



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

**GENÓMICA POBLACIONAL DEL TIBURÓN MARTILLO *SPHYRNA LEWINI* EN  
LAS COSTAS DEL PACÍFICO MEXICANO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**  
BIOLOGÍA MARINA

PRESENTA:  
**CASTRO HERNÁNDEZ PEDRO ABRAHAM**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
DR. PÍNDARO DÍAZ JAIMES  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**  
DRA. CLAUDIA PATRICIA ORNELAS GARCÍA - IB, UNAM.  
DR. JAVIER TOVAR ÁVILA – INAPESCA  
DR. JUAN CARLOS PÉREZ JIMÉNEZ – ECOSUR  
DR. FELIPE AMEZCUA MARTÍNEZ – ICMYL MAZATLÁN, UNAM

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., Julio, 2022**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.



**GENÓMICA POBLACIONAL DEL TIBURÓN MARTILLO *SPHYRNA LEWINI* EN  
LAS COSTAS DEL PACÍFICO MEXICANO**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**  
BIOLOGÍA MARINA

PRESENTA:  
**CASTRO HERNÁNDEZ PEDRO ABRAHAM**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
DR. PÍNDARO DÍAZ JAIMES  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**  
DRA. CLAUDIA PATRICIA ORNELAS GARCÍA - IB, UNAM.  
DR. JAVIER TOVAR ÁVILA – INAPESCA  
DR. JUAN CARLOS PÉREZ JIMÉNEZ – ECOSUR  
DR. FELIPE AMEZCUA MARTÍNEZ – ICMYL MAZATLÁN, UNAM

**MÉXICO, CD. MX., Julio, 2022**

## Índice

<b>Resumen</b>	<b>X</b>
<b>Abstract</b>	<b>XII</b>
<b>Introducción</b>	<b>1</b>
<b>Antecedentes</b>	<b>6</b>
<b>Reproducción</b>	<b>6</b>
<b>Migración y desplazamiento en las costas mexicanas</b>	<b>6</b>
<b>Pesquería del tiburón martillo común</b>	<b>8</b>
<b>Genética de poblaciones</b>	<b>9</b>
<b>Zonas de crianza y su importancia biológica</b>	<b>10</b>
<b>Filopatría</b>	<b>11</b>
<b>Justificación</b>	<b>14</b>
<b>Hipótesis</b>	<b>15</b>
<b>Objetivos</b>	<b>16</b>
<b>Materiales y métodos</b>	<b>17</b>
<b>Colecta de muestras</b>	<b>17</b>
<b>RADseq</b>	<b>18</b>
<b>Procesamiento de las muestras</b>	<b>19</b>
<b>RADcap</b>	<b>20</b>
<b>Preparación de las bibliotecas genómicas</b>	<b>20</b>
<b>Análisis Bioinformáticos</b>	<b>24</b>
<b>Secuencias crudas</b>	<b>24</b>
<b>Obtención de SNPs</b>	<b>25</b>
<b>Filtrado de datos</b>	<b>28</b>
<b>Diversidad genética</b>	<b>29</b>
<b>Flujo genético</b>	<b>29</b>
<b>Estimadores de diferenciación genética</b>	<b>29</b>
<b>Tamaño poblacional efectivo (Ne)</b>	<b>30</b>
<b>Parentesco</b>	<b>30</b>
<b>Selección natural</b>	<b>31</b>

<b>Resultados</b>	<b>32</b>
Diversidad genética	32
Estimaciones de flujo genético	33
Diferenciación genética	36
Tamaño efectivo poblacional	40
Parentesco	41
Selección natural	42
<b>Discusión</b>	<b>43</b>
Diversidad genética	43
Flujo genético	44
Diferenciación genética	46
Tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ )	52
Parentesco	54
<b>Conservación de la especie</b>	<b>56</b>
<b>Relevancia y recomendaciones</b>	<b>60</b>
<b>Conclusiones</b>	<b>62</b>
<b>Material Suplementario</b>	<b>63</b>
<b>Literatura citada</b>	<b>71</b>

## Índice de figuras

Figura 1. Mapa de las localidades empleadas en los trabajos de Castillo-Olguin et al. (2012) (localidades 1-7) y Nance et al. (2011) (localidades 8 – 14). Baja California (1), Baja California Sur (2), Sinaloa (3), Nayarit (4), Michoacán (5), Oaxaca (6), Chiapas (7), La Paz (8), Mazatlán (9), Santa Catalina, Panamá (10), Isla Cebaco, Panamá (11), Golfo de Panamá (12), Tárcoles, Costa Rica (13), Manta, Ecuador (14). Obtenido de Google Maps junio de 2022. 10

Figura 2. Puntos de muestreo de *S.lewini* en las diversas localidades del Pacífico mexicano. En la izquierda inferior se muestra el color correspondiente a la localidad por orden de aparición descendiente. 18

Figura 3.- Electroforesis en gel de agarosa al 1.5%, mostrando la amplificación de las placas 2 y 1, respectivamente. 23

Figura 4. Calidad PHRED de las secuencias reverso para la muestra BoC1 (Boca de Camichin 1), posterior a la limpieza y filtros de calidad realizados en el software BBMap. 26

Figura 5. Cobertura de la muestra C11 (Chametla 11), respecto al genoma de referencia. Mostrándose en rojo el número de lecturas de la muestra Chametla 11 que cubren el genoma de referencia, mientras que los espacios en blancos indican la ausencia de lecturas en cada región. A la izquierda de la figura se indican los valores de cobertura (*coverage*) de lecturas ensambladas respecto al genoma referencia. En la parte inferior se observa la posición de las lecturas de Chametla 11 respecto al genoma de referencia. 27

Figura 6. Gráfico de barras mostrando los valores de Heterocigosis esperada ( $H_e$ ), Heterocigosis observada ( $H_o$ ) y el Coeficiente de endogamia ( $F_{IS}$ ) para las localidades de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. 33

Figura 7. Migraciones relativas entre las poblaciones de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. BoC (Boca de Camichin), PM (Puerto Madero), CUA (Cuautla), SC (Salina Cruz), RE (La Reforma), T (Teacapan), C (Chametla) y LL (Las Lajitas). El grosor de cada flecha indicara la intensidad del flujo génico. 34

Figura 8. Migraciones relativas más altas ( $> 0.6$ ) entre las localidades de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. SC (Salina Cruz), T (Teacapan), C (Chametla). Obtenido de Google Maps junio de 2022. 35

Figura 9. Dendrograma de las distancias genéticas entre las localidades de *S.lewini* para el Pacífico mexicano. Estimadas bajo el modelo de distancias genéticas de Nei. 37

Figura 10. Análisis de Discriminación de Componentes Principales para las localidades de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. Cada punto represento una muestra y cada diferente color representa la localidad de pertenencia. Para la estimación de dicho grafico se utilizaron los primeros 6 Componentes Principales (valor de puntaje más altos; véase

materiales y métodos y material suplementario) y un valor de 5 para las Funciones Discriminantes (DA eigenvalues). 38

Figura 11. Gráfico de probabilidad de pertenencia poblacional. Las etiquetas de abajo como arriba hacen referencia al origen de la población y del individuo donde fueron tomados respectivamente. Los colores mostrados a la derecha hacen referencia a la asignación poblacional de cada individuo. Los valores de la izquierda indican la probabilidad de asignación posterior para cada uno de los individuos dentro de las poblaciones de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. 39

Figura 12. Gráfico de estructura población estimado mediante el Software Structure v4. 1 (Boca de Camichin), 2 (Chametla), 3 (Puerto Madero), 4 (Salina Cruz), 5 (Teacapan), 6 (Cuautla), 7 (Las Lajitas), 8 (La Reforma). 39

Figura 13. Gráfico de identificación de outliers ( $q$  value  $< 5\%$ ) bajo la función llamada "plot\_bayescan", bajo una tasa de descubrimientos falsos del 0.05 (FDR). A la izquierda se encuentran los valores fst mientras que en la parte inferior se muestran los valores de  $q$  expresados con base al logaritmo base 10. 42

Figura S1. Porcentaje de varianza acumulada (izquierda) de acuerdo al número de Componentes Principales retenidos (números inferiores), para el Análisis de Discriminación de Componentes Principales. 63

Figura S2. Número de funciones discriminantes (eigenvalues) y su respectivo porcentaje para el Análisis de Discriminación de Componentes Principales (DAPC). Ala izquierda se observan los valores de estadísticos de F. 63

Figura S3. Valor más óptimo de Componentes Principales (punto rojo), considerando la retención de 5 funciones discriminantes para el Análisis de Discriminación de Componentes Principales (DAPC). Valores del alfa score (izquierda). Número de Componentes Principales retenidos (números inferiores). 64

Figura S4. Valor Delta K, indicando el número de K optimo (4) con base en la prueba de Evanno (Earl et al, 2012). 64

## Índice de tablas

Tabla 1. Serie histórica de las capturas generales de tiburón y cazón en los principales estados dentro de la República Mexicana. Tomado del Anuario Estadístico de Acuicultura y pesca 2018 de la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca 2018. [https://www.conapesca.gob.mx/work/sites/cona/dgppe/2018/ANUARIO\\_2018.pdf](https://www.conapesca.gob.mx/work/sites/cona/dgppe/2018/ANUARIO_2018.pdf) 8

Tabla 2. Número de muestras para cada localidad de *S.lewini* en las costas del Pacífico mexicano. 17

Tabla 3.- Valores de control de calidad para cada placa procesada. Placa 1 muestras de la zona sur del Pacífico. Placa 2 correspondiente a las muestras de la zona norte del Pacífico. 1 <sup>a</sup> columna número de lecturas posteriores a la secuenciación (secuencias raw). 2 <sup>a</sup> columna porcentaje de lecturas filtradas (excluidas) posteriores al procesamiento <i>Declone</i> . 3 <sup>a</sup> columna número de lecturas mantenidas posterior al filtrado de Declone.	24
Tabla 4.- Secuencia de bases degeneradas	25
Tabla 5. Migraciones relativas entre las poblaciones de <i>S.lewini</i> dentro del Pacífico mexicano. BoC (Boca de Camichin), PM (Puerto Madero), CUA (Cuautla), SC (Salina Cruz), RE (La Reforma), T (Teacapan), C (Chametla) y LL (Las Lajitas). Las poblaciones de la primera columna indican los donadores mientras las poblaciones de la primera fila indican los receptores. Los valores fueron ajustados para mostrar los primeros 3 decimales y fueron redondeados en caso necesario mediante Excel 2016.	35
Tabla 6. Tabla de valores de diferenciación genética entre las poblaciones de <i>S.lewini</i> dentro del Pacífico mexicano. BoC (Boca de Camichin), PM (Puerto Madero), CUA (Cuautla), SC (Salina Cruz), RE (La Reforma), T (Teacapan), C (Chametla) y LL (Las Lajitas). Los valores por debajo del asterisco indican los valores de FST mientras que por encima indican los valores de p. Los valores remarcados con itálicas y mayor tamaño señalan diferenciación genética entre las poblaciones.	38
Tabla 7. Estimaciones de tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) actuales o recientes para las dos regiones del Pacífico mexicano de <i>S.lewini</i> . BoC (Boca de Camichin), CUA (Cuautla), RE (La Reforma), T (Teacapan), C (Chametla) y LL (Las Lajitas) pertenecen a la zona norte, mientras que PM (Puerto Madero) y SC (Salina Cruz) pertenecen a la zona sur.	41
Tabla S1. Valores de diversidad genética para distintas especies de tiburones mediante el uso de técnicas de Secuenciación de Nueva Generación. n número de individuos. Ho Heterocigosis observada. He Heterocigosis esperada.	65
Tabla S2 Tabla comparativa mostrando los valores de $F_{ST}$ y los patrones de diferenciación genética encontrados en diversas especies de tiburones mediante Técnicas de Secuenciación de Nueva Generación. n número de individuos. $F_{ST}$ valores pareados mostrados en cada trabajo. <b>Significancia</b> valor de p o la significancia de p después de aplicar correcciones de pruebas múltiples (FDR) cuando fue el caso.	67

## **Agradecimientos**

Agradezco enormemente a mis padres por haberme dado el ejemplo y las grandes lecciones que me han dado acerca de la vida y por apoyarme para poder estudiar la carrera que me apasiona y realizar un trabajo de investigación de mi interés.

A mis hermanos por apoyarme y ofrecerme sus consejos y encaminarme cuando he tomado el camino equivocado.

Agradezco al Dr. Píndaro Díaz Jaimes por permitirme realizar un trabajo de investigación en su laboratorio y formar parte durante un instante, del mundo de la ciencia, del mismo modo por sus correcciones y consejos que me han permitido mejorar como profesional y permitirme iniciar ahora en el mundo de la investigación.

Al Dr. Manuel Uribe por apoyarme y permitirme formar parte de los proyectos de investigación realizados en el laboratorio.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por la sede de mi formación profesional y a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por formarme como futuro profesionista y darme acceso a la educación universitaria.

A mis profesores de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por transmitirme sus conocimientos y la formación de un futuro Biólogo, lo cual no habría sido posible de no ser por ustedes. En especial a mis profesores de evolución los cuales me permitieron encontrar mi pasión y futuro área de trabajo.

A mis amigos de la Facultad: Edmundo, Edith, Yennifer, Bety, Marco, Lorena, Alejandro y Joan por permitirme conocer la verdadera amistad, estando en las buenas y las malas, y por ser mis compañeros de equipaje en esta extraordinaria profesión.

A mis amigos de la preparatoria: Jorge, Raúl Tenorio, Raúl Hernández, Alexis, Karen, Roberto, Cristófer y Uriel por recordarme que la amistad prevalece a pesar de los años sin importar la profesión.

A mis amigos del trabajo: Jorge, Rogelio, Sergio, Trigo y Erik por su amistad y recordarme que siempre es bueno compartir lo que uno tiene.

A mis compañeros de laboratorio: Carolina, Arturo, Fernando, Massiel, Loray, Cristina y Nadia por transmitirme sus conocimientos y ayudarme en las dudas durante mi estancia en el laboratorio.

Agradezco a mis sinodales: La Dra. Claudia Patricia Ornelas García, al Dr. Javier Tovar Ávila, al Dr. Juan Carlos Pérez Jiménez y al Dr. Felipe Amezcua Martínez por sus comentarios y sugerencias que permitieron mejorar el presente escrito y trabajo de investigación.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante mis estudios de Maestría.

Agradezco al financiamiento otorgado por los Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPITT) Grant IG201215 “Aplicación de microquímica de vértebras y genómica poblacional para determinar zonas de crianza y patrones migratorios del tiburón martillo (*Sphyrna lewini*), en el Pacífico mexicano”.

Agradezco a la Coordinación de Super Computo DGTIC, UNAM por el acceso al HP System Cluster Platform 3000 SL “Miztli” bajo el proyecto LANCAD-UNAM-DGTIC-341 (2022) “Genómica poblacional de peces costeros y pelágicos de México”.

“La ciencia no es perfecta, con frecuencia se utiliza mal, no es más que una herramienta, pero es la mejor herramienta que tenemos, se corrige a sí misma, está siempre evolucionando y se puede aplicar a todo. Con esta herramienta conquistamos lo imposible”. Carl Sagan

"Solo somos una raza avanzada de primates en un planeta menor de una estrella ordinaria. Pero podemos entender el universo". Stephen Hawking

“No es el más fuerte de las especies el que sobrevive, tampoco es el más inteligente el que sobrevive. Es aquel que es más adaptable al cambio”. Charles Darwin

## Resumen

Los marcadores moleculares permiten la estimación de la diversidad genética dentro de las poblaciones en especies principalmente de interés biológico, ya que son un indicativo del estado de equilibrio de la especie y su historia evolutiva. Adicionalmente, permiten estimar diferencias genéticas entre las poblaciones que son adecuadas para la definición de unidades de manejo y/o conservación. No obstante, los marcadores tradicionales presentan sus limitantes, siendo una de ellas la baja resolución genómica que dificultan observar y establecer dichas unidades. Ante esto, la genómica ha mostrado una mayor resolución en la estimación de diferencias y conocimiento sobre la historia evolutiva de las especies.

Una especie de importancia pesquera por la captura de sus aletas y distribuida mundialmente, es el tiburón martillo común *Sphyrna lewini* quien actualmente se encuentra en la categoría de amenazada dentro de la IUCN. Una especie cercana a las zonas costeras, principalmente por cuestiones de alumbramiento y desarrollo durante sus primeros años de vida.

Los trabajos en genética de poblaciones han señalado diferencias genéticas entre océanos mucho mayores en hembras respecto a los machos. Dentro del Pacífico mexicano, mediante marcadores nucleares se observaron diferencias genéticas entre regiones, mientras que con ADN mitocondrial no se observaron. Sin embargo, esa falta de diferenciación fue contrastada con el uso de genomas mitocondriales que mostraron diferencias genéticas entre el norte y sur, señalando así la presencia de una posible filopatría regional. Por lo tanto, fue necesario la evaluación de las poblaciones del Pacífico mexicano mediante marcadores genómicos de mayor resolución que permitieran descubrir si existen patrones de divergencia para ambos sexos que se deban a limitantes oceanográficas que impiden el flujo génico o corresponden a comportamientos de dispersión diferencial entre machos y hembras.

En el presente trabajo se analizaron un total de 70 individuos, 390 loci, 773 alelos, 390 SNPs y 8 localidades dentro del Pacífico mexicano de *S.lewini*. No se detectó la presencia de loci bajo selección. Los valores de Heterocigosis observada y esperada variaron desde 0.18 hasta 0.23, siendo ligeramente menores a los reportados en otras especies de tiburones.

Los análisis de diferenciación genética  $F_{ST}$  no mostraron diferencias genéticas significativas posteriores a correcciones de pruebas múltiples. En similitud, los análisis de AMOVA y DAPC señalaron una homogeneidad entre las poblaciones del Pacífico mexicano. Las estimaciones de flujo genético señalaron migraciones entre las regiones norte y sur, siendo las de mayor intensidad las de localidades ubicadas en los extremos del Pacífico con migraciones relativas desde 0.605 hasta 1. Con estas evidencias se esclarece y se podría confirmar que el flujo genético entre zonas de crianza y sitios de sitios de agregación del Golfo de California y Golfo de Tehuantepec está mediado por los machos, mientras que las hembras son las únicas en presentar una filopatría regional dentro del Pacífico mexicano.

## **Abstract**

Molecular markers are useful to estimate the genetic diversity inside the populations in species mainly of biological interest, since they are an indicator of the state of equilibrium of the species and its evolutionary history. Also, they allow estimating genetic differences between populations that are suitable for the definition of management and/or conservation units. However, traditional markers have their limitations, one of them is the low genomic resolution that makes it difficult to observe and establish these units. Given this, genomics has shown greater resolution in the estimation of differences and knowledge about the evolutionary history of species.

A species of fishing importance because the capture of its fins and distributed worldwide, is the common hammerhead shark *Sphyrna lewini*, which is currently in the category of threatened within the IUCN. A species close to coastal areas, mainly for parturition and development during its first years of life.

Population genetics work has pointed to much larger genetic differences between oceans in females than in males. Within the Mexican Pacific, using nuclear markers, genetic differences between regions were observed, while they were not observed with mitochondrial DNA. However, this lack of differentiation was contrasted with the use of mitochondrial genomes that showed genetic differences between the north and south, thus indicating the presence of a possible regional philopatry. Therefore, it was necessary to evaluate the populations of the Mexican Pacific by means of higher resolution genomic markers that would allow discovering if there are divergence patterns for both sexes that are due to oceanographic limitations that prevent gene flow or correspond to differential dispersion behaviors between male and female.

In the present work, a total of 70 individuals, 390 loci, 773 alleles, 390 SNPs and 8 localities within the Mexican Pacific of *S. lewini* were analyzed. The presence of loci under selection was not detected. Heterozygosity values observed and expected ranged from 0.18 to 0.23, being slightly lower than those reported in other shark species.

$F_{ST}$  genetic differentiation analyzes showed no significant genetic differences after multiple test corrections. In similarity, the AMOVA and DAPC analyzes indicated a homogeneity between the populations of the Mexican Pacific. The estimates of gene flow indicated migrations between the northern and southern regions, with the highest intensity being between those of localities located at the extremes of the Pacific, with relative migrations since 0.605 until 1. With these evidences it is clarified, and it could be confirmed that the gene flow between breeding areas and sites of aggregation sites in the Gulf of California and the Gulf of Tehuantepec is mediated by the males while the females are the only ones to present a regional philopatry within the Mexican Pacific.

## **Introducción**

La biodiversidad es un elemento de gran importancia en los ecosistemas que se relaciona tanto a la diversidad de especies como a la diversidad genética, siendo esta última un componente principal de las poblaciones. Una rama de la Biología de gran importancia en el estudio del impacto en la biodiversidad es la Genética de Poblaciones. Esta se encarga de estudiar el origen y preservación de la diversidad genética dentro de las poblaciones (Hedrick, 2011; Pierce, 2009).

Desafortunadamente, en años recientes la biodiversidad se ha visto afectada principalmente por actividades humanas, trayendo consigo repercusiones ecológicas y/o evolutivas (Hoglund, 2009; Frankham et al, 2004). Siendo de vital importancia reconocer los ecosistemas donde el humano pudiera tener un gran impacto sobre ellos. Los ecosistemas marinos podrían ser el ejemplo de ello, puesto que desde 1986 hasta 2017 las capturas mundiales se han duplicado alcanzando hasta 159.2 millones de toneladas, cuyo principal uso ha sido para consumo humano. En 2017 se observaron aspectos alarmantes en las capturas de peces marinos: un 34.2 % de las poblaciones explotadas se encontraban biológicamente insostenibles y el 65.8 % restante eran sostenibles, aunque casi un 60% de ellas se encontraba explotadas hasta su máximo nivel (FAO, 2020). Por lo que evaluar los efectos de la explotación en especies de importancia pesquera en términos de su diversidad actual, su potencial adaptativo y de ser el caso establecer criterios que eviten su extinción, es de suma importancia para la genética de poblaciones y la genética de la conservación (Ryman, 1991; Frankham et al. 2004; Hedrick, 2011; Pierce, 2009).

Un modelo teórico de importancia utilizado en genética de poblaciones es el principio de Equilibrio de Hardy-Weinberg, cuyo principal fundamento establece que las frecuencias de los alelos dentro de las poblaciones permanecerán constantes con el tiempo (Hedrik, 2011). No obstante, dicho equilibrio es alterado por la acción de fuerzas evolutivas como la mutación, la deriva génica, la selección natural y el flujo génico. Dichos procesos evolutivos provocan cambios en las frecuencias

alélicas de las poblaciones, que pueden dar origen a diferencias genéticas entre estas (Futuyma, 2005; Hamilton, 2011).

La variación genética es resultado de dos procesos evolutivos principales; la neutral y aquella relacionada con selección adaptativa. La diferencia radica en que la neutral ocurre en regiones no codificantes y se acumula de forma constante con el tiempo de divergencia de las poblaciones. La adaptativa, por su parte, se encuentra relacionada con selección natural, la cual se encontrará favoreciendo o disminuyendo la frecuencia alélica por lo general en genes codificantes y, por tanto, provoca diferencias genéticas entre poblaciones. Lo anterior representa un proceso evolutivo importante debido a su relación con factores adaptativos que establecerían la existencia de una relación genotipo-ambiente en la evolución de la especie (Kirk et al. 2011; Hedrick, 2011; Davey et al. 2011).

El uso de marcadores moleculares ha sido crucial en el establecimiento de diferentes estrategias de manejo y/o conservación a través de la definición de Unidades Evolutivas Significativas (ESU`s) o Unidades de Manejo (MU`s), dentro de las poblaciones de diferentes especies explotadas o aquellas de interés en conservación (Ryman, 1991; Schlötterer et al. 1994; Moritz, 1994 a, b). Para la determinación de una completa (ESU`s) es necesario determinar una diferenciación genética neutral acompañada de una distinción adaptativa, ya que si solo se determina solo una de ellas, estaríamos hablando de una ESU`s parcial (de Guia et al. 2007). Por otra parte, para la segunda (MU`s) será necesario la existencia de diferencias genéticas con marcadores nucleares o mitocondriales (Moritz, 1994 b).

Un marcador molecular de gran utilidad en estudios de genética de poblaciones, por su herencia biparental, son los microsatélites (secuencias de ADN repetidas dentro del genoma), mismos que permiten estimar diferencias genéticas entre poblaciones (Schlötterer et al. 1994; Moritz, 1994 a, b). Por otro lado, el ADN mitocondrial, además de ser de herencia uniparental casi exclusivamente (Avice, 1987), es considerado un locus a pesar de que contiene diferentes genes con tasas mutacionales distintas.

La cobertura genética de los microsatélites y genes mitocondriales resultan en bajas representaciones de sus genomas, siendo este uno de los inconvenientes en la estimación y detección de divergencias genéticas entre poblaciones de interés que impiden definir estrategias de manejo y conservación adecuadas (Schlötterer et al. 1994; Moritz, 1994 a, b; Avise, 2004; Avise, 2009; Coates et al. 2009; Benestan, 2019). El uso de la genómica permite superar dicha desventaja al incorporar un mayor número de loci, siendo una herramienta de gran utilidad que además permite determinar a mayor detalle los patrones de flujo génico, relaciones de parentesco, la estimación de loci bajo la posible influencia de la selección natural, la historia demográfica y las estimaciones del tamaño efectivo en especies de importancia (Benestan, 2019; Avise, 2009; Hohenlohe et al. 2020). Además el aumento en esta resolución genómica ha mostrado un incremento en las estimaciones de diferenciación genética entre poblaciones mediante el empleo de polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs)(Coates et al. 2009).

Los avances tecnológicos en el escaneo y estudio del genoma permiten hoy en día analizar desde una perspectiva genómica la variabilidad genética en especies “no modelo”, es decir, aquellas que no poseen genomas de referencia. Dentro de los marcadores ampliamente usados en NGS se encuentran los SNPs los cuales son sitios únicos distribuidos a lo largo del genoma que representan cambios en uno de los nucleótidos (Avise, 2004; Kirk et al. 2011). Recientemente, su uso en tiburones ha mostrado una eficiente capacidad de observar diferencias genéticas entre poblaciones (Lamichhaney et al. 2012; Kraft et al. 2020; Manuzzi et al. 2019; Junge et al. 2019).

Un grupo de importancia económica y pesquera han sido los tiburones, los cuales han sido capturados para la obtención de sus aletas principalmente para el continente Asiático (Ferreti et al. 2010). La situación es grave, puesto que las inferencias observadas de 18 especies de tiburones distribuidas a nivel global han mostrado una reducción en abundancia del 70 % durante el periodo de 1970 a 2020 y los datos de 31 especies han señalado aumentos en las categorías de riesgo de

la IUCN, mostrando en la mitad de ellas las categorías de peligro y peligro crítico, descrita como la probable causa de ambas, la sobrepesca (Pacoureaux et al. 2021). Esto es de gran concierne para México, puesto que la captura del tiburón y cazón dentro del Pacífico mexicano por su volumen en la producción pesquera ocupan el 11.º lugar y el 9.º por su valor comercial (CONAPESCA, 2018).

