogan & Lacher, 2018). Por ejemplo, la temperatura del aire y la radiación solar es mayor en las zonas “borde” (Saunders et al., 1991). Aquellos parches cuya área está en disminución, enfrentan un aumento de sus zonas “borde”, lo cual implica que la calidad del hábitat en éstos disminuye (Rogan & Lacher, 2018; Saunders et al., 1991). Esto amenaza principalmente a poblaciones de especies silvestres que presentan

alta especificidad de hábitat (Saunders et al., 1991), como en la especie objeto del presente estudio *P. sentosus* (Pérez & Balta, 2016).

Asimismo, la fragmentación causa en la mayoría de los casos una disminución de la conectividad entre las poblaciones silvestres que habitan los parches remanentes (Fahrig, 2003; Saunders et al., 1991; Allendorf et al., 2022). Esto implica una disminución en la tasa de migración entre parches y una disminución en el flujo génico (Allendorf et al., 2022). La falta de intercambio genético aumenta cuán vulnerables son estas poblaciones silvestres a sufrir problemas de baja diversidad genética y depresión endogámica, lo cual disminuiría el fitness de los individuos (Allendorf et al., 2022; Saunders et al., 1991). Este proceso puede llevar a poblaciones en declive a entrar en un proceso de “vórtice de extinción” (Brook et al., 2008).

II.2.3 Efecto de la urbanización en poblaciones silvestres

La urbanización tiene efectos sobre las poblaciones, los cuales pueden ser complejos ya que, aunque se suele predecir que la urbanización actúa como una barrera que aísla poblaciones reduciendo el flujo génico y aumentando los impactos de la deriva génica dentro de las poblaciones, la urbanización también puede facilitar la dispersión en especies que se vean beneficiadas por el cambio de paisaje generado por el crecimiento de las ciudades (Barthel et al., 2020). En una revisión general de estudios de genética de población en contextos urbanos, se identificó que no existe una relación constante entre la urbanización y la diferenciación de poblaciones, aunque sí una fuerte asociación con cambios en el flujo génico (Miles et al., 2019). Asimismo, se llegó a la conclusión de que la habilidad de dispersión de cada especie, y las características ambientales específicas de cada ciudad juegan un papel importante en el nivel de afectación de la urbanización en el flujo génico (Miles et al., 2019).

Los paisajes urbanos son dinámicos y pueden contener una amplia variedad de potenciales barreras al flujo génico como tráfico, construcciones, o pistas

de asfalto (Beninde et al., 2016; Culley et al., 2007; Miles et al., 2019). Por lo tanto, la estimación de la conectividad entre poblaciones aisladas en la matriz urbana puede ser difícil de calcular con métodos directos. Sin embargo, frente al ineludible aumento de la urbanización a nivel global, el estudio de la genética de poblaciones de flora y fauna silvestre que viven en áreas urbanas y el adecuado diseño de herramientas para su conservación se convierte en una tarea vital para la conservación de la biodiversidad (Liu et al., 2016; Miles et al., 2019; Wood & Pullin, 2002).

En el caso particular de los reptiles, se ha reportado que este grupo puede ser afectado de manera negativa, positiva o incluso neutra, por la urbanización (French et al., 2018). Sin embargo, la fragmentación severa de poblaciones suele ocasionar que las poblaciones de reptiles disminuyan y que se reduzca el flujo génico y la diversidad genética (Frankham et al., 2010; French et al., 2018).

El efecto de la urbanización puede ser más severo para especies altamente sensibles a alteraciones en su hábitat, especies de reptiles terrestres, y aquellas especies con baja capacidad de dispersión y alta fidelidad al hogar (French et al., 2018). El estudio de Hoehn et al. (2007) lo demuestra, al analizar los niveles de estructuración en dos especies de geckos arborícolas que comparten área de distribución en zonas afectadas por la urbanización. A pesar de que las poblaciones de ambas especies enfrentan las mismas potenciales barreras, para la especie *Oedura reticulata* distancias cortas de 500 metros eran ya barreras para su dispersión, mientras que la otra especie *Gehyra variegata* no mostró niveles de estructuración tan altos (Hoehn et al., 2007). Cabe resaltar que esta diferencia en la capacidad de dispersión solo se observó en zonas urbanizadas, pues en poblaciones que habitan bosques no afectados por actividad humana, los parámetros de genética poblacional fueron similares para ambas especies (Hoehn et al., 2007).

Los efectos negativos de la urbanización también pueden aumentar si es que las poblaciones tienen un rango de distribución reducido (Doherty et al., 2020). La especie objetivo de la presente tesis (*Phyllodactylus sentosus*) presenta

varias de las características mencionadas que potencialmente agravan los efectos negativos de la urbanización.

Por otro lado, las poblaciones silvestres en áreas urbanizadas, en especial las poblaciones pequeñas, enfrentan la amenaza de la introducción de especies invasoras (Liu et al., 2016). Este es el caso de una especie del mismo género que el gecko de Lima, un gecko de la isla Curazao *Phyllodactylus martini* (Dornburg et al., 2016). Esta especie ha sufrido un declive en sus poblaciones más cercanas a ciudades en donde se encuentra actualmente en contacto con la especie de gecko invasora *Hemidactylus mabouia* (Dornburg et al., 2016). Esto debido a que las poblaciones de *Phyllodactylus martini* se ven obligadas a variar su dieta en zonas urbanas, y con esta variación entran en competencia con el gecko invasor, el cual incluso ha sido reportado alimentándose de las crías de *Phyllodactylus martini* (Dornburg et al., 2016).

II.2.4 Estimación del flujo génico

El flujo génico se da mediante un proceso de migración que implica no solo la dispersión de un lugar a otro de individuos sino también el éxito reproductivo y supervivencia de los migrantes, de tal manera que estos individuos aporten al acervo genético de la población a la que llegaron (Hedgecock et al., 2007). Asimismo, el flujo génico puede ayudar a aumentar la diversidad genética de cada subpoblación en poblaciones fragmentadas y mitigar los efectos negativos de la depresión endogámica (Templeton, 2006).

Para estimar la migración entre poblaciones es posible utilizar métodos directos e indirectos. Los métodos directos consisten en programas de muestreo, en los cuales los individuos de diferentes poblaciones son marcados de manera específica, o en el uso de radio-telemetría (Beerli, 1998). A pesar de que estos métodos pueden brindar información sobre patrones de migración muy recientes, existen varios factores limitantes en este tipo de estudios, como la poca posibilidad de detectar tasas de migración muy bajas y la necesidad de un número amplio de muestras para poder obtener estimados que representen a toda la población (Beerli, 1998).

Por otro lado, los métodos indirectos permiten inferir el flujo génico con base en información genética de muestras de individuos de varias subpoblaciones (Beerli, 1998). Los modelos utilizados son probabilísticos y con el uso de un alto número de loci es posible detectar niveles muy bajos de migración (Beerli, 1998). Cabe resaltar que las estimaciones se realizan a escala de tiempo evolutivas por lo que debe transcurrir un periodo de tiempo para que los patrones de flujo génico muestren los efectos de barreras recientemente creadas (Hedgcock et al., 2007).

Existen diferentes métodos para la inferencia de tasas de migración como aquellos estimadores basados en frecuencias alélicas y estimadores basados en genealogías de los individuos muestreados utilizando la teoría coalescente. La mayoría de estos estimadores asumen que el tamaño de las poblaciones se mantiene constante a lo largo del tiempo (Beerli, 1998).

En el primer grupo destacan los estimadores F_{st} (Wright, 1943), G_{st} de Nei (Nei, 1973), G'_{st} (Hedrick, 2005) y D (Jost, 2008). Una desventaja de su uso es que estas medidas asumen que la migración es simétrica, a pesar de que el flujo génico entre poblaciones estructuradas suele ser asimétrico en la naturaleza (Sundqvist et al., 2016). Para enfrentar esta dificultad, métodos Bayesianos con gran costo computacional suelen ser utilizados; sin embargo, métodos recientemente implementados como los de Sundqvist y colaboradores (2016) permiten detectar migración asimétrica a partir de información de frecuencia de alelos de manera sencilla y rápida.

II.2.5 Patrones geográficos de la variación genética

Es posible que se observe estructura genética poblacional en una especie, aún sin presencia de barreras geográficas o barreras creadas por actividad antrópica, es posible que se observe. Los patrones geográficos de la variación genética han de comprenderse como parte de procesos que se llevan a cabo en un contexto espacio-temporal, y por lo tanto, el papel de la distancia geográfica en la diferenciación de poblaciones también debe evaluarse, particularmente en especies con baja capacidad de dispersión como el gecko de Lima (Epperson, 2003).

El modelo de Aislamiento por Distancia (en inglés 'Isolation-by-Distance') considera que la distancia genética entre poblaciones tiene una correlación positiva y significativa con la distancia geográfica que separa a estas poblaciones (Slatkin, 1993; Wright, 1943). Este modelo asume que la probabilidad de flujo génico por dispersión disminuye con la distancia, por lo que las poblaciones que se encuentran cerca unas de otras son más parecidas, y presentan mayor flujo génico, que las poblaciones más distantes (Slatkin, 1993).

II.2.6 Estimación de Historia Demográfica

El efecto de la fragmentación sobre los patrones observados de la variación genética depende también de cómo es la historia demográfica de la especie. Es así como en poblaciones pequeñas ocurren cambios más dramáticos y veloces como producto de la deriva génica.

Más aún, incluso siendo las poblaciones en la actualidad de mayor tamaño, eventos relacionados a un efecto fundador (cuando la población surge de un conjunto pequeño de individuos fundadores) o a un efecto "cuello de botella" (donde ocurrió una reducción poblacional drástica durante una o más generaciones y posteriormente se recuperó el tamaño poblacional) pueden también generar fuertes cambios evolutivos (Templeton, 2006; Allendorf et al. 2022).

Asimismo, la estimación de la historia demográfica de una especie brinda la oportunidad de identificar potenciales factores que hayan afectado a la población disminuyendo o aumentando el tamaño efectivo de éstas. El tamaño efectivo (N_e) es considerado como el número de individuos reproductivamente activos en una población que aportan con su progenie a la siguiente generación (Frankham et al., 2010).

II.2.7 Análisis de genética poblacional con Genotipado por Secuenciación

El Genotipado por Secuenciación es una técnica perteneciente a los métodos llamados “técnicas de secuenciación del ADN asociadas a sitios de restricción” (Andrews et al., 2016; Wallace & Mitchell, 2017; Sunde et al., 2020). Estas técnicas permiten obtener cientos o miles de marcadores genéticos utilizando secuenciación de nueva generación (NGS) (Andrews et al., 2016). Estos marcadores se obtienen a partir de un muestreo de todo el genoma utilizando enzimas de restricción, sin la necesidad de secuenciar el genoma entero; y, por lo tanto, es una opción altamente rentable (Andrews et al., 2016; Wallace & Mitchell, 2017).

Asimismo, el Genotipado por Secuenciación no requiere información genética previa de la especie para obtener marcadores, por lo que su uso ha impulsado los estudios de genética para la conservación y genómica ecológica y evolutiva de especies no-modelo amenazadas (Andrews et al., 2016; Larson et al., 2014).

Finalmente, otra ventaja de utilizar este tipo de técnica es que es posible obtener información genética de gran definición con una muestra de individuos más pequeña que con otros tipos de marcadores como microsatélites o genes mitocondriales (Hoehn et al., 2007; Dixo et al., 2009; Delaney et al., 2010; Short & Petren, 2011; Blair et al., 2013; Buckland et al., 2014). Debido a que con el Genotipado por Secuenciación es posible la obtención de varios miles de marcadores moleculares, el número de individuos que es necesario capturar se reduce, lo cual es una gran ventaja en estudios con especies en niveles altos de amenaza como *Phyllodactylus sentosus* (Sunde et al., 2020).

II.2.8 La genética de poblaciones como herramienta para la conservación

Los avances tecnológicos en el campo de la genética y biología molecular, en particular en técnicas de secuenciación, hacen posible que en la actualidad se utilicen miles de marcadores genéticos en estudios de conservación de la vida

silvestre (Allendorf et al., 2010). Esto representa una gran oportunidad para estimar con mayor exactitud parámetros de interés para el manejo de especies amenazadas. En general estos parámetros, como lo son la diversidad genética y el flujo génico, son análisis asociados a la genética de poblaciones (Allendorf et al., 2010; Frankham et al., 2010).

Dentro de la genética de poblaciones se forjó el campo de la genética de la conservación, utilizando conceptos y modelos acuñados en el contexto de la primera (Frankham et al., 2010; Willi et al., 2022). En particular, la genética de la conservación se enfoca en evaluar amenazas asociadas a “feedback” negativo por mecanismos genéticos y evolutivos en poblaciones pequeñas o en declive, como una pérdida en diversidad genética y un incremento en los niveles de endogamia; al igual que detectar cuellos de botella recientes relacionados a actividad antrópica (Allendorf et al., 2010; Frankham et al., 2010; Willi et al., 2022).

Estos procesos negativos pueden ser afectados por la variación en el flujo génico entre las poblaciones, de manera tal que mantener niveles adecuados de conectividad es importante ya que la migración permite la introducción de nuevos alelos, lo cual aumenta la diversidad genética y potencialmente aumenta el tamaño efectivo, reduciendo los efectos negativos inmediatos de la endogamia (Buckland et al., 2014; Willi et al., 2022).

Por lo tanto, un importante tipo de estrategia de manejo diseñada en base a información genética es la restauración de flujo génico entre poblaciones fragmentadas ya sea mediante la migración mediada por el hombre en ejercicios de translocación (también llamados de “rescate genético”) o mediante la creación de corredores ecológicos (Proft et al., 2018). El rescate génico muchas veces no ha sido aplicado por temor a causar depresión exogámica, sin embargo, se ha reportado que la probabilidad de que esto ocurra es muy baja (Willi et al., 2022).

En muchos casos, el rescate génico ha logrado el incremento de diversidad genética generando la recuperación de poblaciones y su crecimiento (Willi et al., 2022), como se ha comprobado en proyectos de conservación de grandes felinos, elefantes, rinocerontes, pájaros carpinteros, monos, entre otros (Haig et al., 1993; Frankham et al., 2010).

