



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**FILOPATRÍA EN HEMBRAS DE *Sphyrna lewini* A ÁREAS DE  
CRIANZA DEL PACÍFICO TROPICAL MEXICANO**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**  
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:  
**JOSE MIGUEL RANGEL MORALES**

TUTOR PRINCIPAL:  
Dr. Píndaro Díaz Jaimes  
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

COMITÉ TUTOR:  
Dr. Juan Servando Núñez Farfán – Instituto de Ecología, UNAM  
Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez – Colegio de la Frontera Sur, ECOSUR  
Dr. Javier Tovar Ávila – CRIP Bahía de Banderas, INAPESCA  
Dr. Felipe Amezcua Martínez – Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

MÉXICO, CD. MX., AGOSTO, 2022



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**FILOPATRÍA EN HEMBRAS DE *Sphyrna lewini* A ÁREAS DE  
CRIANZA DEL PACÍFICO TROPICAL MEXICANO**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**  
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:  
**JOSE MIGUEL RANGEL MORALES**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
Dr. Píndaro Díaz Jaimes  
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**  
Dr. Juan Servando Núñez Farfán – Instituto de Ecología, UNAM  
Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez – Colegio de la Frontera Sur, ECOSUR  
Dr. Javier Tovar Ávila – CRIP Bahía de Banderas, INAPESCA  
Dr. Felipe Amezcua Martínez – Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

MÉXICO, CD. MX., AGOSTO, 2022

## **DEDICATORIA**

A todos los que en mi creyeron, los que me alentaron y apoyaron durante todo el proceso o solo en parte de, a quienes no me permitieron claudicar, a todos y cada uno les digo que este logro también es suyo. Infinitas gracias.

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar, quiero agradecer a mi director de tesis Píndaro Díaz Jaimes por su paciencia y sapiencia, pues con la combinación de ambas logré terminar este proyecto a pesar de todos los obstáculos.

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por el apoyo institucional para llevar a cabo este proyecto de investigación; así como, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico brindado durante mis estudios de doctorado.

A mi Comité Tutor, Juan Núñez Farfán, Juan Carlos Pérez Jiménez, Javier Tovar Ávila y Felipe Amezcua Martínez, por sus aportaciones y consejos para la realización de este proyecto.

Al Dr. Manuel Uribe Alcocer por todas sus enseñanzas, consejos y ayuda durante gran parte de mis estudios de doctorado, que desafortunadamente se jubiló antes de que terminara (lo sé, me alenté).

Antonio Corgos, Nadia, Natalia, Nataly, Loray y Pedro por su valioso apoyo en el campo y/o en el laboratorio.

A mi familia, mi madre y mi hermano, por ser el mejor y más valioso ejemplo de lo que un Morales debe ser y hacer.

A la banda, que para no herir susceptibilidades no profundizaré en los nombres, pero que durante este largo camino me han acompañado en las buenas, las malas y las peores; si en algún momento brindamos, o compartimos alimentos, ten por seguro que aquí te agradezco.

Al SENASICA por permitirme sobrevivir una vez terminada la beca CONACyT, y hasta la fecha.

Finalmente, y no por eso el menos importante, a ti apreciable lector porque de qué sirve el conocimiento si no se comparte. Espero que la disfrutes.

Infinitas gracias a todos.

## ÍNDICE Contenido

<b>Resumen</b>	1
<b>1 Introducción</b>	3
<b>2 Antecedentes</b>	6
2.1 Distribución	8
2.2 Biología	8
2.3 Hábitat y ecología	9
2.4 Áreas de crianza	11
2.5 ADN mitocondrial	12
2.6 Microsatélites	13
2.7 Filopatría	13
2.8 Genética poblacional de <i>S. lewini</i>	15
2.9 Pesquería	16
2.10 Área de estudio	18
<b>3 Justificación</b>	20
<b>4 Hipótesis</b>	21
<b>5 Objetivos</b>	21
5.1 General	21
5.2 Particulares	21
<b>6 Materiales y métodos</b>	22
6.1 Análisis de datos	26
<b>7. Resultados</b>	28
7.1 Diversidad genética	29
7.2 Divergencia genética	30
7.3 Tamaño efectivo poblacional y flujo genético	33
<b>8 Discusión.</b>	34
8.1 Diversidad genética	35
8.2 Divergencia genética	38
<b>9 Conclusiones</b>	46
<b>10 Literatura citada</b>	47

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Sphyrna lewini</i> (Griffith y Smith, 1834).	7
Figura 2. Distribución geográfica de <i>S. lewini</i> .	8
Figura 3. Ecorregiones marinas.	20
Figura 4. Mapa de muestreo.	23
Figura 5. Gráficas de coeficiente de asignación.	31
Figura 6. Red de haplotipos.	32
Figura 7. Mapa de haplotipos.	33

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Estimadores de diversidad genética mitocondrial.	29
Tabla II. Promedio de estimadores de diversidad en 11 <i>loci</i> .	29
Tabla III. Estimadores de diversidad genética nuclear.	30
Tabla IV. Estimación de diferenciación genética mitocondrial ( $\Phi_{ST}$ ).	30
Tabla V. Estimación de diferenciación genética nuclear ( $F_{ST}$ ).	31
Tabla VI. Estimaciones de tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ).	34
Tabla VII. Estimación de flujo genético entre regiones	34

## Resumen

Se evaluó la estructura genética poblacional del tiburón martillo común (*Sphyrna lewini*) y la filopatría de hembras a tres regiones del Pacífico mexicano, que contienen estuarios donde se han reportado áreas de crianza potenciales: Sinaloa-Nayarit, Jalisco y Oaxaca-Chiapas, para determinar si las poblaciones comparten una historia evolutiva en común o pueden considerarse como Unidades Evolutivamente Significativas distintas. Se colectaron muestras de neonatos y juveniles menores a un año en estuarios de estas áreas, y se comparó la variación genética para dos genes del ADN mitocondrial (ND2 y Región Control) y 11 loci de microsatélites nucleares. El análisis de los datos de ADNmt mostraron diferencias significativas entre las áreas mencionadas agrupadas en regiones Norte, Centro y Sur, acompañadas de homogeneidad genética para los 11 loci de microsatélites nucleares. El análisis de parentesco aplicado a los datos de microsatélites mostró bajos niveles de parentesco para individuos dentro de las áreas de crianza y, por lo tanto, un bajo porcentaje de individuos relacionados. Con base en la divergencia genética en el ADNmt y la falta de diferencias en los marcadores nucleares, los resultados son congruentes para el comportamiento filopátrico por parte de las hembras a las áreas de crianza, tal como se detectó para otras especies de tiburones. Esta filopatría para el tiburón martillo común en el Pacífico mexicano parece darse a una escala regional, ya que no se observaron diferencias entre los estuarios vecinos dentro de las principales áreas estudiadas. Estos hallazgos son relevantes, desde un punto de vista biológico, porque en estas áreas es donde las hembras grávidas expulsan a sus crías, y los neonatos y juveniles pasan sus primeras etapas de vida. Igualmente son importantes para la delineación de planes de conservación con el fin de preservar poblaciones claves dirigidas a minimizar los efectos de la pesca comercial.



## **Abstract**

Population genetic structure and female philopatry to nursery areas of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) were evaluated in three regions of the Mexican Pacific, which contain estuaries where potential nurseries areas have been reported: Sinaloa-Nayarit, Jalisco, and Oaxaca-Chiapas, to determine if the populations share a common evolutionary history or can be considered as different evolutionary significant units (ESUs). Neonates and young of the year juveniles were collected in estuaries from these areas, and the genetic variation compared for two mitochondrial DNA genes (ND2 & Control Region) and 11 nuclear microsatellite loci. Analysis of the mtDNA data showed significant differences between the above-mentioned areas grouped into Northern, Central and Southern regions, accompanied by genetic homogeneity for the 11 nuclear microsatellite loci. The parentage analysis applied to the microsatellite data showed low levels of relatedness for individuals within nursery areas and, therefore, a low percentage of related individuals. Based on the genetic divergence in mtDNA and the lack of differences in nuclear markers, the results are congruent for philopatric behavior by females to nursery areas, as detected for other shark species. This philopatry for scalloped hammerhead sharks in the Mexican Pacific appears to occur on a regional scale, as neighboring estuaries within the main areas studied, showed no differences between them. These findings are relevant from a biological point of view, because it is in these areas where gravid females expel their young, and neonates and juvenils spend their first stages of life. They are also important for the delineation of conservation plans in order to preserve key populations in order to minimize the effects of commercial fisheries.

## **Filopatría en hembras de *Sphyrna lewini* a áreas de crianza del Pacífico tropical mexicano**

### **1 Introducción**

La filopatría se define como la tendencia de regresar o permanecer en un sitio particular (Mayr, 1963), ya sea con fines de alimentación, de crianza o de reproducción, propiciando la divergencia genética entre poblaciones sin barreras físicas que limiten o impidan el flujo genético entre ellas (Hueter *et al.*, 2005). Esta conducta ocurre debido a la migración diferencial entre sexos, por lo que la divergencia genética puede ser detectada con marcadores moleculares con distinto tipo de herencia. Así, es de esperar que el sexo filopátrico presente mayor grado de diferencias genéticas (mostradas con un marcador uniparental), en comparación con el sexo de mayor dispersión y que mantiene el flujo genético (mostradas con un marcado biparental), existiendo así una segregación sexual; lo que ha sido reportado en tiburones, donde usualmente las hembras exhiben un comportamiento filopátrico (Hueter *et al.*, 2005). Por lo anterior, el principal método para evaluar la filopatría en vertebrados, empleando marcadores moleculares, es mediante la comparación de la señal de divergencia genética entre marcadores de herencia materna o paterna (ADN mitocondrial o cromosoma Y, respectivamente) y uno de herencia biparental (microsatélites nucleares; Prugnolle y Meeûs, 2002).

Una de las principales ventajas de exhibir un comportamiento filopátrico es el aumento de la supervivencia de neonatos y juveniles, y más aún en organismos como los tiburones que no presentan cuidados parentales (Hueter *et al.*, 2005). En este sentido, la utilización de estuarios o bahías como áreas de crianza por parte de las hembras de tiburones hace que, tanto ellas como su descendencia, sean propensas a la explotación por pesquerías o a alteraciones antropogénicas del hábitat de éstas áreas. Por lo tanto, la filopatría tiene implicaciones importantes en cuanto al manejo de una especie, pues de ocurrir una extinción local, su oportunidad de recuperación se reduce en gran medida por la conducta filopátrica aprendida a lo largo de generaciones (Hueter *et al.*, 2005). Identificar la presencia de una conducta filopátrica es fundamental para la definición de unidades de pesca, además de ser una consideración importante en los planes de manejo en especies amenazadas y en peligro de extinción, tal y como lo es *Sphyrna lewini* (Harden Jones, 1968; Secor, 2002).

Los elasmobranchios en general constituyen uno de los recursos pesqueros de mayor importancia. Sin embargo, la sobrepesca a la que se encuentran sujetos ha ocasionado a nivel mundial la disminución de poblaciones de un número importante de especies (Dulvy *et al.*, 2021). Algunas características en su biología, como son su lento crecimiento, reproducción tardía y baja fecundidad, aunado a la distribución geográfica restringida en algunas especies, limita la capacidad de recuperación de las poblaciones sometidas a la explotación pesquera (Camhi, 1998; Hilborn *et al.*, 2020).

Actualmente, los planes de manejo de las pesquerías están basados en el concepto de *stocks* de pesca (unidades de manejo), las cuales corresponden con entidades establecidas principalmente bajo criterios de su abundancia y distribución. La necesidad y conveniencia de incorporar criterios genéticos para su definición ha sido ampliamente discutida (Awise, 1998; Waples, 1995; Grant y Bowen, 1998; Graves, 1998; O'Connell y Wright, 1997; Ward, 2000; Bartley, 2005; Grant, 2006; Marteinsdóttir y Pardoe, 2008). El manejo sustentable de las especies requiere del conocimiento de información básica de su biología y dinámica poblacional, y especialmente, del conocimiento sobre su diversidad genética y cómo ésta se encuentra distribuida espacialmente a lo largo de su distribución, lo que se conoce como estructura genética de las poblaciones. La relevancia de considerar esta información resulta de las alteraciones que causa en la diversidad genética la extracción de individuos de las poblaciones por pesca, lo que a su vez influye en la dinámica poblacional y demográfica dentro de su ámbito geográfico (Sinclair, 1988). La genética puede aportar valiosos elementos para estimar los niveles de diversidad genética y determinar el grado de proximidad y conectividad entre poblaciones, con la finalidad de ampliar el conocimiento de la dinámica de los recursos (Sweijd *et al.*, 2000). El ADN mitocondrial se ha utilizado en estudios de conservación de especies amenazadas para identificar grupos de poblaciones que representan una parte significativa de la herencia evolutiva de la especie, las Unidades Evolutivamente Significativas (ESUs por sus siglas en inglés; Ryder, 1986). Las ESUs tienen como componente ecológico a las unidades de manejo y representan, dentro de una especie, una mayor diversidad, por lo que pueden tener un estado de conservación mayor que otras poblaciones (Moritz, 1994).

El uso de marcadores moleculares ha sido indispensable para determinar la diversidad y estructura genética, estimar los niveles de flujo genético, e inferir los movimientos migratorios entre diferentes poblaciones de peces y tiburones (Haig, 1998). Caracterizar genéticamente las poblaciones en una escala espacio-temporal permite identificar procesos de divergencia poblacional propiciada por el aislamiento generado por barreras físicas, dispersión limitada o migración diferencial de sexos (Grant, 2006). Por otra parte, los marcadores moleculares brindan resultados útiles para realizar sugerencias de manejo de las pesquerías (Awise, 1998; Waples, 1995; Grant y Bowen 1998; Graves, 1998; O'Connell y Wright 1997; Ward, 2000).

Por lo anterior, en el presente estudio con el uso de marcadores moleculares, mitocondriales y nucleares, se evaluó la presencia de un comportamiento filopátrico de las hembras de tiburón martillo común a estuarios del Pacífico mexicano.

## 2 Antecedentes

Taxonomía del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834)

Clasificación (Nelson, 2006)

Reino Animalia

Phylum Chordata

Subphylum Craniata

Superclase Agnatha

Clase Chondrichthyes

Subclase Elasmobranchii

División Neoselachii

Subdivisión Selachii

Super orden Galeomorphi

Orden Carcharhiniformes

Familia Sphyrnidae

Género *Sphyrna*

Especie *Sphyrna lewini*

Familia Sphyrnidae, género *Sphyrna* (tiburones martillo)

Esta familia se caracteriza por presentar la región anterior de la cabeza fuertemente achatada y expandida lateralmente a modo de martillo, con los ojos situados en los extremos. Son de talla desde pequeña hasta grande con un cuerpo alargado y moderadamente esbelto. Presentan dientes laminares con una sola cúspide. Sus dos aletas dorsales difieren en tamaño, la primera es más alta y puntiaguda, con su base mucho más corta que la aleta caudal y situada completamente por delante del origen de las aletas pélvicas; la aleta caudal es fuertemente asimétrica, con una pronunciada escotadura subterminal y un lóbulo ventral pequeño, pero

bien definido. Su coloración en dorso es predominantemente gris o cobriza y en el vientre, blanco (Compagno *et al.*, 1995).

*Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834)

Su cabeza es dorsoventralmente aplanada, característica de la familia, se diferencia por tener el borde anterior interrumpido por una escotadura poco profunda pero muy evidente en la línea media (Figura 1). Sus orificios nasales presentan surcos prenariales bien desarrollados. Dientes triangulares de bordes lisos o finamente aserrados. La primera aleta dorsal se origina por delante de la inserción de las aletas pectorales, que son cortas y anchas. La segunda aleta dorsal es pequeña, su altura es menos de  $\frac{1}{4}$  de la primera dorsal, su extremo posterior libre muy alargado, extendiéndose casi hasta el origen dorsal de la aleta caudal, su borde interno unas dos veces más largo que el anterior. Aletas pélvicas de borde posterior casi recto. Presentan una coloración dorsal gris marrón a café y ventral blanca, el ápice ventral de las aletas pectorales es oscuro a negro (Compagno *et al.*, 1995).

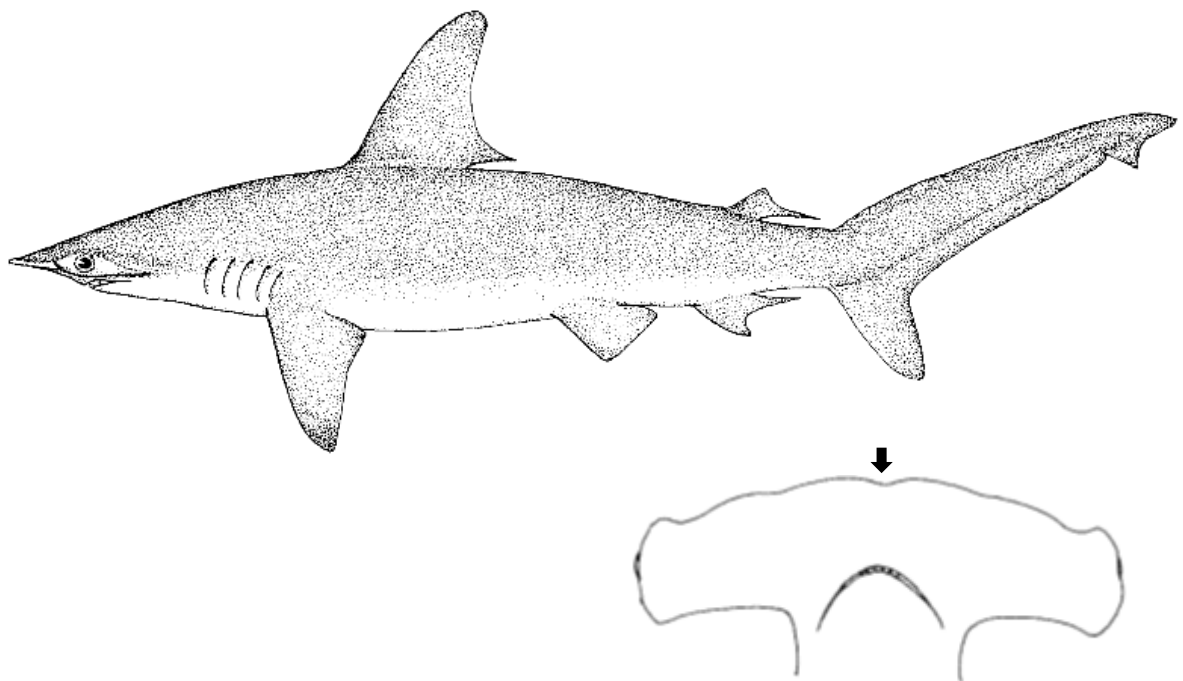


Figura 1. *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834), flecha indica escotadura media en la cabeza.

## 2.1 Distribución

*Sphyrna lewini* tiene una distribución cosmopolita, principalmente en la zona costera de regiones tropicales y subtropicales desde los 46° N a los 36° S (Figura 2). Se encuentra en la región occidental del Atlántico, desde Nueva Jersey hasta la parte sur de Brasil, incluyendo la región del Caribe y Golfo de México. En el Atlántico Este se ha registrado hasta Namibia. En el Pacífico, en la zona del Indo-Oeste, se reporta desde el sur de África, el mar Rojo y el océano Índico hasta Pakistán y en toda la región de islas asiáticas, así como desde Japón hasta Australia. En la zona del Pacífico central se distribuye en las costas de Hawái y Tahití, mientras que en el Pacífico Este se encuentra desde California hasta Ecuador (Rigby *et al.*, 2019).

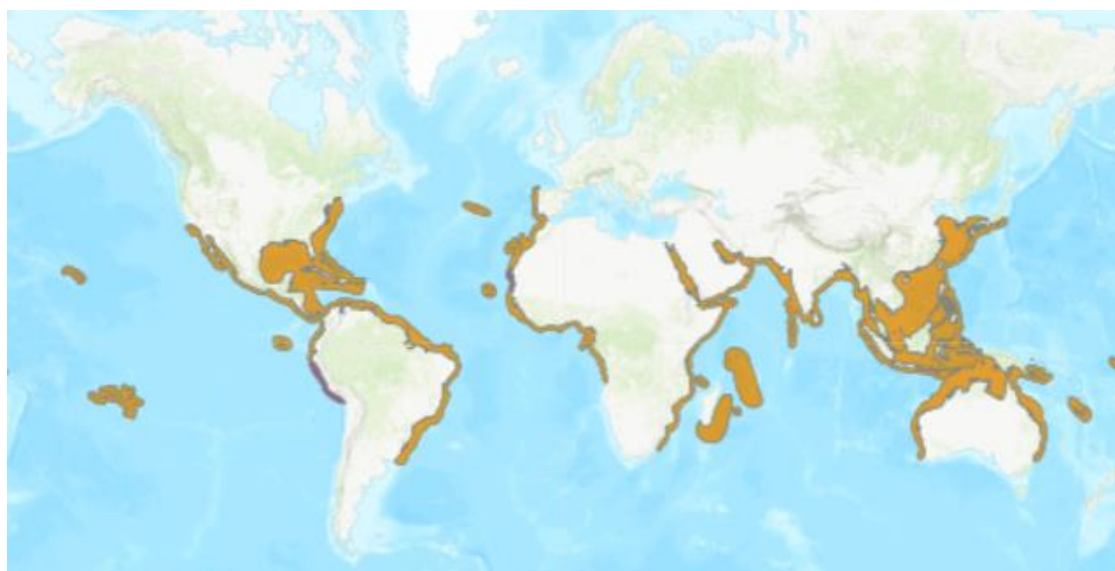


Figura 2. Distribución geográfica de *S. lewini*, mapa tomado de la *IUCN Red List of Threatened Species*, donde en amarillo se señala la residencia y en morado su posible extinción.

## 2.2 Biología

Es una especie vivípara placentaria, con un tiempo de gestación de aproximadamente 11 meses (Branstetter, 1987; Torres-Huerta *et al.*, 2008), seguido por un periodo de descanso de un año (Liu y Chen, 1999). En la región del Pacífico mexicano, la talla de primera madurez para hembras va de los 207-220 cm de longitud total (LT), mientras que la de los machos va de los 170-180 cm de LT (Torres-Huerta *et al.*, 2008; Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011). Aunque la edad de madurez difiere entre las diferentes regiones de su distribución (Branstetter, 1987;

Chen *et al.*, 1990; Dudley y Simpfendorfer, 2006), en el alumbramiento no parece existir variación, siendo estacional con picos de abundancia de neonatos en los meses de primavera-verano (Duncan y Holland, 2006; Adams y Paperno, 2007; Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011; Harry *et al.*, 2011; Noriega *et al.*, 2011, Marie *et al.*, 2017). Las hembras realizan movimientos migratorios hacia la costa para dar a luz y, dependiendo de su longitud, expulsan de 10 a 40 embriones de una talla entre 41-53 cm (Torres-Huerta *et al.*, 2008; Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011). La proporción de sexos es de 1:1.6 (machos: hembras), aunque en las costas de Michoacán se ha registrado una proporción de 1:1.2 (Carrera, 1991; Anislado-Tolentino y Robinson-Mendoza, 2001). Se tiene documentada la paternidad múltiple en Sudáfrica (Rossouw *et al.*, 2016) y Papúa Nueva Guinea (Green *et al.*, 2017).

*Sphyrna lewini* es considerado un depredador tope, con un nivel trófico de 4.1 (Cortés, 1999). En la zona del Golfo de California la dieta de los organismos juveniles está compuesta principalmente por cefalópodos, peces y algunos crustáceos (Aguilar-Castro, 2003; Torres-Rojas *et al.*, 2010), lo que coincide con los registros de alimentación de la especie en diferentes zonas geográficas (Clarke, 1971; Smale y Cliff, 1998; Klimley, 1983; Anislado-Tolentino, 2000; Bush, 2003). Los estudios de ecología trófica en el Pacífico mexicano clasifican a los juveniles como especialistas debido al mayor consumo de cefalópodos y teleósteos, aunque pueden incluir en su dieta otras especies demersales, mesopelágicas y neríticas (Aguilar-Castro, 2003; Torres-Rojas *et al.*, 2010). Inclusive pueden clasificarse como oportunistas debido a que modifican su dieta de acuerdo a cambios en la distribución y abundancia de sus presas (Torres-Rojas *et al.*, 2010). A diferencia de los juveniles, los adultos se alimentan principalmente de peces y calamares oceánicos y se clasifican como generalistas-oportunistas, no sólo por el gran número de especies presa que consumen, sino también por los diferentes hábitats en los que se alimenta.

### **2.3 Hábitat y ecología**

*Sphyrna lewini* es un tiburón pelágico costero y semi-oceánico que habita sobre la plataforma continental e insular (Compagno, 1984). Prefiere aguas cálidas entre 26° y 28°C por lo que su distribución vertical, durante los meses fríos en los que existe una débil estratificación de la columna de agua, está fuertemente influenciada por la estacionalidad.



Por otro lado, en las épocas cálidas la profundidad a la que se encuentra la termoclina influye en su distribución vertical (Ketchum *et al.*, 2014a). Fisiológicamente es un tiburón que precisa permanecer en aguas cálidas y cercanas a la superficie para termo-regularse, razón por la que responde conductualmente a los cambios térmicos del agua, realizando migraciones en busca de mantener una temperatura corporal óptima (Klimley *et al.*, 1988; Bessudo *et al.*, 2011; Ketchum *et al.*, 2014a). Se distribuye tanto en la zona intermareal y la superficie, como también en profundidades de hasta 450-512 m (Klimley, 1993), realizando inmersiones esporádicas hasta los 980 m donde los niveles de oxígeno disuelto son extremadamente bajos (Jorgensen *et al.*, 2009).

Ha sido documentada su penetración a bahías y estuarios (Compagno, 1984); tanto los organismos juveniles como adultos pueden ser solitarios o bien formar cardúmenes. Las agregaciones de adultos son más frecuentes fuera de la costa en montañas submarinas o próximas a islas volcánicas, como ocurre en las Islas Galápagos, Malpelo, Cocos, Archipiélago de Revillagigedo y dentro del Golfo de California en El Bajo Espíritu Santo (Klimley y Nelson, 1984; Hearn *et al.*, 2010; Bessudo *et al.*, 2011). Por el contrario, las agregaciones de juveniles se dan cerca de la costa en las áreas de crianza, como la bahía Kaneohe en Hawái, en las costas de Oaxaca y Jalisco en México, en el puerto de Apra en Guam y en las zonas costeras de la república de Transkei en Sudáfrica (Duncan y Holland, 2006; Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011; Rosende-Pereiro y Corgos, 2018; Diemer *et al.*, 2011). Se presume que los juveniles habitan estas áreas de crianza por poco más de un año, proporcionándoles un valioso refugio contra la depredación (Duncan y Holland, 2006). Áreas con gran cantidad de organismos (juveniles y adultos) corresponden a lugares con elevada turbidez, sedimentación y flujo de nutrientes, es decir, zonas donde las corrientes son más fuertes tanto en estaciones frías como en cálidas (Duncan y Holland, 2006; Bessudo *et al.*, 2011; Ketchum *et al.*, 2014a).

