



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

Estructura genética poblacional de *Phyllodactylus sentosus* (Squamata: Phyllodactylidae) mediante Genotipado por Secuenciación (GBS)

TRABAJO DE INVESTIGACIÓN

Para optar el Grado Académico de Bachiller en Ciencias
Biológicas

AUTOR

Alejandra Dafne ARANA SALINAS

ASESOR

Dr. Jorge Luis RAMIREZ MALAVER

Lima, Perú

2021



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

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

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

Referencia bibliográfica

Arana, A. & Ramirez, J. (2021). *Estructura genética poblacional de Phyllodactylus sentosus (Squamata: Phyllodactylidae) mediante Genotipado por Secuenciación (GBS)*. [Trabajo de investigación de bachiller, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Escuela Profesional de Ciencias Biológicas]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

Metadatos complementarios

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

Número de documento de identidad	06667817
Datos de investigación	
Línea de investigación	A.1.1.2. Biodiversidad y Ecología de Ecosistemas Terrestres
Grupo de investigación	Grupo de Investigación Evolución Molecular de la Biota en el Perú - EMBPe
Agencia de financiamiento	Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Vicerrectorado de Investigación y Posgrado. Programa de Proyectos de Investigación con Financiamiento para Grupos de Investigación. B19100931. Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Vicerrectorado de Investigación y Posgrado. Programa de Promoción de Trabajos de investigación para optar el grado de Bachiller. B20100070b.
Ubicación geográfica de la investigación	País: Perú Departamento: Lima Provincia: Lima Distrito: Cercado Latitud: -12.0599 Longitud: -77.0863
Año o rango de años en que se realizó la investigación	2019 - 2021
URL de disciplinas OCDE	Zoología, Ornitología, Entomología, ciencias biológicas del comportamiento https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.11



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

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ACTA DE SESIÓN PARA OPTAR AL GRADO ACADÉMICO DE
BACHILLER EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(MODALIDAD: SUSTENTACIÓN VIRTUAL DE TRABAJO DE INVESTIGACIÓN)**

Siendo las 15:02 horas del 07 de setiembre de 2021, en el Salón de Grados Virtual de la Facultad de Ciencias Biológicas cuya dirección electrónica fue <https://meet.google.com/zvd-xwxu-awx>, y en presencia del Jurado formado por los profesores que suscriben, se inició la sesión para optar al **Grado Académico de Bachiller en Ciencias Biológicas** de **ALEJANDRA DAFNE ARANA SALINAS**.

Luego de dar lectura y conformidad al expediente N° UNMSM-20210063090, la graduando expuso su Trabajo de Investigación: “**ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL DE *Phyllodactylus sentosus* (SQUAMATA: PHYLLODACTYLIDAE) MEDIANTE GENOTIPADO POR SECUENCIACIÓN (GBS)**”, y el Jurado efectuó las preguntas del caso calificando la exposición con la nota 20, calificativo: **APROBADO CON MÁXIMOS HONORES**.

Finalmente, el expediente será enviado a la Escuela Profesional de Ciencias Biológicas y al Consejo de Facultad para que se apruebe otorgar el **Grado Académico de Bachiller en Ciencias Biológicas** a **ALEJANDRA DAFNE ARANA SALINAS** y se eleve lo actuado al Rectorado para conferir el respectivo grado, conforme a ley.

Siendo las 16:50 horas se levantó la sesión.

Ciudad Universitaria, 07 de setiembre de 2021.

Dra. RINA LASTENIA RAMIREZ MESIAS
(PRESIDENTA)

Dr. JORGE RAMIREZ MALAVER
(ASESOR)

Dr. JOSÉ PÉREZ ZÚÑIGA
(MIEMBRO)

Dr. CÉSAR AGUILAR PUNTRIANO
(MIEMBRO)

Información Complementaria

DNI del alumno: 71407703

Correo del asesor: jramirezma@unmsm.edu.pe

Grupo de Investigación: Grupo de Investigación Evolución Molecular de la Biota en el Perú (EMBPe)

Fuente de financiamiento:

VRIP UNMSM Proyecto B19100931 “La ciudad de Lima y su Impacto en la Biodiversidad del Desierto Costero: Genómica Poblacional del Gecko de Lima, *Phyllodactylus sentosus*”.

VRIP UNMSM Proyecto B20100070b “Estructura genética poblacional de *Phyllodactylus sentosus* (Squamata: phyllodactylidae) mediante Genotipado por Secuenciación (GBS)”

Disciplina de la OCDE: “Objetivo de Desarrollo Sostenible 15: Proteger, restablecer y promover el uso sostenible de los ecosistemas terrestres, efectuar una ordenación sostenible de los bosques, luchar contra la desertificación, detener y revertir la degradación de las tierras y poner freno a la pérdida de la diversidad biológica.”

Título en Inglés: Genetic Population Structure of *Phyllodactylus sentosus* (SQUAMATA: PHYLLODACTYLIDAE) using Genotyping-By-Sequencing (GBS)

i. Resumen

La pérdida y fragmentación de hábitats naturales a causa de la urbanización es una importante amenaza a la biodiversidad. El gecko de Lima *Phyllodactylus sentosus* es una especie endémica del Perú, considerada en Peligro Crítico, que se refugia en las áreas arqueológicas de la ciudad de Lima, también conocidas como huacas. Utilizando información obtenida mediante la técnica de Genotipado por Secuenciación se analizó la estructura genética poblacional del gecko de Lima para evaluar los factores que influyen en ésta. Los resultados indican alta diferenciación entre las poblaciones, aunque no estén alejadas, indicando que la urbanización y la consecuente modificación del hábitat de esta especie implica barreras para el flujo génico entre las poblaciones que se encuentran refugiadas en las huacas de Lima.

Palabras clave: genómica poblacional, gecko, Lima, fragmentación de hábitat, urbanización.

ii. Abstract

The loss and fragmentation of natural habitats due to urbanization is a major threat to biodiversity. The Lima leaf-toed gecko *Phyllodactylus sentosus* is an endemic species of Peru, considered Critically Endangered, that takes refuge in the archaeological areas of Lima city, otherwise known as *huacas*. Using information obtained through the Genotyping-by-Sequencing technique, the population genetic structure the Lima leaf-toed gecko was analyzed to evaluate the factors that influence it. The results indicate high differentiation between the populations, although they are not far apart, indicating that urbanization and the consequent modification of the habitat of this species represent barriers to gene flow among the populations that are sheltered in the *huacas* of Lima.

Keywords: populations genomics, gecko, Lima, habitat fragmentation, urbanization.

iii. Dedicatoria

A mis padres, Letty y César, quienes siempre me brindan su apoyo, su guía y
su cariño.

A mi familia, con su enorme apoyo y su calidez incondicional.

A JuanFra, un gran aliado en estas y otras aventuras.

iv. Agradecimiento

Gracias a todas las personas que hicieron posible este trabajo de investigación, empezando por el apoyo crucial de mi asesor Dr. Jorge Ramirez por su guía, su paciencia y generosidad.

Gracias al Dr. José Pérez por su participación en el presente proyecto brindando su inmenso conocimiento de la especie y su apoyo para las colectas. Gracias a Jordan Milla, Katya Balta, Fernando Valdez, Sol Fernández, Vanessa Sánchez, Natalie Nuevo, Benjy Sedano, Gabriel Serrano y Karol Silva por su ayuda en el trabajo de campo.

Gracias a los miembros del Laboratorio de Sistemática Molecular y Filogeografía de la Facultad de Ciencias Biológicas, en especial a la Dr. Rina Ramírez, a Fátima Rivera y a Sandra Justino.

Gracias a las jefaturas del Parque de Las Leyendas y Huaca Pucllana por su apoyo, gracias a la dirección del Santuario Arqueológico Pachacamac, en particular a la directora Denise Pozi-Escot y a la arqueóloga Clide Valladolid, directora del Museo de sitio Arturo Jiménez Borja-Puruchuco por su amable atención e importante apoyo al trabajo. Igualmente, gracias a la Asociación de Propietarios de Vivienda Departamental Ancashina 2da Etapa (Asprovico) por apoyarnos con el acceso al Cerro La Mulería.

Gracias a mis padres por haberme llevado de la mano a apreciar lo maravilloso de la naturaleza y mostrarme qué tan emocionante puede ser estudiarla.

De igual manera, agradezco el financiamiento del Vicerrectorado de Investigación y Posgrado de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos por el financiamiento de los proyectos B19100931 y B20100070b. Finalmente, gracias a mi universidad, mi facultad y a sus profesores, por inspirarme dando ejemplo de pasión por la investigación y por guiarme en el fascinante mundo de la Biología.

I.	Introducción	8
I.1	Delimitación del problema	8
I.2	Pregunta del problema	9
I.3	Justificación	9
I.4	Objetivo	10
I.5	Hipótesis	10
II.	Estado del conocimiento	11
II.1	El gecko de Lima <i>Phyllodactylus sentosus</i>	11
II.1.1	Descripción y taxonomía	11
II.1.2	Distribución geográfica	12
II.1.3	Hábitat e historia natural	14
II.1.4	Estado de conservación	14
II.2	Impacto de la fragmentación de hábitats naturales y urbanización en las poblaciones silvestres	16
II.3	Análisis de estructura genética poblacional con GBS	19
III.	Método	20
III.1	Área de estudio	20
III.2	Población de estudio	23
III.3	Tamaño de muestra	24
III.4	Procedimientos y protocolos	25
III.4.1	Muestreo y colecta de tejido de <i>Phyllodactylus sentosus</i>	25
III.4.2	Extracción de ADN	26
III.4.3	Genotipado por Secuenciación (GBS)	27
III.5	Análisis Bioinformático	28
III.5.1	Edición de datos y obtención de SNPs	28
III.5.2	Estructura Genética Poblacional	28
IV.	Resultados	31
IV.1	Muestreo	31
IV.2	Extracción de ADN, cuantificación y obtención de SNPs	32
IV.3	Estructura genética poblacional	32
IV.3.1	Análisis de Componentes Principales y t-SNE	32
IV.3.2	Análisis mediante STRUCTURE	36
V.	Discusión y conclusiones	38
VI.	Bibliografía	45
VII.	Anexos	54

I. Introducción

I.1 Delimitación del problema

La pérdida y fragmentación del hábitat natural de las especies por actividad antropogénica es considerada una de las principales amenazas a la biodiversidad (Harrison & Bruna, 1999; Rogan & Lacher, 2018). El desarrollo y crecimiento de las ciudades, así como la construcción de carreteras, implica tanto la posible disminución del tamaño de las poblaciones de distintas especies con poca capacidad de dispersión, como también la aparición de barreras físicas y ecológicas que pueden afectar el flujo génico entre dichas poblaciones, así como la estructura genética de las mismas (French et al., 2018; Miles et al., 2019).

El gecko de Lima, *Phyllodactylus sentosus* (Dixon & Huey, 1970), es una especie endémica del Perú cuyo hábitat natural son áreas áridas costeras sin vegetación, con sustrato seco o con arena y con algunas piedras (Pérez et al., 2018). Es la única especie de su género en el Perú que es considerada en Peligro Crítico según la IUCN (Pérez & Balta, 2016) y según la legislación peruana (Decreto Supremo N° 004–2014–MINAGRI., 2014). Ha sido registrada principalmente en huacas (zonas arqueológicas) y cerros de la provincia de Lima, las cuales se encuentran aisladas dentro de grandes áreas urbanas (Cossíos & Icochea, 2006; Dixon & Huey, 1970; Olivera et al., 2016; Pérez et al., 2013).

El gecko de Lima presenta poca capacidad de dispersión y rango de hogar pequeño (Pérez & Balta, 2016), características que lo hacen especialmente vulnerable frente a la fragmentación de su hábitat. Esto se debe a que la gravedad del efecto de la fragmentación de las poblaciones depende en gran medida del flujo génico que exista entre las subpoblaciones (Frankham et al., 2010; Hoehn et al., 2007), el cual se ve disminuido por la poca capacidad de dispersión de la especie.

Actualmente, el análisis de la estructura genética poblacional de muchas especies silvestres ha sido impulsado por el creciente desarrollo de tecnologías de secuenciación (next generation sequencing) que permiten analizar gran parte del genoma de los organismos estudiados (Ekblom & Galindo, 2011). Una de las técnicas con mayor eficacia para analizar la genómica poblacional es el Genotipado por Secuenciación (GBS), en la cual se secuencian selectivamente aquellas fracciones del genoma con mayor probabilidad de presentar polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs), los cuales se utilizan como marcadores genéticos (Elshire et al., 2011; Morin et al., 2009; Wallace & Mitchell, 2017). El GBS tiene la gran ventaja de reducir costos de investigación puesto que brinda información a nivel genómico útil para análisis de genética de poblaciones sin la necesidad de secuenciar el genoma completo (Elshire et al., 2011). Por lo tanto, esta es una técnica óptima para estudiar la genética poblacional de especies amenazadas como *Phyllodactylus sentosus*.

En el presente trabajo de investigación, utilizando GBS, se caracteriza y analiza la estructura genética poblacional de *Phyllodactylus sentosus* en relación con potenciales barreras al flujo génico, particularmente las antropogénicas relacionadas con la expansión de la ciudad de Lima.

1.2 Pregunta del problema

La pregunta científica del proyecto es si los niveles de estructuración génica poblacional de *Phyllodactylus sentosus* reflejan patrones relacionados a la fragmentación urbana de su hábitat en Lima.

1.3 Justificación

El estudio de la genética poblacional de *Phyllodactylus sentosus* en Lima llena un importante vacío de información acerca del estado de sus poblaciones. Asimismo, es parte del primer proyecto de investigación que incluye análisis de genómica poblacional de esta importante especie.

Se considera que el gecko de Lima (*Phyllodactylus sentosus*) presenta poblaciones en un número reducido de parches de hábitat similar al natural, distribuidos en una matriz de terreno inhabitable por el desarrollo de la ciudad de Lima. Esto, junto con su poca capacidad de dispersión, aumenta la vulnerabilidad de la especie a sufrir problemas de endogamia y baja diversidad genética. De tal manera que el presente estudio adicionalmente servirá como un modelo de análisis de la afectación de las especies debido a la fragmentación de su hábitat por el crecimiento urbano y brindará herramientas para diseñar una estrategia adecuada para su conservación.

Por otro lado, el estudio servirá para dar importancia a la diversidad biológica que habita las huacas de Lima, en muchos casos ignorada y poco conocida, lo cual dificulta la tarea de su conservación. Por último, a través de esta investigación se busca revalorar las huacas de Lima no solo como valiosos e importantes centros de cultura e historia, sino también cómo zonas de protección y conservación de la fauna de la capital del Perú y como áreas potenciales para trabajos de investigación biológica.

1.4 Objetivo

- Analizar la estructura genética poblacional de *Phyllodactylus sentosus* en relación con potenciales barreras al flujo génico, en particular barreras antropogénicas por la expansión de la ciudad de Lima.

1.5 Hipótesis

H1: Los niveles de estructuración génica poblacional del gecko de Lima *Phyllodactylus sentosus* reflejan patrones relacionados a la fragmentación urbana de su hábitat en Lima.

H0: Los niveles de estructuración génica poblacional del gecko de Lima *Phyllodactylus sentosus* no reflejan patrones relacionados a la fragmentación urbana de su hábitat en Lima.

II. Estado del conocimiento

II.1 El gecko de Lima *Phyllodactylus sentosus*

II.1.1 Descripción y taxonomía

La especie *Phyllodactylus sentosus* Dixon & Huey 1970 o gecko de Lima pertenece a la familia Phyllodactylidae, con diez géneros, y al género *Phyllodactylus*, el cual se distribuye a lo largo del continente americano, desde el sur de California hasta la costa del norte de Chile (Dixon & Huey, 1970; Ramírez-Reyes & Flores-Villela, 2018). Los miembros de este género en Sudamérica se caracterizan por tener una tasa reproductiva baja y presentar adaptaciones específicas a su microhábitat (Dixon & Huey, 1970). Las adaptaciones observadas en este género a ambientes áridos son la presencia de lamelas digitales terminales pequeñas y fosas nasales dorsolaterales (Dixon & Huey, 1970).

