



**Patrones de diversidad genética y estructura poblacional contemporánea en *Siphonaria lateralis* (Gould, 1846) en el océano Austral.**

Tesis

Entregada A La  
Universidad De Chile  
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos  
Para Optar Al Grado De

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

Constanza Paz Millán Medina

Diciembre, 2021

Director de Tesis Dr. Elie Poulin

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACION**

**TESIS DE MAGÍSTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata.

**CONSTANZA PAZ MILLÁN MEDINA**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día .....

**Director de Tesis:**

**Dr. Elie Poulin**

**Co-Directores de Tesis**

**Dr. Nicolás Segovia**

**Dr. Claudio González-Wevar**

**Comisión de Evaluación de la Tesis**

**Dr. David Veliz**

**Dra. Juliana A. Vianna**

Dedicada a mi familia, quienes me han escuchado hablar en más de una ocasión de “me falta un poco”, y finalmente, aquí estamos. Por sobre todo, a Valeria. Gracias por tanto amor y paciencia, y la familia que hemos formado; nuestras gatas, *Pandora* y *Polydamas*. Si las 3 no estuvieran en mi vida la pandemia hubiese sido insoportable, y no sería la persona que soy hoy.

## Biografía



Soy Constanza Millán Medina, y nací el 6 de Abril de 1993, Concepción. De pequeña amaba a los animales, y curiosa, vivía escalando rocas en la playa y recolectando conchas, pero mi relación con el mar fue mermando, siendo reemplazado por un poco de miedo a qué escondía.

Estudiando Biología en la Universidad de Concepción, al escuchar “ecología molecular” se prendió una alarma en mi cerebro. La ironía y la suerte me encaminaron a la ecología molecular marina, la cual me reencantó con el océano

Por ahora bióloga de laboratorio, espero explorar in situ estos ecosistemas marinos, y seguir contribuyendo a lo que sabemos bajo este manto azul que recubre un mundo por (re)descubrir.

## Agradecimientos

Una gran cantidad de personas me han otorgado su apoyo en mi vida personal, así como en el desarrollo de esta investigación. Siempre estaré agradecida de mi abuelo y mi abuela, quienes me apoyaron en continuar el camino que elegí. Gracias a la familia LEM, en especial a Claudia, Seba, Simón, María José, Daly y Guillaume, con quienes tuve mayor oportunidad de compartir un par de cervezas, conversaciones amenas, y quienes siempre me brindaron una oreja para escucharme.

Mención destacada se llevan Valentina y Marcelo, quienes junto a Nico conformaron el Spongeteam desde el día uno. En equipo, más de alguna vez han ayudado a la resolución de problemas técnicos (que siempre están entre la silla y el computador) y han sido, más que colegas, amigos comprensivos con quienes hemos intercambiado frustraciones y palabras de aliento, y constantemente nos hemos hecho barra (¡aguante la esponja!).

También, estoy profundamente agradecida a la persona que llena mi corazón. Valeria, tu paciencia y constante soporte han sido clave para no hundirme durante las partes más duras de la pandemia, cuando motivación me faltaba y no sabía de dónde obtenerla, ahí estabas tú.

Gracias enormes a Elie, por el recibimiento bajo su alero, de quien he aprendido y espero seguir aprendiendo un montón, así como de Claudio y Nicolás, espectaculares investigadores, que han sido excelentes tutores, comprensivos, motivadores, preocupados, y que han entregado mucho de sí en mi formación. Gracias a ellos, no solo fue posible este trabajo al permitirme cambiar de tema de tesis (gracias a la pandemia), sino también la discusión de esta ha sido enriquecida enormemente.

Finalmente, el desarrollo práctico de esta tesis no hubiese sido posible sin el financiamiento del Anillo Antártico Genomics Antarctic Biodiversity (PIA CONICYT 172065), la colaboración con el Programa PROTEKER, y la Beca ANID 22200749 de Magister Nacional.

## Índice de materias

Introducción .....	1
Modos de desarrollo y consecuencias genéticas .....	1
El océano Austral.....	3
<i>Siphonaria lateralis</i> (Gastropoda:Euthyneura).....	5
Hipótesis.....	8
Objetivo General: .....	8
Objetivos Específicos. ....	8
Materiales y Métodos .....	9
Muestreo y SNPs. ....	9
Análisis de datos.....	10
SNPS neutrales.....	10
Diversidad genética. ....	11
Estructura genética.....	11
Flujo génico.....	12
Resultados .....	14
SNPS neutrales. ....	14
Diversidad genética. ....	15
Estructura genética. ....	17
Flujo génico. ....	24
Discusión. ....	28
Conclusiones .....	35
Bibliografía .....	36

## Lista de tablas

Tabla 1 Sitios de muestreo para <i>Siphonaria</i> disponibles en el océano Austral.....	10
Tabla 2. Estadísticos resumen de diversidad genética para <i>Siphonaria lateralis</i> .....	16
Tabla 3 Loci polimórficos y alelos privados para 4 grupos genéticos de <i>Siphonaria lateralis</i> .....	17
Tabla 4. Comparación de AMOVAs entre 2, 3 y 4 grupos genéticos. ....	23

## Lista de figuras

Figura 1. Esquema biogeográfico del océano Austral, de Koubi et al. (2014).....	5
Figura 2 Mapa geográfico de los 8 sitios de muestreo de <i>Siphonaria lateralis</i> considerados. (SAF=Sub-Antarctic Front, PF=Polar Front, SACCF= Southern Antarctic Circumpolar Current Front, SACCB=Southern Antarctic Circumpolar Current Boundary). .....	15
Figura 3 Gráfico de niveles de evidencia de selección según Bayescan, para 5926 loci. ....	15
Figura 4 Valores de Fst por pares de comparación de poblaciones, y sus respectivos p-values. ....	18
Figura 5 Dendrograma de IBS 116 individuos de <i>Siphonaria lateralis</i> en 8 localidades.....	19
Figura 6 Estructura genética de <i>Siphonaria lateralis</i> determinada por PCA (A=Proyección PC1 & PC2, B=Proyección PC2 & PC3). ....	20
Figura 7 Estructura genética de <i>Siphonaria lateralis</i> según DAPC, y asignación de individuos de K=8 (original) a K=4 (inferido). ....	21
Figura 8 (A) Mapa de la estructura genética, (B) Partición Structure para de <i>Siphonaria lateralis</i> de K2-4), (C) $\Delta K$ Evanno señala que el número más probable de clústeres es 2, sin embargo, K=2 pierde componentes de la estructura genética detectada por otros análisis (K>3), mientras que (D) $\ln p(K)$ indica K=4.. ....	23
Figura 9 Fst entre pares de los 4 grupos principales, todas las comparaciones con p-values significativas. ....	24
Figura 10 Superficies de migración efectiva estimada en EEMS para los 4 grupos genéticos. ....	25
Figura 11 Número promedio de migrantes efectivos entre poblaciones por generación (Nm) estimado en GENEPOP.....	26
Figura 12 Red de migración significativa entre pares de grupos (1.000 repeticiones de bootstrap).....	27
Figura 13 Matriz de tasas de migración entre grupos inferidas en BA3 (diagonal = auto reclutamiento). ....	27



## Lista de Abreviaturas

Km	kilometro
PF/FPA	Frente Polar/Frente Polar Antártico
SAF	Frente Antártico Sur/Southern Antarctic Front
SACCF Circumpolar Front	Frente Sur de la Corriente Circumpolar Antártica/Southern Antarctic Circumpolar Front
SACCB	Límite Sur de la Corriente Circumpolar Antártica/ Southern Antarctic Circumpolar Current Boundary
KER	Kerguelen
PAT	Patagonia
SG	South Georgia
FK	Malvinas/Falklands
OA	Océano Austral
CCA/ACC	Corriente Circumpolar Antártica/Antarctic Circumpolar Current
mtDNA	ADN mitocondrial
nucDNA	ADN nuclear
SNP	Single Nucleotide Polymorfism/ Polimorfismo de un solo nucleótido

## Resumen

*Siphonaria lateralis* es un invertebrado marino de amplia distribución en el océano Austral, cuyo modo de desarrollo protegido le confiere un bajo potencial dispersivo. Estudios moleculares recientes con marcadores tradicionales señalan que esta especie presenta un patrón de estructuración en 3 grupos, i) Sudamérica, Kerguelen y Macquarie, ii) Malvinas/Falklands, y iii) South Georgia, lo que sugiere conectividad entre localidades distantes y una marcada diferenciación entre localidades cercanas. Para explicar este patrón, se ha planteado que el rafting puede ser un mecanismo de gran importancia en la distribución y conectividad de los organismos. En el caso de *Siphonaria lateralis*, se han reportado masas de huevos adheridas a *Durvillaea antarctica*, un alga parda abundante y que se ha documentado como un vehículo de rafting para diversas especies en el océano Austral.

Dado a que los marcadores tradicionales no distinguen si la conectividad responde a procesos históricos o contemporáneos, evaluamos si el rafting mantiene la conectividad genética contemporánea de *Siphonaria lateralis* a través de 116 individuos provenientes de 8 localidades y un set de datos de 5.515 SNPs obtenidos por NGS-GBS.

Los resultados ilustraron 2 escenarios contrastantes, ya que dentro de la zona Antártica existe señal de flujo génico a extremadamente largas distancias (>16.000 km) entre islas South Georgia y Kerguelen, aunque se reconocen como poblaciones distintas, mientras que en la zona Sub-Antártica hay una fuerte estructura genética y evidencia de barreras al flujo en zonas geográficamente cercanas como lo son Patagonia y Malvinas/Falklands. Por tanto, a lo largo de >8.500 km *Siphonaria lateralis* se distingue en 4 grupos con su propia identidad genética, las cuales se mantienen aisladas y se sustentan principalmente por auto reclutamiento, siendo el rafting un mecanismo de carácter estocástico que se da sólo dentro de la zona Antártica y moderadamente, mediado por la Corriente Circumpolar Antártica, que no mantiene los niveles de conectividad históricos. Los análisis de diversidad genética mostraron índices bajos a nivel global, posiblemente producto de los constantes ciclos glaciares que mermaron la diversidad genética, a excepción de islas Malvinas/Falklands, lo cual permite reconocer un linaje evolutivo ancestral que se mantuvo en refugio glaciar paralelo y distintivo a la costa Norte de Patagonia.

## Abstract

*Siphonaria lateralis* is marine invertebrate broadly distributed in the Southern Ocean with protected development and low dispersal potential. Recent molecular studies with traditional genetic markers show that this species is structured in 3 genetic groups, i) South America Kerguelen and Macquarie, ii) Malvinas/Falklands, and iii) South Georgia, suggesting long-distance dispersal, yet marked genetic differentiation between geographically close locations. To explain this pattern, rafting has been pointed out as an important mechanism in shaping the distribution and connectivity of marine organisms. *Siphonaria lateralis* egg masses have been observed adhered to *Durvillaea antarctica*, an abundant brown alga documented as a rafting vehicle for several other Southern Ocean species. Given that traditional markers are unable to distinguish between historical and contemporary processes, this study evaluated if rafting could maintain contemporary genetic connectivity in *Siphonaria lateralis*, through the analysis of 116 individuals from 8 sampling sites and a dataset of 5515 SNPs obtained by NGS-GBS. Results show 2 genetic patterns: within the Antarctic Zone there's genetic signals of long-distance dispersal (>16.000 km) between South Georgia and Kerguelen islands, two genetically distinct populations, while in the Subantarctic Zone we found strong genetic structure and evidence of barriers to gene flow between geographically close sites, Patagonia and Malvinas/Falkland Islands. Through >8.500 km of ocean, *Siphonaria lateralis* constitutes 4 genetically distinct groups, isolated and sustained by self-recruitment, where rafting is a stochastic, moderate mechanism occurring only within the Antarctic Zone, mediated by the Antarctic Circumpolar Current, which does not show the same levels of past genetic connectivity. Furthermore, genetic diversity indexes were low through *S. lateralis* distribution, most likely because of constant glacial cycles that erased genetic diversity, except for the Malvinas/Falkland Islands, recognized as an ancestral, independent genetic lineage that survived in an independent glacial refugium to Northern Patagonia coasts.

# Introducción

## Modos de desarrollo y consecuencias genéticas

La conectividad marina -entendida como el intercambio de individuos/alelos entre poblaciones/pools genéticos (White et al. 2019) - es un aspecto central de la ecología. Este concepto es clave para entender la dinámica poblacional, estructura genética, y biogeografía de las especies (Cowen et al. 2006, Cowen & Sponaugle 2009), así como para tomar decisiones respecto a su manejo y conservación (Shanks et al. 2003, Palumbi 2004, Anadón et al. 2013). El “paradigma de conectividad marina” plantea que el modo de desarrollo de una especie le otorga un potencial dispersivo inherente, el cual eventualmente determinará el flujo genético (*i.e.* Palumbi 1996, Grosberg & Cunningham 2001, Hellberg et al. 2002, Palumbi 2003, Cowen & Sponaugle 2009, Álvarez-Noriega et al. 2020). Bajo este paradigma ocurren dos escenarios; i) ciclos de vida con estadios larvales de larga duración en donde a mayor duración de la fase pelágica, mayor sería la dispersión, y, por tanto, mayor la conectividad genética (Pechenik 1999). Del mismo modo, promovería la persistencia de estas poblaciones en el tiempo (por migración o recolonización), y prevendrían la pérdida de diversidad por efecto de procesos como la deriva génica (Fahrig & Merriam 1985, González et al. 1998). En un segundo escenario, ii) ciclos de vida carentes de fases larvales dispersivas o con estadios larvales cortos limitarían la dispersión y la conectividad, lo que promovería el aislamiento genético de sus poblaciones, deviniendo en diferenciación y procesos de especiación (Gavrilets 2003).

En especies marinas, diversos estudios moleculares basados en marcadores tradicionales de mitocondriales y nucleares se ajustan al patrón esperado bajo este paradigma (*i.e.* Hu et al. 2015, Baco et

al. 2016, Jackson & O'Malley 2017, Modica et al. 2017, Nanninga & Manica 2018, Ashe & Wilson 2019, Millán-Medina et al. 2019, Prazeres et al. 2020). No obstante, existen excepciones que se desvían de lo esperado, ya sea reportando una elevada estructuración genética y baja conectividad en organismos con una extensa duración pelágica larvaria (Selkoe et al. 2016, Larsson et al. 2017, O'Malley et al. 2017, Truelove et al. 2017, Gaeta et al. 2020), o al contrario, detectando baja o nula diferenciación genética conforme a lo esperado para especies con desarrollo directo o incubante (Selkoe et al. 2016, Fleming et al. 2017, Gélin et al. 2018, González-Wevar et al. 2018, Bertola et al. 2020, Donald et al. 2020).

Estas desviaciones del patrón esperado ocurren debido a que el flujo génico está sujeto no solo al potencial de dispersión determinado por el modo de desarrollo, sino a la influencia e interacción de procesos y factores históricos y contemporáneos, ya sean geológicos, geográficos (Riginos et al. 2011,) climáticos (Palumbi 1996, Grosberg & Cunningham 2001), ecológicos (Palumbi 1996), biogeográficos (Haye et al. 2014, Buranelli & Mantelatto 2019), oceanográficos (Brown et al. 2016, Li et al. 2016, Pascual et al. 2017, Ng et al. 2019, López-Márquez et al. 2021), biofísicos, (Gaeta et al. 2020), fisiológicos (Sjöqvist et al. 2015) antropogénicos (Gandra et al. 2021), selectividad y disponibilidad de hábitats (Ayre et al. 2009, Buonomo et al. 2016, Fernández Iriarte et al. 2020), e incluso dependiendo de la categoría taxonómica (Bradbury et al. 2008), entre otros. Por ello, por ejemplo, organismos con desarrollo directo podrían dispersar a largas distancias mediante el transporte pasivo mediado por rafting sobre elementos orgánicos o inorgánicos, como se ha observado en hidrozoos, briozoos, crustáceos y gastrópodos (Thiel & Gutow 2005, Thiel & Haye 2006), manteniendo la conectividad genética entre poblaciones distantes. Producto de esta complejidad de factores, Bohonak (1999) enfatiza que la relación entre potencial dispersivo, flujo génico y estructura poblacional que plantea el paradigma es resistente a ser una generalización, pero si supone una hipótesis válida de poner a prueba, aunque la integración del ciclo de vida completo junto a factores oceanográficos podría suponer un mejor modelo para inferir la conectividad (Brown et al. 2016).

## El océano Austral

La transición Eoceno-Oligoceno fue un punto crítico para la historia climática del planeta, en donde un mundo cálido dio paso a un mundo gélido (~38-28 Ma; Francis et al. 2008, Katz et al. 2011, Bohaty et al. 2012, Villa et al. 2013, Summerhayes 2020, Lauretano et al. 2021). Para el enfriamiento global los cambios experimentados en el océano Austral (**OA**) fueron clave, ya que la configuración tectónica influyó la circulación oceánica y el transporte de calor (Cramer et al. 2009, Katz et al. 2011), que junto a la reducción de gases de efecto invernadero (Goldner et al. 2014) condujeron a las glaciaciones. Durante este intervalo, la reorganización tectónica abrió pasos oceánicos (*i.e.* Paso de Drake; Livermore et al. 2007) los cuales facilitaron la formación de la Corriente Circumpolar Antártica (**ACC**) (Egan et al. 2013, Cramer et al. 2009), que se intensificó durante el Mioceno-Medio c. 12 Ma (Dalziel et al. 2013) y actúa hasta hoy como una barrera efectiva a la dispersión oceanográfica, segregando esta zona (Convey et al. 2009, Scher et al. 2015).

El océano Austral comprende un 8% de la superficie oceánica mundial, en donde si bien algunos grupos taxonómicos están escasamente representados (Chown et al. 2015), contiene un gran número de especies marinas y gran parte de ellas tienen altos niveles de endemismo (>8200 especies registradas, >50% endemismo; Barnes & Peck 2008, Costello et al. 2010, Griffiths 2010, Krug et al. 2010, De Broyer & Koubi 2014). La biodiversidad del OA y su distribución han sido fuertemente moldeadas por distintos procesos de vicarianza y dispersión producto de su historia geológica, climática, oceanográfica y tectónica desde el Mesozoico y los ciclos glaciales del Pleistoceno, por lo que presenta diversos orígenes evolutivos (*i.e.* Zachos et al. 2001, Aronson et al. 2007, Poulin et al. 2014, Saucède et al. 2014, Griffiths & Waller 2016, Chenuil et al., 2017, Crame, 2018, Halanych & Mahon, 2018). Debido esta complejidad, las divisiones biogeográficas del océano Austral han sido objeto de debate durante 150 años (ver revisión de De Broyer & Koubi 2014), y para lograr un mejor entendimiento de esta, se han considerado por separado los

patrones biogeográficos de especies bentónicas de aquellas pelágicas, ya que responden de distinta forma a los procesos ecológicos y evolutivos, (Clarke et al. 2004, Brandt et al. 2007, Koubi et al. 2014, Griffiths & Waller 2016, Halanych & Mahon, 2018).