En el estado de Campeche, los análisis de productividad y susceptibilidad señalaron que durante el periodo de pesca industrializada (1980 a 1998) la vulnerabilidad de diversas especies de tiburones aumento y aunque durante el periodo de declinamiento industrial (1999 a 2018) algunas de estas especies redujeron su grado de vulnerabilidad, otras se mantuvieron en altas vulnerabilidades, haciendo evidente las alteraciones de la pesca excesiva (Martínez-Candelas et al. 2020). Por tanto, la pesca representa un factor importante a considerar en la conservación de las especies. Puesto que si esta reduce drásticamente a las poblaciones, traería consecuencias de susceptibilidad como; tamaños efectivos bajos, alelos recesivos, depresión por endogamia y la acción de la deriva génica que provocaría la perdida de diversidad genética (Hedrick, 2011; Hohenlohe et al. 2020; Frankham et al. 2014). Para ello es de importancia evaluar a las poblaciones de los tiburones antes de que se reduzca su presencia en las costas mexicanas. Para ejemplo de ello, la completa ausencia de *Sphyrna tiburo*, *Sphyrna mokarran* y *Sphyrna media* dentro del Golfo de California y la ausencia de *Sphyrna corona* dentro del Pacífico mexicano, de acuerdo a los registros dependientes de pesquerías, mientras que el tiburón martillo común *Sphyrna lewini* mostró ser la especie de mayor captura (Pérez-Jiménez, 2014).

El tiburón martillo común, se distribuye en los principales océanos del mundo; Pacífico, Atlántico e Índico (Compagno, 1984). Mostrando una íntima relación con las zonas costeras, principalmente para las hembras grávidas por cuestiones de alumbramiento, como también para los neonatos y juveniles por aspectos de alimentación, estadía y desarrollo, al menos hasta alcanzar una longitud total entre 105 a 148 cm, aproximadamente entre los 3 y 7 años de edad (Heupel et al. 2007;

Klimley, 1987; Castro, 1993; Coiraton et al. 2020a, 2020b). Lo anterior incrementa la susceptibilidad a la pesca de las hembras y los organismos inmaduros (Geniz et al. 2016; Coiraton et al. 2017; Coiraton et al. 2020a; Estupiñán-Montaño et al. 2021). El incremento continuo mundial en su pesca y consumo desde 1993, ha derivado en que actualmente sea una especie incluida y catalogada como amenazada en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) e incluida a partir del 2014 en la Convención Internacional de Comercio de especies amenazadas (CITES; por sus siglas en inglés) (Baum et al. 2007; FAO, 2006-2019; CITES, 2014). Encontrándose *S.lewini* entre las especies de tiburones de mayor captura, por diversos tipos de pesca y en múltiples estados dentro del Pacífico mexicano (Pérez-Jiménez, 2014; Geniz et al. 2016; Coiraton et al. 2017; Soriano et al. 2006). En México, sus capturas se encuentran reguladas bajo la NOM-029-PESC-2006, permitiendo la administración de sus capturas para un aprovechamiento sustentable (DOF, 2007). Del mismo modo, en México la NOM-009-PESC-1993 y sus respectivas modificaciones, establecieron desde el 2012 los periodos de veda que dan protección y evitan las capturas de neonatos y hembras preñadas en las costas mexicanas de *S.lewini*, definiendo el periodo de veda en el Pacífico desde el 1 de mayo hasta el 31 de julio (DOF, 1994, 2012, 2013, 2014).

## **Antecedentes**

### **Reproducción**

La reproducción de la especie es vivípara placentaria (Castro, 2011). Existe evidencia de que la especie utiliza estuarios o bahías semi-cerradas como áreas de crianza (Marie et al. 2019c; Duncan & Holland, 2006; Castro, 1993; Doukakis et al. 2008). Se ha encontrado que el Golfo de California es una zona de crianza, ya que ahí fueron observadas hembras preñadas con un promedio de 25 crías por hembra y una talla de nacimiento que va desde los 41 cm hasta los 53 cm LT (Torres-Huerta, 2008). Las costas de Oaxaca dentro del Golfo de Tehuantepec han sido descritas como una zona de alumbramiento y posiblemente como una zona de crianza. Las costas de Oaxaca dentro del Golfo de Tehuantepec han sido descritas igualmente como zonas importantes en la reproducción de esta especie. En dicho lugar se ha determinado un periodo de gestación de 10 a 11 meses, cuyo posible nacimiento se ha descrito entre julio a septiembre, con una longitud total entre los 44 a 54 cm. La longitud total a la que alcanzan la madurez ha sido 181 cm para los machos y 198 cm las hembras (Alejo-Plata et al. 2018). Ambos sitios serían de gran importancia en la reproducción de la especie, ya que permitirían el nacimiento de las crías probablemente en estas zonas de crianza y el desarrollo de los organismos inmaduros, siendo de vital importancia en la conservación de la especie (Castro, 1993; Heupel, 2007; Coiraton et al. 2017, 2020a; Alejo-Plata et al. 2018; Torres-Huerta, 2008).

### **Migración y desplazamiento en las costas mexicanas**

En el Golfo de California se ha observado que las hembras de esta especie migran y permanecen fuera de la costa (desde los 105 a los 120 cm LT) antes que los machos (Klimley, 1987). A su vez, consumen una mayor cantidad de presas meso pelágicas y pelágicas (<160 cm LT), con una búsqueda de presas más exitosa, una tasa de crecimiento más rápida y alcanzan tallas de longitud total más grandes que los machos (Klimley, 1987). Posiblemente dichas migraciones fuera de la costa sean para cubrir los requerimientos fisiológicos para la reproducción y/o el posterior desarrollo embrionario de las crías (Klimley, 1987; Hoyos-Padilla et al. 2014).

Los patrones de agregación y migración en *S.lewini* son distintos para cada sexo y los estados de maduración. En el Golfo de California se ha observado que el tiburón martillo común forma cardúmenes (*schooling*) cuya finalidad es la interacción social y no la protección contra depredadores. En ellas, se observó que la mayoría fueron hembras, las cuales competían por llegar a la región central de dichas agregaciones, donde los individuos de mayor tamaño se encontraban (Klimley, 1985).

Mediante micro química de elementos se han encontrado distintos patrones de migración en costas de México; Coiraton et al. (2020a), observaron dos patrones de migración en hembras adultas; un 73 % de ellas después de la fertilización habían migrado fuera de la costa y justo antes de parir regresaron a la costa, mientras que un 26 % de ellas durante todo el periodo de gestación se mantuvo en las costas. Coiraton et al. (2020b), indicaron que algunas hembras, al alcanzar  $> 133 \text{ cm} \pm 17.7$  cm LT, migraban hacia áreas pelágicas, mientras que algunos machos al alcanzar aproximadamente  $> 148.4 \pm 22.2$  cm, migraban a zonas pelágicas, aunque algunos de ellos eran capaces de regresar a las zonas costeras. Pero la mayoría de los machos (hasta un 75%) mostraron un patrón de permanencia en las zonas costeras.

Estos patrones de residencia de machos y hembras en las costas y/o zonas de crianza dentro del Pacífico mexicano estarían limitando la migración y posiblemente también el flujo genético entre localidades y/o regiones (Coiraton et al. 2020 a, 2020b). Si dichos individuos solamente se aparearan entre sí y parieran en la cercanía de sus localidades o regiones de nacimiento y repitieran este comportamiento durante generaciones, se estaría provocando una señal de diferenciación genética diferente a la filopatría regional señalada por Rosales-López (2018).

## Pesquería del tiburón martillo común

Algunas de las características biológicas que presenta *S.lewini* lo hacen vulnerable a la pesca; el tardío tiempo de maduración a nivel global, las agregaciones de individuos formando bancos de peces, bajos valores de supervivencia por pesca dirigida e incidental, la permanencia de algunas hembras durante el completo periodo de gestación en las costas como el retorno de las hembras adultas también a las costas y donde ambas muy probablemente lleguen a parir en las zonas de crianza y la abundancia de neonatos como juveniles (menores de un año) en las zonas de crianza (Gallagher, 2014a; Gallagher, 2014b; Gallagher et al. 2018; Coiraton et al. 2020a; Heupel et al. 2007).

Las capturas a nivel nacional de tiburones y cazón han incrementado considerablemente en un 55.99 % desde el 2009 hasta el 2018, siendo los estados de Nayarit, Chiapas, Sinaloa y Baja California Sur los de mayor captura (Tabla 1; CONAPESCA, 2018).

ENTIDAD	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
<b>TOTAL</b>	<b>26,807</b>	<b>29,775</b>	<b>23,866</b>	<b>23,671</b>	<b>27,430</b>	<b>29,435</b>	<b>33,491</b>	<b>37,662</b>	<b>42,704</b>	<b>47,873</b>
NAYARIT	1,169	1,029	1,594	2,261	2,499	2,039	3,136	4,152	6,106	8,197
CHIAPAS	3,723	3,048	1,750	1,273	1,735	888	641	1,272	2,742	6,872
SINALOA	5,569	5,596	5,027	5,182	5,687	6,689	6,916	7,115	7,245	6,246
BAJA CALIFORNIA SUR	2,782	5,159	4,565	3,654	3,487	4,218	4,047	4,995	4,836	5,675
TAMAULIPAS	1,366	2,063	1,305	1,390	1,589	1,564	1,720	2,170	2,821	4,043
SONORA	2,265	1,483	1,169	1,222	1,808	2,151	3,326	3,459	3,516	3,539
BAJA CALIFORNIA	4,475	3,926	3,223	3,665	3,875	3,615	4,224	4,393	3,427	3,315
OAXACA	1,431	3,531	1,595	1,221	2,277	3,099	3,505	3,443	4,744	3,140
VERACRUZ	841	901	436	769	936	1,045	1,525	2,266	3,046	2,964
OTRAS*	3,185	3,039	3,202	3,035	3,537	4,127	4,449	4,396	4,221	3,883

\*CAMPECHE,COLIMA,GUERRERO,JALISCO,MICHOACAN,QUINTANA ROO,TABASCO,YUCATAN.

Tabla 1. Serie histórica de las capturas generales de tiburón y cazón en los principales estados dentro de la República Mexicana. Tomado del Anuario Estadístico de Acuicultura y pesca 2018 de la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca 2018. [https://www.conapesca.gob.mx/work/sites/cona/dqppe/2018/ANUARIO\\_2018.pdf](https://www.conapesca.gob.mx/work/sites/cona/dqppe/2018/ANUARIO_2018.pdf)

Dentro de las costas del Pacífico mexicano, el Golfo de California, Nayarit y el Golfo de Tehuantepec, son áreas muy importantes en la pesca y captura del tiburón martillo común, cuyas pesquerías en su mayoría capturan organismos inmaduros (Geniz et al. 2016; Coiraton et al. 2017). El número de individuos capturados dentro

del Pacífico mexicano ha sido considerable. Geniz et al. (2016) señalo una captura de 7488 individuos para el Golfo de California (1997-2015) y 892 en el Golfo de Tehuantepec (2013-2015), Soriano et al. (2006) indico la captura de 10 919 organismos en el Golfo de Tehuantepec (1993-2003) y Pérez-Jiménez remarcó en el completo Pacífico mexicano la captura de 23 515 individuos (1962-2010). En el Golfo de California durante el periodo 1997 a 2015 se capturaron organismos de tallas menores a 100 cm LT. Mientras que en el Golfo de Tehuantepec, se ha reportado la captura de organismos menores a 65 cm LT en el lapso 2013 a 2015 (Geniz et al. 2016). Las capturas consisten principalmente de pesca artesanal y semi-industrial, mismas que capturan un considerable porcentaje de individuos inmaduros dentro del Pacífico mexicano (Coiraton et al. 2017).

### **Genética de poblaciones**

Castillo-Olguín et al. (2012), detectaron diferencias genéticas entre las poblaciones del Pacífico mexicano utilizando 5 loci de microsatélites, observaron diferencias genéticas entre la zona norte (Baja California y Baja California sur) y la zona centro (Sinaloa y Nayarit) y entre la zona norte y sur (Oaxaca y Chiapas) (Figura 1). En cambio, mediante la región control no observaron diferencias genéticas significativas (posteriores a las correcciones de Prueba múltiple de Bonferroni) indicando una homogeneidad genética.

Nance et al. (2011), revelaron la existencia de diferencias genéticas entre 2 localidades del Pacífico mexicano del norte y 4 localidades de Centroamérica y Ecuador (Figura 1), mediante 15 loci de microsatélites ( $F_{ST}= 0.002-0.015$ ,  $P<0.005$ ).

Daly-Engel et al. (2012), señalaron que las hembras de esta especie muestran un mayor grado de diferenciación genética entre océanos respecto a los machos, mediante Microsatélites ( $F_{ST} =0.035$ ,  $P<0.001$ ) y ADN mitocondrial ( $\Phi_{ST}=0.749$ ,  $P<0.05$ ), exponiendo así, que los machos de esta especie exhiben una mayor dispersión respecto a las hembras.

En estudios más recientes, mediante el uso de técnicas de Secuenciación de Nueva Generación (NGS; por sus siglas en inglés), se analizaron 198 genomas mitocondriales completos de neonatos y juveniles de *S.lewini*, en importantes zonas de crianza, las cuales mostraron diferencias genéticas entre la zona norte y sur del Pacífico mexicano ( $\Phi_{ST} = 0.031$ ;  $P=0.002$ ), mostrando así, que en ambas zonas existe posiblemente una filopatría regional en hembras (Rosales-López, 2018).



Figura 1. Mapa de las localidades empleadas en los trabajos de Castillo-Olguin et al. (2012) (localidades 1-7) y Nance et al. (2011) (localidades 8 – 14). Baja California (1), Baja California Sur (2), Sinaloa (3), Nayarit (4), Michoacán (5), Oaxaca (6), Chiapas (7), La Paz (8), Mazatlán (9), Santa Catalina, Panamá (10), Isla Cebaco, Panamá (11), Golfo de Panamá (12), Tárcoles, Costa Rica (13), Manta, Ecuador (14). Obtenido de Google Maps junio de 2022.

### Zonas de crianza y su importancia biológica

Los tiburones presentan comportamientos asociados al uso del hábitat y residencia en diferentes sitios a lo largo de su distribución, lo que resulta en diferentes patrones de divergencia genética. La residencia es el comportamiento de un individuo por permanecer en un área de forma ininterrumpida durante cierto periodo de tiempo el

cual puede cambiar espacial y temporalmente (Chapman et al. 2015), mientras que la fidelidad a un sitio se relaciona a la capacidad de un individuo de regresar al mismo repetidamente a lo largo de las generaciones, con periodos de tiempo similares a los de residencia, siendo no esporádicos, y dicho proceso se relaciona a diversos aspectos; agregación, apareamiento o alimentación, siendo independiente y distinto para cada individuo y especie (Chapman et al. 2015).

Una zona de crianza representa un sitio de mayor abundancia de tiburones neonatos y juveniles (menores de un año) respecto a otras áreas, una residencia o regreso al sitio respecto a otros (por distintos periodos de tiempo) y el continuo uso de estas áreas a través de los años (Heupel et al. 2007). Estas áreas son utilizadas durante el desarrollo de los neonatos y juveniles por su alta productividad y abundancia de alimento (Castro, 1993).

### **Filopatría**

El uso de marcadores moleculares tradicionales para estudiar la diversidad genética y estructura poblacional se ha realizado principalmente mediante ADN mitocondrial y microsatélites. El primero de ellos muestra una nula o casi nula recombinación de herencia uniparental y, por tanto, es considerado representante de la historia genética materna dentro de las poblaciones (Avise, 1987; Avise, 1995). Mientras que el segundo son secuencias de ADN repetidas dentro del genoma nuclear el cual es de herencia biparental (Schlötterer et al. 1994).

Por tanto, las señales de diferenciación genética que cada uno muestre serán indicativos de patrones geográficos y biológicos distintos o complementarios. Si en una especie se detectaran señales de diferenciación genética mediante ambos marcadores se podría señalar que existe un patrón geográfico (ej. barrera oceanográfica o terrestre) o biológico (ej. limitantes a la dispersión) que impide el flujo genético entre poblaciones.

No obstante, si dicha señal fuera observada solamente mediante marcadores mitocondriales habría una discordancia entre los marcadores moleculares que podrían atribuirse a patrones de dispersión diferencial entre machos y hembras. Un caso especial de ello se debe cuando las hembras al permanecer en áreas específicas, y en presencia de fidelidad a estos sitios, se produciría a lo largo de las generaciones, una señal de diversidad genética particular en el ADN mitocondrial, que será exclusiva para las poblaciones de diferentes sitios y por tanto las poblaciones se encontrarían diferenciadas genéticamente para los linajes maternos. Entonces, si esta señal fuera exclusiva del ADN mitocondrial y hubiese una ausencia de ella en el genoma nuclear (herencia biparental), esta falta de diferenciación estaría influenciada por los mecanismos de dispersión de los machos (Awise, 1995).

Este patrón de señal de diferenciación genética con ADN mitocondrial y una ausencia de estructura genética con microsatélites o marcadores nucleares han sido observadas en diversas especies de tiburones, las cuales también han remarcado un flujo genético mediado por los machos que han provocado una similitud genética entre localidades (Félix-López et al. 2019a; Félix-López, 2019b; Laurrabaquio-Alvarado et al. 2019; Rangel-Morales et al. 2022). O en caso de no ser tan alto que llegase a provocar una homogeneidad genética, las diferencias genéticas que se observaran serían bajas con microsatélites y altas con marcadores mitocondriales como se observó en la distribución mundial de *S. lewini* (Daly-Engel et al. 2012).

La filopatría natal nos indica el regreso de un individuo de amplia dispersión, a su lugar de nacimiento, exclusivamente con fines reproductivos, ya sea para aparearse o parir, habiendo un dominio de este comportamiento en hembras, ya que estas regresan a parir en áreas de crianza, mientras que para los machos no es necesario regresar y aparearse. Este comportamiento ha sido evidenciado en las hembras del tiburón limón (*Negaprion brevirostris*) y el tiburón punta negra (*Carcharhinus melanopterus*) (Chapman et al. 2015; Mourier & Planes 2013; Feldheim et al. 2014).

Por su parte, la filopatría regional sería el regreso de un individuo, a su lugar de nacimiento, pero sin abarcar un sitio específico, sino una región, del mismo modo su regreso se debe a fines reproductivos cuyas intenciones serían parir a las crías o apareamiento (para uno o ambos sexos), cuyas causas principales podrían ocurrir por residencia o una dispersión limitada, aunque le sea posible migrar entre las regiones y no por la existencia de barreras geofísicas (Chapman et al. 2015). Destacando que la filopatría regional ha sido señalada entre zonas de crianza de la zona norte y sur del Pacífico mexicano en *S.lewini* mediante genomas mitocondriales completos (Rosales-López, 2018).

La principal diferencia de la filopatría respecto a la fidelidad con fines de apareamiento o alumbramiento, sería que en el primer caso los individuos saben que regresan al área de nacimiento mientras que en la fidelidad no. Para el estudio de las repercusiones evolutivas y ecológicas de la filopatría se hace uso de estudios genéticos, de microquímica de elementos traza o de marcaje-recaptura (Chapman et al. 2015).

## **Justificación**

La estructura poblacional de esta especie sugiere que las hembras son filopátricas y los machos promueven el flujo genético entre poblaciones. En estudios previos, el diseño experimental generalmente consistió de un número limitado de loci dentro del genoma nuclear (microsatélites) cuya baja representatividad genómica pudo ser una limitante de observar diferencias genéticas significativas entre las localidades y la comprensión de la historia evolutiva de la especie.

Por lo tanto, será necesario evaluar a las poblaciones del Pacífico mexicano mediante marcadores genómicos de mayor resolución que permitirán descubrir si existen patrones de divergencia para ambos sexos que se deban a limitantes oceanográficas que impiden el flujo génico o a diferencias genéticas originadas por una movilidad limitada de los individuos, ya que estudios de marcaje recientes han mostrado una alta residencia de adultos de ambos sexos en sitios cercanos a la costa (Coiraton et al. 2020a, 2020b) como a largos periodos de residencia de los machos en zonas de agregación en la boca del Golfo de California y el Golfo de Tehuantepec (Castillo-Olguín et al. 2012) o si las diferencias corresponderían a comportamientos de dispersión diferencial entre machos y hembras, donde las hembras presentarían una segregación de linajes maternos por filopatría entre regiones (Rosales-López, 2018) mientras que los machos mostrarían una homogeneidad genética dentro del genoma nuclear por el flujo genético que habría entre regiones.

## **Hipótesis**

Las hembras de *S.lewini* han mostrado diferencias genéticas entre la zona norte y sur del Pacífico mexicano atribuidas a una filopatría regional. De ser así, el flujo genético estaría mediado por los machos y, por tanto, se observará una baja o nula diferenciación genética mediante ADN nuclear entre las regiones oceánicas del Pacífico mexicano.

## OBJETIVOS

### Objetivo General

- Conocer si el tiburón martillo común presenta patrones de diferenciación genética debidas a movilidad limitada de los adultos o aquella relacionada con filopatría de las hembras.

### Objetivos particulares

- Estimar la diversidad genética en el ADN nuclear, de las poblaciones de *S.lewini* en el Pacífico mexicano, mediante el uso de polimorfismos de un solo nucleótido SNPs.
- Evaluar la magnitud de flujo génico entre las poblaciones del Pacífico mexicano de *S.lewini*.
- Estudiar la estructura genética dentro del Pacífico mexicano de *S.lewini*, mediante la estimación en la distribución de las frecuencias alélicas de los SNPs entre poblaciones.
- Estimar el tamaño efectivo poblacional de *S.lewini* en el Pacífico mexicano.
- Determinar la proporción de loci bajo la influencia de selección adaptativa dentro de las poblaciones del Pacífico mexicano.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Colecta de muestras

Las muestras de tejido colectadas provienen de la captura comercial realizada entre los años 2014 y 2016 mediante técnicas de pesca artesanales y/o industriales. Los individuos muestreados en su mayoría pertenecen a dos etapas de importancia en los tiburones: neonatos y juveniles de *S.lewini*. Todos los individuos fueron considerados neonatos al presentar una marca umbilical y/o una longitud total menor a 65 cm, mientras que todos los individuos como juveniles, al tener una longitud total entre 65 a 170 cm con base en lo establecido por Zarate-Rustrían (2010) en las costas de Oaxaca. Cada muestra de tejido fue conservada en etanol al 70 % o DMSO.

Un total de 192 individuos pertenecientes a dos zonas del Pacífico mexicano fueron considerados para la construcción de las bibliotecas genómicas. La zona norte fue conformada por los estados de Sinaloa y Nayarit, constituida por 7 localidades, con un total de 96 individuos (Tabla 2; Figura 2). La zona sur fue conformada por los estados de Chiapas y Oaxaca, constituida por 2 localidades con un total de 96 individuos (Tabla 2; Figura 2).

Tabla 2. Número de muestras para cada localidad de *S.lewini* en las costas del Pacífico mexicano.

Zona	Estado	Localidad	n
Norte	Sinaloa	Chametla	29
		Teacapan	34
		La reforma	9
	Nayarit	Las lajitas	3
		Boca de Camichín	10
		Punta Santa cruz	6
		Cuautla	5
Sur	Chiapas	Puerto Madero	64
	Oaxaca	Salina cruz	32

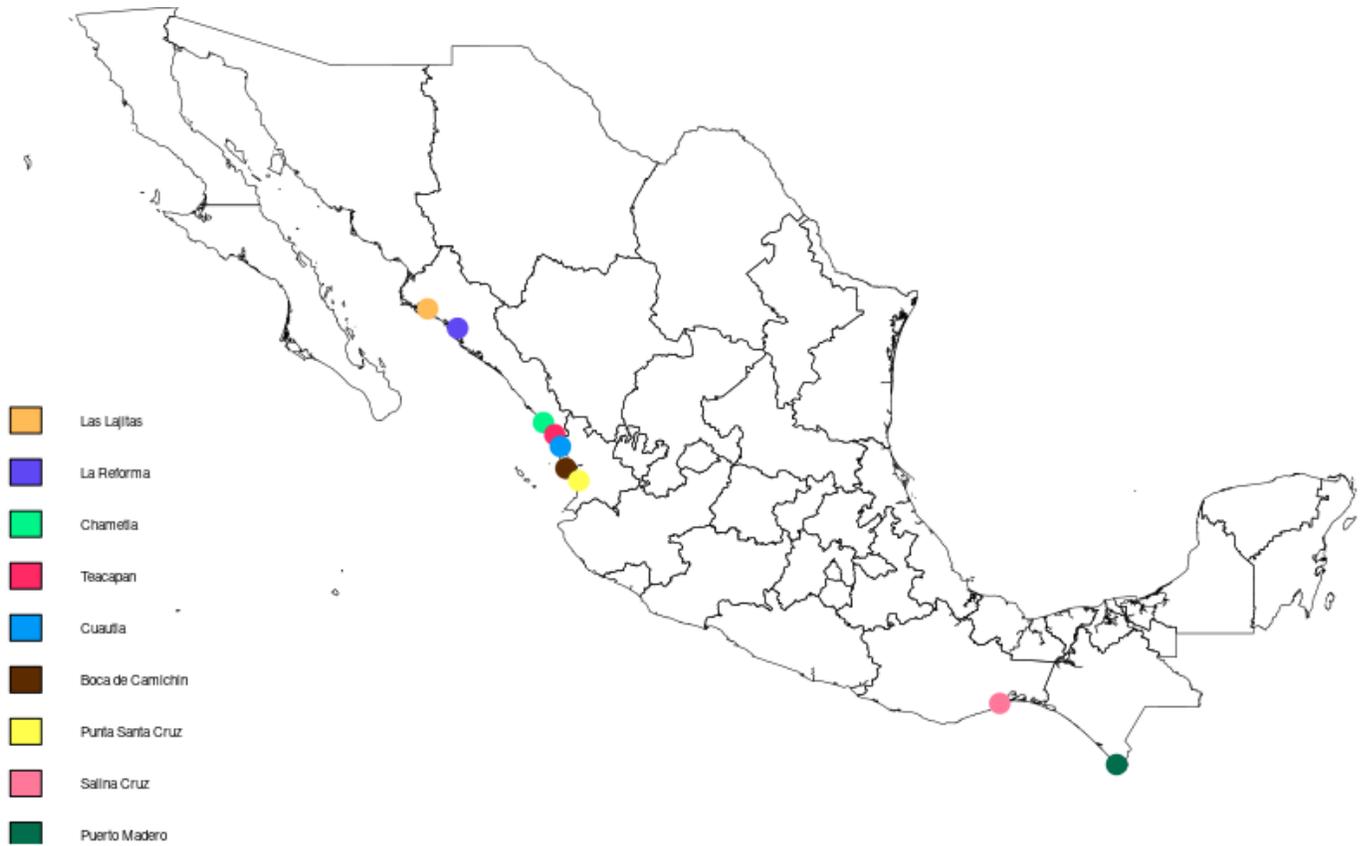


Figura 2. Puntos de muestreo de *S. lewini* en las diversas localidades del Pacífico mexicano. En la izquierda inferior se muestra el color correspondiente a la localidad por orden de aparición descendiente.