*Sphyrna lewini* es un tiburón con alta capacidad de movilidad y una marcada conducta migratoria (Maguire *et al.*, 2006). Realiza migraciones a lo largo de los márgenes continentales, así como entre islas oceánicas en aguas tropicales (Duncan y Holland, 2006; Bessudo *et al.*, 2011; Diemer *et al.*, 2011; Ketchum *et al.*, 2014b), inclusive se tiene el registro de movimientos oceánicos que sobrepasan los 1500 km (Kohler y Turner, 2001). Son capaces

de viajar grandes distancias (3,350 km) y dejar el área de marcaje por largos periodos de tiempo de hasta incluso cerca de un año, eventualmente regresando al sitio de marcaje demostrando fidelidad a esos sitios (Kohler y Turner, 2001; Duncan y Holland, 2006; Bessudo *et al.*, 2011; Diemer *et al.*, 2011; Ketchum *et al.*, 2014 a y b; Hoyos-Padilla *et al.*, 2014). Sus movimientos y conductas presentan un marcado ciclo relacionado con periodos de la luz/oscuridad. Durante el día existen agregaciones de individuos adultos en montañas submarinas o islas volcánicas y, antes del atardecer, migran hacia ambientes pelágicos donde permanecen toda la noche para regresar de nuevo al sitio de agregación (o también llamados “*hot spots*”) al amanecer del día siguiente (Klimley *et al.*, 1988; Bessudo *et al.*, 2011; Ketchum *et al.*, 2014a). Existe evidencia que se alimentan de peces pelágicos y cefalópodos en áreas alejadas de la costa (Klimley, 1987; Castañeda-Suárez y Sandoval-Lodoño, 2007; Aguilar-Castro, 2003).

## 2.4 Áreas de crianza

Las áreas de crianza son definidas por Castro (1993) como zonas geográficamente discretas en el rango de distribución espacial de una especie, donde las hembras grávidas expulsan a sus crías o depositan sus huevos, y donde los juveniles pasan sus primeras semanas, meses o años de vida. Heupel *et al.* (2007), propusieron una definición específica para tiburones basada en tres criterios cuantitativos principales para neonatos y juveniles del primer año (YOY, por sus siglas en inglés *Young of the Year*): 1) debe ser un área donde exista una mayor congregación de tiburones que en otras, 2) deben ser sitios en los cuales los tiburones tienden a permanecer por largos periodos de tiempo (semanas o meses) y a la cual regresan, y 3) debe ser un área o hábitat repetidamente utilizado a través de los años en comparación con otras áreas que no lo son. En México, se ha inferido la existencia de áreas de crianza para *S. lewini* mediante observaciones de la presencia de hembras grávidas, neonatos y juveniles, con base en el análisis de la composición de capturas comerciales dentro del Golfo de California en Baja California y Baja California Sur (Torres-Huerta *et al.*, 2008; Saucedo *et al.*, 1982; Compagno *et al.*, 1995; Torres-Huerta, 1999; Smith *et al.*, 2009), en Sinaloa (Saucedo *et al.*, 1982; Bizarro *et al.*, 2007; Manjarrez *et al.*, 1983; Anislado-Tolentino *et al.*, 2008), en Michoacán (Anislado-Tolentino, 2000 y 2008) y en Oaxaca (Alejo-Plata *et al.*, 2007 y Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011).

Datos de marcaje y recaptura por unidad de esfuerzo, en la bahía de Kaneohe Hawái, han mostrado que los juveniles mayores de un año Prefieren congregarse en aguas profundas durante el día y en aguas someras en la noche (Duncan y Holland, 2006); caso contrario a lo que ocurre en el Golfo de California, donde los juveniles mayores de un año migran de las áreas de crianza (bahía de la Paz, Baja California Sur y Mazatlán, Sinaloa) hacia aguas oceánicas durante la noche, para alimentarse de especies epi y mesopelágicas, regresando a la costa en las primeras horas de la mañana en busca de protección contra depredadores y a su vez alimentarse de especies bentónicas y demersales (Aguilar-Castro, 2003; Torres-Rojas *et al.*, 2010). Las razones isotópicas a lo largo de los meses muestran que los tiburones juveniles permanecen en estas zonas alrededor de cinco meses o un año y después se trasladan a otras zonas, por lo que se concluye que utilizan las áreas de crianza en el Golfo de California (bahía de la Paz y Mazatlán) como zonas de alimentación y crecimiento durante el invierno (Aguilar-Castro, 2003; Torres-Rojas *et al.*, 2010). En la región central del Pacífico mexicano (Jalisco), en tiburones neonatos y YOY, se encontró que durante 135 días estos permanecieron dentro de un área de 5 km a la redonda de sus sitios de nacimiento (Rosende-Pereiro y Corgos, 2018).

## **2.5 ADN mitocondrial**

El ADN mitocondrial (ADNmt) de los vertebrados es una molécula circular compuesta de 37 genes que codifican 13 proteínas, 22 ARN de transferencia y 2 ARN ribosomales (Freeland, 2005). Su elevada tasa de evolución (de 5 a 10 veces mayor a la del ADN nuclear; Parker *et al.*, 1998) lo hace una molécula ideal para estudios genéticos enfocados a determinar la historia evolutiva de las poblacional (Heist *et al.*, 1996). Asimismo, al ser transmitido por herencia matrilineal y carecer de recombinación, es la herramienta ideal para análisis filogeográficos (Avise, 1994). Este marcador molecular es empleado comúnmente para examinar aspectos de estructura poblacional, intercambio genético entre poblaciones y movimientos migratorios en peces y tiburones (Heist *et al.*, 1996; Rosel y Block, 1996; Hang, 1998; Keeney *et al.*, 2003). Muchos de los genes mitocondriales evidencian variaciones intra-específicas en las secuencias en distintas especies de tiburones, dos de estos genes son la sub unidad 2 de la NADH deshidrogenasa (ND2; Verissimo *et al.*, 2010, Castilho *et al.*, 2007, Farrel *et al.*, 2009), y la Región Control, el cual es empleado

regularmente en estudios de genética poblacional en los que se compara el flujo genético mitocondrial con respecto del nuclear (Pardini *et al.* 2001, Portnoy *et al.* 2010).

## **2.6 Microsatélites**

Los marcadores multi-locus de ADN nuclear, mejor conocidos como microsatélites (SSRs *Simple Sequence Repeats* o STR *Short Tandem Repeats*), son fragmentos de repeticiones cortas de una a seis pares de bases dispuestas en tándem (una tras otra) en número determinado. La utilización de este marcador molecular también ha sido muy extendida, debido a que presenta el más alto grado de polimorfismo (número de alelos diferentes en un mismo locus, originado por el desfasamiento del ADN “*slippage*” que escapa al sistema de reparación durante la replicación; Schlötterer y Pemberton, 1998); son codominantes (se pueden diferenciar los individuos homocigotos de los heterocigotos); la presencia de varios microsatélites en un solo locus genético permite que la lectura de sus bandas sea clara y fácil de interpretar, además, son selectivamente neutros (Golstein y Pollock, 1994; Vendramin *et al.*, 1996). La variación en un locus con microsatélites se presenta igualmente en loci homólogos de grupos cercanos de especies (Vendramin *et al.*, 1996), permitiendo hacer estudios comparativos entre especies o géneros de un mismo grupo. Han sido detectados en múltiples grupos de plantas y animales, utilizándose fundamentalmente para estudios de variación genética intra e interespecífica (Armour *et al.*, 1994; Dervey *et al.*, 1996; Queller *et al.*, 1993; Wright y Bentzen, 1994), para análisis de linajes (Queller *et al.*, 1993) y de sistemas reproductivos (Awadalla y Ritland, 1997).

## **2.7 Filopatría**

La filopatría es la tendencia de los individuos a regresar o permanecer en el área o sitio de nacimiento, u otra localidad adoptada (Mayr, 1963). El inconveniente de esta definición es que engloba comportamientos no dispersivos como la residencia, definida como la ocupación ininterrumpida de un área limitada por un periodo de tiempo específico (Chapman *et al.*, 2015), o incluso movimientos más complejos como las migraciones en las que los organismos ocupan un sitio por un tiempo, se van y después regresan.

Chapman *et al.* (2015) hacen una revisión exhaustiva de estudios en tiburones mediante telemetría, marcaje y recaptura, y genética, distinguiendo entre los términos de residencia, fidelidad a un sitio y filopatría. Para este último término utilizan una definición mucho más específica, refiriéndose solamente al regreso preferencial de individuos reproductivos a sus sitios o regiones de nacimiento, resultando en un uso multigeneracional de ellos por distintas poblaciones con dinámicas internas propias. Por otra parte, mencionan el concepto de filopatría regional, la cual consiste en el regreso no necesariamente al sitio exacto de nacimiento sino a una región dentro de la cual este ocurrió, a diferencia de la filopatría natal que es el regreso al sitio exacto de nacimiento del individuo. Ambas, es posible documentarlas mediante estudios de genética poblacional que señalen una estructura genética entre regiones, en conjunto con evidencias que los individuos pueden moverse entre ellas sin limitaciones (Chapman *et al.*, 2015). En el 2012 se logró evidenciar esto en *S. lewini* debido a que Daly-Engel *et al.* (2012), encontraron estructura genética en organismos juveniles de distintas áreas de crianza del Atlántico y del Golfo de México, misma zona donde Chapman *et al.* (2009) concluyeron que los adultos son panmícticos.

Un comportamiento filopátrico ha sido demostrado en diversos vertebrados marinos, incluyendo pinnípedos (Baker *et al.*, 1995; Hoffman y Forcada, 2012), peces óseos (Thorrold *et al.*, 2001; Rooker *et al.*, 2008) y tortugas marinas (Bowen y Karl, 2007; Lohmann *et al.*, 2013). Dado que la reproducción de tiburones es más parecida a la de los mamíferos marinos que a la de los peces óseos (Musick, 1999), se espera que de igual manera sean principalmente los machos los que presenten un comportamiento dispersivo (Engelhaupt *et al.*, 2009; Daly-Engel *et al.*, 2012).

Mediante estudios genéticos empleando simultáneamente marcadores genéticos basados tanto en ADN mitocondrial como nuclear, se ha evaluado la filopatría en muestras de tiburones de diferentes áreas de crianza en muestras de adultos (Dudgeon *et al.*, 2012; Portnoy y Heist, 2012), y con juveniles (Feutry *et al.*, 2017; Sandoval-Laurrabaquio *et al.*, 2019). Debido a su herencia matrilineal, es común que en especies filopátricas los haplotipos de ADNmt muestren una segregación diferenciada entre distintas áreas de crianza, evidenciando que las hembras dan a luz en su región natal (Keeney *et al.*, 2005; Portnoy *et al.*, 2010; Tillett *et al.*, 2012). En contraste, la variación genética del ADN nuclear puede no

mostrar diferencias debido a que el flujo genético se encontraría mediado por los machos (Hueter *et al.*, 2005). Observaciones en tiburones punta negra (*Carcharhinus melanopterus*) de la misma camada, muestran que las hembras utilizan las mismas áreas de crianza en la Polinesia francesa (Mourier y Planes, 2013). Hasta el momento, la única evidencia directa de filopatría natal en tiburones ha sido demostrada en el tiburón limón (*Negraprion brevirostris*), donde se realizó el perfil genético de 20 cohortes consecutivas (1993-2012) en Bimini Bahamas, y se encontró que seis hembras (nacidas en las cohortes de 1993-1997) regresaron para dar a luz exactamente en el mismo lugar (Feldheim *et al.*, 2014).

## **2.8 Genética poblacional de *S. lewini***

La población contemporánea más antigua de *S. lewini* se localiza en el centro del Indo-Pacífico occidental (entre Australia y las Filipinas), por lo que esta región se considera como el lugar de origen de la especie; habiéndose dado una expansión y divergencia posterior en dirección al este, hacia el Pacífico oriental, y hacia el oeste en el Atlántico, siendo estas últimas las poblaciones contemporáneas más recientes de la especie (Duncan *et al.*, 2006; Daly-Engel *et al.*, 2012). A escala global las poblaciones entre cuencas oceánicas están separadas por barreras geográficas representadas por las masas continentales, y dentro de cada cuenca por extensiones de aguas oceánicas profundas. En consecuencia, las poblaciones muestran una fuerte diferenciación genética entre cuencas oceánicas, y en menor grado entre márgenes continentales dentro de las cuencas.

Por su parte, las poblaciones conectadas por una plataforma continental continua (hábitats de aguas someras) presentan algunas diferencias significativas asociadas con la distancia, mientras que las surgidas en áreas de crianza han mostrado una baja señal filopátrica (Duncan *et al.*, 2006). De acuerdo con Branstetter (1987); Liu y Chen (1999) y Cortés (2004), los eventos demográficos históricos de la especie deben ser evaluados con precaución, ya que el tiempo generacional y la tasa de mutación (parámetros principales para realizar un análisis de coalescencia) presentan cierta incertidumbre. De igual forma, estos autores advierten que el reloj molecular utilizado es una primera aproximación y que los valores reportados acerca de la edad y tamaño poblacional de la especie, deben ser

considerados como indicadores cualitativos más que estimaciones numéricas precisas (Duncan *et al.*, 2006).

Otro estudio global mediante el análisis de marcadores moleculares, tanto de herencia matrilineal como biparental, mostró una fuerte restricción en la dispersión de los linajes maternos entre líneas de costa discontinuas; mientras que, los marcadores con herencia biparental tuvieron una mayor conectividad incluso no encontrándose una estructura genética, en algunos casos, entre cuencas oceánicas (islas Seychelles en el oeste del océano Índico y el oeste de Australia). Debido a lo anterior, se puede considerar que los eventos dispersivos a lo largo de márgenes continentales son similares entre machos y hembras; mientras que, entre cuencas oceánicas las estimaciones de estructura poblacional en hembras son mucho mayores que las de los machos, aunque aún falta un estudio de marcaje que muestre dichas migraciones transoceánicas (Daly-Engel *et al.*, 2012).

En el Pacífico Oriental Nance *et al.* (2011) realizaron una reconstrucción de la demografía histórica de la población mediante información de los microsátélites y la secuencias de la Región Control del ADNmt. Concluyen que la especie ha experimentado cuellos de botella (reducciones drásticas del tamaño poblacional), además que los bajos niveles de diversidad genética mostrados pueden ser consecuencia de un pequeño tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) y de efectos de la deriva genética más que de un flujo genético restringido en el área. Específicamente en el Pacífico mexicano, Castillo-Olguín *et al.* (2012), empleando la metodología de polimorfismo de conformación de cadena simple (por sus siglas en inglés, SSCP) de un fragmento de la Región Control del ADNmt, no encontraron divergencia genética entre las localidades, mientras que mediante 5 *loci* de microsátélites, encontraron divergencia entre individuos de Baja California con los del resto del Pacífico mexicano.

## 2.9 Pesquería

Gran parte de las especies de tiburones con importancia comercial pertenecen al orden de los Carcharhiniformes, dentro de los que destacan integrantes de la familia *Sphyrnidae*. Se ha registrado un incremento en la producción pesquera de los miembros de esta familia a principios de este milenio (FAO, 2012), principalmente de *S. lewini*, considerada por la FAO

en 1999 como una especie dentro de la categoría de recurso con alto nivel de explotación. En el año 2013 fue enlistada, junto con otras dos especies de tiburones martillo (*Sphyrna zygaena* y *Sphyrna mokarran*), al Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas (CITES) donde no se prohíbe la comercialización de las especies, pero se ejerce un control más estricto en las cantidades que se comercializan internacionalmente. Aunque, debido a la continua presión de las pesquerías dentro y fuera de la costa, la especie se ha catalogado en peligro crítico (Rigby *et al.*, 2019).

En México, la pesca de tiburones es una de las más importantes del país debido al impacto económico, alimenticio y social, propiciado por la generación de empleos en su captura, procesamiento, distribución y comercialización (CONAPESCA-INP, 2004). En el año 2018 se capturaron un total de 47,873 toneladas, ubicándose en el onceavo lugar de producción pesquera en México; mientras que, por su valor, se encontró en el noveno lugar con 873,571 miles de pesos. Los principales estados productores se localizan en el océano Pacífico y son en orden descendente Nayarit, Chiapas, Sinaloa y Baja California Sur, que aportaron 26,990 t siendo más del 50% del total en el año 2018 (CONAPESCA, 2018).

El tiburón martillo común, *S. lewini* es la especie de tiburones martillo más capturada en el Pacífico (Pérez-Jiménez, 2014) y una de las 10 principales especies de importancia comercial, ya que sostiene pesquerías en la entrada del Golfo de California (Márquez-Farías, 2002; Corro-Espinosa, 1997; Pérez-Jiménez *et al.*, 2005; Furlog-Estrada *et al.*, 2014 y 2015), en Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero (Santana-Hernández, 1997; Mendizábal *et al.*, 2001; Anislado-Tolentino y Robinson Mendoza, 2001), y en la región del Golfo de Tehuantepec (Soriano *et al.*, 2006). Siguiendo la recomendación de la FAO para desarrollar un plan nacional de ordenación y conservación de tiburones, a finales del año 2004 se publicó el denominado Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de los Tiburones en México (CONAPESCA-INP, 2004), primero en Latinoamérica, con el objetivo de asegurar la ordenación, el aprovechamiento sostenible y la conservación a largo plazo de los tiburones, rayas y especies afines en aguas de México. Actualmente, existen medidas de manejo para la pesca comercial responsable de tiburones y rayas (NOM-029-PESC-2006; DOF 2007) con el propósito de inducir su aprovechamiento sostenible, conservación y protección; aunada a la veda estacional (del 1ro mayo al 31 de julio en el Pacífico) en la que se establecen épocas



y zonas de veda para la pesca de diferentes especies, entre ellas tiburones y rayas (NOM-009-SAG/PESC-2015; DOF 2016).

## **2.10 Área de estudio**

El Pacífico mexicano se subdivide en cuatro ecorregiones marinas con base en diferencias de temperatura y la circulación de las corrientes y masas de aguas marinas (CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA, 2007). El mapa de ecorregiones marinas de México se presenta en la Figura 3 y se destacan 4 regiones: Pacífico Sud-Californiano, Golfo de California, Pacífico Transicional Mexicano y Pacífico Centroamericano. A continuación, se describen las tres regiones dentro de las que se realizaron los muestreos.

El Golfo de California es una cuenca de evaporación de aproximadamente 1000 km de longitud y 150 km de anchura promedio (Roden, 1972); presenta un gradiente latitudinal natural que va desde condiciones tropicales y lluviosas hacia el sur, y hasta templadas y áridas en el norte (Álvarez-Borrego, 1983). La parte norte es somera mientras que la región sur es profunda y tiene amplia comunicación con el Océano Pacífico, viéndose influenciada por sus condiciones oceanográficas (Lara-Lara *et al.*, 2008). Durante el invierno y la primavera, los vientos dominantes son del noroeste, mientras que en verano y otoño son del sureste y más débiles (Roden, 1972). Este patrón de vientos provoca surgencias de aguas ricas en nutrientes en ambas costas, siendo más intensos en la parte continental durante invierno-primavera. Las temperaturas superficiales en la región norte varían de 10 °C en invierno hasta 32 °C en verano; en la región sur las temperaturas promedio en verano son mayores de 25 °C y en invierno promedian 20 °C (Valdez-Holguín *et al.*, 1999). Las revisiones de Álvarez-Borrego (1983), Álvarez-Borrego y Lara-Lara (1991) y Lara-Lara *et al.* (2003) observan que la productividad se incrementa de la boca a la región central, decrece en las islas y tiene un ligero incremento en la región norte; asimismo, se observa una variabilidad estacional con mayores valores durante invierno-primavera.

La región del Pacífico transicional mexicano, entre Cabo Corrientes (20° N y 105° 41' W) y Costa Rica (10° N y 84° 15' W), se caracteriza por la convergencia de dos sistemas de corrientes en los mares mexicanos: la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR) y la Corriente de California (CC), que al unirse forman parte de la Corriente Ecuatorial del Norte

(CEN; Figura 3; Badan-Dangon, 1998). Kessler (2006), señala que la CCCR llega solo hasta el Golfo de Tehuantepec, donde su parte superficial retorna hacia el sur debido a un flujo anticiclónico que la obliga a salir de la costa y alimentar a la CEN. Kessler propone el nombre de Corriente del Oeste de México (WMC, por sus siglas en inglés), para un flujo adyacente a la costa del Pacífico mexicano por debajo de la termoclina y a partir del Golfo de Tehuantepec con dirección al polo. Existen pocos datos sobre la hidrografía de la región de Cabo Corrientes, entre ellos se encuentra lo descrito por Roden (1972), quien menciona la presencia de una corriente inmediata a la costa que se intensifica en superficie, con una velocidad de hasta  $46 \text{ cm s}^{-1}$ , alcanzando  $\sim 700 \text{ m}$  de profundidad. Recientemente se ha confirmado este flujo costero entre Cabo Corrientes y el Golfo de Tehuantepec, que va con dirección hacia el polo y tiene un ancho de entre  $90$  y  $180 \text{ km}$ , encontrándose a una profundidad de entre  $250$  y  $400 \text{ m}$ , con una velocidad de entre  $0.15$  y  $0.3 \text{ ms}^{-1}$  y un transporte de entre  $\sim 2.5$  y  $4 \text{ Sv}$  (Lara-Lara *et al.*, 2008).

La región del Pacífico Centroamericano, Golfo de Tehuantepec, corresponde a los estados de Oaxaca y Chiapas y tiene un área aproximada de  $125\,000 \text{ km}^2$ . La costa se divide en dos regiones: una que comprende la mayor parte del Golfo de Tehuantepec (desde Salinas del Marqués, Oaxaca hasta el Río Suchiate, Chiapas) caracterizada por una plataforma continental amplia de fondos blandos, y otra de escasa plataforma y de litoral rocoso correspondiente a la parte oeste de la costa de Oaxaca (desde Salinas del Marqués hasta Puerto Ángel; Lara-Lara *et al.*, 2008). Los procesos meteorológicos más importantes en este golfo son los vientos “tehuantepecanos” en época de secas (de mayo a octubre), los cuales atraviesan el istmo desde el Golfo de México hacia el Golfo de Tehuantepec, pudiendo exceder los  $20 \text{ ms}^{-1}$  y produciendo un arrastre del agua hacia el sur que determina importantes surgencias. Lo que ocasiona un descenso de la temperatura superficial del mar y un aumento en su salinidad con cambios en la circulación (Lara-Lara *et al.*, 2008). Las surgencias representan una bomba de nutrientes y carbono fitoplanctónico que enriquecen las aguas adyacentes en el Pacífico oriental tropical y determinan una alta productividad (Robles-Jarero y Lara-Lara 1993). Durante la época de lluvias, el Golfo se comporta como un ecosistema tropical con valores bajos de biomasa y productividad del fitoplancton. En general, presenta importantes procesos físicos y ecológicos, como el fenómeno de surgencias,

los aportes continentales de agua dulce y la dinámica ecológica de grandes sistemas lagunares que determinan una producción pesquera alta. Estos procesos costeros tienen una fuerte influencia sobre la biología y ecología de las especies, por lo que se reconoce como una macrorregión ecológica marina donde confluyen dos provincias zoogeográficas marino-costeras (Mexicana y Panámica) de biodiversidad y endemismo característicos (Lara-Lara *et al.*, 2008). Las zonas de surgencias en el Pacífico mexicano generalmente están asociadas a regiones de gran producción pesquera (Fiedler, 1992; Tomczak y Godfrey, 1994) y pueden limitar la dispersión de algunos organismos marinos originando su permanencia en estas zonas de alta productividad, con fines de alimentación e inclusive alumbramiento, pudiendo propiciar una mayor estructura poblacional en las especies (White *et al.*, 2010).



Figura 3. Ecorregiones marinas (modificado de CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA, 2007) y corrientes superficiales del Pacífico Oriental Tropical (modificado de Wyrski, 1966).

### 3 Justificación

Las áreas de crianza en tiburones con conducta filopátrica constituyen lugares esenciales para su población, debido a que contribuyen a preservar la historia evolutiva de la especie. Por ello, es necesario determinar si las poblaciones de *S. lewini* que habitan las áreas de crianza en el Pacífico tropical mexicano comparten una historia evolutiva en común o

pueden considerarse como Unidades Evolutivamente Significativas distintas. Esto a su vez, permitirá planear un uso y manejo adecuado del recurso puesto que, desde una perspectiva conservacionista, las áreas de crianza relacionadas con filopatría, son consideradas clave en el reclutamiento de juveniles a la población de adultos y en consecuencia para el uso sustentable de una especie.

#### **4 Hipótesis**

Debido a los movimientos migratorios estacionales hacia la costa en estuarios o bahías someras, realizados por las hembras con la finalidad de dar a luz, aunado a los reportes de abundancia de neonatos y juveniles del primer año y mayores de *S. lewini* en estuarios del Pacífico mexicano, es probable que las hembras muestren un comportamiento filopátrico, por tanto, se espera encontrar diferencias genéticas al comparar las secuencias de ADNmt entre individuos neonatos y juveniles menores a un año muestreados en distintas zonas costeras del Pacífico mexicano acompañadas de ausencia de diferencias en el ADN nuclear.

#### **5 Objetivos**

##### 5.1 General

Evaluar si las hembras de *S. lewini*, en áreas de crianza en el Pacífico mexicano, presentan una conducta filopátrica mediante el uso de marcadores moleculares uniparentales y biparentales; para determinar si las poblaciones comparten una historia evolutiva en común o pueden considerarse como Unidades Evolutivamente Significativas distintas.

##### 5.2 Particulares

- Estimar los parámetros de diversidad genética en neonatos y juveniles del primer año de *S. lewini* de diferentes áreas de crianza del Pacífico mexicano con dos genes del ADNmt (la Región Control y el ND2) y mediante marcadores de ADN nuclear (11 microsatélites).
- Estimar la divergencia genética, de neonatos juveniles del primer año de *S. lewini* de diferentes áreas de crianza del Pacífico mexicano mediante ambos marcadores moleculares.

- Estimar el flujo genético y tamaño efectivo poblacional de neonatos y juveniles del primer año de *S. lewini* de diferentes áreas de crianza del Pacífico mexicano mediante marcadores de ADN nuclear (11 microsatélites).