El origen, diversificación, endemismo, distribución y biogeografía de las especies bentónicas están fuertemente ligadas a la Corriente Circumpolar Antártica (ACC), la cual está compuesta por dos frentes principales; 1) el Frente Sub-Antártico (**SAF**) y 2) el Límite Sur de la Corriente Circumpolar Antártica (**SACCB**). A su vez, el Frente Polar Antártico (**APF**) marca una clara separación entre la provincia Antártica y las provincias Sub-Antárticas (Figura 1) (Pierrat et al. 2013, Koubi et al. 2014, Saucède et al. 2014, Griffiths & Waller 2016, González-Wevar et al. 2017, 2018, 2021). El APF se ha considerado como una barrera a la dispersión efectiva entre las provincias Antárticas y Sub-Antárticas (González-Wevar et al. 2012, Koubi et al. 2014, Poulin et al. 2014), salvo para algunos grupos taxonómicos (*i.e.* Moon et al. 2017, Fraser et al. 2017, Fraser et al. 2018). Por su parte, de acuerdo a estudios moleculares recientes el SAF no supondría una barrera estricta, permitiendo más bien el transporte, en donde provincias Sub-Antárticas distantes comparten elementos de su biota, debido a que la efectividad de una barrera no depende sólo de sus características físicas u oceanográficas, sino también de cómo los organismos y las características de su historia de vida interactúan con el ambiente, y cómo esto se refleja en su potencial dispersivo, y consecuentemente, en sus linajes y/o estructuración genética (Nikula et al. 2010, Leese et al. 2010, Thatje 2012, Cumming et al. 2014, Moon et al. 2017, González-Wevar et al. 2017,2018,2019). Por ello, para comprender realmente los patrones de dispersión que han mediado la biogeografía del océano Austral necesitamos valernos de un abanico de modelos con distintas características de historia de vida (*i.e.* Gillespie et al. 2012, Cumming et al. 2014, Fraser et al. 2018, Macaya et al. 2020, González-Wevar et al. 2021) que nos permitan detectar procesos subyacentes a la dispersión.

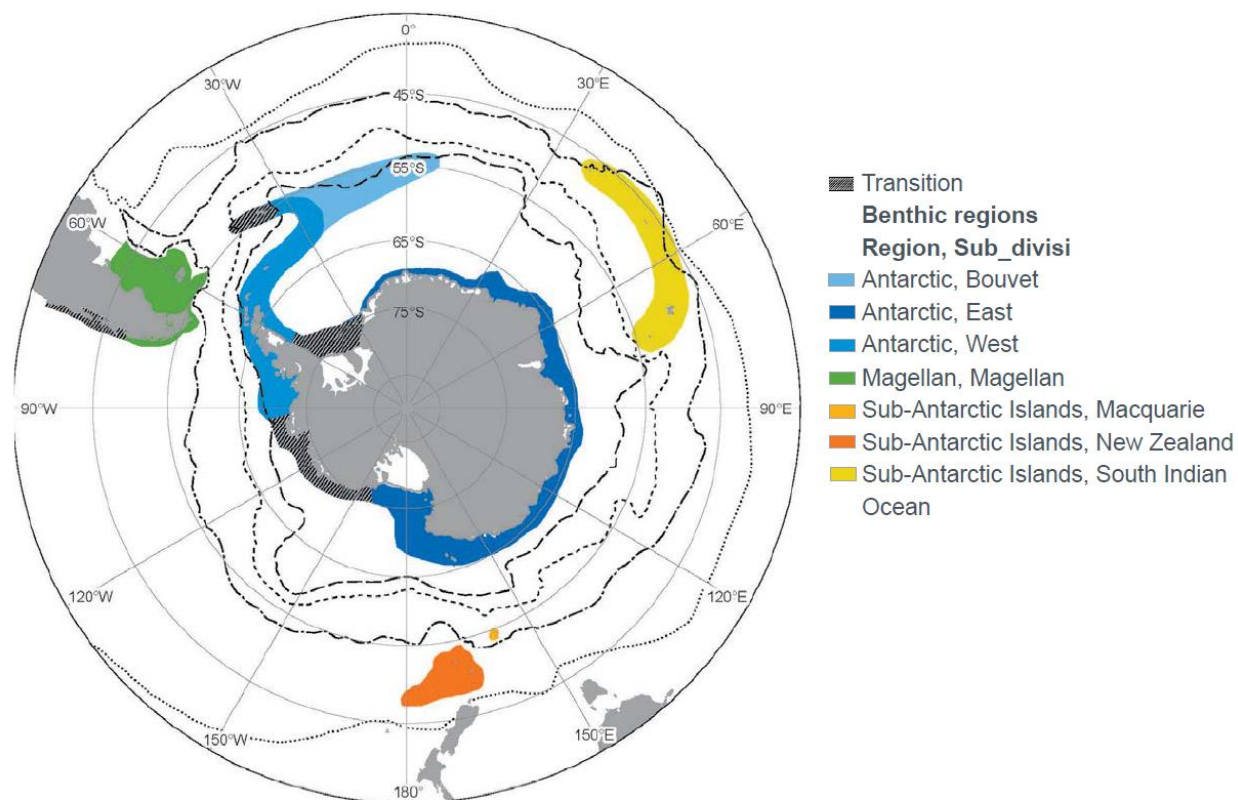


Figura 1. Esquema biogeográfico del océano Austral, de Koubi et al. (2014).

### ***Siphonaria lateralis* (Gastropoda: Euthyneura)**

El género *Siphonaria* se compone de gasterópodos pulmonados con conchas pateliformes, por lo que reciben el nombre de lapas “falsas” debido a que son un clado independiente al de Patellogastropoda (Dayrat et al. 2011, White et al. 2011, White & Dayrat 2012). Estos invertebrados habitan zonas intermareales rocosas u otros sustratos duros a los que se adhieren y, dependiendo de la especie, exhiben un desarrollo mediante larvas planctónicas, o mediante larvas encapsuladas en masas de huevos que son liberadas al medio como juveniles (Chambers & McQuaid 1994). *Siphonaria* es un género cosmopolita, ausente sólo en el Ártico, para el cual de las 70 especies identificadas por Hubendick (1946), 41 han sido validadas a través de datos genéticos moleculares. La mayor diversidad de especies en *Siphonaria* se



concentra en el Indo-Pacífico y la mayoría de las especies exhiben rangos geográficos acotados, sin embargo, las 3 especies reconocidas para el Sur de Sudamérica poseen rangos geográficos excepcionalmente extensos. La especie *Siphonaria lessonii* se distribuye desde el Sur del Perú hasta Brasil a través de Cabo de Hornos (Dayrat et al. 2014, Núñez et al. 2015, Güller et al. 2016, Pardo-Gandarillas et al. 2018), mientras que las especies *Siphonaria lateralis* y *Siphonaria fuegiensis* por su parte se distribuyen en la costa austral Pacífica y Atlántica de Sudamérica (Dayrat et al. 2014, Güller et al. 2016) y extienden sus distribuciones hacia islas Sub-Antárticas geográficamente lejanas (González-Wevar et al. 2018).

Dos características destacan a *Siphonaria lateralis* como modelo de estudio para evaluar la conectividad genética en el océano Austral; 1), esta especie tiene una extensa distribución que abarca Patagonia, Malvinas/Falklands, e islas Sub-Antárticas como South Georgia, Kerguelen y Macquarie (Dayrat et al. 2014, Güller et al. 2016, González-Wevar et al. 2018), y 2), presenta un modo de desarrollo bentónico a través de huevos encapsulados que se adhieren a sustratos rocosos (Zabala et al. 2020), lo que sugiere una baja capacidad dispersiva. No obstante, análisis moleculares recientes mediante marcadores mitocondriales (COI) y nucleares (ITS y 28S rRNA) señalan que *Siphonaria lateralis* representa una unidad genética cohesiva a lo largo de su distribución en Sub-Antártica, que comprenden distintas provincias del océano Austral separadas por miles de kilómetros (González-Wevar et al. 2018), lo cual si bien sorprende debido a su modo de desarrollo, para el océano Austral se ha planteado que otros factores tienen más relevancia en moldear los patrones de diversidad y estructura genética de las especies, más allá de las características de historia de vida (Hauquier et al. 2017, Moon et al. 2017).

Adicionalmente, *Siphonaria lateralis* no sólo se caracteriza por su amplio rango geográfico, sino que también presenta un patrón de estructuración genético interesante, entre los que se distinguen 3 grupos; i) Sudamérica, Kerguelen y Macquarie, ii) Islas Malvinas/Falklands, y iii) Georgias del Sur (González-Wevar

et al. 2018). Este patrón sugiere que localidades geográficamente cercanas (Patagonia-Malvinas/Falklands) están marcadamente diferenciadas, lo cual ha sido documentado en otros invertebrados marinos (Leese et al. 2008, Nikula et al. 2010, González-Wevar et al. 2012; 2016). Por el contrario, localidades geográficamente lejanas (Patagonia-Kerguelen/Macquarie), exhiben altos niveles de homogeneidad genética, a pesar del bajo potencial dispersivo que presentaría la especie. Por ello, González-Wevar et al. (2018) proponen que la dispersión de *S. lateralis* es mediada por rafting esporádico y estocástico, que junto al patrón oceanográfico general en la región daría cuenta de su distribución y patrones genéticos. Esta hipótesis es plausible, ya que *S. lateralis* ha sido observada adherida o encapsulada a rizoides de *Durvillaea antarctica* (Morton & Miller 1973, Simpson 1985), lo que permitiría su dispersión acoplada a los patrones de esta macroalga. Más aún, *D. antarctica* es altamente abundante en el océano Austral, estimándose cerca de 70 millones de *rafts* de esta alga (Smith 2002), y ha sido relacionada a los patrones genéticos de otras especies (*i.e.* Cumming et al. 2014, Griffiths & Waller 2016, Moon et al. 2017, Macaya et al. 2020).

Si bien los marcadores tradicionales mitocondriales y nucleares muestran altos niveles de identidad genética en *Siphonaria lateralis* a lo largo de su distribución en el océano Austral, la resolución de este tipo de marcadores no nos permite afirmar si estos eventos de dispersión a gran distancia y recolonización post-glacial mediados por rafting, corresponden también a patrones de conectividad contemporánea de la especie. Para dar respuesta a esta interrogante, las aproximaciones multilocus como los SNPs (polimorfismos de nucleótido único) son ideales, ya que son marcadores moleculares más variables (Sunnucks 2000, Brumfield et al. 2003, Grover & Sharma 2014, Zimmerman et al. 2020), que nos permiten tener un set de datos robustos (Kling 2019) y suponen una herramienta más poderosa para detectar patrones de estructuración genética (D'Aloia et al. 2020) y así entender los patrones y promotores de la dispersión y conectividad genética de la fauna bentónica del océano Austral.

## Hipótesis

La especie *Siphonaria lateralis* mantiene una conectividad genética contemporánea entre localidades geográficamente lejanas dentro de su distribución en el océano Austral, separadas por miles de kilómetros de distancia.

### **Objetivo General:**

Evaluar la existencia de flujo genético contemporáneo de *Siphonaria lateralis* mediante marcadores SNPs a lo largo de su distribución en Sub-Antártica incluyendo poblaciones de Sudamérica, Malvinas/Falklands, Georgias del Sur e islas Kerguelen.

### **Objetivos Específicos.**

- 1) Determinar los patrones de diversidad genética a lo largo de la amplia distribución de la especie.
- 2) Evaluar la presencia de estructura genética espacial significativa para *Siphonaria lateralis*, en distintas provincias del océano Austral.
- 3) Detectar la dimensión y direccionalidad del flujo génico entre las localidades analizadas en donde se distribuye *S. lateralis*.

## Materiales y Métodos

### Muestreo y SNPs.

Se colectaron 190 individuos de 11 localidades identificados *a priori* como *Siphonaria lateralis* en muestreos realizados entre los años 2013 a 2017 (Tabla 1). Los individuos fueron fijados en terreno con alcohol 96% para posterior extracción de ADN genómico de tejido muscular con el Kit Qiagen DNeasy Blood & Tissue™ siguiendo las instrucciones del fabricante. La calidad y concentración del ADN fueron cuantificadas con un fluorímetro Qubit™ 3.0. Se armó una placa de 192 pocillos, cuya secuenciación y construcción librería fue efectuada en Illumina NovaSeq 6000, por el Centro de Recursos Bioinformáticos (BRC) del Centro de Biotecnología de la Universidad de Wisconsin, EEUU, mediante GBS (Genotyping by Sequencing). GBS es método que ha revolucionado el campo de la genética y la conservación, ya que es confiable y económico tanto para especies modelo como no-modelo (*i.e.* Rovelli et al. 2019, Torkamaneh et al. 2020, Kunvar et al. 2021). Esta técnica permite secuenciar un gran número de fragmentos cortos del genoma, procedentes de varios individuos, permitiendo genotipar un gran número de polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs) a lo largo del genoma (Wright et al. 2019), a través de la reducción de su complejidad mediante pares de enzimas de restricción, en este caso; NsiI-MspI. Además, los fragmentos de ADN se ligan a *barcodes*, adaptadores que permiten identificar a qué individuo puntual corresponden las secuencias obtenidas. A los datos en bruto de buena calidad se le aplicaron filtros bioinformáticos iniciales para demultiplexing y SNP calling a través del *pipeline* UNEAK (Universal Network-Enabled Analysis Kit) en TASSEL v.5 (Lu et al. 2013), que resulta útil para la identificación *de novo* de locus cuando tratamos

con especies sin genoma de referencia. A través de este *pipeline* se removieron las secuencias *barcodes* y el extremo contrario de las secuencias, las cuales corresponden a zonas con alta probabilidad de error de lectura, acotando fragmentos de ~100bp a 64bp. Los SNPs obtenidos fueron filtrados en TASSEL v.5 por una frecuencia del alelo menor (MAF) de 5.0% y un minimum call rate (mnC) de 80%, y se eliminaron aquellos individuos con menos del 60% de sitios informativos. Posteriormente, quitamos del set de datos individuos que fueron identificados como *Siphonaria fuegiensis* en el análisis IBS implementado en el paquete *SNPRelate* (Zheng et al. 2012) en R.

Tabla 1 Sitios de muestreo para *Siphonaria* disponibles en el océano Austral.

Localidad	Código	Región	N
Chabunco	CH	Provincia Magallánica, Chile	10
Fuerte Bulnes	PH	Provincia Magallánica, Chile	10
Puerto Deseado	PD	Provincia Magallánica, Argentina	24
Bahía Róbalo	BR	Provincia Magallánica, Chile	10
Diego Ramírez	DR	Provincia Magallánica, Chile	10
Islas Malvinas/Falklands	FK	Islas Malvinas/Falklands	24
Crozet	CZ	Isla de la Posesión, Territorios Australes Franceses, Islas Sub-Antárticas	17
South Georgia	SG	South Georgia, Islas Sub-Antárticas	25
Portes Noires	FPN	Kerguelen, Territorios Australes Franceses, Islas Sub-Antárticas	20
Port Couvreur	PC	Kerguelen, Territorios Australes Franceses, Islas Sub-Antárticas	20
Port aux Français	PAF	Kerguelen, Territorios Australes Franceses, Islas Sub-Antárticas	20

#### **Análisis de datos.**

**SNPS neutrales.** En primera instancia se calculó el índice  $F_{IS}$  para evaluar la diferencia entre la proporción de heterocigotos ( $H_o$ ) y la proporción esperada ( $H_e$ ) bajo el equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) en el

software Arlequin v3.5 (Excoffier & Lischer 2010), para excluir del set de datos aquellos SNPs que estuvieran fuera de HWE en al menos el 60% de las poblaciones tras corrección por False Discovery Rate (FDR), para evitar falsos positivos. Posteriormente, una vez excluidos los SNPs fuera de HWE, se identificaron SNPs outliers en el software BAYESCAN 2.1 (Foll & Gaggiotti 2008), el cual identifica SNPs que tienen valores de  $F_{st}$  entre poblaciones más altos de lo esperado bajo una distribución esperada neutral a la selección. Bayescan es más eficiente que otros métodos para detectar loci bajo selección con errores <1% de falsos positivos (Pérez-Figueroa et al. 2010). Se realizaron 3 réplicas independientes de Bayescan debido a que las inferencias estadísticas y bayesianas varían entre réplica y réplica (Amrhein et al. 2019), y así eliminar cierto grado de incertidumbre. Las 3 réplicas independientes corrieron con los mismos parámetros; 10% de *burnin* de 50.000, 500.000 iteraciones MCMC y 1.000 *priors* proporcional al número de SNPs, y se excluyeron del set de datos aquellos identificados en las 3 réplicas como loci outliers con evidencia fuerte o muy fuerte de estar sujetos a selección diversificadora de acuerdo al criterio de Jeffrey's, para obtener un set de datos neutral.

**Diversidad genética.** Para cada sitio de muestreo, se calculó la heterocigosidad esperada ( $H_e$ ), observada ( $H_o$ ), número promedio de alelos por locus (riqueza alélica;  $A$ ), proporción de locus polimórficos (%Po), junto al coeficiente de endogamia ( $F_{is}$ ) y su desviación de HWE por medio de 10.000 permutaciones en el software GENETIX (Belkir et al. 2004). Los alelos privados (no compartidos) fueron cuantificados en HP-RARE 1.0 (Kalinowski 2005).