Lamentablemente, aunque importantes herramientas para la conservación que han sido vitales para el desarrollo de planes de manejo para poblaciones y especies amenazadas han sido brindadas por la genética de poblaciones, éstas no son aplicadas a nivel global (Willi et al., 2022). Una falta de inclusión de información sobre diversidad genética en la clasificación de especies por la IUCN y la falta de políticas de gobierno que aborden cómo adoptar información genética en planes de conservación, han llevado a esta falta de uso de información genética en acciones a nivel nacional e internacional (Willi et al., 2022).

III. Hipótesis

H1: La baja capacidad de dispersión de *Phyllodactylus sentosus* y la fragmentación de su hábitat por la expansión de centros poblados en Lima afectan de manera significativa el flujo génico y la historia demográfica del gecko de Lima.

H0: La baja capacidad de dispersión de *Phyllodactylus sentosus* y la fragmentación de su hábitat por la expansión de centros poblados en Lima no tienen efectos importantes en el flujo génico y la historia demográfica del gecko de Lima.

IV. Materiales y Métodos

IV.1 Área de estudio

Se analizaron muestras provenientes de todas las ubicaciones en el departamento de Lima donde previamente se reportó a *P. sentosus*. Excepciones fueron el Instituto Nacional de Salud (INS) y la zona de la localidad de La Atarjea, donde existen pocos registros y en donde existen problemas de seguridad para la colecta en horario nocturno, por lo cual se omitieron ambas localidades. Asimismo, personal de seguridad de la huaca Huallamarca proveyeron muestras de *P. sentosus*, sin embargo, estas no fueron analizadas debido a que no había certeza de la procedencia. El área de estudio (Figura 3) comprende los extremos norte y sur de su distribución registrada en Lima, Tambo Inga y Pachacamac, respectivamente.

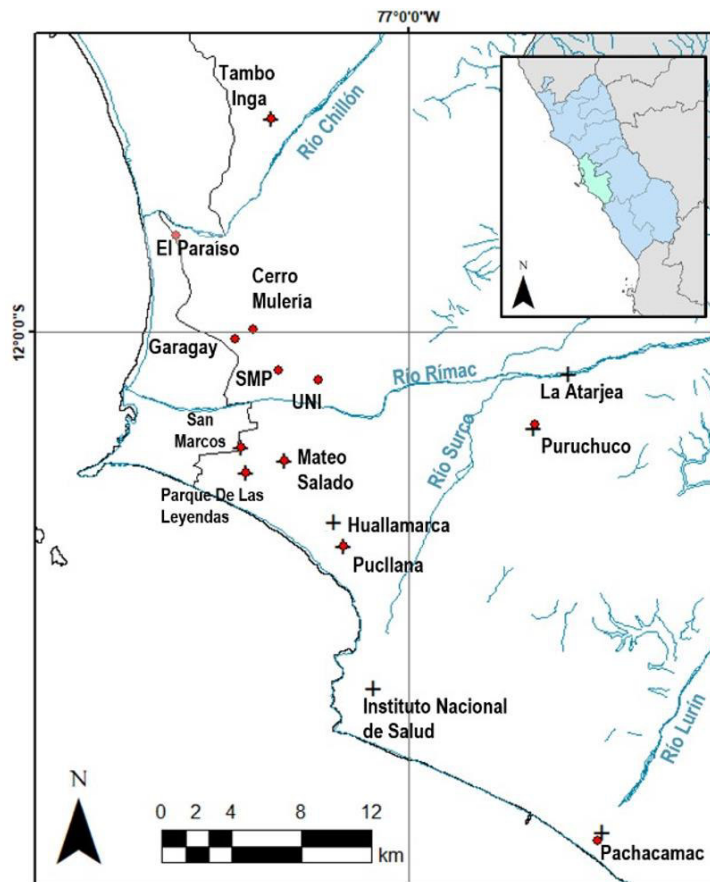


Figura 3. Ubicación de puntos de colecta de la tesis (círculos rojos) y otras zonas de registro de *P. sentosus* en la provincia de Lima (cruz negra). Modificado de Arana (2021).

Cabe resaltar que la localidad de descripción (tipo) del gecko de Lima también fue incluida en el estudio: la huaca San Marcos (Dixon & Huey, 1970; Cossíos & Icochea, 2006). Esta huaca está ubicada en el interior de las instalaciones de la UNMSM (ciudad universitaria). En esta localidad se encuentra una población relativamente abundante de *P. sentosus*, con reportes periódicos desde la década de 1970 (Cossíos & Icochea, 2006).

La localidad más cercana a la huaca San Marcos, con también una población grande y reportada desde la década de 1990 (Cossíos & Icochea, 2006), es la de la del Parque Las Leyendas en el distrito de San Miguel (Figura 3).

Ambas huacas (San Marcos y Las Leyendas) están incluidas en el complejo arqueológico Maranga y solían tener una conexión a través de una vía prehispánica que fue interrumpida cuando se construye la Av. Venezuela durante 1923

(originalmente llamada avenida El Progreso) (Bonilla et al., 2009).

Otra población considerada grande, con una estimación de tamaño de 500 individuos (Fernández, 2019), es la ubicada dentro del Complejo Arqueológico Mateo Salado. Esta población está ubicada dentro de una zona altamente urbanizada, que previamente al 2009 sufrió invasiones y modificaciones del suelo con el objetivo de cultivar flores (Fernández, 2019).

La cuarta población relativamente grande es la de la Huaca Pucllana, localizada en Miraflores y que alberga alrededor de 300 *Phyllodactylus sentosus* (Valdez et al., 2020). Esta es una huaca cuyo trabajo de restauración es previo al de las huacas anteriormente mencionadas, y presenta señalética y seguridad que evitan perturbaciones humanas de las estructuras formadas por “adobitos” en los cuales los geckos se refugian (Valdez et al., 2020). Cabe señalar que como parte de la actividad turística se ha instalado iluminación artificial, la cual representa un potencial peligro para estos geckos (Pérez, com. pers.).

IV.2 Diseño de investigación

Esta investigación es cuantitativa, no experimental, transeccional y correlacional-causal (Hernández Sampieri et al., 2014). Es cuantitativa ya que utiliza información molecular de frecuencias alélicas para probar hipótesis sobre las poblaciones de *P. sentosus*, con base en medidas numéricas y análisis estadísticos. Es no experimental pues no se manipularon las variables analizadas en la investigación ya que la información obtenida de los SNPs, así como de la distancia geográfica y eventos históricos no fueron modificados sino analizados en su contexto natural. Además, esta investigación es transeccional porque la información molecular analizada proviene de muestras colectadas en un mismo periodo y no hay un análisis de los cambios de las variables en el tiempo basado en muestreos en diferentes momentos. Finalmente, es correlacional-causal puesto que en el estudio se correlacionan las variables de medidas de flujo génico con la distancia geográfica; y porque se infieren eventos históricos que pueden explicar la variación demográfica observada en la población.

IV.3 Población y muestra de estudio

La población de estudio de *Phyllodactylus sentosus* incluyó muestras colectadas en huacas y cerros ubicados en la matriz urbana de Lima. La colección de las muestras ocurrió en dos periodos. El primer conjunto de muestras se colectó entre octubre del 2016 hasta abril del año 2017 dentro del Complejo Arqueológico Monumental Mateo Salado (Fernández, 2019). El segundo conjunto de muestras se colectó entre julio del año 2019 hasta marzo del año 2020 en el contexto del trabajo de investigación de Arana (2021). Los datos moleculares utilizados en el presente trabajo fueron colectados por la autora de esta tesis durante su trabajo de investigación de bachiller, donde se evaluó la estructura genética poblacional de esta especie (Arana, 2021).

Gracias a que utilizando el Genotipado por Secuenciación es posible obtener miles de marcadores muestreados a lo largo del genoma, el tamaño de muestra por localidad puede reducirse (Sunde et al., 2020), lo cual resulta muy beneficioso para el estudio de una especie de difícil captura y en Peligro Crítico, como *Phyllodactylus sentosus* (Pérez & Balta, 2016).

Con base en análisis anteriores que buscaron optimizar el tamaño de muestras adecuado en estudios de genética poblacional de flora y fauna (Trask et al., 2011; Nazareno et al., 2017; Li et al., 2020; Sunde et al., 2020), se muestrearon diez individuos por localidad como máximo.

Se utilizaron en total muestras de tejido 50 individuos, provenientes de 12 localidades. Se logró obtener diez muestras de las localidades Huaca Pucllana, Huaca San Marcos, Mateo Salado y Parque de Las Leyendas. Estas localidades albergan las poblaciones más grandes registradas en la ciudad de Lima y están protegidas por instituciones arqueológicas. Por otro lado, solo se logró obtener dos (Cerro Mulería, San Martín de Porres) o una (Tambo Inga, Paraíso, Garagay, Puruchuco, Pachacamac, Universidad Nacional de Ingeniería) muestra en las otras localidades. En estas últimas localidades, los registros de la especie han sido esporádicos (Pérez et al., 2013; Magan, 2010).

IV.4 Procedimientos, técnicas e instrumentos de recolección de información

IV.4.1. Materiales e instrumentos

Material biológico

Cincuenta muestras de tejido muscular de *Phyllodactylus sentosus*.

Equipos y material de campo

- 1 linterna de cabeza
- 1 GPS Garmin
- 1 cámara para registro fotográfico
- 100 tubos Eppendorf con etanol 96%
- Marcador indeleble
- 1 tijera quirúrgica de acero inoxidable
- Encendedor para esterilizar la tijera
- Botella de 100 mL de etanol 96%
- Papel toalla

Material de laboratorio

- 7 rollos de papel toalla absorbente
- 1 matraz (200 mL)
- 1 probeta (100 mL)
- 400 puntas de micropipeta de 10 μ L
- 400 puntas de micropipeta de 100 μ L
- 400 puntas de micropipeta de 200 μ L
- 400 puntas de micropipeta de 1000 μ L
- 1 micropipeta (0.1-2 μ L)
- 1 micropipeta (0. 5-10 μ L)
- 1 micropipeta (20-200 μ L)
- 1 micropipeta (100-1000 μ L)
- 1 micropipeta (1000 μ L)
- 400 microtubos Eppendorf de 1. 5 mL
- 100 hojas de bisturí número 22
- 1 rollo de papel aluminio

Equipos de laboratorio

- 1 incubadora marca Eppendorf, modelo Thermomixer comfort
- 1 centrífuga modelo PrO-Research marca Centurion Scientific
- 1 congeladora marca Bosch, modelo Glass Line
- 1 cuantificador de ADN modelo Nanodrop Lite

Insumos (Reactivos)

- 2 litros de etanol 96%
- 1 kit de extracción de ADN innuPREP de marca Analytik Jena para 100 muestras

Material de oficina

- 1 cuaderno tamaño A4
- 1 libreta de campo
- 2 lápices

IV.4.2. Procedimientos y protocolos

***IV.4.2.1* Muestreo y colecta de tejidos**

Se utilizó la información obtenida de las muestras de tejido empleadas en el contexto del estudio de Arana (2021). Estas muestras corresponden a las siguientes localidades: el Cerro Mulería, huaca Paraíso, localidad San Martín de Porres, Garagay, Universidad Nacional de Ingeniería (UNI), Tambo Inga, Huaca Pucllana, Mateo Salado, Parque Las Leyendas, San Marcos, Pachacamac y Puruchuco.

La colecta de estas muestras se realizó por captura directa entre las seis y doce de la noche, puesto que *Phyllodactylus sentosus* presenta hábitos nocturnos y tiene un mayor registro de actividad después del atardecer (Pérez & Balta, 2016). Se registraron las coordenadas de la localidad y se tomaron fotografías de los individuos capturados.

A los geckos capturados se les tomó una muestra de tejido cortando un fragmento de cola de menos de 2 cm de longitud (Ramírez-Reyes et al., 2017). Todos los individuos fueron liberados luego de la toma de muestra. Asimismo, se realizó una supervisión por cinco minutos para comprobar que los geckos podían movilizarse sin problema luego de la intervención. Las muestras se conservaron en etanol 96°. De un total de 144 muestras de tejido colectadas, se utilizaron las secuencias de 50 muestras después de la verificación de la calidad del ADN.

La colecta se realizó con permiso legal según Autorización del SERFOR, AUT-IFS-2018-40 a nombre de José Pérez (quien participó en las evaluaciones). El Dr. J. Pérez lideró de manera presencial todas las evaluaciones realizadas para el presente proyecto verificando que el protocolo aprobado por SERFOR se cumpliera en todo momento.

IV.4.2.2 Extracción de ADN

Se utilizó el kit de extracción de ADN “innuPREP DNA Mini Kit” de Analytik Jena y se siguieron los protocolos indicados por los fabricantes. Este proceso fue ejecutado en la UNMSM, Lab. de Sistemática Molecular y Filogeografía, en la Fac. de Ciencias.

Para medir concentraciones de ADN en las muestras se utilizó el espectrofotómetro Nano Drop Lite del fabricante Thermo Fisher Scientific Inc. Sólo fueron secuenciadas las muestras con una concentración de ADN mayor de 10ng/ μ L.

IV.4.2.3 Secuenciación

El Genotipado por Secuenciación de la población del gecko de Lima se llevó a cabo a través del Centro de Minnesota University (genomics.umn.edu/services/gbs). El Genotipado por Secuenciación es una técnica de secuenciación de representación reducida, en la que el ADN

genómico es digerido con enzimas de restricción, ligado con adaptadores complementarios, amplificado, secuenciado y analizado en busca de SNPs (Andrews et al., 2016; Elshire et al., 2011; López De Heredia, 2016). Es una técnica muy popular puesto que no se necesita un genoma de referencia para su uso y por lo tanto, es adecuada para especies no-modelo (Andrews et al., 2016).