## 6 Materiales y métodos

Se obtuvieron un total de 365 muestras: 150 tejidos de neonatos, 82 de juveniles del primer año, 129 de juveniles de entre uno y dos años y medio, y 2 de adultos de *S. lewini* en el Pacífico mexicano (Figura 4). La clasificación de los estadios se realizó con base en lo reportado por Torres-Huerta *et al.*, (2008) y Coiraton *et al.*, (2019): neonato 41-53 cm, YOY 54-65 cm y juvenil 66-168 cm de LT.

Localidad	Clave	Número de muestras colectadas	Adultos (A) Juveniles (J) Menores de un año (YOY) Neonatos (N)	Intervalo de LT	Año de muestreo
Golfo de California (Norte)					
Las Lajitas	LL	7	4 YOY, 3 J	57-75	2015
La Reforma	Re	45	2 N, 2 YOY, 39 J	45-97.2	2015,2016
Verde Camacho	VC	7	7 J	72-94.4	2015
Chametla	C	29	17 YOY, 12 J	57.6-87.5	2014, 2016
Las Cabras	LC	22	1 YOY, 21 J	65.8-84	2014
Teacapán	T	35	3 N, 13 YOY, 18 J, 1 A	49.5-190	2014-2016
Cuautla	Cua	5	1 N, 2 YOY, 2 J	53.4-81.9	2015
Boca de Camichín	BoC	10	3 N, 6 YOY, 1 J	48.8-71	2014
Punta Santa Cruz	PSC	12	4 YOY, 8 J	54.8-101	2015
Pacífico transicional mexicano (Centro)					
Rebalsito	Rb	20	8 N, 6 YOY, 6 J	50.4-91.2	2014-2015
Bahía Navidad	BN	41	17 N, 9 YOY, 15 J	41.6-98.9	2013-2016
Marabasco	M	17	10 N, 4 YOY, 3 J	47-99.9	2014
Pacífico centroamericano (Sur)					
Salina Cruz	SC	54	5 N, 9 YOY, 33 J	48.5-106	2014-2015
Costa Azul	CA	1	1 A	246	2015
Puerto Madero	PM	60	25 N, 10 YOY, 25 J	45-92	2014-2015

Las muestras provenientes del Golfo de California (región Norte) fueron colectadas en colaboración con el Dr. Felipe Amezcua Martínez del ICMYL campus Mazatlán; mientras

que las muestras del Pacífico transicional mexicano (región Centro) en su totalidad fueron proporcionadas por el Dr. Antonio Corgos López-Prado del Centro Universitario de la Costa Sur de la Universidad de Guadalajara. Finalmente, las muestras del Pacífico centroamericano (Sur) fueron colectadas en su totalidad por el laboratorio de organismos acuáticos del ICMyL campus CU entre octubre del 2014 y abril del 2015.

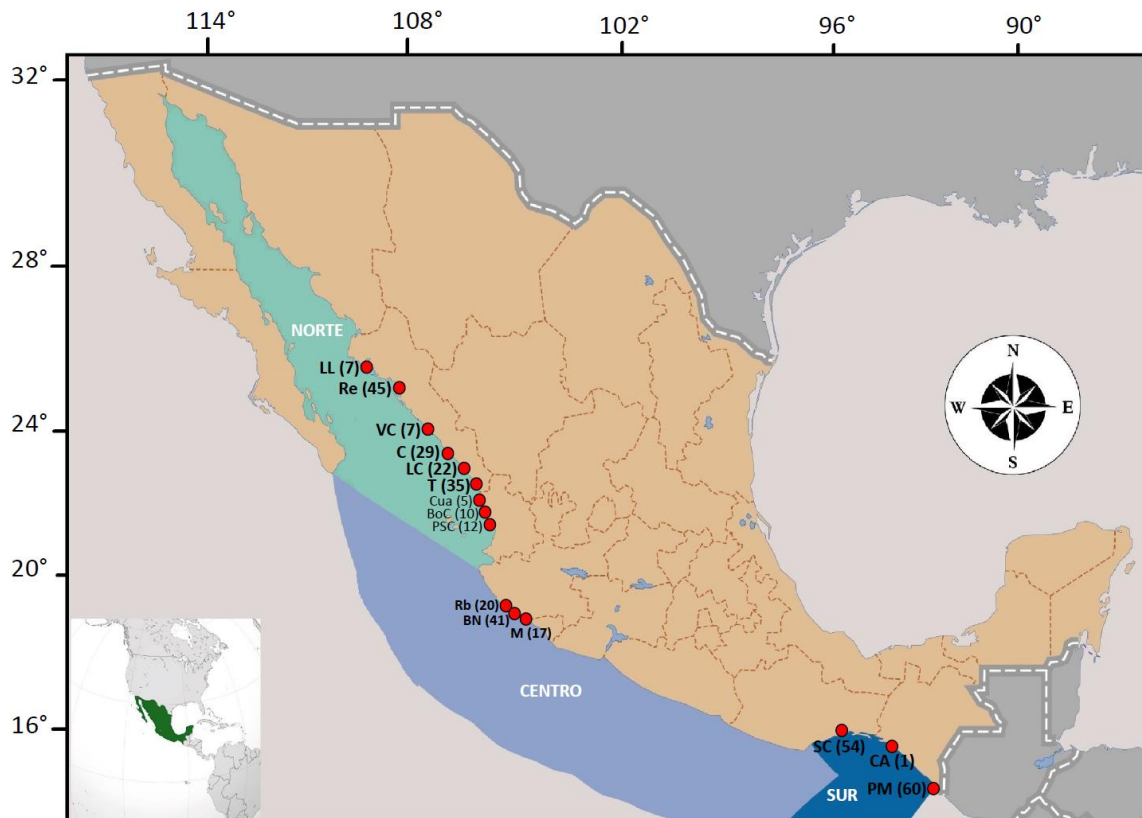


Figura 4. Mapa de muestreo con ecorregiones marinas y la ubicación de las zonas de colecta en el Pacífico mexicano. Entre paréntesis, individuos colectados.

De cada organismo se extrajo una porción de tejido muscular de 3 cm<sup>3</sup> aproximadamente, o bien 5 cm de aleta caudal, preservándose en alcohol al 70% para su trasportación al laboratorio de genética de organismos acuáticos del ICMyL campus CU. Del tejido colectado se obtuvo el ADN genómico mediante el protocolo modificado de fenol cloroformo: las muestras de músculo o aleta se trataron con 500 µl de buffer extracción más

60 µl de sodio dodecilo sulfato (SDS) al 10% y 20 µl de proteinasa K, incubándose a 37°C por 24 hrs. Posteriormente, se limpió de nucleasas y lípidos con una extracción de fenol (500 µl), una de fenol cloroformo isoamil (PCI 400 µl) y finalmente una de cloroformo isoamil (300 µl). Se precipitó el ADN con 1000 µl de etanol absoluto frío y con 20 µl de cloruro de sodio. Enseguida se incubó en un congelador a -20°C por 2 hrs. Posteriormente se centrifugaron a máxima velocidad decantándose el sobrenadante y haciendo otro lavado con etanol frío al 70% (200 µl). Se decantó el sobrenadante de nuevo y se resuspendió el tampón o *pellet* en 50 µl de TE estéril (10 mM de Tris pH 8.0 y 1 mM de EDTA). Se comprobó la calidad del ADN con 3 µl del producto de extracción (stock) y 1 µl de GelRed en un gel de agarosa al 1% para visualizarse en un transiluminador de luz UV. Se determinó la concentración en nanogramos por microlitro con ayuda del Nano drop, para finalmente almacenarse a -4°C hasta su utilización. A partir del ADN aislado y purificado se procedió a la amplificación por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en inglés) de ambos genes mitocondriales y los 15 *loci* microsatélites.

#### *Región Control*

Se amplificó con ayuda de los *primers* universales reportados por Stoner *et al.*, (2003): Elasmocr15642F: 5'-TTGGCTCCCAAAGCC-3' y Elasmocr16638R: 5'-CCCTCGTTTTWGGGGTTTTTCGAG-3'. Las reacciones para secuenciación fueron realizadas en volúmenes totales de 50 µL conteniendo 50-100 ng ADN en 10 mM de buffer TRIS-HCl (pH 8.4), 50 mM KCl, 1.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.2 mM de cada dNTP, 0.1 mM de cada primer y 0.025 U/µL de Taq (Invitrogen). La amplificación por PCR consistió en un ciclo inicial de 5 minutos a 94°C, seguido de 35 ciclos de 1 min a 94°, 1 min a 59° y 2 min a 65°, y con un tiempo de extensión final de 5 min a 72°.

#### *ND2*

Se utilizó el *primer forward* ND2-Ile 5'-CCGGATCACTTTGATAGAGT-3' reportado por Naylor *et al.*, 1997 (Castilho *et al.*, 2007), y un *primer reverse* específico que se elaboró a partir del mitogenoma de la especie (Chen *et al.*, 2015) en el IBT de la UNAM Primer3ND2 5'-ACAGGAGTGGGGATTTGGTT-3'. Los productos de PCR fueron amplificados empleando los mismos volúmenes de mezcla utilizados en la Región Control,

pero con condiciones de PCR distintas: una desnaturalización de 5 minutos a 95°C, seguida por 30 ciclos de 1 minuto a 95°, 1 minuto a 60° y 3 minutos a 72°, con una extensión de 10 minutos a 72°.

Los fragmentos amplificados fueron separados en geles de agarosa al 1% y se visualizaron en un transiluminador de luz UV, enviándose a secuenciar a la empresa *Macrogen Inc* en Corea del Sur. Se realizó un análisis visual del electroferograma, recortando las secuencias con una señal limpia en el fragmento con mayor cantidad de pares de bases posible. Las posiciones no definidas fueron determinadas bajo un criterio conservador (insertando el nucleótido homólogo más frecuente observado en el resto de las secuencias) y las posibles sustituciones fueron confirmadas y aceptadas solo cuando se obtuvo una señal clara en el electroferograma.

### *Microsatélites*

Se amplificaron 15 *loci* de microsatélites mediante el set de *primers* reportados para *S. lewini* por Nance *et al.*, (2009) utilizando en cada una de las reacciones TYPE IT Multiplex-MICROSATELLITE KIT de QIAGEN, debido a que este permite la amplificación simultánea de microsatélites. Los 15 microsatélites se agruparon teniendo en cuenta la superposición o cercanía de rangos alélicos de los *loci*. Grupo I: 45, 53, 71, 77, 81; Grupo II: 18, 27, 28, 38, 54; y Grupo III: 13, 25, 33, 86, 89. Se realizaron las mezclas pertinentes para hacer eficientes los tiempos y recursos, el volumen final de reacción fue de 5 µl conteniendo: 1.5 µl de agua libre de ARN, 2.5 µl de Type-it Multiplex PCR Master Mix, 2x (HotStarTaq® plus DNA polimerase, Type-it Microsatellite PCR Buffer con 6 mM MgCl<sub>2</sub> y dNTP's), 0.4 µM del *primer forward* (marcado fluorescentemente), 0.4 µM del *primer reverse* y 0.5 µl de ADN stock o en muestras que presentaron una alta concentración se emplearon diluciones (1:5, 1:10 y 1:20). A cada reacción de PCR se le adicionó un estándar de tamaño (GENESCANTM 500LIZ™). Las condiciones del PCR fueron las siguientes: 5 min a 95°; 28 ciclos de 30 seg a 95°, 1.5 min a 60° y 30 seg a 72°; con un periodo de extensión final de 30 min a 60°. La electroforesis para la visualización, genotipificación y análisis de las bandas se realizó en el secuenciador automático 3500 Avant ABI PrismMR de cuatro capilares con el apoyo del Laboratorio de Biología Molecular del Instituto de Biología de la



UNAM. El análisis de los fluorogramas se hizo mediante el software GeneMapper 4.0 de Applied Biosystems®. El uso de este programa permitió definir el tamaño alélico y la condición genética (homocigotos o heterocigotos).

## 6.1 Análisis de datos

El análisis de los datos consistió en la obtención de estimadores de diversidad y divergencia genética para cada localidad (diversidad haplotípica, nucleotídica, número de alelos, alelos efectivos, heterocigosis observada y esperada, además del estadístico  $F_{ST}$  y sus estimadores análogos para ADNmt  $\Phi_{ST}$ ).

### ADNmt Secuencias

Una vez obtenidas las secuencias de la Región Control y el ND2, se procedió a su revisión exhaustiva para determinar el número de bases utilizables del fragmento secuenciado, así como para la edición de los errores potenciales de secuenciación. Después de la limpieza, las secuencias se alinearon mediante la aplicación de Clustal implementada en el programa BIOEDIT (Hall, 1999). Ambos genes se concatenaron con la finalidad de aumentar la longitud de la secuencia y así también el número de sitios informativos de éstas. El modelo evolutivo adecuado se seleccionó mediante el software Modeltest (Posada y Crandall, 1998) y con base en el criterio de Akaike. Se procedió a estimar los niveles de diversidad genética a través de la diversidad haplotípica (H), nucleotídica ( $\pi$ ), número de haplotipos (h), número de sitios polimórficos (S) y el número promedio de diferencias entre pares de haplotipos (k) con ayuda del programa DNASP 5.2 (Rozas *et al.*, 2010). Posteriormente, se obtuvieron estimadores de diferenciación genética para ADNmt ( $\Phi_{ST}$ ), mediante el programa ARLEQUÍN v. 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010), considerando 20000 permutaciones en cada estimación. Se elaboró una red de haplotipos para visualizar su distribución en las localidades analizadas mediante el programa PopART (Leigh y Bryant, 2015).

### Microsatélites

Se evaluó la presencia de alelos nulos y errores de genotipificación con el programa MICROCHECKER (Van Oosterhout *et al.*, 2004). Además, se realizó la prueba de ajuste a

Hardy-Weinberg y de equilibrio de ligamiento mediante la versión en línea del programa GENEPOP 4.2 (Raymond y Rousset, 1995) con los siguientes parámetros para el corrimiento de cadenas de Markov: 10,000 permutaciones, 100 rondas y 10,000 interacciones por ronda, asumiéndose un desequilibrio de ligamiento cuando el valor de probabilidad fuera mayor a 0.05; de igual forma se evaluó el déficit y exceso de heterocigotos. Para cada una de estas pruebas se utilizó la corrección del nivel de significancia estadística ( $\alpha$ ) para evitar el sesgo en comparaciones múltiples reportada por Benjamin y Yekutieli (2001). Los niveles de diversidad genética se estimaron mediante: número de alelos ( $N_a$ ), heterocigosis esperada ( $H_e$ ) y observada ( $H_o$ ), con el programa Gen Alex (Peakall y Smouse 2006 y 2012). La estimación de la diferenciación genética ( $F_{ST}$ ), se obtuvo mediante el programa ARLEQUÍN v 3.5 (Excoffier y Lischer, 2010). Para evaluar el efecto de los individuos emparentados, debido al efecto Allendorf-Phelps (Allendorf y Phelps, 1981) asociado con el potencial exceso de hermanos por la estrategia de muestreo basada en individuos inmaduros en áreas de crianza, se realizó un análisis de parentesco con el software COLONY (v.2.0.5.8; Jones y Wang, 2010) para determinar, con base en un valor de máxima verosimilitud, la relación de parentesco entre individuos para hermanos completos y medios hermanos (FS = full siblings y HS = half siblings, respectivamente, por sus siglas en inglés). Los pares de individuos FS que fueron colectados en el mismo año y mostraron una probabilidad mayor a 0.95 (Tablas COLONY Anexo), fueron considerados como verdaderos emparentados, por lo que uno de ellos (el que estuvo más emparentado con otros individuos) se retiró de los análisis de diferenciación, tanto en datos de ADNmt como en ADN nuclear. No fueron considerados como verdaderos emparentados los individuos FS colectados con uno o dos años de diferencia, esto en función del periodo de gestación en *S. lewini*, el cual es de aproximadamente 11 meses (Torres-Huerta *et al.*, 2008) seguido por un periodo de descanso de un año por parte (Liu y Chen, 1999); aunado al reporte de picos de abundancia de neonatos en primavera-verano en el Pacífico mexicano (Alejo-Plata *et al.*, 2007; Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011).

Para los datos de microsatélites, se estimó el tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) utilizando el NeEstimator (Do *et al.*, 2014) bajo el método de desequilibrio de ligamiento. La configuración considerada para el valor crítico de frecuencia de alelos fue de  $P_{CRIT} = 0.05$ .

se obtuvieron los límites superior e inferior de los intervalos de confianza (IC) del 95% para las estimaciones de  $N_e$  utilizando el procedimiento de “navaja” implementado para reducir el sesgo asociado con la estimación de IC cuando se utiliza el desequilibrio de ligamiento (Waples y Do, 2010). Las estimaciones de flujo genético con los datos de microsatélites se obtuvieron utilizando BayesAss versión 3.0.4 (Wilson y Rannala, 2003). Se realizaron cinco corridas independientes usando dos millones de interacciones y un muestreo de cada cinco millones de cadenas cada mil pasos. El ajuste de los parámetros de mezcla se estableció en  $a = 0.3$ ,  $m = 0.03$ ,  $f = 0.5$  (para frecuencias alélicas, tasa de migración y coeficientes de consanguinidad, respectivamente).

## 7. Resultados

De las 365 muestras colectadas, se logró amplificar 301 secuencias de la Región Control y 280 del gen ND2, concatenándose un total de 262. Mientras que, en los microsatélites, se logró la amplificación de 306 muestras con 15 *loci* específicos.

En relación a los microsatélites, los resultados de las pruebas con Micro-Checker versión 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.*, 2004), hicieron necesario descartar algunos individuos/*loci* debido a errores en la genotipificación. Cuatro *loci* (18, 25, 71 y 77) presentaron alelos nulos en diferentes localidades debido a un exceso de homocigotos; como resultado, estos *loci* mostraron valores significativos a las pruebas de ajuste al modelo de Hardy-Weinberg incluso después de aplicar la corrección de Benjamini y Yekutieli (2001,  $P < 0.01$ ; Anexo I). Estos mismos *loci* presentaron valores altamente significativos para el desequilibrio de ligamiento (Anexo II), por lo que los cuatro fueron excluidos de los análisis. El análisis de parentesco con COLONY (Anexo III), resultó en un número bajo de individuos emparentados; de 1116 parejas analizadas, 7 (es decir un 0.62% de las muestras colectadas) fueron hermanos completos (FS), mientras que 224 (20%) fueron medios hermanos (HS). Se encontraron FS en Bahía Navidad (4), Teacapán (2) y Salina Cruz (1), mientras que HS se encontraron principalmente en las localidades de Salina Cruz (69), Puerto Madero (51) y Bahía Navidad (41). Todas las demás localidades mostraron HS pares bajos (0-17).

## 7.1 Diversidad genética

Al retirar los individuos emparentados, quedaron un total de 264 secuencias de Región Control y 238 de ND2 (Anexo IV y V, respectivamente), lográndose concatenar 223 secuencias de una longitud de 1510 pares de base (pb), en las cuales se presentaron un total de 16 sitios polimórficos (S) representados en 17 haplotipos (h), con un promedio de diversidad haplotípica (H) de 0.674, y diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) de 0.00065. Los mayores índices de diversidad genética promedio se presentaron en la región Sur, seguida por la Norte y por último la Centro (Tabla I). En los microsatélites, al retirar los emparentados, se obtuvieron 243 individuos genotificados con 11 *loci*, donde el promedio total de alelos (Na) fue de 10.485, de los cuales fueron alelos efectivos (Nae) 4.048, con una heterocigosis observada (Ho) total promedio de 0.710, y una heterocigosis esperada (He) total promedio de 0.717. Todos los *loci* fueron polimórficos siendo el *locus* *Sl* 28 el que presentó un mayor Na con 18 y su contra parte el *locus* *Sl* 45 (Tabla II). Las tres regiones marinas presentaron una diversidad nuclear similar (Tabla III).

Tabla I. Estimadores de diversidad genética mitocondrial. Donde N: número de secuencias empleadas, S: sitios polimórficos, h: número de haplotipos, H: diversidad haplotípica,  $\pi$ : diversidad nucleotídica y k número promedio de diferencias nucleotídicas.

Ecorregión marina	N	S	h	H	$\pi$	k
<b>Norte</b>	121	9	9	0.663	0.00059	0.894
<b>Centro</b>	47	6	7	0.601	0.00049	0.736
<b>Sur</b>	55	10	10	0.735	0.00086	1.301
<b>Total</b>	223	16	17	0.674	0.00065	0.980

Tabla II. Promedio de estimadores de diversidad en 11 *loci*. Donde Na: número de alelos, Nae: número de alelos efectivos, Ho: heterocigosis observada, He: heterocigosis esperada y DE: desviación estándar.

	SI 13	SI 27	SI 28	SI 33	SI 38	SI 45	SI 53	SI 54	SI 81	SI 86	SI 89	TOTAL
<b>Na</b>	13.667	11.000	18.000	10.667	9.000	5.000	12.000	6.333	10.333	6.333	13.000	10.485
<b>DE</b>	2.667	1.528	0.577	1.764	0.000	0.000	1.732	0.333	0.667	0.667	0.577	0.709
<b>Nae</b>	2.845	2.810	6.834	4.415	4.903	2.939	3.793	1.863	4.998	3.466	5.664	4.048
<b>DE</b>	0.054	0.240	0.294	0.147	0.200	0.135	0.119	0.140	0.142	0.143	0.396	0.253
<b>Ho</b>	0.570	0.647	0.829	0.787	0.774	0.623	0.700	0.487	0.770	0.801	0.823	0.710
<b>DE</b>	0.013	0.035	0.011	0.017	0.040	0.008	0.003	0.076	0.019	0.023	0.043	0.021
<b>He</b>	0.648	0.639	0.853	0.773	0.795	0.658	0.736	0.457	0.800	0.711	0.822	0.717
<b>DE</b>	0.007	0.028	0.006	0.008	0.008	0.016	0.008	0.044	0.006	0.011	0.013	0.020

Tabla III. Estimadores de diversidad genética nuclear. Donde DE: desviación estándar, N: promedio de muestras por región genotipificadas, Na: número de alelos, Nae: número de alelos efectivos, Ho: heterocigosis observada, He: heterocigosis esperada y DE: desviación estándar.

<b>Ecorregión marina</b>	<b>N</b>	<b>Na</b>	<b>Nae</b>	<b>Ho</b>	<b>He</b>
<b>Norte</b>	103.455	11.455	4.117	0.716	0.721
<b>DE</b>	0.623	1.391	0.469	0.037	0.034
<b>Centro</b>	60.545	9.545	3.905	0.714	0.714
<b>DE</b>	0.434	1.098	0.403	0.029	0.031
<b>Sur</b>	78.818	10.455	4.122	0.700	0.718
<b>DE</b>	0.483	1.224	0.476	0.044	0.040

## 7.2 Divergencia genética

Al realizar la estimación de la diferenciación genética con base en el estadístico análogo de la  $F_{ST}$  ( $\Phi_{ST}$ ) en las secuencias mitocondriales concatenadas, se encontró que la región marina del Centro fue significativamente diferente a la del Norte y a la del Sur, sin existir una diferencia entre estas dos últimas, incluso luego de aplicar las pruebas múltiples de Benjamini y Yekutieli ( $P < 0.01037$ , Tabla IV). La diferenciación genética estimada con los microsatélites ( $F_{ST}$ ) mostró diferencia significativa entre el Centro y el Norte ( $P < 0.03$ ), aunque desapareció al aplicar las pruebas múltiples de Benjamini y Yekutieli ( $P < 0.01037$ , Tabla V). El análisis bayesiano de asignación de individuos a clusters, mostró la existencia de una población única entre los genotipos de microsatélites ( $k = 1$ ), lo que se hace evidente al observar las gráficas de asignación en las cuales se utilizaron diferentes particiones;  $k = 12$ ,  $k = 5$  y  $k = 3$ , estas últimas con base en localidades, estado y región marina, respectivamente (Figura 5).

Tabla IV. Estimación de diferenciación genética mitocondrial.  $\Phi_{ST}$  pareadas en parte inferior izquierda y valores de significancia estadística parte superior derecha ( $P < 0.01$ ) con 20000 permutaciones.

a) Distancias entre los haplotipos por diferencias pareadas.

	<b>Norte</b>	<b>Centro</b>	<b>Sur</b>
<b>Norte</b>	-	0.00325	0.28997
<b>Centro</b>	0.06121	-	0.00604
<b>Sur</b>	0.00261	0.05059	-

b) Distancias entre los haplotipos por frecuencias haplotípicas.

	Norte	Centro	Sur
Norte	-	0.02098	0.58438
Centro	0.03764	-	0.05723
Sur	-0.00514	0.02777	-

Tabla V. Estimación de diferenciación genética nuclear.  $F_{ST}$  pareadas en parte inferior izquierda y valores de significancia estadística en parte superior derecha ( $P < 0.01$ ) con 20000 permutaciones.

	Norte	Centro	Sur
Norte	-	0.03871	0.20716
Centro	0.00313	-	0.07421
Sur	0.00104	0.00280	-

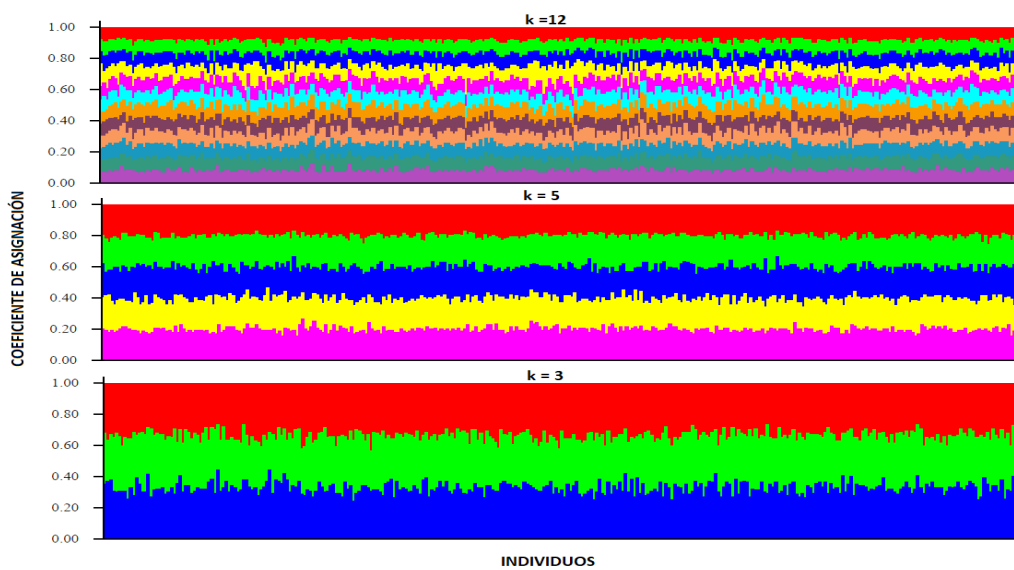


Figura 5. Gráficas de asignación en las que se muestran que con los datos de microstélites no se encontró señal de divergencia genética entre las localidades probando  $k = 12, 5$  y  $3$ .