**Estructura genética.** Para evaluar la estructura genética de *Siphonaria lateralis* se utilizaron aproximaciones basadas tanto en individuos como en poblaciones. La estimación en base a poblaciones se realizó estimando la diferenciación genética entre pares de poblaciones mediante el índice  $F_{ST}$  (Weir & Cockerham 1984) en Genodive v 3.0 (Meirmans 2020), cuya significancia fue evaluada tras 10.000

permutaciones. Las estimaciones en base a individuos se realizaron a través de (1) un análisis Identity-by-State (IBS), el cual mediante los genotipos calcula la probabilidad de que dos alelos sean idénticos por estado, en el paquete *SNPRelate* (Zheng et al. 2012), (2) un análisis de PCA y DAPC con el paquete *adegenet* (Jombart 2008, Jombart et al. 2010), el cual propone el número óptimo de grupos utilizando criterios de información bayesiana (BIC) y sin asumir *a priori* una subestructura, y (3) a través de una aproximación bayesiana con el programa STRUCTURE (Pritchard et al. 2000) el cual se utilizó a través de un script de Python para correr paralelizado, StrAuto (Chhatre & Emerson 2017), en donde el número estimado de poblaciones ancestrales (k) exploradas fue de 1 a 6, con 600.000 iteraciones MCMC, descartando las primeras 100.000 (*burn-in*), bajo un modelo de admixture, con 10 réplicas por cada k evaluado. El valor de k más probable fue determinado utilizando el método de Evanno mediante el cálculo del  $\Delta K$  (Evanno et al. 2005) a través del programa Structure Harvester (Earl & vonHoldt 2012), y los clusters fueron graficados en CLUMPAK (Kopelman et al. 2015). Finalmente, se implementó un AMOVA mediante Arlequin (Excoffier & Lischer 2010), en donde se contrastaron los resultados agrupados entre 2, 3 y 4 grupos, según lo señalado por los análisis de estructuración genética realizados.

**Flujo génico.** En primer lugar se utilizó el software Estimated Effective Migration Surfaces (EEMS, Petkova et al. 2015), programa que estima y recrea una representación visual de las tasas de migración efectiva basado en distancias genéticas ( $F_{st}$ ), y que provee una herramienta exploratoria para la estructura poblacional espacial para ver la relación entre grupos genéticos dentro del espacio geográfico. Se utilizaron 55.000.000 iteraciones MCMC descartando el 10% inicial de *burnin*, y los resultados fueron graficados con el paquete provisto, *rEEMSplots*, en R.

Para estimar las tasas de migración se utilizaron 3 métodos; 1) una aproximación multilocus basada en el número de alelos raros, asumiendo que las poblaciones se encuentran en equilibrio deriva-migración,

descrita por Barton & Slatkin (1986;  $N_m$ , número efectivo de migrantes) e implementada en GENEPOP v.4.5 (Rousset 2008), así como 2) un método computacionalmente simple para calcular  $N_m$  en base a las frecuencias alélicas (Alcala et al. 2014) a través del paquete de R *diveRsity* (Keenan et al. 2013), el cual implementa la función *divMigrate*, que grafica redes de migración relativa asimétricas (Sundqvist et al. 2016) y estima su significancia mediante Bootstrap, para lo cual se utilizaron 1000 iteraciones, y 3), una aproximación bayesiana implementada en el software BayesASS V3 (Wilson & Rannala 2003), que considera la asimetría en el flujo génico, y estima la direccionalidad de este, la proporción de migrantes entre grupos, e identifica si corresponden a migrantes de primera, segunda y tercera generación, para el cual se utilizó un *burnin* del 25% y 100.000.000 iteraciones MCMC, muestreando cada 1.000 cadenas, obteniendo parámetros dentro del rango aceptable en BA3 y revisando que las cadenas convergieran en Tracer (Rambaut et al. 2017).



## Resultados

**SNPS neutrales.** Los datos en bruto de cada placa fueron 260.135.231 y 263.506.046 reads, con 249.396.409 y 253.244.524 reads de buena calidad respectivamente. Mediante el pipeline UNEAK se detectaron 69.412 sitios candidatos SNPs en 190 individuos, de los cuales 50 fueron identificados como *Siphonaria fuegiensis* mediante un IBS exploratorio inicial de los datos y excluidos, eliminándose 3 localidades del set de datos, resultando en 8 localidades geográficas muestreadas distribuidas en Sudamérica y el océano Austral para *Siphonaria lateralis* (Fig.1).

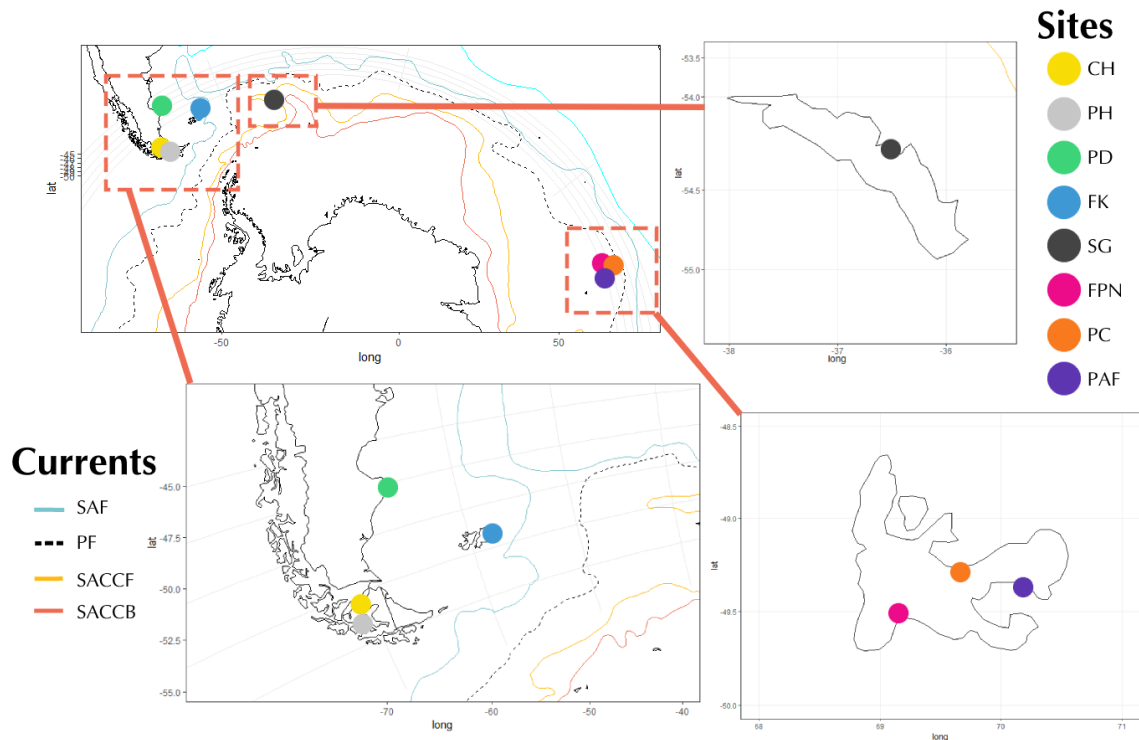


Figura 2. Mapa geográfico de los 8 sitios de muestreo de *Siphonaria lateralis* considerados. (SAF=Sub-Antarctic Front, PF=Polar Front, SACCF= Southern Antarctic Circumpolar Current Front, SACCB=Southern Antarctic Circumpolar Current Boundary), (CH= Chabunco, PH=, Fuerte Bulnes, PD= Puerto Deseado, FK= Malvinas/Falklands, SG= South Georgia, FPN= Fjord Portes Noires, PC= Port Couvreur, PAF= Port aux Français).

De los 140 individuos correctamente identificados como *Siphonaria lateralis* correspondientes a 8 localidades, 116 de estos presentaron información suficiente para ser considerados dentro del set de datos, conformado por 6277 SNPs (Tabla 2) de los cuales 351 loci se eliminaron al estar fuera de Equilibrio Hardy-Weinberg en 60% o más de las poblaciones tras una corrección por FDR, resultando en 5.926 SNPs. De estos, Bayescan indicó 411 loci outliers con fuerte evidencia de estar sujetos a selección diversificadora (Fig. 2) los cuales fueron excluidos, conservando un set de datos final de loci neutrales de 5.515 SNPs para realizar los análisis de diversidad, estructura y flujo génico.

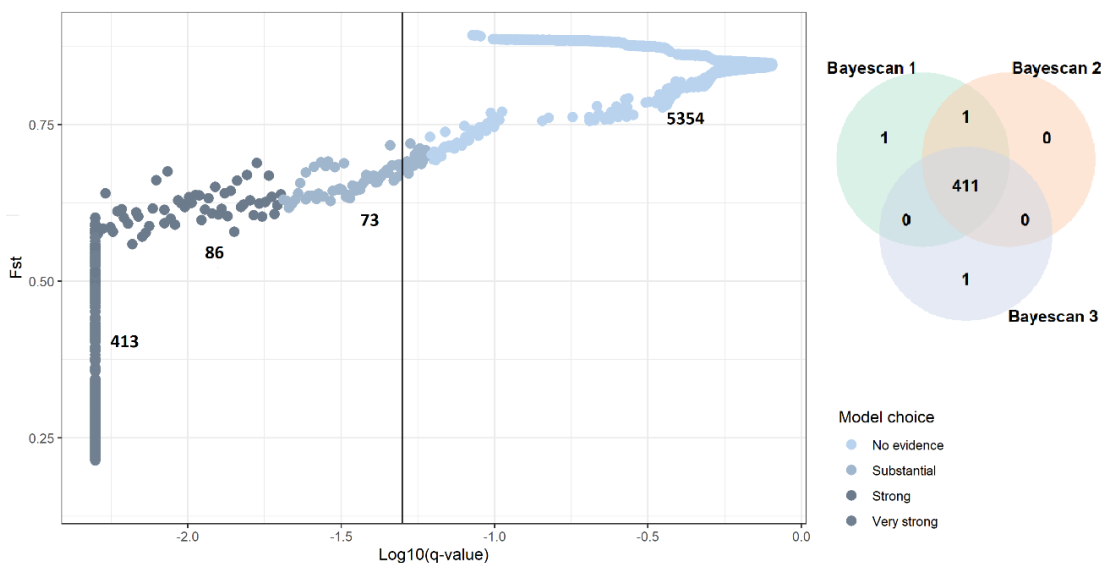


Figura 3. Gráfico de niveles de evidencia de selección según Bayescan, para 5926 loci.

**Diversidad genética.** La diversidad genética de *Siphonaria lateralis* se caracterizó por ser baja (Tabla 2),

siendo las Islas Malvinas/Falklands la población con mayor riqueza alélica y mayor porcentaje de loci polimórficos. Para las localidades de Patagonia la riqueza alélica y la proporción de loci polimórficos fue baja, posiblemente debido al bajo número de individuos muestreados en el caso de Fuerte Bulnes y Puerto Deseado. La heterocigosidad observada fue de baja magnitud para todas las localidades, siendo Fuerte Bulnes la más baja (0.0131) y Malvinas/Falklands la más alta (0.2406). Para Malvinas/Falklands, South Georgia, Portes Noires y Port Couvreur,  $H_o$  fue levemente menor a  $H_e$ . Al contrario,  $H_o$  fue mayor que  $H_e$  en Patagonia y Port aux Français. Por su parte, el coeficiente  $F_{is}$  tuvo valores estimados negativos para las localidades de Patagonia y Port aux Français. Agrupando estas 8 localidades por zona geográfica (Tabla 3),  $H_o$  es mayor sólo dentro de Patagonia, mientras que  $H_o$  es levemente menor a  $H_e$  en Malvinas/Falklands, South Georgia y Kerguelen, y el coeficiente  $F_{is}$  es negativo sólo en Patagonia. Malvinas/Falklands destaca por ser la zona con más porcentaje de loci polimórficos y alelos privados, mientras South Georgia exhibe los niveles de diversidad genética más bajos.

Tabla 2. Estadísticos resumen de diversidad genética para *Siphonaria lateralis*.

Localidad	Coordenadas	Código	N	%Po	$H_o$	$H_e$	A	$F_{is}$
Chabunco	53°01'12.7"S, 70°49'26.2"W	CH	9	10.01	0.0217	0.0177	1.1001	-0.23809
Fuerte Bulnes	53°36'51.1"S, 70°55'37.2"W	PH	3	2.99	0.0157	0.0131	1.0299	-0.25854
Puerto Deseado	47°45'06.9"S, 65°51'53.1"W	PD	4	5.33	0.0215	0.0182	1.0533	-0.21810
Islas Malvinas/Falklands	51°42'00.8"S, 57°46'55.7"W	FK	22	<b>69.23</b>	<b>0.2148</b>	<b>0.2406</b>	<b>1.6923</b>	<b>0.10981</b>
South Georgia	54°17'01.4"S, 36°29'18.5"W	SG	25	20.96	0.0197	0.0325	1.2096	0.39936
Portes Noires	49°29'32.4"S, 69°11'12.4"E	FPN	16	10.61	0.0153	0.0162	1.1061	0.05779

Port Couvreur	49°16'49.6"S, 69°41'31.1"E	PC	17	11.66	0.0166	0.0180	1.1166	0.07914
Port aux Français	49°21'12.2"S, 70°13'0.1"E	PAF	20	21.12	0.0288	0.0262	1.2112	-0.10142

La tabla muestra el nombre de la localidad, sus coordenadas geográficas, su código o abreviatura, el número de individuos por considerado por localidad (N), heterocigosidad esperada (He), heterocigosidad observada (Ho), riqueza alélica A), porcentaje de locus polimórficos (%Po), y coeficiente de endogamia ( $F_{is}$ ).

Tabla 3. Diversidad genética dentro de las 4 zonas geográficas muestreadas.

	N	%Po	N loci Polimorficos	Ho	He	$F_{is}$	N alelos	N alelos privados	% Alelos privados
PAT	16	14.84	818	0.0206	0.0193	-0.02749	6334	496	9
FK	22	<b>69.23</b>	<b>3818</b>	<b>0.2148</b>	<b>0.2350</b>	<b>0.10981</b>	<b>9333</b>	<b>1985</b>	<b>36</b>
SG	25	20.96	1156	0.0197	0.0319	0.39936	6671	55	1
KER	53	15.68	865	0.0209	0.0256	0.19277	7258	110	2

La tabla contiene las zonas geográficas abreviadas; PAT=Patagonia (Chabunco, Fuerte Bulnes y Puerto Deseado), FK=Malvinas/Falklands, SG=South Georgia, KER=Kerguelen (Portes Noires, Port Couvreur, Port aux Français), número de individuos por grupo (N), porcentaje de locus polimórficos (%Po), heterocigosidad observada (Ho), heterocigosidad esperada (He), y coeficiente de endogamia ( $F_{is}$ ), número de alelos, alelos privados (y porcentaje).

**Estructura genética.** Los valores de  $F_{st}$  para todas las comparaciones entre pares de las 8 localidades muestreadas muestran valores significativos a lo largo de la distribución de *Siphonaria lateralis* estudiada (Figura 4), en donde las localidades que conforman Patagonia exhiben bajos valores de diferenciación entre sí ( $F_{ST}<0.3$ ), al igual que las localidades dentro de Kerguelen ( $F_{ST}<0.3$ ). Malvinas/Falklands por su parte está altamente diferenciada del resto de Patagonia e Islas Sub-Antárticas, sin embargo, la diferenciación más fuerte ocurre entre Kerguelen y Patagonia, así como entre South Georgia y Patagonia, con valores de  $F_{st} >0.9$ , correspondiendo al grupo de localidades más distantes geográficamente entre sí. Destaca entre las comparaciones por pares que South Georgia está más diferenciada con el cono Sur de América que con la Isla Subantártica de Kerguelen, aunque está más cercana geográficamente de

Sudamérica (circa 1.500-2.200km) que de Kerguelen (>6.500km).

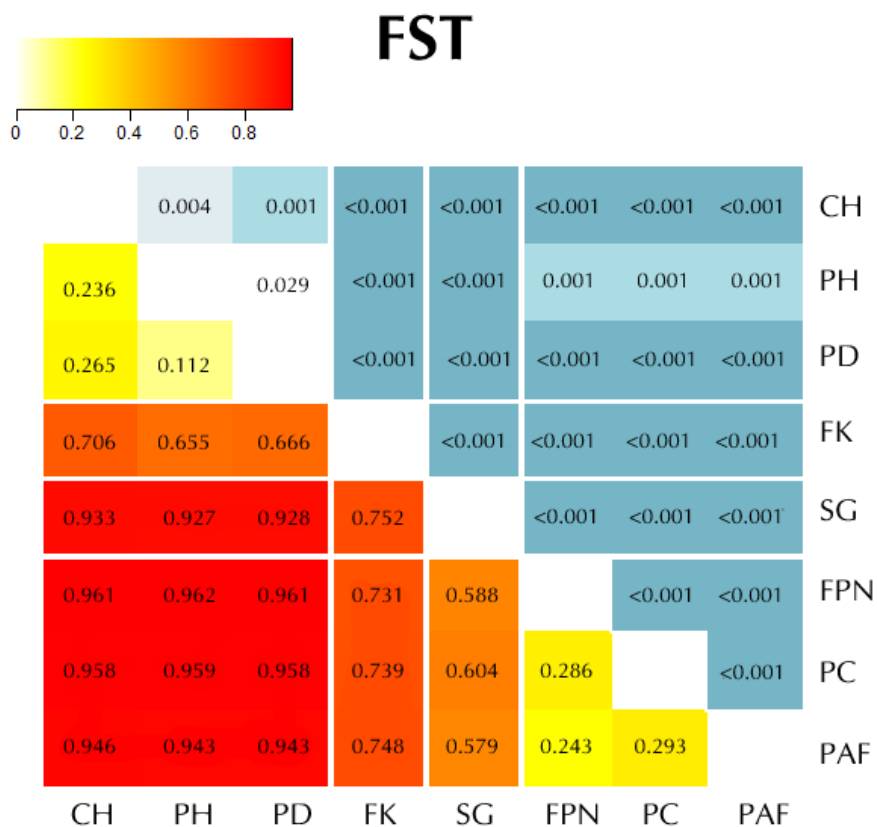


Figura 4. Valores de  $F_{st}$  por pares de comparación de poblaciones, y sus respectivos p-values (CH= Chabunco, PH=, Fuerte Bulnes, PD= Puerto Deseado, FK= Malvinas/Falklands, SG= South Georgia, FPN= Fjord Portes Noires, PC= Port Couvreur, PAF= Port aux Français).

El Identity-by-State (IBS), si bien no jerarquiza la estructura genética, agrupa individuos en un dendrograma de acuerdo a la identidad genética (alelos compartidos) y distingue 4 grupos diferenciados según la distancia entre pares de individuos (Fig. 5). Malvinas/Falklands está altamente diferenciado de Patagonia e Islas Sub-Antárticas, y, además, los individuos de esta población difieren bastante entre sí. Las

localidades de Patagonia también conforman un grupo distintivo, mientras que, dentro de las islas Sub-Antárticas se dividen entre South Georgia y Kerguelen, pero cuya distinción no es tan acentuada como Patagonia y Malvinas/Falklands. Dentro de South Georgia, algunos individuos (5) divergen levemente, y conforman un subgrupo dentro de esta población.