El género *Phyllodactylus* contiene 58 especies, de las cuales siete han sido descritas en los últimos ocho años (Arteaga et al., 2019; Koch et al., 2016; McCranie & Blair Hedges, 2013; Ramírez-Reyes & Flores-Villela, 2018; Torres-Carvajal et al., 2013). El 75% de las especies de este género se distribuyen en México, islas Galápagos y Perú (Arteaga et al., 2019; Blair et al., 2009, 2013, 2015; Koch et al., 2016). En México (17 especies), los estudios filogenéticos del género se han centrado en las especies que habitan Baja California y el bosque seco tropical mexicano (Uetz et al., 2021; Ramírez-Reyes et al., 2020). En las islas Galápagos hay doce especies, y en Perú hay quince (Uetz et al., 2021). La delimitación de especies de este género es compleja puesto que hay especies crípticas y variación morfológica intraespecífica (Blair et al., 2009; Koch et al., 2016; Torres-Carvajal et al., 2013).

La especie *Phyllodactylus sentosus* es descrita por Dixon y Huey a partir de seis especímenes colectados en la Huaca San Marcos, en Lima (Tabla 1, Figura 2) (Dixon & Huey, 1970). La describen como un gecko de tamaño mediano con tubérculos triedros muy grandes en el dorso, antebrazo, muslo, tibia y cola

(Dixon & Huey, 1970). Tiene en las terminaciones digitales lamelas muy pequeñas y escamas redondeadas de tamaño uniforme en la parte ventral de su cola (Dixon & Huey, 1970).

El gecko de Lima presenta una marcada diferencia en su coloración entre el estado adulto y el estado juvenil, en el cual tiene pigmentación naranja brillante con manchas negras en la región dorsal (Dixon & Huey, 1970; Fernández, 2019) (Figura 1). Los geckos de Lima adultos presentan una coloración críptica de tonos cremas y grisáceo opaco, y tanto adultos como juveniles presentan machas redondeadas negras, grises y blancas (Dixon & Huey, 1970; Fernández, 2019) (Figura 1).



Figura 1. A) Adulto de *Phyllodactylus sentosus*. B y C) Juveniles de *P. sentosus*.

II.1.2 Distribución geográfica

El único registro de la especie fue su localidad tipo por muchos años incluida en Dixon & Huey (1970). Aproximadamente treinta años después, Tello (1998) en su artículo *Lagartijas del Departamento de Lima, Perú*, señala la presencia de *Phyllodactylus sentosus* en la huaca San Marcos, en otras huacas de Lima, en el Faro de Miraflores y en el Cerro Santa Patricia (Tello, 1998). Aunque la presencia del gecko de Lima no ha sido reportada nuevamente en las dos últimas localidades, la especie ha sido registrada en otras áreas arqueológicas de Lima.

Hasta la actualidad se han reportado once puntos de distribución, diez de ellos en la provincia de Lima y uno en Ica (Tabla 1, Figura 2). Su distribución incluye:

Huaca San Marcos, Parque de Las Leyendas, Pucllana, Huallamarca, Mateo Salado, Puruchuco, Pachacamac y Tambo Inga (Cossíos & Icochea, 2006; Dixon & Huey, 1970; Olivera et al., 2016). Las otras localidades reportadas en la provincia de Lima son La Atarjea y el Instituto Nacional de Salud (Pérez et al., 2013) (Tabla 1, Figura 2).

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

LOCALIDAD	DISTRITO	LATITUD	LONGITUD
Huaca Pucllana	Miraflores	-12.1106	-77.0332
Huaca San Marcos	Cercado de Lima	-12.0599	-77.0863
Parque de Las Leyendas	San Miguel	-12.0729	-77.0841
Huallamarca	San Isidro	-12.0974	-77.0404
Huaca Mateo Salado	Cercado de Lima	-12.0665	-77.0639
Pachacamac	Lurín	-12.2588	-76.8995
Puruchuco	Ate	-12.0495	-76.9355
La Atarjea	El Agustino	-12.0220	-76.9173
Instituto Nacional de Salud	Chorrillos	-12.1841	-77.0182
Tambo Inga	Puente Piedra	-11.8897	-77.0709

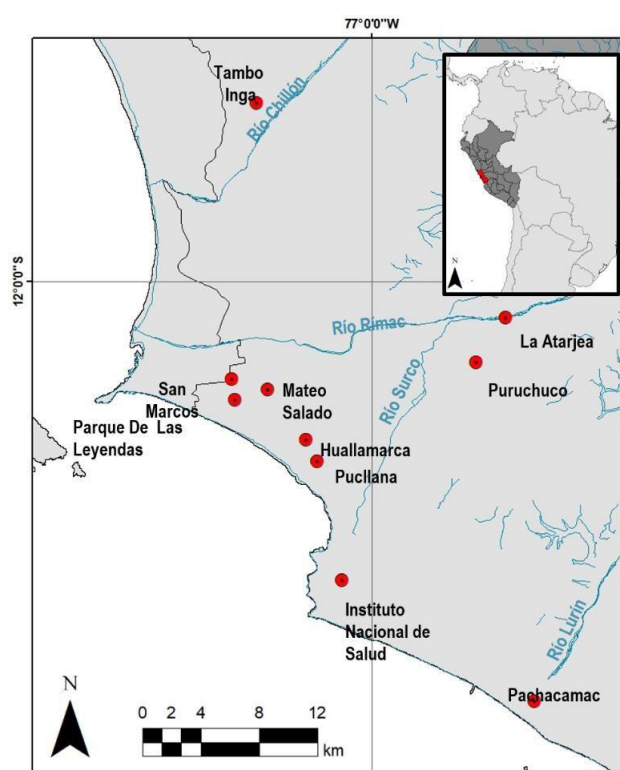


Figura 2. Mapa con puntos de distribución reportados de *Phyllodactylus sentosus* en Lima.

II.1.3 Hábitat e historia natural

No se conocen detalles sobre su comportamiento reproductivo, pero se presume que, al igual que otros miembros del género *Phyllodactylus*, colocan huevos una vez al año en la mayoría de los casos e inusualmente dos veces (Dixon & Huey, 1970; Pérez et al., 2018), no obstante, se ha estimado su época reproductiva entre setiembre y enero (Fernández, 2019). Su dieta consiste principalmente de arañas e insectos (coleópteros, himenópteros y tisanuros) (Magan, 2010).

Todos los puntos de distribución en Lima tienen características similares que podrían explicar el establecimiento de la especie en dichas áreas. Estas características son sustratos arenosos, áridos y con algunas rocas, las cuales el gecko puede necesitar para refugio y las que podría reemplazar por los adobitos de las estructuras prehispánicas en las huacas (Pérez & Balta, 2016). La localidad de la especie en Ica presenta características ambientales y ecológicas muy diferentes a las encontradas en Lima (Venegas et al., 2017), por lo que podría tratarse de otra especie del mismo género (Pérez, com. pers).

II.1.4 Estado de conservación

II.1.4.1 Categoría de amenaza

La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) y el Estado Peruano según el Decreto Supremo N° 004-2014-MINAGRI consideran a *Phyllodactylus sentosus* en la categoría de Peligro Crítico (Decreto Supremo N° 004-2014-MINAGRI., 2014; Pérez & Balta, 2016). Los parámetros que considera la IUCN para esta clasificación incluyen el pequeño tamaño de su rango de distribución que equivale a menos de ocho kilómetros cuadrados según las localidades registradas y la alta fragmentación de hábitat registrado entre dichas localidades debido a las construcciones urbanas (Pérez & Balta, 2016).

El peligro que enfrenta esta especie ha sido detectado hace más de veinte años, por Icochea en su *Lista roja preliminar de los anfibios y reptiles amenazados del departamento de Lima* (Icochea, 1998).

II.1.4.1 Amenazas

Las huacas de Lima representan un refugio para *Phyllodactylus sentosus* ya que son zonas donde se ha conservado el hábitat natural árido (Pérez & Balta, 2016; Pérez et al., 2018) gracias a la protección que han recibido por su valor histórico y cultural. Más aún, las mismas construcciones prehispánicas son importantes para los geckos de Lima ya que las grietas y resquicios son preferidos a otras zonas dentro de los complejos arqueológicos (Magan, 2010). Sin embargo, en las huacas los individuos de *Phyllodactylus sentosus* se enfrentan a la amenaza de animales domésticos que ingresan a las zonas arqueológicas y a la disminución de sus refugios debido al retiro de escombros como parte de las actividades de mantenimiento (Olivera et al., 2016; Pérez et al., 2013).

Esta especie sufre las amenazas de pérdida y fragmentación de hábitat, ambas consideradas entre las principales amenazas a la biodiversidad (Harrison & Bruna, 1999; Rogan & Lacher, 2018). La pérdida de su hábitat natural ocurre por la reducción de áreas desérticas frente al establecimiento de la ciudad por la construcción de viviendas y caminos de asfalto, un proceso observado a nivel mundial (Harrison & Bruna, 1999). En la ciudad de Lima aun posteriormente a la fragmentación del hábitat y el establecimiento de pequeños parches, estos también están disminuyendo en área y se encuentran en peligro de desaparecer debido al crecimiento urbano y al establecimiento ilegal de viviendas en zonas arqueológicas (Pajuelo, 2017).

La fragmentación de su hábitat, por otro lado, incrementaría las amenazas de impedir el flujo génico y la migración entre parches, así como un mayor “efecto de borde”. El “efecto de borde” son las alteraciones ecológicas relacionadas al desarrollo repentino de bordes artificiales en los fragmentos de hábitat natural, en los cuales las influencias externas son mayores (Rogan & Lacher, 2018). Frente a una reducción en el tamaño de los parches la proporción de área dentro de cada parche bajo “efecto de borde” aumenta, potencialmente

disminuyendo la calidad del hábitat del parche, especialmente para organismos con requerimientos altamente específicos de hábitat (Rogan & Lacher, 2018), como el caso del gecko de Lima (Pérez & Balta, 2016).

II.2 Impacto de la fragmentación de hábitats naturales y urbanización en las poblaciones silvestres

Efecto de la fragmentación en la estructura genética poblacional

La fragmentación de hábitat se define como el proceso que ocurre cuando una amplia extensión de hábitat es transformada en un número de parches más pequeños de menor área total, aislados entre sí por una matriz de hábitats diferentes al original (Wilcove et al., 1986). En este proceso ocurre tanto una pérdida de hábitat (disminución del área total), como un cambio en la configuración espacial del hábitat que puede implicar bajos niveles de flujo génico entre las subpoblaciones (Fahrig, 2003; Frankham et al., 2010). Ambos cambios afectan a las poblaciones que habitan estos hábitats. En estudios relacionados a la fragmentación y su efecto en la estructura genética poblacional tanto el aislamiento entre subpoblaciones como la disminución de área total en los parches debe tomarse en cuenta.

La estructura genética poblacional se refiere a la variabilidad genética y a su distribución dentro y entre poblaciones locales de una especie, con énfasis en los patrones espaciales de variación genética (distribución de la variación de alelos) que emergen bajo la influencia de la deriva y el flujo génico (Templeton, 2006). Por lo tanto, el efecto de la fragmentación sobre la estructura genética de animales silvestres estará determinado por el balance del efecto de la deriva y el flujo génico en la población (Frankham et al., 2010; Templeton, 2006).

La deriva génica es definida como cambios en el acervo genético estrictamente por la fijación aleatoria de alelos (Frankham et al., 2010). Si una población ancestral común es subdividida en subpoblaciones aisladas una de otras, debido a que no hay intercambio genético entre ellas, la deriva génica opera de manera independiente en cada subpoblación y la frecuencia alélica será diferente en cada una (Frankham et al., 2010; Templeton, 2006). Por lo tanto, la

deriva génica causa un incremento en la diferencia en frecuencias alélicas entre subpoblaciones finitas.

Asimismo, es importante señalar que el cambio evolutivo mediante deriva génica se acumula con el tiempo, por lo que la diferenciación entre subpoblaciones se incrementa con el tiempo (Templeton, 2006). De igual manera, la deriva génica causa la pérdida de variabilidad genética dentro de una población y aumenta la probabilidad de endogamia (Templeton, 2006).

La deriva génica produce cambios más dramáticos y rápidos en aquellas poblaciones que son pequeñas. Sin embargo, aunque la población actualmente sea grande, el efecto fundador (en el cual la población surgió a partir de un pequeño grupo de individuos fundadores) y el efecto de cuello de botella (la población sufrió un evento en el cual una o más generaciones se redujeron drásticamente en tamaño con crecimiento poblacional subsecuente) pueden también generar cambios evolutivos pronunciados (Frankham et al., 2010; Templeton, 2006).

Finalmente, el flujo génico, definido como el intercambio genético entre poblaciones locales, disminuye las diferencias en la frecuencia de alelos entre las poblaciones y aumenta la variabilidad genética dentro de cada población (Templeton, 2006). Por lo tanto, los efectos del flujo génico en la variabilidad genética dentro y entre las poblaciones locales son opuestos a los efectos de la deriva génica (Templeton, 2006).

Efecto de la urbanización en las poblaciones de reptiles

A diferencia de otros tipos de fragmentación de hábitat por actividad humana, como los monocultivos, la fragmentación de hábitat urbana resulta en áreas habitables para determinadas especies separadas por zonas residenciales, comerciales y vías de transporte (Culley et al., 2007; Del Castillo, 2015; Miles et al., 2019). Es así que actualmente las áreas urbanas se encuentran entre los paisajes más complejos y modificados por la actividad humana y, sin embargo, históricamente no se ha dado importancia a la conservación de las

especies que habitan las ciudades (Liu et al., 2016; Miles et al., 2019; Wood & Pullin, 2002).

La perturbación urbana puede afectar a las poblaciones de reptiles mediante diversos factores, incluyendo contaminación sonora y lumínica (French et al., 2018). Estos efectos pueden ser negativos, neutrales e incluso positivos para las poblaciones de ciertas especies (French et al., 2018). En particular la perturbación urbana, en forma de paisajes cada vez más fragmentados, suele causar la declinación rápida y extinción local de poblaciones de reptiles, con un efecto mayor para las especies terrestres y aquellas sensibles a la alteración de su hábitat (French et al., 2018).

Las especies de reptiles reportadas como afectadas por la fragmentación por urbanización suelen presentar una disminución o inhibición de conectividad y flujo génico entre sus poblaciones urbanas, lo cual causa reducción en la diversidad genética, potencialmente depresión endogámica e incluso extinción local (Frankham et al., 2010; French et al., 2018). La pérdida de diversidad genética en estas poblaciones puede reducir el potencial adaptativo en respuesta a cambios ambientales. Aunque hay especies que pueden movilizarse en la matriz urbana, la mayoría de los estudios de reptiles ubicados en paisajes urbanos fragmentados muestran poca evidencia de flujo génico continuo y una disminución de diversidad genética (Delaney et al., 2010; French et al., 2018). En general, las implicaciones de la urbanización en la genética poblacional de los reptiles dependerán del tamaño, la configuración, la edad y el aislamiento de los fragmentos de hábitat (parches), así como de las características relacionadas a la capacidad de dispersión, preferencia de hábitat y fidelidad al hogar de la especie.

En un análisis a nivel global del efecto de la modificación antropogénica del hábitat en las poblaciones de reptiles se vio que aquellas especies con rangos de distribución pequeños suelen tener tamaños poblacionales muy reducidos y una mayor especialización ecológica, por lo cual los procesos demográficos y de intercambio genético se ven afectados de mayor manera con cambios en su hábitat y los efectos negativos de la actividad humana se agravan (Doherty

et al., 2020). Asimismo, las poblaciones pequeñas en general son más vulnerables a la extinción ya que eventos estocásticos pueden afectar a toda la especie, al igual que cambios antropogénicos tales como la ya mencionada modificación de hábitats naturales, introducción de especies invasoras o introducción de enfermedades (Liu et al., 2016).