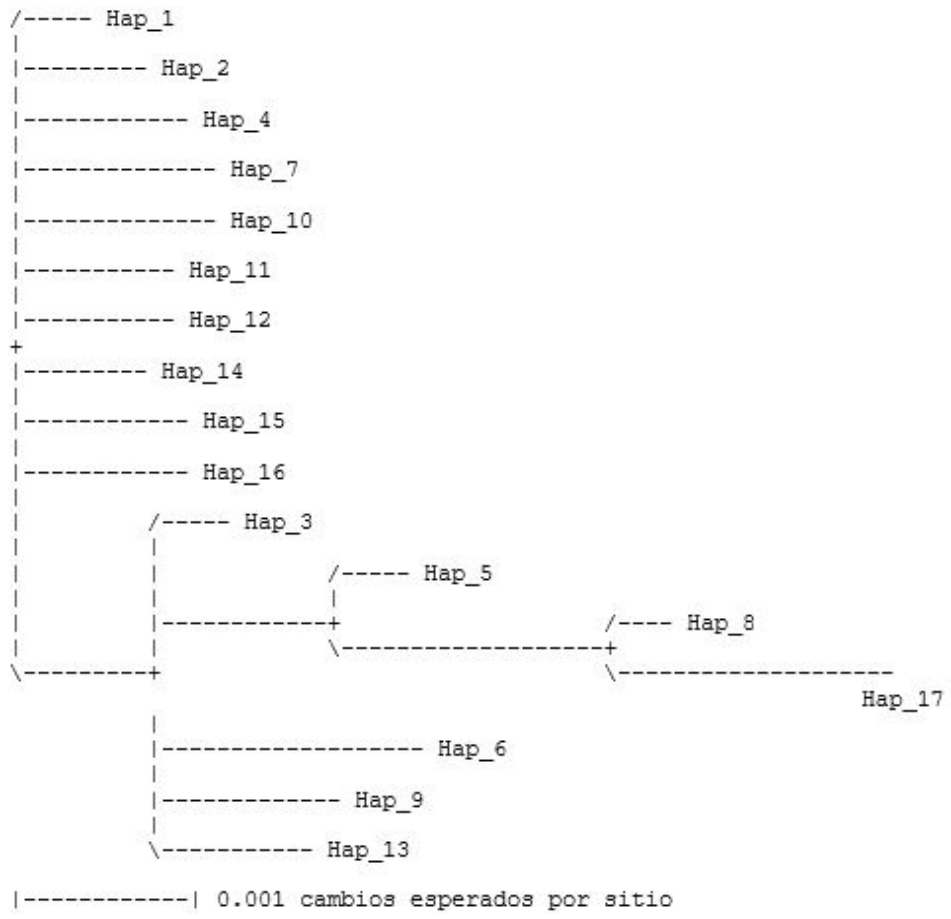
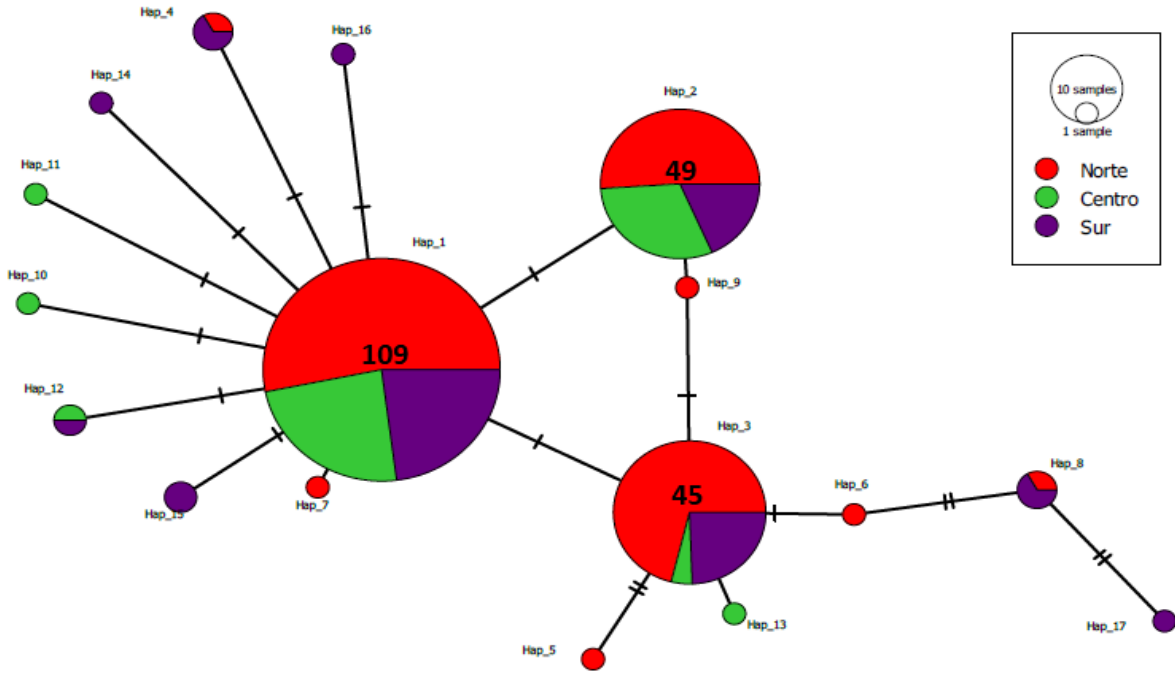


Figura 6. Red y filogenia de haplotipos en genes concatenados.

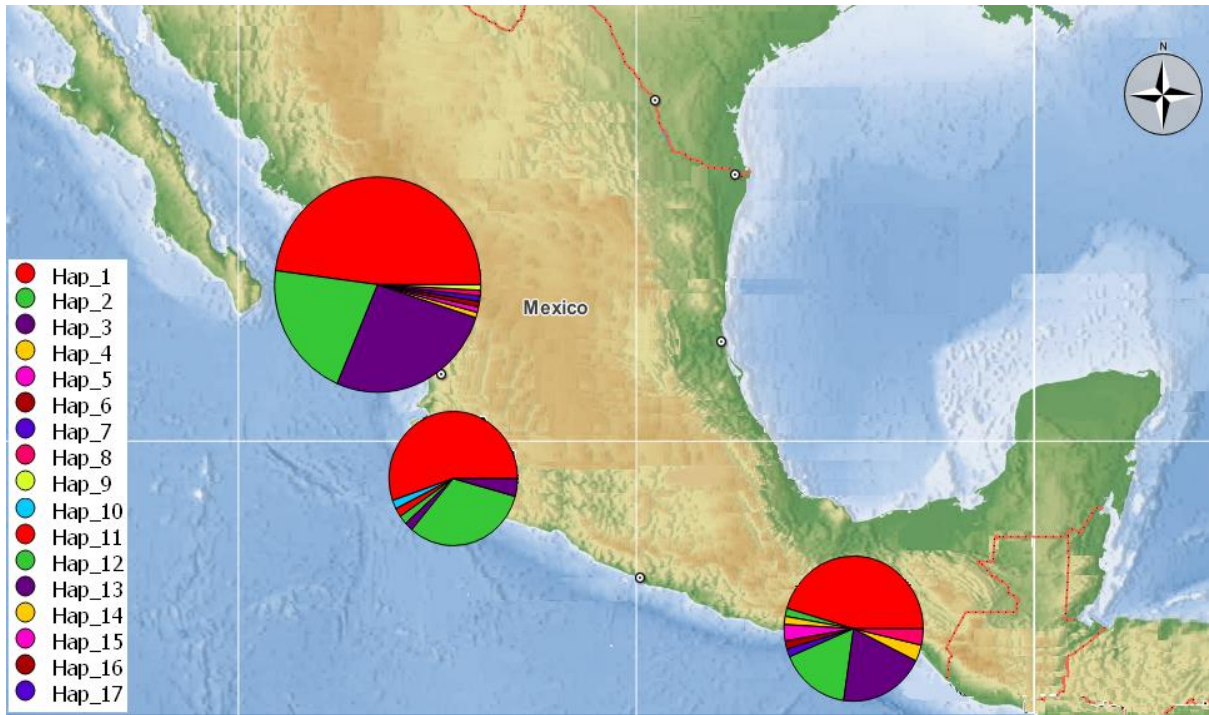


Figura 7. Mapa de haplotipos en genes concatenados con cada haplotipo de diferente color.

### 7.3 Tamaño efectivo poblacional y flujo genético

Las estimaciones del tamaño efectivo poblacional tuvieron un rango de 8.2 en la localidad Rebalcito de la región Centro, hasta 127 en Puerto Madero de la región Sur; presentándose los valores más altos en las localidades de la región Sur (Tabla VI). Mientras que las estimaciones de flujo genético mostraron un patrón de movimientos predominantemente desde la región Centro y Sur hacia la región Norte ( $0.321 \pm 0.016$  y  $0.325 \pm 0.006$ , respectivamente) con estimaciones bajas en dirección opuesta (Norte-Centro =  $0.003 \pm 0.003$ ; Norte-Sur =  $0.014 \pm 0.014$ ), y con estimaciones notablemente bajas entre Centro y Sur (Centro-Sur =  $0.008 \pm 0.015$ ; Sur-Centro =  $0.003 \pm 0.003$ ). Las estimaciones medias entre localidades que conforman cada una de las regiones fueron altas (Norte =  $0.983 \pm 0.014$ ; Centro =  $0.671 \pm 0.004$ ; Sur =  $0.672 \pm 0.006$ ; Tabla VII).



Tabla VI. Estimación de  $N_e$  bajo el método de desequilibrio de ligamiento, con una  $P_{\text{CRIT}} = 0.05$ .

Localidad	$N_e$
<b>NORTE</b>	
Re	13.6
VC	8.8
C	20.5
LC	36.7
T	40.1
PSC	10.8
BoC	12.8
<b>CENTRO</b>	
Rb	8.2
M	9.3
BN	75.2
<b>SUR</b>	
SC	103.9
PM	127

Tabla VII. Estimación de flujo genético entre regiones.

Región	Norte	Centro	Sur
Norte	0.983 $\pm$ 0.014	0.003 $\pm$ 0.003	0.014 $\pm$ 0.014
Centro	0.321 $\pm$ 0.016	0.671 $\pm$ 0.004	0.008 $\pm$ 0.015
Sur	0.325 $\pm$ 0.006	0.003 $\pm$ 0.003	0.672 $\pm$ 0.006

## 8 Discusión.

En general, los resultados de los análisis de diversidad y divergencia genética en las secuencias mitocondriales y los *loci* nucleares fueron contrastantes. Los valores de diversidad total obtenidos con las secuencias concatenadas del ADNmt fueron de moderados a bajos mientras que con los microsatélites la diversidad fue alta. Respecto a la diferenciación genética, se encontraron diferencias entre la región marina del Centro con la Norte y la Sur; caso contrario al marcador nuclear en el que no se encontraron diferencias significativas entre las regiones marinas.

## 8.1 Diversidad genética

Los valores bajos reflejados en los índices de diversidad estimados únicamente con las secuencias de la Región Control del ADNmt fueron similares a los reportados en la especie. Asimismo, en la misma área de estudio, no se encontraron diferencias en los valores obtenidos de diversidad (Castillo-Olguín *et al.*, 2012), donde se reportan colectas en localidades del Pacífico mexicano central, que incluye a los estados de Sinaloa, Nayarit y Michoacán, esta última como la de mayor diversidad. En el presente estudio se realizó un mayor esfuerzo en el muestreo, teniendo además de un mayor número de sitios de colecta, un incremento en los tamaños de muestra, encontrando que los mayores índices de diversidad no se presentaron en la región con mayor cantidad de individuos muestreados, tanto al analizar solamente la Región Control, como en ambos genes concatenados.

Por otra parte, la diversidad genética evaluada con los 11 *loci* de microsatélites resultó ser moderadamente alta, y similar a los reportes de estudios anteriores en la especie y en diferentes regiones de su distribución (Ovenden *et al.*, 2011; Nance *et al.*, 2011; Castillo-Olguín *et al.*, 2012; Daly-Engel *et al.*, 2012; Quintanilla *et al.*, 2015; Spaet *et al.*, 2015). En los estudios realizados en el Pacífico Oriental (Nance *et al.*, 2011; Quintanilla *et al.*, 2015) y la península arábiga (Spaet *et al.*, 2015) los *loci* más variables fueron SL025 y SL077, los cuales en el presente estudio fueron eliminados de los análisis debido a la presencia de alelos nulos y mostrar desequilibrio de ligamiento por un exceso de homocigotos. No obstante que Castillo-Olguín *et al.* (2012), emplearon microsatélites no específicos, la mayor riqueza alélica y heterocigosidad fue coincidente en localidades de la región Norte para ambos estudios.

La diversidad del ADN nuclear encontrada para *S. lewini* en el presente trabajo en términos de  $H_o$  y  $H_e$ , es mayor en comparación con otras especies de tiburones costeros como son: *Carcharhinus limbatus* (Keeney *et al.*, 2005); *Ginglymostoma cirratum* (Karl *et al.*, 2012); *Rhizoprionodon terraenovae* (de Jesús Suarez-Moo *et al.*, 2013); *Carcharhinus melanopterus* (Vignaud *et al.*, 2014b); *Mustelus henlei* (Chabot *et al.*, 2015); *Notorynchus cepedianus* (Larson *et al.*, 2015); *Galeorhinus galeus* (Chabot, 2015); y *Mustelus mustelus* (Maduna *et al.*, 2016).

El patrón discordante de la diversidad genética entre ambos genomas, consistente en una diversidad mitocondrial baja y una nuclear alta, ha sido reportado en diferentes sitios de distribución de *S. lewini*, incluyendo Australia (Ovenden *et al.*, 2011), la península arábiga (Spaet *et al.*, 2015), a lo largo del Pacífico oriental (Nance *et al.*, 2011), el Pacífico colombiano (Quintanilla *et al.*, 2015) y el Pacífico mexicano (Castillo-Olguín *et al.*, 2012). También ha sido reportado en otras especies como *M. mustelus* (Maduna *et al.*, 2016), *Carcharhinus isodon* (Portnoy *et al.*, 2016), *C. sorrah* (Spaet *et al.*, 2015), *C. limbatus* (Spaet *et al.*, 2015), *Carcharodon carcharias* (Andreotti *et al.*, 2016), *Carcharhinus leucas* (Tillett *et al.*, 2012); aunque no es un patrón generalizado en tiburones (Karl *et al.*, 2011; Domingues *et al.*, 2018).

Se piensa que los bajos niveles de diversidad en el ADNmt en tiburones están relacionados con las bajas tasas de crecimiento individual, típicas del grupo, en combinación con tiempos generacionales largos; sin embargo, algunas estrategias reproductivas podrían contribuir al incremento de la diversidad del ADN nuclear, como puede ser la paternidad múltiple (Chapman *et al.* 2004; Daly-Engel *et al.* 2010), comportamiento reportado en *S. lewini* (Green *et al.* 2017; Rossouw *et al.* 2016). Existe un debate sobre si la paternidad múltiple aumenta o disminuye la diversidad genética (Zeh y Zeh, 2003; Karl, 2008; Daly-Engel *et al.*, 2010). Este comportamiento poliándrico puede tener ciertas ventajas adaptativas como aumentar la probabilidad de la compatibilidad genética e incrementar la diversidad genética de la camada (Zeh y Zeh, 1997); pero a un nivel poblacional, es probable que este efecto sea mitigado y se reduzca el tamaño efectivo poblacional y la diversidad genética, al existir mayor variación en el éxito reproductivo de los machos, ya que no todos contribuirían con el mismo número de crías (Karl, 2008).

El contraste entre los valores de diversidad de las secuencias mitocondriales con los de microsatélites es debido, principalmente, a la tasa mutacional de cada marcador molecular. En general, en tiburones la tasa de mutación del ADNmt es baja teniendo un promedio de 0.62% de divergencia en la secuencia por millón de años (*S. lewini* 0.8% Duncan *et al.*, 2006; *C. limbatus* 0.43% Keeney y Heist, 2006; *N. brevirostris* y *N. acutidens* 0.67% Schultz *et al.*, 2008; y *G. cirratum* 0.57% Karl *et al.*, 2012). Por su parte, los microsatélites tienen altas tasas de mutación, entre  $10^{-2}$  y  $10^{-6}$  mutaciones por *locus* y por generación (Selkoe *et al.*,

2006). Con base en lo anterior, se puede decir que hay una mayor variabilidad con los microsatélites que con las secuencias de ADNmt, por lo que en un muestreo al azar es más fácil de encontrar un nuevo alelo que un nuevo haplotipo.

Aunado a lo anterior, debe considerarse la susceptibilidad al efecto de los cambios demográficos, como cuellos de botella, los que tienen un efecto mayor en el ADNmt por el hecho de ser un marcador haploide y tener un tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) cuatro veces menor en comparación con el de un marcador diploide como los microsatélites. Esto ocasiona que la pérdida de variabilidad sea mayor y, debido a la tasa mutacional baja, su recuperación más lenta (Freeland, 2005). Por lo tanto, la causa de la baja diversidad en las secuencias mitocondriales podría estar relacionada con la eventual ocurrencia de un cuello de botella, como ha sido reportado en *S. lewini* (Nance *et al.*, 2011) y otras especies de tiburones como *C. leucas* (Tillett *et al.*, 2012) *Cetorhinus maximus* (Rus Hoelzel *et al.*, 2006); *Mustelus schmitti* (Pereyra *et al.*, 2010). Lo anterior resulta consistente con la topología en forma de estrella que mostraron los haplotipos más frecuentes en el presente trabajo, un patrón típico de poblaciones que experimentaron una expansión demográfica luego de haber pasado por un cuello de botella (Avice, 2000). Sin embargo, es necesario realizar análisis adicionales para confirmarlo, ya que la baja diversidad en el ADNmt puede ser una característica de la especie.

De forma similar, cuando se muestrean individuos neonatos y YOY en áreas de crianza, se incrementa la posibilidad de coleccionar individuos emparentados y, en consecuencia, se puede subestimar la diversidad genética debido al muestreo particional del acervo genético contenido en una población. Los resultados obtenidos en las pruebas de parentesco mostraron que el porcentaje de hermanos completos (0.62%) y el de medios hermanos (20%) fue menor al reportado por Nance *et al.*, 2011. La baja cantidad de individuos emparentados, aunada a la similitud entre los niveles de diversidad nuclear obtenidos en el presente trabajo y en los reportes previos en el área de estudio (Nance *et al.*, 2011; Daly-Engel *et al.*, 2012), sugieren que las estimaciones tuvieron poca o nula influencia de la relación de parentesco entre los individuos.

## 8.2 Divergencia genética

Al igual que en los análisis de diversidad, existió una discrepancia en los resultados de diferenciación genética entre los marcadores moleculares, encontrando un valor significativo con las secuencias de ADNmt entre la región Centro con la Norte y la Sur, sin existir entre estas dos últimas diferencias significativas, lo que se retomará más adelante. Por su parte, en los microsatélites se observó una estimación de  $F_{ST}$  baja. Este patrón coincide con lo reportado globalmente en la especie, donde el ADNmt muestra una estructura entre cuencas oceánicas (Duncan *et al.*, 2006) mientras que el ADN nuclear revela una alta conectividad inclusive entre ellas (Daly-Engel *et al.*, 2012). Estos resultados han sido explicados por una segregación sexual en la dispersión de la especie, ya que son los machos (e inclusive hembras con movimientos fuera de lo común) quienes generan un flujo genético entre las regiones (Daly-Engel *et al.*, 2012); mientras que las hembras migran a las áreas de crianza cercanas a la costa para dar a luz, exhibiendo un comportamiento filopátrico (Duncan *et al.*, 2006; Hueter *et al.*, 2005).

Las diferencias entre los marcadores moleculares antes mencionadas ( $N_e$  y tasa mutacional), también pueden explicar este patrón de diferenciación genética, así como anteriormente se discutió con el de diversidad. En cuanto a la tasa mutacional, debido a la diferencia en la velocidad de la misma entre los marcadores, los resultados de la diferenciación genética en el ADNmt debido a una tasa mutacional baja pueden estar reflejando procesos evolutivos ancestrales. Por su parte, una mayor velocidad en la tasa de cambio en el ADN nuclear permite detectar procesos evolutivos contemporáneos (Freeland, 2005).

Por el contrario, el menor tamaño efectivo poblacional del ADNmt (una cuarta parte del nuclear), lo hace más sensible a procesos evolutivos como la filopatría donde los cambios en las frecuencias haplotípicas requieren un número relativamente reducido de generaciones para verse reflejados. Por tanto y considerando que las diferencias detectadas son someras y en una escala espacial relativamente corta, es posible asumir que estas sean resultado de filopatría y no de restricciones al flujo genético.

En tiburones, generalmente, una estructura en ADNmt y su ausencia en el ADN nuclear es explicado por un comportamiento filopátrico por parte de las hembras, con un flujo

genético mediado por machos (Hueter *et al.*, 2005; Kenney *et al.*, 2005, Tillett *et al.*, 2012). En el presente estudio se confirmó este patrón, sugiriendo que las diferencias en los datos de ADNmt en el tiburón martillo común en el Pacífico mexicano son originadas por una conducta filopátrica por parte de las hembras. Recordemos que la filopatría se origina por un uso repetitivo de ciertas áreas (generalmente estuarios o bahías pequeñas) por parte de las hembras, con la finalidad de dar a luz y que las crías pasen ahí sus primeras etapas de desarrollo, aumentando así su supervivencia. En *S. lewini* se ha reportado la presencia de neonatos, juveniles y hembras grávidas con base en el análisis de la composición de capturas comerciales en México dentro del Golfo de California en Baja California y Baja California Sur (Torres-Huerta *et al.*, 2008; Saucedo *et al.*, 1982; Compagno *et al.*, 1995; Torres-Huerta, 1999; Smith *et al.*, 2009), en Sinaloa (Saucedo *et al.*, 1982; Bizarro *et al.*, 2007; Manjarrez *et al.*, 1983; Anislado-Tolentino *et al.*, 2008), en Michoacán (Anislado-Tolentino, 2000 y 2008) y en Oaxaca (Alejo-Plata *et al.*, 2007 y Bejarano-Álvarez *et al.*, 2011); pero también en otros sitios de su distribución como Costa Rica (Zanella y López-Garro, 2015), Panamá (Robles *et al.*, 2015) Ecuador (Estupiñán-Montaña *et al.*, 2021), Brasil (Hazin *et al.*, 2001) e Indonesia (Chodrijah y Setyadji, 2015).

Debido a que en el presente estudio no se detectaron diferencias entre áreas de crianza cercanas (entre los estuarios dentro de la misma región), se puede decir que la filopatría en la especie en el Pacífico mexicano es del tipo regional. Chapman *et al.* (2015) definen la filopatría regional como el regreso preferencial de hembras a su región de nacimiento, pero no necesariamente al sitio donde este ocurrió, a diferencia de la filopatría natal que sí es el regreso al sitio exacto de nacimiento del individuo. Es posible evidenciar ambos tipos de filopatría mediante estudios de genética poblacional que señalen una estructura genética entre regiones, como el presente estudio, en conjunto con evidencias que los individuos (especialmente las hembras) pueden moverse entre ellas sin limitaciones, además que para el tipo de filopatría natal se debe contar con la certeza del sitio exacto de nacimiento (Chapman *et al.*, 2015).

Un comportamiento filopátrico resulta en la segregación no aleatoria de los haplotipos a través de las generaciones en un área de crianza y, debido al uso repetitivo de las hembras, resulta en diferencias genéticas en comparación con otras; y dado que el flujo genético es

mediado por machos (o hembras con movimientos fuera de lo común; Daly-Engel *et al.*, 2012), no se esperan diferencias en el ADN nuclear. La estrategia de muestreo de incluir neonatos de las áreas de crianza aumenta la capacidad de detectar diferencias, a medida que los individuos jóvenes mantienen la firma genética en la región de origen y se evita el sesgo resultante del muestreo de individuos adultos provenientes de otras áreas, ya que los neonatos y YOY permanecen cerca de su sitio natal (Feutry *et al.*, 2017; Chapman *et al.*, 2015). En sus primeras etapas de desarrollo, *S. lewini* pasa la mayor parte del tiempo en aguas costeras y someras, como sucede en la bahía de Kaneohe en Hawái, donde los juveniles habitan las áreas de crianza por poco más de un año (Duncan y Holland, 2006); y es precisamente después de esa edad cuando comienzan a aventurarse hacia hábitats de adultos, es decir, aguas alejadas de la costa y a más de 200 metros de profundidad (Hoyos-Padilla *et al.*, 2014).

La filopatría regional ha sido reportada en la especie con estudios genéticos en juveniles de las costas del Atlántico en los Estados Unidos de América y Golfo de México (Daly-Engel *et al.*, 2012). Sin embargo, en el Pacífico oriental, estudios de marcaje han demostrado que los adultos de *S. lewini* son muy propensos a permanecer en sitios de agregación donde realizan actividades trascendentales como son el alumbramiento, la alimentación y el apareamiento (Rojas *et al.*, 2014; Marie *et al.*, 2017). En juveniles, han sido registrados movimientos en el Pacífico oriental tropical (Klimley *et al.*, 1988; Hearn *et al.*, 2010; Bessudo *et al.*, 2011) y el Golfo de California, demostrado que los individuos se mueven de las áreas de crianza (ubicadas en la bahía de La Paz, Baja California y Mazatlán, Sinaloa) a aguas alejadas de la costa durante la noche, con el propósito de alimentarse de especies epi y mesopelágicas, pero regresando a la costa en las primeras horas de la mañana, en busca de protección contra los depredadores y para alimentarse de especies demersales y bentónicas (Aguilar-Castro, 2003; Torres-Rojas *et al.*, 2010).