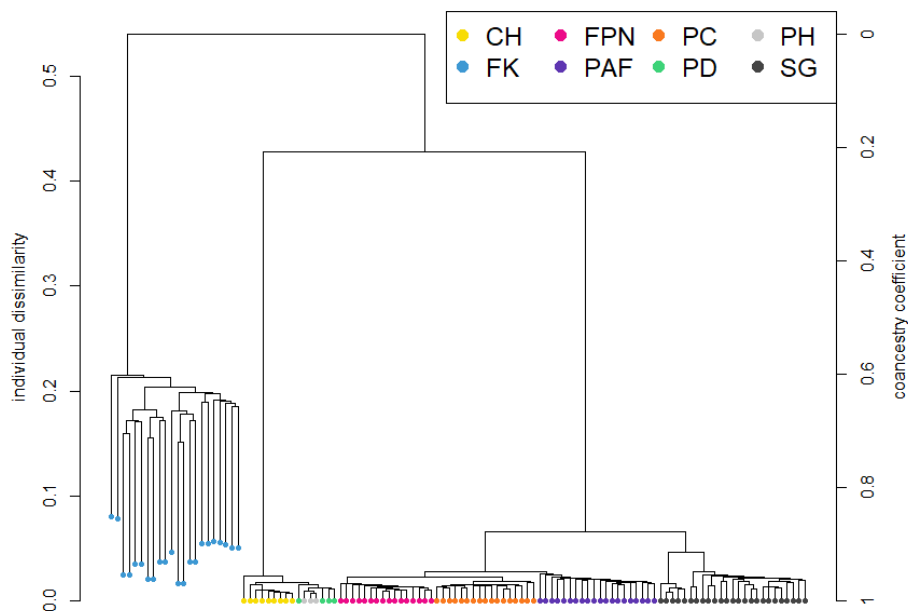


Figura 5. Dendrograma de IBS 116 individuos de *Siphonaria lateralis* en 8 localidades (CH= Chabunco, PH=, Fuerte Bulnes, PD= Puerto Deseado, FK= Malvinas/Falklands, SG= South Georgia, FPN= Fjord Portes Noires, PC= Port Couvreur, PAF= Port aux Français).

Para esclarecer la estructura genética de *Siphonaria lateralis* se implementaron 3 análisis basados en individuos, 1) PCA (Fig. 6), DAPC (Fig.7) y STRUCTURE (Fig.8), los cuales muestran resultados concordantes entre sí. En un PCA, el primer componente principal (PC) es la dirección en el espacio hacia donde las proyecciones tienen la mayor varianza, mientras que el segundo PC maximiza la varianza hacia todas direcciones, ortogonales a la primera PC. El PC1 junto al PC2 explican un >70% de la varianza, ilustrando 3 grupos equidistantemente separados los cuales son Patagonia (PAT), Malvinas/Falklands (FK), e islas Sub-

Antárticas (South Georgia, SG, y Kerguelen, KER) (Fig. 6A). El PC3 tiene un menor poder explicativo, dando cuenta de un 3.41% de la varianza (Fig. 6B), sin embargo, separa South Georgia de Kerguelen. Esta misma distinción se replica en el DAPC (Fig. 7), con la diferencia de que South Georgia y Kerguelen se identifican como grupos independientes, pero genéticamente cercanos. De hecho, los análisis discriminantes de componentes principales (DAPC) tienen mayor poder para detectar estructura poblacional compleja y grafica con certeza la diferencia que existe entre grupos (Jombart et al. 2010).

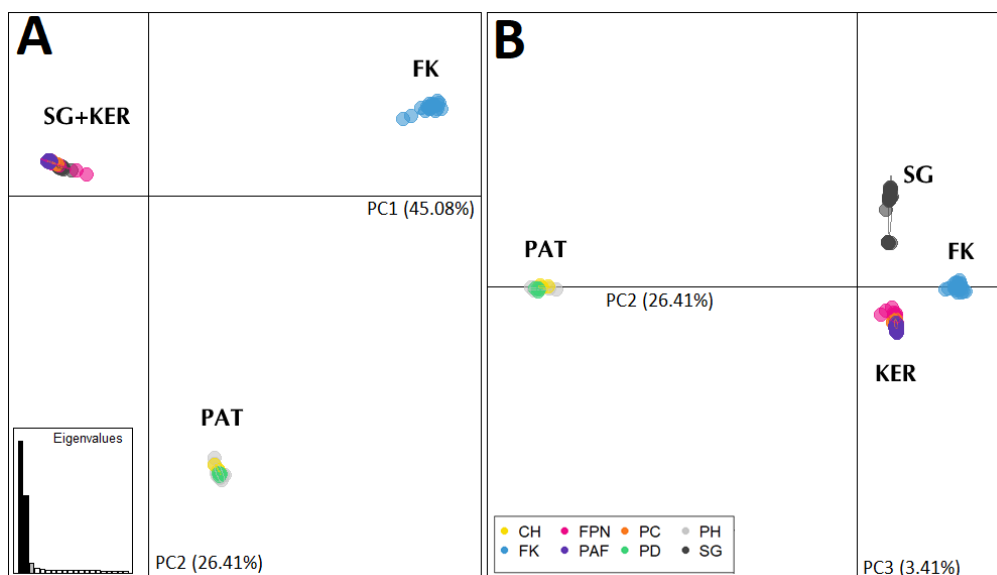


Figura 6. Estructura genética de *Siphonaria lateralis* determinada por PCA (A=Proyección PC1 & PC2, B=Proyección PC2 & PC3), (CH= Chabunco, PH=, Fuerte Bulnes, PD= Puerto Deseado, FK= Malvinas/Falklands, SG= South Georgia, FPN= Fjord Portes Noires, PC= Port Couvreur, PAF= Port aux Français).

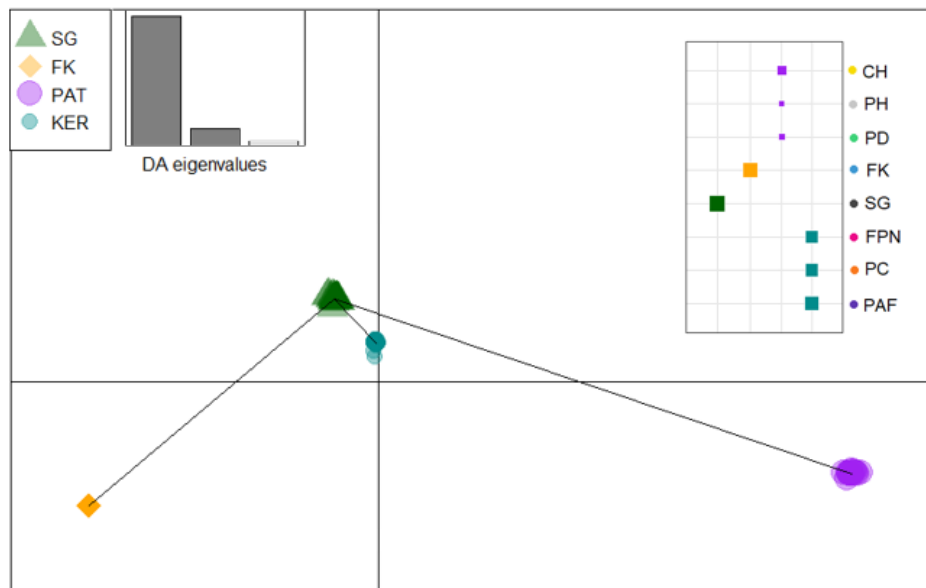


Figura 7. Estructura genética de *Siphonaria lateralis* según DAPC, y asignación de individuos de K=8 (original) a K=4 (inferido).

$\Delta K$  de Evanno es un estadístico *ad hoc* que indica el número de K más probable para dar cuenta del nivel de estructura más alta (Evanno et al. 2005), pero no necesariamente refleja el número óptimo de grupos, como han discutido Gilbert et al. (2017) y Janes et al. (2017). Structure, sin embargo, es una herramienta visual poderosa para identificar la estructura poblacional entre distintos valores de K para elegir un K que no solo recaiga en métodos estadísticos o en la mayor partición de la estructura, sino que también rescate información biológica importante (Gilbert 2017, Janes et al. 2017). Para *Siphonaria lateralis*, el análisis de Structure (Fig. 8) destaca la partición de la estructura genética más fuerte con K=2, que diferencia Sudamérica de Islas, mientras que K=3 distingue Patagonia de Malvinas/Falklands e Islas Sub-Antárticas, agrupación consistente con los principales grupos distintivos en el IBS y PCA. Sin embargo, lo más interesante surge al observar K=4, el cual provee información genética relevante ya que no solo particiona 4 grupos genéticamente diferentes al igual que en el DAPC, que también son apoyados por  $\ln p(K)$ , sino



también ilustrando la presencia de un componente genético de Kerguelen dentro de South Georgia en 5 individuos, posibles migrantes de 3era generación.

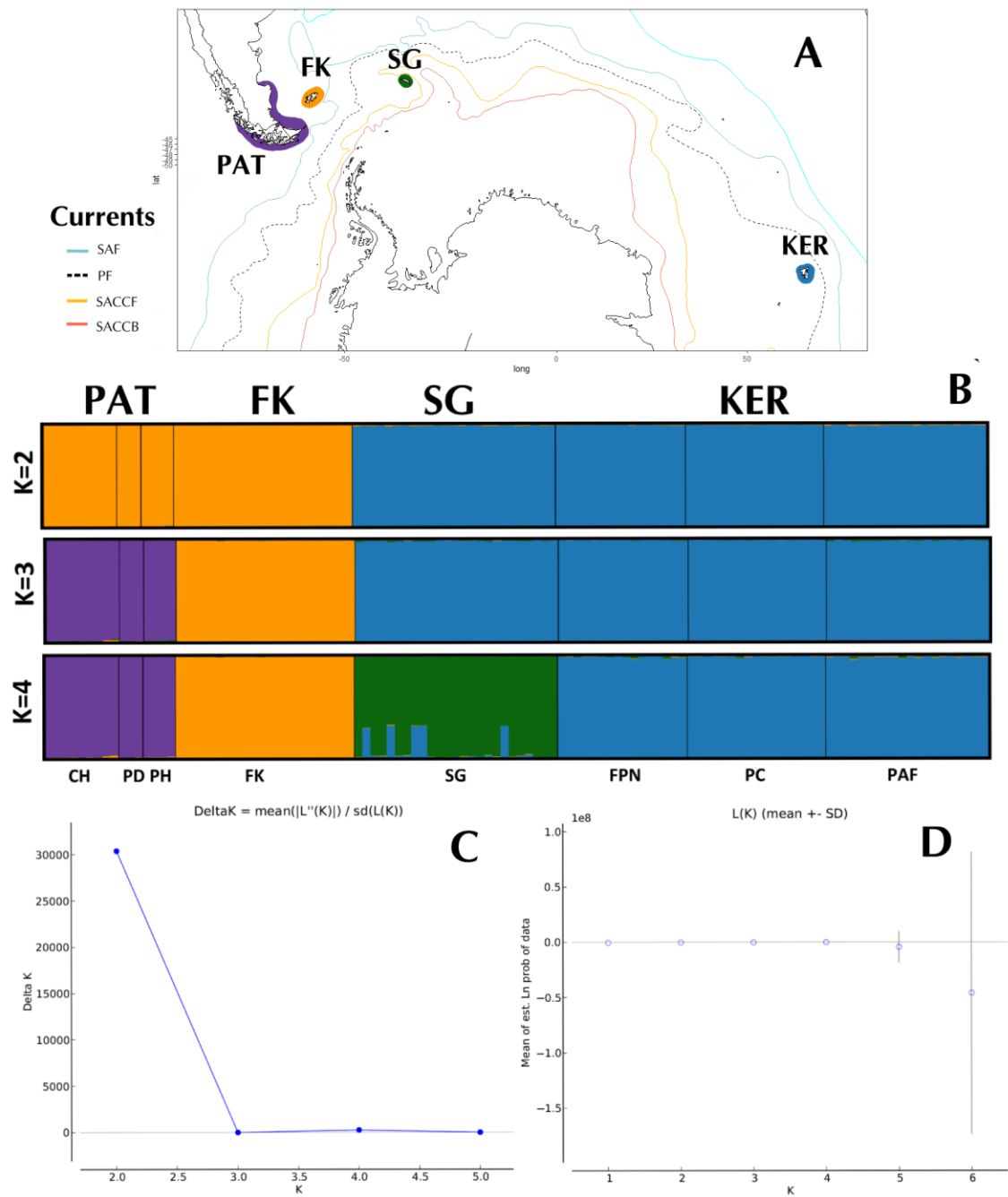


Figura 8. (A) Mapa de la estructura genética, (B) Partición Structure para de *Siphonaria lateralis* de K2-4), (C)  $\Delta K$  Evanno señala que el número más probable de clústeres es 2, sin embargo, K=2 pierde componentes de la estructura genética detectada por otros análisis (K>3), mientras que (D) Ln p(K) indica K=4.

Finalmente, el Análisis de Varianza Molecular (Tabla 4) contemplando las 3 hipótesis de alternativas provistas por los análisis de estructuración genética; 1) Sudamérica – Islas Sub-Antárticas (SA-IS), 2) Patagonia – Malvinas/Falklands – Islas Sub-Antárticas (PAT-FK-IS) y 3) Patagonia – Malvinas/Falklands – South Georgia – Kerguelen (PAT-FK-SG-KER), demostró que la mayor proporción de la varianza molecular total reside en los grupos, alcanzando su valor máximo en la hipótesis de 4 grupos ( $V_a / V_a + V_b$ ; Tabla 3), con una diferencia de ~4% de la hipótesis de 3 grupos. Más aún, al realizar un  $F_{st}$  entre pares de grupos considerando K=4 (Fig. 9), todas las comparaciones resultaron en una fuerte estructura genética significativa, siendo el valor de  $F_{st}$  moderado-alto sólo entre South Georgia y Kerguelen, aunque significativo, lo cual sugiere considerar a South Georgia como un cuarto grupo genético para *Siphonaria lateralis*. Consecuentemente, las estimaciones de flujo génico consideraron que las 8 localidades muestreadas para *Siphonaria lateralis* se agrupan en 4 unidades, para esclarecer si existe una segregación significativa entre las Islas Kerguelen y South Georgia, separadas por ~6.000 km de distancia geográfica.

Tabla 4. Comparación de AMOVAs entre 2, 3 y 4 grupos genéticos.

Hipótesis	$V_a$	$V_b$	$V_c$	$V_a / V_a + V_b$	$F_{ct}$	$F_{sc}$	$F_{st}$
1) SA-IS	57.56	27.09	15.35	68,00	0.5755	0.63833	0.84649
2) PAT-FK-IS	81.27	4.69	14.04	94,54	0.81269	0.25045	0.85960
3) PAT-FK-SG-KER	80.53	1.37	18.10	<b>98,33</b>	0.80529	0.07061	0.81904

$V_a$  = componente de la varianza explicada por diferencias entre grupos,  $V_b$  = componente de la varianza explicada por diferencias entre poblaciones dentro de los grupos,  $V_c$  = componente de la varianza explicada

por diferencias dentro de las poblaciones.

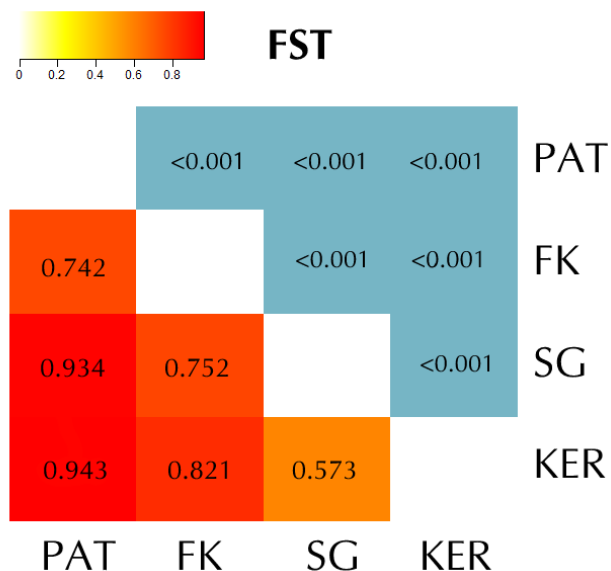


Figura 9. Fst entre pares de los 4 grupos principales, todas las comparaciones con p-values significativas.

**Flujo génico.** Las estimaciones de flujo génico a lo largo de >8.500 km de océano son consistentes con la separación de Patagonia, Malvinas/Falklands, South Georgia y Kerguelen. El análisis de EEMS ilustra las tasas promedio de migración posteriores ( $m$ ) en  $\log_{10}(m)$ , graficando en tonos azules migración positiva (flujo génico) y en naranjos migración negativa (barreras genéticas). Malvinas/Falklands se encuentra notoriamente segregado del resto de las localidades, posiblemente debido a una barrera al flujo génico, al igual que las localidades que componen Patagonia, en menor medida. Por otro lado, entre South Georgia y Kerguelen el espectro es celeste, señal de bajas tasas de migración estos grupos (Fig. 10).

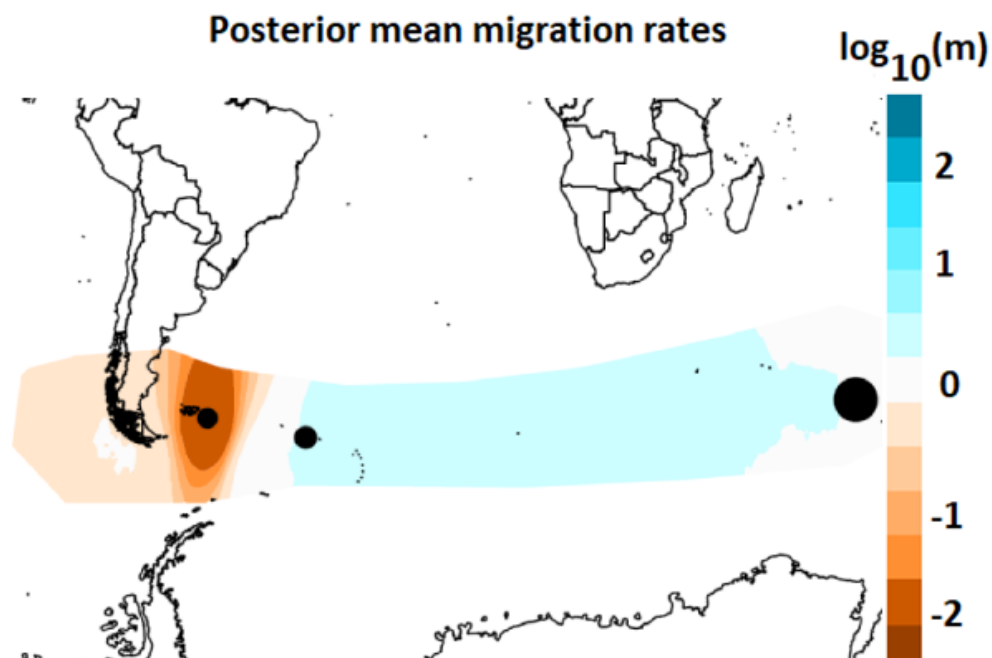


Figura 10. Superficies de migración efectiva estimada en EEMS para los 4 grupos genéticos.