Este método fue diseñado para ser utilizado en investigaciones de genética de poblaciones de especies vegetales (Elshire et al., 2011), pero su uso se ha ampliado a estudios con plantas y fauna silvestre (Agostino et al., 2018; Alipour et al., 2017; Dorant et al., 2019; Hu et al., 2019; Johnson et al., 2015; Katsumura et al., 2019; López De Heredia, 2016; Pereira-Dias et al., 2019; Solomon et al., 2019).

Un total de 100 ng de ADN se digirió utilizando diez unidades de enzimas de restricción (PstI-HF y MspI - New England Biolabs, Inc. MA, EE.UU.); y durante dos horas se incubó a 37°C. Durante una hora a 22°C se ligaron las muestras de ADN con 200 unidades de ligasa T4 (New England Biolabs, Inc.) a adaptadores de fase con las terminaciones -TGCA y -CG. Posteriormente, la ligasa fue inactivada por calor. Se utilizaron perlas de inmovilización reversible en fase sólida para purificar las muestras, las cuales en seguida fueron amplificadas mediante PCR (18 ciclos con 2x NEB Taq Master Mix) con la finalidad de añadir códigos de barra. Luego se purificaron, cuantificaron y agruparon (pooling) las bas bibliotecas de GBS. Se seleccionaron los fragmentos con tamaño entre 300 a 744 pares de bases y con el fin de secuenciarlos, fueran diluidas a 2 nM. Se secuenciaron las librerías de GBS en el Illumina NovaSeq 550 (Illumina, CA, EE.UU.) utilizando lecturas 1 x 150 "single-end".

Se utilizaron los siguientes adaptadores "forward" (PstI – extremo P5):

1. TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGTGCA
2. TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGATGCA
3. TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGTGTGCA
4. TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGCAGTGCA

5. TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGGCTATGCA
6. TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGACAGATGCA
7. TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGCTCCGATGCA
8. TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGGAATCGATGCA
9. TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGAGGTCCAATGCA
10. TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGTCACGCTCATGCA

Y este adaptador “reverse” (MspI – extremo P7):

1. CGCTGTCTCTTATACACATCTCCGAGCCCACGAGAC

IV. 5 Análisis Bioinformático

IV.5.1 Edición de datos y obtención de SNPs

Las secuencias fueron recibidas después del servicio de secuenciación en formato fastq y están depositada en el repositorio BioProject de NCBI bajo el código BioProject PRJNA939276. Se utilizó el pipeline de “ipyrad” (Eaton & Overcast, 2020) para procesar la obtención de SNPs. Previamente, se utilizaron las herramientas “cutadapt” y “fastp” para filtrar y editar las secuencias, las cuales luego se procesaron en “ipyrad” con los siguientes parámetros: profundidad mínima para la llamada de bases estadística = 6; sitios heterocigotos máximos por locus = 0,5; umbral de clustering = 0.85.

El pipeline de “ipyrad” permite generar archivos de salida con diecisiete formatos (Eaton & Overcast, 2020), sin embargo, el formato que se utilizó para los siguientes análisis fue el “vcf”.

IV.5.2 Flujo génico

El flujo génico entre poblaciones, también llamado migración, puede calcularse al utilizar programa basados en el método bayesiano como migrate, sin embargo, estos requieren de gran esfuerzo computacional (Beerli, 2009). Una opción computacionalmente más eficaz y con resultados sencillos de interpretar

para detectar migración asimétrica es la propuesta por Sundqvist y colaboradores (2016), llamada divMigrate. Este programa permite calcular migración relativa direccional a partir de información de frecuencia de alelos. Para ello primero define un subconjunto hipotético de migrantes para un par de poblaciones (Sundqvist et al., 2016). Este subconjunto contiene frecuencia de alelos calculados a partir del promedio de las frecuencias alélicas de las dos poblaciones (Sundqvist et al., 2016). Luego se estiman índices de diferenciación genética apropiados entre el subconjunto hipotético y ambas poblaciones (Sundqvist et al., 2016). Analizar la diferencia entre las distancias genéticas permite estimar los niveles relativos de migración, así como determinar si hay una tasa de migración mayor en una dirección que en la otra (Sundqvist et al., 2016).

Por lo tanto, se examinaron los patrones de migración entre pares de poblaciones locales utilizando el método de divMigrate (Sundqvist et al., 2016), implementado en el paquete de R “diveRsity” (Keenan et al., 2013). Los resultados se presentan en tasas de migración relativas con valores entre 0 y 1 (Sundqvist et al., 2016).

Para utilizar este paquete primero se requirió, a partir del archivo vcf, crear un archivo en formato genepop utilizando la herramienta “unlinked_snps_to_genepop” de ipyrad tools (github.com/brunoasm/ipyrad_tools). Se realizó una modificación en el código para permitir la incorporación de poblaciones que contaban con un solo individuo como muestra. Esta modificación se realizó en base al documento rpg.R en el repositorio de GitHub de diveRsity (<https://github.com/kkeenan02/diveRsity/blob/master/R/rpg.R>). La modificación puede ser observada en el Anexo 1.

Entre las medidas de migración ofrecidas por divMigrate (D , GST y Nm), se eligió GST , puesto que tanto con GST como Nm se obtuvieron mejores resultados en los análisis realizados por el creador de divMigrate (Sundqvist et al., 2016) y porque los valores obtenidos con esta medida de diferenciación

genética fueron similares a los valores usando N_m . Asimismo, la medida G_{ST} está relacionada a la medida F_{ST} , la cual se utilizó en el análisis de Aislamiento por Distancia. El análisis realizado con *divMigrate* no toma en cuenta la distancia geográfica entre las poblaciones. Debido a que el análisis se realiza con base en información de miles de SNPs, los resultados brindan una visión de fina-escala de flujo génico contemporáneo (Sunde et al., 2020).

IV.5.3. Aislamiento por distancia

Patrones de diferencia genética entre poblaciones pueden originarse por diversos motivos. El modelo más sencillo y frecuente es el descrito como “Aislamiento por Distancia” por Wright (1943). En este modelo la distancia geográfica está relacionada negativamente con la distancia genética entre las poblaciones analizadas (Wright, 1943; Slatkin, 1993; Allendorf et al., 2022). Este modelo también asume que hay un equilibrio flujo génico-deriva génica y que no ocurren procesos de selección adaptativa (Frankham et al., 2010; Orsin et al. 2013; Slatkin, 1993; Wright, 1943).

Los análisis de patrones espaciales de diferenciación genética son diversos. Entre ellos se encuentran análisis complejos de genética del paisaje que incluyen mapas con rasters de resistencia que buscan determinar si factores determinados del paisaje afectan la distribución de la diversidad genética (Miller et al., 2018). El análisis más común para Aislamiento por Distancia es el test de Mantel, en el cual se evalúan las relaciones entre una matriz que describe la distancia genética entre las poblaciones analizadas y otra matriz que contiene las distancias geográficas pareadas (Diniz-Filho et al., 2013; Frankham et al., 2010). Las distancias geográficas más comúnmente utilizadas son distancias lineales Euclidianas (Diniz-Filho et al., 2013; Orsin et al. 2013).

Los test de Mantel son apropiados cuando se evalúa la relación de la distancia genética con la geográfica, más no es la más adecuada cuando se requiere incluir más variables (Orsin et al. 2013). En esos casos es más adecuado utilizar métodos como test de Mantel parciales o análisis más recientemente propuestos como los RDA que calculan el porcentaje de la distancia genética explicada por el factor de interés (Legendre et al., 2015). Sin embargo, estos

análisis generalmente son utilizados para especies con rangos más extensos, con tamaño de muestreo grande, de los cuales se tiene un muestreo regular a lo largo de toda su distribución y no de poblaciones relativamente discretas previamente identificadas (Diniz-Filho et al., 2013; Legendre et al., 2015; Orsin et al. 2013). Debido a las características de esta especie y de las posibilidades de colecta, se eligió realizar el análisis clásico de test de Mantel.

Se realizó el test de Mantel utilizando la función 'mantel' del paquete de R 'vegan' con 10000 permutaciones (Oksanen et al., 2013), en el cual se analizó la relación entre los valores de diferenciación poblacional genética ($F_{ST}/(1-F_{ST})$) y la distancia geográfica (matriz del logaritmo de las distancias geográficas).

Se obtuvo los valores de diferenciación genética utilizando la medida de F_{ST} de Nei con el paquete de R 'hierfstat' (Goudet, 2005). Las distancias geográficas se obtuvieron utilizando el Geographic Distance Matrix Generator 1.2.3 (Ersts, 2022).

IV.5.4. Historia demográfica

Los métodos de inferencia de historia demográfica pueden dividirse en dos grandes grupos. El primer grupo está compuesto de aquellos métodos que están restringidos a un modelo, en los cuales los investigadores determinan una hipótesis de la historia demográfica y sus parámetros, para luego determinar si los datos genéticos observados corresponden a los modelos propuestos (Ho & Shapiro, 2011; Liu & Fu, 2015). El otro gran conjunto de métodos son los de modelo-flexible representados por los métodos de Skyline plot y sus derivados (Ho & Shapiro, 2011). Estos métodos permiten realizar una exploración más vasta de los posibles cambios demográficos que pueden haber ocurrido en las poblaciones analizadas (Ho & Shapiro, 2011; Liu & Fu, 2015). Asimismo, se basan en la teoría coalescente en la cual se asume que mientras más grande sea la población, más tiempo se requiere proyectar hacia el pasado la ascendencia de dos individuos para rastrear el evento de coalescencia en el cual los individuos comparten un ancestro común (Heled & Drummond, 2008). Sin embargo, muchos de estos métodos requieren que se

utilice información de loci que no experimenten altos niveles de recombinación (Heled & Drummond, 2008; Liu & Fu, 2015).

Frente a esta situación Liu y Fu (2015) desarrollaron el método llamado Stairway plot, el cual usa un modelo flexible multi-época similar al utilizado en los métodos de Skyline plot, pero tiene la particularidad de calcular la probabilidad esperada de la frecuencia de cada SNP en vez de calcular la de la secuencia completa. Esto tiene como consecuencia un proceso computacional más eficiente y permite el uso de este método para estudios en los que la información genética analizada es SNPs (Liu & Fu, 2015).

Por lo tanto, en el presente estudio la historia demográfica de la población se analizó utilizando Stairway plot v2.1 (Liu & Fu, 2020). El método de Stairway plot permite inferir la historia demográfica de una población sin un modelo de población definido usando el espectro de frecuencias de sitios (SFS) (Liu & Fu, 2015). Asimismo, la versión 2.1 de Stairway plot permite utilizar “folded SFS” (utilizado cuando se desconocen los alelos ancestrales de los SNP) por lo cual es adecuado para realizar análisis de poblaciones de especies no-modelo como el gecko de Lima (Liu & Fu, 2020).

Se infirieron los cambios históricos en el tamaño de las poblaciones de la Huaca San Marcos (SM), la localidad de Parque Las Leyendas (Ley), la huaca Pucllana así como la huaca de Mateo Salado. Esto debido a que no es posible analizar en conjunto toda la población en Lima, ya que altos niveles de estructura poblacional son considerados factores que modifican los resultados artificialmente (Gattepaille et al., 2013).

A partir del archivo vcf, se creó un espectro de frecuencias de sitio plegado (“folded SFS”) para cada población utilizando easySFS (<https://github.com/isaacovercast/easySFS>).

Los parámetros para el análisis en Stairway Plot fueron los siguientes: 67% de los sitios para el entrenamiento; puntos de ruptura aleatorios a los 4, 9, 14 y 18; y se asumió un año como tiempo de generación (Pérez comm. pers). El tiempo

de generación se refiere a la edad en la que las hembras de la especie alcanzan el estado reproductivo lo que hace posible la estimación de la tasa de crecimiento de la población (Charlesworth, 1994). La tasa de mutación se asumió como de 2.4×10^{-9} , pues este valor es utilizado con frecuencia en estudios sobre especies del orden Squamata (Pasquesi et al., 2018; Green et al., 2014).

V. Resultados

V.1. Extracción de ADN, cuantificación y obtención de SNPs

La extracción de ADN se llevó a cabo de forma exitosa para todas las muestras y se seleccionaron 50 para la secuenciación a partir de los resultados de la cuantificación de ADN. Mayor detalle de los resultados de extracción de ADN y cuantificación puede ser obtenida en Arana (2021).

Se obtuvieron dos conjuntos de datos después de filtrar con ipyrad la información de la secuenciación. En el primer conjunto de datos se obtuvieron 147 856 SNPs utilizando 0.85 de "umbral de clustering" y 33 como el número menor aceptable de muestras con información en un locus para incorporar dicho locus en el resultado. En el segundo conjunto de datos se obtuvieron 10869 SNPs utilizando el 100% de muestras como el número mínimo de muestras en las que debe estar presente un locus para retenerlo.

V.2. Flujo génico

Los valores de tasas de migración relativa obtenidos con divMigrate (Figura 4) a partir de 10 869 SNPs van desde 0.03817 (entre Mateo Salado y Tambo Inga) hasta 1.0 (entre la huaca San Marcos (SM) y la población localizada en el Parque Las Leyendas).

Aquellas poblaciones ubicadas en los extremos de la distribución geográfica de la especie en Lima presentan los niveles más bajos de migración, mientras que las tasas de migración más altas dentro del conjunto de datos obtenido se dieron entre las cuatro poblaciones con mayores abundancias registradas (la huaca San Marcos, la presente en las huacas del Parque Las Leyendas, la de

la huaca Pucllana y finalmente la de Mateo Salado) localizadas entre los ríos Rímac y Surco (Figura 4, Anexos 2).

Por otro lado, cabe resaltar el alto flujo bidireccional entre las poblaciones de la huaca San Marcos y las del Parque de Las Leyendas, con valores de migración de 0.99 y 1.0 (Figura 4). Ambas poblaciones formaban parte del complejo prehispánico Maranga.

Asimismo, valores intermedios de tasas de migración relativa (de 0.36 a 0.40) se observan desde las poblaciones localizadas en la huaca Mateo Salado y la de huaca Pucllana hacia el conjunto “huaca San Marcos – Parque de Las Leyendas”, con niveles ligeramente menores (0.28-0.31) en la otra dirección (Figura 4, Anexos 2 y 3).