Sin embargo, se han encontrado diferencias genéticas en el ADNmt entre México y Centroamérica (Panamá) y Sudamérica (Ecuador; Nance *et al.*, 2011), sugiriendo que los movimientos de los individuos se ven limitados también en grandes distancias. Por tanto, la divergencia genética de *S. lewini* puede tener un componente filopátrico pero también uno de fidelidad a sitios de agregación con fines alimenticios, reproductivos o de protección (Klimley y Nelson, 1984; Ketchum *et al.*, 2014b). Estudios de marcaje en el Pacífico oriental

han demostrado que los tiburones martillo dejan las áreas de crianza costeras hacia aguas oceánicas (Hoyo-Padilla *et al.*, 2014), o entre islas (Bessudo *et al.*, 2011; Nalesso *et al.*, 2019). Por lo tanto, las diferencias entre áreas separadas espacialmente dentro del rango de distribución de *S. lewini* en el Pacífico oriental (Duncan *et al.*, 2006; Nance *et al.*, 2011), así como las reportadas en el Atlántico occidental (Chapman *et al.*, 2009), podrían explicarse por una fidelidad de los tiburones a sitios de agregación. Por lo que, la disponibilidad de áreas de crianza costeras o sitios de agregación son de relevancia para la especie, y representan un factor principal que promueven tanto la filopatría, como la estructura genética de la población en un área relativamente pequeña, incluso en una especie ampliamente distribuida como lo *S. lewini* (Duncan *et al.*, 2006).

*Sphyrna lewini* es una especie con la capacidad de realizar movimientos migratorios de grandes distancias, tanto en juveniles como en adultos; algunos estudios han mostrado que los individuos dejan el área de marcaje, eventualmente regresando a ella, por largos periodos de tiempo (Kohler y Turner, 2001; Duncan y Holland, 2006; Bessudo *et al.*, 2011; Diemer *et al.*, 2011; Ketchum *et al.*, 2014 a y b). La mayor distancia recorrida registrada en la especie pertenece a una hembra juvenil de una longitud entre 89-95 cm, la cual luego de viajar por diez meses y medio y recorrer 3,350 km en el Golfo de California, regresó al área de marcaje (Hoyos-Padilla *et al.*, 2014). Sin embargo, algunos estudios también han registrado evidencia de fidelidad a sitios específicos en adultos y juveniles, en zonas aledañas a islas del Pacífico oriental como las Revillagigedo (Aldana-Moreno *et al.*, 2020), isla Malpelo (Bessudo *et al.*, 2011), isla Cocos (Nalesso *et al.*, 2019) y las Galápagos (Hearn *et al.*, 2010). Esto puede ser debido a que estas áreas ofrecen una abundancia de recursos para las especies debido a las surgencias (Robles-Jarero y Lara-Lara 1993), y pueden ser utilizadas con múltiples propósitos; uno podría ser la preferencia de estos hábitats para la explotación del recurso, promoviendo la fidelidad al sitio y aumentando las posibilidades de divergencia genética de las poblaciones (White *et al.*, 2010).

En adición, la dispersión sesgada por el sexo a causa de un comportamiento filopátrico, da como resultado patrones consistentes con diferentes niveles de diferenciación genética entre poblaciones de tiburones. Pequeñas diferencias en el ADNmt acompañadas de homogeneidad genética en el ADN nuclear, pueden mostrarse entre poblaciones de áreas



cercanas debido a la filopatría, mientras que diferencias mayores entre poblaciones separadas espacialmente, tanto en ADNmt como en ADN nuclear, pueden ser debido a la fidelidad a un sitio. Esto coincide con los reportes de divergencia genética en el Pacífico oriental para *S. lewini* (Duncan *et al.*, 2006; Nance *et al.*, 2011), pero también con otras especies de tiburones como *S. zygaena* (Bolaño-Martínez *et al.*, 2019) y otros grandes pelágicos como el atún aleta amarilla (Díaz-Jaimes and Uribe-Alcocer, 2006) y el blanco (Vaux *et al.*, 2021). Este mismo patrón ha sido reportado en el Atlántico occidental entre poblaciones separadas de *S. lewini* (Chapman *et al.*, 2009), *C. leucas* (Karl *et al.*, 2011; Lurrabaquio-Alvarado *et al.*, 2021), *Sphyrna tiburo* (Escatel-Luna *et al.*, 2015; Díaz-Jaimes *et al.*, 2021) *C. limbatus* (Keeney *et al.*, 2005).

En resumen, la divergencia poblacional en *S. lewini* tiene dos factores principales que promueven diferencias a distintos niveles: el primero, que consiste en diferencias entre poblaciones separadas espacialmente, está relacionado con la fidelidad al sitio a áreas de agregación que los individuos utilizan con diversos propósitos como anteriormente se ha descrito (alimentación, reproducción y protección); y el segundo, en escalas espaciales pequeñas, consiste en las diferencias en la composición de haplotipos de ADNmt entre áreas de crianzas originadas por una filopatría regional. No obstante, no podemos descartar que las diferencias encontradas entre las regiones marinas en las secuencias del ADNmt (y su ausencia en el ADN nuclear) pudieran tener un componente histórico, debido a una señal ancestral de restricciones en el flujo genético que desapareció posteriormente. Esto pudo ser propiciado por la última gran glaciación que, al terminar, produjo un incremento en la productividad en aguas costeras en el Pacífico Oriental, favoreciendo la expansión de organismos marinos e incluso terrestres (Wares *et al.*, 2001; Uthicke y Benzie, 2003; Liu *et al.*, 2006; Koutavas *et al.*, 2002).

Existe evidencia de un flujo genético contemporáneo en el Pacífico mexicano en *S. lewini* (Castillo-Olguín *et al.*, 2012), donde como muestran los resultados del presente trabajo, hay una notable disminución migratoria de la región Centro a la Sur. Esto puede deberse a la dinámica compleja de las masas de agua originada por la confluencia entre la extensión tropical de la corriente de California (que fluye hacia el Ecuador), la corriente del Oeste de México (que fluye hacia el polo; Kessler, 2006), y el flujo hacia el Este asociado

con el límite Norte de la circulación anticiclónica en torno al cuenco de Tehuantepec. Asimismo, es una zona de transición tropical-subtropical que forma parte de la alberca cálida del Pacífico oriental (Kessler, 2006) y corresponde a una región donde la zona de mínimo oxígeno es muy somera (Cepeda-Morales *et al.*, 2013); sumado a la generación de remolinos debido a los cambios abruptos en la morfología costera y a la intensificación de las corrientes superficiales (Kurczyn *et al.*, 2012 y 2013; Lavín *et al.*, 2013; Collins *et al.*, 2015; Zamudio *et al.*, 2007). Aunado a esto, como se mencionó anteriormente *S. lewini* es una especie que, a pesar de tener una gran vagilidad, fisiológicamente precisa de permanecer en aguas cálidas cercanas a la superficie para termo-regularse (Klimley *et al.*, 1988; Bessudo *et al.*, 2011; Ketchum *et al.*, 2014a); además que tanto adultos como juveniles forman agregaciones en zonas ricas en nutrientes donde las corrientes son más fuertes tanto en estaciones frías como en cálidas (Duncan y Holland, 2006; Bessudo *et al.*, 2011; Ketchum *et al.*, 2014a).

La ausencia de valores significativos de  $\Phi_{ST}$  entre la región Norte y la Sur puede deberse a la baja tasa mutacional en los elasmobranquios (Martin *et al.*, 1992) ya que, al utilizar genes individuales, puede dificultarse el encontrar una estructura genética entre regiones. La capacidad de detectar estructura depende de la variación del marcador molecular empleado, por lo que, la resolución de esta puede perderse si no se utilizan marcadores moleculares con la suficiente variación. Es frecuente obtener resultados variables en función al marcador utilizado aún en la misma región geográfica (Rocha-Olivares y Sandoval-Castillo, 2003). No obstante, la Región Control ha sido ampliamente utilizada para estudios genéticos por ser una porción muy variable (Domingues *et al.*, 2018). El trabajar con genes individuales implica que el tamaño de muestra deba ser mayor para poder identificar patrones consistentes de divergencia poblacional sin que la resolución se pierda (Feutry *et al.*, 2014). Lo anterior fue evidente en el presente estudio al observar un incremento en la divergencia genética de la región Centro con la Norte y con la Sur a medida que el número de secuencias concatenadas aumentaba para cada región. Un incremento en el tamaño de muestra puede ser determinante para una mejor resolución de los análisis y detectar estructura genética (Dudgeon *et al.*, 2012; Lewallen *et al.*, 2007), considerando que los cálculos de diferenciación genética pudieran haber estado subestimados por los haplotipos únicos (Calle-Arenas y García-Merchán, 2011).

Delinear planes de manejo requiere diferenciar entre fidelidad al sitio y filopatría, ya que tienen diferentes criterios para determinar las áreas prioritarias de conservación. Chapman *et al.*, (2015) distinguen entre ambas en función de la especificidad de las actividades desarrolladas por los individuos en áreas determinadas. Definen la fidelidad al sitio como el regreso de los individuos a un lugar donde residieron para desarrollar cualquier actividad como alimentación, apareamiento o crianza; mientras que, la filopatría se refiere al regreso de los individuos reproductivos a los sitios o regiones de su nacimiento (Chapman *et al.*, 2015). Como se mencionó anteriormente, la mejor manera para evaluar los resultados de la filopatría es a partir de la conjunción de datos de diferentes aproximaciones como datos de marcaje, genética y, recientemente, estudios microquímicos. Los neonatos y YOY empleados en este estudio también fueron analizados usando microquímica de vértebras (Coiraton *et al.*, 2020). Dichos análisis han demostrado ser efectivos para estudiar el origen natal y detectar movimientos entre aguas oceánicas y costeras durante la vida un organismo, especialmente tiburones (Tillett *et al.*, 2012). Como consecuencia, la evidencia de filopatría regional en *S. lewini* en este estudio, coincide con los datos microquímicos en el uso de los estuarios por los neonatos durante las primeras etapas de vida, según lo estimado por la proporción de oligoelementos (Sr y Ba) en las vértebras que, a su vez, es indicativo de residencia en aguas de baja salinidad como son los estuarios (Coiraton y Amezcua-Martínez, 2020). Aunque los patrones de migración de hembras adultas apoyan los movimientos desde aguas abiertas hacia zonas costeras, hay una proporción de individuos de ambos sexos, que permanecen toda su vida en aguas costeras (Coiraton *et al.*, 2020). La proporción de oligoelementos en 4 hembras adultas y sus respectivos embriones (14), además de 15 YOY, mostraron fidelidad al sitio para la región norte (Sinaloa) mientras que los individuos de la región Sur (Chiapas) parecen exhibir movimientos más amplios que llegan a localidades de la región central (Coiraton, 2020). Además, al igual que con el análisis de microquímica de vertebras, algunos individuos de la región Centro (Rebalsito, Bahía Navidad y Marabasco) fueron utilizados también para datos de marcaje de individuos neonatos y YOY en estuarios, mostrando que durante 135 días permanecieron dentro de un área de 5 km alrededor de su sitio de nacimiento (Rosende-Pereiro y Corgos, 2018). Esto sugiere que utilizan el estuario como área de crianza y sustenta las diferencias genéticas obtenidas con los datos de ADNmt del presente trabajo.

Los altos niveles de diversidad genética encontrados en localidades de la región Sur, son consistentes con las grandes estimaciones de  $N_e$ , y podría ser el resultado de la interacción entre la deriva genética y el flujo genético en niveles crecientes de diversidad genética. Las estimaciones del flujo genético muestran que los individuos se mueven, predominantemente, desde la región Sur hacia ubicaciones del norte; como ha sido corroborado por la firma de elementos traza de datos microquímicos que han demostrado que las hembras de la región Sur son capaces de realizar grandes movimientos hacia áreas del Norte, mientras que las hembras de la región Norte tienen una marcada residencia. Patrón que coincide con los altos niveles de diversidad genética y las altas estimaciones de  $N_e$  observadas en localidades de la región Sur, ya que la contribución de las hembras puede influir tanto en el ADNmt como en el ADN nuclear. Sin embargo, debe considerarse que los individuos que migran desde Centroamérica también pueden contribuir a aumentar los niveles de diversidad genética en localidades del Sur, aunque no existen registros de estos movimientos y es algo que precisa ser estudiado. La migración de individuos juega un papel primordial en la redistribución de la variación genética entre poblaciones. La identificación de áreas que contienen niveles más altos de diversidad genética debe ser una prioridad para la conservación, ya que pueden representar reservorios que contribuyan a recuperar la diversidad genética decaída por la sobreexplotación. De acuerdo a los resultados del presente trabajo, se debe prestar atención a las poblaciones de la región Sur del Pacífico mexicano, ya que estas pueden interactuar con otras poblaciones de regiones del norte e incluso de Centroamérica.

Las medidas de actuales de regulación pesquera (NOM-029-PESC 2006; DOF, 2007) y de protección (NOM-009-SAG/PESC-2015; DOF 2016) parecen ser insuficientes para la protección y conservación de la especie, debido posiblemente a los patrones de migración (filopatría de las hembras) y uso de hábitat (fidelidad a las áreas de crianza de los neonatos y YOY). Por lo que para asegurar su reclutamiento es necesario complementarlas con el establecimiento de zonas protegidas o de no pesca que, de acuerdo a los resultados del presente estudio, deberían establecerse principalmente en la región Sur del Pacífico mexicano (Golfo de Tehuantepec, donde los niveles de diversidad genética fueron mayores), región

que no está contemplada en las zonas de refugio o no pesca establecidas en la NOM-029-PESC 2006 (DOF, 2007).

## **9 Conclusiones**

El patrón genético encontrado en el presente estudio en el tiburón martillo común de tres regiones del Pacífico mexicano, señala la existencia de una filopatría regional.

El flujo genético en el tiburón martillo común en el Pacífico mexicano, ocurre predominantemente de Sur a Norte.

La región del Pacífico mexicano con niveles más altos de diversidad genética es la Sur; por lo que, es imperioso realizar un análisis de genética poblacional que incluya poblaciones de Centroamérica para saber si existe migración y si hay una aportación significativa a la diversidad genética del Sur de México.

Dada la importancia de la especie en el área de estudio, es preciso delinear una estrategia de conservación integral considerando como prioridad continuar con las restricciones a la pesca en áreas de crianza para la especie; así como, la delimitación de diversas zonas de protección distribuidas en la costa del golfo de Tehuantepec, con la finalidad de preservar la viabilidad y salvaguardar el acervo genético de las poblaciones del tiburón martillo en el Pacífico oriental tropical.

## 10 Literatura citada

Adams, D.H. y R. Paperno. 2007. Preliminary assessment of a nearshore nursery ground for the scalloped hammerhead off the Atlantic Coast of Florida. American Fishery Society Symposium. 50: 165-174.

Aguilar-Castro, N.A. 2003. Ecología trófica de juveniles de tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional. 113 pp.

Aldana-Moreno, A., E. M. Hoyos-Padilla, R. González-Armas, F. Galván-Magaña, A. Hearn, A. P. Klimley, ... y J. T. Ketchum. 2020. Residency and diel movement patterns of the endangered scalloped hammerhead *Sphyrna lewini* in the Revillagigedo National Park. Journal of Fish Biology. 96 (2): 543-548.

Alejo-Plata, C., J.L. Gómez-Márquez, S. Ramos y E. Herrera. 2007. Presencia de neonatos y juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) en la costa de Oaxaca, México. Revista de Biología Marina y Oceanografía. 42 (3): 403-413.

Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California, en B.H. Ketchum (ed.), Estuaries and enclosed seas. Elsevier, Amsterdam. 427-449.

Álvarez-Borrego, S. y R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California, en J.P. Dauphin y B. Simoneit (eds.), The Gulf and the Peninsular Province of the Californias. American Association of Petroleum Geologists Memoir 47, Tulsa. 555-567.

Andreotti, S., S. von der Heyden, R. Henriques, M. Rutzen, M. Mejer, H. Oosthuizen, y C. A. Matthee. 2016. New insights into the evolutionary history of white sharks, *Carcharodon carcharias*. Journal of Biogeography, 43(2): 328-339.

Anislado-Tolentino, V. 2000. Ecología pesquera del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en el litoral del estado de Michoacán, México. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 115 pp.

Anislado-Tolentino, V. y C. Robinson-Mendoza. 2001. Edad y crecimiento del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en el Pacífico Central de México. *Ciencias Marinas*. 27 (4): 501-520.

Anislado-Tolentino, V. 2008. Demografía y pesquería del tiburón martillo, *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) (Pisces: Elasmobranchii) en dos provincias oceanográficas del Pacífico mexicano. Tesis de Doctorado en Ciencias, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 115 p.

Anislado-Tolentino, V., M.G. Cabello, F.A. Linares y C.R. Mendoza. 2008. Age and growth of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) from the Southern coast of Sinaloa, México. *Hidrobiológica*. 18: 31-40.

Armour, A. L., R. Neuman, S. Gobert y A.J. Jeffreys. 1994. Isolation of human simple repeat *loci* by hybridization selection. *Human Molecular Genetics* 3(4): 599-605.

Avise, C.J. 1994. *Molecular Markers, Natural History & Evolution*. Chapman & Hall. USA. 511 pp.

Avise, J.C. 1998. Conservation genetics in the marine realm. *Journal of Heredity*. 89: 377-382.

Avise, J.C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Awadalla, P. y K. Ritland. 1997. Microsatellite variation and evolution in the *Mimulus guttatus* species complex with contrasting mating systems. *Molecular Biology and Evolution*. 14: 1023-1034.

Badan-Dangon, A. 1998. Coastal circulation from the Galápagos to the Gulf of California, en A.R. Robinson y K.H. Brink (eds.), *The Sea*, vol. 11, John Wiley, Nueva York, 315-343.

Baker, J.D., G.A. Antonelis, C.W. Fowler y A.E. York. 1995. Natal site fidelity in northern fur seals, *Callorhinus ursinus*. *Animal Behaviour*. 50: 237-247.

Bartley, D. M. 2005. Status of the world's fishery genetic resources. The Role Of Biotechnology. Villa Gualino, Turin, Italy.

Bejarano-Álvarez, M., F. Galván Magaña y R.I. Ochoa Báez. 2011. Reproductive biology of the scalloped Hammerhead shark *Sphyrna lewini* (Chondrichthyes: Sphyrnidae) off southwest Mexico. *Aqua, International Journal of Ichthyology*. 17(1): 11-22.

Benjamini, Y. y D. Yekutieli. 2001. The control of the false discovery rate in multiple testing under dependency. *Annals of statistics*. 1165-1188.

Bessudo, S., G.A. Soler, A.P. Klimley, J.T. Ketchum, A. Hearn y R. Arauz. 2011. Residency of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) at Malpelo Island and evidence of migration to other islands in the Eastern Tropical Pacific. *Environmental Biology of Fishes* 91: 165–176.

Bizarro, J., W. Smith, R. Hueter, J. Tyminski, J.F. Márquez-Farías, J.L. Castillo-Géniz, G.M. Cailliet y C.J. Villavicencio-Garayzar. 2007. The status of shark and ray fishery resources in the Gulf of California: Applied research to improve management and conservation. Report to the David and Lucille Packard Foundation. 237.

Bolaño-Martínez, N., S. Hernández-Muñoz, M. Uribe-Alcocer, F. Galván-Magaña, P. A. Ritchie, G. D. León, ... y P. Díaz-Jaimes. 2019. Population genetic divergence as consequence of past range expansion of the smooth hammerhead shark *Sphyrna zygaena*. *Hydrobiologia*. 837 (1): 31-46.

Bowen, B.W. y S.A. Karl 2007. Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Molecular Ecology*. 16: 4886–4907.

Branstetter, S. 1987. Age, growth and reproductive biology of the Silky Shark, *Carcharhinus falciformis*, and the Scalloped Hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*. 19: 161-173.

Bush, A. 2003. Diet and diel feeding periodicity of juvenile scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, in Kaneohe Bay, Oahu, Hawáii. *Environmental Biology Fish*. 67: 1–11.



- Calle-Arenas, W.C., y V.H. García-Merchán. 2011. Estadística filogeográfica en *Culex annulirostris*: construcción de redes de haplotipos en estudios de genealogías intraespecíficas, usando tres metodologías diferentes. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*. 23: 31-41.
- Camhi, M. 1998. *Sharks on the line: a state-by-state analysis of sharks and their fisheries*. National Audubon Society, New York. 158 pp.
- Carrera, R. 1991. The sharks of Uruguay: identification and biological aspects. *Serie de Divulgación*. 3. 103.
- Castañeda-Suárez, J.D. y L.J. Sandoval-Londoño. 2007. Hábitos alimentarios del tiburón martillo, *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Pacífico Ecuatoriano. En: J. Martínez-Ortiz, F. Galvan-Magaña (eds) *Tiburones en el Ecuador: casos de estudio*. EPESPO- PMRC, Manta, 66–76.
- Castilho, R., M. Freitas, G. Silva, J. Fernandez-Carvalho, R. Coelho. 2007. Morphological and mitochondrial DNA divergence validates blackmouth, *Galeus melastomas*, and Atlantic sawtail catsharks, *Galeus atlanticus*, as separate species. *Journal of Fish Biology*. 70 (Supplement C): 346-358.
- Castillo-Olguín, E., M. Uribe-Alcocer y P. Díaz-Jaimes. 2012. Evaluación de la estructura genética poblacional de *Sphyrna lewini* para la identificación de unidades de conservación en el Pacífico mexicano. *Ciencias Marinas*. 38 (4): 635-652.
- Castro, J. I. 1993. The shark nursery of Bull Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental Biology Fishes* 38: 37–48.
- Cepeda-Morales, J., G. Gaxiola-Castro, E. Beier, y V. M. Godínez. 2013. The mechanisms involved in defining the northern boundary of the shallow oxygen minimum zone in the eastern tropical Pacific Ocean off Mexico. *Deep-Sea Research I*. **76**: 1–12.

- Chabot, C. L., M. Espinoza, I. Mascareñas-Osorio, y A. Rocha-Olivares. 2015. The effect of biogeographic and phylogeographic barriers on gene flow in the brown smoothhound shark, *Mustelus henlei*, in the northeastern Pacific. *Ecology and Evolution*. 5(8): 1585-1600.
- Chapman, D.D., P.A. Prodohl, J. Gelsleichter, C.A. Manire y S.S. Mahmood. 2004. Predominance of genetic monogamy by females in a hammerhead shark, *Sphyrna tiburo*: implications for shark conservation. *Molecular Ecology*. 13:1965– 1974.
- Chapman, D.D., D. Pinhal y M.S. Shivji. 2009. Tracking the fin trade: genetic stock identification in western Atlantic scalloped hammerhead sharks *Sphyrna lewini*. *Endangered Species Research*. 9: 221-228.
- Chapman, D.D, K.A. Feldheim, Y.P. Papastamatiou y R.E. Hueter. 2015. There and back again: a review of residency and return migrations in sharks, with implications for population structure and management. *Annual Review of Marine Science*. 7: 547–70.
- Chen, C.T., T.C. Leu, S.J. Joung y N.C.H. Lo. 1990. Age and growth of the Scalloped Hammerhead, *Sphyrna lewini*, in northeastern Taiwan waters. *California Wild (formalmente conocida como Pacific Science)*. 44(2): 156-170.
- Chen, X., D. Xiang, Y. Xu y X. Shi. 2015. Complete mitochondrial genome of the scalloped hammerhead *Sphyrna lewini* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae). *Mitochondrial DNA*. 26(4): 621–622.
- Chodriyah, U., y B. Setyadi. 2015. Some biological aspects of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini* Griffith & Smith, 1834) caught from coastal fisheries in the eastern Indian Ocean. *Indonesian Fisheries Research*. 21: 91–97.
- CITES. 2013. Notificación a las Partes núm. 2013/012: En miendas a los Apéndices I y II de la Convención, Secretaría de la CITES, Ginebra; disponible en: <http://www.cites.org/sites/default/files/esp/notif/2013/S-Notif-2013-012.pdf>
- Clarke, T.A. 1971. Ecology of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, en Hawái. *California Wild (formalmente conocida como Pacific Science)*. 25: 133-144.

Coiraton C., F. Amezcua e I. H. Salgado-Ugarte. 2017. Estructura de longitudes de las capturas del tiburón martillo común (*Sphyrna lewini*) en el Pacífico mexicano. *Ciencia Pesquera*. 25 (1): 27-40.

Coiraton, C., J. Tovar-Ávila, K. C. Garcés-García, J. A. Rodríguez-Madrigal, R. Gallegos-Camacho, D. A. Chávez-Arrenquín, & F. Amezcua. 2019. Periodicity of the growth-band formation in vertebrae of juvenile scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* from the Mexican Pacific Ocean. *Journal of Fish Biology*. 95 (4): 1072-1085.

Coiraton C. 2020. Historia de vida del tiburón martillo *Sphyrna lewini* en el Pacífico mexicano. Tesis de Doctorado en Ciencias, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 155 pp.

Coiraton C. y F. Amezcua. 2020. In utero elemental tags in vertebrae of the scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* reveal migration patterns of pregnant females. *Scientific Reports*. 10: 1799 pp.

Coiraton C., F. Amezcua y J.T. Ketchum. 2020. New insights into the migration patterns of the scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* based on vertebral microchemistry. *Marine Biology*. 167: 58 pp.

Collins, C. A., R. Castro, y A. Mascarenhas. 2015. Properties of an upper ocean front associated with water mass boundaries at the entrance to the Gulf of California, November 2004. *Deep-Sea Research II*. 119: 48–60.

Compagno, L.J.V. 1984. *Sharks of the world*. FAO. Roma. 4 (1 y 2): 655 pp.

Compagno, L. J. V., F. Krupp y W. Schneider. 1995. Tiburones. Pacífico Centro-Oriental. En: *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca*. FAO. Roma. 2 (1): 718 pp.

CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA. 2007. *Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad marina de México: océanos, costas e islas*. México.

CONAPESCA-INP. 2004. Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México.

Corro-Espinosa, D. 1997. Análisis preliminar de la pesquería artesanal de tiburones en el norte de Nayarit y sur de Sinaloa. CRIP-Mazatlán. Informe técnico del Instituto Nacional de la Pesca (inédito).

Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*. 56: 707-717.

Cortés, E. 2004. Incorporating uncertainty into demographic modeling: application to shark populations and their conservation. *Conservation Biology*. 16: 1048–1062.

Daly-Engel, T.S., R.D. Grubbs, K.A. Feldheim, B. Bowen, y R.J. Toonen. 2010. Is multiple mating beneficial or unavoidable? Low multiple paternity and genetic diversity in the shortspine spurdog *Squalus mitsukurii*. *Marine Ecology Progress Series*. 403: 255-267.

Daly-Engel, T.S., K.D. Seraphin, K.N. Holland, J.P. Coffey, H.A. Nance, R.J. Toonen y B.W. Bowen. 2012. Global phylogeography with mixed-marker analysis reveals male-mediated dispersal in the endangered scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*). *PLoS ONE*. 7 (1).

de Jesús Suárez-Moo, P., A. Rocha-Olivares, O. Zapata-Pérez, A. Quiroz-Moreno, y L. F. Sánchez-Teyer. 2013. High genetic connectivity in the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, from the southeast Gulf of Mexico inferred from AFLP fingerprinting. *Fisheries research*. 147: 338-343.