La genética poblacional como herramienta para la conservación

Conocer cómo la diversidad genética está estructurada a través de los parches de hábitat natural es clave para formular una adecuada estrategia de conservación (Buckland et al., 2014). Algunas de estas estrategias son la restauración de niveles históricos de flujo génico entre poblaciones mediante la construcción de corredores ecológicos, la mejora de la calidad del hábitat y la translocación o introducción de individuos de otras poblaciones (Proft et al., 2018). Esta última medida ha sido utilizada, por ejemplo, para la conservación del perro salvaje africano, leones, elefantes, rinocerontes negros, pájaros carpinteros, el puma de Florida y el mono tití leoncito (Frankham et al., 2010; Haig et al., 1993). Estudios de genómica poblacional son vitales para determinar la estrategia de conservación adecuada para restaurar el flujo génico (Proft et al., 2018). Esto es señalado en evaluaciones de acciones a tomar para la conservación del gecko de Lima (Pérez et al., 2018).

II.3 Análisis de estructura genética poblacional con GBS

La evaluación de la estructura genética poblacional permite el estudio de la variación genética de una especie en el espacio y el tiempo, dentro y entre sus distintas poblaciones (Frankham et al., 2010). Por lo tanto, brinda información acerca de la dispersión de las especies, los límites de sus poblaciones y el flujo génico entre éstas (Frankham et al., 2010).

A pesar de que una gran cantidad de estudios muestran la efectividad de utilizar marcadores genéticos para estudiar la estructura genética poblacional (Blair et al., 2013; Buckland et al., 2014; Delaney et al., 2010; Hoehn et al., 2007; Short

& Petren, 2011), algunos autores han descrito problemas en cuanto al poder de comparación interpoblacional al utilizar pocos marcadores y un bajo número de muestras (Dixo et al., 2009).

Utilizar pocos marcadores moleculares además de no permitir detectar estructura poblacional leve, también obliga a los investigadores a utilizar un tamaño grande de muestras, lo cual no es posible en el caso de especies en peligro crítico (Sunde et al., 2020) como *Phyllodactylus sentosus*.

Los avances actuales en la secuenciación de ADN permiten secuenciar el genoma completo de muchos organismos, sin embargo, esta opción al ser muy costosa suele no ser práctica para aquellos estudios que buscan encontrar diferencias genéticas entre individuos de diferentes poblaciones. Un conjunto de opciones más efectivas es aquella bajo el nombre de tecnologías de “representación reducida”, las cuales adquieren información solo de partes específicas del genoma (Sunde et al., 2020). Una de las opciones más populares es el Genotipado por Secuenciación (GBS). En el GBS se utilizan una o más enzimas de restricción para seleccionar regiones del genoma (Wallace & Mitchell, 2017).

El uso de estas técnicas ha marcado un gran avance en la genómica de poblaciones y potencialmente revolucionará la utilidad de los datos obtenidos de estos tipos de estudio en la conservación de poblaciones silvestres (Larson et al., 2014).

III. Método

III.1 Área de estudio

El área de estudio comprende las localidades reportadas de *Phyllodactylus sentosus* dentro de su distribución en la provincia de Lima. En el presente estudio se analizaron muestras de ejemplares colectados en las huacas Pucllana, Mateo Salado, Huallamarca, Garagay, Tambo Inga, San Marcos y Parque de

Las Leyendas, así como en localidades en San Martín de Porres, Los Olivos, en Pachacamac, Puruchuco y la Universidad Nacional de Ingeniería (Figura 3).

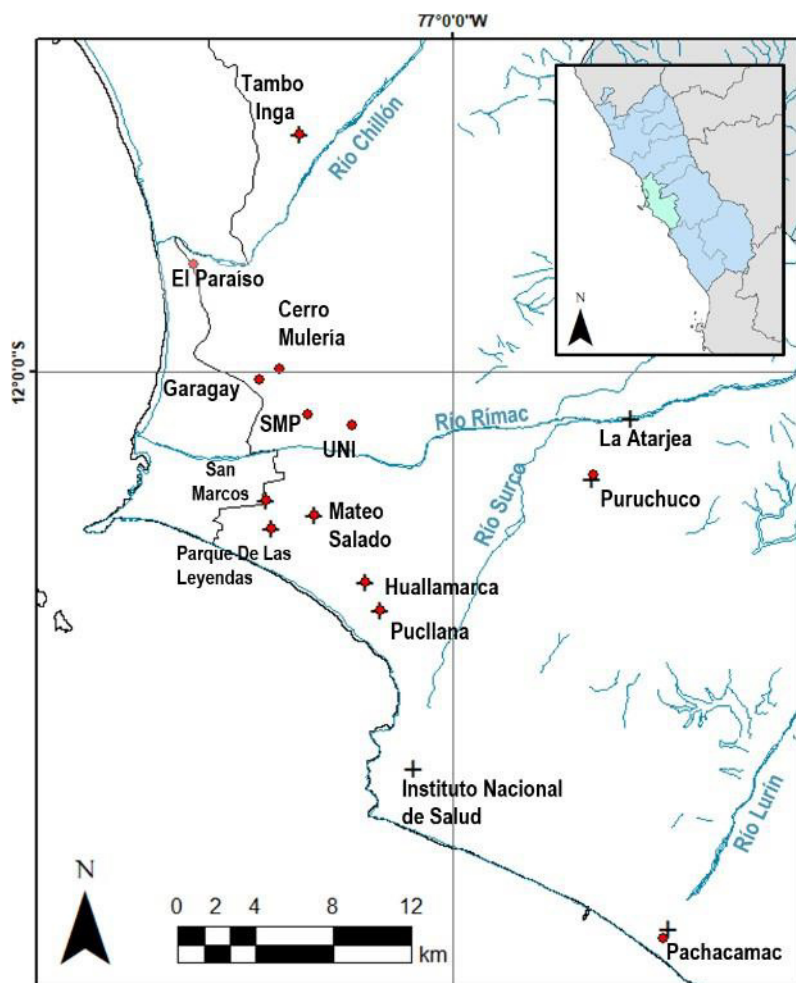


Figura 3. Mapa con los puntos de muestreo del presente proyecto (en rojo) y puntos anteriormente registrados para *P. sentosus* en la provincia de Lima (cruz).

La huaca San Marcos se encuentra en Cercado de Lima y es la localidad tipo de la especie (Cossíos & Icochea, 2006). Se encuentra dentro de la ciudad universitaria de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos y desde 2018 aproximadamente se ha restringido el paso de personas sin autorización para trabajos de investigación al sitio, aunque durante años la población ha tenido que enfrentar la amenaza de la presencia de animales domésticos, principalmente perros, y los disturbios de visitantes ocasionales. Habita en ella una población del gecko de Lima relativamente grande, con reportes continuos de parte de estudiantes e investigadores, desde los años setenta (Cossíos & Icochea, 2006).

Las huacas del Parque de las Leyendas son, dentro de las localidades muestreadas, las más cercanas a la huaca San Marcos. Son un conjunto de zonas arqueológicas dentro del zoológico Parque de Las Leyendas en las que se registraron geckos de Lima desde los años noventa (Cossíos & Icochea, 2006), y presentan señalización para evitar que los visitantes dañen las estructuras prehispánicas. Cabe resaltar que estas huacas junto con aquellas en el área de la Universidad Pontificia Católica del Perú y San Marcos forman parte del complejo arqueológico Maranga y se veían conectadas por un camino inca hasta la construcción de la avenida Venezuela en la década de los 20 (inicialmente avenida El Progreso).

El Complejo Arqueológico Monumental Mateo Salado se ubica en el Cercado de Lima, cerca de los distritos de Pueblo Libre y Breña. Durante muchos años ocurrieron invasiones e incluso modificación del terreno para cultivo de flores, sin embargo, desde el 2009 se ha realizado un continuo esfuerzo para la restauración y preservación del complejo (Fernández, 2019). Se encuentra completamente rodeado de construcciones urbanas y la población de *P. sentosus* que habita San Mateo se calcula en aproximadamente de 500 individuos (Fernández, 2019).

Huaca Pucllana se encuentra ubicada en el distrito de Miraflores y cubre aproximadamente 6.07 hectáreas (Valdez et al., 2020). Está rodeada de calles, casas y jardines, todos estos lugares no aptos para el uso por *P. sentosus*. Sin embargo, está bien conservada, con señalización y protección de parte del personal de seguridad de la huaca que impide que los visitantes perturben gran parte del área, en particular los “adobitos” que conforman las edificaciones y que los geckos usan como protección. No obstante, cabe resaltar que un impacto potencialmente importante para esta población es el uso continuo de iluminación artificial en las noches (Pérez, com. pers.). Se estima que su población incluye alrededor de 300 individuos (Valdez et al., 2020).

Huaca Huallamarca está ubicada en el distrito de San Isidro, y es una reconstrucción realizada en la década del 50 por Arturo Jiménez Borja (Bonilla et al., 2009). Se encuentra rodeada de construcciones urbanas (Cossíos &

Icochea, 2006). Previamente se han registrado hasta ocho individuos en dicha huaca (Cossíos & Icochea, 2006).

El sitio arqueológico Puruchuco, en el distrito de Ate, presenta pocas estructuras adobadas, aunque contiene una gran área arenosa con rocas y no perturbada (Cossíos & Icochea, 2006). El registro de la especie en esta zona describe que se hallaron dos individuos de la especie después de una búsqueda de seis horas por persona (Cossíos & Icochea, 2006).

La Zona Arqueológica de Pachacamac es el área arqueológica más amplia entre las localidades descritas de la especie. Se encuentra en el distrito de Lurín, en Lima. Hasta la fecha solo se han encontrado dos individuos en zonas caracterizadas por presentar estructuras de adobe y piedras (Cossíos & Icochea, 2006; Magan, 2010).

En la huaca de Tambo Inga se han registrado cuatro individuos, asociados a adobes o escombros (Olivera et al., 2016). Esta huaca se encuentra en el distrito de Puente Piedra y es la localidad más al noreste de la especie, y la única registrada al norte del río Chillón (Olivera et al., 2016). Esta huaca se encuentra dentro de un área urbana, por lo que enfrenta las amenazas de animales domésticos y que los habitantes cercanos la utilicen para actividades recreativas (Olivera et al., 2016).

Las localidades de Garagay, San Martín de Porres (huaca El Paraíso), la base del cerro a espaldas de la Universidad Nacional de Ingeniería y Los Olivos (Cerro Mulería) son localidades pequeñas ubicadas entre el río Chillón y el río Rímac, sin reportes oficiales de la especie, pero con individuos observados esporádicamente por vecinos (Pérez, com. pers.). Estas no reciben especial cuidado, en particular la huaca de la UNI y el Cerro Mulería, teniendo inclusive la amenaza de invasores en el área.

III.2 Población de estudio

Se estudió la población de *Phyllodactylus sentosus* de la provincia de Lima con muestras colectadas en el periodo comprendido entre octubre del 2016 hasta abril del 2017 en Mateo Salado (Fernández, 2019) y muestras colectadas en

el contexto del presente proyecto entre julio de 2019 y marzo de 2020. Esta población está constituida por subpoblaciones que habitan en parches de hábitat arenoso y con rocas que le sirven de refugio. Estos parches son típicamente huacas, zonas arqueológicas que mantienen estas características del hábitat debido a que son protegidas por motivos culturales.

III.3 Tamaño de muestra

Cuando se utiliza un número reducido de marcadores genéticos, se requieren tamaños de muestra grandes para generar estimaciones precisas de la frecuencia de los alelos, lo que podría ser difícil de lograr, especialmente para especies en peligro de extinción con poblaciones pequeñas (Sunde et al., 2020), como es el caso de *Phyllodactylus sentosus*.

Para obtener mayor número de marcadores, se utilizan enfoques de secuenciación alternativos para el estudio de la genética y la genómica de poblaciones, como los métodos de secuenciación de ADN asociados a sitios de restricción (Sunde et al., 2020), entre ellos la técnica utilizada en el presente estudio, Genotipado por Secuenciación, que permite obtener miles de marcadores.

Estudios previos para la optimización de tamaño de muestra en estudios de genómica de poblaciones determinan que para analizar estructura genética poblacional es posible obtener resultados significativos con un número mínimo de muestras, siendo el número ideal seis muestras por población en escarabajos, ocho en plantas, y diez en mamíferos y peces (Li et al., 2020; Nazareno et al., 2017; Sunde et al., 2020; Trask et al., 2011). Debido a que no se ha hecho un estudio parecido para reptiles, se optó por elegir un tamaño de muestra conservador de 10 individuos por localidad como máximo.

III.4 Procedimientos y protocolos

III.4.1 Muestreo y colecta de tejido de *Phyllodactylus sentosus*

Se utilizaron muestras de ADN de *Phyllodactylus sentosus* de colectas previas, así como muestras de tejidos que fueron colectadas durante el proyecto para complementar zonas y aumentar el número de muestras en algunas localidades.

Las muestras conservadas en el laboratorio previamente al desarrollo del presente proyecto consisten en 01 muestra de la huaca Paraíso en San Martín de Porres, 02 de un cerro en el mismo distrito, 01 muestra de Los Olivos, 01 muestra de la Universidad Nacional de Ingeniería, 01 muestra de Tambo Inga, 02 muestras de Huallamarca, 10 muestras de Huaca Pucllana y 53 muestras de la huaca Mateo Salado.

Se colectaron muestras de individuos de la especie *Phyllodactylus sentosus* de la Huaca San Marcos (10 individuos), el cerro La Mulería (2), los centros arqueológicos Pachacamac (1) y Puruchuco (1), huaca Pucllana (10) y de la Huaca del Parque de las Leyendas (10). Entre ambos conjuntos se contó con 144 muestras de tejido en total, de las cuales se secuenciaron 52 muestras tras verificar la calidad del ADN.

Debido a que esta especie es de hábitos nocturnos y presenta un pico de actividad en las horas posteriores al atardecer (Pérez & Balta, 2016) las horas de muestreo fueron entre las 18:00 y 24:00 horas. El método de captura fue por captura directa y se tomaron datos de coordenadas de la localidad, hora de registro y se realizó un registro fotográfico de los especímenes.

La colecta de tejido se realizó mediante el corte de un fragmento de cola de menos de 2 cm de largo (Ramírez-Reyes et al., 2017). En caso de autotomía caudal por estrés se conservó toda la cola para la muestra de tejido, se limpió la herida con alcohol medicinal y se observó al individuo hasta confirmar que se hallaba en buen estado. Estas muestras se preservaron en microviales con etanol al 96% (Figura 4).

El permiso de colecta para dicho muestreo corresponde al código de Autorización N° AUT-IFS-2018-40 otorgado por el SERFOR al Dr. José Pérez Zuñiga (quien estuvo presente durante las colectas), en el cual se autoriza la colecta de toma de muestras para análisis molecular. La identificación de los especímenes se realizó en base en la revisión de la descripción de la especie *Phyllodactylus sentosus* por Dixon y Huey (1970).



Figura 4. Individuo de *Phyllodactylus sentosus* de la huaca Pucllana previamente a que se tome la muestra de tejido (extremo de cola), la cual es preservada en alcohol de 96% dentro de un microvial rotulado.

III.4.2 Extracción de ADN

La extracción de ADN, a partir de las muestras colectadas, se realizó con el kit innuPREP DNA Mini Kit de Analytik Jena siguiendo las indicaciones del fabricante. El procedimiento se realizó en el Laboratorio de Sistemática Molecular y Filogeografía, de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

La concentración de cada muestra de ADN extraído fue medida mediante un espectrofotómetro NanoDrop Lite de Thermo Scientific y se seleccionaron para su secuenciación aquellas muestras con al menos una concentración de 10 ng/ul.

III.4.3 Genotipado por Secuenciación (GBS)

El método Genotipado por Secuenciación (GBS) fue utilizado para detectar marcadores SNPs en el genoma de *Phyllodactylus sentosus*. Este método pertenece a un conjunto de técnicas llamadas de “representación reducida” que permiten el descubrimiento y obtención de polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs) que pueden ser utilizados como marcadores para estudios de genética de poblaciones, filogeografía e incluso para obtener filogenias de especies no modelo, sin la necesidad de un genoma de referencia (Andrews et al., 2016).