Las distintas aproximaciones utilizadas para estimar flujo génico entre los 4 grupos detectados por los análisis de estructuración indican que la migración entre estos es limitada. Según el análisis de GENEPOP (Fig. 11), el cual ilustra el flujo génico histórico, sólo entre South Georgia y Kerguelen ocurre un intercambio de individuos, aunque este es bastante bajo. Esta aproximación señala flujo histórico, pero, asume que este es simétrico (no diferencia entre migrantes e inmigrantes), por lo que visualizar las redes de migración contemporánea relativas de diversidad resultan útiles para distinguir que la migración significativa ocurre desde Kerguelen hacia South Georgia (Fig. 12). Sin embargo, ninguna de estas 2 aproximaciones incluye una estimación de auto reclutamiento (mantención de individuos en la población de origen), a diferencia de BA3, que indica que los 4 grupos geográficos y genéticos de *Siphonaria lateralis* se sostienen principalmente por la retención local, asignando al menos 95% de los individuos al lugar de origen (Fig. 13). Finalmente, a través de BA3 no se logró identificar migrantes de primera, segunda o tercera

generación, asignando a todos los individuos como 100% pertenecientes a tu población de origen, a diferencia de los 5 individuos identificados como posibles migrantes de tercera generación, visualmente, en el Structure (K=4, Fig.7).

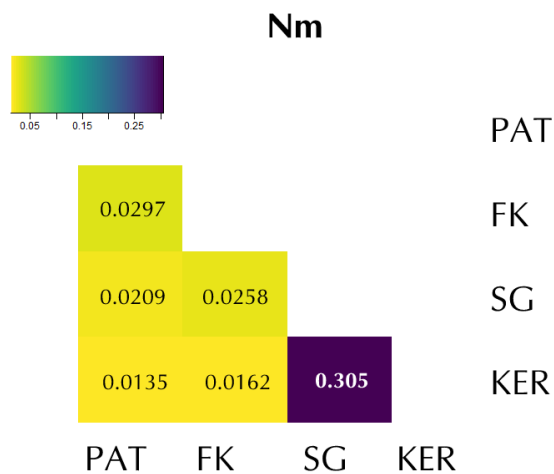


Figura 9 Número promedio de migrantes efectivos entre poblaciones por generación (Nm) estimado en GENEPOP.

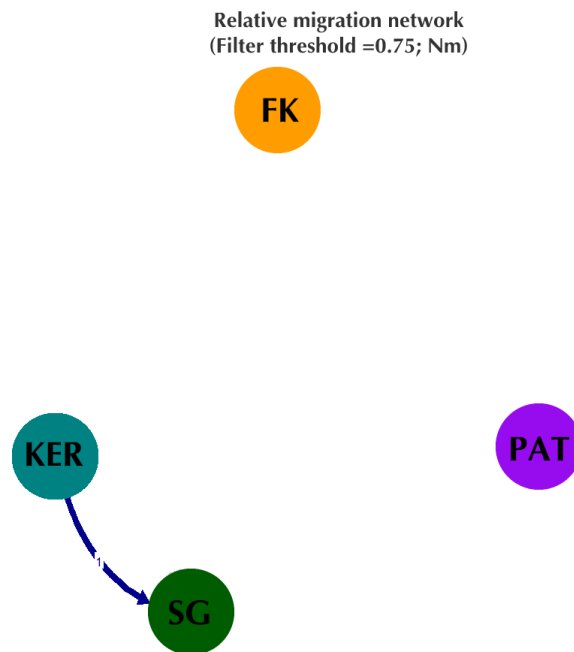


Figura 10 Red de migración significativa entre pares de grupos (1.000 repeticiones de bootstrap).

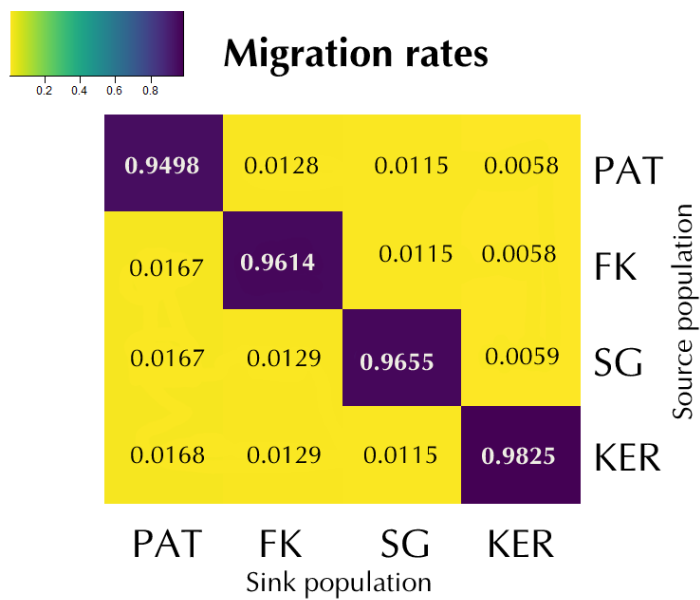


Figura 11 Matriz de tasas de migración entre grupos inferidas en BA3 (diagonal = auto reclutamiento).

## Discusión

Este estudio aborda con marcadores SNPs la diversidad, estructura y flujo génico de *Siphonaria lateralis*, abarcando gran parte de su distribución geográfica dentro del océano Austral, en las costas de Sudamérica del Pacífico y Atlántico Sur, islas Malvinas/Falklands, e islas Sub-Antárticas South Georgia y Kerguelen. A través de marcadores SNPs dispersos por el genoma detectamos la presencia de 4 grupos genéticamente distintos; i) Patagonia, ii) Islas Malvinas/Falklands, iii) South Georgia, y iv) Kerguelen. Esta estructura difiere de lo reportado por González-Wevar et al. (2018), quienes identificaron 3 grupos genéticamente estructurados de *Siphonaria lateralis*, pero son complementarios ya que relatan distintas temporalidades: histórica versus contemporánea. Por otro lado, si bien se ha descrito que *Siphonaria lateralis* sería capaz de dispersar largas distancias a través del rafting asociado a *Durvillaea antarctica* (González-Wevar et al. 2018), macroalga que debido a su flotabilidad habrían permitido la recolonización Sub-Antártica de su fauna asociada, los resultados de este estudio indican que este mecanismo de conectividad no se mantiene a lo largo de toda el área de distribución de *S. lateralis* en el océano Austral, sólo ocasionalmente resultando en flujo génico. Por su parte, Sudamérica e islas Sub-Antárticas presentan 2 patrones distintos respecto a la estructura y conectividad genética de esta especie. De hecho, ambas áreas geográficas corresponden al nivel más alto de partición genética, las cuales corresponden a las zonas Sub-Antártica y Antártica, que están separadas por una importante barrera oceanográfica en donde convergen masas de agua con distintas propiedades (Clarke et al. 2005, Fraser et al. 2012), el Frente Polar, por lo cual es válido considerar que estas zonas estarían sujetas a distintos procesos en la actualidad.

A pesar de que Patagonia y Malvinas/Falklands son geográficamente cercanas (~500 km), estas

poblaciones de *S. lateralis* exhiben una fuerte diferenciación genética. Si bien ambas localidades se consideran dentro de la misma provincia biogeográfica Magallánica (aunque su estatus ha sido discutido; ver Camus 2001, Briggs & Bower 2011, Brun et al. 2020), los patrones de distribución y/o dispersión suelen ser más complejos que los esquemas biogeográficos generales, dependiendo del grupo taxonómico estudiado (*i.e.* Dietz et al. 2015, Harder et al. 2016, Cárdenas et al. 2020, Guller et al. 2020, González-Wevar et al. 2016, 2018, 2021). Estudios con marcadores tradicionales en algunos taxa como Gastrópodos no muestran evidencia de diferenciación genética entre Patagonia e islas Malvinas/Falklands (Fernández-Iriarte et al. 2020, González-Wevar et al. 2021). Sin embargo, otros organismos sí reportan una fuerte diferenciación genética poblacional entre Patagonia e islas Malvinas/Falklands, como es el caso de Picnogónidos (Dömel et al. 2019), Crustáceos (Leese et al. 2008, 2010, Nikula et al. 2010), inclusive Teleósteos (Segovia et al. *en revisión*), y algunas especies de pingüinos como papúa (Pertierra et al. 2020) y penacho amarillo del sur (Lois et al. 2020, Frugone et al. 2021). Más aún, en algunos se han observado claras divergencias, deviniendo en linajes distintos para Malvinas/Falklands y Patagonia en Bivalvos (González-Wevar et al. 2019), Gastrópodos (González-Wevar et al. 2016, 2018, 2021), Picnogónidos (Dietz et al. 2015), inclusive en vertebrados como pingüinos (Vianna et al. 2017, Frugone et al. 2018). Esta divergencia se observa también en *Siphonaria lateralis*, ya que tanto González-Wevar et al. (2018) con marcadores tradicionales, así como la información provista por los SNPs, detectan una marcada separación entre Malvinas/Falklands y Patagonia, indicando que estas son poblaciones que han estado aisladas una de la otra por un tiempo considerable de tiempo y que continúan aisladas hasta el presente.

Según González-Wevar et al. (2018), la existencia de linajes divergentes entre poblaciones de *S. lateralis* de Patagonia y Malvinas/Falklands sería producto de la historia climática de la zona, en donde ciclos glaciales recurrentes durante el Pleistoceno han dado origen a distintos linajes o complejos de especies crípticas en el SO (Thatje et al. 2005, Stewart et al. 2010, Hewitt 2011, Sérsic et al. 2011, Saucède et al.



2014). Sin embargo, estas glaciaciones han afectado de manera distintas las diferentes regiones de la Provincia Magallánica. La costa Pacífica de la Región Magallánica (42°S-56°S) fue extensamente cubierta por la Capa de Hielo Patagónica (Hulton et al. 1994, 2002, Rabassa et al. 2005, Rabassa et al. 2011), y extinguió casi toda la biota bentónica somera (Thatje et al. 2005, Convey et al. 2009, Post et al. 2014), mientras que, al contrario, la costa del Atlántico Suroeste fue afectada en menor medida (Glasser & Jansson 2008). Zonas como las Islas Malvinas/Falklands acumularon poco o nada de hielo durante el UMG (Hodgson et al. 2014), permitiendo la supervivencia de muchas especies (Rabassa et al. 2005, Clarke & Crame 2010, Hemery et al. 2012), por lo que Malvinas/Falklands es considerada un refugio glacial (al igual que la costa Noratlántica de Patagonia y el Norte de la Isla de Chiloé en el Pacífico; Clapperton & Roberts 1986, Clapperton 1988, 1990, 1994, Hodgson et al. 2014), del cual existe amplia evidencia molecular a través de marcadores tradicionales (Leese et al. 2008, 2010, Nikula 2010, Cumming et al. 2014, Dietz et al. 2015, González-Wevar et al. 2016, 2018).

Por una parte, los resultados de SNPs obtenidos en el presente estudio en *Siphonaria lateralis*, sustentan la hipótesis de Malvinas/Falklands como un refugio glacial distinto a Patagonia, ilustrado a través de las señales típicas de una población que subsistió en refugios glaciares (Allcock & Strugnell 2012, Lau et al. 2020). La población de Malvinas/Falklands presenta una diversidad genética mucho más alta que los otros sitios muestreados, tanto en los índices de Heterocigosidad como en la proporción de loci polimórficos (Tabla 3). Los fiordos y canales de Patagonia, Kerguelen y más aún Georgia del Sur han sido mucho más impactados por el avance de los hielos sobre las márgenes continentales (Hodgson et al. 2014) donde las poblaciones de *S. lateralis* podrían haber experimentado fuertes cuellos de botella o también corresponder a poblaciones recientes que recolonizaron estos sitios durante el proceso de deglaciación. Por otra parte, nuestros resultados proveen de nuevas evidencias para considerar a Malvinas/Falklands como un linaje evolutivo de *Siphonaria lateralis* distinto a Patagonia. Aunque los marcadores SNPs

anónimos dispersos en el genoma no permiten diferenciar estructura genética de estructura filogeográfica, la fuerte diferenciación observada entre Malvinas/Falklands y los otros sitios, así como la gran cantidad de alelos privados en este sitio, vienen apoyar las conclusiones de la existencia de divergencia de esta población, sugerida con marcadores mitocondriales (González-Wevar et al. 2018). Las características oceanográficas generarían discontinuidades ambientales (*i.e.* Gillespie & Roderick 2014, Yamazaki et al. 2017, Liu et al. 2019), y mantendrían la separación de estas dos poblaciones en la actualidad. Particularmente, la Corriente de las Malvinas, que fluye hacia el Norte a lo largo de la placa continental de Argentina hasta aproximadamente los 38°S (Matano et al. 1993; 2010), ha sido nombrada como uno de los factores que promueve la aislación y limita el flujo génico entre Sudamérica y las Islas Malvinas/Falklands (*Eudyptes chrysocome*, Frugone et al. 2018, Lois et al. 2020, Frugone et al. 2021), ya que la salinidad, temperatura, y productividad primaria, entre otras características oceanográficas (Guerrero et al. 1999, Acha et al. 2004, Severov et al. 2012) difieren entre las costas de Islas Malvinas/Falklands y las costas Patagónicas, lo cual supondría una barrera a la dispersión de *Siphonaria lateralis* entre ambas zonas, a pesar de la cercanía geográfica y el potencial de rafting, propiciando su mantención como linajes evolutivos distintos, como ocurre en Bivalvos o Gastrópodos (González-Wevar et al. 2019, 2021) e incluso otras algas no-flotantes que dependen de otras macroalgas (Fraser et al. 2013).

En contraste, *Siphonaria lateralis* presenta conectividad a muy larga distancia en el OA. Localidades geográficamente lejanas, las islas South Georgia y Kerguelen, separadas por ~7.000 km, muestran la existencia de un flujo génico, aunque a nivel moderado. Si bien *Siphonaria lateralis* es una especie que posee un escaso o nulo potencial dispersivo por sí solo, se ha planteado que dentro del océano Austral las características del ciclo de vida (*i.e.* modo de desarrollo) tendrían poca influencia en los patrones de dispersión y la estructuración genética (Moon et al. 2017, Halanych & Mahon 2018, González-Wevar et al. 2018, 2021). De hecho, diversos organismos con desarrollo indirecto presentan ensambles de especies

críticas a lo largo de su distribución (i.e. González-Wevar et al. 2017, Hauquier et al. 2017, González-Wevar et al. 2019, Zbawicka et al. 2019), mientras que taxa bentónicos con desarrollo protegido mantienen distribuciones circumpolares, como Crustáceos (Leese et al. 2008, 2010, Nikula et al. 2010), Bivalvos (Gérard et al. 2009, Cárdenas et al. 2020, Guller et al. 2020), Gastrópodos (Cumming et al. 2014, González-Wevar et al. 2018).

Adultos y masas de huevos *Siphonaria lateralis* han sido observados asociados a rizoides de la macroalga *Durvillaea antarctica* (González-Wevar et al. 2018), la cual le permitiría dispersar pasivamente por rafting (dispersión asociada a elementos orgánicos o inorgánicos flotantes, Thiel & Gutow 2005, Thiel & Haye 2006), mecanismo que es de gran importancia global (Anderson et al. 2017, López et al. 2017, Waters et al. 2018, Salloum et al. 2020), así como también dentro del océano Austral, ya que ha permitido la colonización o recolonización de algunas islas (Fraser et al. 2011, Puccinelli et al. 2018), la mantención de una amplia distribución geográfica (Nikula et al. 2010, Cumming et al. 2014), y facilita el intercambio de individuos a escala transoceánica que por sí solos no abarcarían grandes distancias (Leese et al. 2010, Fraser et al. 2011, Nikula et al. 2013). *Durvillaea antarctica* es una macroalga que, si bien varía su disponibilidad conforme a la estacionalidad e hidrodinámica regional (López et al. 2016, Tala et al. 2019), presenta diversas características que la convierten en un organismo viable para la dispersión por rafting de *Siphonaria lateralis*. Entre ellas 1), la distribución geográfica de esta macroalga coincide con la distribución de este gastrópodo (y otros Moluscos; ver Griffiths & Waller 2016), y 2), a excepción de Chile Central y Nueva Zelandia, es genéticamente homogénea en su distribución (~10.000 km), presentando un único haplotipo compartido entre Patagonia y las islas South Georgia, Gough, Marion, Crozet, Kerguelen, Macquarie, Antípodas y Malvinas/Falklands (Fraser et al. 2009, 2010), las cuales habrían sido recolonizadas desde Chile Central, patrón que se repite con SNPs (Peters et al. 2019), 3), se estima que hay al menos 20 millones de rafts con rizoide presentes en el océano Austral, capaces de sustentar gran diversidad de

organismos (Smith 2002) , y 4), quizás la más relevante, esta especie tiene la habilidad de viajar grandes distancias debido a que sus filoides (hojas) tienen una médula con estructura de "panal" rellena de gas, lo cual le permite flotar en el océano (Stevens et al. 2002). Es esta flotabilidad y su distribución la que junto a las características oceanográficas determinarán la disponibilidad, viabilidad, y alcances de la trayectoria del rafting (Garden et al. 2014, Bussolini & Waters 2015, López et al. 2016, Macaya et al. 2016), ya que, al desacoplarse del sustrato bentónico, estas macroalgas flotan en la superficie oceánica y viajan con las corrientes marinas.