Los resultados también indican valores especialmente bajos de migración desde y hacia la única localidad al norte del río Chillón: Tambo Inga (Anexos 6 y 7). En promedio, Tambo Inga tuvo los valores más bajos de migración en ambos sentidos, seguido de poblaciones localizadas al norte del río Rímac, como Garagay y El Paraíso, y de poblaciones en los extremos al sur (Pachacamac) y al este (Puruchuco).de la distribución de la especie (Anexos 2 y 3).

Finalmente, cabe resaltar entre las cuatro poblaciones con mayor flujo génico, la población de Mateo Salado es la que presentó menores valores de tasa de migración hacia y desde las otras poblaciones estudiadas (Figura 4, Anexos 2 y 3).

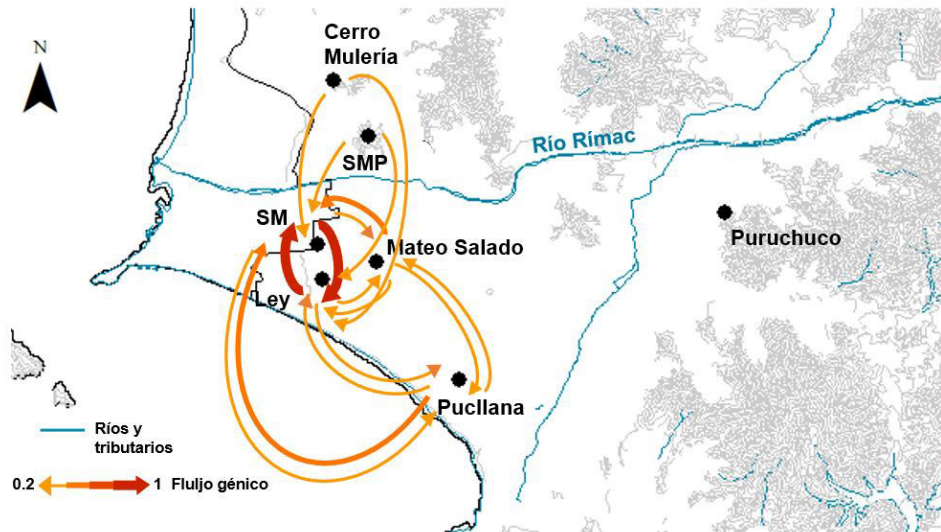


Figura 4. Dirección y magnitud (indicada por el grosor de la flecha y el color indicado en la leyenda) del flujo genético estimado entre las poblaciones estudiadas basado en el análisis divMigrate. Sólo se muestran aquí, con fines ilustrativos, los resultados con tasas de migración relativa superiores a 0,2. SM: Huaca San Marcos, Ley: huacas del Parque Las Leyendas.

V.3. Aislamiento por Distancia

La distancia geográfica muestra una correlación no significativa con la distancia genética ($r = 0.3045$; $p\text{-value} = 0.080292$), lo cual sugiere que no existe un patrón que muestre Aislamiento por Distancia (Figura 5).

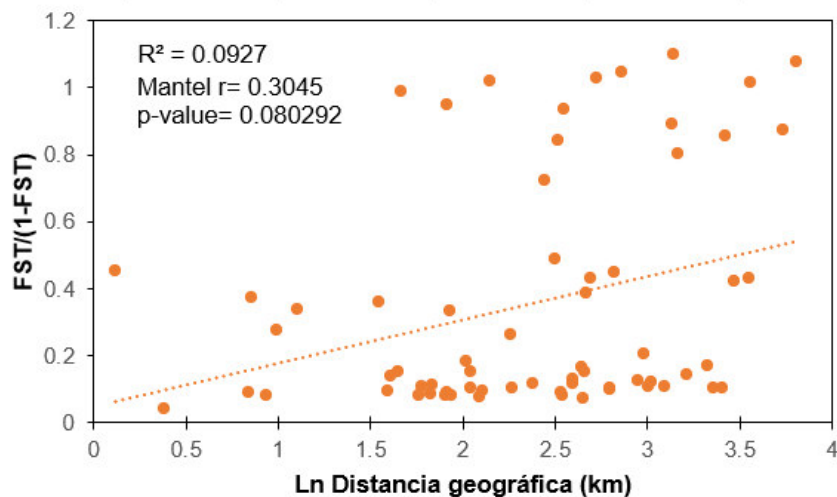


Figura 5. Test de Mantel que muestra la correlación entre distancias genéticas linealizadas por pares ($F_{ST}/(1-F_{ST})$) con las distancia geográficas (distancia más corta en kilómetros entre todos los lugares de muestreo) en logaritmo. Cada punto representa la comparación entre dos localidades.

V.4. Historia Demográfica

Los análisis con "Stairway plot", considerando un tiempo de generación de un año y utilizando el conjunto de datos con 147 856 SNPs, revelaron un cuello de botella poblacional en las cuatro poblaciones analizadas: Parque de Las Leyendas, huaca San Marcos, Mateo Salado y Huaca Pucllana.

En el Parque de Las Leyendas se estimó que la disminución del tamaño efectivo ocurrió hace unos 3100 años y alcanzó su mínimo hace unos 2000 años (Figura 6A). El tamaño de la población comenzó a aumentar después del cuello de botella y alcanzó su máximo hace 700 años, periodo a partir del cual el tamaño de la población se mantuvo estable (Figura 6A).

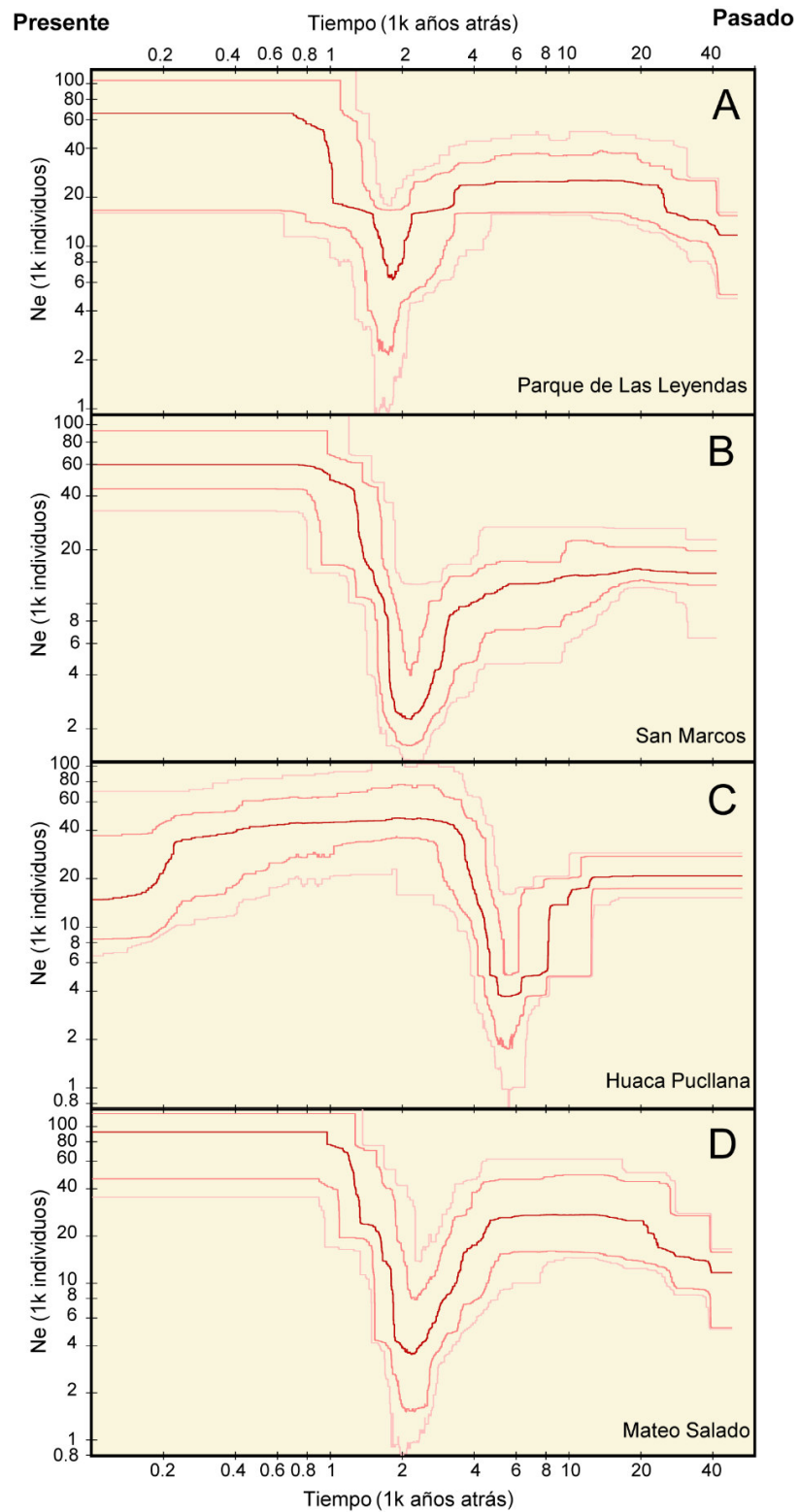


Figura 6. Inferencia demográfica por "diagrama de escalera" de las poblaciones de A) Parque de Las Leyendas, B) Huaca San Marcos, C) Mateo Salado, y D) Huaca Pucllana. La línea roja muestra la estimación mediana del tamaño efectivo de la población. Las líneas grises indican los intervalos de confianza del 75% (oscuro) y del 95% (claro).

Del mismo modo, en huaca San Marcos la estimación del periodo en el que disminuyó el tamaño efectivo poblacional indica que ocurrió hace unos 5000 años y alcanzó su mínimo hace alrededor de 2000 años (Figura 6B). Se estima también un aumento en el tamaño de la población luego del cuello de botella. Este crecimiento tiene su máximo hace 1000 años, pues en adelante la población se mantiene estable (Figura 6B).

En Mateo Salado se estimó que el tamaño efectivo poblacional disminuyó ligeramente hace 5000 años, y luego drásticamente hace 3000 años, alcanzando un tamaño mínimo hace aproximadamente 2000 años (Figura 6C). Luego de esto se da una recuperación en cuanto al tamaño de la población con un máximo de tamaño hace 800 años aproximadamente, después de lo cual el tamaño de la población también se mantuvo estable (Figura 6C).

Por otro lado, en Huaca Pucllana se estima que la población efectiva comenzó a disminuir hace más de 10 mil años, y cayó drásticamente hace 8000 años, alcanzando su mínimo hace unos 5000 años (Figura 6D). Cabe mencionar que la línea del intervalo de confianza del 75% (línea gris) indica diferentes fechas para el cuello de botella, señalando el drástico descenso del tamaño de la población hace unos 6000 años (Figura 6D). El tamaño de la población comenzó a aumentar tras el cuello de botella y alcanzó su máximo hace unos 3000 años, momento a partir del cual el tamaño de la población se mantuvo estable hasta hace unos 200 años, en los que se observa un descenso de la población efectiva (Figura 6D).

VI. Discusión

VI.1 Flujo génico

Los resultados obtenidos a partir del análisis de flujo génico con *divMigrate* corroboran en gran medida los resultados de estructuración poblacional obtenidos por Arana (2021), puesto que se evidencian bajos niveles de flujo génico (expresado en tasas de migración relativas) entre las poblaciones, en particular entre las poblaciones en los extremos de la distribución geográfica de la especie en Lima. Esto indica que la probabilidad de que un individuo de una población en una huaca de la ciudad de Lima pueda dispersarse a otra huaca es mínima.

Asimismo, *divMigrate* señala niveles muy altos de flujo génico (0.99-1.0) entre la población de huaca San Marcos y Parque de Las Leyendas, coincidiendo con los resultados de estructuración genética previamente registrados, en los cuales ambas poblaciones se agrupaban en los resultados de *STRUCTURE* (Arana, 2021). Ambas localidades estaban conectadas mediante zonas sin asfalto hasta la década de los '50, cuando se completó el proceso de asfaltado de la avenida Venezuela y se produjo un incremento en la infraestructura de la zona incluyendo el establecimiento del zoológico dentro de las instalaciones del Parque Las Leyendas y la construcción de los campus de las universidades Universidad Nacional Mayor de San Marcos y Pontificia Universidad Católica del Perú (Bonilla et al., 2009). También durante esa época se estableció el Asentamiento Humano Pando IX etapa, el cual fragmentó los restos locales del Complejo Arqueológico Maranga y aisló a pequeñas huacas (Bonilla et al., 2009).

Actualmente ambas localidades se encuentran separadas por cercos perimétricos, múltiples edificaciones y numerosas pistas con gran cantidad de tráfico. La probabilidad de que la migración se mantenga a niveles mayores de 0.99 es altamente improbable. Por lo tanto, se colige que la resolución obtenida permite obtener información sobre flujo génico que precede al menos a 1950.

En las siguientes décadas, de no restaurarse una vía accesible para el movimiento de *Phyllodactylus sentosus*, se espera que los análisis tanto de flujo génico como de diferenciación muestren los efectos que el presente aislamiento entre las dos localidades produzca.

De igual manera, entre las cuatro poblaciones más grandes (Parque de Las Leyendas, huaca San Marcos, Huaca Pucllana, y Mateo Salado), los valores de migración observados hacia y desde Mateo Salado fueron menores, lo cual concuerda con los altos coeficientes de pertenencia a un grupo genético que se registraron previamente para esta localidad (Arana, 2021).

Por otro lado, los resultados de flujo génico en divMigrate no logran aclarar la estructura genética previamente registrada en localidades ubicadas en el norte del lecho del río Rímac. En general los resultados indican valores muy bajos de migración relativa entre estas localidades, lo cual indica que el flujo génico que presentaron estas poblaciones fue detenido antes que el flujo génico entre poblaciones en el sur y centro de la ciudad de Lima, como huaca San Marcos y Parque de Las Leyendas.