La técnica de GBS se basa en la digestión del ADN genómico por endonucleasas de restricción resistentes a metilación, después de lo cual los fragmentos son ligados a adaptadores (*barcodes*) que permiten identificar el individuo a quien le corresponden dichos fragmentos. A continuación, se multiplexan las muestras y se secuencian en conjunto con plataformas de Next Generation Sequencing (Elshire et al., 2011; Lopez De Heredia, 2016).

A pesar de que el GBS fue diseñado para estudios con especies de plantas de importancia agrícola (Elshire et al., 2011), esta técnica ha sido empleada con éxito en estudios de genética de poblaciones tanto de plantas como animales silvestres (Agostino et al., 2018; Alipour et al., 2017; Dorant et al., 2019; Hu et al., 2019; Johnson et al., 2015; Katsumura et al., 2019; Lopez De Heredia, 2016; Pereira-Dias et al., 2019; Solomon et al., 2019).

Para el presente proyecto, las muestras de ADN fueron procesadas y secuenciadas en el Centro de Genómica de la Universidad de Minnesota. Previamente a la secuenciación del total de las muestras, se realizó un proyecto piloto en el cual ocho muestras fueron enviadas para determinar la enzima de restricción más adecuada y la profundidad de cobertura óptima. A partir de estos resultados se determinaron los parámetros para el procesamiento del total de las muestras.

III.5 Análisis Bioinformático

III.5.1 Edición de datos y obtención de SNPs

Los SNPs se obtuvieron a partir de los datos en bruto utilizando las herramientas 'cutadapt', 'fastp' y el programa de uso libre 'ipyrad' (Eaton & Overcast, 2020). El uso de herramientas de ensamblaje de librerías para RAD-seq unificadas, como lo es ipyrad, brinda la gran ventaja de producir resultados más fácilmente reproducibles.

Este programa permitió realizar el demultiplexado, esto es, identificar y separar en archivos los fragmentos pertenecientes a cada individuo; así como la evaluación de la calidad y filtro de las lecturas. Asimismo, las secuencias que han pasado el filtro anterior fueron agrupadas en clústeres según su similitud (se utilizó un "umbral de clustering" de 0.85) para evitar duplicados (Eaton & Overcast, 2020).

Después de evaluar las tasas de error de las diferentes lecturas se generó una secuencia consenso para cada individuo, de la cual se obtuvo el número de alelos en cada locus registrado. Posteriormente, se identificaron secuencias similares de diferentes individuos y se agruparon. Los locus se retuvieron si se encontraba información en dicho locus en al menos 33 individuos. Finalmente, ipyrad generó archivos de salida con diversos formatos para el posterior análisis de los resultados (Eaton & Overcast, 2020).

III. 5.2 Estructura Genética Poblacional

El análisis de estructura genética poblacional se realizó mediante cuatro abordajes diferentes.

Para la visualización de la información obtenida en forma de SNPs, en primer lugar, se realizó un PCA (análisis de componentes principales que convierte la información recuperada de SNPs en un conjunto de valores de variables linealmente no correlacionadas llamadas componentes principales que

resumen la variación entre muestras) mediante la función 'gI PCA' del paquete de R 'adegenet' (Jombart & Ahmed, 2011).

Asimismo, se realizó un análisis t-SNE (incrustación de vecinos estocásticos distribuidos en T) utilizando 'ipyrad-analysis toolkit: PCA'. Este es un método de visualización de 'big data' desarrollado por "machine learning" (Aprendizaje Automático) dentro del campo de la inteligencia artificial (Platzer, 2013). El t-SNE se ha propuesto como un mejor método de visualización de SNPs que el PCA y permite detectar estratificación a nivel poblacional en estudios genéticos (Li et al., 2017; Platzer, 2013).

También se realizó un DAPC, el análisis discriminante de componentes principales, para la identificación y descripción de grupos de organismos relacionados genéticamente (Jombart et al., 2010). En este análisis primero los datos se transforman en componentes que contengan la información de la variación en dichos datos mediante PCA y luego se realiza un Análisis Discriminante para minimizar la varianza genética dentro de las poblaciones y maximizar la variación entre las poblaciones para una mejor visualización de la estructura poblacional (Jombart & Collins, 2021). Para esto se utilizó la función 'dapc' del paquete en R 'adegenet' (Jombart & Collins, 2021) y se eligió el número de componentes principales que se retuvieron para el DAPC con la función xvalDapc mediante el método de "cross-validation" recomendado por Jombart & Collins (2021).

En el método de "cross-validation" los datos se dividen en un conjunto de entrenamiento (que normalmente comprende el 90% de los datos) y un conjunto de validación (que contiene el resto) (Jombart & Collins, 2021). El conjunto de validación se selecciona mediante un muestreo aleatorio estratificado, por lo que al menos un miembro de cada grupo o población en los datos originales está representado tanto en los conjuntos de entrenamiento como en los de validación (Jombart & Collins, 2021). Esto solo se pudo lograr en poblaciones con más de un individuo. Luego el DAPC se lleva a cabo en el conjunto de entrenamiento con números variables de componentes principales retenidos, y el grado en el que el análisis es capaz de predecir con precisión la pertenencia al grupo de

individuos excluidos (del conjunto de validación) se usa para identificar el número óptimo de componentes principales a conservar (Jombart & Collins, 2021).

Estos análisis proveen una evaluación y visualización inicial de los datos para identificar si hay evidencia de estructura genética poblacional sin base en supuestos de modelos evolutivos (Hu et al., 2019; Johnson et al., 2015; Katsumura et al., 2019; Li et al., 2019; Pereira- Dias et al., 2019).

Finalmente, para visualizar y entender de mejor manera la estructura poblacional se utilizó el método de cluster bayesiano del software libre STRUCTURE (Agostino et al., 2018; Alipour et al., 2017; Blanco-Bercial & Bucklin, 2016; Garzón-Martínez et al., 2015; Hu et al., 2019; Johnson et al., 2015; Solomon et al., 2019). Luego de realizar pruebas con submuestras de los SNPs, se eligió el modelo de ancestría *admixture* que considera que los individuos pueden tener una ascendencia mixta de modo que cada individuo pueda heredar una fracción de su genoma de los ancestros de diferentes poblaciones, ya que la mezcla entre poblaciones, aún si fuera baja, es una característica común de los datos genéticos reales (Porrás-Hurtado et al., 2013).

El modelo alternativo de no-*admixture* se utiliza para poblaciones completamente discretas y presenta la ventaja de potencialmente detectar estructura poblacional fina, sin embargo, en las pruebas se obtuvieron resultados similares entre ambos modelos por lo que se eligió el de *admixture* (Porrás-Hurtado et al., 2013). Por otro lado, se eligió como modelo de frecuencia alélica al *modelo de frecuencias alélicas correlacionadas* ya que considera que se puede esperar que las poblaciones estrechamente relacionadas muestren frecuencias alélicas muy similares (Porrás-Hurtado et al., 2013). El número de grupos genéticos (K) fue determinado mediante el mayor ΔK (Evanno et al., 2005).

IV. Resultados

IV.1 Muestreo

Se colectó el número óptimo determinado de muestras por localidad, 10 muestras, en las huacas del Parque de Las Leyendas, Huaca San Marcos y Huaca Pucllana. En la Huaca San Marcos se realizó la colecta de las diez muestras en una sola noche con un grupo de cuatro personas. No se encontró ninguna otra especie de gecko dentro de la huaca. Por otro lado, en el Parque de Las Leyendas se realizó la búsqueda también en una sola noche con un equipo de cinco personas, pero en esta ocasión sí se observó la presencia de otras especies del género *Phyllodactylus* en el área. De estas especies resalta el registro de la especie *Phyllodactylus reissii*, la cual es una especie introducida en Lima, nativa del norte del país y un posible competidor con *P. sentosus* por los recursos del área (Venegas et al., 2017). En Huaca Pucllana se colectaron diez muestras en una búsqueda con un equipo de seis personas y la mayoría de los geckos encontrados fueron juveniles.

En el caso de la localidad de Pachacamac, solo se pudo capturar a un espécimen, a pesar de haber realizado cuatro noches de búsqueda con equipos de cuatro personas dos noches y seis personas la tercera y cuarta noche de evaluación. La búsqueda se realizó abarcando todas las zonas con acceso permitido en el complejo arqueológico. Sin embargo, se encontró un gran número de individuos de la especie *Phyllodactylus microphyllus*.

En el Cerro Mulería, en el distrito de Los Olivos, se realizaron dos búsquedas de cuatro horas por equipos de tres y cuatro personas cada noche. Se encontraron dos individuos en la zona cercana a las viviendas que colindan con el cerro.

En la Zona Arqueológica de Puruchuco se realizaron tres búsquedas, con equipos de tres personas. Solo se halló a un individuo de *P. sentosus*, aunque se observaron individuos de otra especie del mismo género, *Phyllodactylus lepidopygus*.

IV.2 Extracción de ADN, cuantificación y obtención de SNPs

Se extrajo ADN exitosamente de todas las muestras tomadas. En base a la cuantificación de ADN de las muestras se eligieron 52 muestras aptas para su secuenciación. Se obtuvieron 147 856 SNPs tras el filtrado de datos mediante ipyrad, con 0.85 de "umbral de clustering" (el nivel de similitud al cual dos secuencias son identificadas como homólogas y son agrupadas), y con 33 como número mínimo de muestras que deben tener información en un locus para que éste sea retenido.

IV.3 Estructura genética poblacional

IV.3.1 Análisis de Componentes Principales y t-SNE

En base a los análisis iniciales de PCA, se observó gran variación entre los dos individuos de la localidad Huallamarca. Debido a que la calidad de las secuencias de ambos individuos era baja y que la procedencia de las muestras no pudo confirmarse con total seguridad al haber sido brindadas al laboratorio por aviso del personal de seguridad de la huaca y no colectadas como parte del estudio, se decidió retirar ambas muestras para los siguientes análisis.

Mediante el Análisis de componentes principales (PCA) con los dos primeros componentes se recuperaron tres grupos que corresponden a las poblaciones de Mateo Salado, Pucllana y en un mismo grupo a las poblaciones de huaca San Marcos y Parque de Las Leyendas (Figura 5). Estas dos últimas localidades corresponden al complejo prehispánico Maranga. Por otro lado, en el PCA no se observan agrupaciones claras entre los individuos de las otras localidades.

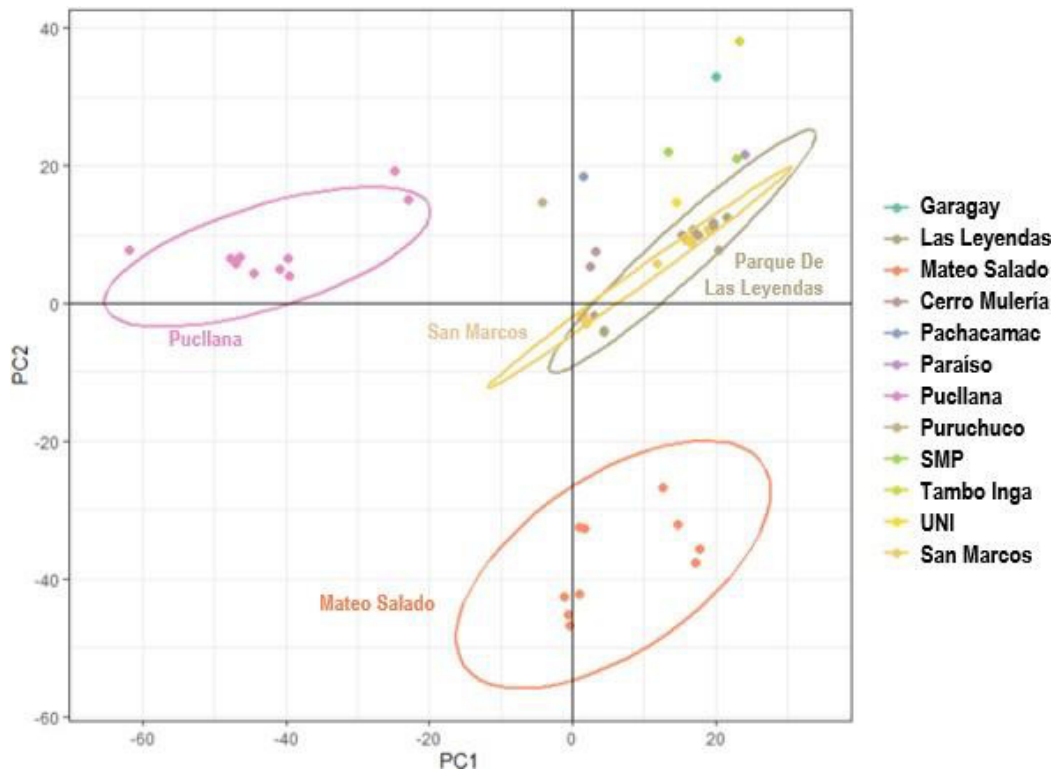


Figura 5. Análisis de Componentes Principales (PCA). Las elipses incluyen el 95% de los datos para cada población cuando es posible.

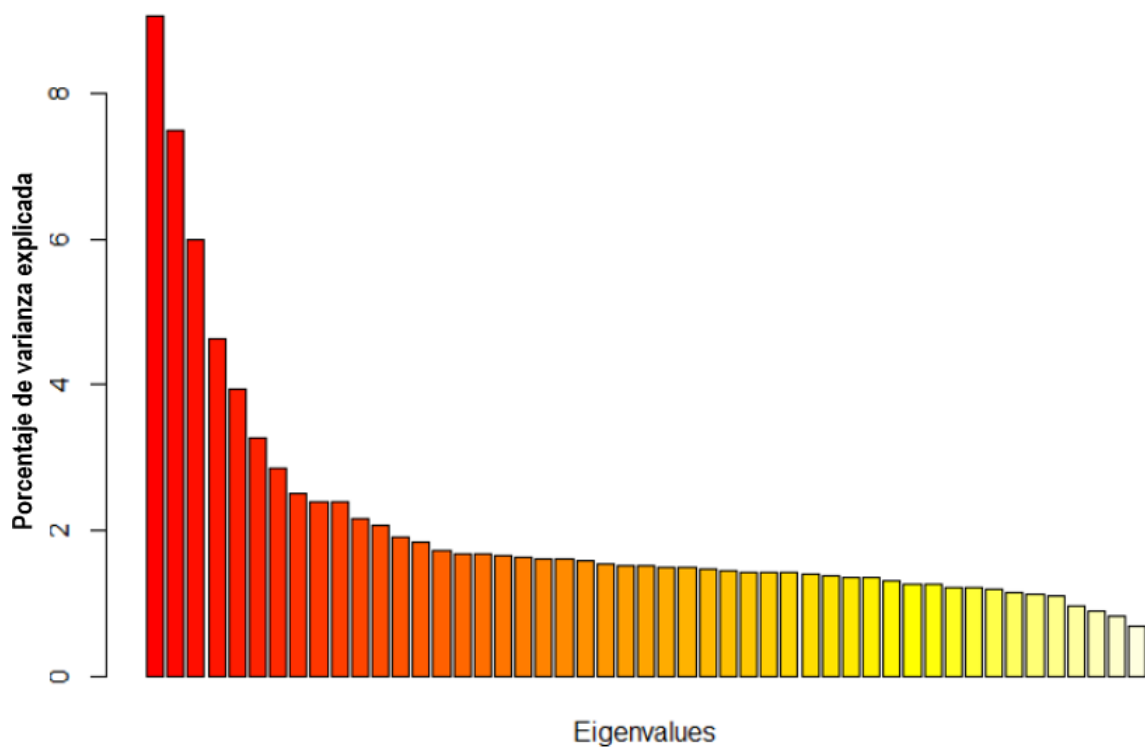


Figura 6. Gráfico de barras de los eigenvalues asociados a los componentes principales obtenido a partir del PCA con la función gIPca del paquete 'ade4'.