**RADseq** (secuenciación de fragmentos de ADN asociado a sitios de restricción)

Recientemente, el uso de SNPs en tiburones ha mostrado una eficiente capacidad de observar diferencias genéticas entre poblaciones (Lamichhaney et al. 2012; Kraft et al. 2020; Manuzzi et al. 2019; Junge et al. 2019). Una de las principales técnicas para dicho propósito es aquella que facilita y disminuye el costo del descubrimiento y genotipificación de múltiples SNPs a lo largo del genoma, por medio de la realización de bibliotecas o librerías de representación reducida. Esta técnica conocida como RADseq (secuenciación de fragmentos de ADN asociado a sitios de restricción) (Baird et al. 2008; Peterson et al. 2012), emplea enzimas de restricción y el uso de identificadores moleculares (*barcodes*).

## **Procesamiento de las muestras**

### **Diseño de sondas**

En un estudio piloto, se envió un set de muestras representativas abarcando tres áreas distintas, de importancia en el Pacífico mexicano y en donde se ha reportado la presencia de áreas de crianza; La zona norte (12), la zona centro (5) y la zona sur (6), a la Universidad de Georgia Athens, para la realización de la primera etapa de las librerías RADcap, en la cual se determinó la combinación de enzimas (Nhe\_I, Xba\_I y Eco\_R1), para la construcción de las bibliotecas genómicas 3RADs y la secuenciación de este conjunto de muestras. A partir de esto, fue posible la detección de SNPs entre los individuos de las diferentes poblaciones de *S.lewini* seleccionadas. Lo anterior tuvo como propósito, la creación de sondas biotiniladas de RNA que permitieran hibridar los fragmentos conteniendo los SNPs caracterizados en la etapa previa. La obtención de sondas se realizó, mediante el kit MYbaits-1 (MYcroarray, Ann Arbor, MI, USA). Una vez construidas las sondas, los SNPs fueron enriquecidos mediante la construcción de bibliotecas genómicas, y capturados, y secuenciados en cada una de las de muestras con base en el protocolo de Hoffberg et al. (2016).

### **Evaluación de las muestras**

La mayoría de muestras fue visualizada en una corrida de electroforesis en gel de agarosa para determinar la calidad molecular del ADN y verificar que presentasen un alto peso molecular y poca degradación.

### **Extracción y normalización de ADN**

La extracción de ADN, se realizó bajo el protocolo de Fenol-Cloroformo (Sambrock, 1989). Cada muestra fue cuantificada en Qubit® 3.0 Fluorometer y normalizada a

una misma concentración equimolar. Las muestras de la zona norte fueron normalizadas a una concentración de 7.5 ng/ $\mu$ L (7.5  $\mu$ L), mientras que las muestras de la zona sur fueron normalizadas a una concentración de 7 ng/ $\mu$ L (7.5  $\mu$ L). No obstante, existieron muestras que por alguna circunstancia no alcanzaron la concentración mínima deseada para ambas placas, por tanto, fueron procesadas bajo la concentración máxima permitida.

## **RADcap**

La construcción de las bibliotecas genómicas fue realizada bajo el método RADcap, una técnica innovadora que permite la eliminación bioinformática de duplicados de PCR (copias del ADN empleado durante la construcción de las bibliotecas genómicas, amplificadas durante el proceso de PCR; Schweyen et al. 2014), basada en la combinación de la técnica de Secuenciación Asociada a Sitios de Restricción de DNA (3RAD) y la captura de un set de SNPs informativos por medio de sondas (Hoffberg et al. 2016). Este protocolo permite enfocar el esfuerzo de secuenciación, en las secuencias con los SNPs previamente caracterizados requiriendo de menor profundidad de secuenciación de las mismas y haciendo posible utilizar un mayor número de individuos por línea de secuenciación.

## **Preparación de las bibliotecas genómicas**

### **1.-Digestion**

A cada individuo se le realizó una doble digestión (Peterson et al. 2012), mediante 3 enzimas de restricción; Eco\_RI y Xba\_I, Nhe\_I (Glenn et al. 2017). La función, de la tercera enzima de restricción fue aumentar la eficiencia de las librerías, eliminando a los dímeros de adaptadores.

## 2.- Ligación

Los fragmentos generados por digestión presentaron extremos “cohesivos”, a los cuales se les ligaron **barcodes** o adaptadores; **EcoRI** (12 combinaciones; EcoRI\_01 a EcoRI\_12) y **NheI** (8 combinaciones; NheI\_A a NheI\_H), dando un total de 96 combinaciones, permitiendo una combinación única de adaptadores para cada individuo, cuya finalidad fue el reconocimiento de cada individuo durante los análisis Bioinformáticos.

## 3.- Agrupación de individuos y purificación de ADN

Cada pool fue formado de los productos de ligación bajo la misma concentración de cada muestra sin importar el volumen. Se llevó a cabo el procesamiento de dos pools independientes, siendo el primero para todas las muestras de la zona sur (Oaxaca y Chiapas) y el segundo para todas las muestras de la zona norte (Sinaloa y Nayarit). Para la zona norte la concentración final por muestra fue de 21 ng, mientras que para la zona sur fue una concentración final por muestra de 20 ng.

A cada pool de manera independiente se le adicionó un volumen de perlas magnéticas (1.25x respecto al volumen final de cada placa). Las muestras fueron colocadas en un imán, el sobrenadante se eliminó y las perlas magnéticas fueron “lavadas” con etanol al 80% (Aproximadamente 1000-1500  $\mu$ L), todo resto de etanol fue eliminado y finalmente cada placa fue rehidratada en un volumen final de 48  $\mu$ L de Tris-EDTA (TE). Las muestras fueron almacenadas por unas horas en congelación a -21 °C.

#### 4.- Adición del Primer iTru5 8N

Cada pool de manera independiente fue procesado mediante un PCR de un ciclo, cuya finalidad fue la adición del primer iTru5 8N (facilitando bioinformáticamente la detección de PCR duplicados). Seguido de esto, a los productos de PCR, se les adicionó una concentración de perlas magnéticas (1.2x respecto al volumen de los productos de PCR), se les realizó una purificación con normalidad y fueron re suspendidas en 33  $\mu$ L de TE.

#### 5.- Amplificación de ADN

Para la amplificación de ADN, independiente a cada pool, se ejecutó mediante el uso de dos diferentes primers; el *primer* P5 y el *primer* Itru7. El primero tiene la función de unirse al sitio complementario del primer iTru5 8N, mientras que el primer iTru7 permitió el reconocimiento de cada una de las placas durante el proceso de secuenciación. Los tiempos de amplificación fueron los siguientes: **98 °C por 2 minutos.; Seguido de 6 ciclos: 98 °C por 20 segundos., 60 °C por 15 segundos., 72 °C por 30 segundos.; posteriormente de 72 °C por 5 min. Hold at 15 °C.** Una última limpieza fue realizada a los productos de PCR, agregando perlas magnéticas a una concentración (2X respecto a los productos de PCR), purificando con normalidad, con dos lavados de etanol al 80% y finalmente fueron rehidratados en 35  $\mu$ L de TE.

## 6.- Cuantificación

Las librerías fueron cuantificadas por separado en Qubit® 3.0 Fluorometer. La placa de la zona sur, mostró un valor de 19.8 ng/μL, mientras que la placa de la zona norte presento un valor de 32.6 ng/μL (Figura 3).

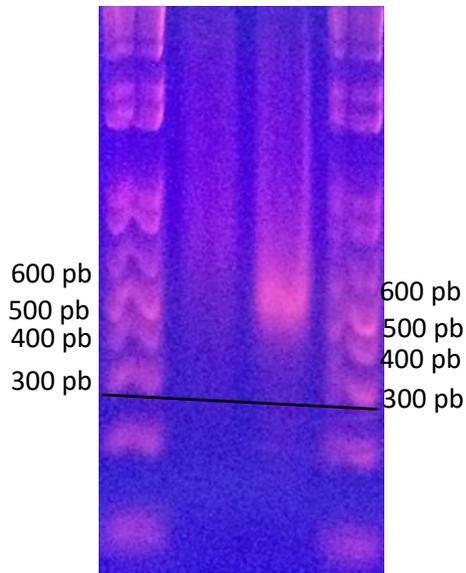


Figura 3.- Electroforesis en gel de agarosa al 1.5%, mostrando la amplificación de las placas 2 y 1, respectivamente.

## 7.- Selección de fragmentos, hibridación y secuenciación de ADN

Las muestras fueron enviadas a la Universidad de Georgia Athens, donde se llevó a cabo la selección de fragmentos entre 300 pb a 550 pb con el uso de Pippin Prep™. La hibridación y la captura de secuencias, fue llevada a cabo mediante el protocolo de MYcroarray MYbaits v3.0, y la secuenciación de fragmentos en la plataforma Hi-Seq de Illumina®, de ambas placas en una sola corrida (Hoffberg et al. 2016; Davey et al. 2011; Peterson et al. 2012; Glenn et al. 2017).

## Análisis Bioinformáticos

### Secuencias crudas

Posterior a la secuenciación, los datos de cada placa correspondieron a secuencias en “crudo” (RAW), las cuales fueron evaluadas en el número de secuencias y la calidad PHRED, la cual es un referente a la exactitud y la probabilidad de error que el secuenciador determinada para cada nucleótido observado, siendo la calidad PHRED 30 la que representa un 99.9% de exactitud y un 0.01 % de error ([https://support.illumina.com/help/BaseSpace\\_OLH\\_009008/Content/Source/Informatics/BS/QualityScores\\_swBS.htm](https://support.illumina.com/help/BaseSpace_OLH_009008/Content/Source/Informatics/BS/QualityScores_swBS.htm)). Se evaluó la calidad de las lecturas en “crudo” (RAW) mediante el paquete FastQC (<http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>). De esta manera se determinó que la calidad mínima PHRED de ambas placas fue de 28 (Tabla 3).

El número de secuencias obtenidas en la placa uno fue de **19,961,207**, con una calidad PHRED en su mayoría >28, mientras que para la **placa 2** se obtuvieron **24,292,800** secuencias pareadas, y una calidad PHRED en su mayoría >28. Las lecturas de ambas placas mostraron longitudes de 35 pb hasta 151 pb (Tabla 3).

Tabla 3.- Valores de control de calidad para cada placa procesada. Placa 1 muestras de la zona sur del Pacífico. Placa 2 correspondiente a las muestras de la zona norte del Pacífico. 1ª columna número de lecturas posteriores a la secuenciación (secuencias raw). 2ª columna porcentaje de lecturas filtradas (excluidas) posteriores al procesamiento *Declone*. 3ª columna número de lecturas mantenidas posterior al filtrado de *Declone*.

Placa	Total de lecturas (Iniciales) pareadas	Porcentaje retenido (pareadas)	Total de lecturas (Posterior Declone)	Sentido cadena	Calidad Phred	Longitud secuencias
1	19,961,207	70.43	5,902,589	Directo	>30	35-151
				Reverso	>28	35-151
2	24,292,800	65.56	8,366,191	Directo	>32	35-151
				Reverso	>28	35-151

## Obtención de SNPs

El paso inicial fue la separación de las sondas en directo y reverso, para cada secuencia a las cuales se adicionó un conjunto de secuencias degeneradas (Tabla 4), para ser unidas en una sola secuencia, mediante el comando paste -d, y así permitir su eliminación de manera directa.

Tabla 4.- Secuencia de bases degeneradas

NNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNN

Los duplicados de PCR fueron eliminados bioinformáticamente mediante *clone\_filter* (Declone; Tabla 3) en Stacks 2.54 (Catchen et al. 2011; Catchen et al. 2013) bajo las opciones **--index\_null** que permitió indicar las secuencias que presentaron un oligo aleatorio provisto en la cabecera del FASTQ (Illumina i5 o lectura i7). La adición de este primer fue provisto durante la construcción de las bibliotecas genómicas (**iTru5\_8N**) y **--oligo\_len\_2\_8** longitud de la secuencia del oligo pareada en el conjunto de datos. La eliminación de dichos fragmentos es un proceso importante para evitar sesgos en los posteriores análisis de datos (Schweyen et al. 2014; Hoffberg et al. 2016)

La identificación de individuos, o *demultiplex*, fue realizada para cada placa (96 individuos), permitiendo el reconocimiento de cada individuo con base en la combinación única de adaptadores adheridos durante el proceso de ligación en la construcción de las bibliotecas genómicas, la eliminación adaptadores para cada individuo y las secuencias de baja calidad, mediante el programa ***process\_radtags*** en **Stacks 2.54**, bajo las opciones; **--inline\_inline** indicándole que el adaptador se encuentra en línea con la secuencia, **-q** descartando lecturas con puntajes de baja calidad, **-r** recupera adaptadores y RAD-Tags, **-t 140** recorta la longitud final de la secuencia a 140 pb. No obstante, no todas las lecturas con baja calidad fueron eliminadas en el procedimiento preliminar, por lo tanto, se efectuó un filtrado de datos mediante el script *bbduk.sh* del software BBMap (Bushnell, 2014 –

<http://sourceforge.net/projects/bbmap/>), el primer filtro fue la eliminación de lecturas que contuvieran la secuencia del bacteriófago Phi-X174, cuya secuencia aún está presente en las lecturas, la cual fue adicionada como método de control de calidad y eficiencia durante la secuenciación. El segundo filtro fue la eliminación de las regiones con calidad *Phred* menor a 28 (hacia el extremo 3'), delimitando la longitud mínima de cada lectura fuera  $\geq 50$  pb (de lo contrario fueran eliminadas) y finalmente se estableció que el promedio de calidad total de cada lectura fuera 28. Un ejemplo de la efectividad de dicho filtro se puede observar en la calidad PHRED después del filtro de calidad en la muestra BoC 1 (Figura 4).

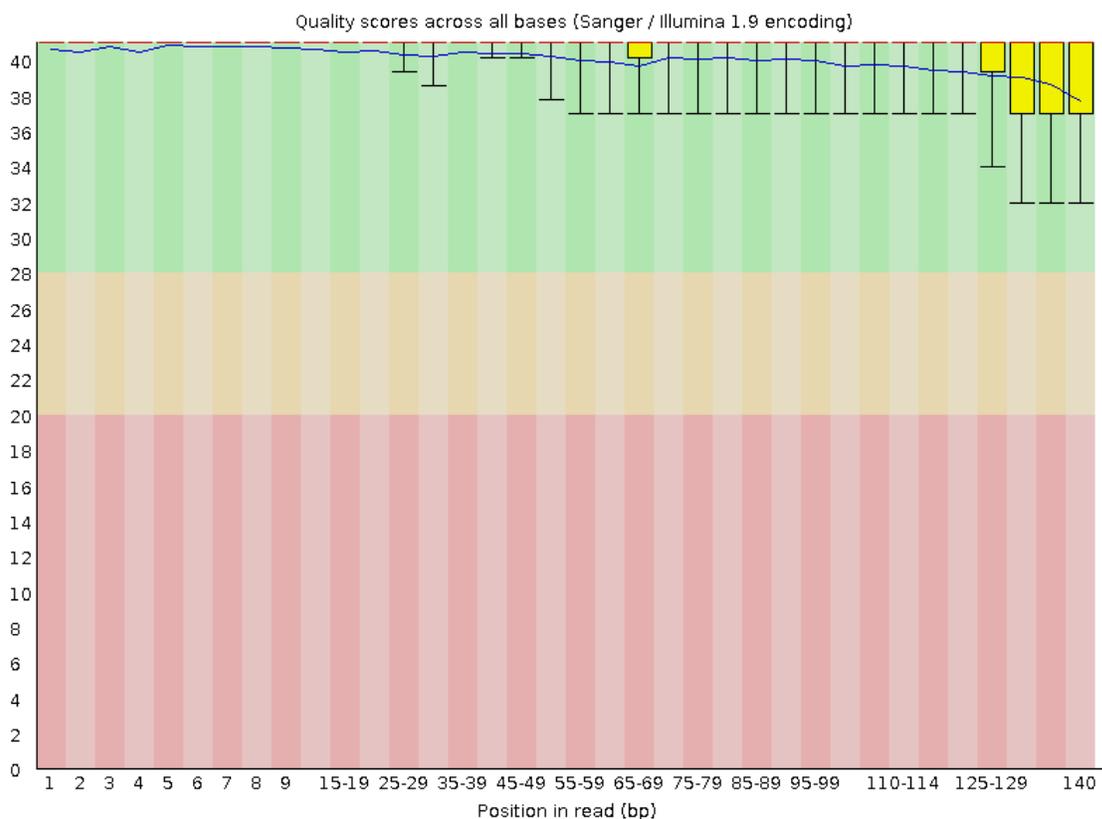


Figura 4. Calidad PHRED de las secuencias reverso para la muestra BoC1 (Boca de Camichin 1), posterior a la limpieza y filtros de calidad realizados en el software BBMap.

Se evaluaron las lecturas directo y reverso para cada muestra y aquellas muestras con  $< 1000$  lecturas, fueron eliminadas de los análisis posteriores, dando la obtención de 167 individuos. Las secuencias de las sondas biotiniladas que capturaron a los SNPs representativos de las localidades durante el experimento

piloto fueron consideradas como el genoma de referencia del presente trabajo, el cual fue indexado y alineado con cada muestra mediante BWA, obteniéndose así un formato de salida SAM; ambos procesos se realizaron con samtools-1.11 y Stacks 2.54. Los archivos SAM fueron comprimidos y convertidos a formato BAM, siendo ordenados e indexados mediante samtools-1.11. Debido a que el número de loci obtenido hasta el momento era bajo, fue necesario la ejecución de un programa especializado que permitió obtener reportes de calidad de los ensamblados (archivos BAM) y la cobertura de cada muestra respecto al genoma de referencia, lo cual logro identificar a los organismos de mayor calidad ensamblada, dicho procedimiento fue realizado con qualimap bamqc (Okonechnikov et al. 2015). Considerando así, en lo análisis posteriores solamente a los individuos que en su mayoría ensamblaron sus lecturas respecto al genoma de referencia. Un ejemplo de esto, fue el individuo Chametla 11 (Figura 5).

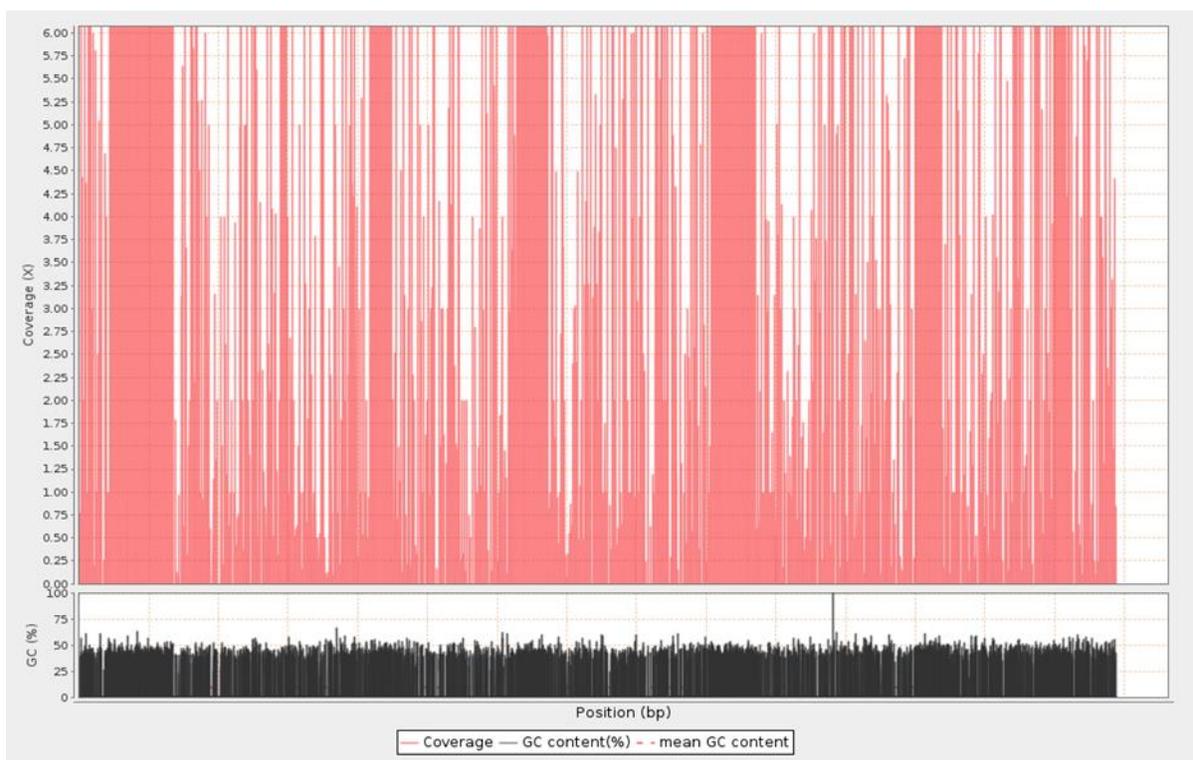


Figura 5. Cobertura de la muestra C11 (Chametla 11), respecto al genoma de referencia. Mostrándose en rojo el número de lecturas de la muestra Chametla 11 que cubren el genoma de referencia, mientras que los espacios en blancos indican la ausencia de lecturas en cada región. A la izquierda de la figura se indican los valores de cobertura (*coverage*) de lecturas ensambladas respecto al genoma referencia. En la parte inferior se observa la posición de las lecturas de Chametla 11 respecto al genoma de referencia.

Un total de 76 individuos y 8 poblaciones fueron utilizados en la identificación de los loci, mediante *gstacks* en Stacks v2.59. Mediante *populations* en Stacks v2.59, se analizaron a los diversos individuos de manera poblacional. Los resultados obtenidos bajo las opciones de **-p 5** (número mínimo de poblaciones necesarias para que el locus sea procesado; equivalente a un 62.5 % de todas las poblaciones), **-r 0.6** (porcentaje mínimo de individuos requerido en una población para procesar dicho locus; equivalente a un 60% de individuos en cada población), **--min-maf 0.01** estableciendo la mínima frecuencia alélica requerida para procesar un sitio nucleotídico en un locus (permitiendo eliminar variantes raras menores al 1%), **--max-obs-het 0.70** especificando la máxima heterocigosis observada requerida para procesar un sitio nucleotídico en un locus, **--write-random-snp** restringiendo los análisis de datos a un SNP aleatorio por locus (impidiendo que exista desequilibrio de ligamiento entre los SNPs). Dando un total de 1165 loci y 699 sitios variantes.

### **Filtrado de datos**

Mediante VCFtools v.0.1.17 (Danecek et al. 2011), se excluyeron los sitios variantes con datos faltantes (missing data) mayores al 20%, e individuos con datos faltantes mayores al 20%, se incluyeron solamente sitios con una profundidad igual o mayor a 10, genotipos con promedios de profundidades  $\geq 5$ , con base en todos los individuos incluidos, solamente SNPs bialélicos, y sitios que estuvieran bajo equilibrio de Hardy-Weinberg. Mediante PLINK v1.90b6.24 64-bit (Chang et al. 2015; Purcell & Chang, 2015) se excluyeron todas las variantes con tasas de llamado de datos faltantes mayores al 20%. Las combinaciones de filtros de calidad indicadas en Stacks V.2.59, VCFtools v.0.1.17 y PLINK v1.90b6.24 64-bit, se determinaron como las combinaciones adecuadas que permitieron recuperar el número máximo de SNPs posibles, presentando un mínimo de datos faltantes y sin exhibir loci bajo desequilibrio de ligamiento. Lo que aseguro que los análisis posteriores fuesen datos confiables y de calidad.

## Diversidad genética

Mediante la función **basic.stats** de la **librería hierfstat** (Goudet, 2005) se pudo obtener el promedio de Heterocigosis observada ( $H_o$ ), Heterocigosis esperada ( $H_e$ ) y el coeficiente de endogamia  $F_{IS}$  para todos los loci mediante R 4.1 (R Core Team, 2021) y RStudio Versión 1.4.1717 (RStudio Team, 2021).

## Flujo genético

Las estimaciones de las tasas relativas de migración entre poblaciones, fueron realizadas mediante el método de número efectivo de migrantes  $N_m$  (Alcala et al. 2014) utilizando 10000 bootstraps, filtrando las tasas relativas de migración  $< 0.1$ , a través de la función **divMigrate** (Sundqvist et al. 2016) de la librería **diveRcity** (Keenan et al. 2013) R 4.1 (R Core Team, 2021) y RStudio Versión 1.4.1717 (RStudio Team, 2021).

## Estimadores de diferenciación genética

Las estimaciones de  $F_{ST}$  y sus respectivos valores de significancia estadística fueron obtenidos bajo la función **stampFst** con el método propuesto por Wright (1949) y actualizado por Weir & Cockerman (1984), bajo 100 000 bootstrap y un percentil del 95, mediante la librería **StAMPP** (Pembleton et al. 2013) en R 4.1 (R Core Team, 2021) y RStudio Versión 1.4.1717 (RStudio Team, 2021). La corrección del nivel de significancia ( $\alpha$ ) para pruebas múltiples se realizó bajo el método de Benjamini and Yekutieli (2001) descrito en (Narum, 2006) considerando una tasa de falsos descubrimientos. Por tanto, el nuevo valor de significancia fue tomado del apéndice A, cuyo método permite la corrección de la significancia inicial y con base en el número de pruebas múltiples  $K$  (Narum, 2006).

La estimación del Análisis de Discriminación de Componentes Principales (DAPC; por sus siglas en inglés) fue obtenido mediante la función **dapc** y la opción **n.pca = 6** reteniendo los primeros seis ejes y con la opción **n.da = 5** se retuvieron los

primeros cinco Análisis Discriminantes, y bajo la función scatter se graficó dentro de la librería Adegenet (Jombart, 2008). Bajo la función compoplot de la librería Adegenet, mediante la función melt de la librería reshape2 y la librería ggplot se obtuvo el gráfico de probabilidad de asignación de individuos, en R 4.1 (R Core Team, 2021) y RStudio Versión 1.4.1717 (RStudio Team, 2021).