El flujo génico limitado o reducido es el factor principal que influye en la estructura genética, en especial la de aquellas especies con un pequeño rango de distribución (Kelly et al., 2010). Esto se debe a que la falta de flujo génico incrementa el efecto de la deriva génica, la cual actúa de forma diferente en cada subpoblación aislada (Templeton, 2006). En consecuencia, el bajo flujo génico puede explicar en gran medida la estructura genética del gecko de Lima *Phyllodactylus sentosus*.

Los patrones de flujo génico observados a partir de los resultados de divMigrate no son explicados en su totalidad por la presencia de los ríos Rímac y Chillón. En el caso del río Chillón, éste muestra signos de ser una barrera natural para el flujo génico puesto que Tambo Inga presenta los niveles de migración más bajos en comparación con otras localidades. Tambo Inga es la localidad que representa el extremo norte de la distribución de *P. sentosus* y es exclusiva en su ubicación al norte del Río Chillón.

Por otro lado, los resultados de flujo génico concuerdan con los resultados previos de estructuración génica (Arana, 2021) en cuanto a la importancia del río Rímac como barrera natural. A pesar de que se observan valores mayores de migración entre poblaciones al sur del río Rímac que entre poblaciones de ambos lados del río; hay poblaciones al norte del río Rímac que presentan mayores tasas de migración hacia las localidades huaca San Marcos y Parque Las Leyendas (ambas al sur del río) que hacia localidades cercanas. Es por ello que los patrones de flujo génico no se pueden explicar en su totalidad en base a la presencia del río Rímac.

Estos resultados pueden indicar que los ríos han sido una barrera inestable, permitiendo el flujo génico en ciertos periodos y actuando como barrera en otros, dependiendo de la fluctuación del caudal. Este tipo de efecto de los ríos ya ha sido propuesto para explicar el flujo génico registrado para *Homonota uruguayensis*, un gecko de las pampas de Brasil y Uruguay (Felappi et al., 2015), en poblaciones de roedores (Nascimento et al., 2013) y lagartijas (Siedschlag et al., 2010). Variaciones en el caudal del río Rímac son evidentes en los diferentes mapas que describen el río a lo largo de las décadas (<https://lima2000.com/mapas-historicos/>).

Por otra parte, los resultados del test de Mantel indican que la diferenciación genética (F_{st}) entre poblaciones no se explica por el modelo de Aislamiento por Distancia. El modelo de Aislamiento por Distancia describe la relación entre la migración y la distancia en espacios homogéneos, donde los patrones no están influenciados por elementos más complejos del paisaje (Slatkin, 1993; Wright, 1943). Los resultados indican que elementos del paisaje modificado por actividad humana, los cuales son heterogéneos y complejos, sí afectan a los patrones de migración de la especie. Por lo tanto, los resultados obtenidos en su conjunto indican que la probabilidad de que las construcciones urbanas representen una barrera importante para la dispersión de *Phyllodactylus sentosus* es sumamente alta.

Casos similares al efecto de la urbanización sobre la dispersión de *Phyllodactylus sentosus* han sido reportados previamente en mamíferos (Gortat et al., 2017; Kimmig et al., 2020), aves y reptiles (Delaney et al., 2010; Lettoof et al., 2021). Asimismo, el efecto de la fragmentación urbana en el flujo génico de geckos también ha sido analizado en la población del gecko *Phelsuma guimbeaui* en la República de Mauritius (Buckland et al., 2014). Esta especie es endémica de la isla de Mauritius, su rango de distribución es restringido al igual que *Phyllodactylus sentosus*, y tras la fragmentación de su hábitat las poblaciones remanentes en parches boscosos presentan ahora alta diferenciación genética y bajo flujo génico (Buckland et al., 2014).

Los resultados de los análisis de flujo génico también concuerdan con resultados de revisiones sobre el impacto observado en las poblaciones de reptiles causado por la modificación urbana del paisaje, que indican que el efecto sobre la dispersión es más severo para especies de reptiles con alta fidelidad al hogar, baja capacidad de dispersión y un pequeño rango de distribución (Johnson & Munshi-South, 2017; French et al., 2018; Doherty et al., 2020). *Phyllodactylus sentosus* presenta estas características (Pérez et al., 2013; Olivera et al., 2016; Pérez & Balta, 2016).

VI.2. Historia demográfica

Tres de las cuatro poblaciones analizadas para estimar su historia demográfica muestran un decrecimiento en su tamaño hace 5000 - 3000 años. Estas poblaciones (Mateo Salado, Parque de Las Leyendas y San Marcos), luego de un cuello de botella en el cual el tamaño mínimo se presentó hace 2000 años, se recuperaron y alcanzaron un tamaño estable. Por otro lado, la población de Pucllana muestra un cuello de botella en el periodo aproximado entre 8000 y 5000 años atrás. Después de que esta población se recuperara se registró una caída en el tamaño efectivo hace 200 años, luego de lo cual la población se vuelve a estabilizar.

La ciudad de Lima se encuentra en la costa central del Perú, una zona árida con depósitos de arenas finas, que se encuentra en el cono aluvial del río Rímac (Villacorta, 2015). Diversos factores pudieron afectar la topografía, clima y vegetación de la zona durante los periodos en los cuales se han estimado cuellos de botella de las poblaciones de *Phyllodactylus sentosus*. Entre estos factores destacan eventos de *El Niño Southern Oscillation* (ENSO), los cuales pueden producir inundaciones; variaciones de temperatura y precipitación; y la modificación antrópica de la zona por la construcción de canales de regadío.

Sin embargo, simulaciones del clima durante el Holoceno en Sudamérica y su impacto en la vegetación muestran que en la costa central del Perú no hubo mayor variación en la precipitación y vegetación en los últimos 8000 años, a diferencia de lo ocurrido en el norte y sur del Perú (Maksic et al., 2019). En general, en Sudamérica se estima que hace 6000 años ocurrió una estabilización del clima que permitió un aumento en las poblaciones humanas en el sub-continente (Riris & Arroyo-Kalin, 2019).

En cuanto a ENSO, se estima que El Niño estuvo ausente o fue infrecuente entre los años 5000 a 4000 AP, y después de este periodo El Niño volvió a estar presente con una frecuencia e intensidad similar a la actual, aunque con menos variabilidad interanual (Sandweiss, 2003; Carré et al., 2021). Asimismo, se ha estimado que entre 7000 a 8000 años atrás ocurrieron con mayor frecuencia inundaciones en la costa de Perú (Carré et al., 2014; Carré et al., 2021).

En el área geográfica actualmente ocupada por la ciudad de Lima, diversas culturas prehispánicas han coexistido con la fauna de la costa peruana y han modificado el paisaje para construir templos y ciudades (Bonilla et al., 2009). Estas culturas preincaicas también desarrollaron sistemas acuíferos que les permitieron sostener grandes terrenos de cultivo (Bonilla et al., 2009; Del Castillo, 2015). Esta gestión del agua y del suelo modificó el paisaje de Lima y, por tanto, los hábitats de la fauna y la flora de la ciudad (ANA, 2016; Del Castillo, 2015). En el periodo Arcaico Superior (hace ~4720 a ~3520 años) ya se

registraba en el valle del Rímac la domesticación de plantas y animales, así como los primeros canales de regadío construidos en la zona (ANA, 2016). Posteriormente, en el Periodo Formativo (hace ~3520 a ~1920 años) se construyeron obras hidráulicas de gran envergadura y una expansión de la agricultura intensiva (ANA, 2016) (Figura 7). Con el desarrollo de la urbanización más reciente, la modificación del paisaje de Lima ha sido más dramática, incluyendo aspectos como los edificios y las carreteras (Del Castillo, 2015; Sáez Giraldez et al., 2010) (Figuras 7 y 8).

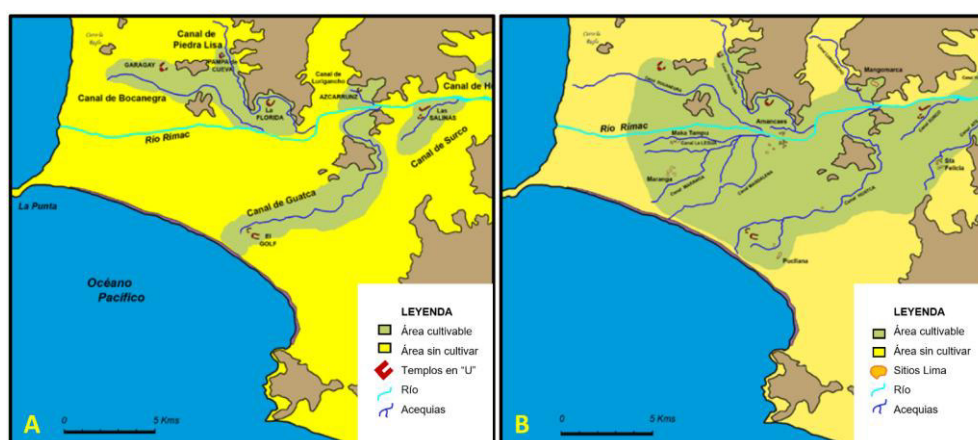


Figura 7. Planos del valle medio y bajo del río Rímac durante A) el periodo Formativo inferior (1500 a. C. a 100 d. C.) y B) el periodo de los Desarrollos Regionales (100 d. C. a 700 d. C.), en donde se observa el crecimiento de los canales o acequias y las áreas agrícolas. (Planos modificados de ANA, 2016).

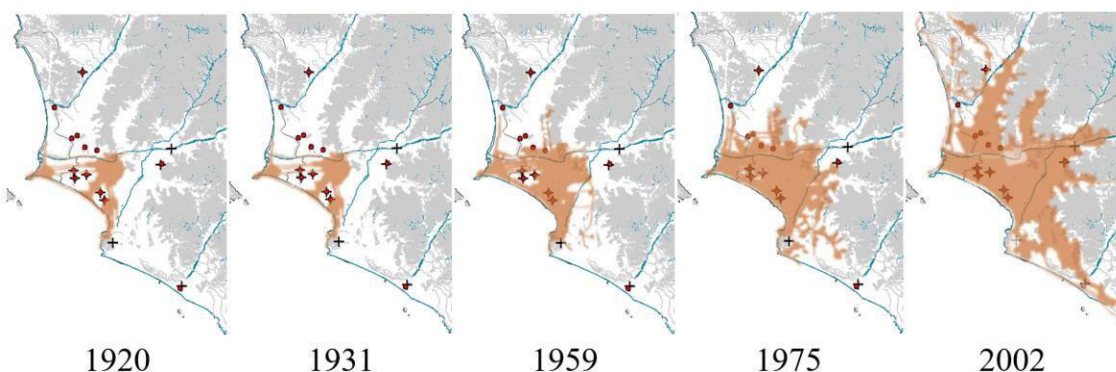


Figura 8. El avance del crecimiento urbano (zona coloreada en color anaranjado) de Lima desde 1920 (mapas basados en el trabajo de Sáez Giraldez et al., 2010). Los puntos rojos representan a las localidades de *P. sentosus* evaluadas en el presente estudio. Las localidades registradas previamente al proyecto están representadas por una cruz. Tomado de Arana (2021).

La estimación de la historia demográfica del gecko de Lima detectó eventos de cuello de botella consistentes con efectos considerables en las poblaciones de esta especie por el cambio antropogénico de la topografía. Por otro lado, la población de huaca Pucllana pudo verse afectada por una inundación causada por un evento ENSO en años previos a la instalación de comunidades preincaicas. Sin embargo, un evento que solo afecte a esta localidad es poco probable. Por lo tanto, es posible que la variación en las fechas estimadas del cuello de botella en Pucllana se deba a efectos de sesgo relacionados a migraciones recientes. Este tipo de sesgo por procesos demográficos se ha detectado en diferentes tipos de análisis de historia demográfica (Gattepaille et al., 2013).

Futuros estudios que abarquen temas como el efecto de la interacción de *P. sentosus* con potenciales competidores, la estimación de variaciones locales de la distribución de la vegetación en el valle del río Rímac a lo largo del tiempo, así como evaluaciones de abundancia poblacional de esta especie en las localidades más pequeñas, brindarán más información para dilucidar a mayor detalle la historia evolutiva de este gecko endémico. Sin embargo, la información obtenida en el presente estudio permite establecer un claro soporte para proponer acciones de conservación.

El crecimiento de la ciudad de Lima está caracterizado en gran medida por asentamientos informales, los cuales se establecen en terreno árido (Sáez Giraldez et al., 2010). Si esta tendencia continúa, aquellas poblaciones de *Phyllodactylus sentosus* localizadas fuera de áreas protegidas por razones culturales o arqueológicas se verán gravemente afectadas por la inminente modificación - o incluso desaparición - de su hábitat. Frente a este escenario, es necesario implementar acciones de conservación para evitar la extinción de esta especie.

Conservar su diversidad genética es una de las muchas estrategias necesarias para que esta especie pueda alcanzar un tamaño poblacional favorable. Los

resultados presentados en este estudio muestran el bajo flujo génico detectado entre las poblaciones analizadas, por lo cual se plantea la translocación asistida de individuos para evitar la pérdida de alelos y por lo tanto preservar el potencial evolutivo de la especie. Debido a que las poblaciones analizadas provienen de ambientes similares, el riesgo de depresión exogámica es mínimo. La depresión exogámica es la disminución en *fitness* de las generaciones siguientes por el entrecruzamiento de poblaciones y es más probable que ocurra cuando las poblaciones habitan ambientes diferentes, debido a que estos se introducen alelos no han sido seleccionados para cierto tipo de factores ambientales (Frankham et al., 2011). Las localidades analizadas comparten características como suelo árido, temperatura y mínima vegetación, por lo que es poco probable que la translocación cause depresión exogámica.

Cabe resaltar que los esfuerzos de translocación no serán suficientes para conservar de manera eficaz a la especie en la ausencia de medidas que prevengan el deterioro y desaparición de las zonas en las cuales actualmente *P. sentosus* se refugia. Esto requiere la acción conjunta de instituciones arqueológicas, municipalidades, entidades gubernamentales e investigadores.