Sin embargo, al visualizar el gráfico de barras de eigenvalues (Figura 6, valores en Anexo 1), se evidencia que los dos primeros componentes principales obtenidos del análisis de PCA resumen menos del 20% de la variación hallada en los datos, lo cual es un valor muy inferior al óptimo, el cual suele estar entre 70% a 95% (Cangelosi & Goriely, 2007).

Frente a ello un método más apropiado para analizar esta gran cantidad de información y su variación es el t-SNE (Figura 7). En éste también se recuperan los tres grupos ya mencionados pero los individuos de las localidades restantes no mostraron agrupaciones claras y consistentes. A pesar de ello, algunos ensayos con diferentes parámetros de perplexity en t-SNE separaron las localidades al norte del río Rímac (Cerro Mulería, UNI, Paraíso, San Martín de Porres, Garagay y Tambo Inga) de las localidades poco muestreadas al sur del río Rímac (Puruchuco y Pachacamac).

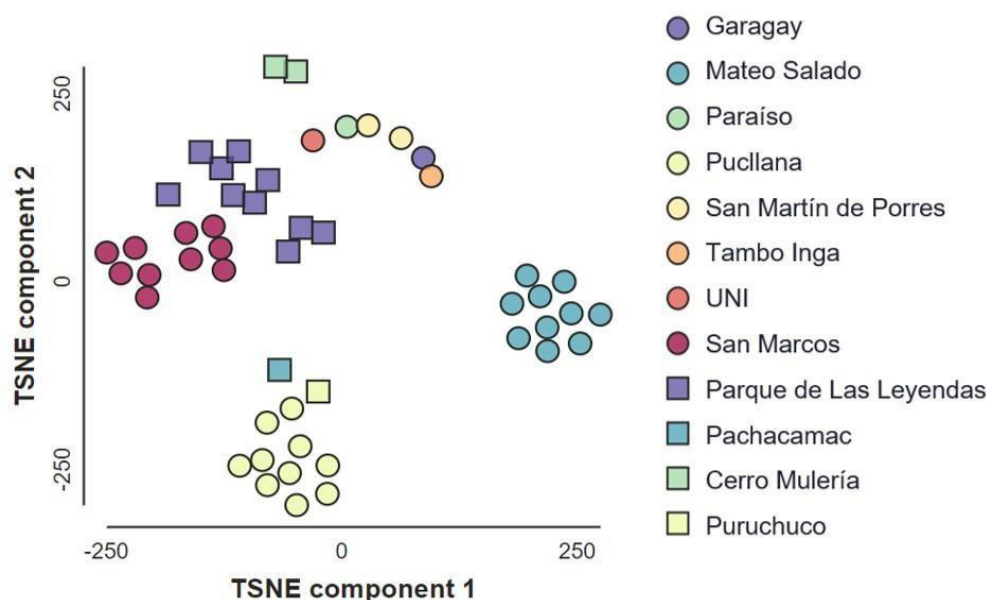


Figura 7. Incrustación de vecinos estocásticos distribuidos en T (t-SNE).

Para el Análisis Discriminante de Componentes principales (DAPC) se retuvieron doce componentes principales al ser éste el número con mayor valor promedio de asignación correcta y menor valor de error (Figura 8, valores en Anexo 2).

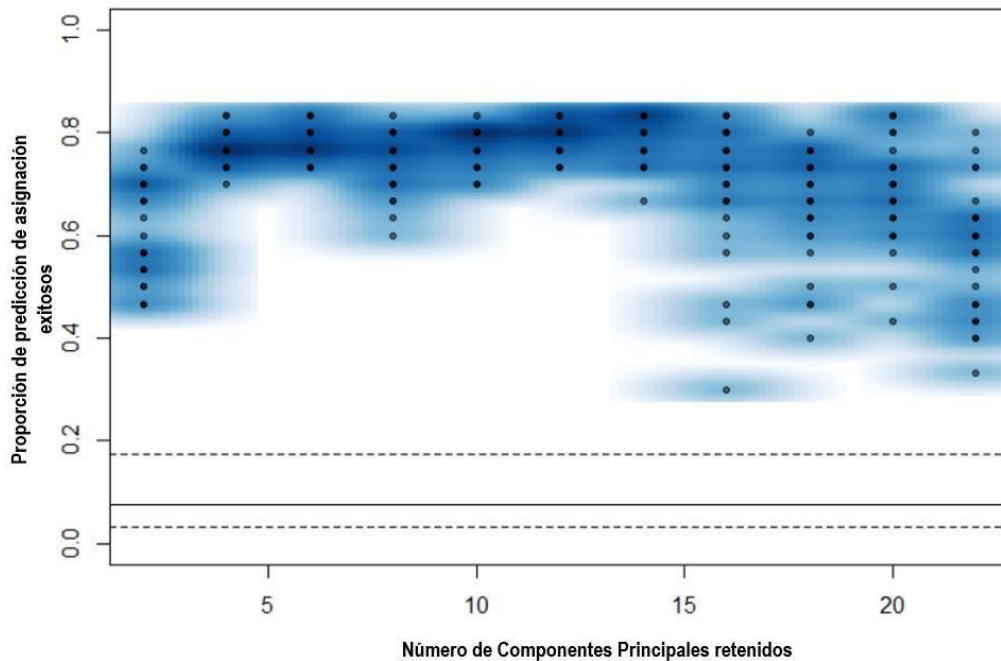


Figura 8. Análisis de “Cross-Validation” para el DAPC. Se puede observar que un número muy alto de componentes principales retenidos no es deseable debido a que el ruido no permite la asignación correcta de individuos a sus agrupaciones.

En el DAPC, el eje horizontal separa la población de Tambo Inga (la única al norte del río Chillón) de las otras poblaciones al norte del río Rímac (Figura 9). Asimismo, según el eje horizontal se observa que las poblaciones de Mateo Salado, Pucllana, San Marcos y Parque de Las Leyendas se agrupan, con una sobreposición de las poblaciones de San Marcos y Parque de Las Leyendas como ya se había observado en el PCA (Figura 9). En este eje también hay cierta agrupación ligera entre los individuos de Pachacamac y Puruchuco, la cual no se recupera en el eje vertical (Figura 9). Finalmente, según el eje vertical las poblaciones de Tambo Inga, Puruchuco y Pachacamac se separan del resto de las localidades (Figura 9). Finalmente, cabe señalar que con doce componentes principales se está recuperando el 48.7% de la varianza de los datos, por lo que los resultados de este análisis deben ser considerados con precaución.



Figura 9. Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC), los ejes representan los dos primeros componentes discriminantes.

IV.3.2 Análisis mediante STRUCTURE

Para obtener un patrón más claro de la estructura genética poblacional del *P. sentosus* en Lima se utilizó el método de cluster bayesiano del software libre STRUCTURE con el modelo *admixture*. El método de Evanno (mayor delta K) identificó que el número más probable de grupos genéticos es de $K=4$ al analizar un conjunto de datos de 3373 SNPs (Figura 10A), el cual incluye solo SNPs que tienen información de todas las muestras (Evanno et al., 2005). Por otro lado, analizando un conjunto de datos más amplio con 15 816 SNPs, que incluye SNPs con información del 90% de muestras en cada población, el número más probable de grupos genéticos sería $K=6$ (Figura 10B). En ambos resultados hay evidencia de una fuerte estructura poblacional de *Phyllodactylus sentosus*.

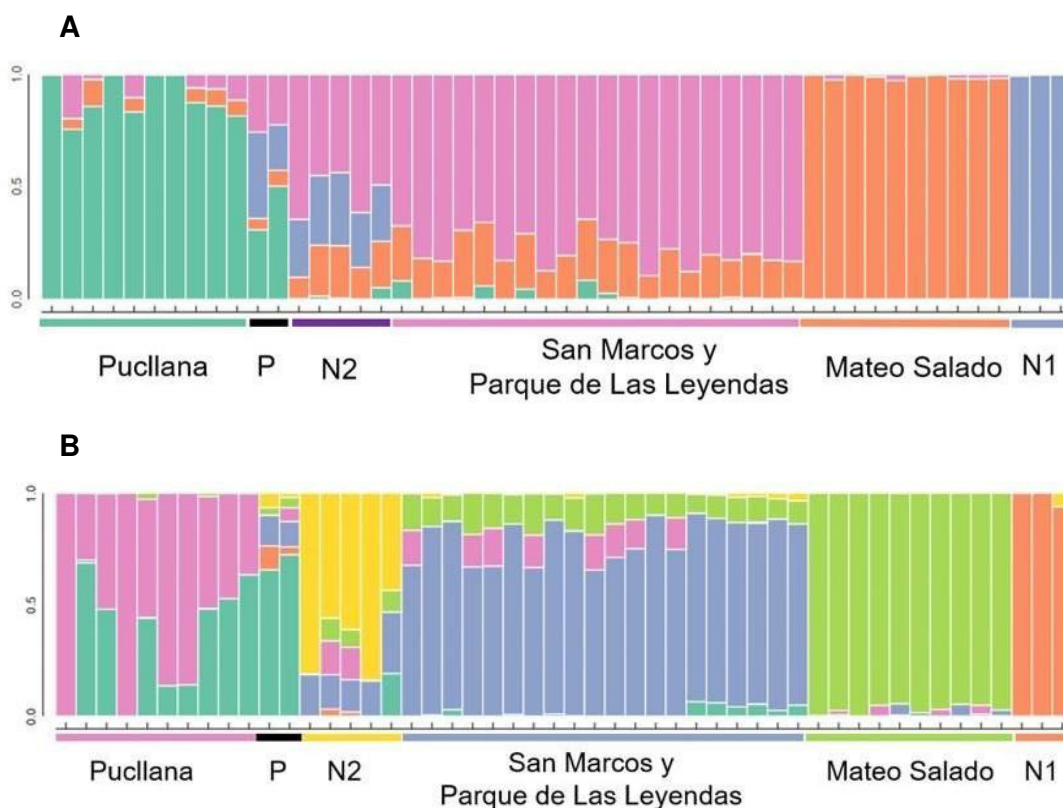


Figura 10. A) Resultados de STRUCTURE a partir de 3 737 SNPs, con K=4. B) Resultados de STRUCTURE a partir de 15 816 SNPs, con K=6. El grupo P incluye las muestras de Puruchuco y Pachacamac. El grupo N2 corresponde a las muestras de Paraíso, Mulería, UNI y una de SMP. El grupo N1 incluye muestras de Tambo Inga, Garagay y una de SMP (San Martín de Porres).

En ambos análisis se observan muy diferenciados los grupos previamente identificados de Mateo Salado, Pucllana y al grupo conformado por San Marcos y Parque de Las Leyendas. Estas cuatro poblaciones son aquellas con mayor número de muestras en el presente estudio y aquellas con mayor número de estudios ecológicos. Se consideran que son las poblaciones mejor conservadas, sin embargo, a pesar de su cercanía hay alta diferenciación genética. Además, en la población de Mateo Salado los coeficientes de pertenencia individual al grupo genético (q) (ver valores en Anexos 3 y 4) que se obtuvieron de las muestras fueron particularmente altos (no menor a 0.97).

La principal diferencia entre los resultados de ambos análisis es la estructuración en las poblaciones al norte del río Rímac (Figuras 11 y 12). En el análisis realizado con menos SNPs se detecta un solo grupo genético,

mientras que en el análisis con 15 816 SNPs las poblaciones al norte del río Rímac se agrupan en dos grupos genéticos, denominados N1 y N2, siendo el grupo N1 compuesto de poblaciones cercanas al Río Chillón (en el caso de Tambo Inga al norte de este río).

Por otro lado, en ambos análisis se evidencia similitud en cuanto a las frecuencias alélicas de la población de Puruchuco, población más al este registrada para la especie, y la población de Pachacamac. Esta última es la localidad más al sur registrada de *P. sentosus* en el departamento de Lima. Asimismo, ambas poblaciones presentan alelos encontrados en huaca Pucllana.

V. Discusión y conclusiones

Los resultados muestran evidencia de altos niveles de estructura genética poblacional. En los análisis de PCA, t-SNE y DAPC se muestra consistentemente el alto grado de diferenciación de tres grupos que corresponden a las poblaciones más estudiadas de esta especie: la población de Pucllana, la de Parque de Las Leyendas junto a la población de San Marcos y por último la población de Mateo Salado. Estos resultados coinciden con el análisis en STRUCTURE.

El uso de análisis tales como PCA, DAPC y t-SNE tienen la ventaja de que, además de ser útiles como análisis exploratorios, no dependen de ninguna suposición de modelos, por lo que pueden proporcionar una validación útil de los resultados obtenidos con STRUCTURE (François & Durand, 2010; Jombart et al., 2008; Patterson et al., 2006).

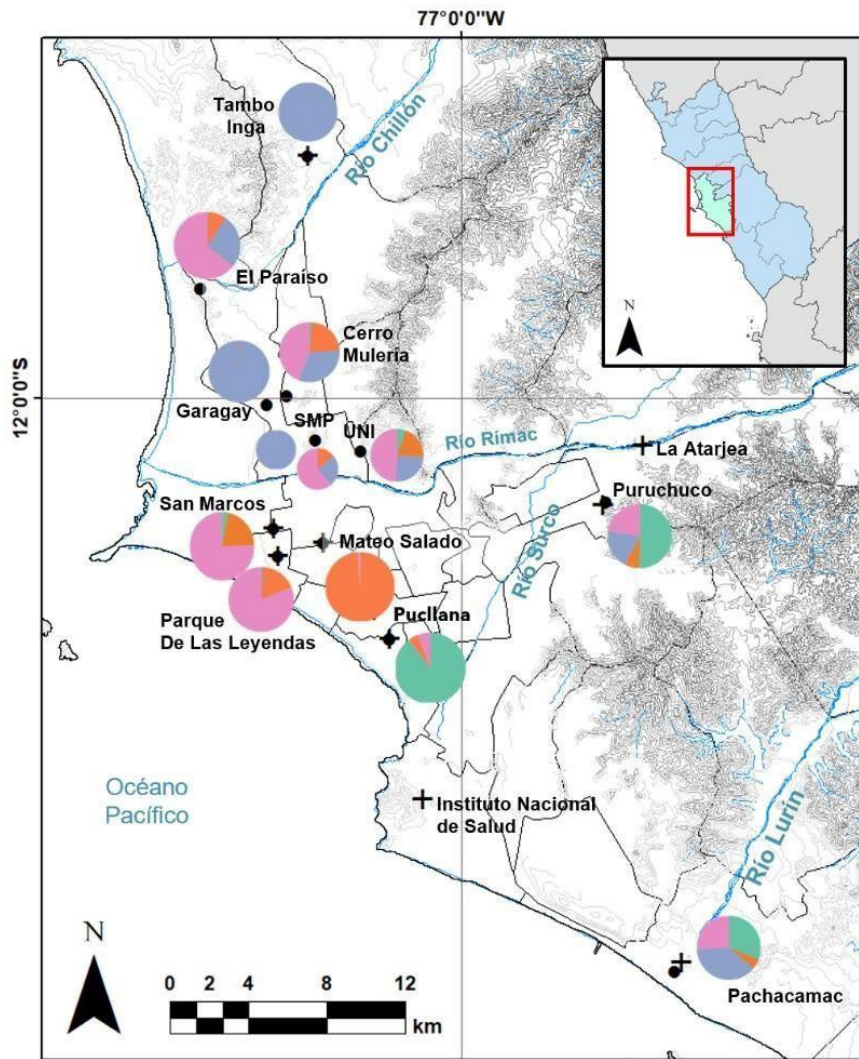


Figura 11. Mapa de las localidades evaluadas y el promedio de los coeficientes de pertenencia individual a grupos genéticos en cada población a partir del análisis de STRUCTURE con 3 737 SNPs. Las localidades en las que *P. sentosus* está registrado está representado por una cruz, mientras que las localidades evaluadas están representadas por círculos negros. El tamaño de los gráficos circulares no indica el tamaño de la muestra. El relieve altitudinal se representa en matices de gris.