La búsqueda del número más probable de poblaciones (K) se obtuvo en Structure v2.3.4. (Pritchard et al. 2000), probando desde k=1 hasta K=9, con 5 iteraciones para cada valor. Las opciones de corrida fueron; burn-in 100000 cien mil réplicas y NUMREPS 200000 doscientas mil iteraciones. La determinación del valor de K es necesario para poder explicar la estructura poblacional de *S.lewini*. El valor más probable de K fue determinado mediante la prueba de Evanno implementada en el sitio web <http://taylor0.biology.ucla.edu/structureHarvester/> (Earl et al. 2012).

### **Tamaño poblacional efectivo (Ne)**

Las estimaciones contemporáneas o recientes del tamaño efectivo poblacional fueron obtenidas usando el método de Desequilibrio de Ligamiento (Waples, 2006), bajo el modelo de apareamiento aleatorio y los valores críticos de 0.01, 0.02 y 0.05, implementados en NeEstimator V2.1 (Do et al. 2014). Los resultados bajo este método de análisis muestran valores confiables y exactos al tener un tamaño de muestra  $\geq 30$  (Waples, 2006). Para esto, las localidades fueron agrupadas en regiones; la zona norte (51 individuos) está compuesta por las localidades de Chametla, Teacapán, La Reforma, Las Lajitas, Boca de Camichín y Cuautla, mientras que la zona sur por las localidades de Puerto Madero y Salina Cruz.

### **Parentesco**

Estos análisis fueron realizados durante el filtrado de datos y previo a los análisis de diversidad genética, flujo genético, diferenciación genética y selección. Las

relaciones de **Parentesco** fueron estimadas bajo la opción **--relatedness2** basadas en el método de KING *Kinshipbased Inference for Genome-wide association studies* (Manichaikul et al. 2010), dicho método permite detectar las relaciones de parentesco con eficiencias y sin importar los patrones de estructura en las poblaciones, a partir de allí se obtiene un coeficiente de parentesco los cuales indican los grados de relación; duplicados/gemelos ( $>0.354$ ), primer grado [0.177, 0.354], segundo grado [0.0884, 0.177] y tercer grado [0.0442, 0.0884], siendo eliminados aquellos que indicaron una relación de primer grado entre sí, por tanto, donde solo fue eliminado uno de los dos individuos de cada relación pareada, de los análisis posteriores.

### **Selección natural**

Para el análisis de selección natural el archivo VCF fue convertido al formato GEDV/Bayescan mediante PGDSpider 2.1.1.5 (Lischer HEL and Excoffier L 2012). Mediante Bayescan 2.1 (Foll, 2012), se estimaron los valores de  $q$  y la probabilidad de encontrar SNPs bajo posible señal de selección con la inclusión de una tasa de falsos descubrimientos (FDR; por sus siglas en inglés), bajo las siguientes opciones **-n 50000** número de iteraciones resultantes de la cadena **-thin 10** tamaño del intervalo de la cadena (por defecto) **-nbp 20** número de corridas piloto (por defecto) **-pilot 5000** longitud de las corridas piloto (por defecto) **-burn 10000000** longitud de las cadenas calientes **-pr\_odds 10** probabilidad de selección con el modelo neutral siendo 10 veces menos probable el modelo de selección en un locus (por defecto).

## Resultados

### Diversidad genética

Un total de 70 individuos, 390 loci, 773 alelos y 390 SNPs, una tasa de llamado genotípica de 0.958828 y un valor de datos faltantes de 4.11%, fueron utilizados en este trabajo para estimar los valores de diversidad genética, así como las estimaciones posteriores de flujo genético, tamaño efectivo poblacional y divergencia genética.

Los valores de Heterocigosis esperada (Figura 6), mostraron valores entre 0.21 - 0.23. Las localidades de Cuautla, Chametla y Boca de Camichín mostraron los valores esperados más altos, mientras que Salina Cruz, Puerto Madero y La Reforma los valores esperados más bajos.

Los valores de Heterocigosis observada en las localidades del Pacífico mexicano variaron desde aproximadamente 0.18 hasta 0.24 (Figura 6). Siendo las localidades de Las Lajitas, Teacapán y Cuautla las que mostraron los valores más altos, en tanto que La Reforma, Puerto Madero y Salina Cruz fueron las que tuvieron los valores más bajos.

Los valores del coeficiente de endogamia  $F_{IS}$ , presentaron valores muy distintos para las poblaciones (Figura 6). En orden descendiente los valores aproximados de Salina Cruz ( $\approx 0.07$ ) y Chametla ( $\approx 0.01$ ) fueron los únicos en mostrar valores positivos. Por su parte, las demás localidades en orden descendiente mostraron los valores negativos más altos; Las Lajitas ( $\approx -0.14$ ), Puerto Madero ( $\approx -0.07$ ) y la Reforma ( $\approx -0.05$ ). Respecto las demás localidades, éstas mostraron los valores negativos más bajos en orden descendiente fueron; Cuautla ( $\approx -0.035$ ), Teacapán ( $\approx -0.03$ ) y Boca de Camichín ( $\approx -0.01$ ).

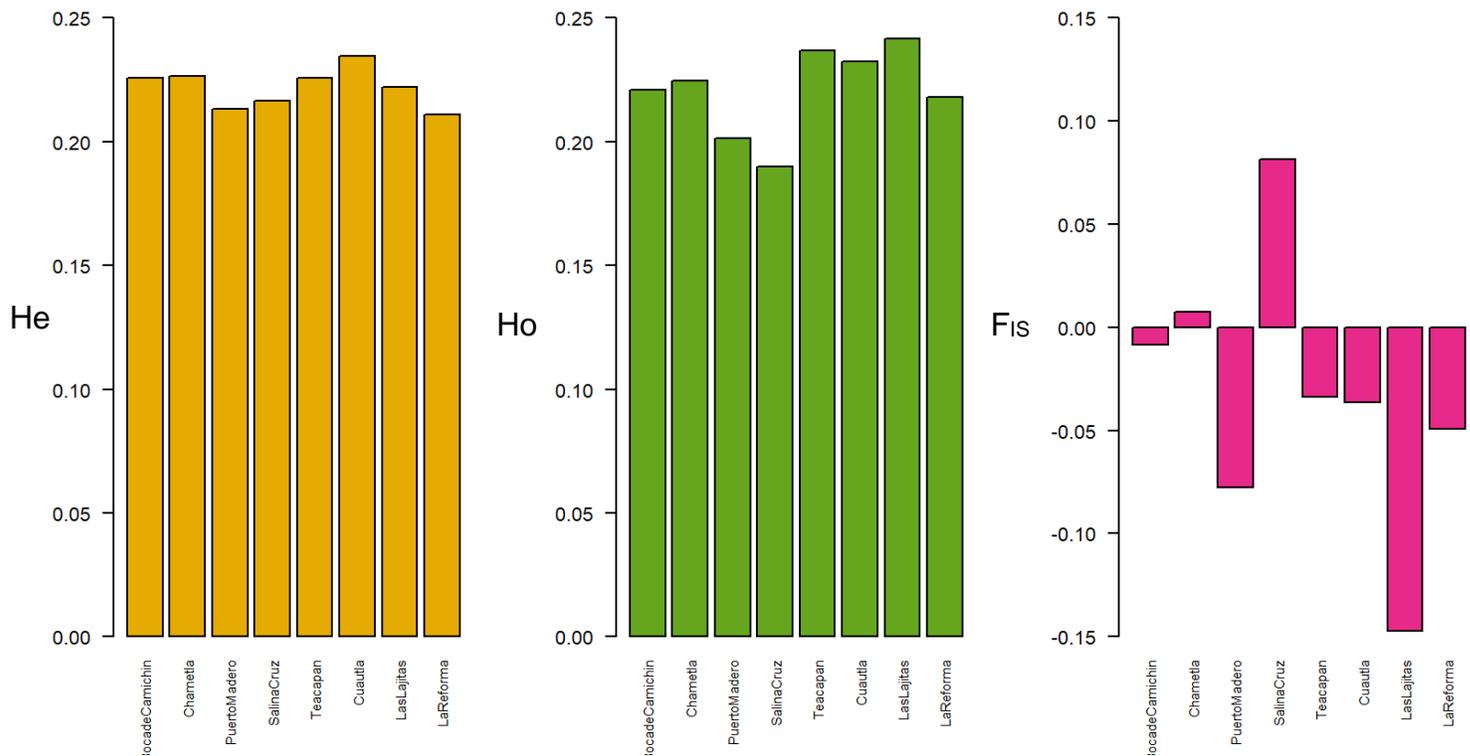


Figura 6. Gráfico de barras mostrando los valores de Heterocigosis esperada (He), Heterocigosis observada (Ho) y el Coeficiente de endogamia (F<sub>IS</sub>) para las localidades de *S. lewini* dentro del Pacífico mexicano.

### Estimaciones de flujo genético

Las estimaciones de flujo genético entre las poblaciones de *S. lewini* en el Pacífico mexicano, indican que existe intercambio de genes entre ellas y ninguna de ellas está completamente aislada. Las poblaciones que mostraron menor número de inmigrantes fueron las localidades de Puerto Madero (0.030-0.059) y Las Lajitas (0.026-0.067). Similarmente, las tasas de emigrantes fueron bajas para Puerto Madero (0.026-0.174) y Las Lajitas (0.030-0.174) como se puede apreciar en la Tabla 5 y la Figura 7.

Las migraciones con mayor intensidad y en ambas direcciones fue entre tres localidades; Teacapán a Chametla (1.0), Teacapán a Salina Cruz (0.605), Chametla a Teacapán (0.97), Chametla a Salina Cruz (0.730), Salina Cruz a Teacapán (0.762)

y de Salina Cruz a Chametla (0.803), como se observa en la Tabla 5, Figura 7 y 8. Evidenciando el intercambio genético que existe entre las localidades de la zona norte y sur.

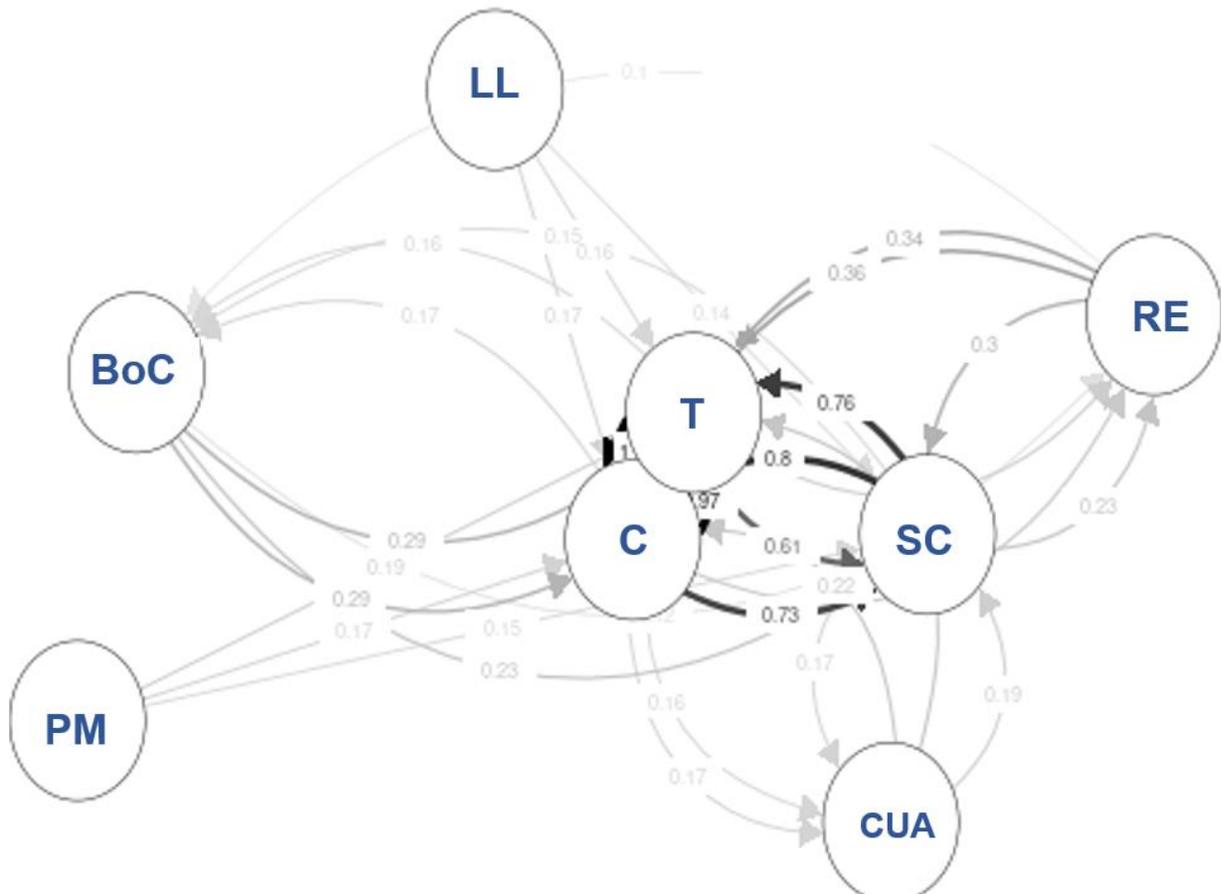


Figura 7. Migraciones relativas entre las poblaciones de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. BoC (Boca de Camichin), PM (Puerto Madero), CUA (Cuautla), SC (Salina Cruz), RE (La Reforma), T (Teacapan), C (Chametla) y LL (Las Lajitas). El grosor de cada flecha indicara la intensidad del flujo génico.

Tabla 5. Migraciones relativas entre las poblaciones de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. BoC (Boca de Camichin), PM (Puerto Madero), CUA (Cuautla), SC (Salina Cruz), RE (La Reforma), T (Teacapan), C (Chametla) y LL (Las Lajitas). Las poblaciones de la primera columna indican los donadores mientras las poblaciones de la primera fila indican los receptores. Los valores fueron ajustados para mostrar los primeros 3 decimales y fueron redondeados en caso necesario mediante Excel 2016.

	BoC	C	PM	SC	T	CUA	LL	RE
BoC	*	0.289	0.039	0.228	0.293	0.090	0.060	0.121
C	0.170	*	0.055	0.730	0.970	0.168	0.067	0.206
PM	0.066	0.174	*	0.152	0.188	0.085	0.026	0.072
SC	0.154	0.803	0.059	*	0.762	0.172	0.067	0.229
T	0.156	1.000	0.055	0.605	*	0.162	0.065	0.192
CUA	0.087	0.217	0.036	0.187	0.222	*	0.0381	0.0977
LL	0.070	0.174	0.030	0.138	0.158	0.061	*	0.0744
RE	0.104	0.364	0.043	0.299	0.339	0.098	0.047	*



Figura 8. Migraciones relativas más altas (> 0.6) entre las localidades de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. SC (Salina Cruz), T (Teacapan), C (Chametla). Obtenido de Google Maps junio de 2022.

## Diferenciación genética

El dendrograma (Figura 9) de las localidades de *S.lewini* estimado bajo el método de Nei, mostró distancias genéticas entre localidades con valores aproximados desde 0.008 hasta 0.07, indicando bajas diferencias genéticas y, por tanto, similitud entre ellas. Un resultado sorprendente fue la población de Salina Cruz quien pertenece a la zona sur, en la cual se mostró muy similar a las poblaciones de Chametla y Teacapán pertenecientes a la zona norte.

Los estadísticos F de Wright, para estimar la diferenciación genética  $F_{ST}$  entre pares de muestras para las 8 localidades (Tabla 6), indicaron similitud entre las poblaciones y solo cuatro de ellas mostraron diferencias genéticas significativas. Estas se observaron entre las comparaciones siguientes; Las Lajitas y Puerto Madero ( $F_{ST}= 0.0568$ ;  $P= 0.028$ ), Las Lajitas y Teacapán ( $F_{ST}= 0.0212$ ;  $P=0.044$ ), La Reforma y Boca de Camichín ( $F_{ST}= 0.0199$ ;  $P=0.036$ ), La Reforma y Cuautla ( $F_{ST}=0.0231$ ;  $P=0.044$ ). Considerando la corrección de pruebas múltiples (el valor de k fue de 28) y, por tanto, el nuevo valor de significancia fue 0.01273. Los valores de p fueron mayores a dicho valor y, por tanto, ninguna prueba resultó estadísticamente significativa.

El análisis de Discriminación de Componentes Principales (DAPC; Figura 10; Figura S1, S2, S3), no indicó la presencia de múltiples grupos o clusters. Esto se debe a que en el DAPC, la mayoría de las muestras se mostraron juntas en el área central y solo algunas de ellas como la población de Boca de Camichín, las Lajitas y Puerto Madero se mostraron algo fuera del área principal.

El gráfico de probabilidad de pertenencia poblacional (Figura 11), mostró probabilidades de pertenencia diferentes a las de origen o sitio donde cada individuo fue colectado. Por otro lado, hubo individuos que presentaron alta probabilidad de pertenecer a un grupo distinto de su origen, lo cual se observó en todas las poblaciones a excepción de Boca de Camichín, quien coincidió con el sitio de origen y la probabilidad de asignación fue de 1, indicando que esta presenta una diversidad

genética exclusiva. Mientras que las demás poblaciones podrían estar mostrando señales de flujo génico entre las poblaciones.

El gráfico de Structure (Figura 12) y los valores de la prueba de Evanno (Figura S4) indicaron que el valor de  $K=4$  es el indicado para señalar la diferenciación genética entre las poblaciones de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. Sin embargo, debido a que esta señal de grupos no fue clara respecto a las localidades, no hay indicios de estructura genética.

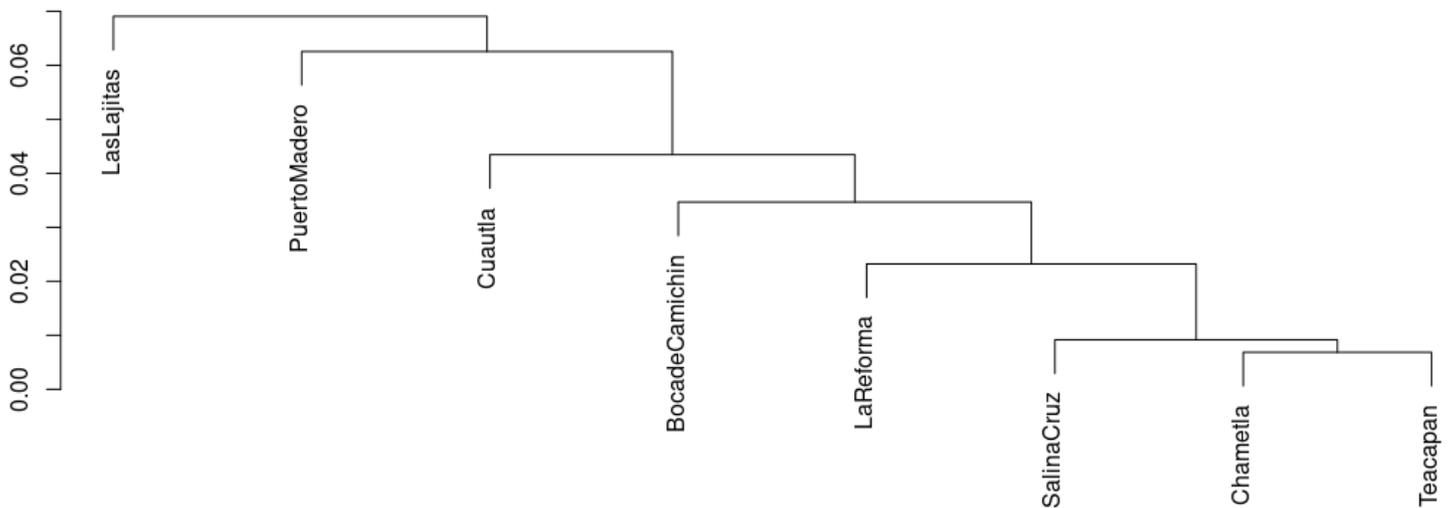


Figura 9. Dendrograma de las distancias genéticas entre las localidades de *S.lewini* para el Pacífico mexicano. Estimadas bajo el modelo de distancias genéticas de Nei.

Tabla 6. Tabla de valores de diferenciación genética entre las poblaciones de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. BoC (Boca de Camichin), PM (Puerto Madero), CUA (Cuautla), SC (Salina Cruz), RE (La Reforma), T (Teacapan), C (Chametla) y LL (Las Lajitas). Los valores por debajo del asterisco indican los valores de FST mientras que por encima indican los valores de p. Los valores remarcados con itálicas y mayor tamaño señalan diferenciación genética entre las poblaciones.

	BoC	C	PM	SC	T	CUA	LL	RE
BoC	*	0.305	0.125	0.198	0.053	0.426	0.776	<b>0.036</b>
C	0.0043	*	0.242	0.863	0.979	0.727	0.342	0.543
PM	0.0239	0.0114	*	0.295	0.123	0.303	<b>0.028</b>	0.092
SC	0.0079	-0.0029	0.0105	*	0.263	0.797	0.402	0.786
T	0.0126	-0.0043	0.0191	0.0019	*	0.251	<b>0.044</b>	0.215
CUA	0.0036	-0.0051	0.0129	-0.0082	0.0062	*	0.246	<b>0.044</b>
LL	-0.0137	0.0052	<b>0.0568</b>	0.0038	<b>0.0212</b>	0.0169	*	0.055
RE	<b>0.0199</b>	-0.0005	0.0287	-0.0045	0.0056	<b>0.0231</b>	0.0318	*

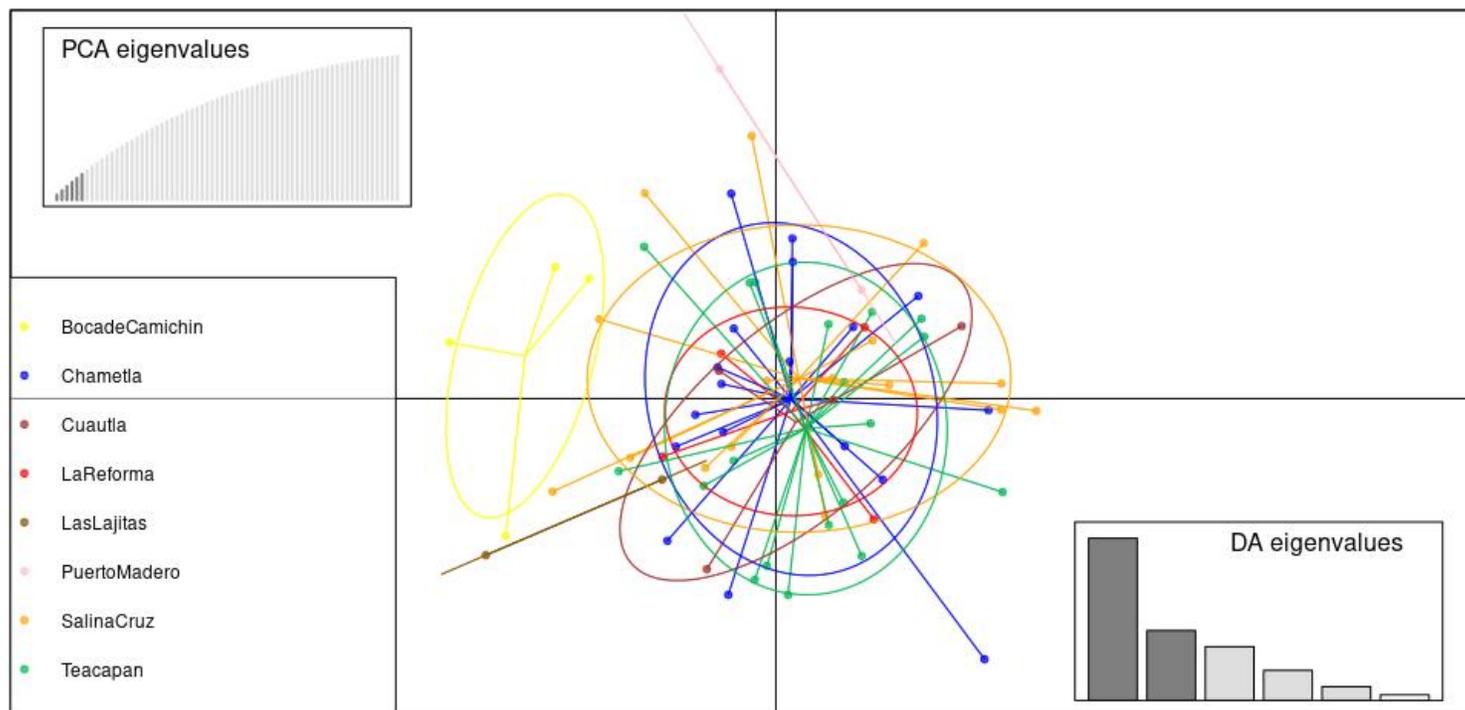


Figura 10. Análisis de Discriminación de Componentes Principales para las localidades de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano. Cada punto represento una muestra y cada diferente color representa la localidad de pertenencia. Para la estimación de dicho grafico se utilizaron los primeros 6 Componentes Principales (valor de puntaje más altos; véase materiales y métodos y material suplementario) y un valor de 5 para las Funciones Discriminantes (DA eigenvalues).