Dentro del océano Austral la característica oceanográfica más relevante es la Corriente Circumpolar Antártica, la cual fluye en dirección Oeste-Este y conecta todas las masas de tierra en el hemisferio Sur, incluyendo islas oceánicas remotas (Leese et al. 2010, Hunt et al. 2016), la cual en conjunto con el rafting darían cuenta de la distribución geográfica y conectividad genética detectada por González-Wevar et al. (2019). Ahora, si bien estudios recientes reportan que la dispersión a gran-distancia es más común en altas latitudes (50°-60°, Tala et al. 2019), Moon et al. (2017) señala que, posiblemente, los eventos de rafting serían insuficientes para mantener la conectividad genética contemporánea, como es el caso de *Siphonaria lateralis* en el total de su distribución y entre la zona Sub-Antártica y Antártica, más no dentro de la zona Antártica. Los bajos valores de flujo génico reportados entre Kerguelen-South Georgia no son raros, considerando que la mayor parte de los individuos no migra, y se mantiene dentro del pool genético de su población de origen, promoviendo la deficiencia de heterocigotos y la baja diversidad genética. No obstante, lo más interesante del flujo génico observado es su direccionalidad, ya la migración más relevante se da desde Kerguelen hacia South Georgia, que si bien ocurre de Oeste a Este siguiendo el sentido horario que recorre la Corriente Circumpolar Antártica, lo hace abarcando una amplia distancia de ~16.000 km. De acuerdo a los resultados de Fraser et al. (2018), *Durvillaea antarctica* sería una macroalga con alta efectividad como dispersor de larga distancia (>20.000 km), ya que simulaciones de partículas

liberadas desde Kerguelen y South Georgia indican que entre <0.2% de estas llegaron al continente Antártico en menos de 2 años, lo cual es un tiempo biológicamente plausible para esta especie (Tala et al. 2016, 2019), y a la vez para los invertebrados asociados, cuyos juveniles podrían subsistir en talos y rizoides de *D. antarctica* a la deriva por generaciones (Fraser et al. 2011, López et al. 2016). Así mismo, ilustra vías de flotabilidad/dispersión a todas las masas terrestres del océano Austral (<0.1% partículas), incluyendo hacia Sudamérica, patrones de dispersión que nuestros datos no soportan, ya sea porque son eventos demasiado estocásticos, o hay condiciones adversas para *Siphonaria lateralis*, al, por ejemplo, cruzar el Frente Polar de Sur a Norte, a temperaturas 3-4°C más cálidas (Post et al. 2014). Las trayectorias simuladas por Fraser et al. (2018), si bien muestran diversas posibilidades de dispersión a muy larga distancia, apoyarían la existencia de migración desde South Georgia hacia Kerguelen, mientras nuestros datos genéticos apoyan una dispersión de Kerguelen hacia South Georgia. Sin embargo, ambos patrones de dispersión siguen siendo coherentes con la circulación de la Corriente Circumpolar Antártica, y el hecho de carecer de datos genéticos de islas intermedias entre Kerguelen y South Georgia, como Macquarie, dificulta señalar si estas localidades actúan como *stepping-stone* para la conectividad genética, sobre todo considerando que en González-Wevar et al. (2018) las islas Macquarie y Kerguelen están conformadas por el mismo haplotipo. De toda manera, la dispersión desde Kerguelen a South Georgia sería de baja frecuencia, estocástica, y no lo suficiente como para promover la homogeneidad genética para que Kerguelen y South Georgia conformen una única población. Sin embargo, ocurriría a una razón suficiente para mantener un grado de conectividad genética para preservar la integridad de la especie e impedir la divergencia entre estas poblaciones.

## Conclusiones

El presente estudio provee información relevante para considerar ampliar la cantidad de estudios a través de marcadores genómicos dentro del océano Austral (SNPs, Moon et al. 2017, Halanych & Mahon 2018), y así esclarecer los patrones de conectividad y mecanismos subyacentes de esta zona geográfica de gran importancia. Esta aproximación mediante SNPs, no sólo complementa la historia descrita por marcadores tradicionales para una especie ampliamente distribuida en el océano Austral, *Siphonaria lateralis*, sino que también da nuevas luces acerca de los patrones de conectividad genética en esta zona, brindándole apoyo al planteamiento de que la ecología de los invertebrados marinos bentónicos tiene mayor relevancia en moldear estos patrones, por sobre las características de la historia de vida. Por otro lado, suma evidencia a la hipótesis de islas Malvinas/Falklands como un refugio glacial alternativo a las costas del Norte de Patagonia, poblaciones que se mantienen independientes y han conformado linajes divergentes. Además, recalca la importancia de la escala temporal a la cual se considera el rafting, ya que este presenta señales de ser un mecanismo estocástico y limitado actualmente, ocurriendo sólo dentro de la zona Antártica y a distancias extremadamente amplias, y no a lo largo de toda la distribución geográfica, como sugieren marcadores tradicionales. Finalmente, este carácter limitado o esporádico de la dispersión mediada por rafting ha permitido la diferenciación de las poblaciones de *Siphonaria lateralis* en grupos geográficamente coherentes, así como se ha documentado en otras especies (Cumming et al. 2014),

## Bibliografía

- Acha, E.M., Mianzan, H.W., Guerrero, R.A., Favero, M., Bava, J. Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44(1-2): 83-105.
- 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.
- Allcock, A.L., Strugnell, J.M. 2012. Southern Ocean diversity: new paradigms from molecular ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27(9): 520-528.
- Álvarez-Noriega, M., Burgess, S.C., Byers, J.E., Pringle, J.M., Wares, J.P., Marshall, D.J. 2020. Global biogeography of marine dispersal potential. *Nature Ecology & Evolution* 4: 1196-1203.
- Amrhein, V., Trafimow, D., Greenland, S. 2019. Inferential Statistics as Descriptive Statistics: There Is No Replication Crisis if We Don't Expect Replication. *The American Statistician* 73 sup1: 262-270.
- Anadón, J.D., Mancha-Cisneros, M.M., Best, B.D., Gerber, L.R. 2013. Habitat-specific larval dispersal and marine connectivity: implications for spatial conservation planning. *Ecosphere* 4(7): 1-15.
- Anderson, A.B., Salas, E.M., Rocha, L.A., Floeter, S.R. 2017. The recent colonization of south Brazil by the Azores chromis *Chromis limbata*. *Journal of Fish Biology* 91(2): 558-573.
- Aronson, R., Thatje, S., Clarke, A., Peck, L., Blake, D., Wilga, C., Seibel, B., 2007. Climate change and invasibility of the Antarctic benthos. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 129–154.
- Ashe, J.L., Wilson, A.B. 2019. Navigating the southern seas with small fins: Genetic connectivity of seahorses (*Hippocampus abdominalis*) across the Tasman Sea. *Journal of Biogeography* 47(1): 207-219.

- Ayre, D.J., Minchinton, T.E., Perrin, C. 2009. Does life history predict past and current connectivity for rocky intertidal invertebrates across a marine biogeographic barrier? *Molecular Ecology* 18(9): 1887-1903.
- Baco, A.R., Etter, R.J., Ribeiro, P.A., Von der Heyden, S., Beerli, P., Kinlan, B.P. 2016. A synthesis of genetic connectivity in deep-sea fauna and implications for marine reserve design. *Molecular Ecology* 25: 3276–3298.
- Barnes, D., Peck, L., 2008. Vulnerability of Antarctic shelf biodiversity to predicted regional warming. *Climate Research* 37: 149–163.
- Barton, N.H., Slatkin, M. 1986. A Quasi-equilibrium theory of the distribution of rare alleles in a subdivided population. *Heredity* 56: 409-415.
- Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, L., Raufaste, N., Bonhomme, F. 1996-2004. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France).
- Bertola, L.D., Boehm, J.T., Putman, N.F., Xue, A.T., Robinson, J.D., Harris, S., Baldwin, C.C., Overcast, I., Hickerson, M.J. 2020. Asymmetrical gene flow in five co-distributed syngnathids explained by ocean currents and rafting propensity. *Proceedings of the Royal Society B* 287(1926): 20200657.
- Bohaty, S.M., Zachos, J.C., Delaney, M.L. 2012. Foraminiferal Mg/Ca evidence for Southern Ocean cooling across the Eocene–Oligocene transition. *Earth and Planetary Science Letters* 317-318: 251-261.
- Bohonak, A.J. 1999. Dispersal, Gene Flow, and Population Structure. *The Quarterly Review of Biology* 74(1): 21-45.
- Bradbury, I.R., Laurel, B., Snelgrove, P.V.R., Bentzen, P., Campana, S.E. 2008. Global patterns in marine dispersal estimates: the influence of geography, taxonomic category and life history. *Proceedings of the Royal Society B* 275(1644): 1803-1809.
- Brandt, A., Gooday, A.J., Brandão, S.N., Brix, S., Brökeland, W., Cedhagen, T., Choudhury, M., Cornelius, N., Danis, B., De Mesel, I., Diaz, R.J., Gillan, D.C., Ebbe, B., Howe, J.A., Janussen, D., Kaiser, S., Linse, K.,



- Malyutina, M., Pawlowski, J., Raupach, M., Vanreusel, A. 2007. First insights into the biodiversity and biogeography of the Southern Ocean deep sea. *Nature* 447: 307–311.
- Briggs, J.C. Bowen, B.W. 2011. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish distributions. *Journal of Biogeography* 39(1): 12-30.
- Brown, C.J., Harborne, A.R., Paris, C.B., Mumby, P.J. 2016. Uniting paradigms of connectivity in marine ecology. *Ecology* 97(9): 2447-2457.
- Brumfield, R.T., Beerl, P., Nickerson, D.A., Edwards, S.V. 2003. The utility of single nucleotide polymorphisms in inferences of population history. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 249–256.
- Brun, A.A., Griotti, M., Roig-Juñent, S.A., Acha, M.E. 2020. Biogeographical patterns and areas of endemism for the Magellan region based on the distribution of crustacean species (Amphipoda, Copepoda, and Euphausiacea). *Polar Biology* 43(S2)
- Buonomo, R., Assis, J., Fernandes, F., Engelen, A.H., Airoidi, L., Serrão, E.A. 2016. Habitat continuity and stepping-stone oceanographic distances explain population genetic connectivity of the brown alga *Cystoseira amentacea*. *Molecular Ecology* 26(3): 766-780.
- Buranelli, R.C., Mantelatto, F.K. 2019. Comparative genetic differentiation study of three coexisting mangrove crabs in western Atlantic. *Journal of Natural History* 53: 47-48.
- Bussolini, L.T., Waters, J.M. 2015. Genetic analyses of rafted macroalgae reveal regional oceanographic connectivity patterns. *Journal of Biogeography* 42(7): 1319-1326.
- Camus, P. 2001. Biogeografía marina de Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 74(3): 587-617.
- Cárdenas, L., Leclerc, J.C., Bruning, P., Garrido, I., Détrée, C., Figueroa, A., Astorga, M., Navarro, J.M., Johnson, L.E., Carlton, J., Pardo, L. 2020. First mussel settlement observed in Antarctica reveals the potential for future invasions. *Scientific Reports* 10:5552
- Chambers R.J., McQuaid C.D. 1994. Notes on the taxonomy, spawn and larval development of South

- African species of the intertidal pulmonate limpet genus *Siphonaria* (Gastropoda: Pulmonata). *Journal of Molluscan Studies* 60: 263-275.
- Chenuil, A. Saucède, T., Hemery, L.G., Eléaume, M., Féral, J.P., Améziane, N., David, B., Lecointre, G., Havermans, C. 2018. Understanding processes at the origin of species flocks with a focus on the marine Antarctic fauna. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 93(1):481-504.
- Chhatre, V.E., Emerson, K.J. 2017. StrAuto: automation and parallelization of STRUCTURE analysis. *BMC Bioinformatics* 18: 192.
- Chown, S.L., Clarke, A., Fraser, C.I., Cary, S.C., Moon, K.L., McGeoch, M.A. 2015. The changing form on Antarctic biodiversity. *Nature* 22(7557):431-438.
- Clapperton, C.M. 1988. Holocene Glacier Fluctuations in South America and Antarctica. *Quaternary Science Reviews* 7: 185-198.
- Clapperton, C.M. 1990. Quaternary glaciations in the Southern Ocean and Antarctic peninsula area. *Quaternary Science Reviews* 9(2-3): 229-252.
- Clapperton, C.M. 1994. The quaternary glaciation of Chile: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 369 – 383.
- Clapperton, C.M., Roberts, D.E. 1986. Quaternary sea level changes in the Falkland Islands. En: Rabassa, J. (Ed). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. Pp 93-110. CRC Press, London.
- Clarke, A., Aronson, R., Crame, J., Gili, J.-M., Blake, D. 2004. Evolution and diversity of the benthic fauna of the Southern Ocean continental shelf. *Antarctic Science* 16: 559–568.
- Clarke, A., Barnes, D.K.A, Hodgson, D.A. 2005. How isolated is Antarctica? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 1–3.
- Clarke, A., Crame, J.A. 1992. The Southern Ocean benthic fauna and climate change: a historical perspective. *Philos. Philosophical Transactions of The Royal Society Series B* 338: 299–309.
- Convey, P., Stevens, M.I., Hodgson, D.A., Smellie, J.L., Hillenbrand, C.D., Barnes, D.K.A, Clarke, A., Pugh,

- P.J.A., Linse, K., Cary, S.C. 2009. Exploring biological constraints on the glacial history of Antarctica. *Quaternary Science Reviews* 28 (27-28). 3035-3048.
- Costello, M.J., Coll, M., Danovaro, R., Halpin, P., Ojaveer, H., Miloslavich, P. 2010. A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. *PLoS One* 5: e12110.
- Cowen, R.K., Paris, C.B., Srinivasan, A. 2006. Scaling of Connectivity in Marine Populations. *Science* 311(5760): 522-527.
- Cowen, R.K., Sponaugle, S. 2009. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annual Review of Marine Science* 1: 443-66.
- Crame A., 2014. Chapter 3.1. Evolutionary Setting. En: De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., Udekem d'Acoz C. d', et al. (eds.). *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*. Pp. 32-35. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.
- Crame, J.A. 2018. Key stages in the evolution of the Antarctic marine fauna. *Journal of Biogeography* 45(5): 986-994.
- Cramer, B.S., Toggweiler, J.R., Eright, J.D., Katz, M.E., Miller, K.G. 2009. Ocean overturning since the Late Cretaceous: Inferences from a new benthic foraminiferal isotope compilation. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 24(4): PA4216.
- Cumming, R.A., Nikula, R., Spencer, H.G., Waters, J.M. 2014. Transoceanic genetic similarities of kelp-associated sea slug populations: Long-distance dispersal via rafting? *Journal of Biogeography* 41(12): 2357–2370.
- D'Aloia, C.C., Andrés, J.A., Bogdanowicz, S.M., McCune, A.R., Harrison, R.G., Buston, P.M. 2020. Unraveling hierarchical genetic structure in a marine metapopulation: A comparison of three high-throughput genotyping approaches. *Molecular Ecology* 29(12): 2189-2203.
- Dalziel, I.W.D., Lawver, L.A., Pearce, J.A., Barker, P.F., Hastie, A.R., Barfod, D.N., Schenke, H.W., Davis, M.B. 2013. A potential barrier to deep Antarctic circumpolar flow until the late Miocene? *Geology* 41(9): 947-

950.

Dayrat, B., Conrad, M., Balayan, S., White, T.R., Albrecht, C., Golding, R.E., Gomes, S.R., Harasewych, M.G.

Martins, de Frias, A-M. 2011 Phylogenetic relationships and evolution of pulmonate gastropods (Mollusca): New insights from increased taxon sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59(2): 425–437.

Dayrat, B., Goulding, T.C., White, T.R. 2014. Diversity of Indo-West Pacific *Siphonaria* (Mollusca: Gastropoda: Euthyneura). *Zootaxa* 3779: 246–276.

De Broyer C., Koubbi P. 2014. Chapter 1.1. The biogeography of the Southern Ocean. En: De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., Udekem d’Acoz C. d’, et al. (eds.). *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*. pp. 2-9. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.

Dietz, L., Arango, C.P., Dömel, J.S., Halanych, K.M., Harder, A.M., Held, C., Mahon, A.R., Mayer, C., Melzer, R.R., Rouse, G.W., Weis, A., Wilson, N.G., Leese, F. 2015. Regional differentiation and extensive hybridization between mitochondrial clades of the Southern Ocean giant sea spider *Colossendeis megalonyx*. *Royal Society Open Science* 2(7): 140424.

Dömel, J.S., Macher, T.H., Dietz, L., Duncan, S., Mayer, C., Rozenberg, A., Wolcott, K., Leese, F., Melzer, R.R. 2019. Combining morphological and genomic evidence to resolve species diversity and study speciation processes of the *Pallenopsis patagonica* (Pycnogonida) species complex. *Frontiers in Zoology* 16: 36.

Donald, K.M., McCulloch, G.A, Dutoit, L., Spencer, H.G. 2020. Population structure of the New Zealand whelk, *Cominella glandiformis* (Gastropoda: Buccinidae), suggests sporadic dispersal of a direct developer. *Biological Journal of the Linnean Society* 130(1): 49-60.

Earl, D.A., vonHoldt, B.M. 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetic Resources* 4: 359-361.

Egan, K.E., Rickaby, R.E.M., Hendry, K.R., Halliday, A.N. 2014. Opening the gateways for diatoms primes Earth for Antarctic glaciation. *Earth and Planetary Science Letters* 375: 34-43.