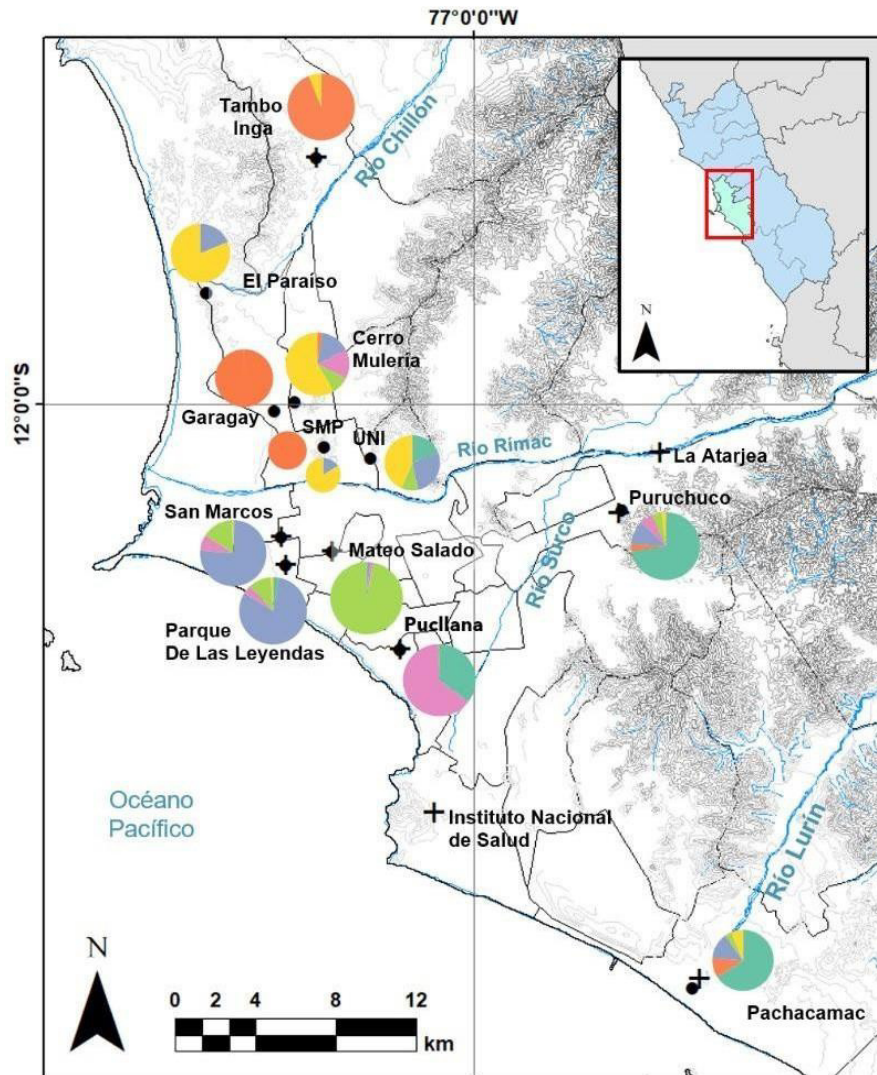


Figura 12. Mapa de las localidades evaluadas y el promedio de los coeficientes de pertenencia individual a grupos genéticos en cada población a partir del análisis de STRUCTURE con 15 816 SNPs. Las localidades en las que *P. sentosus* está registrado están representadas por una cruz, mientras que las localidades evaluadas están representadas por círculos negros. El tamaño de los gráficos circulares no indica el tamaño de la muestra. El relieve altitudinal se representa en matices de gris.

Los resultados indican estructuración poblacional, probablemente debido al bajo flujo génico, y una alta diferenciación entre las poblaciones, aunque no estén alejadas. Esta alta diferenciación se presentaría debido a que, frente a bajos o nulos niveles de flujo génico entre poblaciones, la deriva génica actúa independientemente dentro de cada población y la frecuencia alélica será diferente en cada subpoblación (Templeton, 2006). La diferenciación se incrementa y acelera en poblaciones pequeñas, en aquellas que presentan efecto fundador o el efecto de cuello de botella (Templeton, 2006).

Los altos niveles de estructuración registrados coinciden con los observados en diferentes poblaciones de reptiles, incluyendo lagartijas y geckos de la familia Phyllodactylidae (Blair et al., 2013; Delaney et al., 2010), aunque se acepta que el efecto de la urbanización sobre las especies depende de las características de ellas y si las construcciones urbanas representan un corredor o una barrera para su dispersión (Liu et al., 2016). Algunos efectos de la fragmentación urbana similares a los observados para el gecko de Lima han sido reportados en geckos endémicos y de distribución restringida como el gecko *Phelsuma guimbeaui* de la isla de Mauricio, cuya población quedó fragmentada por la expansión urbana en pequeñas y aisladas poblaciones en parches de bosque que presentan alta diferenciación genética aún en la ausencia de barreras naturales (Buckland et al., 2014).

Cabe resaltar los altos coeficientes de pertenencia a un grupo genético en Mateo Salado (0.99 en el conjunto de 3 737 SNPs), lo cual puede deberse, adicionalmente al bajo flujo génico, a un efecto de cuello de botella puesto que la población de esta especie en el sitio en un periodo fue fuertemente impactada por el uso del área por invasores, pero se ha recuperado en la últimadécada gracias a los esfuerzos de preservar el patrimonio cultural-histórico.

Por otro lado, se podría obtener mayor claridad sobre la estructura genética observada en las poblaciones al norte del río Rímac, la cual fue recuperada con el uso de un mayor número de SNPs, con un mayor número de muestras por localidad. Sin embargo, el presente estudio es el primero en analizar estas poblaciones de las cuales solo se tienen registros esporádicos de *P. sentosus*.

El patrón observado de estructura genética poblacional del gecko de Lima no se explica completamente por barreras naturales, las cuales en Lima son los ríos Chillón y Rímac. A pesar de ello, cabe señalar que el río Rímac, de mayor caudal que el Chillón, sí sería una importante barrera que estaría separando a las poblaciones al norte y sur del río, lo cual se observa en los resultados de los análisis de STRUCTURE y DAPC.

El rol de los ríos como barreras geográficas naturales al flujo génico en geckos se ha observado en la especie *Homonota uruguayensis*, también de la familia Phyllodactylidae, en las Pampas brasileñas y uruguayas (Felappi et al., 2015). En esta especie se reportó que su estructura genética poblacional se explica tanto por su alta fidelidad de hogar como por la presencia de ríos (Felappi et al., 2015). A diferencia del gecko de Lima, no se observó grados tan altos de diferenciación en el área entre los ríos (Felappi et al., 2015).

La fragmentación por expansión urbana es un proceso que progresa con el tiempo y está influenciado por factores sociales, económicos e históricos. La actual ciudad de Lima yace sobre lo que antes fueron territorios de culturas prehispánicas como la cultura Lima, Ichma e Inca (Bonilla et al., 2009; Del Castillo, 2015). Debido a la presencia del río Rímac, alrededor del valle se establecieron cultivos y centros poblados, así como algunos centros religiosos, desde antes de la llegada de los españoles (Del Castillo, 2015). Por lo que la fragmentación de las poblaciones del gecko de Lima habría comenzado desde tiempos prehispánicos. Sin embargo, la desordenada expansión de la ciudad en el último siglo y en particular desde la década de los 50, ha sido acelerada y ha implicado un cambio del paisaje más drástico, con la implementación de asfalto y construcción masiva de edificios y muros (Sáez Giraldez et al., 2010). Estas condiciones habrían entonces afectado por más tiempo a aquellas poblaciones del gecko de Lima cercanas al centro histórico de la ciudad, a partir de la cual la ciudad se ha expandido en las últimas décadas (Figura 13).

También cabe resaltar que los cambios evolutivos mediados por la deriva génica se acumulan con el tiempo y, por lo tanto, aquellos parches que han estado

aislados durante más tiempo presentarán mayor diferenciación, y aquellos que recientemente han sido aislados por alguna barrera pueden no presentar evidencia de ello en su estructura genética durante años (Templeton, 2006). El uso de técnicas como GBS aumentan el número de marcadores usados y por lo tanto permiten obtener evidencia de eventos más recientes. Se puede observar que las poblaciones de San Marcos y Parque de Las Leyendas se agrupan en el análisis. Esto se debería a que las huacas de San Marcos y Parque de Las Leyendas estuvieron conectadas por terreno sin asfaltar con niveles bajos de urbanización, separados solo por la avenida El Progreso (ahora Venezuela, construida en la década de los '20), hasta la segunda mitad del siglo pasado. Es en dicho periodo en el cual se realizó la construcción de las instalaciones del Parque de Las Leyendas, el campus de la Pontificia Universidad Católica del Perú y de la ciudad universitaria de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos con sus respectivos cercos perimétricos. Asimismo, el establecimiento del Asentamiento Humano Pando IX etapa cubrió la zona entre los terrenos actuales del Parque de Las Leyendas y San Marcos, rodeando algunas huacas más pequeñas que actualmente están aisladas y se encuentran en situación de abandono. Los efectos del actual aislamiento entre las huacas San Marcos y las del Parque de Las Leyendas, de no haber ningún cambio, se expresarían en las próximas décadas en la diferenciación genética entre ambas poblaciones.

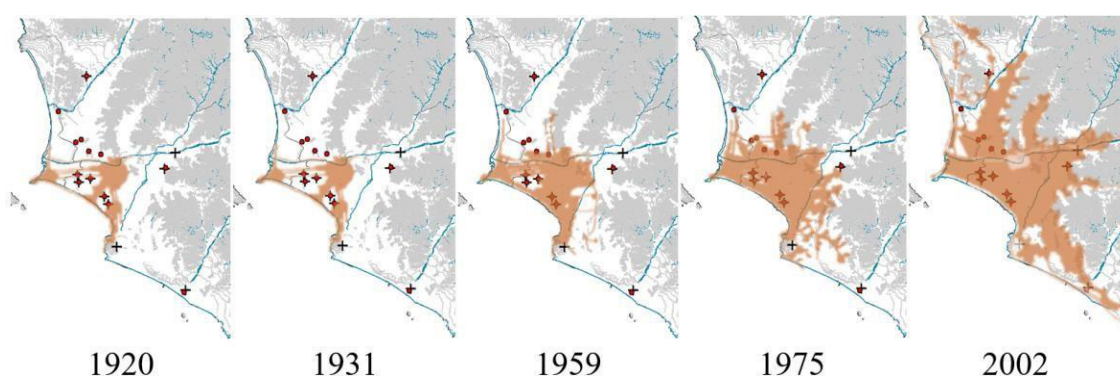


Figura 13. El crecimiento urbano (área anaranjada) de Lima desde 1920, basado en Sáez Giraldez et al., 2010. Las localidades en las que *P. sentosus* está registrado están representadas por una cruz, mientras que las localidades evaluadas están representadas por puntos rojos.

En conjunto los resultados indican que *Phyllodactylus sentosus* presenta un alto nivel de estructuración genética poblacional determinado por barreras geológicas naturales, representadas por los ríos Rímac y Chillón, y por la urbanización y la consecuente modificación del hábitat que implican barreras para el flujo génico entre las poblaciones que se encuentran refugiadas en las huacas de Lima.

VI. Bibliografía

- Agostino, N. D., Taranto, F., Camposeo, S., Mangini, G., Fanelli, V., Gadaleta, S., Miazzi, M. M., Pavan, S., Rienzo, V., Sabetta, W., Lombardo, L., Zelasco, S., Perri, E., Lotti, C., Ciani, E., & Montemurro, C. (2018). GBS-derived SNP catalogue unveiled wide genetic variability and geographical relationships of Italian olive cultivars. *Scientific Reports*, *8*(15877). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34207-y>
- Alipour, H., Bihanta, M. R., & Mohammadi, V. (2017). Genotyping-by-Sequencing (GBS) Revealed Molecular Genetic Diversity of Iranian Wheat Landraces and Cultivars. *Frontiers in Plant Science*, *8*(1293). <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01293>
- Andrews, K. R., Good, J. M., Miller, M. R., Luikart, G., & Hohenlohe, P. A. (2016). Harnessing the power of RADseq for ecological and evolutionary genomics. In *Nature Reviews Genetics* (Vol. 17, Issue 2, pp. 81–92). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nrg.2015.28>
- Arteaga, A., Bustamante, L., Tapia, W., Carrión, J., & Guayasamin, J. (2019). Two new species of leaf-toed geckos (*Phyllodactylus*) from Isabela Island, Galápagos Archipiélago, Ecuador. In *Reptiles of Galápagos*. Tropical Herping.
- Blair, C., De La Cruz, F. R. M., Ngo, A., Lindell, J., Lathrop, A., & Murphy, R. W. (2009). Molecular phylogenetics and taxonomy of leaf-toed geckos (*Phyllodactylidae*: *Phyllodactylus*) inhabiting the peninsula of Baja California. *Zootaxa*, *2027*, 28–42. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2027.1.2>
- Blair, C., Jiménez Arcos, V. H., de la Cruz, F. R. M., & Murphy, R. W. (2015). Historical and contemporary demography of leaf-toed geckos (*Phyllodactylidae*: *Phyllodactylus tuberculatus saxatilis*) in the Mexican dry forest. *Conservation Genetics*, *16*(2), 419–429. <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0668-y>
- Blair, C., Jiménez Arcos, V. H., Mendez de la Cruz, F. R., & Murphy, R. W. (2013). Landscape Genetics of Leaf-Toed Geckos in the Tropical Dry Forest of Northern Mexico. *PLoS ONE*, *8*(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057433>
- Blanco-Bercial, L., & Bucklin, A. (2016). New view of population genetics of zooplankton: RAD- seq analysis reveals population structure of the North Atlantic

- planktonic copepod *Centropages typicus*. *Molecular Ecology*, *25*, 1566–1580. <https://doi.org/10.1111/mec.13581>
- Bonilla, E., Fuentes, M., García, J., Guzman, M., Martucelli, E., Negro, S., & Villamón, J. (2009). *Guía de arquitectura y paisaje Lima y El Callao*. Consejería de Vivienda y Ordenación del Territorio, Universidad Ricardo Palma.
- Buckland, S., Cole, N. C., Groombridge, J. J., Küpper, C., Burke, T., Dawson, D. A., Gallagher, L. E., & Harris, S. (2014). High risks of losing genetic diversity in an endemic Mauritian Gecko: Implications for conservation. *PLoS ONE*, *9*(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093387>
- Cangelosi, R., & Goriely, A. (2007). Component retention in principal component analysis with application to cDNA microarray data. *Biology Direct*, *2*, 1–21. <https://doi.org/10.1186/1745-6150-2-2>
- Cossíos, E. D., & Icochea, J. (2006). New records of the Lima, *Phyllodactylus sentosus* (Reptilia, Geckonidae). *Ecología Aplicada*, *5*(1,2), 182–184.
- Culley, T. M., Sbita, S. J., & Wick, A. (2007). Population genetic effects of urban habitat fragmentation in the perennial herb *Viola pubescens* (Violaceae) using ISSR markers. *Annals of Botany*, *100*(1), 91–100. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm077>
- Decreto Supremo N° 004–2014–MINAGRI. (2014). *Decreto Supremo que aprueba la actualización de la lista de clasificación y categorización de las especies amenazadas de fauna silvestre*. (pp. 520497–520504).
- Del Castillo, J. (2015). Lima Biotopo: Ecosistemas de montaña, patrimonio arqueológico indígena y activismo en los intersticios urbanos de la megalópolis andina. *VII Seminario Internacional de Investigación En Urbanismo*.
- Delaney, K. S., Riley, S. P. D., & Fisher, R. N. (2010). A rapid, strong, and convergent genetic response to urban habitat fragmentation in four divergent and widespread vertebrates. *PLoS ONE*, *5*(9), 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012767>
- Dixo, M., Metzger, J. P., Morgante, J. S., & Zamudio, K. R. (2009). Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. *Biological Conservation*, *142*(8), 1560–1569. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.11.016>