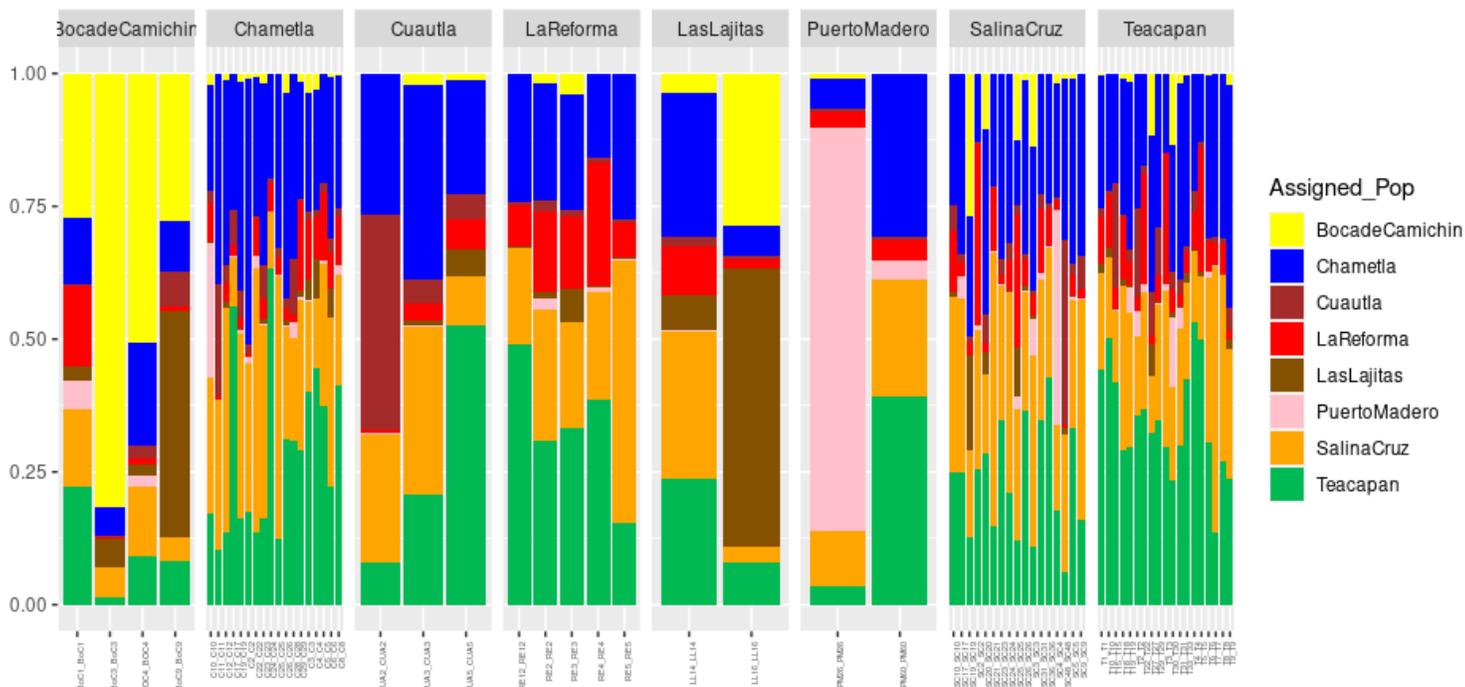


Figura 11. Gráfico de probabilidad de pertenencia poblacional. Las etiquetas de abajo como arriba hacen referencia al origen de la población y del individuo donde fueron tomados respectivamente. Los colores mostrados a la derecha hacen referencia a la asignación poblacional de cada individuo. Los valores de la izquierda indican la probabilidad de asignación posterior para cada uno de los individuos dentro de las poblaciones de S.lewini dentro del Pacífico mexicano.

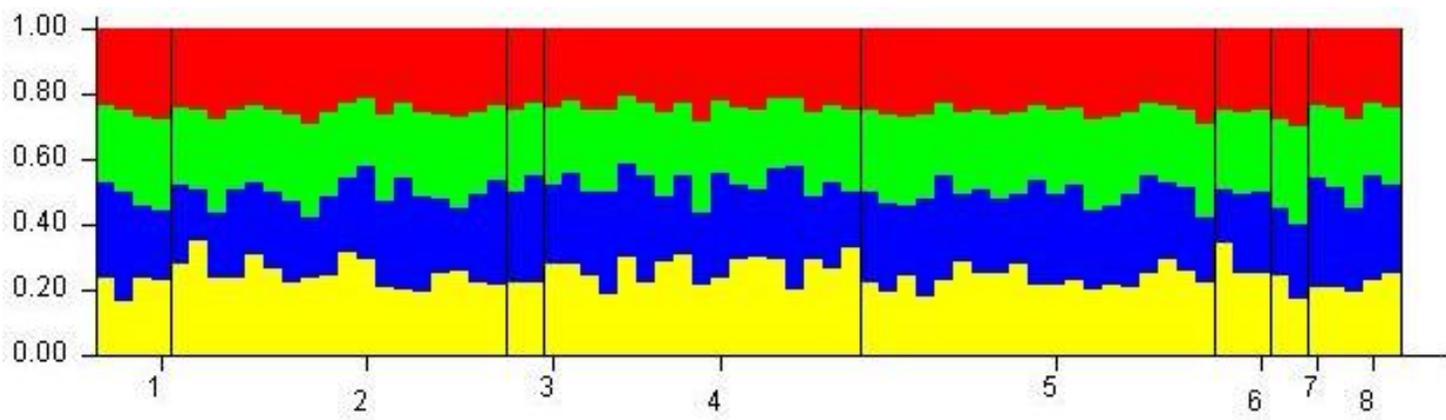


Figura 12. Gráfico de estructura población estimado mediante el Software Structure v4. 1 (Boca de Camichin), 2 (Chametla), 3 (Puerto Madero), 4 (Salina Cruz), 5 (Teacapan), 6 (Cuautla), 7 (Las Lajitas), 8 (La Reforma).

## **Tamaño efectivo poblacional**

Las estimaciones de tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) para la zona norte y sur indicaron tamaños efectivos infinitos (Tabla 7) mediante el método de desequilibrio de ligamiento. No obstante, los valores mínimos de los intervalos de confianza bajo ambos métodos (95 % CI y Jackknife) son una estimación válida y útil de las estimaciones de tamaño efectivo para las regiones.

Los intervalos de confianza para la zona norte fueron distintos; bajo una estadística paramétrica los valores mínimos variaron desde 445.6 hasta 1534 (95% CI; Tabla 7), mientras que los valores máximos fueron infinitos para todas las frecuencias alélicas. Bajo una estadística no paramétrica para la zona norte los valores mínimos fueron desde 462.7 hasta 907.8 (Jackknife; Tabla 7), del mismo modo los valores máximos fueron infinitos para todas las frecuencias alélicas.

Los intervalos de confianza para la zona sur bajo una estadística paramétrica los valores mínimos variaron desde 125.1 hasta 476.4 (95% CI; Tabla 7), mientras que los valores máximos fueron infinitos para todas las frecuencias alélicas. Bajo una estadística no paramétrica para la zona sur los valores mínimos variaron desde 94.3 hasta 233.8 (Jackknife; Tabla 7), del mismo modo los valores máximos fueron infinitos para todas las frecuencias alélicas. De acuerdo con Do et al. (2014), esto indica que no hay evidencia de cambios en los tamaños efectivos por efecto de la deriva génica y que posiblemente pueda deberse a un error de muestreo.

Tabla 7. Estimaciones de tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) actuales o recientes para las dos regiones del Pacífico mexicano de *S.lewini*. BoC (Boca de Camichin), CUA (Cuautla), RE (La Reforma), T (Teacapan), C (Chametla) y LL (Las Lajitas) pertenecen a la zona norte, mientras que PM (Puerto Madero) y SC (Salina Cruz) pertenecen a la zona sur.

Region	n	loci		Frecuencia alelica mas baja usada		
				0.05	0.02	0.01
Norte	51	113	Ne estimada	$\infty$	$\infty$	$\infty$
			95% CIs para Ne	445.6	740.6	1534.9
				$\infty$	$\infty$	$\infty$
			Jacknife sobre los individuos	462.7	615.3	907.8
$\infty$	$\infty$	$\infty$				
Sur	19	101	Ne estimada	$\infty$	$\infty$	$\infty$
			95% CIs para Ne	125.1	476.4	476.4
				$\infty$	$\infty$	$\infty$
			Jacknife sobre los individuos	94.3	233.8	233.8
$\infty$	$\infty$	$\infty$				

### Parentesco

En el presente estudio se observaron dos relaciones de parentesco de primer grado; la primera fue entre el individuo Chametla 17 y el individuo Teacapán 32 y la segunda relación fue entre el individuo Teacapán 26 y el individuo Teacapán 27.

La muestra de Chametla 17 perteneció a una hembra de 61.6 cm de LT (longitud total) colectada el 25 de agosto de 2016. La muestra de Teacapán 32 perteneció a un macho de 86.40 cm de LT colectado el 24 de agosto de 2016. La muestra de Teacapán 26 perteneció a un macho de 61.23 cm de LT colectado el 24 de agosto de 2016 y la muestra de Teacapán 27 perteneció a una hembra de 88.44 cm de LT

colectada el 24 de agosto de 2016. En consecuencia, los individuos Teacapán 32 y Teacapán 26 fueron eliminados de los análisis.

### Selección natural

El análisis de estimación de variantes bajo posible señal de selección realizado mediante bayescanv2.1 y la detección y visualización de dichas variantes bajo la opción **plot\_bayescan** en RStudio, no indicó una lista de SNPs con desviaciones sustanciales en la frecuencia (outliers) presentes en las poblaciones de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano (Figura 13). Lo que significa que la diversidad genética obtenida en el presente trabajo no se encuentra relacionada a factores influidos por selección natural o de carácter adaptativo.

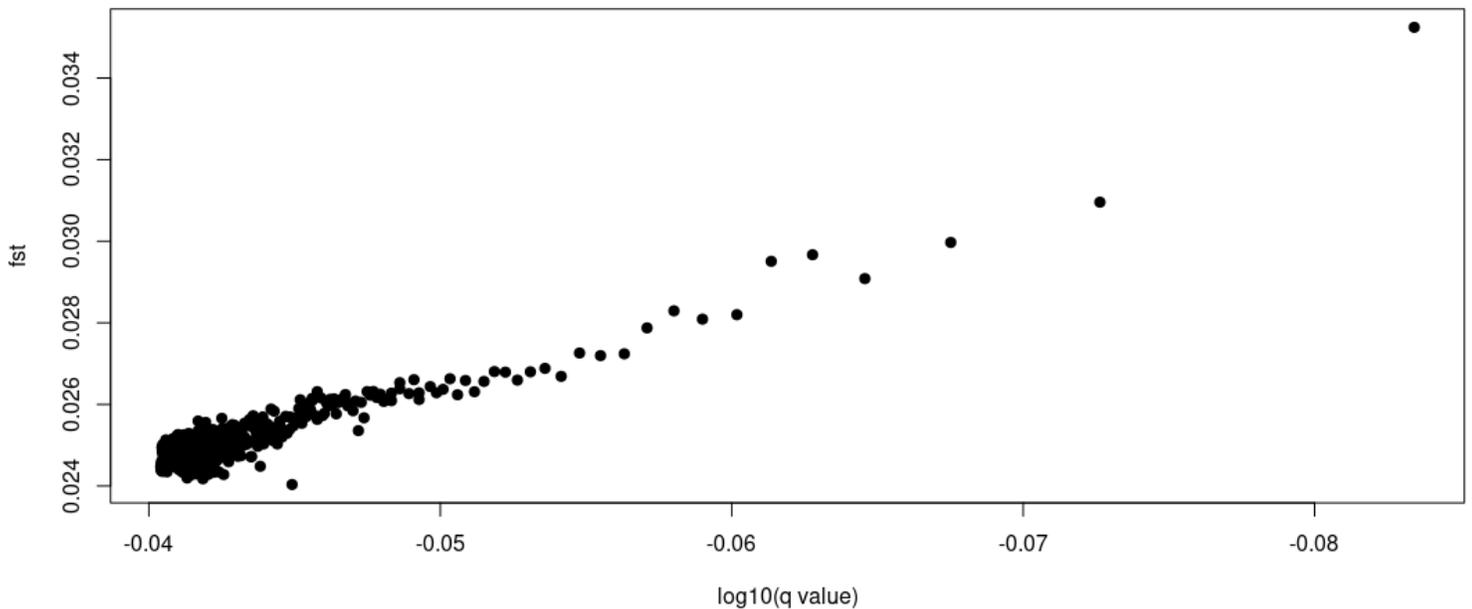


Figura 13. Gráfico de identificación de outliers (q value < 5%) bajo la función llamada “plot\_bayescan”, bajo una tasa de descubrimientos falsos del 0.05 (FDR). A la izquierda se encuentran los valores fst mientras que en la parte inferior se muestran los valores de q expresados con base al logaritmo base 10.

## Discusión

### Diversidad genética

La diversidad genética observada ( $\approx 0.18-0.23$ ), resultó similar o ligeramente menor a la de otros estudios mediante datos genómicos (Tabla S1; Marie et al. 2019a; Díaz-Jaimes et al. 2020; Pazmiño, 2016; Manuzzi et al. 2021; Junge et al. 2019; Delsler, 2019; Green, 2019; Momigliano, 2017). Siendo la única excepción la Pintarroja *Scyliorhinus canicula* (Manuzzi et al. 2019).

Los estudios previos de *S.lewini* mediante el uso de microsatélites señalaron diversidades genéticas mayores (Tabla S1). ( $H_o = 0.624$ ; Castillo-Olguín et al. 2012), ( $H_o = 0.770$ ; Nance et al. 2011), ( $H_o = 0.537-0.785$ ; Daly-Engel et al. 2012), ( $H_o = 0.559 \pm 0.031$ ; Quintanilla et al. 2015), ( $H_o = 0.5394 - 0.836$ ; Elizondo-Sancho, 2021), ( $H_o$  promedio = 0.55; Alfonso-González, 2020), ( $H_o = 0.52 - 0.64$ ; Pinhal et al. 2020). Los valores anteriores son similares también al de otra especie distribuida en el Pacífico Tropical Oriental (PTO); el tiburón zorro *Alopias pelagicus* ( $H_o = 0-1$ ; Cardeñosa et al. 2014). No obstante, estas diferencias se deben a que los microsatélites presentan una alta tasa mutacional y un mayor número de alelos que aumentan los valores de Heterocigosis en cada locus mientras que los SNPs estimados en el presente estudio fueron bialélicos para cada locus (Hedrick, 2011; Vázquez-Lobo et al. 2014).

Los valores del coeficiente de endogamia  $F_{IS}$  mostraron un rango de valores negativos a positivos que variaron aproximadamente desde -0.13 a 0.17. Siendo similares o inclusive un poco mayores para los valores positivos comparado con estudios previos. Díaz-Jaimes et al. (2020), encontraron valores promedio de 0 para las poblaciones del tiburón martillo cabeza de pala *S.tiburo* en las poblaciones del Golfo de México y Atlántico norte. Green et al. (2019), observó valores desde 0.067 hasta 0.115 en tres poblaciones; el este de Australia, Seychelles y Papúa Nueva Guinea en el tiburón puntas plateadas (*Carcharhinus albimarginatus*). Marie et al.

(2019a) encontró en el tiburón martillo común en la localidad de Rewa un valor de 0.0282 y en la localidad de Ba un valor de 0.0502, ambas dentro de la isla Levu en la República de Fiji.

No obstante, ningún artículo mostró valores negativos, dichos valores negativos para 6 localidades de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano corresponden a ligeros excesos de heterocigosis, indicando así, que algunos individuos se han apareado con individuos con características físicas diferentes a las de su población, posiblemente porque estos correspondan a migrantes (Templeton, 2006).

### **Flujo genético**

Lo mostrado en el Gráfico de probabilidad de pertenencia poblacional que señalo un entremezclado entre individuos y las tasas de migración relativas recalcan la importante capacidad de dispersión y flujo genético de *S.lewini* entre regiones separadas a grandes distancias dentro del Pacífico mexicano.

Las tasas de migraciones relativas representan estimaciones simples del flujo genético basadas en diversos métodos de diferenciación genética ( $G_{ST}$ ,  $D$ ) con el fin de inferir patrones direccionales tanto simétricos como asimétricos (Sundqvist et al. 2016), los cuales indicaron que en la mayoría de las poblaciones existe un intercambio de individuos moderado, a excepción de las localidades de Puerto Madero y Las Lajitas, mismas que se ubican en ambos extremos de la zona de estudio. Aunque podría existir la posibilidad de que dichas estimaciones no hayan sido exactas por haber tenido tamaños de muestra  $< 20$  individuos, dispares o la presencia de alelos privados (Sundqvist et al. 2016). No obstante, los mayores valores de flujo genético se observaron entre tres poblaciones; dos localidades de Sinaloa (Teacapán  $n=19$  y Chametla  $n=18$ ), con la localidad de Salina Cruz ( $n=17$ ), las cuales presentaron los mayores tamaños de muestra por localidad.

El flujo genético entre localidades distantes, es consistente con la gran capacidad de dispersión mostrada en estudios de marcaje de *S.lewini*. Koehler & Turner (2001), observaron durante periodos de libertad < 5.5 años que los individuos se desplazaron en promedio, distancias superiores a los 500 km, con una distancia máxima recorrida de 1671 km. Hoyos Padilla et al. (2014), mostró que una hembra de 95 cm LT, fue capaz de moverse 3350 km durante 322 días dentro del Golfo de California. Bessudo et al. (2011), observó la capacidad de dispersión de 5 individuos marcados en la isla Malpelo hacia la isla de cocos, a 627 km de distancia e inclusive se observó que un individuo fue capaz de recorrer una distancia de hasta 1941 km.

El número de migrantes entre localidades de Sinaloa y Oaxaca en el presente estudio, mostró un alto grado de flujo génico entre ambas regiones. Este resultado es coincidente a lo observado por Castillo-Olguín et al. (2012), quienes observaron un importante intercambio de migrantes entre localidades separadas (Baja California norte y sur con las localidades de Oaxaca y Chiapas) y contrario a lo mencionado por dichos autores que observaron a Sinaloa y Nayarit como los estados de menor migración con datos nucleares. Similarmente, Nance et al. (2011), observaron patrones de migración entre las localidades del norte de México (La Paz y Mazatlán) con localidades de Costa Rica, Panamá y Ecuador, mostrando un promedio de 2.4 migrantes por generación y entre localidades pareadas los valores fueron desde 0.1 hasta 16.7 migrantes por generación.

Debido a que los desplazamientos muy probablemente promueven el flujo génico entre poblaciones, propician la homogeneización de las frecuencias genéticas entre las mismas (Hedrick, 2011). Ovenden et al. (2011), encontraron mediante microsatélites (8 loci) en *S.lewini*, diferencias genéticas significativas bajas entre las localidades del este de Australia e Indonesia. Los autores señalaron que este resultado se debe a migración e intercambio genético, ya que, en el mismo estudio, se observaron diferencias genéticas mediante microsatélites (6 loci) en el tiburón

lechoso (*Rhizoprionodon acutus*), entre las mismas localidades del este de Australia.

Las señales de estructura genética mediante ADN mitocondrial y la ausencia de estructura en las mismas localidades con marcadores nucleares en *S.lewini*, hace posible evidenciar la menor dispersión de las hembras respecto a los machos y permite evidenciar a la filopatría maternal como causante de estas diferencias genéticas (Awise, 1995; Daly-Engel et al. 2012; Duncan et al. 2006; Rosales-López, 2018; Rangel-Morales et al. 2022; Chapman et al. 2009; Pinhal et al. 2020). Los resultados mostrados en el presente estudio coinciden con la homogeneidad genética de la especie en el ADN nuclear la cual podría deberse a la movilidad que presentan los individuos entre las poblaciones llevadas a cabo posiblemente por los machos.

### **Diferenciación genética**

El dendrograma, el DAPC y el análisis de probabilidad de asignación de los individuos a las poblaciones, coincidieron en la ausencia de estructura genética clara entre las poblaciones del norte y sur, mostrando así, que estas regiones se encuentran formando un grupo panmítico, cuyas poblaciones mantienen vínculos de flujo genético entre ellas. Las estimaciones pareadas entre poblaciones del estadístico de diferenciación genética  $F_{ST}$  no mostraron diferencias estadísticamente significativas posteriores a la corrección de pruebas múltiples.

La ausencia de estructura genética y similitud entre las poblaciones detectada mediante el empleo de marcadores de ADN nuclear, es coincidente con estudios previos del tiburón martillo común mediante marcadores nucleares (Tabla S2). Castillo-Olguín et al. (2012), mediante 5 microsatélites reportó la ausencia de diferencias genéticas entre la zona centro (Sinaloa, Nayarit y Michoacán) y sur (Oaxaca y Chiapas) del Pacífico mexicano; Rangel-Morales et al. 2022, utilizando

las mismas muestras del presente trabajo e inclusive un mayor número de ellas, mediante microsatélites (15 loci) no detectaron diferencias entre la región norte (Sinaloa y Nayarit), centro (Jalisco y Michoacán) y sur (Oaxaca y Chiapas) posterior a las correcciones de prueba múltiple. No obstante, previo a dicha corrección se observaron algunas diferencias genéticas pareadas entre las localidades mediante estimadores  $F_{ST}$  y  $R_{ST}$ ; La Reforma vs. (Chametla, Boca de Camichín, Salina Cruz y Puerto Madero), Chametla vs. (Teacapan y Puerto Madero), Teacapan vs. (Salina Cruz) y Boca de Camichín vs. Salina Cruz, coincidiendo solamente en la relación de La Reforma vs. Boca de Camichín.

Los estudios previos de *S.lewini* mediante marcadores nucleares han observado diferenciación genética, señalando un grado de estructura genética (Tabla S2). Castillo-Olguín et al. (2012) observaron diferencias genéticas dentro del Pacífico mexicano, Nance et al. (2011) señalaron diferencias genéticas entre el Pacífico mexicano del norte con algunas localidades de Centroamérica y Ecuador. Ambos trabajos señalaron que un factor importante de estas diferencias genéticas han sido los cambios en los tamaños efectivos poblacionales ( $N_e$ ). En otros estudios, otra posible causa a la diferenciación podría corresponder al estudiar áreas más extensas que limitarían el flujo genético. Daly-Engel et al. (2012), observaron 4 posibles grupos; Pacífico Tropical Oriental, Indo-Pacífico, Atlántico y Golfo de México, Pinhal et al. (2020), observaron 3 grupos; Golfo de México, Caribe y Brasil. Siendo la excepción a este patrón lo observado por Elizondo-Sancho (2021), al encontrar diferencias genéticas entre 3 localidades de Centroamérica.

En contraste, mediante marcadores mitocondriales se han observado patrones de diferenciación genética (Tabla S2). Rangel-Morales et al. (2022) mediante secuencias de la región control (> 200 individuos) encontraron diferencias entre la región norte, centro y sur, resultado que fue similar a lo encontrado por Rosales-López (2018), quien utilizó los mismos individuos para obtener 198 genomas mitocondriales observando un patrón de diferenciación genética entre la región

norte (Sinaloa y Nayarit) y la región sur (Oaxaca y Chiapas). Elizondo-Sancho (2021), tomando datos de estudios previos y nuevos datos observaron la presencia de dos grupos; el Pacífico mexicano y un segundo grupo estructurado por: Colombia, Panamá, Guatemala y Costa Rica.

Siendo la excepción a esta falta de diferenciación genética con marcadores mitocondriales lo observado por Castillo-Olguín et al. (2012) en las costas del Pacífico mexicano (no significativas después de la corrección de Prueba múltiple de Bonferroni). Nance et al. (2011), mediante la región control no observó diferencias genéticas significativas entre 4 localidades de Centroamérica con Ecuador y en 2 localidades del Pacífico mexicano, a excepción de una localidad de Panamá con el Pacífico mexicano y Quintanilla (2015) en las costas de Colombia. Siendo las posibles causas a la falta de diferenciación; las particularidades de la zona, el bajo número de individuos o la falta de resolución genómica para detectar dichas diferencias.

Como se puede observar existen diferencias entre las señales de estructura de acuerdo al marcador molecular y es importante resaltar a las mismas, en un contexto ecológico y evolutivo. Mientras que el ADN mitocondrial presenta una tasa de evolución rápida (hasta 10 veces mayor que el ADN nuclear), debida a su nula o casi nula recombinación y se considera que refleja la historia genética materna dentro de las poblaciones (Brown et al. 1979; Avise, 1987; Avise, 1995), el ADN nuclear, como los microsatélites o los SNPs (estimados en el presente trabajo), son de herencia biparental, donde cada sexo aporta la mitad de sus genes al genoma nuclear.

En las zonas de crianza de los tiburones existe una gran abundancia de neonatos y juveniles (menores de un año) respecto a otras áreas, por la abundancia de alimento y protección contra depredadores (Heupel et al. 2007; Castro, 1993; Holland, 1993). Una vez que los juveniles de ambos sexos han alcanzado una talla adecuada

(aprox. 95 - 171 cm de LT y alrededor de los 3 a 7 años de edad) migran desde sitios cercanos a la costa hacia aguas oceánicas de forma escalonada. Las primeras en desplazarse son las hembras con el fin de cubrir los requerimientos fisiológicos para la reproducción y/o el posterior desarrollo embrionario de las crías, en donde se observó que algunas hembras maduras (de aprox. 207 – 228 cm de LT y alrededor de 10 - 11 años) regresaban a la zona costera. La migración a zonas oceánicas la realizan posteriormente los machos para alimentarse de presas de mayor tamaño y prepararse para el apareamiento (Klimley, 1987; Coiraton et al. 2020b; Hoyos-Padilla et al. 2014) mismo que al parecer ocurre en aguas oceánicas. Por tanto, el flujo genético entre las poblaciones ocurre a través de los machos, en el momento en que las hembras coinciden con estos durante un evento reproductivo en aguas abiertas (Salinas de León et al. 2017).

Después del apareamiento la mayoría de ellas saldría de las costas durante el periodo de gestación, pero regresando a ellas muy probablemente para parir en las zonas de crianza (Coiraton et al. 2020a, 2020b; Castro, 1993) y si dicho comportamiento ha permanecido a lo largo de las generaciones resultaría en filopatría a las áreas de crianza (Chapman et al. 2015).

Dentro del Pacífico mexicano mediante microsátélites se ha observado una ausencia de estructura genética entre regiones distantes (Castillo-Olguin et al. 2012; Rangel-Morales et al. 2022). Por lo que las diferencias genéticas no corresponden a barreras oceanográficas limitando el flujo genético si no a una dispersión diferencial de sexos. Puesto que estas diferencias genéticas entre regiones si fueron observadas mediante genomas mitocondriales completos, se evidencia la posibilidad de que las hembras presentan una filopatría regional exclusiva, bajo el cual las hembras regresarían a parir dentro de una región como lo han referido previos autores (Rangel-Morales et al. 2022; Rosales-López, 2018). Lo anterior ha resultado en una similitud entre poblaciones de una misma región, pero diferencias genéticas entre ellas.

Una situación similar para *S.lewini* parece ocurrir en el Atlántico, donde se ha descrito a la filopatría como causante de dichas diferenciaciones genéticas. Chapman (2009) observó tres regiones diferenciadas mediante ADNmt ( $\Phi_{ST}=0.62-0.91$ ). Similarmente, Pinhal et al. (2020), observaron tres regiones mediante ADN nuclear; el Golfo de México, el Caribe y Brasil ( $F_{ST}= 0.012-0.078$ ), señalando altas migraciones dentro de la región de Brasil con marcadores nucleares. En cambio, mediante la región control observaron los mismos primeros dos grupos y la región de Brasil mostró diferencias entre norte y sur ( $\phi_{ST}=0.15-0.66$ ). No obstante, Pinhal et al. (2020) señalan que *S.lewini* muestra una filopatría reproductiva para ambos sexos en la cual las hembras regresan a las áreas para dar a luz mientras que los machos regresan por fines de apareamiento. No obstante, las diferencias genéticas fueron mayores con ADN mitocondrial ( $\phi_{ST}= 0.15-0.72$ ) respecto al ADN nuclear ( $F_{ST}=0.026-0.193$ ). Una mayor estructura genética mediante ADN mitocondrial ( $\Phi_{ST}=0.749$ ,  $P<0.05$ ; datos obtenidos del trabajo de Duncan et al. 2006) y una baja estructura genética con microsatélites ( $F_{ST} =0.035$ ,  $P<0.001$ ) fueron observados en la distribución global de *S.lewini*, señalando también una mayor dispersión de los machos respecto a las hembras (Daly-Engel et al. 2012).