- Evanno, G., Regnaut, S., Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology* 14(8): 2611-2620.
- Excoffier, L., Lischer, H.E.L. 2010. Arlequin Suite ver 3.5, a New Series of Programs to Perform Population Genetics Analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*,10: 564-567.
- Fahrig, L. Merriam, G. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66(6): 1762–1768.
- Fernández Iriarte, P.J., González-Wevar, C.A., Segovia, N.I. Rosenfeld, S., Hüne, M., Fainburg, L., Nuñez, J.D., Haye, P.A., Poulin, E. 2020. Quaternary ice sheets and sea level regression drove divergence in a marine gastropod along Eastern and Western coasts of South America. *Scientific Reports* 10: 844.
- Fleming, A.M., Dohner, M.M., Philips, N.E., Ritchie, P.A. 2017. Genetic connectivity among populations of two congeneric direct-developing whelks varies across spatial scales. *Marine and Freshwater Research* 52(1): 100-117.
- Foll, M., Gaggiotti, O. 2008. A genome-scan method to identify selected loci appropriate for both dominant and codominant markers: a Bayesian perspective. *Genetics* 180: 977–993.
- Francis, J.E., Marensi, S., Levy, R., Hambrey, M., Thorn, V.C., Mohr, B., Brinkhuis, H., Warnaar, J., Zachos, J., Bohaty, S., DeConto, R. 2008. Chapter 8 From Greenhouse to Icehouse - The Eocene/Oligocene in Antarctica. *Developments in Earth and Environmental Sciences* 8: 309-368.
- Fraser, C.I., Kay, G.M., Plessis, M.D., Ryan, P.G. 2017. Breaking down the barrier: dispersal across the Antarctic Polar Front. *Ecography* 40:235–237.
- Fraser, C.I., Morrison, A.K., Hogg, A.M., Macaya, E.C., van Sebille, E., Ryan, P.G., Padovan, A., Jack, C., Valdivia, N., Waters, J.M. 2018. Antarctica’s ecological isolation will be broken by storm-driven dispersal and warming. *Nature Climate Change* 8: 704–708.
- Fraser, C.I., Nikula, R., Ruzzante, D.E., Waters, J.M. 2012. Poleward bound: biological impacts of Southern Hemisphere glaciation. *Trends in Ecology and Evolution* 27(8): 462–471.
- Fraser, C.I., Nikula, R., Spencer, H.G., Waters, J.M. 2009. Kelp genes reveal effects of subantarctic sea ice

- during the Last Glacial Maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(9): 3249-3253.
- Fraser, C.I., Thiel, M., Spencer, H.G., Waters, J.M. 2010. Contemporary habitat discontinuity and historic glacial ice drive genetic divergence in Chilean kelp. *BMC Evolutionary Biology* 10: 203.
- Fraser, C.I., Zuccarello, G.C., Spencer, H.G., Salvatore, L.C., Garcia, G.R., Waters, J.M. 2013. Genetic Affinities between Trans-Oceanic Populations of Non-Buoyant Macroalgae in the High Latitudes of the Southern Hemisphere. *PLoS ONE* 8(7): e69138.
- Frugone, M.J., Lowther, A., Noll, D., Ramos, B., Pistorius, P., Dantas, G.P.M., Petry, M.V., Bonadonna, F., Steinfurth, A., Polanowski, A., Raya Rey, A., Lois, N.A., Pütz, K., Trathan, P., Wienecke, B., Poulin, E., Vianna, J.A. 2018. Contrasting phylogeographic pattern among *Eudyptes* penguins around the Southern Ocean. *Scientific Reports* 8:17481.
- Frugone, M.J., Cole, T.L., López, M.E., Clucas, G., Matos-Maraví, P., Lois, N.A., Pistorius, P., Bonadonna, F., Trathan, P., Polanowski, A., Wienecke, B., Raya-Rey, A., Pütz, K., Steinfurth, A., Bi, K., Wang-Claypool, C.Y., Waters, J.M, Bowie, R.C.K., Poulin, E., Vianna, J.A. 2021. Taxonomy based on limited genomic markers may underestimate species diversity of rockhopper penguins and threaten their conservation. *Diversity and Distributions* 27(11): 2277-2296.
- Gaeta, J., Acevedo, I., López-Márquez, V., Freitas, R., Cruz, R., Maggioni, R., Herrera, R., Machordom, A. 2020. Genetic differentiation among Atlantic Island populations of the brown spiny lobster *Panulirus echinatus* (Decapoda: Palinuridae). *Aquatic Conservation* 30(5): 868-881.
- Gandra, M., Assis, J., Martins, M.R., Abecasis. 2020. Reduced Global Genetic Differentiation of Exploited Marine Fish Species. *Molecular Biology and Evolution* 38(4): 1402-1412.
- Garden, C.J., Currie, K., Fraser, C.I., Waters, J.M. 2014. Rafting dispersal constrained by an oceanographic boundary. *Marine Ecology Progress Series* 501: 297-302.
- Gavrilets, S. 2003. Perspective: Models of speciation: What have we learned in 40 years? *Evolution* 57: 2197–2215.

- Gélin, P., Pirog, A., Fauvelot, C., Magalon, H. 2018. High genetic differentiation and low connectivity in the coral *Pocillopora damicornis* type  $\beta$  at different spatial scales in the Southwestern Indian Ocean and the Tropical Southwestern Pacific. *Marine Biology* 165: 167.
- Gérard, K., Bierne, N., Borsa, P., Chenuil, A., Féral, J-P. 2009. Pleistocene separation of mitochondrial lineages of *Mytilus* spp. Mussels from Northern and Southern Hemispheres and strong genetic differentiation among southern populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 84–91.
- Gilbert, K.J., 2016. Identifying the number of population clusters with structure: problems and solutions. *Molecular Ecology Resources* 16(3): 601-602.
- Gillespie, R.G., Baldwin, B.G., Waters, J.M., Fraser, C.I., Nikula, R., Roderick, G.K. 2012. Long-distance dispersal: a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology & Evolution* 27(1) 47-56.
- Gillespie, R.G., Roderick, G.K., 2014. Evolution: Geology and climate drive diversification. *Nature* 509(7500): 297-298.
- Glasser, N., Jansson, K., 2008. The Glacial Map of southern South America. *Journal of Maps* 4(1): 175-196.
- Goldner, A., Herold, N., Huber, M. 2014. Antarctic glaciation caused ocean circulation changes at the Eocene–Oligocene transition. *Nature* 511: 574-577.
- González, A., Lawton, J.H., Gilbert, F.S., Blackburn, T.M., Evans-Freke, I. 1998 Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science* 281: 2045–2047.
- González-Wevar, C.A., Gérard, K., Rosenfeld, S., Saucède, T., Naretto, J., Díaz, A., Morley, S.A., Brickle, P., Poulin, E. 2019. Cryptic speciation in Southern Ocean *Aequiyoldia eightsii* (Jay, 1839): Mio-Pliocene trans-Drake Passage separation and diversification. *Progress in Oceanography* 174: 44-54.
- González-Wevar, C.A., Hüne, M., Cañete, J.I., Mansilla, A., Nakano, T., Poulin, E. 2012. Towards a model of postglacial biogeography in shallow marine species along the Patagonian Province: Lessons from the limpet *Nacella magellanica* (Gmelin, 1791). *BMC Evolutionary Biology* 12: 139.
- González-Wevar, C.A., Hüne, M., Segovia, N.I., Nakano, T., Spencer, H.G., Chown, S. L., Saucède, T.,

- Johnstone, G., Mansilla, A., Poulin, E. 2017. Following the Antarctic circumpolar current: patterns and processes in the biogeography of the limpet *Nacella* (Mollusca: Patellogastropoda) across the Southern Ocean. *Journal of Biogeography* 44: 861–874.
- González-Wevar, C.A., Rosenfeld, S., Segovia, N.I., Hüne, M., Gérard, K., Ojeda, J., Mansilla, A., Brickle, P., Díaz, A., Poulin, E. 2016. Genetics, Gene Flow, and Glaciation: The Case of the South American Limpet *Nacella mytilina*. *PLoS ONE* 11(9): e0161963.
- González-Wevar, C.A., Segovia, N.I., Rosenfeld S., Ojeda, J., Hüne, M., Naretto, J., Saucède, T., Brickle, P., Morley, S., Féral, J-P., Spencer, H., Poulin, E. 2018. Unexpected absence of island endemics: Long-distance dispersal in higher latitude sub-Antarctic Siphonaria (Gastropoda: Euthyneura) species. *Journal of Biogeography* 45:874–884.
- González-Wevar, C.A., Segovia, N.I., Rosenfeld, S., Noll, D., Maturana, C.S., Hüne, M., Naretto, J., Gérard, K., Díaz, A., Spencer, H.G., Saucède, T., Féral, J-P., Morley, S.A., Brickle, P., Wilson, N.G., Poulin, E. 2021. Contrasting biogeographical patterns in *Margarella* (Gastropoda: Calliostomatidae: Margarellinae) across the Antarctic Polar Front. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 156: 107039.
- Griffiths H.J., Van de Putte A.P., Danis B., 2014. Chapter 2.2. Data distribution: Patterns and implications. En: De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., Udekem d’Acoz C. d’, et al. (eds.). *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*. Pp. 16-26. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.
- Griffiths, H.J. 2010. Antarctic marine biodiversity—what do we know about the distribution of life in the Southern Ocean? *PLoS One* 5: e11683.
- Griffiths, H.J., Barnes, D.K.A., Linse, K. 2009. Towards a generalized biogeography of the Southern Ocean benthos. *Journal of Biogeography* 36: 162-177.
- Griffiths, H.J., Waller, C.L. 2016. The first comprehensive description of the biodiversity and biogeography of Antarctic and Sub-Antarctic intertidal communities. *Journal of Biogeography* 43(6): 1143-1155.
- Grosberg, R., Cunningham, C. 2001. Genetic structure in the sea: from populations to communities. En:



Marine Community Ecology. (Eds: M. D. Bertness, S. Gaines & Hay M.E.) Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 61-84.

Grover, A., Sharma, P.C. 2014. Development and use of molecular markers: past and present. *Critical Reviews in Biotechnology* 36(2): 290-302.

Guerrero, R.A., Baldoni, A.G., Benavides, H.R. 1999. Oceanographic conditions at the southern end of the argentine continental slope. *Documento Científico INIDEP* 5: 7–22.

Guller, M., Puccinelli, E., Zelaya, D.G. 2020. The Antarctic Circumpolar Current as a dispersive agent in the Southern Ocean: evidence from bivalves. *Marine Biology* 167:143.

Güller, M., Zelaya, D.G., Ituarte, C. 2015. How many Siphonaria species (Gastropoda: Euthyneura) live in southern South America? *Journal of Molluscan Studies* 82(1): 80–96.

Halanych, K.M., Mahon, A.R. 2018. Challenging Dogma Concerning Biogeographic Patterns of Antarctica and the Southern Ocean. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49: 355-378.

Harder, A.M., Halanych, K.M., Mahon, A.R. 2016. Diversity and distribution within the sea spider genus *Pallenopsis* (Chelicerata: Pycnogonida) in the Western Antarctic as revealed by mitochondrial DNA. *Polar Biology* 39: 677-688.

Hauquier, F., Leliaert, F., Rigaux, A., Derycke, S., Vanreusel, A. 2017. Distinct genetic differentiation and species diversification within two marine nematodes with different habitat preference in Antarctic sediments. *BMC Evolutionary Biology* 17: 120.

Haye, P.A., Segovia, N.I., Muñoz, N.C., Gálvez, F.E., Martínez, A., Meynard, A., Pardo-Gandarillas, M-C., Poulin, E., S. Faugeron. 2014. Phylogeographic Structure in Benthic Marine Invertebrates of the Southeast Pacific Coast of Chile with Differing Dispersal Potential. *PLoS ONE* 9(2): e88613.

Hellberg, M.E., Burton, R.S., Neigel, J.E., Palumbi, S.R. 2002. Genetic assessment of connectivity among marine populations. *Bulletin of Marine Science* 70(1) Supplement: 273-290.

Hemery, L.G., Eléaume, M., Roussel, V., Améziane, N., Gallut, C., Steinke, D., Cruaud, C., Couloux, A.,

- Wilson, N.G. 2012. Comprehensive sampling reveals circumpolarity and sympatry in seven mitochondrial lineages of the Southern Ocean crinoid species *Promachocrinus kerguelensis* (Echinodermata). *Molecular Ecology* 21: 2502–2518.
- Hewitt, G.M. 2011. Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones. *Genetica*, 139: 617–638.
- Hodgson, D.A., Graham, A.G.C., Roberts, S.J., Bentley, M.J., Cofaigh, C.Ó., Verleyen, E., Vyverman, W., Jomelli, V., Favier, V., Brunstein, D., Verfaillie, D., Colhoun, E.A., Saunders, K.M., Selkirk, P.M., Mackintosh, A., Hedding, D.W., Nel, W., Hall, K., McGlone, M.S., Van der Putten, N., Dickens, W.A., Smith, J. A. 2014. Terrestrial and submarine evidence for the extent and timing of the Last Glacial Maximum and the onset of deglaciation on the maritime-Antarctic and sub-Antarctic islands. *Quaternary Science Reviews* 100: 137–158.
- Hu, Z.M., Li, J.J., Sun, Z.M., Oak, J.H., Zhang, J., Fresia, P., Grant, W.S., Duan, D.L. 2015. Phylogeographic structure and deep lineage diversification of the red alga *Chondrus ocellatus* Holmes in the Northwest Pacific. *Molecular Ecology* 24(19): 5020-5033.
- Hubendick, B. 1946. Systematic monograph of the Patelliformia. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar Tredje Serien* 23(5):1-93.
- Hulton, N., Sudgen, D., Payne, A., Clapperton, C. 1994. Glacier Modeling and the Climate of Patagonia during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Research* 42(1): 1-19.
- Hulton, N.R.J., Purves, R.S., McCulloch, R.D., Sugden, D.E., Bentley, M.J. 2002. The Last Glacial Maximum and deglaciation in southern South America. *Quaternary Science Reviews* 21(1-3): 233-241.
- Hunt, G.L., Drinkwater, K.F., Arrigo, K., Berge, J., Daly, K.L., Danielson, S., Daase, M., Hop, H., Isla, E., Karnovsky, N., Laidre, K., Mueter, F.J., Murphy, E.J., Renaud, P.E., Smith, W.O., Trathan, P., Turner, J., Wolf-Gladrow, D. 2016. Advection in polar and sub-polar environments: Impacts on high latitude marine
- Jackson, R.M., O'Malley, K.G. 2017. Comparing genetic connectivity among Dungeness crab (*Cancer magister*) inhabiting Puget Sound and coastal Washington. *Marine Biology* 164:123.

- Janes, J.K., Miller, J.M., Dupuis, J.R., Malenfant, R.M., Gorrell, J.C., Cullingham, C.I., Andrew, R.L. 2017. The K=2 conundrum. *Molecular Ecology* 26(14): 3594-3602.
- Jombart, T. 2008. ADEGENET: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 23:1403-1405.
- Jombart, T., Devillard, S., Balloux, F. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics* 11:94.
- Kalinowski, S.T. 2005. HP-RARE 1.0: A computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. *Molecular Ecology Notes* 5(1):187:189.
- Katz, M.E., Cramer, B.S., Toggweiler, J.R., Esmay, G., Liu, C., Miller, K.G., Rosenthal, Y., Wade, B.S., Wright, J.D. 2011. Impact of Antarctic Circumpolar Current development on late Paleogene ocean structure. *Science* 332(6033): 1076-1079.
- Keenan, K., McGinnity, P., Cross, T.M., Croziet, 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.
- Kling, D. 2019. On the use of dense sets of SNP markers and their potential in relationship inference. *Forensic Science International: Genetics* 39: 19-31.
- Kopelman, N.M., Mayzel, J., Jakobsson, M., Rosenberg, N.A., Mayrose, I. 2015. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Molecular Ecology Resources* 15(5): 1179-1191.
- Koubbi P., De Broyer C., Griffiths H.J., Raymond B., d'Udekem d'Acoz C., Van de Putte A.P., Danis B., David B., Grant S., Gutt J., Held C., Hosie G., Huettmann F., Post A., Ropert- Coudert Y., Stoddart M., Swadling K.M., Wadley V., 2014. Chapter 12. Conclusions: Present and Future of Southern Ocean Biogeography. En: De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., Udekem d'Acoz C. d', et al. (eds.). *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*. Pp. 470-475. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.

- Krug, A.Z., Jablonski, D., Roy, K. 2010. Differential extinction and the contrasting structure of polar marine faunas. *PLoS One* 5: e15362.
- Kunvar, S., Czarnomska, S., Pertoldi, C., Tokarska, M. 2021. In Search of Species-Specific SNPs in a Non-Model Animal (European Bison (*Bison bonasus*))—Comparison of De Novo and Reference-Based Integrated Pipeline of STACKS Using Genotyping-by-Sequencing (GBS) Data. *Animals* 11(8): 2226.
- Larsson, J., Lind, E.E., Corell, H., Grahn, M., Smolarz, K., Lönn, M. 2017. Regional genetic differentiation in the blue mussel from the Baltic Sea area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 195: 98-109.
- Lau, S.C.Y., Wilson, N.G., Silva, C.N.S., Strugnell, J.M. 2020. Detecting glacial refugia in the Southern Ocean. *Ecography* 43(11): 1639-1656.
- Lauretano, V., Kennedy-Asser, A.T., Korasidis, V.A., Wallace, M.W., Valdes, P.J., Lunt, D.J., Pancost, R.D., Naafs, B.D.A. 2021. Eocene to Oligocene terrestrial Southern Hemisphere cooling caused by declining pCO<sub>2</sub>. *Nature Geoscience* 14: 659-664.
- Leese, F., Agrawal, S., Held, C. 2010. Long-distance island hopping without dispersal stages: transportation across major zoogeographic barriers in a Southern Ocean isopod. *Naturwissenschaften* 97: 583–594.
- Leese, F., Kop, A., Wägele, J-W., Held, C. 2008. Cryptic speciation in a benthic isopod from Patagonian and Falkland Island waters and the impact of glaciations on its population structure. *Frontiers in Zoology* 1:1-15.
- Li, J.J., Hu, Z.M., Gao, X., Sun, Z.M., Choi, H.G., Duan, D.L., Endo, H. 2016. Journal of Biogeography Journal of Biogeography Original Article Oceanic currents drove population genetic connectivity of the brown alga *Sargassum thunbergii* in the north-west Pacific. *Journal of Biogeography* 44(1): 230-242.
- Liu, J., Guo, X., Chen, D., Li, J., Yue, B., Zeng, X. 2019. Diversification and historical demography of the rapid racerunner (*Eremias velox*) in relation to geological history and Pleistocene climatic oscillations in arid Central Asia. *130*: 244-258.
- Livermore, R., Hillenbrand, C.D., Meredith, M., Eagles, G. 2007. Drake Passage and Cenozoic climate: An

open and shut case? *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 8(1): Q01005.

Lois, N.A., Campagna, L., Balza, U., Polito, M.J., Pütz, K., Vianna, J.A., Morgenthaler, A., Frere, E., Sáenz-Samaniego, R., Raya-Rey, A., Mahler, B. 2020. Metapopulations dynamics and foraging plasticity in a highly vagile seabird, the southern rockhopper penguin. *Ecology and Evolution* 10(7): 3346-3355.

López, B.A., Tellier, F., Retamal-Alarcón, J.C., Pérez-Araneda, K., Fierro, A.O., Macaya, E.C., Tala, F., Thiel, M. 2017. Phylogeography of two intertidal seaweeds, *Gelidium lingulatum* and *G. rex* (Rhodophyta: Gelidiales), along the South East Pacific: patterns explained by rafting dispersal? *Marine Biology* 164: 188.