VII. Conclusiones y Recomendaciones

VII.1 Conclusiones

- Los resultados indican que hay flujo génico limitado por la modificación del hábitat por actividad antrópica entre las poblaciones en Lima del gecko *Phyllodactylus sentosus*. Esta modificación empezó por la construcción de canales por culturas pre-incas y continúa con mayor rapidez e impacto con la construcción de zonas urbanas.
- No se encontró una relación importante entre el grado de flujo génico y la distancia geográfica entre las poblaciones estudiadas, por lo que la estructuración genética observada en estudios previos no puede ser explicada meramente por Aislamiento por Distancia.

- Se identificaron eventos de cuello de botella en cuatro poblaciones del gecko de Lima, los cuales pueden estar relacionados al cambio de la topografía de la zona por culturas pre-incas mediante la construcción de canales hidráulicos.

VII.2 Recomendaciones

- Es recomendable incorporar en un futuro plan de manejo para la conservación de *Phyllodactylus sentosus* la recuperación del flujo génico entre las poblaciones mediante la translocación de individuos entre localidades. Para ello se debe realizar coordinaciones con las entidades encargadas de salvaguardar los sitios arqueológicos e implementar evaluaciones a largo plazo que permitan analizar la recuperación de las poblaciones y su diversidad genética.
- También se recomienda realizar estudios enfocados en dilucidar los patrones de flujo génico en las poblaciones localizadas al norte del río Rímac, con un número mayor de muestras. Estas poblaciones son las que enfrentan un mayor riesgo de desaparecer, por lo que obtener más información tanto genética como demográfica es urgente.
- Se recomienda continuar con estudios sobre la reproducción de *Phyllodactylus sentosus* para incorporar información más exacta en los análisis de genética poblacional y obtener estimaciones de historia demográfica más exactas.

VIII. Referencias Bibliográficas

- Agostino, N. D., Taranto, F., Camposeo, S., Mangini, G., Fanelli, V., Gadaleta, S., Miazzi, M. M., Pavan, S., Rienzo, V., Sabetta, W., Lombardo, L., Zelasco, S., Perri, E., Lotti, C., Ciani, E., & Montemurro, C. (2018). GBS-derived SNP catalogue unveiled wide genetic variability and geographical relationships of Italian olive cultivars. *Scientific Reports*, 8(15877). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34207-y>
- Alcala, N., Goudet, J., & Vuilleumier, S. (2014). On the transition of genetic differentiation from isolation to panmixia: what we can learn from GST and D. *Theoretical population biology*, 93, 75-84. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2014.02.003>
- Alipour, H., Bihamta, M. R., & Mohammadi, V. (2017). Genotyping-by-Sequencing (GBS) Revealed Molecular Genetic Diversity of Iranian Wheat Landraces and Cultivars. *Frontiers in Plant Science*, 8(1293). <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01293>
- Allendorf, F. W., Funk, W. C., Aitken, S. N., Byrne, M., Luikart, G., & Antunes, A. (2022). *Conservation and the genomics of populations* (Third edition). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Allendorf, F. W., Hohenlohe, P. A., & Luikart, G. (2010). Genomics and the future of conservation genetics. *Nature reviews genetics*, 11(10), 697-709. <https://doi.org/10.1038/nrg2844>
- ANA. 2016. *Rímac: Historia del Río Hablador*. (Primera Edición). Autoridad Nacional del Agua. PERÚCUADROS EIRL.
- Andrews, K. R., Good, J. M., Miller, M. R., Luikart, G., & Hohenlohe, P. A. (2016). Harnessing the power of RADseq for ecological and evolutionary genomics. *Nature Reviews Genetics*, 17(2), 81–92. <https://doi.org/10.1038/nrg.2015.28>
- Arana, A. (2021). *Estructura genética poblacional de Phyllodactylus sentosus (Squamata: Phyllodactylidae) mediante Genotipado por Secuenciación (GBS)* [Tesis de Título, Universidad Nacional Mayor de San Marcos]. Repositorio Institucional de la UNMSM. <https://hdl.handle.net/20.500.12672/17203>.
- Arteaga, A., Bustamante, L., Tapia, W., Carrión, J., & Guayasamin, J. (2019). Two new species of leaf-toed geckos (*Phyllodactylus*) from Isabela Island, Galápagos

- Archipiélago, Ecuador. In A. Arteaga, L. Bustamante, J. Vieira, J. M. Guayasamin (Eds.), *Reptiles of Galápagos* (pp.172-186). Tropical Herping. <http://zoobank.org/3C330FDA-82FE-47CA-8232-DEC69823FC80>
- Barthel, L. M., Wehner, D., Schmidt, A., Berger, A., Hofer, H., & Fickel, J. (2020). Unexpected Gene-Flow in Urban Environments: The Example of the European Hedgehog. *Animals*, *10*(12), 2315.
- Beerli, P. (2009). How to use MIGRATE or why are Markov chain Monte Carlo programs difficult to use? In G. Bertorelle, M. Bruford, H. Hauffe, A. Rizzoli, & C. Vernesi (Authors), *Population Genetics for Animal Conservation* (Conservation Biology, pp. 42-79). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511626920.004
- Beerli, P. (1998). Estimation of migration rates and population sizes in geographically structured populations. *Nato Asi Series A Life Sciences*, *306*, 39-54.
- Beninde, J., Feldmeier, S., Werner, M., Peroverde, D., Schulte, U., Hochkirch, A., & Veith, M. (2016). Cityscape genetics: structural vs. functional connectivity of an urban lizard population. *Molecular ecology*, *25*(20), 4984-5000.
- Blair, C., Jiménez Arcos, V. H., Mendez de la Cruz, F. R., & Murphy, R. W. (2013). Landscape Genetics of Leaf-Toed Geckos in the Tropical Dry Forest of Northern Mexico. *PLoS ONE*, *8*(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057433>
- Bonilla, E., Fuentes, M., García, J., Guzman, M., Martucelli, E., Negro, S., & Villamón, J. (2009). *Guía de arquitectura y paisaje Lima y El Callao*. Consejería de Vivienda y Ordenación del Territorio, Universidad Ricardo Palma.
- Bouzat, J. L. (2010). Conservation genetics of population bottlenecks: the role of chance, selection, and history. *Conservation Genetics*, *11*, 463-478. <https://doi.org/10.1007/s10592-010-0049-0>
- Brook, B.W., Sodhi, N.S., Bradshaw, C.J.A. (2008). Synergies among extinction driver under global change. *Trends in Ecology and Evolution* *23*, 453-460.
- Buckland, S., Cole, N. C., Groombridge, J. J., Küpper, C., Burke, T., Dawson, D. A., Gallagher, L. E., & Harris, S. (2014). High risks of losing genetic diversity in an endemic Mauritian Gecko: Implications for conservation. *PLoS ONE*, *9*(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093387>
- Carré, M., Sachs, J. P., Purca, S., Schauer, A. J., Braconnot, P., Falcón, R. A., ... & Lavallée, D. (2014). Holocene history of ENSO variance and asymmetry in the

- eastern tropical Pacific. *Science*, 345(6200), 1045-1048.
- Carré, M., Braconnot, P., Elliot, M., D'agostino, R., Schurer, A., Shi, X., ... & Harrison, S. P. (2021). High-resolution marine data and transient simulations support orbital forcing of ENSO amplitude since the mid-Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 268, 107125.
- Charlesworth, B. (1994). *Evolution in age-structured populations* (Vol. 2, pp. 29.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Cossíos, E. D., & Icochea, J. (2006). New records of the Lima, *Phyllodactylus sentosus* (Reptilia, Geckonidae). *Ecología Aplicada*, 5(1,2), 182–184.
- Culley, T. M., Sbita, S. J., & Wick, A. (2007). Population genetic effects of urban habitat fragmentation in the perennial herb *Viola pubescens* (Violaceae) using ISSR markers. *Annals of Botany*, 100(1), 91–100. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm077>
- Decreto Supremo D.S. N° 004–2014–MINAGRI. (2014). *Decreto Supremo que aprueba la actualización de la lista de clasificación y categorización de las especies amenazadas de fauna silvestre*. (pp. 520497–520504).
- Del Castillo, J. (2015). Lima Biotopo: Ecosistemas de montaña, patrimonio arqueológico indígena y activismo en los intersticios urbanos de la megalópolis andina. En: VII Seminario Internacional de Investigación en Urbanismo, Barcelona-Montevideo, junio 2015. Barcelona: DUOT. <https://doi.org/10.5821/siiu.6178>
- Delaney, K. S., Riley, S. P. D., & Fisher, R. N. (2010). A rapid, strong, and convergent genetic response to urban habitat fragmentation in four divergent and widespread vertebrates. *PLoS ONE*, 5(9), 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012767>
- Diniz-Filho, J. A. F., Soares, T. N., Lima, J. S., Dobrovolski, R., Landeiro, V. L., Telles, M. P. D. C., ... & Bini, L. M. (2013). Mantel test in population genetics. *Genetics and molecular biology*, 36, 475-485. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572013000400002>
- Dixo, M., Metzger, J. P., Morgante, J. S., & Zamudio, K. R. (2009). Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. *Biological Conservation*, 142(8), 1560–1569. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.11.016>
- Dixon, J. R., & Huey, R. B. (1970). Systematics of the lizards of the gekkonid genus

- Phyllodactylus of mainland South America. *Contributions in Science*, 192, 48–50.
<https://www.biodiversitylibrary.org/page/52109083#page/357/mode/1up>
- Doherty, T. S., Balouch, S., Bell, K., Burns, T. J., Feldman, A., Fist, C., Garvey, T. F., Jessop, T. S., Meiri, S., & Driscoll, D. A. (2020). Reptile responses to anthropogenic habitat modification: A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 29(7), 1265-1279. <https://doi.org/10.1111/geb.13091>
- Dorant, Y., Benestan, L., Rougemont, Q., Normandeau, E., Boyle, B., Rochette, R., & Bernatchez, L. (2019). Comparing Pool - seq, Rapture, and GBS genotyping for inferring weak population structure: The American lobster (*Homarus americanus*) as a case study. *Ecology and Evolution*, 9, 6606–6623. <https://doi.org/10.1002/ece3.5240>
- Dornburg, A., Lippi, C., Federman, S., Moore, J. A., Warren, D. L., Iglesias, T. L., ... & Jones, A. (2016). Disentangling the influence of urbanization and invasion on endemic geckos in tropical biodiversity hot spots: a case study of *Phyllodactylus martini* (Squamata: Phyllodactylidae) along an urban gradient in Curaçao. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 57(2), 147-164.
- Eaton, D. A. R., & Overcast, I. (2020). ipyrad: Interactive assembly and analysis of RADseq datasets. *Bioinformatics*, 36(8), 2592-2594. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz966>
- Eklom, R., & Galindo, J. (2011). Applications of next generation sequencing in molecular ecology of non-model organisms. *Heredity*, 107(1), 1–15. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.152>
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A Robust, Simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. *PLoS ONE*, 6(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
- Epperson, B.K. (2003). *Geographical Genetics*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. (pp. 376).
- Ersts, P.J. (2022). *Geographic Distance Matrix Generator (version 1.2.3)*. American Museum of Natural History, Center for Biodiversity and Conservation. Recuperado el 07 de marzo de 2022 de http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/gdmg.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

- Felappi, J. F., Vieira, R. C., Fagundes, N. J. R., & Verrastro, L. V. (2015). So far away, yet so close: Strong genetic structure in *Homonota uruguayensis* (Squamata, Phyllodactylidae), a species with restricted geographic distribution in the Brazilian and Uruguayan Pampas. *PLoS ONE*, *10*(2), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118162>
- Fernández, S. (2019). *Evaluación de la dinámica poblacional del gecko de Lima Phyllodactylus sentosus (Reptilia: Phyllodactylidae)* [Tesis de Título, Universidad Peruana Cayetano Heredia]. Repositorio Institucional de la UPCH. <https://hdl.handle.net/20.500.12866/7775>.
- Frankham, R. (2015). Genetic rescue of small inbred populations: Meta-analysis reveals large and consistent benefits of gene flow. *Molecular ecology*, *24*(11), 2610–2618. <https://doi.org/10.1111/mec.13139>
- Frankham, R., Ballou, J., & Briscoe, D. (2010). *Introduction to Conservation Genetics* (Second Edition). Cambridge, UK: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1071/pc010217>
- Frankham, R., Ballou, J. D., Eldridge, M. D., Lacy, R. C., Ralls, K., Dudash, M. R., & Fenster, C. B. (2011). Predicting the probability of outbreeding depression. *Conservation Biology*, *25*(3), 465–475. doi:10.1111/j.1523-1739.2011.01662.x
- Franklin, A. B., Noon, B. R., & George, T. L. (2002). What is habitat fragmentation? *Studies in avian biology*, *25*, 20–29.
- French, S. S., Webb, A. C., Hudson, S. B., & Virgin, E. E. (2018). Town and Country Reptiles: A Review of Reptilian Responses to Urbanization. *Integrative and Comparative Biology*, *58*(5), 948–966. <https://doi.org/10.1093/icb/icy052>
- Gattepaille, L., Jakobsson, M. & Blum, M. (2013). Inferring population size changes with sequence and SNP data: lessons from human bottlenecks. *Heredity* *110*, 409–419. <https://doi.org/10.1038/hdy.2012.120>
- Goudet, J. (2005). Hierfstat, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes*, *5*(1), 184–186.
- Gortat, T., Rutkowski, R., Gryczynska, A., Kozakiewicz, A., & Kozakiewicz, M. (2017). The spatial genetic structure of the yellow-necked mouse in an urban environment—a recent invader vs. a closely related permanent inhabitant. *Urban*