Diversos estudios han mostrado evidencia de filopatría natal presente en las hembras de diferentes especies de tiburones, tal es el caso del tiburón puntas negras (*Carcharhinus limbatus*) y el tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*) (Keeney et al. 2005; Bernard et al. 2016; Feldheim et al. 2014). Esta señal de filopatría también ha sido observada al mostrar una ausencia de estructura genética con marcadores nucleares y una diferenciación genética en la misma zona de estudio con marcadores mitocondriales en distintas especies de tiburones. Tal es el caso del tiburón martillo liso *Sphyrna zygaena* en el Pacífico Mexicano del norte (Félix-López et al. 2019<sup>a</sup>; Félix-López, 2019b) y en el tiburón toro *Carcharhinus leucas* en las costas de Texas, Luisiana y Florida (Laurrabaquio-Alvarado et al. 2019).

En otras especies, la situación es un poco más complicada, tal es el caso del tiburón martillo cabeza de pala *S.tiburo* donde se ha indicado la posible existencia de filopatría por las diferencias genéticas detectadas con ADN mitocondrial. No obstante, se ha observado que dichas diferencias genéticas están presentes también en el genoma nuclear (SNPs y microsatélites) dentro del Atlántico Norte, indicando así, que la filopatría no es una causal exclusiva de las diferencias. Los autores señalan que si bien las diferencias en el genoma nuclear indican que especie al parecer exhibe movimientos restringidos, la contribución de la filopatría es aún incierta y aún hacen falta algunos trabajos de telemetría e individuos juveniles para confirmar el papel de la misma en el patrón de diferencias de dicha especie (Escatel-Luna et al. 2015; Portnoy, 2015; Díaz-Jaimes et al. 2020).

Castillo-Olguín et al. (2012), indicaron que una de las principales razones de las diferencias genéticas entre las regiones del Pacífico mexicano (norte con centro y norte con sur), se debe a la permanencia de machos en zonas de agregación del Golfo de California y el Golfo de Tehuantepec. Esto con fines de alimentación y apareamiento, restringiendo el flujo genético entre zonas lejanas, lo que resulta en una señal de divergencia reciente, comportamiento que correspondería a una fidelidad a un sitio (Chapman et al. 2015) y también ha sido descrito como uno de los causantes de la existencia de diferencias genéticas en *S.lewini* y posiblemente en el Pacífico mexicano (Rangel-Morales et al. 2022).

Así mismo, los autores de Castillo-Olguín et al. (2012), reportan evidencia de flujo genético entre las localidades separadas espacialmente. Las migraciones podrían llegar a provocar similitud entre localidades, ya que la homogeneidad genética que se genera resulta distinta para cada sexo. Las hembras, al mostrar fidelidad a las áreas de crianza en lagunas costeras o bahías semi-cerradas (Doukakis et al, 2008), muestran patrones de divergencia entre sitios de crianza en una escala al parecer regional, tal como lo mostró Rosales-López (2018).

En el presente estudio se esperaba rescatar alguna señal de divergencia al muestrear neonatos y juveniles (menores a los 3 años) mismos que dan la certeza de haberlos muestreado en su sitio de origen, eliminando los efectos de muestrear individuos de otras zonas que probablemente se habrían desplazado a los sitios donde se tomaron las muestras (Klimley, 1987; Hoyos-Padilla et al. 2014; Coiraton et al. 2020a). Lo cual sucedió en 67 de los 70 individuos utilizados en este trabajo (95.8 %). Las hembras presentaron una longitud total aproximadamente entre 48 – 102 cm, siendo los individuos de Salina Cruz 23, 24 y 25 quienes mostraron valores > 95 cm y probablemente las únicas en haber migrado desde otra localidad (Klimley, 1987) mientras que los machos mostraron valores desde los 53 – 125 cm y no tuvieron las longitudes a los que se estiman migraciones fuera de la costa (Klimley, 1987; Coiraton et al. 2020b).

No obstante, lo que se observó fue una ausencia de diferencias genéticas, mostrando así evidencia de que los machos al parecer se encuentran migrando entre estas dos zonas de agregación (Golfo de Tehuantepec y Golfo de California), promoviendo el flujo genético entre ambas zonas, lo que resulta en la similitud genética entre ambas regiones. Esto, resulta consistente con las estimaciones de flujo genético entre las áreas de crianza de Sinaloa y Oaxaca y la similitud genética de estas en el dendrograma, así como en las observaciones de las probabilidades asignación de origen para cada individuo, ya que se observaron otras probabilidades diferentes a las de origen de colecta, mostrando así, señales de flujo genético. Por tanto, la ausencia de estructura genética mediante SNPs en el presente estudio, parece confirmar que la especie exhibe fidelidad a las áreas de crianza en una escala regional.

### **Tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ )**

Las estimaciones de tamaño efectivo poblacional para el presente trabajo señalaron valores más altos para la zona norte (445.6 - 1534.9) en comparación con la zona sur (94.3 - 476.4). Esta discordancia podría corresponder a los tamaños de muestra

mayores en la zona norte. No obstante, esto realmente podría corresponder a verdaderos cambios demográficos de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano.

Mediante ADN mitocondrial (la región control). Nance et al. (2011), detectaron expansiones demográficas en las localidades de La Paz y Mazatlán hace < 98 000 años. Castillo-Olguín et al. (2012), observaron recientes expansiones demográficas para las localidades de Sinaloa y Michoacán hace 262 600 años y expansiones espaciales estimadas hace < 500 000 años (ambas junto con Nayarit) relacionadas a periodos glaciales e interglaciares del Pleistoceno, donde además señalaron recientes reducciones de las hembras hace aproximadamente < 2500 para todo el Pacífico mexicano.

En cambio, mediante microsátélites (13 loci), Nance et al. (2011) detectaron una reciente disminución en 2 localidades del Pacífico mexicano (< 9000 años; 384.68 – 435.51). Por lo que es probable que las expansiones demográficas y/o espaciales para los estados de Sinaloa y Nayarit aumentaron el tamaño efectivo de la región, y aunque posteriormente hubo recientes reducciones para todo el Pacífico mexicano (Nance et al. 2011; Castillo-Olguin et al. 2012), la zona norte pudo haber sido menos afectada en comparación a la zona sur.

En otra especie de tiburón relacionada con *S.lewini* dentro del Pacífico Oriental Tropical, ha reportado igualmente cambios en sus tamaños efectivos, señalando en común los patrones históricos que han moldeado la diversidad genética en esta región. Felix-López et al. (2019a), indicaron que las poblaciones del Pacífico norte mexicano (PNM); Baja California, Sinaloa y Nayarit del tiburón martillo liso (*Sphyrna zygaena*) estimadas con ADN mitocondrial ( $\Theta_0=0$ ;  $\Theta_1=\infty$ ) han pasado por una reciente expansión demográfica posiblemente relacionada con cambios en la temperatura durante el pleistoceno tardío. Felix-López (2019b), en *S.zygaena* mediante 1456 SNPs y 92 individuos observó tamaños efectivos de 1205.5 a 1390.5 dentro del PNM.

Las estimaciones de tamaño efectivo en *S.lewini* muestran en común tamaños efectivos que podrían ser de riesgo en la conservación de la especie, similares a los mostrados aquí. Pinhal et al. (2020), observaron mediante microsatélites (10 loci), valores de  $N_e$  ( $< 553$ ) dentro de las localidades del Atlántico occidental de *S.lewini*. Castillo-Olguín et al. (2012), con microsatélites (5 loci) tamaños efectivos ( $< 725$  valor global) y mediante la región control tamaños efectivos ( $< 464$  valor global) en las localidades del Pacífico mexicano. Nance et al. (2011) microsatélites (13 loci) en dos localidades del Pacífico mexicano del norte (384.68 – 435.51).

Frankham et al. (2014), analizó y encontró que las especies con un  $N_e < 1000$ , son susceptibles a los efectos de: la endogamia, una disminución de la diversidad genética, o para afrontar cambios evolutivos futuros, lo cual compromete la continuidad de la especie en el futuro. Debido al número de loci (101) y muestras en la zona sur de Puerto Madero para *S.lewini* sería importante aumentar dichos valores, lo que podría lograrse con la construcción de bibliotecas genómicas y secuenciación de nuevos individuos para dicha localidad y adicionalmente un filtrado de datos menos exigente, como permitir valores de desequilibrio de ligamiento ( $r^2 < 0.4$ ) y bajos valores de datos faltantes ( $< 30\%$ ), los cuales aumentarían considerablemente el número de SNPs. Previo a confirmar que los tamaños efectivos de la especie se encuentran en riesgo de conservación.

### **Parentesco**

En el presente trabajo se encontró una relación de hermanos completos entre Teacapán 26 y 27, que coincidió con un reciente estudio con microsatélites (15 loci;  $n= 202$ ) dentro del Pacífico mexicano, dichos autores señalaron 5 relaciones de parentesco de primer grado no observadas en el presente trabajo, resaltando que estos mismos individuos estuvieron presentes en ambos trabajos (Rangel-Morales et al. 2022). En otro estudio también con microsatélites (13 loci) se observaron aproximadamente 100 pares de relaciones de parentesco mientras que mediante

11,436 SNPs solo se observó una relación de parentesco en el tiburón martillo cabeza de pala (*Sphyrna tiburo*) (Díaz-Jaimes et al. 2020). Lo anterior indica que posiblemente dichas relaciones de parentesco se sobreestiman mediante el uso de microsatélites y que al incrementarse el número de marcadores se obtienen resultados más consistentes.

La filopatría regional descrita en las hembras de *S.lewini* dentro del Pacífico mexicano señalada con genomas mitocondriales (Rosales-López, 2018), haría que las hembras migraran entre zonas de crianza dentro de una región para parir cuyo comportamiento se repetiría consecutivamente a través de los años, aumentando la probabilidad de parentesco por la vía maternal. La ausencia de estructura genética mediante marcadores nucleares observada aquí y mediante microsatélites remarcaría una señal de flujo genético entre regiones mediado por los machos (Rangel-Morales et al. 2022) aumentando la probabilidad de ser hermanos completos o medios hermanos.

No obstante, en el presente trabajo se detectaron solo 2 relaciones de parentesco posiblemente a los tamaños de muestra a pesar de obtener muestras durante años consecutivos para las localidades de Teacapán, Chametla, Puerto Madero y Salina Cruz.

Al trabajar con colectas de neonatos y juveniles, existe una mayor probabilidad de que los individuos se encuentren emparentados como hermanos completos por distintas razones; la poliginandria, comportamiento que ha sido descrito y detectado recientemente mediante marcadores nucleares (SNPs) en el cual tanto machos como hembras se aparean con múltiples individuos (Marie et al. 2019b), el alumbramiento de múltiples crías por hembra en zonas de crianza (Torres-Huerta, 2008), el nacimiento, la mayor abundancia y la residencia de estos organismos inmaduros en las zonas de crianza (Heupel et al. 2007).

El análisis de datos sin considerar a los individuos emparentados, hace posible obtener estimaciones confiables de estructura e identificación de grupos diferenciados sin ser sobreestimados o posiblemente falsos, donde se ha recomendado su identificación y eliminación previo a análisis de estructura genética (O'Connell et al. 2019; Rodríguez-Ramilo et al. 2012). Esto es de importancia, puesto que obtener la estructura o grupos diferenciados genéticos verdaderos permitirían reconocer la historia evolutiva de la especie y la definición de las adecuadas unidades de manejo y conservación de la especie (Moritz, 1994 a, b; O'Connell et al. 2019). En este trabajo, el bajo número de individuos emparentados hace posible concluir que las relaciones de parentesco, no fueron un factor de influencia relevante en los resultados que se presentan.

### **Conservación de la especie**

La presencia de diferencias genéticas entre las localidades es información vital en el establecimiento de estrategias de manejo y/o conservación mediante la definición de Unidades Evolutivas Significativas (ESU's) y Unidades de Manejo (MU's). Esto principalmente en las poblaciones de especies explotadas o de interés evolutivo (Schlötterer et al. 1994; Moritz, 1994 a, b). De esta forma, se ha incrementado el uso de técnicas moleculares de mayor resolución (SNPs) en especies no modelo, siendo un ejemplo de esto, el uso y la búsqueda de detección de diferencias genéticas en diversas especies de tiburones (Tabla S2; Félix-López, 2019b; Laurrabaquio- Alvarado et al. 2019; Laubarraquio-Alvarado et al. 2021; Portnoy et al. 2015; Díaz-Jaimes et al. 2020; Lamichhaney et al. 2012; Kraft et al. 2020; Manuzzi et al. 2019; Junge et al. 2019; Delser et al. 2019; Green et al. 2019).

Los resultados del presente estudio junto con los de Rosales-López (2018) señalan que la especie muestra una filopatría regional exclusiva por parte de las hembras en las costas del Pacífico mexicano y una homogeneidad genética en el genoma nuclear. Siendo de vital importancia la preservación de la diversidad genética y el

éxito reproductivo de las hembras, ya que en caso de desaparecer alguna de ellas se pondría en riesgo a la siguiente generación de individuos. Pero no menos importante también son los haplotipos exclusivos de cada región, puesto que aunque las hembras de otra región migren a dichas zonas, estas no parirán a sus crías en estos sitios, borrando así la señal ecológica y evolutiva que existe ahí. Con base en esto podrían establecerse dos unidades de manejo (MU's); la primera zona (Norte) abarcaría los estados Sinaloa y Nayarit desde la localidad de La Reforma hasta Punta Santa Cruz y la segunda zona (Sur) serían los estados de Oaxaca y Chiapas que abarcaría desde la localidad de Salina Cruz hasta Puerto Madero.

El tiburón martillo destaca por su importancia pesquera y económica dentro del Pacífico Mexicano. Siendo de las especies de mayor captura en esta zona y donde se ha observado la captura de organismos inmaduros principalmente en el Golfo de California, Nayarit y el Golfo de Tehuantepec (Pérez-Jiménez, 2014; Geniz et al. 2016; Coiraton et al. 2017). La captura de este grupo probablemente se deba a la presencia de neonatos y juveniles (menores al año) en las zonas de crianza (Heupel et al. 2007; Castro, 1993). Otro sector vulnerable a la pesca podrían ser las hembras grávidas donde algunas de ellas han mostrado un patrón de residencia durante todo el periodo de gestación como el retorno de la mayoría de ellas a las costas para parir muy probablemente en las áreas de crianza (Coiraton et al. 2017; Coiraton et al. 2020a; Chapman et al. 2015).

La diversidad genética observada aquí señaló valores ligeramente inferiores a los señalados en el genoma nuclear con marcadores NGS en otras especies de tiburones (Díaz-Jaimes et al. 2020; Pazmiño, 2016; Manuzzi et al. 2021; Junge et al. 2019; Delser et al. 2019; Green et al. 2019; Momigliano, 2017). Del mismo modo, la diversidad genética observada dentro del Pacífico mexicano mediante el completo genoma mitocondrial mostró valores de diversidad haplotídica similares a los de otras especies de tiburones (Rosales-López, 2018). Mostrando que la

diversidad genética hasta el momento no se ha visto afectada por las capturas de organismos inmaduros a través de la pesquería.

Las estimaciones del tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) obtenidos para la región norte y sur en el presente estudio indican que dichos valores se encuentran muy cercanos a valores bajos que han sido señalados ( $N_e < 1000$ ) por Frankham et al. (2014), como punto crítico en la conservación de las especies con un alto grado de susceptibilidad en el futuro. Estas estimaciones resultan coincidentes con los bajos tamaños efectivos ( $N_e < 725$ ) mostrados en las poblaciones de esta especie obtenidos en estudios previos, con marcadores nucleares y/o mitocondriales, mostrando así, que las históricas expansiones demográficas detectadas con marcadores mitocondriales y las recientes reducciones observadas con marcadores nucleares y mitocondriales probablemente dichos cambios han sido las responsables de haber observado diferencias genéticas entre algunas localidades del Pacífico Tropical Oriental (Nance et al. 2011; Castillo-Olguín et al. 2012).

Es importante resaltar que desde 1994 (NOM-009-PESC-1993) el gobierno Mexicano dio inicio con una norma que permitiría la administración y conservación de los recursos acuáticos. Ha sido esta misma norma con algunas ligeras modificaciones que han permitido la regulación y establecimiento de los periodos de veda de tiburones en las costas mexicanas. En Tamaulipas, Veracruz y Quintana Roo está inicia el 1 de mayo y finaliza al 30 de junio, en Tabasco, Campeche y Yucatán comienza el 15 de mayo y termina el 15 de junio con un periodo de extensión desde el 1 de agosto hasta el 29 de agosto y dentro del Pacífico Mexicano da inicio el 1 de mayo y termina el 31 de julio. Siendo su principal función la protección de organismos inmaduros y hembras preñadas en las costas mexicanas durante estos periodos (DOF, 1994, 2012, 2013, 2014). Del mismo modo la norma NOM-029-PESC-2006, ha establecido principalmente medidas de restricción de pesquería en ciertas regiones de importancia, la administración de capturas reguladas por el gobierno, ambas con la finalidad de instaurar pesquerías

sustentables en los tiburones y donde se ha definido a *S.lewini* dentro de la lista de especies a disposición de la norma (DOF, 2007). Ambas normas han sido de gran importancia en la conservación de la especie y desde su puesta en funcionamiento han permitido la protección, administración y sustentabilidad de *Sphyrna lewini*.

La existencia de una filopatría regional exclusiva de las hembras en el Pacífico mexicano y los bajos tamaños efectivos de *S.lewini* señalan que podrían necesitarse algunas medidas adicionales de protección con la finalidad de permitir la conservación de la especie a largo plazo.

Algunas de estas medidas podrían ser; (1) La reducción de la pesca de organismos inmaduros < 1 año en las zonas de crianza dentro de las dos unidades de Manejo mencionadas previamente, esto podría lograrse con la disminución de la pesca de estos individuos al menos en un 10 % en estos sitios que incremente el mismo porcentaje cada 5 años (2) la restricción en la captura de toda hembra preñada antes y después del periodo de veda, puesto que se ha observado la permanencia de algunas hembras en las costas mexicanas durante el completo periodo de gestación (Coiraton et al. 2020a) (3) la identificación de la especie (y posiblemente su lugar de proveniencia) en mercados de venta de productos marinos por medio de la amplificación de la región control, como lo mostró Chapman et al. (2009) o el completo genoma mitocondrial que permita reconocer y posiblemente evitar la pesca, venta y consumo ilegal de dicho producto (4) la concientización sobre la importancia de los tiburones en las áreas de crianza en las comunidades periféricas y las comunidades pesqueras, trabajando en conjunto con el fin de lograr una recuperación de los tamaños poblacionales de la especie buscando alternativas que aminoren su consumo y mejoren la percepción de los habitantes como: el ecoturismo, la sustitución y consumo de especies invasoras como el Pez león (*Pterois volitans*), el buceo con tiburones y finalmente la aplicación de cursos informativos donde se enseñe a los pescadores y habitantes la importancia biológica de la especie y las consecuencias de su desaparición.

## Relevancia y recomendaciones

En el presente trabajo mediante el uso de técnicas de secuenciación NGS y la obtención de SNPs dentro del genoma nuclear se obtuvo un mayor número de loci (390) respecto a lo que previamente se había trabajado en la especie en su distribución mundial (< 20) (Daly-Engel et al. 2012; Rangel-Morales et al. 2022; Pinhal et al. 2020; Elizondo-Sancho, 2021), excepto por Marie et al. (2019a) en la República de Fiji que trabajaron < 7000 SNPs. Lo que permitió evaluar a las poblaciones en análisis de selección natural aspecto que no había sido analizado en el Pacífico mexicano. En los análisis de estructura genética mostró coincidir en señalar que la estructura genética dentro del Pacífico mexicano está moldeada por aspectos de dispersión diferencial de sexos (Rosales-López, 2018; Rangel-Morales et al. 2022).

Adicionalmente el presente estudio no logró detectar diferencias genéticas entre algunas localidades que posiblemente se deban a una fidelidad al sitio, contrario a lo señalado por Rangel-Morales et al. (2022) o por residencia de machos en zonas de agregación del Golfo de California y Tehuantepec señalado por Castillo-Olguin et al. (2012) y como se ha observado la residencia de adultos de ambos sexos dentro del Pacífico mexicano mediante trabajos de micro química (Coiraton et al. 2020a, 2020b). Finalmente en este trabajo se observaron menores relaciones de parentesco que posiblemente no fueron sobrestimadas, diferente a lo señalado mediante microsatélites (Rangel-Morales et al. 2022), adicionalmente se observaron tasas de migración relativas entre zonas de crianza del Pacífico mexicano, cuestión que no había sido realizada y se observó un patrón de migración alto en dos localidades de Sinaloa, contrario a lo señalado por Castillo-Olguin et al. (2012).

El número de loci y, por tanto, SNPs usados en el presente trabajo podría considerarse bajo. No obstante, Marie et al. (2019b) observaron en *S.lewini* los mismos resultados de parentesco con un conjunto de 6437 SNPs que mediante un

conjunto de SNPs menor (1361 SNPs), concluyendo que no hacen falta un número grande de SNPs para obtener resultados confiables en genómica de poblaciones.

Aunado a lo anterior haría falta un incremento en los sitios de muestreo (principalmente en Baja California Norte y Sur, Michoacán y Jalisco) con números de muestra similares, e individuos juveniles de mayores edades y adultos, con el fin de comprender mejor el grado de asimetría en la dispersión y el flujo génico entre poblaciones y detectar si existen distintos patrones de estructura genética entre adultos y organismos inmaduros. Esto resulta necesario para confirmar la filopatría regional de hembras que ha mostrado hasta ahora la especie y la homogeneidad entre regiones con marcadores nucleares.

## Conclusiones

El presente trabajo representó el primer esfuerzo en el empleo de NGS bajo la técnica molecular RADcap dentro de las poblaciones del Pacífico mexicano de *S.lewini*, lo que permitió observar que la diversidad genética estimada fue neutral, señalando que los valores de Heterocigosidad observados ( $H_e$  y  $H_o$ ) fueron ligeramente menores a los reportados en otras especies de tiburones.

Se observó una homogeneidad genética entre la zona norte y sur del Pacífico mexicano, siendo la principal razón de ello el intercambio de migrantes que existe entre regiones, donde el flujo genético se encuentra mediado por los machos entre las zonas de crianza y sitios de agregación del Golfo de California y Golfo de Tehuantepec, dando soporte a la filopatría regional exclusivamente materna.

## Material suplementario

### Variance explained by PCA

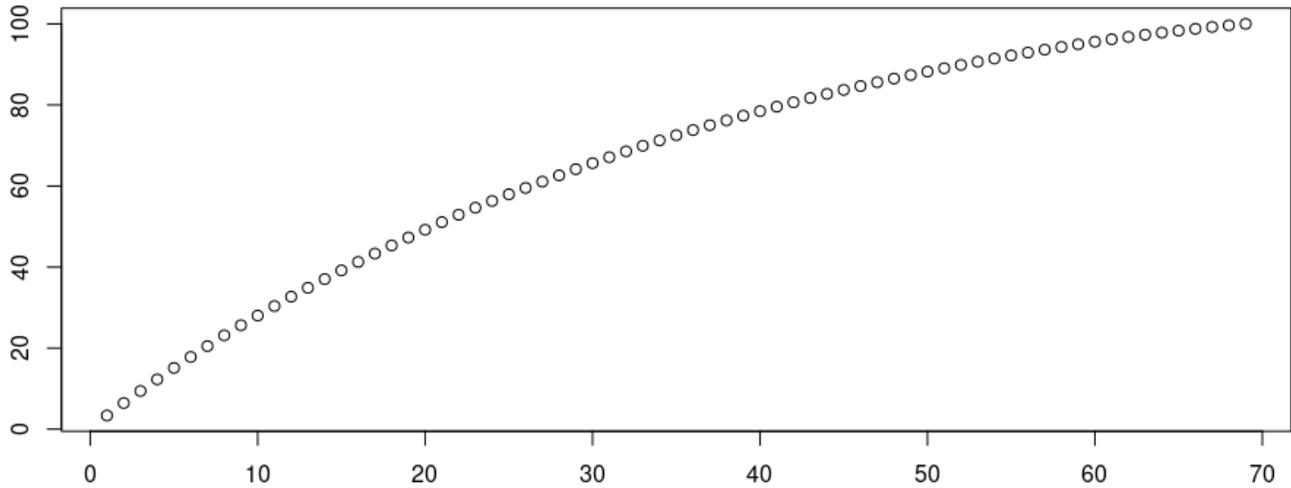


Figura S1. Porcentaje de varianza acumulada (izquierda) de acuerdo al número de Componentes Principales retenidos (números inferiores), para el Análisis de Discriminación de Componentes Principales.

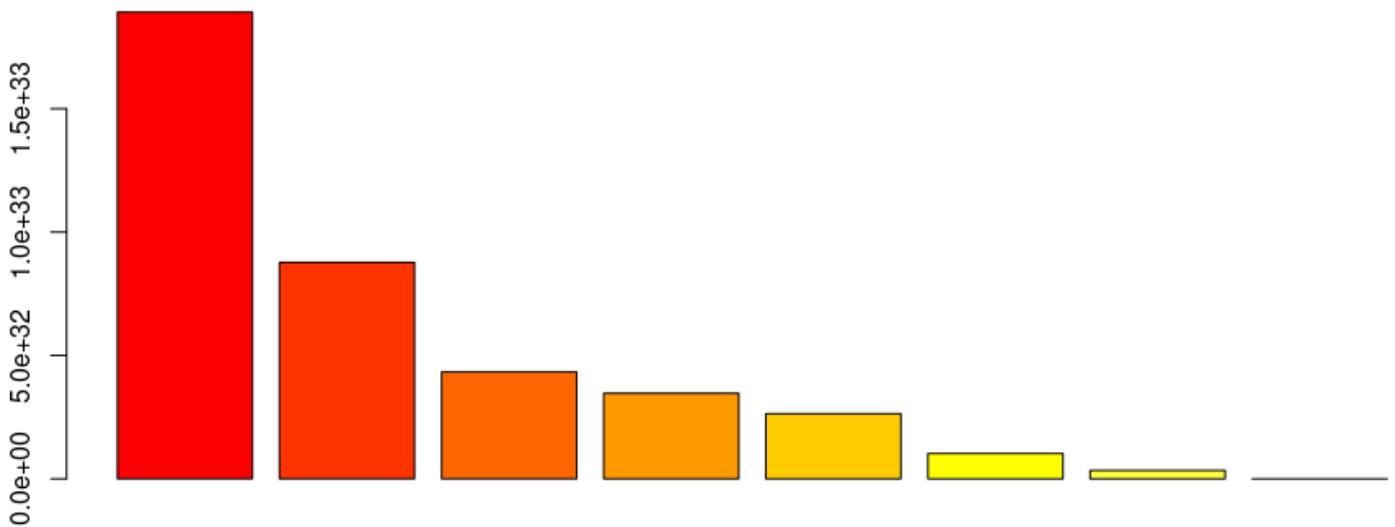


Figura S2. Número de funciones discriminantes (eigenvalues) y su respectivo porcentaje para el Análisis de Discriminación de Componentes Principales (DAPC). Ala izquierda se observan los valores de estadísticos de F.