Dervey, M. E., J.C. Bell, D.N. Smith, D.B. Neale y G.F. Moran. 1996. A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD and microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 92: 673-679.

Díaz-Jaimes P., M. Uribe-Alcocer. 2006. Spatial differentiation in the eastern Pacific yellowfin tuna revealed by microsatellite variation. *Fisheries Science*. 72 (3): 590–596.

Díaz-Jaimes, P, N. J. Bayona-Vásquez, E. Escatel-Luna, *et al.* 2021. Population genetic divergence of bonnethead sharks *Sphyrna tiburo* in the western North Atlantic: Implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine Freshwater Ecosystems*. 31: 83– 98.

Diemer, K.M., B.Q. Mann y N.E. Hussey. 2011. Distribution and movement of scalloped hammerhead *Sphyrna lewini* and smooth hammerhead *Sphyrna zygaena* sharks along the east coast of southern Africa. *African Journal of Marine Science* 33: 229-238.

DOF. 2007. NORMA Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas: Especificaciones para su aprovechamiento. Diario Oficial de la Federación, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, Estados Unidos Mexicanos.

DOF. 2016. NORMA Oficial Mexicana NOM-009-SAG/PESC-2015, Que establece el procedimiento para determinar las épocas y zonas de veda para la captura de las diferentes especies de la flora y fauna acuáticas, en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos. Diario Oficial de la Federación, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, Estados Unidos Mexicanos.

Domingues, R.R., A.W.S. Hilsdorf, y O.B.F. Gadig. 2018. The importance of considering genetic diversity in shark and ray conservation policies. *Conservation Genetic*. 19: 501-525.

Dudgeon, C. L., D. C. Blower, D. Broderick, J. L. Giles, B. J. Holmes, T. Kashiwagi, ... y J. R. Ovenden. 2012. A review of the application of molecular genetics for fisheries management and conservation of sharks and rays. *Journal of fish biology*. 80 (5): 1789-1843.

Dudley, S. y C. Simpfendorfer. 2006. Population status of 14 shark species caught in the protective gillnets off KwaZulu-Natal beaches, South Africa, 1978-2003. *Marine and Freshwater Research*. 57: 225-240.

Dulvy, N. K., N. Pacoureau, C. L. Rigby, R. A. Pollom, R. W. Jabado, D. A. Ebert, ... y C. A. Simpfendorfer. 2021. Overfishing drives over one-third of all sharks and rays toward a global extinction crisis. *Current Biology*. 31 (21): 4773-4787.

- Duncan, K.M. y K.N. Holland 2006. Habitat use, growth rates and dispersal patterns of juvenile scalloped hammerhead sharks *Sphyrna lewini* in a nursery habitat. *Marine Ecology Progress Series*. 312: 211–221.
- Duncan, K.M., A.P. Martin, B.W. Bowen y H.G. de Couet. 2006. Global phylogeography of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*). *Molecular Ecology*. 15: 2239-2251.
- Engelhaupt, D., A.R. Hoelzel, C. Nicholson, A. Frantzis, S. Mesnick, *et al.* 2009. Female philopatry in coastal basins and male dispersion across the North Atlantic in a highly mobile marine species, the sperm whale (*Physeter macrocephalus*). *Molecular Ecology*. 18: 4193–4205.
- Escatel-Luna E., D. H. Adams, M. Uribe-Alcocer, V. Islas-Villanueva, P. Díaz-Jaimes. 2015. Population genetic structure of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from the western North Atlantic Ocean based on mtDNA sequences. *Journal of Heredity*. 106: 355–365.
- Estupiñán-Montaño, C., M. Carrera-Fernández, y F. Galván-Magaña. 2021. Reproductive biology of the scalloped hammerhead (*Sphyrna lewini*) in the central-eastern Pacific Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 101 (2): 465-470.
- Excoffier, L. y H.E.L. Lischer. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. 10: 564-567.
- FAO. 2012. Estado mundial de la pesca y acuicultura 2012. FAO. Roma.
- Farrel, E.D., M.W. Clarke, S. Mariani 2009. A simple genetic identification method for Northeast Atlantic smoothhound sharks (*Mustelus* spp.). *ICES Journal of Marine Science*. 66: 561-565.
- Feldheim, K.A., S.H. Gruber, J.D. DiBattista, E.A. Babcock, S.T. Kessel, A.P. Hendry, E.K. Pikitch, M.V. Ashley y D.D. Chapman. 2014. Two decades of genetic profiling yields first evidence of natal philopatry and long-term fidelity to parturition sites in sharks. *Molecular Ecology*. 23 (1): 110-117.

Feutry, P. P.M. Kyne, R.D. Pillans, X. Chen, G.J. Naylor, P.M. Grewe. 2014. Mitogenomics of the Speartooth Shark challenges ten years of control region sequencing. *BioMed Central Evolutionary Biology*. 14 (232): 1-9.

Feutry, P., O. Berry, P. M. Kyne, R. D. Pillans, R. M. Hillary, P. M. Grewe, ... y M. Bravington. 2017. Inferring contemporary and historical genetic connectivity from juveniles. *Molecular Ecology*. 26(2): 444-456.

Fiedler, P.C. 1992. Seasonal climatologies and variability of Eastern tropical pacific surface waters U.S. National Marine Fisheries Services Technical Report. 109: 1-65.

Freeland, J. R., 2005. *Molecular Ecology*. John Wiley & Sons, England. 320 pp.

Furlog-Estrada E., E. Ríos-Jara y J. Tovar-Ávila. 2014. Evaluación del riesgo ecológico de la pesca artesanal para tiburones capturados en la entrada al Golfo de California. *Hidrobiología*. 24: 83-97.

Furlog-Estrada E., J. Tovar-Ávila, J. C. Pérez-Jiménez, E. Ríos-Jara. 2015. Resilience of *Sphyrna lewini*, *Rhizoprionodon longurio* and *Carcharhinus falciformis* at the entrance to the Gulf of California after three decades of exploitation. *Ciencias Marinas*. 41: 49-63.

Golstein, D.B. y D.D. Pollock. 1994. Least-squares estimation of molecular distance – noise abatement in phylogenetic reconstruction. *Theoretical Applied Genetics*. 12: 432-440.

Grant, W. S. y B. W. Bowen. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*. 89: 415-426.

Grant, W. S. 2006. Status and trends in genetic resources of capture fisheries. En: *Workshop on Status and Trends in Aquatic Genetic Resources: a Basis for International Policy*. 8-10 May 2006, Victoria, British Columbia, Canada. Bartley D. M. Harvey, B. J.; Pullin, R. S. V., eds. *FAO Fisheries Proceedings*. Rome. 5: 179 pp.

Graves, J. E. 1998. Molecular insights into the population structures of cosmopolitan marine fishes. *Journal of Heredity*. 89: 427-437.

Green, M.E., S.A. Appleyard, W. White, S. Tracey y J. Ovenden. 2017. Variability in multiple paternity rates for grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*) and scalloped hammerheads (*Sphyrna lewini*). *Scientific Reports*. 7: 1-8.

Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*. 41: 95-98.

Haig, S. M. 1998. Molecular contributions to conservation. *Ecology*. 79 (2): 413-425.

Hang, S. M. 1998. Molecular contributions to conservation. *Ecology*. 79: 413-425.

Harden Jones, F.R. 1968. *Fish Migration*. The Camelot Press Ltd., London, UK. 325 pp.

Harry, A.V., W.G. Macbeth, A.N. Gutteridge y C.A. Simpfendorfer. 2011. The life histories of endangered hammerhead sharks (Carcharhiniformes, Sphyrnidae) from the east coast of Australia. *Journal of Fish Biology*. 78: 2026-2051.

Hazin, F., A. Fischer y M. Broadhurst. 2001. Aspects of the reproductive biology of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, off northeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*. 61: 151-159.

Hearn, A., J. Ketchum, A.P. Klimley, E. Espinoza y C. Peñaherrera. 2010. Hotspots within hotspots? Hammerhead shark movements around Wolf Island, Galapagos Marine Reserve. *Marine Biology*. 157: 1899-1915.

Heupel, M. R., J.K. Carlson y C.A. Simpfendorfer. 2007. Sharks nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series*. 337: 287-297.

Heist, J., J.A. Musick y E. Graves. 1996. Genetic population structure of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) inferred from restriction fragment length polymorphism analysis of mitochondrial DAN. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 53: 583-588.

Hilborn, R., C.A. Akselrud, H. Peterson y G.A. Whitehouse. 2020. The trade-off between biodiversity and sustainable fish harvest with area-based management, *ICES Journal of Marine Science*. fsaa139



- Hoffman, J.I. y Forcada J. 2012. Extreme natal philopatry in female Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Mammalian Biology*. 77: 71-73.
- Hoyos-Padilla, E.M., J.T. Ketchum, A.P. Klimley y F. Galván-Magaña. 2014. Ontogenetic migration of a female scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* in the Gulf of California. *Animal Biotelemetry*. 2: 17.
- Hueter, R.E., M.R. Heupel, E.J. Heist y D.B. Keeney. 2005. Evidence of philopatry in sharks and implications for the management of shark fisheries. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 35: 239-247.
- Jones, O. R., y J. Wang. 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources*. 10: 3.
- Jorgensen, S.J., A.P. Klimley y A.F. Muhlia-Melo. 2009. Scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini*, utilizes deep-water, hypoxic zone in the Gulf of California. *Journal of Fish Biology*. 74: 1682-1687.
- Karl, S.A. 2008. The effect of multiple paternity on the genetically effective size of a population. *Molecular Ecology*. 17: 3973-3977.
- Karl, S.A., A.L.F. Castro, J.A. Lopez, *et al.* 2011. Phylogeography and conservation of the bull shark (*Carcharhinus leucas*) inferred from mitochondrial and microsatellite DNA. *Conservation Genetics*. 12:371–382.
- Karl, S.A., A.L.F. Castro, y R.C. Garla. 2012. Population genetics of the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*) in the western Atlantic. *Marine Biology*. 159: 489-498.
- Keeney, D.B., M.R. Heupel, R.E. Hueter y E.J. Heist. 2003. Genetic heterogeneity among blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, continental nurseries along the U.S. Atlantic and Gulf of Mexico. *Marine Biology*. 143: 1039-1046.
- Keeney, D.B., M.R. Heupel, R.E. Hueter y E.J. Heist. 2005. Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of the genetic structure of blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) nurseries

in the northwestern Atlantic, Gulf of Mexico, and Caribbean Sea. *Molecular Ecology*. 14: 1911-1923.

Keeney, D.B., y E.J. Heist. 2006. Worldwide phylogeography of the blacktip shark (*Carcharhinus limbatus*) inferred from mitochondrial DNA reveals isolation of western Atlantic populations coupled with recent Pacific dispersal. *Molecular Ecology*. 15: 3669-3679.

Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69: 181-217.

Ketchum, J.T., A. Hearn, A.P. Klimley, E. Espinoza, C. Peñaherrera, J.L. Largier. 2014a. Seasonal changes in movements and habitat preferences of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) while refuging near an oceanic island. *Marine Biology*. 161: 755–767.

Ketchum, J.T., A. Hearn, A.P. Klimley, C. Peñaherrera, E. Espinoza, S. Bessudo, G. Soler, R. Arauz. 2014b. Inter-island movements of scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) and seasonal connectivity in a marine protected area of the eastern tropical Pacific. *Marine Biology*. 161: 939.

Klimley, A.P. 1983. Social organization of schools of the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith), in the Gulf of California. *Doctoral dissertation*, University of California. San Diego. La Jolla. 341 pp.

Klimley, A.P. y D.R. Nelson. 1984. Diel movement patterns of the scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) in relation to El Bajo Espiritu Santo: a refuging central-position social system. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 15: 45-54.

Klimley, A.P. 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Environmental Biology of Fishes*. 18(1): 27-40.

Klimley, A.P., S.B. Butler, D.R. Nelson y A.T. Stull. 1988. Diel movements of scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini* Griffith and Smith, to and from a seamount in the Gulf of California. *Journal of Fish Biology*. 33: 751–761.

Klimley, A.P. 1993. Highly directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and subsurface irradiance, temperature, bathymetry, and geomagnetic field. *Marine Biology* 117: 1–22.

Kohler, N.E. y P.A. Turner. 2001. Shark tagging: a review of conventional methods and studies. *Environmental Biology of Fishes* 60: 191-223.

Koutavas, A., J. Lynch-Stieglitz, T. M. Marchitto, J.P. Sachs. 2002. El Nino-like pattern in ice age tropical Pacific sea surface temperature. *Science*. 297: 226–230.

Kurczyn, J. A., E. Beier, M. F. Lavín, y A. Chaigneau. 2012. Mesoscale eddies in the northeastern Pacific tropical-subtropical transition zone: Statistical characterization from satellite altimetry. *Journal of Geophysical Research*. 117: 1–17.

Kurczyn, J. A., E. Beier, M. F. Lavín, A. Chaigneau y V. M. Godínez, 2013: Anatomy and evolution of a cyclonic mesoscale eddy observed in the northeastern Pacific tropical-subtropical transition zone. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 118: 5931–5950.

Lara-Lara, J.R., E. Millán-Núñez, R. Millán-Núñez y C. Bazán-Guzmán. 2003. Producción primaria del fitoplancton en el Pacífico mexicano (1992-2000), en M.T. Barreiro-Güemes, M.E. Meave del Castillo, M. Signoret-Poillon, M.G. Figueroa-Torres (eds.), *Planctología Mexicana*. Sociedad Mexicana de Planctología, A.C., México. 103-124.

Lara-Lara, J.R., *et al.* 2008. Los ecosistemas marinos, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México. 135-159.

Laurrabaquio-Alvarado, N.S., P. Díaz-Jaimes, S. Hinojosa-Álvarez, *et al.* 2021. Mitochondrial DNA genome evidence for the existence of a third divergent lineage in the western Atlantic Ocean for the bull shark (*Carcharhinus leucas*). *Journal of Fish Biology*. 99 (1): 275-282.

Lavín, M. F., R. Castro, E. Beier y V. M. Godínez. 2013. Mesoscale eddies in the southern Gulf of California during summer: Characteristics and interaction with the wind stress. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 118: 1367–1381.

- Leigh, J.W. y D. Bryant. 2015. PopART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*. 6(9): 1110–1116.
- Lewallen, E.A., T.W. Anderson y A.J. Bohonak. 2007. Genetic structure of leopard shark (*Triakis semifasciata*) populations in California waters. *Marine Biology*. 152 (3): 599-609.
- Liu, K.M. y C.T. Chen. 1999. Demographic Analysis of the Scalloped Hammerhead, *Sphyrna lewini*, in the Northwestern Pacific. *Fisheries Science*. 65: 218-223.
- Liu, J. X., T. X. Gao, Z. M. Zhuang, X. S. Jin, K. Yokogawa, y Y. P. Zhang. 2006. Late Pleistocene divergence and subsequent population expansion of two closely related fish species, Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and Australian anchovy (*Engraulis australis*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 40 (3): 712-723.
- Lohmann, K.J., C.M.F. Lohmann, J. Roger Brothers y N.F. Putman. 2013. Natal homing and imprinting in sea turtles. In: *The Biology of Sea Turtles Volume III* (eds Wyneken J, Lohmann KJ, Musick JA). CRC Press, Boca Raton, Florida. 59-78.
- Maguire, J.J., M.P. Sissenwine, J. Csirke, R.J.R. Grainger y S.M. Garcia. 2006. The state of world highly migratory, straddling and other high seas fisheries resources and associated species. *FAO Fisheries Technical Paper*. Rome. 495: 84 pp.
- Maduna, S. N., C. da Silva, S. P. Wintner, R. Roodt-Wilding, y A. E. Bester-van der Merwe. 2016. When two oceans meet: regional population genetics of an exploited coastal shark, *Mustelus mustelus*. *Marine Ecology Progress Series*. 544. 183-196.
- Manjarrez, C., F. Juárez, J. Rodríguez, A. González, R. Díaz, X. Lizárraga y A. Vega. 1983. Estudio sobre algunos aspectos biológicos pesqueros del tiburón en la zona sur de Sinaloa. *Memoria de Servicio Social, Universidad Autónoma de Sinaloa*. 79 pp.
- Marie, A.D., C. Miller, C. Cawich, *et al.* 2017. Fisheries-independent surveys identify critical habitats for young scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) in the Rewa Delta, Fiji. *Scientific Reports*. 7: 1-12.

- Márquez-Farías, J.F. 2002. The artisanal ray fishery in the Gulf of California: Development, fisheries research and management issues. *Shark News* (Newsletter on the IUCN Shark Specialist Group). 14: 12-13.
- Marteinsdóttir, G. y H. Pardoe. 2008. Effects of fishing on inter and intra stock diversity of marine resources. En: Kawamura T., Takeuchi T., Beard T. D., Jr. and Kaiser M. J., eds. *Fisheries for Global Welfare and Environment, 5<sup>th</sup> World Fisheries Congress 2008*: 27-43.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 797 pp.
- Mendizábal, O.D., R. Vélez-Marín, S. Soriano-Velásquez, L.V. González-Ania. 2001. Tiburones oceánicos del Pacífico mexicano. En: Cisneros Mata M.a. y Díaz de León A.J. (eds.). *Sustentabilidad y Pesca responsable en México, 1999-2000*. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA.
- Moritz, C. 1994. Defining Evolutionarily Significant Units for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 9 (10): 373-375.
- Mourier, J., S. Planes. 2013. Direct genetic evidence for reproductive philopatry and associated fine-scale migrations in female blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) in French Polynesia. *Molecular Ecology*. 22: 201-214.
- Musick, J.A. 1999. Ecology and conservation of long-lived marine animals. En: Musick J.A. Ed. *Life in the Slow Lane: Ecology and Conservation of Long-Lived Marine Animals*. Bethesda, MD: American Fisheries Society Symposium 23: 1–10.
- Nalesso, E., A. Hearn, O. Sosa-Nishizaki, T. Steiner, A. Antoniou, A. Reid, ... y R. Arauz. 2019. Movements of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) at Cocos Island, Costa Rica and between oceanic islands in the Eastern Tropical Pacific. *PloS one*. 14 (3) e0213741.
- Nance, H.A., T.S. Daly-Engel y P.B. Mako. 2009. New microsatellite *loci* for the endangered scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Molecular Ecology Resources*. 9(3): 955-957.

Nance H.A., Klimley P., Galván-Magaña F., Martínez-Ortíz J. y Marko P.B. 2011. Demographic processes underlying subtle patterns of population structure in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. PLoS ONE 6: 1-12.

Naylor, G. J. P., A. P. Martin, E. G. Matisson, y W.M. Brown. 1997. The interrelationships of lamniform sharks: testing hypotheses with sequence data. En Molecular Systematics of Fishes (Kocher, T. D. & Stepien, C. A. eds), San Diego: Academic Press. 199–214 pp.

Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world. John Wiley & Sons Inc. 539 pp.

Noriega, R., J.M. Werry, W. Sumpton, D. Mayer y S.Y. Lee. 2011. Trends in annual CPUE and evidence of sex and size segregation of *Sphyrna lewini*: Management implications in coastal waters of northeastern Australia. Fisheries Research. 110: 472-477.

O'Connell, M. y J.M. Wright. 1997. Microsatellite DNA in fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries. 7: 331-363.

Ovenden, J.R., J.A. Morgan, R. Street, A. Tobin, C. Simpfendorfer, W. Macbeth y D. Welch. 2011. Negligible evidence species *Rhizoprionodon acutus* (Rüppel, 1837) and *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) with contrasting biology. Marine Biology. 158: 1497-1509.

Parker, P.G., Snow A.A., Schug M.D., Booton G.C. and Fuerst P.A. 1998. What molecules can tell us about populations: choosing and using a molecular marker. Ecology. 79 (2): 361-382.

Pardini, A.T., C.S. Jones, L.R. Noble, B. Kreiser, H. Malcolm, *et al.* 2001. Sex-biased dispersal of great white sharks. Nature. 412: 139-140.

Peakall, R. y P.E. Smouse. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Molecular Ecology Notes. 6: 288-295.

Peakall R. y P.E. Smouse. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. Bioinformatics. 28: 2537-2539.

Pérez-Jiménez, JC, O. Sosa-Nishizaki y E. Furlong-Estrada. 2005. Artisanal shark fishery at “Tres Mariás” Islands and Isabel Island in the Central Mexican Pacific. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 35: 333-343 pp.

Pérez-Jiménez, JC. 2014. Historical records reveal potential extirpation of four hammerhead sharks (*Sphyrna* spp.) in Mexican Pacific waters. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 24: 671–683.

Pereyra, S., G. García, P. Miller, S. Oviedo, y A. Domingo. 2010. Low genetic diversity and population structure of the narrownose shark (*Mustelus schmitti*). *Fisheries Research*. 106 (3): 468-473.

Portnoy, D.S., J.R. McDowell, E.J. Heist, J.A. Musick y J.E. Graves. 2010. World phylogeography and male-mediated gene flow in the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*. *Molecular Ecology*. 19: 1994–2010.

Portnoy D.S. y Heist E.J. 2012. Molecular markers: progress and prospects for understanding reproductive ecology in elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*. 80 (5): 1120–1140.

Portnoy, D. S., C. M., Hollenbeck, D. M. Bethea, B. S. Frazier, J. Gelsleichter, y J.R. Gold. 2016. Population structure, gene flow, and historical demography of a small coastal shark (*Carcharhinus isodon*) in US waters of the Western Atlantic Ocean. *ICES Journal of Marine Science*. 73(9): 2322-2332.

Posada, D. y K.A. Crandall. 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*. 14: 817-818.

Prugnolle, F., y T. De Meeûs. 2002. Inferring sex-biased dispersal from population genetic tools: a review. *Heredity*. 88(3): 161-165.

Queller, D.C., J.E. Strassmann y C.R. Hughes. 1993. Microsatellites and kinship. *Trends in Ecology & Evolution*. 8: 285-289.

Quintanilla, S., A. Gómez, C. Mariño-Ramírez, C. Sorzano, S. Bessudo, G. Soler, J. E. Bernal y S. Caballero. 2015. Conservation genetics of scalloped hammerhead shark in the Pacific coast of Colombia. *Journal of Heredity*. 106: 448-458.

Raymond, M.L. y F. Rousset. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicist. *Journal of Heredity*. 86: 248-249.

Rigby, C.L., N.K. Dulvy, R. Barreto, J. Carlson, D. Fernando, *et al.* 2019. *Sphyrna lewini*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T39385A2918526.

Robles-Jarero, E.G., y J.R. Lara-Lara. 1993. Phytoplankton biomass and primary productivity by size classes in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Plankton Research*. 15: 1341-1358.

Robles, Y.A., L.A. Montes, y Á.J. Vega. 2015. Caracterización de la captura de tiburones por la pesca artesanal en los manglares de David, Golfo de Chiriquí, Pacífico de Panamá. *Tecnociencia*. 17: 11–30.

Rocha-Olivares, A. y J.R. Sandoval-Castillo. 2003. Diversidad mitocondrial y estructura genética en poblaciones alopátricas del huachinango del Pacífico *Lutjanus peru*. *Ciencias Marinas*. 29 (2): 197-209.

Roden, G. 1972. Termohaline structure and baroclinic flow across the Gulf of California entrance and in the Revillagigedo Island region. *Journal of Physical Oceanography*. 2: 177-183.

Rojas, Y. E. T., F. P. Osuna, A. Herrera, F. G. Magaña, S. A. García, H. Villalobos Ortíz. y L. Sampson. 2014. Feeding grounds of juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) in the south-eastern Gulf of California. *Hydrobiologia*. 726 (1): 81-94.

Rooker, J.R., D.H. Secor, G. DeMetrio, R. Schloesser, B.A. Block y J.D. Neilson. 2008. Natal homing and connectivity in Atlantic Bluefin tuna populations. *Science*. 322: 742-744.

Rosel, P.E. y B.A. Block. 1996. Mitochondrial control region variability and global population structure in the swordfish, *Xiphias gladius*. *Marine Biology*. 125: 11-22.



- Rosende-Pereiro, A. y Corgos A. 2018. Pilot acoustic tracking study on young of the year scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, within a coastal nursery area in Jalisco, Mexico, Latin American Journal of Aquatic Research. 46 (4): 645-659.
- Rossouw, C., S.P. Wintner y A.E. Bester-Van Der Merwe. 2016. Assessing multiple paternity in three commercially exploited shark species: *Mustelus mustelus*, *Carcharhinus obscurus* and *Sphyrna lewini*. Journal of Fish Biology. 89 (2): 1125-41.
- Rozas, J., P. Librado, J.C. Sánchez-Del Barrio, X. Messeguer y R. Rozas. 2010. DNA Sequence Polymorphism (DnaSP). Versión 5.10.01. Universitat de Barcelona.
- Rus Hoelzel, A., M. S. Shivji, J. Magnussen, y M. P. Francis. 2006. Low worldwide genetic diversity in the basking shark (*Cetorhinus maximus*). Biology letters. 2 (4): 639-642.
- Ryder, O. A. 1986. Species conservation and systematic: the dilemma of subspecies. Trends in Ecology and Evolution. 1: 9-10.
- Sandoval-Laurrabaquio, N., V. Islas-Villanueva, D. H. Adams, M. Uribe- Alcocer, J. R. Alvarado-Bremer, y P. Díaz-Jaimes. 2019. Genetic evidence for regional philopatry of the Bull Shark (*Carcharhinus leucas*), to nursery areas in estuaries of the Gulf of Mexico and western North Atlantic ocean. Fisheries Research. 209: 67–74
- Santana-Hernández, H. 1997. Relación del éxito de la pesca palangrera con la temperatura superficial y la profundidad en el Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Saucedo, C., G. Colado, J. Martínez, S. Burgos, J. Chacón y J. Espinoza. 1982. Contribución al estudio de la pesquería del tiburón en la zona sur del estado de Sinaloa. Memoria del Servicio Social Universitario, Universidad Autónoma de Sinaloa, 68 pp.
- Schlötterer, C. y J. Peberon. 1998. The use of microsatellites for genetic analysis of natural populations – a critical review. En: Molecular Approaches to Ecology and Evolution. R. desalle y B. Schierwater (eds). Birkhäuser Verlag AG, Basel. 1998. 364 pp.

Secor, D.H. 2002. Historical roots of the migration triangle. *ICES Journal of Marine Science*. 215: 329-335.

Selkoe, K. A., y R. J. Toonen. 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology letters*. 9 (5): 615-629.

Schultz, J.K., K.A. Feldheim, S.H. Gruber, M.V. Ashley, T.M. McGovern, y B.W. Bowen. 2008. Global phylogeography and seascape genetic of the lemon sharks (genus *Negaprion*). *Molecular Ecology*. 17: 5336-5348.