- Ecosystems*, 20(3), 581-594.
- Green, R. E., Braun, E. L., Armstrong, J., Earl, D., Nguyen, N., Hickey, G., ... Castoe, T. A. (2014). *Three crocodylian genomes reveal ancestral patterns of evolution among archosaurs*. *Science*, 346(6215), 1254449–1254449. doi:10.1126/science.1254449
- Haig, S. M., Belthoff, J. R., & Allen, D. H. (1993). Population Viability Analysis for a Small Population of Red-Cockaded Woodpeckers and an Evaluation of Enhancement Strategies. *Conservation Biology*, 7(2), 289-301. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.07020289.x>
- Harrison, S., & Bruna, E. (1999). Habitat fragmentation and large-scale conservation: What do we know for sure? *Ecography*, 22(3), 225–232. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00496.x>
- Hedgecock, D., Barber, P. H., & Edmands, S. (2007). Genetic approaches to measuring connectivity. *Oceanography*, 20(3), 70-79.
- Hedrick, P. W. (2005). A standardized genetic differentiation measure. *Evolution*, 59(8), 1633-1638.
- Heled, J., & Drummond, A. J. (2008). Bayesian inference of population size history from multiple loci. *BMC evolutionary biology*, 8(1), 1-15. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-289>
- Hernández Sampieri, R., Fernández Collado, C., & Baptista Lucio, P. (2014). *Metodología de la investigación* (Sexta edición). México DF: McGraw-Hill.
- Ho, S. Y., & Shapiro, B. (2011). Skyline-plot methods for estimating demographic history from nucleotide sequences. *Molecular ecology resources*, 11(3), 423-434. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.02988.x>
- Hoehn, M., Sarre, S. D., & Henle, K. (2007). The tales of two geckos: Does dispersal prevent extinction in recently fragmented populations? *Molecular Ecology*, 16(16), 3299–3312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03352.x>
- Hu, Y., Resende Jr, M. F. R., Bombarely, A., Brym, M., Bassil, E., & Chambers, A. H. (2019). Genomics-based diversity analysis of Vanilla species using a Vanilla planifolia draft genome and Genotyping-By-Sequencing. *Scientific Reports*, 9(3416). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40144-1>
- Johnson, M. T., & Munshi-South, J. (2017). Evolution of life in urban environments. *Science*, 358(6363), eaam8327. <https://doi.org/science.aam8327>

- Johnson, J. L., Wittgenstein, H., Mitchell, S. E., Hyma, K. E., Temnykh, V., Kharlamova, A. V, Gulevich, R. G., Vladimirova, A., & Al, E. (2015). Genotyping-By-Sequencing (GBS) Detects Genetic Structure and Confirms Behavioral QTL in Tame and Aggressive Foxes (*Vulpes vulpes*). *PLoS ONE*, *10*(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127013>
- Jost, L. (2008). GST and its relatives do not measure differentiation. *Molecular ecology*, *17*(18), 4015-4026.
- Katsumura, T., Oda, S., Mitani, H., & Oota, H. (2019). Medaka Population Genome Structure and Demographic History Described via Genotyping-by-Sequencing. *Genes, Genomes, Genetics*, *9*, 217–228. <https://doi.org/10.1534/g3.118.200779>
- Keenan, K., McGinnity, P., Cross, T. F., Crozier, W. W., & 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. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
- Kelly, R. P., Oliver, T. A., Sivasundar, A., & Palumbi, S. R. (2010). A method for detecting population genetic structure in diverse, high gene-flow species. *Journal of Heredity*, *101*(4), 423-436.
- Kimmig, S. E., Beninde, J., Brandt, M., Schleimer, A., Kramer-Schadt, S., Hofer, H., ... & Frantz, A. C. (2020). Beyond the landscape: Resistance modelling infers physical and behavioural gene flow barriers to a mobile carnivore across a metropolitan area. *Molecular Ecology*, *29*(3), 466-484.
- Koch, C., Flecks, M., Venegas, P. J., Bialke, P., Valverde, S., & Rödder, D. (2016). Applying n-dimensional hypervolumes for species delimitation: Unexpected molecular, morphological, and ecological diversity in the Leaf-Toed Gecko *Phyllodactylus reissii* Peters, 1862 (Squamata: Phyllodactylidae) from northern Peru. *Zootaxa*, *4161*(1), 41–80. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4161.1.2>
- Kuhn, A. L. (2021). Genomic and Ecological Dimensions of Malagasy Reptile and Amphibian Biodiversity. [Tesis de Doctorado, City University of New York]. Repositorio Institucional – CUNY. https://academicworks.cuny.edu/gc_etds/4386
- Larson, W. A., Seeb, L. W., Everett, M. V., Waples, R. K., Templin, W. D., & Seeb, J. E. (2014). Genotyping by sequencing resolves shallow population structure to inform conservation of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Evolutionary Applications*, *7*(3), 355–369. <https://doi.org/10.1111/eva.12128>

- Legendre, P., Fortin, M. J., & Borcard, D. (2015). Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*, 6(11), 1239-1247.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12425>
- Lettoof, D. C., Thomson, V. A., Cornelis, J., Bateman, P. W., Aubret, F., Gagnon, M. M., & von Takach, B. (2021). Bioindicator snake shows genomic signatures of natural and anthropogenic barriers to gene flow. *PLoS one*, 16(10), e0259124.
- Li, S. H., Liu, Y., Yeh, C. F., Fu, Y., Yeung, C. K., Lee, C. C., ... & Yao, C. T. (2022). Not out of the woods yet: Signatures of the prolonged negative genetic consequences of a population bottleneck in a rapidly re-expanding wader, the black-faced spoonbill *Platalea minor*. *Molecular Ecology*, 31(2), 529-545.
<https://doi.org/10.1111/mec.16260>
- Li, H., Qu, W., Obrycki, J. J., Meng, L., Zhou, X., Chu, D., & Li, B. (2020). Optimizing sample size for population genomic study in a global invasive lady beetle, *Harmonia axyridis*. *Insects*, 11(290). <https://doi.org/10.3390/insects11050290>
- Liu, X., & Fu, Y. X. (2015). Exploring population size changes using SNP frequency spectra. *Nature genetics*, 47(5), 555-559. <https://doi.org/10.1038/ng.3254>.
- Liu, X., & Fu, YX. (2020). Stairway Plot 2: demographic history inference with folded SNP frequency spectra. *Genome Biol*, 21, 280. <https://doi.org/10.1186/s13059-020-02196-9>
- Liu, Z., He, C., & Wu, J. (2016). The relationship between habitat loss and fragmentation during urbanization: An empirical evaluation from 16 world cities. *PLoS ONE*, 11(4), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154613>
- López De Heredia, U. (2016). Las técnicas de secuenciación masiva en el estudio de la diversidad biológica. *Ciencias Naturales*, 64.
<https://doi.org/10.21630/mcn.2016.64.07>
- Lowe, W. H., & Allendorf, F. W. (2010). What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular ecology*, 19(15), 3038-3051.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04688.x>
- Magan, J. (2010). *Ensamblaje ecológico de poblaciones de Phyllodactylus sentosus y Phyllodoactylus microphyllus (SQUAMATA, GECKKONIDAE) en el Santuario de Pachacamac-Lima, Perú*. [Tesis de Título, Universidad Ricardo Palma]. Repositorio Institucional – URP. <http://repositorio.urp.edu.pe/handle/urp/986>.
- Maksic, J., Shimizu, M. H., de Oliveira, G. S., Venancio, I. M., Cardoso, M., &

- Ferreira, F. A. (2019). Simulation of the Holocene climate over South America and impacts on the vegetation. *The Holocene*, 29(2), 287-299.
- McCranie, J. R., & Blair Hedges, S. (2013). A new species of *Phyllodactylus* (Reptilia, Squamata, Gekkonoidea, Phyllodactylidae) from Isla de Guanaja in the Honduran Bay Islands. *Zootaxa*, 3694(1), 51–58. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3694.1.3>
- Miles, L. S., Rivkin, L. R., Johnson, M. T. J., Munshi-South, J., & Verrelli, B. C. (2019). Gene flow and genetic drift in urban environments. *Molecular Ecology*, 28, 4138–4151. <https://doi.org/10.1111/mec.15221>
- Miller, M. P., Davis, R. J., Forsman, E. D., Mullins, T. D., & Haig, S. M. (2018). Isolation by distance versus landscape resistance: Understanding dominant patterns of genetic structure in Northern Spotted Owls (*Strix occidentalis caurina*). *PLoS One*, 13(8), e0201720. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201720>
- Morin, P. A., Martien, K. K., & Taylor, B. L. (2009). Assessing statistical power of SNPs for population structure and conservation studies. *Molecular Ecology Resources*, 9(1), 66–73. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2008.02392.x>
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in ecology & evolution*, 10(2), 58-62. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88977-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6)
- Müller, N., & Werner, P. 2010. Urban Biodiversity and the Case for Implementing the Convention on Biological Diversity in Towns and Cities. En Müller, N., Werner, P., Kelcey, J.G. (Eds.), *Urban biodiversity and design* (pp. 1-33). New Jersey: Blackwell Publishing Ltd.
- Nascimento, F. F., Lazar, A., Menezes, A. N., Durans, A. D. M., Moreira, J. C., Salazar-Bravo, J., ... & Bonvicino, C. R. (2013). The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *PLoS One*, 8(4), e61924.
- Nazareno, A. G., Bemmels, J. B., Dick, C. W., & Lohmann, L. G. (2017). Minimum sample sizes for population genomics: an empirical study from an Amazonian plant species. *Molecular Ecology Resources*, 17(6), 1136–1147. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12654>
- Nei, M. (1973). Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the national academy of sciences*, 70(12), 3321-3323.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., Keerthi, S., & Wagner, H. (2013). *vegan: Community ecology package*. Recuperado de <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olivera, D., Castillo, L., & Gutiérrez, G. (2016). Primer registro de *Phyllodactylus sentosus* (Squamata: Phyllodactylidae) para el valle del río Chillón, Lima, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 23(3), 321–324. <https://doi.org/10.15381/rpb.v23i3.12869>
- Orsini, L., Vanoverbeke, J., Swillen, I., Mergeay, J., & De Meester, L. (2013). Drivers of population genetic differentiation in the wild: isolation by dispersal limitation, isolation by adaptation and isolation by colonization. *Molecular ecology*, 22(24), 5983-5999. <https://doi.org/10.1111/mec.12561>
- Pasquesi, G. I., Adams, R. H., Card, D. C., Schield, D. R., Corbin, A. B., Perry, B. W., ... & Castoe, T. A. (2018). Squamate reptiles challenge paradigms of genomic repeat element evolution set by birds and mammals. *Nature communications*, 9(1), 1-11.
- Pereira-Dias, L., Vilanova, S., Fita, A., Prohens, J., & Rodríguez-Burruezo, A. (2019). Genetic diversity, population structure, and relationships in a collection of pepper (*Capsicum* spp.) landraces from the Spanish centre of diversity revealed by genotyping-by-sequencing (GBS). *Horticulture Research*, 6(54). <https://doi.org/10.1038/s41438-019-0132-8>
- Pérez, J., & Balta, K. (2016). *Phyllodactylus sentosus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T48442971A48442982.en>
- Pérez, J., Ramírez, C., & Balta, K. (2013). A new record of *Phyllodactylus sentosus* (Dixon & Huey , 1970) (Squamata : Phyllodactylidae) for the coastal desert of Peru. *Cuadernos de Herpetología*, 27(2), 2013.
- Pérez, J., Rodríguez, J., Iturrizaga, J., Llerena, C., Olivera, D., Cossios, D., & Valdez, F. (2017). Análisis de Viabilidad de la Población del gecko de Lima (*Phyllodactylus sentosus*). In: Pérez, J., Elías, R., Balta, K., Rodríguez, J.E. & Matamoros, Y. (Eds). 2018. Análisis de Viabilidad de Población y Hábitat (PHVA) del gecko de Lima (*Phyllodactylus sentosus*). 7-10 de noviembre, 2017. Universidad Cayetano Heredia, Lima, Perú. Grupo de Especialistas en Planificación para la Conservación - UICN/SSC (CPSG Mesoamérica).
- Pringle, J. M., Blakeslee, A. M., Byers, J. E., & Roman, J. (2011). Asymmetric

- dispersal allows an upstream region to control population structure throughout a species' range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(37), 15288-15293. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100473108>
- Proft, K. M., Jones, M. E., Johnson, C. N., & Burrige, C. P. (2018). Making the connection: expanding the role of restoration genetics in restoring and evaluating connectivity. *Restoration Ecology*, 26(3), 411-418.
- Ramírez-Reyes, T., Blair, C., Flores-Villela, O., Piñero, D., Lathrop, A., & Murphy, R. (2020). Phylogenomics and molecular species delimitation reveals greatcryptic diversity of leaf-toed geckos (Phyllodactylidae: Phyllodactylus), ancient origins, and diversification in Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 150, 106880. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106880>
- Ramírez-Reyes, T., & Flores-Villela, O. (2018). Taxonomic changes and description of two new species for the *Phyllodactylus lanei* complex (Gekkota: Phyllodactylidae) in Mexico. *Zootaxa*, 4407(2), 151–190. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4407.2.1>
- Ramírez-Reyes, T., Piñero, D., Flores-villela, O., & Vázquez-domínguez, E. (2017). Molecular Phylogenetics and Evolution Molecular systematics, species delimitation and diversification patterns of the *Phyllodactylus lanei* complex (Gekkota: Phyllodactylidae) in Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 115, 82–94. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.07.008>
- Riris, P., & Arroyo-Kalin, M. (2019). Widespread population decline in South America correlates with mid-Holocene climate change. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.
- Rogan, J. E., & Lacher, T. E. (2018). Impacts of Habitat Loss and Fragmentation on Terrestrial Biodiversity. In E. Scott (Ed.), *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences* (pp. 1–18). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-409548-9.10913-3>
- Sáez Giraldez, E., García Calderón, J., & Roch Peña, F. (2010). La Ciudad Desde La Casa: Ciudades Espontáneas En Lima. *Revista INVI*, 25(70), 77–116. <https://doi.org/10.4067/s0718-83582010000300003>
- Sandweiss, D. H. (2003). Terminal Pleistocene through Mid-Holocene archaeological sites as paleoclimatic archives for the Peruvian coast. *palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 194(1-3), 23-40.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology*, 5(1), 18-32.