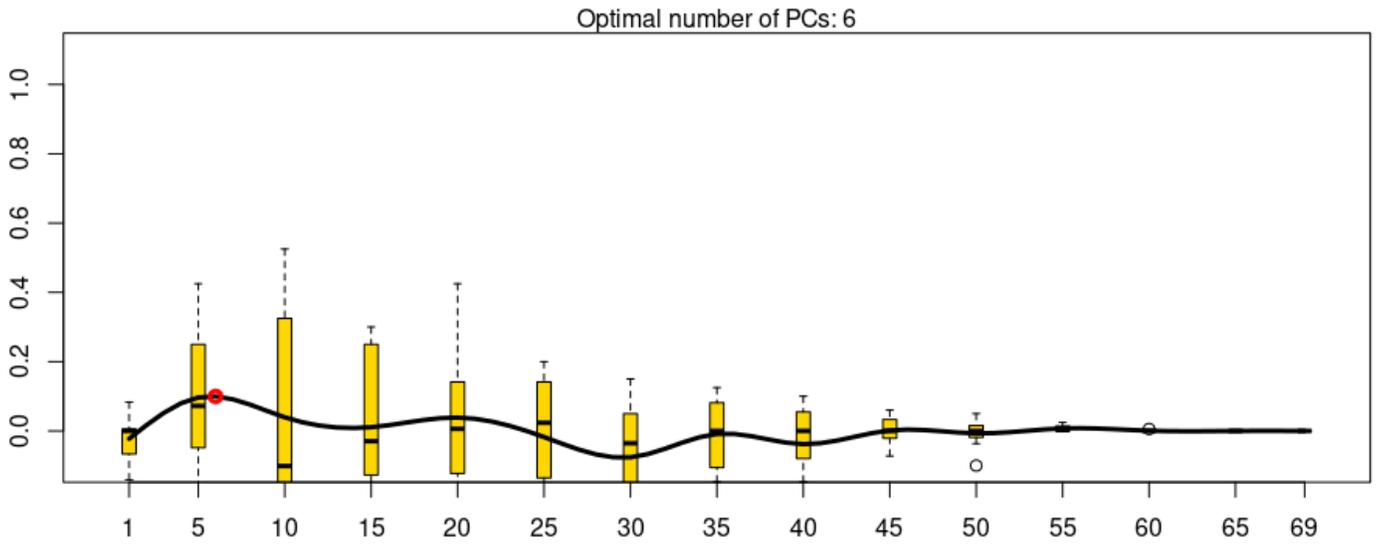


Figura S3. Valor más óptimo de Componentes Principales (punto rojo), considerando la retención de 5 funciones discriminantes para el Análisis de Discriminación de Componentes Principales (DAPC). Valores del alfa score (izquierda). Número de Componentes Principales retenidos (números inferiores).

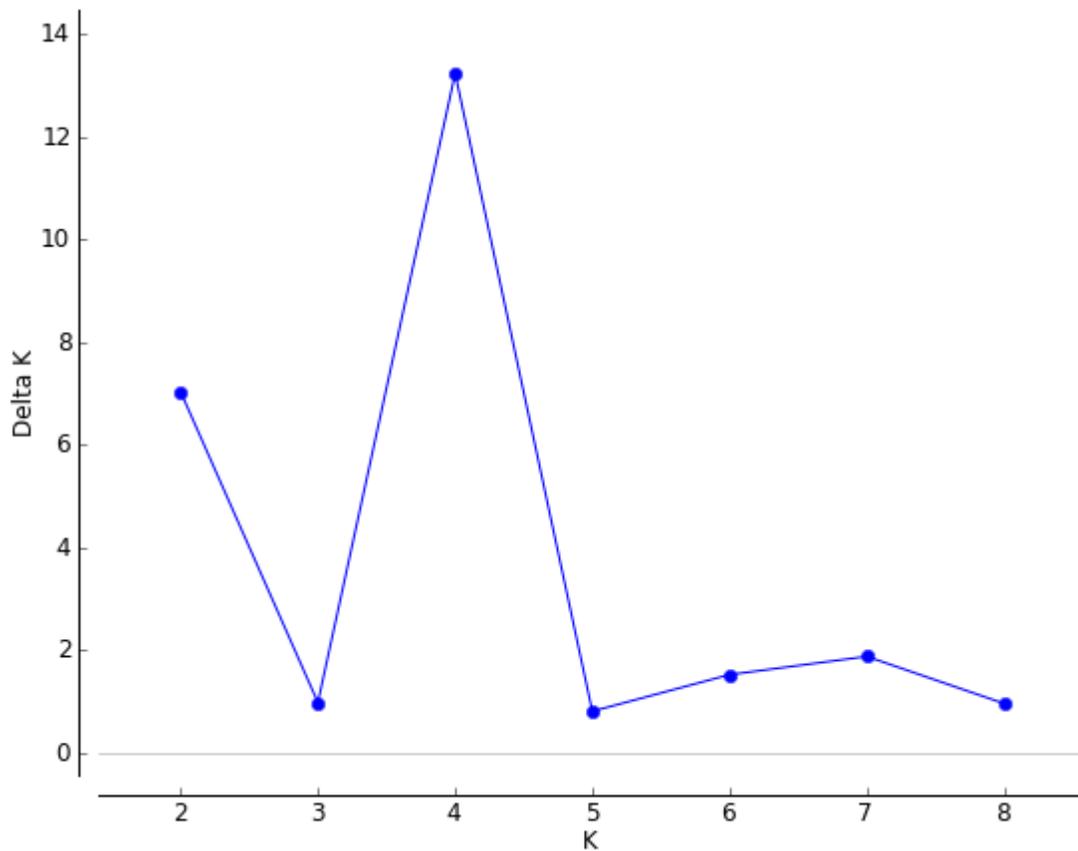


Figura S4. Valor Delta K, indicando el número de K óptimo (4) con base en la prueba de Evanno (Earl et al, 2012).

Tabla S1. Valores de diversidad genética para distintas especies de tiburones mediante el uso de técnicas de Secuenciación de Nueva Generación. n número de individuos. Ho Heterocigosis observada. He Heterocigosis esperada.

Nombre común/sp	Ubicación	n	Marcador	Ho	He	Referencia
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Baja California, Sinaloa, Nayarit Michoacan, Oaxaca y Chiapas	176	Microsatélites (5 loci)	total= 0.624	total= 0.525	Castillo-Olguín et al. 2012
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Baja California, Sinaloa, Panamá y Ecuador	221	Microsatélites (15 loci)	$\bar{x}$ = 0.770	$\bar{x}$ = 0.792	Nance et al. 2011
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Pacífico, Atlántico e Indico	403	Microsatélites (13 loci)	0.537-0.785	0.586-0.816	Daly-Engel et al. 2012
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Colombia	111	Microsatélites (15 loci)	0.559 ± 0.031	0.653 ± 0.026	Quintanilla et al. 2015
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Guatemala, Costa Rica y Panamá	169	Microsatélites (9 loci)	0.5394-0.836	0.61-0.884	Elizondo-Sancho, 2021
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Tamaulipas, Campeche y Tabasco	70	Microsatélites (9 loci)	$\bar{x}$ = 0.55	$\bar{x}$ = 0.57	Alfonso-González, 2020
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Golfo de México, Caribe y Brasil	308	Microsatélites (10 loci)	0.52-0.64	0.59-0.68	Pinhal et al. 2020
Tiburón zorro <i>Alopias pelagicus</i>	Pacifico Tropical Oriental, Hawái y Taiwán	331	Microsatélites (7 loci)	0-1	0.056-0.978	Cardeñosa et al.2014

Tabla S1 (continuación) Valores de diversidad genética para distintas especies de tiburones mediante el uso de técnicas de Secuenciación de Nueva Generación. n número de individuos. Ho Heterocigosis observada. He Heterocigosis esperada.

Nombre común/sp	Ubicación	n	Marcador	Ho	He	Referencia
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Isla Levu dentro de la republica de Fiji	174	1317 SNPs	0.2843-0.2889	0.2973-0.2994	Marie et al. 2019a
Tiburón martillo liso <i>Sphyrna zygaena</i>	Baja California, Golfo de California e Isla Socorro	92	1456 SNPs	$\bar{x}$ = 0.251	$\bar{x}$ = 0.275	Felix-Lopez, 2019a
Tiburón martillo cabeza de pala <i>Sphyrna tiburo</i>	Golfo de México y Atlántico norte	149	21006 SNPs	total= 0.15	total= 0.16	Díaz-Jaimes et al. 2020
Tiburón de los galápagos <i>Carcharhinus galapagensis</i>	Tres islas dentro de la reserva marina de los Galápagos	85	8103 SNPs	0.211-0.214	0.188-0.193	Pazmiño et al. 2017
Tiburón de los galápagos <i>Carcharhinus galapagensis</i>	Océano Pacifico e Indico	206	7784 SNPs	NA	0.194 ±0.11 0.237 ± 0.118	Pazmiño et al. 2018
Tiburón tigre <i>Galeocerdo cuvier</i>	Este de Australia	107	1840	0.23-0.26	NA	Manuzzi et al. 2021
La pintarroja <i>Scyliorhinus canicula</i>	Reino unido, mar celtico y Portugal	71	2674	0.53-0.73	NA	Manuzzi et al. 2019
Tiburón cobrizo <i>Carcharhinus brachyurus</i>	Nueva Zelanda y Australia	103	310 loci	0.208-0.374	0.223-0.288	Junge et al. 2019
Tiburón arenero <i>Carcharhinus obscurus</i>	Australia, Indonesia	207	2478 loci	0.159-0.200	0.191-0.202	Junge et al. 2019
Tiburón punta negra <i>Carcharhinus melanopterus</i>	Mar rojo, Seychelles, Australia e islas del pacifico central	144	1788	(0.19-0.33)± 0.38	NA	Delser et al. 2019
Tiburón puntas plateadas <i>Carcharhinus albimarginatus</i>	Este de Australia, Seychelles y Papua Nueva Guinea	92	6461	0.13-0.27	0.139-0.152	Green et al. 2019
Tiburón gris <i>Carcharhinus amblyrhynchos</i>	Australia, indonesia y dos islas	170	4798	0.139±0.003 -0.312 ±0.004	0.133 ±0.003 -0.302±0.002	Momigliano et al. 2017

Tabla S2 Tabla comparativa mostrando los valores de  $F_{ST}$  y los patrones de diferenciación genética encontrados en diversas especies de tiburones mediante Técnicas de Secuenciación de Nueva Generación. **n** número de individuos.  **$F_{ST}$**  valores pareados mostrados en cada trabajo. **Significancia** valor de p o la significancia de p después de aplicar correcciones de pruebas múltiples (FDR) cuando fue el caso.

Nombre común/sp	Ubicación	n	marcador	$F_{ST}/AMOVA$	Significancia (p)	Diferencias genéticas observadas mas importantes mediante los análisis de diferenciación genética	Referencia
Tiburón martillo común <i>Sphyma lewini</i>	Baja California, Sinaloa, Nayarit Michoacán, Oaxaca y Chiapas	176	Microsatélites (5 loci)	0.076-0.455	$P < 0.001$	La zona norte (Baja California y Baja California Sur) y la zona centro (Sinaloa y Nayarit).	Castillo-Olguín et al. 2012
Tiburón martillo común <i>Sphyma lewini</i>	Tamaulipas, Campeche y Tabasco	53	Microsatélites (7 loci)	-0.01	$P = 0.74$	Una población panmictica	Alfonso-González, 2020
Tiburón martillo común <i>Sphyma lewini</i>	Colombia (3 localidades costeras)	111	Microsatélites (15 loci)	AMOVA; $F_{ST}(\text{General}) = 0.00499$	$P > 0.05$	Una población panmictica	Quintanilla, 2015
Tiburón martillo común <i>Sphyma lewini</i>	Dos localidades dentro de la isla Levu en la republica de Fiji	174	1317 SNPs	0.004	0,0009	1 población panmictica en toda la isla isla Levu pero con migrantes de otras 3 poblaciones hipotéticas	Marie et al. 2019a
Tiburón martillo común <i>Sphyma lewini</i>	Baja California, Sinaloa, Panamá y Ecuador	221	Microsatélites (15 loci)	0.002 - 0.015	$P < 0.05$	2 grupos; Baja California con Sinaloa y Panamá y Ecuador	Nance et al. 2011
Tiburón martillo común <i>Sphyma lewini</i>	Pacífico, Atlántico e Indico	403	Microsatélites (13 loci)	0.027-0.312	$P < 0.05 - P \leq 0.001$	4 posibles grupos; Pacífico Tropical Oriental, Indo- Pacífico, Atlántico y Golfo de México	Daly-Engel et al. 2012
Tiburón martillo común <i>Sphyma lewini</i>	Golfo de México, Caribe y Brasil	308	Microsatélites (10 loci)	0.012-0.078	$P < 0.05$	3 grupos; Golfo de México, Caribe y Brasil	Pinhal et al. 2020
Tiburón martillo común <i>Sphyma lewini</i>	Guatemala, Costa Rica y Panamá	169	Microsatélites (9 loci)	0.054	$P < 0.05$	3 poblaciones diferenciadas; Guatemala, Panamá y Costa Rica	Elizondo-Sancho, 2021
Tiburón de los galápagos <i>Carcharhinus galapagensis</i>	Océano Pacífico e Indico	206	7784 SNPs	0.023-0.033	$P < 0.05$	2 grupos; Pacífico del este y el Pacífico del oeste-centro incluyendo el indico	Pazmiño et al. 2018
Tiburón de los galápagos <i>Carcharhinus galapagensis</i>	Tres islas dentro de la reserva marina de los Galápagos	85	8103 SNPs	0.005-0.252	$P < 0.05$	2 grupos; isla Isabela y la isla san Cristóbal con la isla Santa Cruz	Pazmiño et al. 2017
Tiburón sedoso <i>Carcharhinus falciformis</i>	Pacífico Tropical Oriental, Región oceánica, Pacífico occidental	353	ADNmt 732 pb (RC)	AMOVA; $\Phi_{ST} = 0.01992$	$P = 0.00842$	2 grupos; Pacífico Tropical Oriental con la región oceánica y el Pacífico occidental	Galván-Tirado et al. 2013

Tabla S2. (continuación) Tabla comparativa mostrando los valores de  $F_{ST}$  y los patrones de diferenciación genética encontrados en diversas especies de tiburones mediante Técnicas de Secuenciación de Nueva Generación. **n** número de individuos.  $F_{ST}$  valores pareados mostrados en cada trabajo. **Significancia** valor de p o la significancia de p después de aplicar correcciones de pruebas múltiples (FDR) cuando fue el caso.

Nombre común/sp	Ubicación	n	marcador	$F_{ST}$ /AMOVA	Significancia (p)	Diferencias genéticas observadas mas importantes mediante los análisis de diferenciación genética	Referencia
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Oaxaca y Chiapas	198	ADNmt Mitogenomas	$\varphi_{ST}=0.031$	$P=0.002$	2 grupos; región norte (Sinaloa y Nayarit) y la región sur (Oaxaca y Chiapas)	Rosales-López, 2018
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Tamaulipas, Campeche y Tabasco	70	ADNmt Mitogenoma	0.007; $\varphi_{ST}=0.04$	$P>0.05$	Una población panmictica	Alfonso-González, 2020
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Tamaulipas, Campeche y Tabasco	70	DLOOP	0.06; $\varphi_{ST}=0.06$	$P<0.05$	Dos grupos diferenciados; Tamaulipas y Campeche con Tabasco	Alfonso-González, 2020
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Golfo de México, Caribe y Brasil	308	ADNmt 1083 - 1085 pb (RC)	$\varphi_{ST}=0.15-0.66$	$P<0.05$	4 grupos; Golfo de México, Caribe, Brasil del Norte Brasil del sur	Pinhal et al. 2020
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Atlántico de E.U.A, Golfo de México, Caribe y Brasil	177	ADNmt Región control	$\Phi_{ST}=0.62-0.91$	$p<0.000001$	3 grupos; Atlántico de E.U.A con el Golfo de México, Caribe y Brasil.	Chapman et al. 2009
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Pacífico, Atlántico e Indico	271	ADNmt 548pb (RC)	0.171-0.736	$P<0.05$	3 grupos principales; Pacífico, Atlántico e Indico.	Duncan et al. 2006
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Pacífico mexicano, Guatemala, Costa Rica, Panamá y Colombia	435	ADNmt 489 pb (RC)	0.086 - 0.661	$P<0.05$	2 grupos; Pacífico mexicano y Colombia con Panamá, Guatemala y Costa Rica	Elizondo-Sancho, 2021
Tiburón martillo común <i>Sphyrna lewini</i>	Colombia (3 localidades costeras y una alejada de la costa)	84	ADNmt 549 pb (RC)	-0.0358 - 0.0145	$P>0.05$	Una población panmictica	Quintanilla, 2015
Tiburón martillo liso <i>Sphyrna zygaena</i>	Baja California, Golfo de California e Isla Socorro	92	1456 SNPs	-0.0003 - 0.0037	$P>0.05$	Una población panmictica	Felix-Lopez, 2019b
Tiburón martillo liso <i>Sphyrna zygaena</i>	Baja California, Golfo de California e Isla Socorro	54 - 65	ADNmt	AMOVA $\varphi_{ST}=0.058 - 0.065$	$P<0.05$	Diferencias entre poblaciones (hembras y organismos inmaduros)	Felix-Lopez et al. 2019a
Tiburón martillo liso <i>Sphyrna zygaena</i>	Baja California Sur, Colima, Nayarit Chiapas, Ecuador, Perú y Chile	315	ADNmt 690 pb (RC)	$\Phi_{ST}=0.5075-0.8134$	$P<0.0072$	2 grupos; Pacífico mexicano y Ecuador con Perú y Chile	Bolaño et al. 2019

Tabla S2. (continuación) Tabla comparativa mostrando los valores de  $F_{ST}$  y los patrones de diferenciación genética encontrados en diversas especies de tiburones mediante Técnicas de Secuenciación de Nueva Generación. **n** número de individuos.  **$F_{ST}$**  valores pareados mostrados en cada trabajo. **Significancia** valor de p o la significancia de p después de aplicar correcciones de pruebas múltiples (FDR) cuando fue el caso.

Nombre común/sp	Ubicación	n	marcador	$F_{ST}$ /AMOVA	Significancia (p)	Diferencias genéticas observadas mas importantes mediante los análisis de diferenciación genética	Referencia
Tiburón toro <i>Carcharhinus leucas</i>	Texas, Luisiana y Florida ( 2 localidades)	139	Microsatélites (8 loci)	0.015	$p < 0.02$	Se observaron diferencias (FST; 1 localidad), Structure (sin dif.), sin señal de estructura genética	Laurrabaquio-Alvarado et al. 2019
Tiburón toro <i>Carcharhinus leucas</i>	Texas, Luisiana y Florida (2 localidades)	139	ADNmt 826 pb (RC)	0.09-0.22	$p < 0.02$	2 grupos diferenciados; Florida occidental y Florida oriental con Texas y Luisiana	Laurrabaquio-Alvarado et al. 2019
Tiburón toro <i>Carcharhinus leucas</i>	Florida, Texas, Luisiana, Veracruz y Caribe	51	ADNmt Mitogenomas	$\Phi_{ST} = 0.882 - 0.961$	$p < 0.05 - p < 0.001$	2 grupos diferenciados; Florida, Texas, Luisiana y Veracruz (1) y el Caribe	Laurrabaquio-Alvarado et al. 2021
Tiburón toro <i>Carcharhinus leucas</i>	Florida, Texas, Luisiana, Veracruz Caribe y Brasil	100	ADNmt 810 pb (RC)	$\Phi_{ST} = 0.597 - 1.0$	$p < 0.001$	3 grupos diferenciados; Florida, Texas, Luisiana y Veracruz (1), el Caribe (2) y Brasil (3)	Laurrabaquio-Alvarado et al. 2021
Tiburón martillo cabeza de pala <i>Sphyrna tiburo</i>	Florida, Campeche y Tabasco	251	ADNmt 940 pb (RC)	$< 0.067 - 0.087$	$p < 0.05 - p < 0.0001$	3 grupos; Costa del Atlántico de Florida, Costa del Golfo de Florida y sureste mexicano	Escatel-Luna et al. 2015
Tiburón martillo cabeza de pala <i>Sphyrna tiburo</i>	Florida y Carolina del norte	134	5865 SNPs (neutral) 30 SNPs (selección)	0.019-0.021 0.177-0.543	$p < 0.001$ $p < 0.001$	2 grupos; Carolina del Norte y Florida 3 grupos; 2 localidades del noroeste de Florida, Bahía de Florida y Carolina del norte	Portnoy et al. 2015
Tiburón martillo cabeza de pala <i>Sphyrna tiburo</i>	Florida y Carolina del norte	134	ADNmt 1134 pb (RC)	0.055-0.234	$p < 0.015$	2 grupos; Carolina del Norte y Florida ( Diferencias entre la localidad del Noroeste y Bahía de Florida)	Portnoy et al. 2015
Tiburón martillo cabeza de pala <i>Sphyrna Tiburón</i>	Golfo de México y Atlántico norte	149	21006 SNPs	0.012–0.069	$P < 0.00001$	3 grupos; Sureste del atlántico de EUA, Golfo de México y Oeste de Florida	Díaz-Jaimes et al. 2020
Tiburón zorro <i>Alopias pelagicus</i>	Pacífico Tropical Oriental, Hawái y Taiwán	331	Microsatélites (7 loci)	0.008 - 0.075	$p < 0.05$ (con corrección de Bonferroni)	2 grupos; Pacífico Tropical Oriental y Hawái con Taiwán	Cardeñosa et al. 2014
Tiburón zorro <i>Alopias pelagicus</i>	Pacífico Tropical Oriental, Hawái y Taiwán	323	ADNmt 655 pb (COI)	$\Phi_{ST} = 0.0624 - 0.8964$	$p < 0.05$ (con corrección de Bonferroni)	2 grupos; Pacífico Tropical Oriental y Hawái con Taiwán	Cardeñosa et al. 2014

Tabla S2. Tabla comparativa mostrando los valores de  $F_{ST}$  y los patrones de diferenciación genética encontrados en diversas especies de tiburones mediante Técnicas de Secuenciación de Nueva Generación. **n** número de individuos. **SNPs** número de SNPs.  **$F_{ST}$**  valores pareados mostrados en cada trabajo. **Significancia** valor de p o la significancia de p después de aplicar correcciones de pruebas múltiples (FDR) cuando fue el caso.

Nombre común/sp	Ubicación	n	SNPs	$F_{ST}$	Significancia (p)	Diferencias genéticas observadas mas importantes mediante los análisis de diferenciación genética	Referencia
Arenque del Atlántico <i>Clupea harengus</i>	Atlántico norte, mar del norte y mar del báltico.	400	3 847	0.09–0.91	$P < 0.0000000001$	2 grupos; Mar báltico y Atlántico norte	Lamichaney et al. 2012
Tiburón sedoso <i>Carcharhinus falciformis</i>	Atlántico norte, sur y mar rojo	143	346	0.014-0.035	$P < 0.001$ .	4 grupos; Golfo de México, Brasil, Norte del Atlántico y mar rojo	Kraft et al. 2020
La pintarroja <i>Scyliorhinus canicula</i>	Reino unido, mar céltico y Portugal	71	2674	0.009-0.067	significativos (FDR)	Mar Céltico y Sur de Portugal	Manuzzi et al. 2019
Tiburón cobrizo <i>Carcharhinus brachyurus</i>	Nueva Zelanda y Australia	103	310 loci	-0.014-0.112	significativos	Poblaciones en panmixia con excepción de la localidad del oeste de Australia	Junge et al. 2019
Tiburón arenero <i>Carcharhinus obscurus</i>	Australia, Indonesia y Sudáfrica	207	2478 loci	-0.008-0.011	significativos	Poblaciones panmicticas	Junge et al. 2019
Tiburón punta negra <i>C. melanopterus</i>	Mar rojo, Seychelles, Australia e islas del pacifico central	144	1788	0.01-0.84	significativos	3 grupos; Zona indica, Australia y Pacifico central	Delser et al. 2019
Tiburón puntas plateadas <i>Carcharhinus albimarginatus</i>	Este de Australia, Seychelles y Papua Nueva Guinea	92	6461	0.057-0.059	$P < 0.0167$	2 grupos; Seychelles y el Este de Australia con Papua Nueva Guinea	Green et al. 2019

## Literatura citada

- Alcalá, N., Goudet, J., Vuilleumier, S., 2014, On the transition of genetic differentiation from isolation to panmixia: What we can learn from *Gst* and *D*, *Theoretical Population Biology*, Vol 93, pp75-84.
- Alejo-Plata, M. D. C., Ahumada-Sempoal, M. A., Cerdanés Ladrón de Guevara, G., & Gómez-Márquez, J. L. (2018). Population structure and reproductive biology of the scalloped hammerhead *Sphyrna lewini* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) caught in artisanal fisheries of Oaxaca, Mexico. *Hidrobiológica*, 28(3), 265-275.
- Alfonso-González, M. (2020). Evidencia genética de filopatría regional de *S.lewini* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) en el Golfo de México. Tesis de maestría. Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.
- Avise, J. C. (1995). Mitochondrial DNA polymorphism and a connection between genetics and demography of relevance to conservation. *Conservation Biology*, 9(3), 686-690.
- Avise, J. C. (2004). Molecular markers, natural history, and evolution.
- Avise, J. C. (2009). Perspective: conservation genetics enters the genomics era. *Conservation genetics*, 11(2), 665-669.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., y Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 489-522.
- Baird, N. A., Etter, P. D., Atwood, T. S., Currey, M. C., Shiver, A. L., Lewis, Z. A., ... & Johnson, E. A. (2008). Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PloS one*, 3(10), e3376.
- Baum, J., Clarke, S., Domingo, A., Ducrocq, M., Lamonaca, A.F., Gaibor, N., Graham, R., Jorgensen, S., Kotas, J.E., Medina, E., Martínez-Ortiz, J., Monzini Taccone di Sitizano, J., Catchen, J., Hohenlohe, P. A., Bassham, S.,

- Amores, A., & Cresko, W. A. (2013). Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Molecular ecology*, 22(11), 3124-3140.
- Benestan, L. (2019). Population genomics applied to fishery management and conservation. In *Population genomics: Marine organisms* (pp. 399-421). Springer, Cham.
  - Benjamini Y, Yekutieli D (2001) The control of false discovery rate under dependency. *Ann. Stat.*, 29, 1165–1188.
  - Bernard, A. M., Feldheim, K. A., Heithaus, M. R., Wintner, S. P., Wetherbee, B. M., & Shivji, M. S. (2016). Global population genetic dynamics of a highly migratory, apex predator shark. *Molecular Ecology*, 25(21), 5312-5329.
  - Bessudo, S., Soler, G. A., Klimley, A. P., Ketchum, J. T., Hearn, A., & Arauz, R. (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(2), 165-176.
  - Bolaño-Martínez, N., Hernández-Muñoz, S., Uribe-Alcocer, M., Galván-Magaña, F., Ritchie, P. A., García-De León, F. J., & Díaz-Jaimes, P. (2019). Population genetic divergence as consequence of past range expansion of the smooth hammerhead shark *Sphyrna zygaena*. *Hydrobiologia*, 837(1), 31-46.
  - Brown, W. M., George, M., y Wilson, A. C. (1979). Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 76(4), 1967-1971.
  - Bushnell, B. (2014). BBMap: a fast, accurate, splice-aware aligner (No. LBNL-7065E). Lawrence Berkeley National Lab.(LBNL), Berkeley, CA (United States).
  - Cardeñosa, D., Hyde, J., & Caballero, S. (2014). Genetic diversity and population structure of the pelagic thresher shark (*Alopias pelagicus*) in the Pacific Ocean: evidence for two evolutionarily significant units. *PloS one*, 9(10), e110193.