López, B.A., Macaya, E.C., Tala, F., Tellier, F., Thiel, M. 2016. López, B. A., Macaya, E. C., Tala, F., Tellier, F., & Thiel, M. (2016). The variable routes of rafting: stranding dynamics of floating bull kelp *Durvillaea antarctica* (Fucales, Phaeophyceae) on beaches in the SE Pacific. *Journal of Phycology* 53(1): 70–84.

López-Márquez, V., Cushman, S.A., Templado, J., Wan, H.Y., Bothwell, H.M., Machordom, A. 2021. Genetic connectivity of two marine gastropods in the Mediterranean Sea: seascape genetics reveals species-specific oceanographic drivers of gene flow. *Molecular Ecology* 30(19): 4608-4629.

Lu, F, Lipka, A.E., Glaubitz, J., Elshire, R., Cherney, J.H., Casler, M.D., Bucklet, E.S., Fostich, D.E. 2013. Switchgrass Genomic Diversity, Ploidy, and Evolution: Novel Insights from a Network-Based SNP Discovery Protocol. *PLoS Genet* 9(1): e1003215.

Macaya E.C., López B., Tala F., Tellier F., Thiel M. 2016. Float and Raft: Role of Buoyant Seaweeds in the Phylogeography and Genetic Structure of Non-buoyant Associated Flora. En: *Seaweed Phylogeography*. P97-130. (Eds) Hu ZM., Fraser C.I. Springer, Dordrecht.

Macaya, E.C. Tala, F., Hinojosa, I.A., Rothäusler, E. 2020. Detached Seaweeds as Important Dispersal Agents Across the Southern Ocean. En: Gómez, I., Huovinen, P. (eds). *Antarctic Seaweeds*. Pp 59-81. Springer.

Matano, R.P., Palma, E.D., Piola, A.R. The influence of the Brazil and Malvinas Currents on the Southwestern Atlantic Shelf circulation. *Ocean Science* 6: 983–995.

Matano, R.P., Schlax, M.G., Chelton, D.B. 1993. Seasonal variability in the southwestern Atlantic. *JGR*

Oceans 98(C10): 18027-18035.

Merimans, P.G. 2020. GENODIVE version 3.0: Easy-to-use software for the analysis of genetic data of diploids and polyploids. *Molecular Ecology Resources* 20(4): 1126-1131.

Millán-Medina, C., Díaz, A., Poulin, E., Merino-Yunnissi, C., Martínez, A. 2019. Genetic diversity and demographic history of the endemic Southeastern Pacific sea urchin *Arbacia spatuligera* (Valenciennes 1846). *Gayana* 83(2): 81-92.

Modica, M.V., Russini, V., Fassio, G., Oliverio, M. 2017. Do larval types affect genetic connectivity at sea? Testing hypothesis in two sibling marine gastropods with contrasting larval development. *Marine Environmental Research* 127: 92-101.

Moon, K.L., Chown, S.L., Fraser, C.I. 2017. Reconsidering connectivity in the sub-Antarctic. *Biological Reviews* 92: 2164–2181.

Morrone, J.J. 2011. Island evolutionary biogeography: analysis of the weevils (Coleoptera: Curculionidae) of the Falkland Islands (Islas Malvinas). *Journal of Biogeography* 38: 2078–2090.

Morton, J.E., Miller, M.C. 1973. *The New Zealand sea shore*. London: Collins.

Nanninga, G.B., Manica, A. Larval swimming capacities affect genetic differentiation and range size in demersal marine fishes. *Marine Ecology Progress Series* 589: 1-12.

Ng, P.K., Chiou, Y.S., Liu, L.C., Sun, Z., Shimabukuro, H., Lin, S.M. 2019. Phylogeography and genetic connectivity of the marine macro-alga *Sargassum ilicifolium* (Phaeophyceae, Ochrophyta) in the northwestern Pacific. *Journal of Phycology* 55(1): 7-24.

Nikula, R., Fraser, C.I., Spencer, H. G., Waters, J.M. 2010. Circumpolar dispersal by rafting in two subantarctic kelp-dwelling crustaceans. *Marine Ecology Progress Series* 405: 221–230.

Núñez, J.D., Fernández Iriarte, P.J., Ocampo, E.H., Iudica, C., Cledón, M. 2015. Deep phylogeographic divergence among populations of limpet *Siphonaria lessoni* on the east and west coasts of South America. *Marine Biology* 162: 595–605.

- O'Malley, K.G., Corbett, K., Beacham, T.D., Jacobson, D.P., Jackson, T.M., Roegner, G.C. 2017. Genetic Connectivity of the Dungeness Crab (*Cancer magister*) Across Oceanographic Regimes. *Journal of Shellfish Research* 36(2):453-464.
- Palumbi, S. 1996. What can molecular genetics contribute to marine biogeography? An urchin's tale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 203: 75–92.
- Palumbi, S. 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological Applications* 13: 146-158.
- Palumbi, S.R. 2004. Marine reserves and ocean neighborhoods: The Spatial Scale of Marine Populations and Their Management. *Annual Review of Environment and Resources* 29: 31-68.
- Pardo-Gandarillas, M.C., Ibáñez, C.M., Torres, F.I., Sanhueza, V., Fabres, A., Escobar-Dodero, J., Mardones, F.O., Méndez, M.A. 2018. Phylogeography and species distribution modelling reveal the effects of the Pleistocene ice ages on an intertidal limpet from the south-eastern Pacific. *Journal of Biogeography* 45(8):1751-1767.
- Pascual, M., Rives, B., Schunter, C., Macpherson, E. 2017. Impact of life history traits on gene flow: A multispecies systematic review across oceanographic barriers in the Mediterranean Sea. *PLoS ONE* 12(5): e0176419.
- Pechenik, J.A. 1999. On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series* 177: 269-297.
- Pérez-Figueroa, A., García-Pereira, J., Saura, M., Rolán-Alvarez, E., Caballero, A. 2010. Comparing three different methods to detect selective loci using dominant markers. *Evolutionary Biology* 23(10): 2267-2276.
- Pertierra, L.R., Segovia, N.I., Noll, D., Martinez, P.A., Pliscogg, P., Barbosa, A., Aragón, P., Raya-Rey, A., Pistorius, P., Trathan, P., Polanowski, A., Bonadonna, F., Le Bohec, C., Bi, K., Wang-Claypool, C.Y., González-Acuña, D., Dantas, G.P.M., Bowie, R.C.K., Poulin, E., Vianna, J.A., 2020. Cryptic speciation in gentoo

penguins is driven by geographic isolation and regional marine conditions: Unforeseen vulnerabilities to global change. *Diversity and Distributions* 26(8): 958-975.

Peters, J.C., Waters, J.M., Dutoit, L., Fraser, C.I. 2019. SNP analyses reveal a diverse pool of potential colonists to earthquake-uplifted coastlines. *Molecular Ecology* 29: 149-159.

Petkova, D., Novembre, J., Stephens, M. 2016. Visualizing spatial population structure with estimated effective migration surfaces. *Nature Genetics* 48: 94-100.

Pierrat, B., Saucède, T., Brayard, A., David, B. 2013. Comparative biogeography of echinoids, bivalves and gastropods from the Southern Ocean. *Journal of Biogeography* 40: 1374–1385.

Post A.L., Meijers, A.J.S., Fraser, A.D., Meiners, K.M., Ayers, J., Bindoff, N.L., Griffiths, H.J., Van de Putte, A.P., O'Brien, P.E., Swadling, K.M., Raymond, B., 2014. Chapter 4. Environmental Setting. En: De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., Udekem d'Acoz C. d', et al. (eds.). *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*. Pp. 46-64. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.

Poulin, E., González-Wevar, C., Díaz, A., Gérard, K., Hüne, M. 2014. Divergence between Antarctic and South American marine invertebrates: What molecular biology tells us about Scotia Arc geodynamics and the intensification of the Antarctic Circumpolar Current. *Global and Planetary Change* 123 Part B: 392-399.

Prazeres, M., Morard, R., Roberts, T.W., Doo, S.S., Jompa, J, Schmidt, C., Stuhr, M., Renema, W., Kucera, M. 2020. High dispersal capacity and biogeographic breaks shape the genetic diversity of a globally distributed reef-dwelling calcifier. *Ecology and Evolution* 10(12): 4515-6182.

Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959.

Rabassa, J., Coronato, A. M., Salemme, M. 2005. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 81–103.



- Rabassa, J., Coronato, A., Martínez, O. 2011. Late Cenozoic glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego: an updated review. *Biological Journal of the Linnean Society* 103 (2): 316–335.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G., Suchard, M.A. Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67(5): 901-904.
- Riginos, C., Douglas, K.E., Jin, Y., Shanahan, D.F., Trembl, E.A. 2011. Effects of geography and life history traits on genetic differentiation in benthic marine fishes. *Ecography* 34: 566-575.
- Rousset, F. 2008. genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8(1): 103-106.
- Rovelli, V., Ruiz-González, A., Vignoli, L., Macale, D., Buono, V., Davoli, F., Vieites, D.R., Pezaro, N., Randi, E. 2019. Genotyping-by-Sequencing (GBS) of large amphibian genomes: a comparative study of two non-model species endemic to Italy. *Animal Biology* 69(3): 307-326.
- Salloum, P.M., de Villemereuil, P., Santure, A.W., Waters, J.M., Lavery, S.D. 2020. Hitchhiking consequences for genetic and morphological patterns: the influence of kelp-rafting on a brooding chiton. *Biological Journal of the Linnean Society* 130(4): 756-770.
- Saucède T., Pierrat B., Danis B., David B., 2014. Chapter 10.8. Biogeographic Processes in the Southern Ocean. En: De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., Udekem d'Acoz C. d', et al. (eds.). *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*. Pp. 456-463. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.
- Scher, H.D., Whittaker, J.M., Williams, S.E., Latimer, J.C., Kordesch, W.E., Delaney, M.L. 2015. Onset of Antarctic Circumpolar Current 30 million years ago as Tasmanian Gateway aligned with westerlies. *Nature* 523(7562): 580-583.
- Schiaparelli S., Linse K., 2014. Chapter 5.10. Gastropoda. En: De Broyer C., Koubbi P., Griffiths H.J., Raymond B., Udekem d'Acoz C. d', et al. (eds.). *Biogeographic Atlas of the Southern Ocean*. Pp. 122-125. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.

- Segovia, N., González-Wevar, C., Naretto, J., Rosenfeld, S., Hüne, M., Brickle, P., Bernal, V., Haye, P., Poulin, E. It is all about the question: traditional markers and SNPs-GBS recovered contrasting biogeographical patterns in the notothenioid *Harpagifer* species across its distribution in southern South America. En revision.
- Selkoe, K.A., D'Aloia, C.C., Crandall, E.D., Iacchei, M., Liggins, L., Puritz, J.B., von der Heyden, S. Toonen, R.J. 2016. A decade of seascape genetics: contributions to basic and applied marine connectivity. *Marine Ecology Progress Series* 554: 1-19.
- Sérsic, A.N., Cosacov, A., Cocucci, A.A., Johnson, L.A., Pozner, R., Avila, L.J., Sites, J.W. Jr., Morando, M. 2011. Emerging phylogeographical patterns of plants and terrestrial vertebrates from Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 475–494.
- Severov, D.N., Pshennikov, V., Remeslo, A.V. 2012. Fronts and thermohaline structure of the Brazil–Malvinas Confluence System. *Advances in Space Research* 49(9): 1373-1387.
- Shanks, A.L., Grantham, B.A., Carr, M.H. 2003. Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications*, 13(1) Supplement: S159–S169
- Simpson, R.D., Harrington, S.A. 1985. Egg masses of three gastropods, *Kerquelenella lateralis* (Siphonariidae), *Laevilitorina caliginosa* and *Macquariella hamiltoni* (Littorinidae), from Macquarie Island (sub-Antarctic). *Journal of the Malacological Society of Australia* 7: 17–28.
- Sjöqvist, C., Godhe, A., Jonsson, P.R., Sundqvist, L., Kremp, A. 2015. Local adaptation and oceanographic connectivity patterns explain genetic differentiation of a marine diatom across the North Sea–Baltic Sea salinity gradient. *Molecular Ecology* 24(11): 2871-2885.
- Smith, S.D.A. 2002. Kelp rafts in the Southern Ocean. *Global Ecology and Biogeography*. 11: 67–69.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lambana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, j., Recchia, C.A., Robertson, J. 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience* 57(7): 573-583.

- Stevens, C.L., Hurd, C.L., Smith, M.J. 2002. Field measurement of the dynamics of the bull kelp *Durvillaea antarctica* (Chamisso) Heriot. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 269(2): 147-171.
- Stewart, J.R., Lister, A.M., Barnes, I., Dalén, L. 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B* 277(1682): 661–671.
- Summerhayes, C.P. 2020. *Paleoclimatology: From Snowball Earth to the Anthropocene*. 560 pp. Editorial Wiley-Blackwell.
- Sundqvist, L., Keenan, K., Zackrisson, M., Prodöhl, P., Kleinhans, D. 2016. Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and Evolution* 6(11): 3461-3475.
- Sunnucks, P. 2000. Efficient genetic markers for population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 199–203.
- Tala, F., López, B.A., Velásquez, M., Jeldres, R., Macaya, E.C., Mansilla, A., Ojeda, J., Thiel, M. 2019. Long-term persistence of the floating bull kelp *Durvillaea antarctica* from the South-East Pacific: Potential contribution to local and transoceanic connectivity. *Marine Environmental Research* 149: 67-79.
- Tala, F., Velásquez, M., Mansilla, A., Macaya, E. C., Thiel, M. 2016. Latitudinal and seasonal effects on short-term acclimation of floating kelp species from the South-East Pacific *Journal of Experimental marine Biology and Ecology* 483: 31–41.
- Thatje, S. 2012. Effects of capability for dispersal on the evolution of diversity in Antarctic benthos. *Integrative and Comparative Biology* 52: 470–482.
- Thatje, S., Hillenbrand, C-D., Larter, R. 2005. On the origin of Antarctic marine benthic community structure. *Trends in Ecology & Evolution* 20(10): 534-540.
- Thiel, M., Gutow, L. 2005. The Ecology of rafting in the marine environment. II. The Rafting organisms and community. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 43: 279-418.
- Thiel, M., Haye, P.A. 2006. The Ecology of rafting in the marine environment. III. Biogeographical and Evolutionary consequences. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 44: 323-429.

- Torkamaneh, D., Laroche, J., Belzile, F. 2020. Fast-GBS v2.0: an analysis toolkit for genotyping-by-sequencing data. *Genome* 63(11): 1-5.
- Truelove, N.K., Kough, A.S., Behringer, D.C., Paris, C.B., Box, S.J., Preziosi, R.F., Butler, M.K., 2017. Biophysical connectivity explains population genetic structure in a highly dispersive marine species. *Coral Reefs* 36: 233-244.
- Vianna, J.A., Noll, D., Dantas, G.P.M., Petry, M.V., Barbosa, A., González-Acuña, D., Le Bohec, C., Bonadonna, F., Poulin, E. 2017. Marked phylogeographic structure of Gentoo penguin reveals an ongoing diversification process along the Southern Ocean. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 107: 486-498.
- Villa, G., Fioroni, C., Persico, D., Roberts, A.P., Florindo, F. 2013. Middle Eocene to Late Oligocene Antarctic glaciation/deglaciation and Southern Ocean productivity. *Paleoceanography* 29(3): 223-237.
- Waters, J.M., King, T.M., Fraser, C.I., Craw, D. 2018. An integrated ecological, genetic and geological assessment of long-distance dispersal by invertebrates on kelp rafts. *Frontiers of Biogeography* 10:3-4.
- Weir, B.S., Cockerham, C.C. 1984. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution* 38(6): 1358-1370.
- White, J.W., Carr, M.H., Caselle, J.E., Washburn, L., Woodson, C.B., Palumbi, S.R., Carlson, P.M., Warner, R.R., Menge, B.A., Barth, J.A., Blanchette, C.A., Raimondi, P.T., Milligan, K. 2019. Connectivity, Dispersal, and Recruitment: Connecting Benthic Communities and the Coastal Ocean. *Oceanography* 32(3): 50-59.
- White, T.R., Conrad, M., Tseng, R., Golding, R.E., Martins, de Frias, A-M., Medina, M., Dayrat, B. 2011. Ten new complete mitochondrial genomes of pulmonate gastropods (Mollusca): systematic and macro-evolutionary implications. *BMC Evolutionary Biology* 11: 295.
- White, T.R., Dayrat, B. 2012 Diversity of the false limpets *Siphonaria* (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata): Checklists of genus- and species-group names. *Zootaxa* 3538: 54–78.
- Wilson, G.A., Rannala, B. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163(3): 1177-1191.

- Wright, B., Farquharson, K.A., McLennan, E.A., Belov, K., Hogg, C.K., Grueber, C.E. 2019. From reference genomes to population genomics: comparing three reference-aligned reduced-representation sequencing pipelines in two wildlife species. *BMC Genomics* 20: 453.
- Yamazaki, D., Miura, O., Ikeda, M., Kijima, A., Van Tu, D., Sasaki, T., Chiba, S. 2017. Genetic diversification of intertidal gastropoda in an archipelago: the effects of islands, oceanic currents, and ecology. *Marine Biology* 164: 184.
- Zabala, S., Averbuj, A., Bigatti, G., Penchaszadeh, P.E. 2020. Embryonic development of the false limpet *Siphonaria lateralis* from Atlantic Patagonia. *Invertebrate Biology* 139: e12276.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Mya to present. *Science* 292: 686-693.
- Zbawicka, M., Gardner, J.P.A., Wenne, R. 2019. Cryptic diversity in smooth-shelled mussels on Southern Ocean islands: connectivity, hybridization and a marine invasion. *Frontiers in Zoology* 16:32.
- Zheng, X., Levine, D., Shen, J., Gogarten, S., Laurie, C., Weir, B. 2012. A High-performance Computing Toolset for Relatedness and Principal Component Analysis of SNP Data. *Bioinformatics* 28(24): 3326-3328.
- Zimmerman, S.J., Aldridge, C.L., Oyler-McCance, S.K. 2020. An empirical comparison of population genetic analyses using microsatellite and SNP data for a species of conservation concern. *BMC Genomics* 21:382.
- ecosystems. *Progress in Oceanography* 149: 40-81.