- Dixon, J. R., & Huey, R. B. (1970). Systematics of the lizards of the gekkonid genus *Phyllodactylus* of mainland South America. *Contributions in Science*, 192, 48–50. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/52109083#page/357/mode/1up>
- Doherty, T. S., Balouch, S., Bell, K., Burns, T. J., Feldman, A., Fist, C., Garvey, T. F., Jessop, T. S., Meiri, S., & Driscoll, D. A. (2020). Reptile responses to anthropogenic habitat modification: A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 00, 1–15. <https://doi.org/10.1111/geb.13091>
- Dorant, Y., Benestan, L., Rougemont, Q., Normandeau, E., Boyle, B., Rochette, R., & Bernatchez, L. (2019). Comparing Pool - seq, Rapture, and GBS genotyping for inferring weak population structure: The American lobster (*Homarus americanus*) as a case study. *Ecology and Evolution*, 9, 6606–6623. <https://doi.org/10.1002/ece3.5240>
- Eaton, D. A. R., & Overcast, I. (2020). ipyrad: Interactive assembly and analysis of RADseq datasets. *Bioinformatics*.
- Eklom, R., & Galindo, J. (2011). Applications of next generation sequencing in molecular ecology of non-model organisms. *Heredity*, 107(1), 1–15. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.152>
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A Robust, Simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. *PLoS ONE*, 6(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14, 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Felappi, J. F., Vieira, R. C., Fagundes, N. J. R., & Verrastro, L. V. (2015). So far away, yet so close: Strong genetic structure in *Homonota uruguayensis* (Squamata, Phyllodactylidae), a species with restricted geographic distribution in the Brazilian and Uruguayan Pampas. *PLoS ONE*, 10(2), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118162>
- Fernández, S. (2019). *Evaluación de la dinámica poblacional del gecko de Lima Phyllodactylus sentosus (Reptilia: Phyllodactylidae)* [Tesis de Título, Universidad

- Peruana Cayetano Heredia]. Repositorio Institucional de la UPCH. <https://hdl.handle.net/20.500.12866/7775>.
- François, O., & Durand, E. (2010). Spatially explicit Bayesian clustering models in population genetics. *Molecular Ecology Resources*, 10(5), 773-784. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02868.x>
- Frankham, R., Ballou, J., & Briscoe, D. (2010). *Introduction to Conservation Genetics* (Second Edi). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1071/pc010217>
- French, S. S., Webb, A. C., Hudson, S. B., & Virgin, E. E. (2018). Town and Country Reptiles: A Review of Reptilian Responses to Urbanization. *Integrative and Comparative Biology*, 58(5), 948–966. <https://doi.org/10.1093/icb/icy052>
- Garzón-Martínez, G. A., Osorio-Guarín, J. A., Delgadillo-Durán, P., Mayorga, F., Enciso-Rodríguez, F. E., Landsman, D., ... & Barrero, L. S. (2015). Genetic diversity and population structure in *Physalis peruviana* and related taxa based on InDels and SNPs derived from COSII and IRG markers. *Plant Gene*, 4, 29-37. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2015.09.003>
- Haig, S. M., Belthoff, J. R., & Allen, D. H. (1993). Population Viability Analysis for a Small Population of Red-Cockaded Woodpeckers and an Evaluation of Enhancement Strategies. *Conservation Biology*, 7(2), 289-301. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.07020289.x>
- Harrison, S., & Bruna, E. (1999). Habitat fragmentation and large-scale conservation: What do we know for sure? *Ecography*, 22(3), 225–232. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00496.x>
- Hoehn, M., Sarre, S. D., & Henle, K. (2007). The tales of two geckos: Does dispersal prevent extinction in recently fragmented populations? *Molecular Ecology*, 16(16), 3299–3312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03352.x>
- Hu, Y., Resende Jr, M. F. R., Bombarely, A., Brym, M., Bassil, E., & Chambers, A. H. (2019). Genomics-based diversity analysis of *Vanilla* species using a *Vanilla planifolia* draft genome and Genotyping-By-Sequencing. *Scientific Reports*, 9(3416). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40144-1>
- Icochea, J. (1998). Lista roja preliminar de los anfibios y reptiles amenazados del departamento de Lima. In *Los Pantanos de Villa: Biología y Conservación, Museo de Historia Natural-UNMSM, Serie de Divulgación* (Issue 11, pp. 217–229).

- Johnson, J. L., Wittgenstein, H., Mitchell, S. E., Hyma, K. E., Temnykh, V., Kharlamova, A. V, Gulevich, R. G., Vladimirova, A., & Al, E. (2015). Genotyping-By-Sequencing (GBS) Detects Genetic Structure and Confirms Behavioral QTL in Tame and Aggressive Foxes (*Vulpes vulpes*). *PLoS ONE*, *10*(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127013>
- Jombart, T., Devillard, S., Dufour, A. B., & Pontier, D. (2008). Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a new multivariate method. *Heredity*, *101*(1), 92–103. <https://doi.org/10.1038/hdy.2008.34>
- 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*(1), 1-15.
- Jombart, T., & Ahmed, I. (2011). adegenet 1.3-1: New tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*, *27*(21), 3070–3071. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr521>
- Jombart, T., & Collins, C. (2021). A tutorial for discriminant analysis of principal components (DAPC) using adegenet 2.1.3. *London: Imperial College London, MRC Centre for Outbreak Analysis and Modelling*.
- Katsumura, T., Oda, S., Mitani, H., & Oota, H. (2019). Medaka Population Genome Structure and Demographic History Described via Genotyping-by-Sequencing. *Genes, Genomes, Genetics*, *9*, 217–228. <https://doi.org/10.1534/g3.118.200779>
- Koch, C., Flecks, M., Venegas, P. J., Bialke, P., Valverde, S., & Rödder, D. (2016). Applying n-dimensional hypervolumes for species delimitation: Unexpected molecular, morphological, and ecological diversity in the Leaf-Toed Gecko *Phyllodactylus reissii* Peters, 1862 (Squamata: Phyllodactylidae) from northern Peru. *Zootaxa*, *4161*(1), 41–80. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4161.1.2>
- Larson, W. A., Seeb, L. W., Everett, M. V., Waples, R. K., Templin, W. D., & Seeb, J. E. (2014). Genotyping by sequencing resolves shallow population structure to inform conservation of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Evolutionary Applications*, *7*(3), 355–369. <https://doi.org/10.1111/eva.12128>
- Li, H., Qu, W., Obyrcki, J. J., Meng, L., Zhou, X., Chu, D., & Li, B. (2020). Optimizing sample size for population genomic study in a global invasive lady beetle, *Harmonia axyridis*. *Insects*, *11*(290). <https://doi.org/10.3390/insects11050290>

- Li, W., Cerise, J. E., Yang, Y., & Han, H. (2017). Application of t-SNE to human genetic data. *Journal of bioinformatics and computational biology*, *15*(04), 1750017. <https://doi.org/10.1142/S0219720017500172>
- Li, Y.-L., Xue, D.-X., Zhang, B.-D., & Liu, J.-X. (2019). Population Genomic Signatures of Genetic Structure and Environmental Selection in the Catadromous Roughskin. *GBE*, *11*(7), 1751–1764. <https://doi.org/10.1093/gbe/evz118>
- Liu, Z., He, C., & Wu, J. (2016). The relationship between habitat loss and fragmentation during urbanization: An empirical evaluation from 16 world cities. *PLoS ONE*, *11*(4), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154613>
- Lopez De Heredia, U. (2016). Las técnicas de secuenciación masiva en el estudio de la diversidad biológica. *Ciencias Naturales*, *64*. <https://doi.org/10.21630/mcn.2016.64.07>
- Magan, J. (2010). *Ensamblaje ecológico de poblaciones de Phyllodactylus sentosus y Phyllodoactylus microphyllus (SQUAMATA, GECKKONIDAE) en el Santuario de Pachacamac-Lima, Perú*. [Tesis de Título, Universidad Ricardo Palma]. Repositorio Institucional – URP. <http://repositorio.urp.edu.pe/handle/urp/986>.
- McCranie, J. R., & Blair Hedges, S. (2013). A new species of Phyllodactylus (Reptilia, Squamata, Gekkonoidea, Phyllodactylidae) from Isla de Guanaja in the Honduran Bay Islands. *Zootaxa*, *3694*(1), 51–58. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3694.1.3>
- Miles, L. S., Rivkin, L. R., Johnson, M. T. J., Munshi-South, J., & Verrelli, B. C. (2019). Gene flow and genetic drift in urban environments. *Molecular Ecology*, *28*, 4138–4151. <https://doi.org/10.1111/mec.15221>
- Morin, P. A., Martien, K. K., & Taylor, B. L. (2009). Assessing statistical power of SNPs for population structure and conservation studies. *Molecular Ecology Resources*, *9*(1), 66–73. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2008.02392.x>
- Nazareno, A. G., Bemmels, J. B., Dick, C. W., & Lohmann, L. G. (2017). Minimum sample sizes for population genomics: an empirical study from an Amazonian plant species. *Molecular Ecology Resources*, *17*(6), 1136–1147. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12654>
- Olivera, D., Castillo, L., & Gutiérrez, G. (2016). Primer registro de Phyllodactylus sentosus (Squamata: Phyllodactylidae) para el valle del río Chillón, Lima, Perú. *Revista Peruana de Biología*, *23*(3), 321–324. <https://doi.org/10.15381/rpb.v23i3.12869>

- Pajuelo, P. D. E. (2017). La gestión de monumentos arqueológicos en Lima, Perú: panorama, diagnóstico y propuesta. *Córima, Revista de Investigación en Gestión Cultural (e-ISSN 2448-7694)*.
- Patterson, N., Price, A. L., & Reich, D. (2006). Population structure and eigenanalysis. *PLoS Genetics*, 2(12), 2074–2093. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020190>
- Pereira-Dias, L., Vilanova, S., Fita, A., Prohens, J., & Rodríguez-Burruezo, A. (2019). Genetic diversity, population structure, and relationships in a collection of pepper (*Capsicum* spp.) landraces from the Spanish centre of diversity revealed by genotyping-by-sequencing (GBS). *Horticulture Research*, 6(54). <https://doi.org/10.1038/s41438-019-0132-8>
- Pérez, J., Ramírez, C., & Balta, K. (2013). A new record of *Phyllodactylus sentosus* (Dixon & Huey, 1970) (Squamata : Phyllodactylidae) for the coastal desert of Peru. *Cuadernos de Herpetología*, 27(2), 2013.
- Pérez, J., & Balta, K. (2016). *Phyllodactylus sentosus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T48442971A48442982.en>
- Pérez, J., Elías, R., Balta, K., Rodríguez, J., & Matamoros, Y. (2018). *Análisis de Viabilidad de la Población y hábitat (PHVA) del gecko de Lima (Phyllodactylus sentosus)*. Universidad Cayetano Heredia, Lima, Perú. Grupo de Especialistas en Planificación para la Conservación -IUCN/SSC (CPSG Mesoamérica).
- Platzer, A. (2013). Visualization of SNPs with t-SNE. *PloS one*, 8(2), e56883. doi: 10.1371/journal.pone.0056883
- Porras-Hurtado, L., Ruiz, Y., Santos, C., Phillips, C., Carracedo, Á., & Lareu, M. V. (2013). An overview of STRUCTURE: applications, parameter settings, and supporting software. *Frontiers in GENETICS*, 4(98). <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00098>
- Proft, K. M., Jones, M. E., Johnson, C. N., & Burridge, C. P. (2018). Making the connection: expanding the role of restoration genetics in restoring and evaluating connectivity. *Restoration Ecology*, 26(3), 411-418.
- Ramírez-Reyes, T., Blair, C., Flores-Villela, O., Piñero, D., Lathrop, A., & Murphy, R. (2020). Phylogenomics and molecular species delimitation reveals great cryptic diversity of leaf-toed geckos (Phyllodactylidae: Phyllodactylus), ancient origins, and diversification in Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 150, 106880.
- Ramírez-Reyes, T., & Flores-Villela, O. (2018). Taxonomic changes and description

- of two new species for the *Phyllodactylus lanei* complex (Gekkota: Phyllodactylidae) in Mexico. *Zootaxa*, 4407(2), 151–190. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4407.2.1>
- Ramírez-Reyes, T., Piñero, D., Flores-villela, O., & Vázquez-domínguez, E. (2017). Molecular Phylogenetics and Evolution Molecular systematics, species delimitation and diversification patterns of the *Phyllodactylus lanei* complex (Gekkota: Phyllodactylidae) in Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 115, 82–94. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.07.008>
- Rogan, J. E., & Lacher, T. E. (2018). Impacts of Habitat Loss and Fragmentation on Terrestrial Biodiversity. In *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences* (pp. 1–18). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-409548-9.10913-3>
- Sáez Giraldez, E., García Calderón, J., & Roch Peña, F. (2010). La Ciudad Desde La Casa: Ciudades Espontáneas En Lima. *Revista INVI*, 25(70), 77–116. <https://doi.org/10.4067/s0718-83582010000300003>
- Short, K. H., & Petren, K. (2011). Fine-scale genetic structure arises during range expansion of an invasive gecko. *PLoS ONE*, 6(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026258>
- Solomon, A. M., Han, K., Lee, J., Lee, H., Jang, S., & Id, B. K. (2019). Genetic diversity and population structure of Ethiopian Capsicum germplasms. *PLoS ONE*, 14(5).
- Sunde, J., Yildirim, Y., Tibblin, P., & Forsman, A. (2020). Comparing the Performance of Microsatellites and RADseq in Population Genetic Studies: Analysis of Data for Pike (*Esox lucius*) and a Synthesis of Previous Studies. *Frontiers in Genetics*, 11(218), 1–17. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00218>
- Tello, G. (1998). Lagartijas del Departamento de Lima, Perú. *Biotempo*, 3, 57–61.
- Templeton, A. R. (2006). *Population Genetics and Microevolutionary Theory*. John Wiley & Sons.
- Torres-Carvajal, O., Carvajal-Campos, A., Barnes, C. W., Nicholls, G., & Pozo-Andrade, M. J. (2013). A new andean species of leaf-toed gecko (Phyllodactylidae: Phyllodactylus) from Ecuador. *Journal of Herpetology*, 47(2), 384–390. <https://doi.org/10.1670/12-017>
- Trask, J. A. S., Malhi, R. S., Kanthaswamy, S., Johnson, J., Garnica, W. T., Malladi, V. S., & Smith, D. G. (2011). The effect of SNP discovery method and sample size on estimation of population genetic data for Chinese and Indian rhesus

- macaques (Macaca mulatta). *Primates*, 52(2), 129–138.
<https://doi.org/10.1007/s10329-010-0232-4>
- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R. & Hošek, J. (2021). *The Reptile Database*.
Recuperado el 11 de abril de 2021 de <https://reptile-database.reptarium.cz/>.
- Valdez, F., Iannacone, J., Luna, A., & Cossios, E. D. (2020). Population Size and Dynamics of the Lima Leaf-Toed Gecko, *Phyllodactylus sentosus*, in One of Its Last Refuges. *Journal of Herpetology*, 54(2), 155–160.
<https://doi.org/10.1670/17-079>
- Venegas, P. J., Pradel, R., Ortiz, H., & Ríos, L. (2017). Geographic range extension for the critically endangered leaf-toed gecko *Phyllodactylus sentosus* Dixon and Huey, 1970 in Peru, and notes on its natural history and conservation status. *Herpetology Notes*, 10, 499–505.
- Wallace, J. G., & Mitchell, S. E. (2017). Genotyping-by-Sequencing. *Current Protocols in Plant Biology*, 2(March), 64–77. <https://doi.org/10.1002/cppb.20042>
- Wilcove, D. S., McLellan, C. H., & Dobson, A. P. (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. In M. Soulé (Ed.), *Conservation Biology (The Science of Scarcity and Diversity)* (pp. 237–256). Sinauer.
- Wood, B., & Pullin, A. (2002). Persistence of species in a fragmented urban landscape: the importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodiversity and Conservation*, 11(8), 1451–1468.
<http://dx.doi.org/10.1023/A:1016223907962>

VII. Anexos

ANEXO 1. Tabla con eigenvalues del Análisis de Componentes Principales.