Sinclair, M. 1988. *Marine Population: An Essay on Population Regulation and Speciation*. University of Washington Press. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 69 (1): 247-247.

Smale, M.J. y G. Cliff. 1998. Cephalopods in the diets of four shark species (*Galeocerdo cuvier*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena* and *S. mokarran*) from kwazul-natal, South Africa. *Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution*. In: Payne A.I.L., Lipinski M.R., Clarke M.R. y Roeleveld M.A.C. 8Eds). *South African Journal of Marine Science*. 20: 241-253.

Smith, W.D., J.J. Bizarro, G.M. Cailliet. 2009. La pesca artesanal de elasmobranquios en la costa oriental de Baja California, México: Características y consideraciones de manejo. *Ciencias Marinas*. 35: 209–236.

Soriano-Velásquez, S.R., A. Solís-Nava, C. Ramírez-Santiago, A. Cid del Prado-Vera. y G.J.L. Castillo. 2001. Tiburones del Golfo de Tehuantepec. *En: Cisneros Mata M.a. y Díaz de León A.J. (eds.). Sustentabilidad y Pesca responsable en México, 1999-2000*. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. 211-236 pp.

Soriano-Velásquez, S.R., D.E. Acal-Sánchez, J.L. Castillo-Géniz, N. Vázquez-Gómez y C. E. Ramírez-Santiago. 2006. Tiburones del Golfo de Tehuantepec. *En: F. Arreguín-Sánchez, L. Beléndez-Moreno, I. M. Gómez-Humarán, R. Solana-Sansorres y C. Rangel-Dávalos (eds.). Sustentabilidad y Pesca responsable en México. Evaluación y manejo*. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. 323-360 pp.

- Spaet, J.L.Y., R.W. Jabado, A.C. Henderson, A.B.M. Moore y M.L. Berumen. 2015. Population genetics of four heavily exploited shark species around the Arabian Peninsula. *Ecology and Evolution*. 5: 2317-2332.
- Stoner, D.S., J.M. Grady, K.A. Pride y J.M. Quattro. 2003. Amplification primers for the mitochondrial control region and sixth intron of nuclear-encoded lactate dehydrogenase A gene in elasmobranch fishes. *Conservation Genetics*. 4: 805-808.
- Sweijd, N.A., R.C.K. Bowie, B.S. Evans y A.L. Lopata. 2000. Molecular genetics and the management and conservation of marine organisms. *Hidrobiología*. 420: 152-164.
- Thorrold, S.R., C. Latkoczy, P.K. Swart y C.M. Jones. 2001. Natal homing in a marine fish Metapopulation. *Science*. 291: 297-299.
- Tillett, B.J., M.G. Meekan, I.C. Field, D.C. Thorburn, J.R. Ovenden. 2012. Evidence for reproductive philopatry in the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Journal of Fish Biology*. 80: 2140-2158.
- Tomczak, M. y S. Godfrey. 1994. *Regional Oceanography: an Introduction*. 2da ed. Daya publishing House. Nueva Delhi, India. 390 pp.
- Torres-Huerta, A.M., 1999. Observaciones sobre la biología reproductiva de la cornuda barrosa *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith 1834) (Pises: Sphyrnidae) en aguas del Noroeste de México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México 68 pp.
- Torres-Huerta, A.M., C. Villavicencio-Garayzar y D. Corro-Espinosa 2008. Biología reproductiva de la cornuda común *Sphyrna lewini* Griffith & Smith (Sphyrnidae) en el Golfo de California. *Hidrobiología*. 18 (3): 227-238.
- Torres-Rojas, Y.E., A. Hernández-Herrera, F. Galván-Magaña, V.G. Alatorre-Ramírez. 2010. Stomach content analysis of juvenile scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* captured off the coast of Mazatlán, Mexico. *Aquatic Ecology*. 44: 301-308.

- Uthicke, S., y J. A. H. Benzie. 2003. Gene flow and population history in high dispersal marine invertebrates: Mitochondrial DNA analysis of *Holothuria nobilis* (Echinodermata: Holothuroidea) populations from the Indo-Pacific. *Molecular Ecology*. 12 (10): 2635-2648.
- Valdez-Holguín, J.E., S. Álvarez-Borrego y C.C. Trees. 1999. Seasonal and spatial characterization of the Gulf of California phytoplankton photosynthetic parameters. *Ciencias Marinas*. 25: 445-467.
- Van Oosterhout, C., W.F. Hutchinson, D.P. Willis y P. Shipley. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*. 4 (3): 535-538.
- Vaux, F., S. Bohn, J. R. Hyde, y K. G. O'Malley. 2021. Adaptive markers distinguish North and South Pacific Albacore amid low population differentiation. *Evolutionary Applications*. eea.13202.
- Vendramin, G.G., L. Lelli, P. Rossi y M. Morgante. 1996. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae. *Molecular Ecology*. 5: 595-598.
- Verissimo, A., J.R. McDowell y J.E. Graves. 2010. Global population structure of the spiny dogfish *Squalus acanthias*, a temperate shark with an antitropical distribution. *Molecular Ecology*. 19: 1651–1662.
- Vignaud, T. M., J. Mourier, J. A. Maynard, R. Leblois, J. L. Spaet, E. Clua, ... y S. Planes. 2014. Blacktip reef sharks, *Carcharhinus melanopterus*, have high genetic structure and varying demographic histories in their Indo-Pacific range. *Molecular Ecology*. 23 (21): 5193-5207.
- Waples, R.S. 1995. Evolutionarily significant units and the conservation of biological diversity under the Endangered Species Act. In: J.L. Nielsen (ed.), *Evolution and the Aquatic Ecosystem: Defining Unique Units in Population Conservation*. American Fisheries Society Symposium. Bethesda, Maryland. 17: 8–27.

- Waples, R. S., y Do, C. H. I. 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary  $N_e$  using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary applications*. 3(3): 244-262.
- Ward, R.D. 2000. Genetics in fisheries management. *Hydrobiologia*. 420 (1): 191-201.
- Wares, J. P., S. Gaines, y C. W. Cunningham. 2001. A comparative study of asymmetric migration events across a marine biogeographic boundary. *Evolution*. 55 (2): 295-306.
- White, C., K.A. Selkoe, J. Watson, D.A. Siegel, D.C. Zacherl y R.J. Toonen. 2010. Ocean currents help explain population genetic structure. *Proceedings of the Royal Society B*. 277: 1685-1694.
- Wright, J.M. y P. Bentzen. 1994. Microsatellites: genetic markers for the future. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 4: 384-388.
- Wyrtki, K. 1966. Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 44: 33-68.
- Zamudio, L., H. E. Hurlburt, E. J. Metzger, y C. E. Tilburg. 2007: Tropical wave-induced oceanic eddies at Cabo Corrientes and the María Islands, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 112: 1–17.
- Zanella, I. y A. López-Garro. 2015. Abundancia, reproducción y tallas del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Carcharhiniformes, Sphyrnidae) en la pesca artesanal de Golfo Dulce, Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 63 (1): 307-317.
- Zeh, J.A. y D.W. Zeh. 1997. The evolution of polyandry II: post copulatory defenses against genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 264: 69-75.
- Zeh, J.A. y D.W. Zeh. 2003. Toward a new sexual selection paradigm: polyandry, conflict an incompatibility. *Ethology*. 109: 929-950.

## ANEXO

### I. Equilibrio Hardy-Weinberg.

Obtenido mediante GenePop versión en línea por localidad. Parámetros de cadena de Markov: longitud de la cadena: 1,000,000, pasos de desmemorización: 100,000 (Método de Fisher). Donde *Het.Obs.* Heterocigosis observada, *Het.Esp.* Heterocigosis esperada, *P* valor de *P*, y *D.E.* Desviación Estándar.

La Reforma					Verde Camacho				
Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.	Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.
SI 13	0.6	0.58161	0.68261	0.00045	SI 13	0.42857	0.36264	1	0
SI 18	0.53333	0.67816	0.38072	0.00044	SI 18	0.42857	0.74725	0.09487	0.00029
SI25	0.66667	0.86897	0.05361	0.00013	SI25	1	0.9011	1	0
SI 27	0.4	0.48736	0.19063	0.00044	SI 27	0.42857	0.56044	0.3273	0.00047
SI28	0.73333	0.86207	0.35269	0.00044	SI28	0.57143	0.81319	0.02604	0.00015
SI33	0.66667	0.8069	0.00002	0	SI33	0.71429	0.74725	0.87139	0.0003
SI38	0.8	0.85287	0.43092	0.00055	SI38	1	0.86813	0.16169	0.00034
SI45	0.64286	0.58466	0.7112	0.00047	SI45	0.85714	0.67033	1	0
SI53	0.46154	0.65538	0.03145	0.00019	SI53	0.42857	0.73626	0.03734	0.00019
SI54	0.73333	0.61609	0.47892	0.00045	SI54	0.42857	0.38462	1	0
SI71	0.5	0.53439	0.37935	0.00038	SI71	0.42857	0.38462	1	0
SI77	0.86667	0.90115	0.65352	0.00035	SI77	0.83333	0.81818	0.95402	0.00019
SI81	0.64286	0.75926	0.11918	0.00034	SI81	0.66667	0.84848	0.43084	0.00052
SI86	0.71429	0.70106	0.54232	0.00055	SI86	0.57143	0.75824	1	0
SI89	0.93333	0.82299	0.1878	0.00041	SI89	1	0.92308	0.01026	0.00008
Chametla					Las Cabras				
Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.	Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.
SI 13	0.65517	0.58197	0.91032	0.0002	SI 13	0.54545	0.63636	0.02114	0.00013
SI 18	0.65517	0.63279	0.9448	0.00022	SI 18	0.52381	0.67944	0.04299	0.00019
SI25	0.75	0.87532	0.00206	0.00003	SI25	0.66667	0.87456	0.00819	0.00008
SI 27	0.71429	0.66494	0.88585	0.00038	SI 27	0.47619	0.66318	0.13165	0.00031
SI28	0.7931	0.8663	0.32554	0.00037	SI28	0.81818	0.84567	0.97422	0.00015
SI33	0.86207	0.7562	0.47093	0.00039	SI33	0.77273	0.77167	0.31783	0.0003
SI38	0.75	0.78701	0.40708	0.00035	SI38	0.7619	0.79907	0.84634	0.00028
SI45	0.53571	0.66234	0.43453	0.00048	SI45	0.72727	0.66385	0.13925	0.00031
SI53	0.67857	0.74481	0.58204	0.00047	SI53	0.65	0.73846	0.30203	0.00039
SI54	0.68966	0.49183	0.07009	0.00026	SI54	0.54545	0.50423	0.40069	0.00042
SI71	0.55172	0.55112	0.94622	0.00028	SI71	0.45455	0.59937	0.02988	0.00015
SI77	0.88889	0.87911	0.00897	0.00004	SI77	0.80952	0.87805	0.00059	0.00002
SI81	0.85185	0.86094	0.25099	0.00043	SI81	0.81818	0.78858	0.88024	0.00029
SI86	0.75862	0.7314	0.42049	0.00052	SI86	0.78947	0.68421	0.84054	0.00035
SI89	0.86207	0.79976	0.72425	0.00031	SI89	0.86364	0.86892	0.95324	0.00019

## I. Equilibrio Hardy-Weinberg (continuación)

Teacapán					Boca de Camichín				
Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.	Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.
SI 13	0.61765	0.72169	0.40546	0.0003	SI 13	0.7	0.69474	0.74357	0.00046
SI 18	0.58824	0.67735	0.0729	0.00026	SI 18	0.5	0.73684	0.13808	0.0003
SI25	0.66667	0.8113	0.05349	0.00013	SI25	0.6	0.75789	0.16908	0.00039
SI 27	0.64516	0.63511	0.40672	0.00039	SI 27	0.5	0.55263	0.18581	0.00039
SI28	0.84848	0.81818	0.1068	0.0002	SI28	1	0.81579	0.9042	0.00027
SI33	0.79412	0.74539	0.65699	0.00036	SI33	0.8	0.72632	1	0
SI38	0.81818	0.76037	0.07005	0.00027	SI38	0.9	0.8	0.12968	0.0003
SI45	0.61765	0.65979	0.83644	0.00037	SI45	0.7	0.65263	0.77164	0.0004
SI53	0.84848	0.77016	0.09218	0.00025	SI53	0.7	0.75789	0.41854	0.00047
SI54	0.38235	0.44293	0.01945	0.00013	SI54	0.4	0.36316	1	0
SI71	0.52941	0.69447	0.00215	0.00004	SI71	0.44444	0.66013	0.12133	0.00025
SI77	0.69697	0.86014	0.06208	0.00014	SI77	1	0.89474	0.61859	0.00039
SI81	0.76471	0.78358	0.03392	0.00015	SI81	0.6	0.71053	0.53976	0.00054
SI86	0.67647	0.71554	0.21857	0.00042	SI86	0.8	0.61579	0.7702	0.0004
SI89	0.88235	0.85601	0.17731	0.00023	SI89	0.9	0.86316	0.29393	0.00044
Punta Santa Cruz					Rebalsito				
Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.	Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.
SI 13	0.6	0.71579	0.09305	0.00029	SI 13	0.55	0.71538	0.01444	0.0001
SI 18	0.3	0.75263	0.00887	0.0001	SI 18	0.4375	0.6129	0.01949	0.00012
SI25	1	0.86928	1	0	SI25	0.72222	0.90635	0.0966	0.00016
SI 27	0.66667	0.60131	1	0	SI 27	0.65	0.5359	0.58754	0.00051
SI28	0.88889	0.90196	0.83903	0.0002	SI28	0.83333	0.86508	0.24158	0.00022
SI33	0.7	0.76316	0.13969	0.00034	SI33	0.78947	0.7596	0.58217	0.00043
SI38	0.88889	0.82353	0.7693	0.00045	SI38	0.68421	0.8165	0.60612	0.00039
SI45	0.4	0.64737	0.0524	0.00024	SI45	0.63158	0.63016	0.76254	0.00041
SI53	0.6	0.68947	0.14266	0.00034	SI53	0.8	0.7141	0.21501	0.00036
SI54	0.66667	0.66667	0.75452	0.00045	SI54	0.61111	0.53175	1	0
SI71	0.625	0.575	0.54933	0.0005	SI71	0.47368	0.53627	0.11285	0.00029
SI77	0.8	0.89474	0.20155	0.00037	SI77	0.7	0.86026	0.0231	0.00015
SI81	0.6	0.82105	0.06466	0.00024	SI81	0.8	0.82821	0.21377	0.00038
SI86	0.8	0.72632	1	0	SI86	0.76471	0.6328	0.28609	0.00045
SI89	1	0.82105	0.63439	0.00047	SI89	0.8	0.74103	0.31489	0.00033

## I. Equilibrio Hardy-Weinberg (continuación)

Bahía Navidad					Marabasco				
Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.	Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.
SI 13	0.675	0.68481	0.76762	0.00023	SI 13	0.35294	0.50802	0.16212	0.00038
SI 18	0.54054	0.76046	0.00776	0.00009	SI 18	0.625	0.6371	0.90325	0.00028
SI25	0.75	0.85823	0.00001	0	SI25	0.82353	0.85918	0.48529	0.0003
SI 27	0.675	0.59114	0.35043	0.00039	SI 27	0.625	0.66129	0.87621	0.00034
SI28	0.76316	0.83895	0.39146	0.00034	SI28	0.8125	0.8125	0.70572	0.0004
SI33	0.73684	0.74491	0.65438	0.00036	SI33	0.58824	0.78431	0.08887	0.00024
SI38	0.71795	0.78954	0.36865	0.00037	SI38	0.6875	0.66331	0.14652	0.00037
SI45	0.6	0.6788	0.03706	0.0002	SI45	0.52941	0.57754	0.77214	0.0004
SI53	0.72222	0.79695	0.08777	0.0003	SI53	0.64706	0.72906	0.49418	0.00039
SI54	0.675	0.55918	0.70109	0.00039	SI54	0.4375	0.43347	0.47834	0.0005
SI71	0.61538	0.56677	0.95899	0.00016	SI71	0.47059	0.63102	0.10165	0.00025
SI77	0.65	0.90285	0	0	SI77	0.85714	0.87566	0.22995	0.0003
SI81	0.825	0.82405	0.09637	0.00028	SI81	0.70588	0.76827	0.57671	0.00053
SI86	0.82051	0.70996	0.59384	0.00047	SI86	0.82353	0.76471	0.98932	0.0001
SI89	0.675	0.79146	0.03059	0.0002	SI89	0.82353	0.80214	0.61082	0.00057
Salina Cruz					Puerto Madero				
Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.	Locus	Het.Obs.	Het.Esp.	P	D.E.
SI 13	0.64151	0.63342	0.77652	0.00036	SI 13	0.58333	0.68347	0.0158	0.00006
SI 18	0.60377	0.78958	0.00006	0.00001	SI 18	0.40351	0.73141	0	0
SI25	0.86792	0.88769	0.87977	0.00019	SI25	0.86667	0.88361	0.04354	0.00015
SI 27	0.58824	0.72724	0.00087	0.00002	SI 27	0.63158	0.61357	0.2505	0.00051
SI28	0.81132	0.86217	0.14346	0.00029	SI28	0.84211	0.86415	0.39155	0.0004
SI33	0.73585	0.74142	0.73371	0.00033	SI33	0.77966	0.76938	0.07942	0.00025
SI38	0.8	0.78525	0.03479	0.00018	SI38	0.83929	0.81145	0.08889	0.00032
SI45	0.67925	0.71914	0.96976	0.00017	SI45	0.55357	0.65814	0.12091	0.00028
SI53	0.65385	0.73096	0.1459	0.00025	SI53	0.73684	0.73467	0.93084	0.00023
SI54	0.35849	0.3301	0.88905	0.00031	SI54	0.35	0.39958	0.0619	0.00022
SI71	0.32075	0.47673	0	0	SI71	0.26316	0.48052	0	0
SI77	0.83019	0.88212	0.04792	0.0001	SI77	0.85965	0.88542	0.60858	0.00025
SI81	0.77358	0.79712	0.94945	0.0002	SI81	0.77193	0.80065	0.93448	0.0002
SI86	0.76471	0.67521	0.70231	0.00045	SI86	0.78571	0.74582	0.78614	0.00039
SI89	0.75	0.81796	0.00765	0.00007	SI89	0.9	0.85462	0.60772	0.00036



## II. Desequilibrio de ligamiento

Obtenido mediante GenePop versión en línea. Parámetros de cadena de Markov: desmemorización 1,000; grupos 100 e interacciones por grupos 1000. Dónde GL son grados de libertad y P probabilidad.

Locus	Par	Chi2	GL	P
Micro13	Micro18	11.535976	24	0.984648
Micro13	Micros25	12.603515	22	0.943633
Micro18	Micros25	18.433895	20	0.558849
Micro13	Micro27	12.344436	24	0.975742
Micro18	Micro27	44.378676	24	0.006892
Micros25	Micro27	13.204093	22	0.927312
Micro13	Micro28	9.438159	20	0.977254
Micro18	Micro28	14.057024	20	0.827593
Micros25	Micro28	6.647162	20	0.997692
Micro27	Micro28	18.281059	20	0.568899
Micro13	Micro33	30.047779	24	0.183173
Micro18	Micro33	26.244017	24	0.340901
Micros25	Micro33	15.232729	22	0.852058
Micro27	Micro33	28.307496	24	0.247284
Micro28	Micro33	>51.72888	820	<0.000125
Micro13	Micro38	20.360688	24	0.676091
Micro18	Micro38	20.899545	24	0.644644
Micros25	Micro38	10.170156	22	0.984695
Micro27	Micro38	16.291872	24	0.877254
Micro28	Micro38	14.4977	20	0.804392
Micro33	Micro38	24.965861	24	0.407618
Micro13	Micro45	27.531032	24	0.280315
Micro18	Micro45	28.150012	24	0.253763
Micros25	Micro45	10.601809	22	0.979979
Micro27	Micro45	24.864794	24	0.413138
Micro28	Micro45	20.755884	20	0.411624
Micro33	Micro45	20.864061	24	0.646731
Micro38	Micro45	34.712906	24	0.072773
Micro13	Micro53	24.039029	24	0.459367
Micro18	Micro53	15.486851	24	0.905702
Micros25	Micro53	>51.04191	22	<0.000423
Micro27	Micro53	34.999958	24	0.068401
Micro28	Micro53	12.883997	20	0.882306
Micro33	Micro53	31.608952	24	0.13699
Micro38	Micro53	15.684587	24	0.899123
Micro45	Micro53	21.899861	24	0.585244
Micro13	Micro54	11.76023	24	0.982477
Micro18	Micro54	29.903147	24	0.187983
Micros25	Micro54	15.436509	20	0.75091
Micro27	Micro54	17.096697	24	0.844509
Micro28	Micro54	15.742925	20	0.732439
Micro33	Micro54	21.701104	24	0.597101
Micro38	Micro54	20.611205	24	0.661541
Micro45	Micro54	23.221825	24	0.506737
Micro53	Micro54	8.393632	24	0.998635
Micro 27	Micro71	19.853024	24	0.705103
Micro28	Micro71	25.565785	20	0.180636
Micro33	Micro71	22.823817	24	0.530218
Micro38	Micro71	29.262906	24	0.210393
Micro45	Micro71	29.483118	24	0.202477
Micro53	Micro71	17.074171	24	0.845481
Micro54	Micro71	28.189517	24	0.252128
Micro13	Micro77	18.596659	22	0.670085
Micro18	Micro77	6.078418	22	0.999674
Micros25	Micro77	6.514857	18	0.99362
Micro27	Micro77	17.094923	22	0.758101
Micro28	Micro77	16.404841	18	0.564316
Micro33	Micro77	11.182873	22	0.972042
Micro38	Micro77	17.01134	22	0.762736
Micro45	Micro77	13.644443	22	0.913617
Micro53	Micro77	10.60783	22	0.979906
Micro54	Micro77	16.23575	22	0.804016
Micro71	Micro77	25.218831	20	0.193187
Micro13	Micro81	29.275522	22	0.137161
Micro18	Micro81	19.964335	22	0.585271
Micros25	Micro81	8.321153	22	0.996202
Micro27	Micro81	28.00012	22	0.175677
Micro28	Micro81	10.837684	20	0.950324
Micro33	Micro81	18.092846	22	0.700469
Micro38	Micro81	10.313225	22	0.983236
Micro45	Micro81	14.582009	22	0.879543
Micro53	Micro81	24.728402	22	0.310238
Micro54	Micro81	10.690864	22	0.978885
Micro71	Micro81	16.00152	22	0.81581
Micro77	Micro81	16.711203	20	0.671639
Micro13	Micro86	9.496222	22	0.990326
Micro18	Micro86	17.398909	22	0.740973
Micros25	Micro86	7.0965	22	0.998865
Micro27	Micro86	14.585399	22	0.879408
Micro28	Micro86	4.915139	20	0.999757
Micro33	Micro86	19.232075	22	0.630957
Micro38	Micro86	25.28031	22	0.283859
Micro45	Micro86	26.087144	22	0.247959
Micro53	Micro86	18.144416	22	0.697392
Micro54	Micro86	19.01498	22	0.644403
Micro71	Micro86	11.091811	22	0.973414
Micro77	Micro86	21.572296	20	0.364162
Micro81	Micro86	27.37674	22	0.197266
Micro13	Micro89	14.805342	24	0.926325
Micro18	Micro89	14.483652	24	0.934962

Micro13	Micro71	20.205012	24	0.68506	Micros25	Micro89	19.447774	22	0.61754
Micro18	Micro71	9.546486	24	0.996177	Micro27	Micro89	19.143804	24	0.744278
Micros25	Micro71	6.608943	20	0.997784	Micro28	Micro89	17.401491	20	0.62677

Locus	Par	Chi2	GL	P
Micro33	Micro89	22.301481	24	0.561278
Micro38	Micro89	22.066935	24	0.575272
Micro45	Micro89	17.595397	24	0.822183
Micro53	Micro89	24.235995	24	0.448171
Micro54	Micro89	17.434136	24	0.829565
Micro71	Micro89	21.504335	24	0.608825
Micro77	Micro89	19.317371	22	0.625657
Micro81	Micro89	24.352396	22	0.329032
Micro86	Micro89	10.625014	22	0.979698

### III. Análisis de parentesco COLONY

Obtenido mediante COLONY v.2.0.5.8, con las siguientes condiciones: Sistema de apareamiento I: polígamo, Sistema de apareamiento II: con endogamia, Especie: dioica y diploide, Longitud de la corrida: larga, Método de análisis: máxima verosimilitud, y Precisión: alta. RE La Reforma, VC Verde Camacho, C Chametla, LC Las Cabras, T Teacapán, BoC Boca de Camichín, PSC Punta Santa Cruz, RB Rebalito, BN Bahía Navidad, M Marabasco, SC Salina Cruz y PM Puerto Madero. P probabilidad.