- Castillo-Olguín, E., Uribe-Alcocer, M., & Díaz-Jaimes, P. (2012). Evaluación de la estructura genética poblacional de *S.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 Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental biology of fishes*, 38(1), 37-48.
- Castro, J. I. (2011). *The Sharks of North America*. OUP USA.
- Catchen, J. M., Amores, A., Hohenlohe, P., Cresko, W., & Postlethwait, J. H. (2011). Stacks: building and genotyping loci de novo from short-read sequences. *G3: Genes| genomes| genetics*, 1(3), 171-182.
- Catchen, J., Hohenlohe, P. A., Bassham, S., Amores, A., & Cresko, W. A. (2013). Stacks: an analysis tool set for population genomics. *Molecular ecology*, 22(11), 3124-3140.
- Chang CC, Chow CC, Tellier LCAM, Vattikuti S, Purcell SM, Lee JJ (2015) Second-generation PLINK: rising to the challenge of larger and richer datasets. *GigaScience*, 4.
- Chapman, D. D., Feldheim, K. A., Papastamatiou, Y. P., & Hueter, R. E. (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, 547-570.
- Chapman, D. D., Pinhal, D., & Shivji, M. S. (2009). Tracking the fin trade: genetic stock identification in western Atlantic scalloped hammerhead sharks *S.lewini*. *Endangered Species Research*, 9(3), 221-228.
- CITES. 2014. Apéndices i, ii y iii de la citas. Convención sobre el comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. < <https://cites.org/sites/default/files/esp/app/2014/S-Appendices-2014-09-14.pdf> >. Consultado junio de 2022.

- Coates, B. S., Sumerford, D. V., Miller, N. J., Kim, K. S., Sappington, T. W., Siegfried, B. D., & Lewis, L. C. (2009). Comparative performance of single nucleotide polymorphism and microsatellite markers for population genetic analysis. *Journal of Heredity*, 100(5), 556-564
- Coiraton, C., & Amezcua, F. (2020a). In utero elemental tags in vertebrae of the scalloped hammerhead shark *S.lewini* reveal migration patterns of pregnant females. *Scientific reports*, 10(1), 1-13.
- Coiraton, C., Amezcua, F., & Ketchum, J. T. (2020b). New insights into the migration patterns of the scalloped hammerhead shark *S.lewini* based on vertebral microchemistry. *Marine Biology*, 167(5), 1-18.
- Coiraton, C., Amezcua, F., & Salgado-Ugarte, I. H. (2017). Estructura de longitudes de las capturas del tiburón *S.lewini*. *Ciencia Pesquera*, 25(1), 27-40.
- Compagno, L. J. V. (1984). FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. *FAO Fisheries Synopsis*, 125(4).
- CONAPESCA, 2018 ANUARIO ESTADÍSTICO DE ACUACULTURA Y PESCA 2018, [http://www.conapesca.gob.mx/work/sites/cona/dgppe/2018/ANUARIO\\_2018.pdf](http://www.conapesca.gob.mx/work/sites/cona/dgppe/2018/ANUARIO_2018.pdf). Consultado agosto de 2021.
- Daly-Engel, T. S., Seraphin, K. D., Holland, K. N., Coffey, J. P., Nance, H. A., Toonen, R. J., & Bowen, B. W. (2012). Global phylogeography with mixed-marker analysis reveals male-mediated dispersal in the endangered scalloped hammerhead shark (*S.lewini*). *PLoS One*, 7(1), e29986.
- Davey, J. W., Hohenlohe, P. A., Etter, P. D., Boone, J. Q., Catchen, J. M., & Blaxter, M. L. (2011). Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. *Nature Reviews Genetics*, 12(7), 499.
- de Guia, A. P. O., & Saitoh, T. (2007). The gap between the concept and definitions in the evolutionarily significant unit: the need to integrate neutral genetic variation and adaptive variation. *Ecological Research*, 22(4), 604-612.

- Delser, P. M., Corrigan, S., Duckett, D., Suwalski, A., Veuille, M., Planes, S., ... & Mona, S. (2019). Demographic inferences after a range expansion can be biased: the test case of the blacktip reef shark (*Carcharhinus melanopterus*). *Heredity*, 122(6), 759-769.
- Díaz-Jaimes, P., Bayona-Vásquez, N. J., Escatel-Luna, E., Uribe-Alcocer, M., Pecoraro, C., Adams, D. H., ... & Babbucci, M. (2021). Population genetic divergence of bonnethead sharks *Sphyrna tiburo* in the western North Atlantic: implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(1), 83-98.
- Do, C., Waples, R. S., Peel, D., Macbeth, G. M., Tillett, B. J. & Ovenden, J. R. (2014). NeEstimator V2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size ( $N_e$ ) from genetic data. *Molecular Ecology Resources*. 14, 209-214.
- [DOF] Diario Oficial de la Federación. (1994). NORMA Oficial Mexicana NOM-009-PESC-1993, 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.
- [DOF] Diario Oficial de la Federación. (2007). NORMA Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006, Pesca responsable de tiburones y rayas: Especificaciones para su aprovechamiento.
- [DOF] Diario Oficial de la Federación. (2012). ACUERDO por el que se modifica el Aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos, publicado el 16 de marzo de 1994 para establecer los periodos de veda de pulpo en el Sistema Arrecifal Veracruzano, jaiba en Sonora y Sinaloa, tiburones y rayas en el Océano Pacífico y tiburones en el Golfo de México.
- [DOF] Diario Oficial de la Federación. (2013). ACUERDO por el que se modifica el aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y

zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos, publicado el 16 de marzo de 1994, con el objetivo de concluir el periodo de veda de tiburones y rayas en el litoral del Océano Pacífico durante el 2013.

- [DOF] Diario Oficial de la Federación. (2014). ACUERDO por el que se modifica el Aviso por el que se da a conocer el establecimiento de épocas y zonas de veda para la pesca de diferentes especies de la fauna acuática en aguas de jurisdicción federal de los Estados Unidos Mexicanos, publicado el 16 de marzo de 1994 para modificar el periodo y zonas de veda de tiburones en el Golfo de México y Mar Caribe.
- Doukakis, P., Jonahson, M., Ramahery, V., de Dieu Randriamanantsoa, B. J., & Harding, S. (2008). Traditional fisheries of antongil bay, Madagascar. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 6(2).
- Duncan, K. M., & Holland, K. N. (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., Martin, A. P., Bowen, B. W., & De Couet, H. G. (2006). Global phylogeography of the scalloped hammerhead shark (*S.lewini*). *Molecular ecology*, 15(8), 2239-2251.
- Glenn, T. C., Bayona-Vasquez, N. J., Kieran, T. J., Pierson, T. W.,
- Earl, Dent A. and vonHoldt, Bridgett M. (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* vol. 4 (2) pp. 359-361 doi: 10.1007/s12686-011-9548-7. Core version: vA.2 July 2014. Plot version: vA.1 November 2012. Web version: v0.6.94 July 2014
- Elizondo Sancho, M. (2021). Estructura genética poblacional y conectividad del tiburón martillo (*S.lewini*) en áreas de crianza del Pacífico Tropical Oriental: Implicaciones para el manejo y la conservación.
- Escatel-Luna, E., Adams, D. H., Uribe-Alcocer, M., Islas-Villanueva, V., & Díaz-Jaimes, P. (2015). Population genetic structure of the bonnethead

shark, *Sphyrna tiburo*, from the western North Atlantic Ocean based on mtDNA sequences. *Journal of Heredity*, 106(4), 355-365.

- FAO 2006-2019. Software para la pesca y la acuicultura. FishStat Plus - Programa informático universal para series cronológicas de estadísticas pesqueras. In: Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO [en línea]. Roma. Actualizado 14 Septiembre 2017. [Citado 27 June 2019]. <http://www.fao.org/fishery/>
- FAO. 2020. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2020. La sostenibilidad en acción. Roma. <<https://doi.org/10.4060/ca9229es>>.
- Feldheim, K. A., Gruber, S. H., DiBattista, J. D., Babcock, E. A., Kessel, S. T., Hendry, A. P., ... & Chapman, D. D. (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
- Félix López, D.G. (2019b). Evaluación del nivel y distribución de la diversidad genética de *Sphyrna zygaena* en el Pacífico norte mexicano. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 44 pp.
- Félix-López, D. G., Bolaño-Martinez, N., Díaz-Jaimes, P., Oñate-González, E. C., Ramírez-Pérez, J. S., García-Rodríguez, E., ... & Saavedra-Sotelo, N. C. (2019a). Possible female philopatry of the smooth hammerhead shark *Sphyrna zygaena* revealed by genetic structure patterns. *Journal of fish biology*, 94(4), 671-679.
- Ferretti, F., Worm, B., Britten, G. L., Heithaus, M. R., & Lotze, H. K. (2010). Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology letters*, 13(8), 1055-1071.
- Foll, M. (2012). BayeScan v2. 1 user manual. *Ecology*, 20(10).
- Frankham, R., Ballou, J. D., & Briscoe, D. A. (2004). A primer of conservation genetics. Cambridge University Press.

- Frankham, R., Bradshaw, C. J., & Brook, B. W. (2014). Genetics in conservation management: revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation*, 170, 56-63.
- Futuyma, Douglas J., 1942- autor Evolution / Sunderland, Massachusetts : Sinauer, 2005
- Gallagher, A. J., & Klimley, A. P. (2018). The biology and conservation status of the large hammerhead shark complex: the great, scalloped, and smooth hammerheads. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28(4), 777-794.
- Gallagher, A. J., Hammerschlag, N., Shiffman, D. S., & Giery, S. T. (2014a). Evolved for extinction: the cost and conservation implications of specialization in hammerhead sharks. *BioScience*, 64(7), 619-624.
- Gallagher, A. J., Orbesen, E. S., Hammerschlag, N., & Serafy, J. E. (2014b). Vulnerability of oceanic sharks as pelagic longline bycatch. *Global Ecology and Conservation*, 1, 50-59.
- Galván-Tirado, C., Díaz-Jaimes, P., García-de León, F. J., Galván-Magaña, F., & Uribe-Alcocer, M. (2013). Historical demography and genetic differentiation inferred from the mitochondrial DNA of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*) in the Pacific Ocean. *Fisheries Research*, 147, 36-46.
- Géniz, J. L. C., & Ávila, J. T. (Eds.). (2016). *Tiburones mexicanos de importancia pesquera en la CITES*. Instituto Nacional de Pesca.
- Glenn, T. C., Bayona-Vasquez, N. J., Kieran, T. J., Pierson, T. W., Hoffberg, S. L., Scott, P. A., ... & Troendle, N. (2017). Adapterama III: Quadruple-indexed, triple-enzyme RADseq libraries for about \$1 USD per Sample (3RAD). *BioRxiv*, 205799.
- Goudet, J. (2005). Hierfstat, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes*, 5(1), 184-186.

- Green, M. E., Appleyard, S. A., White, W., Tracey, S., Devloo-Delva, F., & Ovenden, J. R. (2019). Novel multimarker comparisons address the genetic population structure of silvertip sharks (*Carcharhinus albimarginatus*). *Marine and Freshwater Research*, 70(7), 1007-1019.
- Hamilton, M. (2011). *Population genetics*. John Wiley & Sons.
- Hedrick, P. (2011). *Genetics of populations*. Jones & Bartlett Learning.
- Heupel, M. R., Carlson, J. K., & Simpfendorfer, C. A. (2007). Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress Series*, 337, 287-297.
- Hoffberg, S. L., Kieran, T. J., Catchen, J. M., Devault, A., Faircloth, B. C., Mauricio, R., & Glenn, T. C. (2016). RAD cap: sequence capture of dual-digest RAD seq libraries with identifiable duplicates and reduced missing data. *Molecular Ecology Resources*, 16(5), 1264-1278.
- Hohenlohe, P. A., Funk, W. C., & Rajora, O. P. (2021). Population genomics for wildlife conservation and management. *Molecular Ecology*, 30(1), 62-82.
- Holland, K. N., Wetherbee, B. M., Peterson, J. D., & Lowe, C. G. (1993). Movements and distribution of hammerhead shark pups on their natal grounds. *Copeia*, 495-502.
- Hoyos-Padilla, E. M., Ketchum, J. T., Klimley, A. P., & Galván-Magaña, F. (2014). Ontogenetic migration of a female scalloped hammerhead shark *S.lewini* in the Gulf of California. *Animal Biotelemetry*, 2(1), 1-9.
- Jombart T (2008). "ade4: a R package for the multivariate analysis of genetic markers." *Bioinformatics*, 24, 1403-1405. doi: [10.1093/bioinformatics/btn129](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn129).
- Junge, C., Donnellan, S. C., Huveneers, C., Bradshaw, C. J., Simon, A., Drew, M., ... & Gillanders, B. M. (2019). Comparative population genomics confirms little population structure in two commercially targeted carcharhinid sharks. *Marine Biology*, 166(2), 16.

- Keenan, K., McGinnity, P., Cross, T.F., Crozier, W.W., & Prodöhl, P.A., (2013), diveRcity: An R package for the estimation of population genetics parameters and their associated errors, *Methods in Ecology and Evolution*, <doi:10.1111/2041-210X.12067>
- Keeney, D. B., Heupel, M. R., Hueter, R. E., & Heist, E. J. (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(7), 1911-1923.
- Kirk, H., & Freeland, J. R. (2011). Applications and implications of neutral versus non-neutral markers in molecular ecology. *International journal of molecular sciences*, 12(6), 3966-3988.
- Klimley, A. P. (1985). Schooling in *S.lewini*, a species with low risk of predation: A non-egalitarian state. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 70(4), 297-319.
- Klimley, A. P. (1987). The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *S.lewini*. *Environmental Biology of Fishes*, 18(1), 27-40.
- Klimley, A.P., (1985). Schooling in *S.lewini*, a species with low risk of predation: a nonegalitarian state. *Z. Tierpsychol.*
- Kohler, N. E., & Turner, P. A. (2001). Shark tagging: a review of conventional methods and studies. In *The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson* (pp. 191-224). Springer, Dordrecht.
- Kraft, D. W., Conklin, E. E., Barba, E. W., Hutchinson, M., Toonen, R. J., Forsman, Z. H., & Bowen, B. W. (2020). Genomics versus mtDNA for resolving stock structure in the silky shark (*Carcharhinus falciformis*). *PeerJ*, 8, e10186.
- Lamichhane, S., Barrio, A. M., Rafati, N., Sundström, G., Rubin, C. J., Gilbert, E. R., ... & Andersson, L. (2012). Population-scale sequencing reveals genetic differentiation due to local adaptation in Atlantic herring. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(47), 19345-19350.

- Laurrabaquio-A, N. S., Islas-Villanueva, V., Adams, D. H., Uribe-Alcocer, M., Alvarado-Bremer, J. R., & Díaz-Jaimes, P. (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.
- Laurrabaquio-Alvarado, N. S., Díaz-Jaimes, P., Hinojosa-Álvarez, S., del Pilar Blanco-Parra, M., Adams, D. H., Pérez-Jiménez, J. C., & Castillo-Géniz, J. L. (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*.
- Lischer HEL and Excoffier L (2012) PGDSpider: An automated data conversion tool for connecting population genetics and genomics programs. *Bioinformatics* 28: 298-299.
- Manichaikul, A., Mychaleckyj, J. C., Rich, S. S., Daly, K., Sale, M., & Chen, W. M. (2010). Robust relationship inference in genome-wide association studies. *Bioinformatics*, 26(22), 2867-2873.
- Manuzzi, A., Jiménez-Mena, B., Henriques, R., Holmes, B. J., Pepperell, J., Edson, J., ... & Nielsen, E. E. (2021). Retrospective Genomics Suggests the Disappearance of a Tiger Shark (*Galeocerdo Cuvier*) Population Off South-Eastern Australia.
- Manuzzi, A., Zane, L., Muñoz-Merida, A., Griffiths, A. M., & Veríssimo, A. (2019). Population genomics and phylogeography of a benthic coastal shark (*Scyliorhinus canicula*) using 2b-RAD single nucleotide polymorphisms. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126(2), 289-303.
- Marie, A. D., Herbinger, C., Fullsack, P., & Rico, C. (2019b). First reconstruction of kinship in a scalloped hammerhead shark aggregation reveals the mating patterns and breeding sex ratio. *Frontiers in Marine Science*, 6, 676.
- Marie, A. D., Stockwell, B. L., & Rico, C. (2019a). DNA analysis of juvenile scalloped hammerhead sharks *S.lewini* (Griffith, 1834) reveals multiple

breeding populations and signs of adaptive divergence in the South Pacific. *Frontiers in Marine Science*, 6, 718.

- Marie, A. D., Stockwell, B. L., & Rico, C. (2019c). DNA analysis of juvenile scalloped hammerhead sharks *S.lewini* (Griffith, 1834) reveals multiple breeding populations and signs of adaptive divergence in the South Pacific. *Frontiers in Marine Science*, 6, 718.
- Martínez-Candelas, I. A., Pérez-Jiménez, J. C., Espinoza-Tenorio, A., McClenachan, L., & Méndez-Loeza, I. (2020). Use of historical data to assess changes in the vulnerability of sharks. *Fisheries Research*, 226, 105526.
- Meirmans, P. G. (2015). Seven common mistakes in population genetics and how to avoid them. *Molecular ecology*, 24(13), 3223-3231.
- Momigliano, P., Harcourt, R., Robbins, W. D., Jaiteh, V., Mahardika, G. N., Sembiring, A., & Stow, A. (2017). Genetic structure and signatures of selection in grey reef sharks (*Carcharhinus amblyrhynchos*). *Heredity*, 119(3), 142-153.
- Moritz, C. (1994a). Defining 'evolutionarily significant units' for conservation. *Trends in ecology and evolution*, 9(10), 373-374.
- Moritz, C. (1994b). Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: a critical review. *Molecular Ecology*, 3(4), 401-411.
- Mourier, J., & Planes, S. (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(1), 201-214.
- Nance, H. A., Klimley, P., Galván-Magaña, F., Martínez-Ortíz, J., & Marko, P. B. (2011). Demographic processes underlying subtle patterns of population structure in the scalloped hammerhead shark, *S.lewini*. *Plos One*, 6(7), e21459.
- Narum, S. R. (2006). Beyond Bonferroni: less conservative analyses for conservation genetics. *Conservation genetics*, 7(5), 783-787.

- O'Connell, K. A., Mulder, K. P., Maldonado, J., Currie, K. L., & Ferraro, D. M. (2019). Sampling related individuals within ponds biases estimates of population structure in a pond-breeding amphibian. *Ecology and evolution*, 9(6), 3620-3636.
- Okonechnikov, K., Conesa, A., & García-Alcalde, F. (2015). "Qualimap 2: advanced multi-sample quality control for high-throughput sequencing data." *Bioinformatics*, btv566.
- Ovenden, J. R., Morgan, J. A., Street, R., Tobin, A., Simpfendorfer, C., Macbeth, W., & Welch, D. (2011). Negligible evidence for regional genetic population structure for two shark species *Rhizoprionodon acutus* (Rüppell, 1837) and *S.lewini* (Griffith & Smith, 1834) with contrasting biology. *Marine Biology*, 158(7), 1497-1509.
- Pacoureau, N., Rigby, C. L., Kyne, P. M., Sherley, R. B., Winker, H., Carlson, J. K., ... & Dulvy, N. K. (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature*, 589(7843), 567-571.
- Pazmiño, D. A., Maes, G. E., Green, M. E., Simpfendorfer, C. A., Hoyos-Padilla, E. M., Duffy, C. J., ... & Van Herwerden, L. (2018). Strong trans-Pacific break and local conservation units in the Galapagos shark (*Carcharhinus galapagensis*) revealed by genome-wide cytonuclear markers. *Heredity*, 120(5), 407-421.
- Pembleton, L. W., Cogan, N. O., & Forster, J. W. (2013). St AMPP: An R package for calculation of genetic differentiation and structure of mixed-ploidy level populations. *Molecular ecology resources*, 13(5), 946-952.
- Pérez-Jiménez, J. C. (2014). Historical records reveal potential extirpation of four hammerhead sharks (*Sphyrna* spp.) in Mexican Pacific waters. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24(2), 671-683.
- Peterson, B. K., Weber, J. N., Kay, E. H., Fisher, H. S., & Hoekstra, H. E. (2012). Double digest RADseq: an inexpensive method for *de novo* SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS one*, 7(5), e37135.

- Pierce, B. A. (2009). *Genética: Un enfoque conceptual*. Ed. Médica Panamericana.
- Portnoy, D.S., Puritz, J.B., Hollenbeck, C.M., Gelsleichter, J., Chapman, D. and Gold, J.R. (2015). Selection and sex-biased dispersal in a coastal shark: the influence of philopatry on adaptive variation. *Mol Ecol*, 24: 5877-5885.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.
- Purcell, S., & Chang, C. (2015). PLINK 1.9. Available from: [www.cog-genomics.org/plink/1.9](http://www.cog-genomics.org/plink/1.9).
- Quintanilla, S., Gómez, A., Mariño-Ramírez, C., Sorzano, C., Bessudo, S., Soler, G., ... & Caballero, S. (2015). Conservation genetics of the scalloped hammerhead shark in the Pacific coast of Colombia. *Journal of Heredity*, 106(S1), 448-458.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rangel-Morales, J. M., Rosales-López, L. P., Díaz-Jaimes, P., Amezcua-Martínez, F., Ketchum, J. T., Hoyos-Padilla, M., & Corgos, A. (2022). Regional philopatry of scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) to nursery areas in the Mexican Pacific. *Hydrobiologia*, 1-17.
- RODRÍGUEZ-RAMILO, S. T., & Wang, J. (2012). The effect of close relatives on unsupervised Bayesian clustering algorithms in population genetic structure analysis. *Molecular Ecology Resources*, 12(5), 873-884.
- Rosales Lopez, L. P. (2018). Diversidad genética del genoma mitocondrial de *S.lewini* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae) en zonas de crianza del Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.
- RStudio Team (2021). RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>. Versión 1.4.1717

- Ryman, N. (1991). Conservation genetics considerations in fishery management. *Journal of Fish Biology*, 39(sA), 211-224.
- Salinas-de-León, P., Hoyos-Padilla, E. M., & Pochet, F. (2017). First observation on the mating behaviour of the endangered scalloped hammerhead shark *S.lewini* in the Tropical Eastern Pacific. *Environmental Biology of Fishes*, 100(12), 1603-1608.
- Sambrook, J., Fritsch, E. F., & Maniatis, T. (1989). *Molecular cloning: a laboratory manual* (No. Ed. 2). Cold spring harbor laboratory press.
- Schlötterer, C., & Pemberton, J. (1994). The use of microsatellites for genetic analysis of natural populations. In *Molecular ecology and evolution: approaches and applications*(pp. 203-214). Birkhäuser, Basel.
- Schweyen, H., Rozenberg, A., & Leese, F. (2014). Detection and removal of PCR duplicates in population genomic ddRAD studies by addition of a degenerate base region (DBR) in sequencing adapters. *The Biological Bulletin*, 227(2), 146-160.
- Soriano-Velásquez, S. R., D. E. Acal-Sánchez, J. L. Castillo-Géniz, N. Vázquez-Gómez y C. E. Ramírez-Santiago. 2006. Tiburón del Golfo de Tehuantepec, pp. 323-360, *En: Sustentabilidad y Pesca Responsable en México*. Arreguín-Sánchez, F., Beléndez-Moreno, L.F., Méndez Gómez-Humarán, I., Solana-Sansores, R., and Rangel-Dávalos (eds.) Instituto Nacional de la Pesca, SAGARPA, México.
- Sundqvist, L., Keenan, K., Zackrisson, M., Prodöhl, P., & Kleinhans, D. (2016). Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and evolution*, 6(11), 3461-3475.
- Templeton, A. R. (2021). *Population genetics and microevolutionary theory*. John Wiley & Sons.
- *The Variant Call Format and VCFtools*, Petr Danecek, Adam Auton, Goncalo Abecasis, Cornelis A. Albers, Eric Banks, Mark A. DePristo, Robert Handsaker, Gerton Lunter, Gabor Marth, Stephen T. Sherry, Gilean McVean,

Richard Durbin and 1000 Genomes Project Analysis Group, Bioinformatics, 2011.

- Torres-Huerta, A. M., Villavicencio-Garayzar, C., & Corro-Espinosa, D. (2008). Biología reproductiva de el tiburón martillo común *S.lewini* Griffith & Smith (Sphyrnidae) en el Golfo de California. *Hidrobiológica*, 18(3), 227-238.
- Vázquez-Lobo, A., Morales-García A., Microsatélites. Herramientas moleculares aplicadas en ecología: aspectos teóricos y prácticos. México, DF: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat). Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC). Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (UAM-I) p.75
- Waples, R. S. (2006). A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci. *Conservation Genetics*, 7(2), 167.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F Statistics for the Analysis of Population Structure. *Evolution* 38, 1358-1370. <doi:10.2307/2408641>.
- Wright S (1949) The Genetical Structure of Populations. *Annals of Human Genetics* 15, 323-354. <doi:10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>
- Zarate Rustrián J. 2010. Edad y crecimiento del tiburón martillo *S.lewini* (Griffith & Smith, 1834) en la Costa sur de Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias. CICIMAR IPN. 46.