<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x>

- Short, K. H., & Petren, K. (2011). Fine-scale genetic structure arises during range expansion of an invasive gecko. *PLoS ONE*, 6(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026258>
- Siedschlag, A. C., Benozzati, M. L., Passoni, J. C., & Rodrigues, M. T. (2010). Genetic structure, phylogeny, and biogeography of Brazilian eyelid-less lizards of genera *Calyptommatus* and *Nothobachia* (Squamata, Gymnophthalmidae) as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(2), 622-630.
- Slatkin, M. (1993). Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 47(1), 264-279.
- Smith, W. S., Silva, F. L., Amorim, S. R., & Stefani, M. S. (2018). Urban biodiversity: how the city can do its management. *Biodiversity International Journal*, 2(3), 272-277.
- Solomon, A. M., Han, K., Lee, J., Lee, H., Jang, S., & Id, B. K. (2019). Genetic diversity and population structure of Ethiopian Capsicum germplasms. *PLoS ONE*, 14(5).
- Sunde, J., Yıldırım, Y., Tibblin, P., & Forsman, A. (2020). Comparing the Performance of Microsatellites and RADseq in Population Genetic Studies: Analysis of Data for Pike (*Esox lucius*) and a Synthesis of Previous Studies. *Frontiers in Genetics*, 11(218), 1–17. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00218>
- Sundqvist, L., Keenan, K., Zackrisson, M., Prodöhl, P., & Kleinhan, D. (2016). Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and evolution*, 6(11), 3461-3475. <https://doi.org/10.1002/ece3.2096>
- Tello, G. (1998). Lagartijas del Departamento de Lima, Perú. *Biotempo*, 3, 57–61.
- Templeton, A. R. (2006). *Population Genetics and Microevolutionary Theory*. New Jersey: John Wiley & Sons.
- Torres-Carvajal, O., Carvajal-Campos, A., Barnes, C. W., Nicholls, G., & Pozo-Andrade, M. J. (2013). A new andean species of leaf-toed gecko (Phyllodactylidae: Phyllodactylus) from Ecuador. *Journal of Herpetology*, 47(2), 384–390. <https://doi.org/10.1670/12-017>
- Trask, J. A. S., Malhi, R. S., Kanthaswamy, S., Johnson, J., Garnica, W. T., Malladi, V. S., & Smith, D. G. (2011). The effect of SNP discovery method and sample

- size on estimation of population genetic data for Chinese and Indian rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Primates*, 52(2), 129–138. <https://doi.org/10.1007/s10329-010-0232-4>
- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R. & Hošek, J. (2021). *The Reptile Database*. Recuperado el 11 de abril de 2021 de <https://reptile-database.reptarium.cz/>.
- Valdez, F., Iannacone, J., Luna, A., & Cossios, E. D. (2020). Population Size and Dynamics of the Lima Leaf-Toed Gecko, *Phyllodactylus sentosus*, in One of Its Last Refuges. *Journal of Herpetology*, 54(2), 155–160. <https://doi.org/10.1670/17-079>
- Venegas, P. J., Pradel, R., Ortiz, H., & Ríos, L. (2017). Geographic range extension for the critically endangered leaf-toed gecko *Phyllodactylus sentosus* Dixon and Huey, 1970 in Peru, and notes on its natural history and conservation status. *Herpetology Notes*, 10, 499–505.
- Villacorta Chambi, S. P., De Torres, T., Llorente Isidro, M., Ayala Carazas, L. A., Pérez-Puig Obieta, C. R., Macharé Ordoñez, J., & Benavente Escobar, C. L. (2015). Datos preliminares sobre la evolución geomorfológica del abanico aluvial de Lima, y sus implicaciones en el análisis de los riesgos asociados al cambio climático. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, 110, 209-213.0000
- Wallace, J. G., & Mitchell, S. E. (2017). Genotyping-by-Sequencing. *Current Protocols in Plant Biology*, 2(March), 64–77. <https://doi.org/10.1002/cppb.20042>
- Wilcove, D. S., McLellan, C. H., & Dobson, A. P. (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. In M. Soulé (Ed.), *Conservation Biology (The Science of Scarcity and Diversity)* (pp. 237–256). Sinauer.
- Willi, Y., Kristensen, T. N., Sgrò, C. M., Weeks, A. R., Ørsted, M., & Hoffmann, A. A. (2022). Conservation genetics as a management tool: The five best-supported paradigms to assist the management of threatened species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(1).
- Wood, B., & Pullin, A. (2002). Persistence of species in a fragmented urban landscape: the importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodiversity and Conservation*, 11(8), 1451–1468. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1016223907962>

Wright, S. (1943). Isolation by distance. *Genetics*, 28(2), 114.
<https://doi.org/10.1093/genetics/28.2.114>

Wright, S. (1951) The genetical structure of natural populations. *Annals of Eugenics*, 15, 323– 354. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>

IX. Anexos

ANEXO 1. Modificación del código del archivo rpg.R correspondiente al paquete diveRsity. (La modificación se encuentra resaltada en amarillo).

```
#####  
# rpg: a new faster, memory efficient function for reading genepop files    #  
#####  
# New readgenepop format  
#  
# Kevin Keenan 2014  
rpg <- function(infile){  
  fastScan <- function(fname) {  
    s <- file.info(fname)$size  
    buf <- readChar(fname, s, useBytes = TRUE)  
    # replace Mac encoded line endings  
    if(length(grep("\r", buf)) != 0L){  
      buf <- gsub("\r", "\n", buf)  
      buf <- gsub("\n\n", "\n", buf)  
    }  
    return(strsplit(buf, "\n", fixed = TRUE, useBytes = TRUE)[[1]])  
  }  
  if(is.list(infile)){  
    infile <- as.matrix(infile)  
    dat <- apply(infile, 1, function(x){  
      x <- x[!is.na(x)]  
      return(paste(x, collapse = "\t"))  
    })  
    #dat <- c(paste(colnames(infile), collapse = "\t"), dat)  
  } else {  
    dat <- fastScan(infile)  
    # strip whitespace from the beginning and end of lines  
    dat <- sapply(dat, function(x){  
      sub("^\\s+", "", x)  
    })  
    dat <- sapply(dat, function(x){  
      return(sub("\\s+$", "", x))  
    })  
    names(dat) <- NULL  
  }  
  popLoc <- grep("^([[:space:]]*)pop([[:space:]]*)$", tolower(dat))  
  if(popLoc[1] == 3){  
    if(length(strsplit(dat[4], split = "\\s+")[1][1]) > 1){  
      locs <- strsplit(dat[2], split = "\\s+")[1]  
      if(length(locs) == 1){  
        locs <- strsplit(dat[2], split = ",")[1]  
      }  
      locs <- as.character(sapply(locs, function(x){  
        x <- strsplit(x, split = "")[[1]]  
        if(is.element(",", x)){  
          x <- x[-(which(x == ","))]  
        }  
        return(paste(x, collapse = ""))  
      })))  
      dat <- c(dat[1], locs, dat[-(1:2)])  
    }  
  } else {  
    locs <- as.character(dat[2:(popLoc[1]-1)])  
  }  
  # strip whitespace from locus names  
  locs <- as.character(sapply(locs, function(x){  
    return(strsplit(x, split = "\\s+")[1][1])  
  })))  
  # npops  
  popLoc <- grep("^([[:space:]]*)pop([[:space:]]*)$", tolower(dat))  
  npops <- length(popLoc)
```

```

no_col <- length(locs)+1
nloci <- length(locs)
# get genotypes
strt <- popLoc + 1
ends <- c(popLoc[-1] - 1, length(dat))
genoRet <- function(strt, ends, x){
  out <- strsplit(x[strt:ends], split = "\\s+")
  x <- do.call("rbind", c(out, deparse.level = 0))
  if(round(mean(nchar(x[,2]))) == 1L){
    x[,1] <- paste(x[,1], x[,2], sep = "")
    x <- x[,-2]
  }
  x[x == "-9"] <- NA
  x[x == "0000"] <- NA
  x[x == "000000"] <- NA
  # output
####modified####
  if(nrow(x)==1){
    y <- x[,-1]
    y <- strsplit(y, split = "\\s+")
    y <- do.call("cbind", c(y, deparse.level = 0))
  } else {
    y <- x[,-1]
  }
}

list(ls = y,
      nms = as.vector(x[,1]))
#list(ls = x[,-1],
      #nms = as.vector(x[,1]))
####modified####
list(ls = x[,-1],
      nms = as.vector(x[,1]))
}
genos <- mapply(genoRet, strt = strt, ends = ends,
                MoreArgs = list(x = dat), SIMPLIFY = FALSE)
indNames <- lapply(genos, "[", 2)
#indNames <- do.call("c", indNames)
genos <- lapply(genos, "[", 1)
# detect genepop format
# check for loci with all missing data before calculating gp
badLoc <- apply(genos[[1]], 2, function(x){
  sum(is.na(x)) == length(x)
})
badLoc <- which(!badLoc)
gp <- round(mean(nchar(na.omit(genos[[badLoc[1]]][,1]))/2))
# convert genotypes to arrays
genos <- lapply(genos, function(x){
  al1 <- substr(x, 1, gp)
  al2 <- substr(x, (gp+1), (gp*2))
  out <- array(NA, dim = c(nrow(x), ncol(x), 2))
  out[,,1] <- al1
  out[,,2] <- al2
  return(out)
})

# calculate allele frequencies, obs alleles, popSizes
# define function
statFun <- function(x, cl = NULL){
  # if(!is.null(cl)){
  # tab <- parLapply(cl, 1:dim(x)[2], function(i){return(table(x[,i]))})
  # } else {
  #tab <- lapply(1:dim(x)[2], function(i){return(table(x[,i]))})
  #}
  popSizes <- apply(x, 2, function(y){

```

```

length(na.omit(y[,1])) * 2
})
af <- lapply(1:dim(x)[2], function(i){
  y <- as.vector(na.omit(x[,i]))
  nms <- unique(y)[order(unique(y))]
  ot <- myTab(y)
  names(ot) <- nms
  return(ot)
})
popSizes <- popSizes/2
list(af = af, ps = popSizes)
}
# rearrange data by loci
check <- function(args, gp){
  #args <- list(...)
  npops <- length(args)
  pad <- paste("%0", gp, "g", sep = "")
  rnames <- sprintf(pad,
                    unique(sort(as.numeric(unlist(lapply(args,
                                                            names))))))

  out <- matrix(0, nrow = length(rnames), ncol = npops)
  rownames(out) <- as.character(rnames)
  for(i in 1:npops){
    out[match(names(args[[i]]), rownames(out)),i] <- as.numeric(args[[i]])
  }
  return(out)
}
# calculate stats
obsAllSize <- lapply(genos, statFun)
# get individual stats
af <- lapply(obsAllSize, function(x){
  out <- x$af
  x$af <- NULL
  return(out)
})
#obs <- lapply(obsAllSize, function(x){
# return(x$obs)
#})
ps <- lapply(obsAllSize, function(x){
  out <- x$ps
  x$ps <- NULL
  return(out)
})
af <- lapply(1:(nloci), function(i){
  return(lapply(af, "[[", i))
})
#obs <- lapply(1:(nloci), function(i){
# return(lapply(obs, "[[", i))
#})
ps <- lapply(1:(nloci), function(i){
  return(sapply(ps, "[", i))
})
af <- lapply(af, check, gp = gp)
# names(af) <- locs
#obs <- lapply(obs, check)
gc()
list(af = af, genos = genos, ps = ps, gp = gp,
     indnms = indNames, locs = locs)
}
#####
# end rpg #
#####

```


ANEXO 2. Matriz de los valores de tasas de mutación relativas (GST) entre las poblaciones de *Phyllodactylus sentosus* en Lima, calculado con divMigrate.

	San Marcos	Paraíso	La Mulería	Parque de Las Leyendas	Pachacamac	Garagay	San Martín de Porres	Mateo Salado	Tambo Inga	UNI	Pucllana	Puruchuco
San Marcos	NA	0.07180995	0.16962785	0.9908118	0.06619401	0.054731	0.1477185	0.29659323	0.04895928	0.07343412	0.31320588	0.06246973
Paraíso	0.17920988	NA	0.10337334	0.1688424	0.05534199	0.04653597	0.11552398	0.10472529	0.0470231	0.05788247	0.12371868	0.05085976
La Mulería	0.23214275	0.05843559	NA	0.2221563	0.05119283	0.0457775	0.09702144	0.13910816	0.04387598	0.05564169	0.16036126	0.04745608
Parque de Las Leyendas	1	0.0713074	0.16099598	NA	0.06780272	0.05472106	0.15478351	0.28171899	0.05030515	0.07218352	0.30722449	0.06474557
Pachacamac	0.13197923	0.05413233	0.07582191	0.1374559	NA	0.04717677	0.07597066	0.09369694	0.04663242	0.05402364	0.12563063	0.05536085
Garagay	0.11604251	0.05108526	0.07142516	0.1159761	0.05247767	NA	0.09632222	0.08591504	0.05329555	0.04979287	0.09424841	0.04959837
San Martín de Porres	0.2043341	0.07289459	0.11174874	0.212421	0.05448391	0.05613085	NA	0.12492613	0.05276221	0.05938988	0.14021536	0.05315173
Mateo Salado	0.39595623	0.05090252	0.10872337	0.3598385	0.0497321	0.04319855	0.09410459	NA	0.0381713	0.05366573	0.21701965	0.04980714
Tambo Inga	0.09825902	0.0506513	0.07064852	0.104434	0.05068081	0.0518923	0.08537927	0.07464433	NA	0.04769257	0.08850688	0.05014256
UNI	0.15816701	0.05759378	0.08996919	0.1503845	0.05445239	0.04564879	0.09734102	0.10624945	0.04471607	NA	0.12239474	0.05309603
Pucllana	0.40231985	0.06301611	0.12194774	0.3645238	0.06019111	0.05159704	0.11217007	0.21555512	0.04683035	0.06163965	NA	0.06701948
Puruchuco	0.12988365	0.05034181	0.06958314	0.1337196	0.05525922	0.04525356	0.07328111	0.09346591	0.04638164	0.05314029	0.12505767	NA