#### Hermanos completos

Muestra	Muestra	P
BN10	BN11	1
BN10	BN12	0.998
BN11	BN12	0.998
BN15	BN16	0.97
SC37	SC47	0.982

#### Medios hermanos

Muestra	Muestra	P	Muestra	Muestra	P	Muestra	Muestra	P
Re9	Re15	1	LC8	LC9	1	LC2	LC11	0.955
Re9	Re15	1	LC8	LC22	1	LC15	LC20	0.953
Re10	Re15	0.999	LC8	LC9	1	T9	T19	1
Re1	Re14	0.955	LC8	LC22	1	T9	T23	1
C16	C24	1	LC3	LC4	1	T9	T34	1
C16	C24	1	LC3	LC20	1	T9	T19	1
C12	C20	1	LC3	LC4	1	T9	T23	1
C12	C22	1	LC3	LC20	1	T9	T34	1
C12	C20	1	LC10	LC17	1	T4	T30	1
C12	C22	1	LC10	LC17	1	T4	T30	1

C19	C26	0.999	LC1	LC13	0.999	T3	T6	1
C13	C27	0.998	LC5	LC7	0.994	T3	T6	1
C20	C21	0.993	LC4	LC22	0.991	T24	T32	1
C9	C22	0.992	LC18	LC19	0.982	T24	T32	1
C5	C23	0.989	LC12	LC22	0.977	T20	T22	1
C17	C24	0.989	LC13	LC19	0.976	T20	T22	1
C2	C7	0.988	LC1	LC19	0.976	T9	T33	0.999
C1	C21	0.984	LC4	LC12	0.972	T32	T34	0.999
C23	C26	0.97	LC12	LC17	0.967	T18	T31	0.999

**Análisis de parentesco COLONY (continuación)**  
**Medios hermanos**

Muestra	Muestra	P	Muestra	Muestra	P	Muestra	Muestra	P
T26	T27	0.998	BN37	BN42	1	BN19	BN24	0.955
T2	T27	0.998	BN34	BN41	1	BN24	BN39	0.952
T12	T30	0.998	BN21	BN38	1	M2	M14	0.996
T5	T22	0.992	BN21	BN38	1	M2	M6	0.993
T7	T13	0.984	BN2	BN4	1	M13	M17	0.976
T11	T15	0.982	BN2	BN13	1	SC9	SC24	1
T21	T25	0.981	BN2	BN4	1	SC9	SC33	1
T4	T13	0.98	BN2	BN13	1	SC9	SC53	1
T13	T30	0.98	BN17	BN22	1	SC6	SC39	1
T14	T30	0.979	BN17	BN22	1	SC6	SC42	1
T12	T14	0.979	BN14	BN37	1	SC5	SC10	1
T3	T23	0.977	BN14	BN38	1	SC5	SC17	1
T7	T30	0.966	BN14	BN42	1	SC5	SC20	1
T4	T7	0.966	BN14	BN37	1	SC5	SC44	1
T12	T25	0.96	BN14	BN38	1	SC5	SC46	1
T18	T20	0.958	BN14	BN42	1	SC5	SC51	1
T16	T29	0.956	BN1	BN23	1	SC46	SC51	1
BoC3	BoC4	0.955	BN1	BN23	1	SC45	SC52	1
Rb8	Rb15	1	BN8	BN25	0.999	SC43	SC50	1
Rb8	Rb11	1	BN32	BN35	0.999	SC43	SC52	1
Rb8	Rb15	1	BN3	BN25	0.999	SC39	SC40	1
Rb8	Rb11	1	BN13	BN14	0.999	SC39	SC42	1
Rb6	Rb14	1	BN5	BN35	0.998	SC38	SC39	1
Rb6	Rb14	1	BN5	BN32	0.997	SC38	SC40	1
Rb5	Rb11	1	BN40	BN42	0.996	SC38	SC51	1
Rb5	Rb11	1	BN9	BN36	0.994	SC36	SC41	1
Rb17	RB18	1	BN9	BN25	0.992	SC32	SC44	1
Rb17	RB18	1	BN8	BN9	0.992	SC32	SC45	1
Rb9	Rb15	0.999	BN8	BN36	0.992	SC32	SC52	1
Rb13	Rb19	0.997	BN25	BN36	0.992	SC30	SC40	1
Rb12	Rb19	0.994	BN14	BN15	0.991	SC30	SC41	1
Rb10	Rb14	0.991	BN13	BN15	0.99	SC27	SC53	1

Rb3	Rb14	0.988	BN22	BN37	0.988	SC24	SC33	1
Rb15	Rb17	0.985	BN22	BN38	0.988	SC22	SC33	1
BN8	BN34	1	BN22	BN42	0.988	SC20	SC46	1
BN8	BN41	1	BN14	BN22	0.988	SC20	SC51	1
BN8	BN34	1	BN1	BN35	0.987	SC19	SC32	1
BN8	BN41	1	BN37	BN38	0.986	SC19	SC45	1
BN7	BN41	1	BN37	BN39	0.986	SC19	SC52	1
BN7	BN41	1	BN21	BN32	0.981	SC17	SC20	1
BN39	BN40	1	BN13	BN16	0.963	SC17	SC29	1
BN38	BN42	1	BN14	BN16	0.961	SC17	SC46	1

### Analisis de parentesco COLONY (continuación)

#### Medios hermanos

Muestra	Muestra	P	Muestra	Muestra	P	Muestra	Muestra	P
SC17	SC51	1	PM48	PM55	1	PM9	PM23	0.95
SC12	SC16	1	PM47	PM49	1	PM9	PM31	0.95
SC11	SC22	1	PM47	PM52	1	PM9	PM33	0.95
SC11	SC33	1	PM40	PM43	1	PM7	PM60	0.95
SC10	SC44	1	PM34	PM46	1	PM6	PM7	0.95
SC17	SC51	1	PM33	PM47	1	PM6	PM29	0.95
SC5	SC27	0.999	PM33	PM49	1	PM6	PM47	0.95
SC27	SC44	0.999	PM33	PM52	1	PM6	PM60	0.95
SC18	SC45	0.999	PM3	PM6	1	PM43	PM48	0.95
SC10	SC27	0.999	PM3	PM7	1	PM43	PM55	0.95
SC16	SC31	0.998	PM26	PM55	1	PM43	PM56	0.95
SC14	SC23	0.998	PM23	PM31	1	PM43	PM56	0.95
SC3	SC7	0.993	PM23	PM43	1	PM40	PM48	0.95
SC11	SC30	0.989	PM20	PM33	1	PM40	PM55	0.95
SC11	SC41	0.989	PM20	PM47	1	PM39	PM42	0.95
SC16	SC34	0.985	PM20	PM49	1	PM39	PM47	0.95
SC2	SC4	0.984	PM19	PM20	1	PM34	PM37	0.95
SC9	SC13	0.982	PM17	PM18	1	PM31	PM33	0.95
SC29	SC45	0.982	PM14	PM17	1	PM31	PM51	0.95
SC18	SC22	0.982	PM14	PM18	1	PM30	PM39	0.95
SC18	SC29	0.982	PM14	PM30	1	PM30	PM42	0.95
SC18	SC33	0.982	PM1	PM5	1	PM3	PM29	0.95
SC13	SC23	0.982	PM1	PM21	1	PM3	PM60	0.95
SC13	SC24	0.982	PM4	PM17	0.999	PM29	PM60	0.95
SC13	SC33	0.982	PM16	PM38	0.998	PM25	PM32	0.95
SC11	SC18	0.982	PM12	PM19	0.998	PM23	PM33	0.95
SC15	SC23	0.98	PM15	PM58	0.996	PM22	PM23	0.95
SC13	SC14	0.98	PM12	PM20	0.995	PM22	PM31	0.95
SC12	SC18	0.974	PM20	PM52	0.993	PM22	PM33	0.95
SC12	SC29	0.974	PM55	PM56	0.987	PM22	PM54	0.95
SC12	SC45	0.974	PM48	PM56	0.987	PM18	PM30	0.95
SC14	SC27	0.952	PM8	PM40	0.985	PM18	PM42	0.95
SC14	SC53	0.952	PM22	PM46	0.98	PM18	PM60	0.95

PM9	PM11	1	PM49	PM50	0.977	PM17	PM30	0.95
PM8	PM41	1	PM2	PM4	0.967	PM17	PM42	0.95
PM7	PM29	1	PM2	PM17	0.966	PM16	PM25	0.95
PM7	PM30	1	PM40	PM56	0.963	PM14	PM42	0.95
PM6	PM39	1	PM18	PM39	0.958	PM11	PM22	0.95
PM53	PM54	1	PM17	PM39	0.958	PM11	PM23	0.95
PM51	PM53	1	PM14	PM39	0.958	PM11	PM31	0.95
PM51	PM54	1	PM38	PM48	0.952	PM11	PM33	0.95
PM5	PM21	1	PM49	PM52	1	PM9	PM22	0.95
PM49	PM52	1	PM9	PM22	0.95	PM9	PM53	0.95

#### IV. Diversidad y divergencia en Región Control

Estimadores de diversidad genética en RC por localidad, donde N: número de secuencias empleadas, S: sitios polimórficos, h: número de haplotipos, H: diversidad haplotípica,  $\pi$ : diversidad nucleotídica, y k número promedio de diferencias nucleotídicas. Norte: Golfo de California, Centro: Pacífico transicional mexicano, Sur: Pacífico centroamericano, LL Las Lajitas, RE La Reforma, VC Verde Camacho, C Chametla, LC Las Cabras, T Teacapán, Cua Cuautla, BoC Boca de Camichín, PSC Punta Santa Cruz, RB Rebalsito, BN Bahía Navidad, M Marabasco, SC Salina Cruz y PM Puerto Madero. Entre paréntesis, total de individuos muestreados.

Localidad	N	S	h	H	$\pi$	k
<b>Norte</b>						
LL (6)	6	1	2	0.533	0.00076	0.533
Re (25)	40	1	2	0.385	0.00055	0.385
VC (7)	7	0	1	0.000	0.0000	0.000
C (29)	22	2	3	0.481	0.00072	0.506
LC (22)	18	1	2	0.529	0.00076	0.529
T (35)	25	1	2	0.380	0.00054	0.380
Cua (5)	5	1	2	0.400	0.00057	0.400
BoC (10)	9	1	2	0.222	0.00032	0.222
PSC (12)	11	1	2	0.545	0.00078	0.545
<b>Centro</b>						
Rb (20)	13	1	2	0.154	0.00022	0.154
BN (41)	29	3	4	0.362	0.00055	0.384
M (18)	12	0	1	0.000	0.00000	0.000
<b>Sur</b>						
SC (47)	34	1	2	0.428	0.00061	0.428
PM (60)	33	4	5	0.481	0.00080	0.561
<b>Total</b>	<b>264</b>	<b>6</b>	<b>8</b>	<b>0.395</b>	<b>0.00059</b>	<b>0.410</b>

Estimadores de diversidad genética en RC por regiones, donde N: número de secuencias empleadas, S: sitios polimórficos, h: número de haplotipos, H: diversidad haplotípica,  $\pi$ : diversidad nucleotídica, y k número promedio de diferencias nucleotídicas. Norte: Golfo de California, Centro: Pacífico transicional mexicano, Sur: Pacífico centroamericano. Entre paréntesis, total de individuos muestreados

Localidad	N	S	h	H	$\pi$	k
Norte	143	2	3	0.416	0.00060	0.420
Centro	54	3	4	0.238	0.00035	0.245
Sur	67	4	5	0.450	0.00070	0.488
<b>Total</b>	<b>264</b>	<b>6</b>	<b>8</b>	<b>0.395</b>	<b>0.00059</b>	<b>0.410</b>

Estimadores en RC de diferenciación genética ( $\Phi_{ST}$ ) pareadas en parte inferior izquierda, por localidades. Valores de significancia estadística parte superior derecha ( $P < 0.05$ ) con 20,000 permutaciones. RE La Reforma, VC Verde Camacho, C Chametla, LC Las Cabras, T Teacapán, BoC Boca de Camichín, PSC Punta Santa Cruz, RB Rebalito, BN Bahía Navidad, M Marabasco, SC Salina Cruz, PM Pto. Madero

	LL	Re	VC	C	LC	T	CUA	BoC	PSC	Rb	BN	M	SC	PM
LL	-	0.99995	0.18843	0.99995	0.65010	0.99995	0.99995	0.52370	0.99995	0.21815	0.56984	0.09364	0.99995	0.99995
Re	-0.08523	-	0.31534	0.84992	0.07621	0.99995	0.99995	0.44174	0.27054	0.25431	0.26325	0.09384	0.79449	0.80757
VC	0.23288	0.09385	-	0.29057	<b>0.02827</b>	0.29736	0.41008	0.99995	0.10028	0.99995	0.72147	0.99995	0.16186	0.31254
C	-0.10478	-0.03006	0.09083	-	0.19647	0.86131	0.99995	0.45842	0.43540	0.21890	0.26704	0.07062	0.86076	0.97313
LC	-0.06239	0.09548	<b>0.35052</b>	0.05074	-	0.10708	0.33966	0.09194	0.99995	<b>0.01953</b>	<b>0.01184</b>	<b>0.00320</b>	0.22140	0.11856
T	-0.08921	-0.03331	0.08929	-0.03689	0.09517	-	0.99995	0.64461	0.25790	0.38351	0.48364	0.14923	0.76672	0.99995
CUA	-0.17073	-0.11860	0.07285	-0.12070	0.04809	-0.13099	-	0.99995	0.59092	0.99995	0.99995	0.29416	0.99995	0.99995
BoC	0.00552	-0.01422	-0.03067	-0.01260	0.21103	-0.02751	-0.14611	-	0.15932	0.99995	0.99995	0.42801	0.40773	0.69470
PSC	-0.11315	0.04056	0.32849	-0.00051	-0.07454	0.04024	-0.01716	0.16145	-	0.05933	0.06767	<b>0.01373</b>	0.46022	0.25900
Rb	0.11180	0.03821	-0.05507	0.04364	<b>0.29196</b>	0.02803	-0.07311	-0.09597	0.25694	-	0.83809	0.99995	0.14693	0.36793
BN	-0.00088	0.00903	-0.02148	0.01169	<b>0.20569</b>	-0.00378	-0.11248	-0.06826	0.15098	-0.03772	-	0.32348	0.16321	0.42551
M	0.35135	0.13357	0.00000	0.14207	<b>0.41463</b>	0.13747	0.18919	0.03356	<b>0.41463</b>	-0.00645	0.01834	-	<b>0.04385</b>	0.08955
SC	-0.10443	-0.02291	0.13257	-0.03298	0.04689	-0.02830	-0.10357	0.01587	-0.00363	0.07391	0.03260	<b>0.17576</b>	-	0.61300
PM	-0.08542	-0.02207	0.04191	-0.02800	0.07643	-0.03033	-0.11952	-0.03107	0.02451	0.02451	-0.00321	0.08312	-0.01922	-

Análisis de varianza molecular, AMOVA, en RC.

Fuente de variación	% de variación	Índice de fijación	P
Entre grupos (Norte, Centro y Sur)	3.15	$F_{CT} = 0.03147$	0.08186 $\pm 0.00204$
Entre localidades dentro de los grupos	0.69	$F_{SC} = 0.00714$	0.31455 $\pm 0.00313$

Dentro de las localidades	96.16	$F_{ST} = 0.03839$	$0.08341 \pm 0.00190$
---------------------------	-------	--------------------	-----------------------

Estimación de diferenciación genética en RC por ecorregiones marinas de  $\Phi_{ST}$  pareadas en parte inferior izquierda. Valores de significancia estadística (P) en parte superior derecha. Se resalta valores significativos ( $P < 0.05$ ).

	Norte	Centro	Sur
Norte	-	<b>0.00519</b>	0.76048
Centro	<b>0.07686</b>	-	<b>0.01773</b>
Sur	-0.00914	<b>0.06273</b>	-

## V. Diversidad y divergencia en ND2

Estimadores de diversidad genética en ND2 por localidad, donde N: número de secuencias empleadas, S: sitios polimórficos, h: número de haplotipos, H: diversidad haplotípica,  $\pi$ : diversidad nucleotídica, y k número promedio de diferencias nucleotídicas. Norte: Golfo de California, Centro: Pacífico transicional mexicano, Sur: Pacífico centroamericano, LL Las Lajitas, RE La Reforma, VC Verde Camacho, C Chametla, LC Las Cabras, T Teacapán, Cua Cua, BoC Boca de Camichín, PSC Punta Santa Cruz, RB Rebalsito, BN Bahía Navidad, M Marabasco, SC Salina Cruz y PM Puerto Madero. Entre paréntesis, total de individuos muestreados.

Localidad	N	S	h	H	$\pi$	k
<b>Norte</b>						
LL (6)	6	3	3	0.600	0.00148	1.200
Re (25)	24	4	4	0.424	0.00067	0.540
VC (7)	7	1	2	0.476	0.00059	0.476
C (29)	18	4	3	0.503	0.00094	0.758
LC (22)	18	1	2	0.209	0.00026	0.209
T (35)	25	1	2	0.333	0.00041	0.333
Cua (5)	5	1	2	0.600	0.00074	0.600
BoC (10)	9	1	2	0.500	0.00062	0.500
PSC (12)	11	1	2	0.436	0.00054	0.436
<b>Centro</b>						
Rb (20)	15	2	3	0.600	0.00082	0.667
BN (41)	26	2	3	0.465	0.00060	0.486
M (18)	15	5	4	0.600	0.00118	0.952
<b>Sur</b>						
SC (47)	31	6	5	0.514	0.00102	0.826
PM (60)	28	6	5	0.429	0.00075	0.611
<b>Total</b>	<b>238</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>0.451</b>	<b>0.00073</b>	<b>0.225</b>

Estimadores de diversidad genética en ND2 por región, donde S: sitios polimórficos, h: número de haplotipos, H: diversidad haplotípica,  $\pi$ : diversidad nucleotídica.

Localidad	N	S	h	H	$\pi$	k
Norte	123	7	6	0.399	0.00061	0.497
Centro	56	7	6	0.536	0.00081	0.658
Sur	59	7	6	0.468	0.00088	0.715
<b>Total</b>	<b>238</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>0.451</b>	<b>0.00073</b>	<b>0.225</b>

Estimadores en ND2 de diferenciación genética ( $\Phi_{ST}$ ) pareadas en parte inferior izquierda, por localidades. Valores de significancia estadística parte superior derecha ( $P < 0.05$ ) con 20,000 permutaciones. RE La Reforma, VC Verde Camacho, C Chametla, LC Las Cabras, T Teacapán, BoC Boca de Camichín, PSC Punta Santa Cruz, RB Rebalsito, BN Bahía Navidad, M Marabasco, SC Salina Cruz, PM Pto. Madero

	LL	Re	VC	C	LC	T	CUA	BoC	PSC	Rb	BN	M	SC	PM
LL	-	<b>0.04095</b>	0.09354	0.16246	0.06143	<b>0.02347</b>	0.16616	0.09080	0.07007	<b>0.01443</b>	<b>0.02128</b>	0.18279	0.13839	0.07726
Re	<b>0.16623</b>	-	0.76767	0.35674	0.89692	0.79159	0.63028	0.53708	0.76652	0.05429	0.38131	0.58058	0.66049	0.95645
VC	0.13316	-0.05872	-	0.99995	0.55286	0.99995	0.99995	0.99995	0.99995	0.64491	0.99995	0.99995	0.85097	0.79878
C	0.08874	-0.00627	-0.09360	-	0.39959	0.58013	0.99995	0.99995	0.99995	0.28128	0.84603	0.9147	0.87275	0.60605
LC	0.23138	-0.02864	0.01004	0.02059	-	0.67397	0.18908	0.29231	0.34316	<b>0.03236</b>	0.26749	0.21340	0.50852	0.99995
T	<b>0.24515</b>	-0.02700	-0.07657	-0.01805	-0.02014	-	0.55981	0.65015	0.67198	0.07516	0.74170	0.46721	0.65300	0.71438
CUA	0.14286	-0.01228	-0.17176	-0.10441	0.14274	-0.01246	-	0.99995	0.99995	0.99995	0.68167	0.99995	0.68147	0.44659
BoC	0.18182	-0.01430	-0.13941	-0.06959	0.07413	-0.02896	-0.17264	-	0.99995	0.68227	0.99995	0.99995	0.68381	0.45023
PSC	0.18039	-0.03511	-0.13187	-0.06236	0.01558	-0.05364	-0.12603	-0.10266	-	0.42541	0.99995	0.99995	0.78365	0.66918
Rb	<b>0.26752</b>	0.10343	-0.04575	0.00772	<b>0.20232</b>	0.10097	-0.13597	-0.0551	-0.00512	-	0.24512	0.45223	0.06832	<b>0.02212</b>
BN	<b>0.22785</b>	-0.00649	-0.09534	-0.02973	0.02324	-0.02457	-0.08957	-0.06766	-0.06556	0.02813	-	0.67013	0.49333	0.30565
M	0.04501	-0.01497	-0.08974	-0.05851	0.01569	-0.01394	-0.10212	-0.0646	-0.05779	0.01009	-0.02363	-	0.90246	0.72077
SC	0.04891	-0.01172	-0.06102	-0.03322	-0.00854	-0.0122	-0.04665	-0.02737	-0.03410	0.06655	-0.00294	-0.04243	-	0.89073
PM	0.09602	-0.02336	-0.04561	-0.01296	-0.03032	-0.01811	0.00106	-0.00058	-0.02259	<b>0.11692</b>	0.00612	-0.02365	-0.02437	-

Análisis de varianza molecular, AMOVA, en ND2.

Fuente de variación	% de variación	Índice de fijación	P
Entre grupos (Norte, Centro y Sur)	1.05	$F_{CT} = 0.01045$	0.14494 $\pm 0.00244$
Entre localidades dentro de los grupos	-0.69	$F_{SC} = -0.00696$	0.50125 $\pm 0.00326$
Dentro de las localidades	99.64	$F_{ST} = 0.00357$	0.44871 $\pm 0.00374$



Estimación de diferenciación genética en ND2 por ecorregiones marinas de  $\Phi$ ST pareadas en parte inferior izquierda. Valores de significancia estadística (P) en parte superior derecha. Se resalta valores significativos ( $P < 0.05$ ).

	Norte	Centro	Sur
Norte	-	0.13659	0.43420
Centro	0.01068	-	0.07776
Sur	-0.00159	0.02253	-

## VI. Diversidad y divergencia en microsatélites.

Promedio de estimadores de diversidad en 11 *loci* por localidades. Donde Na: número de alelos, DE: desviación estándar, Ho: heterocigosis observada, He: heterocigosis esperada.

	SI 13	SI 27	SI 28	SI 33	SI 38	SI 45	SI 53	SI 54	SI 81	SI 86	SI 89	TOTAL
Na	6.000	5.917	10.250	7.250	6.917	4.417	7.250	4.833	7.417	4.667	9.083	6.727
DE	0.685	0.753	0.897	0.479	0.398	0.193	0.479	0.271	0.484	0.284	0.484	0.217
Ho	0.569	0.612	0.815	0.778	0.798	0.626	0.676	0.499	0.739	0.778	0.865	0.705
DE	0.032	0.030	0.031	0.029	0.031	0.034	0.034	0.043	0.028	0.022	0.029	0.013
He	0.608	0.604	0.822	0.753	0.771	0.628	0.714	0.451	0.774	0.686	0.808	0.693
DE	0.032	0.020	0.010	0.010	0.015	0.012	0.011	0.029	0.013	0.014	0.011	0.011

Promedio de estimadores de diversidad por localidades en 11 *loci*. Donde N: promedio de muestras genotificadas por localidad, Na: número de alelos, Ho: heterocigosis observada, He: heterocigosis esperada. RE La Reforma, VC Verde Camacho, C Chametla, LC Las Cabras, T Teacapán, BoC Boca de Camichín, PSC Punta Santa Cruz, RB Rebalcito, BN Bahía Navidad, M Marabasco, SC Salina Cruz, PM Pto. Madero.

Localidad	N	Na	Ho	He
<b>Re</b>	13.545	6.182	0.682	0.685
DE	0.207	0.553	0.048	0.037
<b>VC</b>	6.909	4.727	0.645	0.647
DE	0.091	0.619	0.067	0.052
<b>C</b>	21.455	7.182	0.737	0.707
DE	0.207	0.630	0.035	0.035
<b>LC</b>	17.364	7.091	0.708	0.707
DE	0.310	0.744	0.042	0.034
<b>T</b>	25.818	7.636	0.740	0.717
DE	0.122	0.607	0.049	0.032
<b>BoC</b>	9.000	5.182	0.737	0.703
DE	0.000	0.400	0.055	0.027
<b>PSC</b>	9.364	6.000	0.710	0.659
DE	0.364	0.505	0.052	0.043
<b>Rb</b>	15.182	6.636	0.707	0.683
DE	0.296	0.778	0.036	0.039
<b>BN</b>	30.727	7.636	0.748	0.720

DE	0.333	0.650	0.023	0.028
<b>M</b>	14.636	5.545	0.646	0.659
DE	0.152	0.434	0.051	0.038
<b>SC</b>	36.364	7.909	0.684	0.703
DE	0.244	0.958	0.040	0.041
<b>PM</b>	42.455	9.000	0.715	0.723
DE	0.340	1.053	0.050	0.039

### Diversidad y divergencia en microsatélites (continuación)

Estimadores de diferenciación genética ( $F_{ST}$ ) pareadas en parte inferior izquierda en 11 *loci* por localidades. Valores de significancia estadística parte superior derecha ( $P < 0.05$ ) con 20000 permutaciones. RE La Reforma, VC Verde Camacho, C Chametla, LC Las Cabras, T Teacapán, BoC Boca de Camichín, PSC Punta Santa Cruz, RB Rebalcito, BN Bahía Navidad, M Marabasco, SC Salina Cruz, PM Pto. Madero

	Re	VC	C	LC	T	BoC	PSC	Rb	BN	M	SC	PM
RE	-	0.16146	<b>0.03561</b>	0.60535	0.54048	0.12850	0.57799	<b>0.04535</b>	0.13569	<b>0.01049</b>	0.17954	0.08415
VC	0.01621	-	0.53693	0.86166	0.49213	0.61060	0.94117	0.31464	0.33382	<b>0.02442</b>	0.51281	0.32183
C	<b>0.01468</b>	-0.00397	-	<b>0.04225</b>	<b>0.00614</b>	0.20701	0.69061	0.05044	0.20786	<b>0.00130</b>	0.09110	<b>0.02757</b>
LC	-0.00303	-0.01306	<b>0.01098</b>	-	0.93922	0.51011	0.92449	0.48839	0.42731	0.05564	0.84293	0.89048
T	-0.00137	-0.00010	<b>0.01539</b>	-0.00836	-	0.36898	0.78849	0.48939	0.11242	<b>0.00634</b>	0.56270	0.19033
BoC	0.01228	-0.00643	0.00495	-0.00188	0.00186	-	0.63882	0.23828	0.36918	0.15542	0.63252	0.81801
PSC	-0.00363	-0.02381	-0.00704	-0.01411	-0.00743	-0.00868	-	0.71163	0.98816	0.14838	0.87145	0.72696
RB	<b>0.01649</b>	0.00393	0.01072	-0.00164	-0.00105	0.00455	-0.00898	-	0.10433	<b>0.00714</b>	0.34515	0.05469
BN	0.00554	0.00103	0.00207	-0.00078	0.00455	-0.00065	-0.01817	0.00587	-	0.19448	0.37077	0.15168
M	<b>0.02923</b>	<b>0.04133</b>	<b>0.03050</b>	0.01489	<b>0.02269</b>	0.01251	0.01399	<b>0.02888</b>	0.00414	-	0.07347	0.05589
SC	0.00635	-0.00060	0.00646	-0.00485	-0.00082	-0.00376	-0.00891	0.00163	0.00042	0.01038	-	0.68661
PM	0.00950	0.00528	<b>0.00969</b>	-0.00603	0.00344	-0.00869	-0.00553	0.01011	0.00315	0.01142	-0.00175	-

Análisis de varianza molecular, AMOVA, en 11 *loci*.

Fuente de variación	% de variación	Índice de fijación	P
Entre grupos (Norte, Centro y Sur)	0.00	$F_{CT} = 0.00005$	0.44673 ± 0.00439
Entre localidades dentro de los grupos	0.45	$F_{SC} = 0.00454$	0.01760 ± 0.00439
Dentro de las localidades	99.54	$F_{ST} = 0.00459$	0.00587 ± 0.00219