N° PC	Eigenvalue	Porcentaje de varianza explicada	Porcentaje de varianza explicada acumulada
1	514.79218	9.052387391	9.052387391
2	426.38554	7.497796656	16.55018405
3	340.44627	5.986593506	22.53677755
4	262.74287	4.620214401	27.15699195
5	224.40986	3.946145777	31.10313773
6	185.18275	3.256354809	34.35949254
7	162.43677	2.85637705	37.21586959
8	141.97585	2.496581036	39.71245063
9	136.46361	2.399650792	42.11210142
10	135.39627	2.380882101	44.49298352
11	122.89863	2.161116761	46.65410028
12	117.42537	2.064871962	48.71897224
13	108.5281	1.908417498	50.62738974
14	105.0778	1.847745534	52.47513527
15	97.6455	1.717051904	54.19218718
16	95.65339	1.682021552	55.87420873
17	95.23925	1.674739088	57.54894782
18	94.53688	1.662388229	59.21133605
19	92.45652	1.62580604	60.83714209
20	91.96895	1.617232343	62.45437443
21	90.78732	1.596453914	64.05082834
22	90.02572	1.583061523	65.63388987
23	87.19729	1.533324862	67.16721473
24	86.52576	1.521516311	68.68873104
25	85.81444	1.509008071	70.19773911
26	85.36484	1.501102059	71.69884117
27	84.65956	1.488700029	73.1875412
28	83.18086	1.462697759	74.65023896
29	82.77059	1.455483347	76.10572231
30	81.0384	1.42502357	77.53074588
31	80.91457	1.422846076	78.95359195
32	80.3792	1.413431837	80.36702379
33	79.28162	1.394131389	81.76115518
34	77.88423	1.369558919	83.1307141
35	77.45059	1.361933556	84.49264765
36	76.30881	1.341855872	85.83450353
37	74.85943	1.316369181	87.15087271
38	72.09822	1.267814553	88.41868726
39	71.17946	1.251658574	89.67034583
40	69.33351	1.21919838	90.88954421
41	68.93093	1.212119193	92.10166341
42	68.0979	1.197470737	93.29913414
43	64.9982	1.142963916	94.44209806
44	64.02484	1.125847821	95.56794588
45	61.89885	1.08846325	96.65640913
46	54.75593	0.962858236	97.61926737

47	50.45633	0.887251717	98.50651908
48	46.18929	0.81221775	99.31873683
49	38.74215	0.681263166	100

ANEXO 2. Resultados de análisis de “cross-validation” de DAPC.

N° de componentes principales (CP)	Asignación exitosa promedio	Error cuadrático medio	N° de CP con mayor éxito promedio	N° de CP con menor error cuadrático medio
2	0.6088889	0.4014787	12	12
4	0.7688889	0.2330157		
6	0.7822222	0.2199326		
8	0.7422222	0.2633122		
10	0.7744444	0.2282786		
12	0.7955556	0.2067383		
14	0.7922222	0.2123066		
16	0.7000000	0.3239799		
18	0.6688889	0.3463032		
20	0.6900000	0.3244939		
22	0.5666667	0.4479583		

ANEXO 3. Valores de pertenencia (q) a grupos genéticos de cada muestra a partir del análisis STRUCTURE del conjunto de datos con 3373 SNPs.

Muestra	Población	0	1	2	3
GCK0003_filtered	Garagay	0.002	2.10E-03	9.90E-01	6.10E-03
GCK0005_filtered	Mateo Salado	0.001	9.98E-01	0.00E+00	1.00E-03
GCK0006_filtered	Mateo Salado	0.002	9.74E-01	1.20E-03	2.32E-02
GCK0007_filtered	Mateo Salado	0.001	9.98E-01	0.00E+00	1.00E-03
GCK0023_filtered	Mateo Salado	0.002	9.88E-01	1.00E-03	9.40E-03
GCK0025_filtered	Mateo Salado	0.002	9.72E-01	0.00E+00	2.56E-02
GCK0027_filtered	Mateo Salado	0.002	9.92E-01	3.00E-04	6.40E-03
GCK0030_filtered	Mateo Salado	0.002	9.96E-01	6.00E-04	1.50E-03
GCK0043_filtered	Mateo Salado	0.002	9.80E-01	9.00E-04	1.75E-02
GCK0052_filtered	Mateo Salado	0.003	9.78E-01	1.00E-03	1.90E-02
GCK0054_filtered	Mateo Salado	0.001	9.83E-01	1.10E-03	1.53E-02
GCK0055_filtered	Paraiso	0.003	9.54E-02	2.58E-01	6.44E-01
GCK0059_filtered	Pucllana	0.999	1.00E-03	0.00E+00	3.00E-04
GCK0062_filtered	Pucllana	0.757	4.72E-02	1.50E-03	1.95E-01
GCK0066_filtered	San Martin de Porres	0.001	1.00E-03	9.96E-01	1.70E-03

GCK0067_filtered	San Martin de Porres	0.002	1.41E-01	2.44E-01	6.13E-01
GCK0068_filtered	Tambolanga	0	0.00E+00	9.99E-01	9.00E-04
GCK0069_filtered	UNI	0.052	2.06E-01	2.51E-01	4.91E-01
GCK0072_filtered	San Marcos	0.083	2.45E-01	1.00E-03	6.72E-01
GCK0073_filtered	San Marcos	0.003	1.79E-01	1.00E-03	8.17E-01
GCK0074_filtered	San Marcos	0.007	1.62E-01	1.20E-03	8.30E-01
GCK0075_filtered	San Marcos	0.009	2.98E-01	1.00E-03	6.92E-01
GCK0076_filtered	San Marcos	0.059	2.83E-01	1.00E-04	6.57E-01
GCK0077_filtered	San Marcos	0.001	1.72E-01	1.00E-03	8.27E-01
GCK0078_filtered	San Marcos	0.045	2.47E-01	1.00E-03	7.07E-01
GCK0079_filtered	San Marcos	0.002	1.24E-01	1.00E-03	8.73E-01
GCK0080_filtered	San Marcos	0.001	1.93E-01	1.00E-03	8.05E-01
GCK0081_filtered	San Marcos	0.085	2.71E-01	1.30E-03	6.43E-01
GCK0082_filtered	Leyendas	0.027	2.39E-01	1.00E-03	7.33E-01
GCK0083_filtered	Leyendas	0.008	2.44E-01	4.00E-04	7.47E-01
GCK0084_filtered	Leyendas	0.001	1.04E-01	0.00E+00	8.95E-01
GCK0085_filtered	Leyendas	0.006	2.19E-01	1.00E-04	7.75E-01
GCK0086_filtered	Leyendas	0.005	1.19E-01	1.00E-03	8.76E-01
GCK0087_filtered	Leyendas	0.004	1.94E-01	1.00E-03	8.01E-01
GCK0088_filtered	Leyendas	0.009	1.65E-01	1.10E-03	8.24E-01
GCK0089_filtered	Leyendas	0.006	1.94E-01	3.40E-03	7.96E-01
GCK0090_filtered	Leyendas	0.003	1.71E-01	1.40E-03	8.25E-01
GCK0091_filtered	Leyendas	0.005	1.64E-01	1.00E-03	8.31E-01
GCK0094_filtered	Muleria	0.015	2.27E-01	3.10E-01	4.49E-01
GCK0109_filtered	Pachacamac	0.31	5.03E-02	3.84E-01	2.56E-01
GCK0118_filtered	Muleria	0.006	2.33E-01	3.25E-01	4.36E-01
GCK0119_filtered	Pucllana	0.858	1.20E-01	1.40E-03	2.08E-02
GCK0121_filtered	Pucllana	0.999	9.00E-04	0.00E+00	3.00E-04
GCK0122_filtered	Pucllana	0.834	6.37E-02	1.00E-03	1.01E-01
GCK0123_filtered	Pucllana	0.998	1.00E-03	0.00E+00	1.00E-03
GCK0124_filtered	Pucllana	0.997	1.90E-03	0.00E+00	1.00E-03
GCK0125_filtered	Pucllana	0.875	6.45E-02	2.60E-03	5.79E-02
GCK0126_filtered	Pucllana	0.86	7.41E-02	3.10E-03	6.26E-02
GCK0127_filtered	Pucllana	0.815	7.04E-02	1.60E-03	1.13E-01
GCK0134_filtered	Puruchuco	0.503	7.06E-02	2.03E-01	2.23E-01

ANEXO 4. Valores de pertenencia (q) a grupos genéticos de cada muestra a partir del análisis STRUCTURE del conjunto de datos con 15 816 SNPs.

Muestra	Población	0	1	2	3	4	5
GCK0003_f iltered	Garagay	0.00E+0 0	9.99E-01	0.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0	6.00E-04
GCK0005_f iltered	Mateo Salado	0.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0	2.60E-03	9.97E-01	0.00E+0 0
GCK0006_f iltered	Mateo Salado	0.00E+0 0	0.00E+0 0	6.10E-03	1.88E-02	9.75E-01	0.00E+0 0
GCK0007_f iltered	Mateo Salado	0.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0	8.00E-04	9.99E-01	0.00E+0 0
GCK0023_f iltered	Mateo Salado	0.00E+0 0	0.00E+0 0	5.00E-04	4.79E-02	9.52E-01	0.00E+0 0
GCK0025_f iltered	Mateo Salado	4.70E-03	0.00E+0 0	5.05E-02	6.00E-04	9.44E-01	5.00E-04
GCK0027_f iltered	Mateo Salado	8.00E-04	0.00E+0 0	1.38E-02	0.00E+0 0	9.85E-01	2.00E-04
GCK0030_f iltered	Mateo Salado	0.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0	2.95E-02	9.71E-01	0.00E+0 0
GCK0043_f iltered	Mateo Salado	2.00E-04	0.00E+0 0	5.30E-02	0.00E+0 0	9.47E-01	1.00E-04
GCK0052_f iltered	Mateo Salado	0.00E+0 0	0.00E+0 0	8.60E-03	4.01E-02	9.51E-01	1.00E-04
GCK0054_f iltered	Mateo Salado	1.50E-03	0.00E+0 0	2.58E-02	0.00E+0 0	9.73E-01	1.00E-04
GCK0055_f iltered	Paraiso	0.00E+0 0	0.00E+0 0	1.86E-01	0.00E+0 0	2.30E-03	8.11E-01
GCK0059_f iltered	Pucllana	0.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0	1.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0
GCK0062_f iltered	Pucllana	6.88E-01	0.00E+0 0	1.21E-02	3.00E-01	4.00E-04	0.00E+0 0
GCK0066_f iltered	San Martin de Porres	0.00E+0 0	1.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0
GCK0067_f iltered	San Martin de Porres	0.00E+0 0	0.00E+0 0	1.58E-01	0.00E+0 0	3.10E-03	8.39E-01
GCK0068_f iltered	Tambolnga	5.00E-04	9.39E-01	1.30E-03	0.00E+0 0	0.00E+0 0	5.90E-02
GCK0069_f iltered	UNI	1.90E-01	1.50E-03	2.76E-01	4.00E-04	9.73E-02	4.35E-01
GCK0072_f iltered	San Marcos	0.00E+0 0	0.00E+0 0	6.76E-01	1.57E-01	1.65E-01	1.10E-03
GCK0073_f iltered	San Marcos	5.20E-03	0.00E+0 0	8.45E-01	6.00E-04	1.29E-01	2.04E-02
GCK0074_f iltered	San Marcos	2.94E-02	3.00E-04	8.44E-01	1.20E-03	1.18E-01	7.10E-03
GCK0075_f iltered	San Marcos	0.00E+0 0	0.00E+0 0	6.69E-01	1.46E-01	1.85E-01	0.00E+0 0
GCK0076_f iltered	San Marcos	0.00E+0 0	0.00E+0 0	6.73E-01	1.70E-01	1.56E-01	6.00E-04
GCK0077_f iltered	San Marcos	7.30E-03	0.00E+0 0	8.54E-01	1.00E-04	1.33E-01	5.80E-03
GCK0078_f iltered	San Marcos	0.00E+0 0	0.00E+0 0	6.67E-01	1.46E-01	1.86E-01	1.30E-03
GCK0079_f iltered	San Marcos	9.40E-03	0.00E+0 0	8.70E-01	0.00E+0 0	1.18E-01	2.60E-03
GCK0080_f iltered	San Marcos	1.30E-03	0.00E+0 0	8.27E-01	2.90E-03	1.47E-01	2.15E-02
GCK0081_f iltered	San Marcos	1.00E-04	0.00E+0 0	6.55E-01	1.58E-01	1.86E-01	1.40E-03
GCK0082_f iltered	Leyendas	0.00E+0 0	0.00E+0 0	7.12E-01	1.51E-01	1.38E-01	0.00E+0 0
GCK0083_f iltered	Leyendas	0.00E+0 0	0.00E+0 0	7.51E-01	1.30E-01	1.19E-01	0.00E+0 0
GCK0084_f iltered	Leyendas	0.00E+0 0	0.00E+0 0	9.01E-01	1.10E-03	9.80E-02	0.00E+0 0
GCK0085_f iltered	Leyendas	0.00E+0 0	0.00E+0 0	7.48E-01	1.42E-01	1.10E-01	0.00E+0 0
GCK0086_f iltered	Leyendas	6.48E-02	0.00E+0 0	8.45E-01	4.00E-04	8.41E-02	5.50E-03

GCK0087_f iltered	Leyendas	6.00E-02	0.00E+0 0	8.26E-01	1.00E-03	1.05E-01	7.70E-03
GCK0088_f iltered	Leyendas	4.13E-02	0.00E+0 0	8.27E-01	0.00E+0 0	1.13E-01	1.81E-02
GCK0089_f iltered	Leyendas	5.43E-02	1.00E-04	8.11E-01	5.60E-03	1.14E-01	1.52E-02
GCK0090_f iltered	Leyendas	2.48E-02	1.00E-03	8.58E-01	0.00E+0 0	9.11E-02	2.48E-02
GCK0091_f iltered	Leyendas	4.93E-02	0.00E+0 0	8.13E-01	0.00E+0 0	1.04E-01	3.44E-02
GCK0094_f iltered	Muleria	0.00E+0 0	3.08E-02	1.55E-01	1.52E-01	1.02E-01	5.60E-01
GCK0109_f iltered	Pachacamac	6.56E-01	1.07E-01	1.38E-01	1.30E-03	3.35E-02	6.46E-02
GCK0118_f iltered	Muleria	0.00E+0 0	1.86E-02	1.45E-01	1.45E-01	8.00E-02	6.11E-01
GCK0119_f iltered	Pucllana	4.79E-01	0.00E+0 0	0.00E+0 0	5.20E-01	1.00E-03	0.00E+0 0
GCK0121_f iltered	Pucllana	0.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0	1.00E+0 0	0.00E+0 0	0.00E+0 0
GCK0122_f iltered	Pucllana	4.41E-01	0.00E+0 0	1.70E-03	5.31E-01	2.67E-02	0.00E+0 0
GCK0123_f iltered	Pucllana	1.36E-01	0.00E+0 0	0.00E+0 0	8.64E-01	0.00E+0 0	0.00E+0 0
GCK0124_f iltered	Pucllana	1.40E-01	0.00E+0 0	0.00E+0 0	8.60E-01	0.00E+0 0	0.00E+0 0
GCK0125_f iltered	Pucllana	4.82E-01	0.00E+0 0	1.00E-03	5.03E-01	1.40E-02	0.00E+0 0
GCK0126_f iltered	Pucllana	5.27E-01	0.00E+0 0	0.00E+0 0	4.73E-01	6.00E-04	0.00E+0 0
GCK0127_f iltered	Pucllana	6.33E-01	0.00E+0 0	1.10E-03	3.65E-01	8.00E-04	2.00E-04
GCK0134_f iltered	Puruchuco	7.24E-01	3.48E-02	1.14E-01	6.18E-02	4.56E-02	1.97E-02