

**Centro de Investigación Científica y de Educación  
Superior de Ensenada, Baja California**



---

**Maestría en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Evaluación del nivel y distribución de la diversidad genética de  
*Sphyrna zygaena* en el Pacífico norte mexicano**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias

Presenta:

**Daniela Guadalupe Félix López**

Ensenada, Baja California, México  
2019

Tesis defendida por  
**Daniela Guadalupe Félix López**

y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dr. Axayácatl Rocha-Olivares**  
Co-director de tesis

---

**Dra. Nancy Claudia Saavedra-Sotelo**  
Co-directora de tesis

Miembros del comité

**Dra. María Clara Arteaga Uribe**

**Dr. Oscar Sosa Nishizaki**



---

**Dr. Jorge Adrián Rosales Casián**  
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

---

**Dra. Rufina Hernández Martínez**  
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Daniela Guadalupe Félix López** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina

### **Evaluación del nivel y distribución de la diversidad genética de *Sphyrna zygaena* en el Pacífico norte mexicano**

Resumen aprobado por:

---

Dr. Axayácatl Rocha Olivares  
Co-director de tesis

---

Dra. Nancy Claudia Saavedra Sotelo  
Co-directora de tesis

La diversidad genética de una población es la base evolutiva para su permanencia frente a cambios ambientales, por lo que evaluar y entender este atributo nos puede dar información indirecta acerca de los patrones demográficos de la población y los procesos microevolutivos que controlan dicha variación genética. *Sphyrna zygaena* es una especie de tiburón martillo altamente migratoria incluida en el Apéndice II de la CITES y catalogada como Vulnerable por la IUCN. Además, análisis de riesgo ecológico la han categorizado como una especie vulnerable en el Golfo de California (GC) y Pacífico mexicano, debido a su abundante captura durante las últimas décadas y a sus características biológicas (estrategia de vida tipo *K*). El objetivo del presente trabajo fue evaluar la estructura y los patrones de diversidad genética de *S. zygaena* en el Pacífico norte mexicano (PNM). Para ello se analizaron 1,480 SNPs en 92 individuos de 4 regiones del PNM, de los cuales 1,456 fueron puramente neutrales (SNP-*n*) y 24 bajo posible selección (SNP-*o*). Los niveles de diversidad genética no mostraron un patrón espacial y fueron similares entre las cuatro regiones del PNM ( $H_o = 0.275$ ). El tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) se estimó de  $N_e = 1,391$ , cuyo valor se encuentra por encima del óptimo teórico considerado para que la población se mantenga ante cambios en el tiempo. Los análisis de estructura genética con SNP-*n* determinaron que no existe estructura genética poblacional ( $F_{ST} = 0.0012$ ,  $p = 0.44$ ), dicha panmixia es asociada a la alta capacidad de dispersión de *S. zygaena*. Por otro lado, los SNP-*o* mostraron un patrón de diferenciación genética entre organismos del GC con respecto a los de la costa oeste de la Península de Baja California, la cual podría ser promovida por presión selectiva diferencial entre estas dos regiones. Sin embargo, no se relacionó la función de los *loci outliers* con variables ambientales entre regiones. Por lo tanto, es importante explorar la ontología de los genes que están asociados a estas presiones selectivas.

**Palabras clave:** SNPs; panmixia; tamaño efectivo poblacional; tiburón martillo; cornuda prieta

Abstract of the thesis presented by **Daniela Guadalupe Félix López** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

**Assessment level and distribution of the genetic diversity of *Sphyrna zygaena* from the northern Mexican Pacific**

Abstract approved by:

---

PhD Axayácatl Rocha Olivares.  
Thesis co-director

---

PhD. Nancy Claudia Saavedra Sotelo  
Thesis co-director

Genetic diversity is the evolutionary basis for the permanence of populations, allowing them to cope environmental changes. Hence, evaluating and understanding this attribute can give us indirect information about the demographic patterns of micro-evolutive processes that control it. *Sphyrna zygaena* is a highly migratory species of hammerhead shark, which was included in Appendix II of CITES and listed as Vulnerable by the IUCN. It has been categorized as vulnerable by ecological risk assessments in the Gulf of California (GC) and Mexican Pacific, due to the abundance of catches during the last decade and its biological characteristics (*K*-selected life history). The objective of this study was to assess the patterns of genetic diversity and structure of *S. zygaena* in the Northern Mexican Pacific (NMP). I analyzed 1,480 SNPs in 92 individuals from 4 regions in the NMP, of which 1,456 were neutral loci (SNP-*n*) and 24 putatively under selection (SNP-*o*). Genetic diversity was geographically homogeneous and similar among regions of the NMP ( $H_o = 0.275$ ). The estimated effective population size ( $N_e$ ) was  $N_e=1,391$ ; this value is theoretically optimal for population permanence through time. There was no pattern of genetic structure using SNP-*n* ( $F_{ST} = 0.0012$ ,  $p = 0.44$ ); such panmixia may be associated to the high dispersal capacity of *S. zygaena*. A pattern of adaptive variation was revealed using SNP-*o*, where individuals from the GC were different from those of the west coast of the Baja California Peninsula. Such differentiation could be promoted by differential selective pressures between these two regions. However, I did not correlate the function of outlier loci with differences in environmental variables between regions. Therefore, it is important to explore the ontology of the genes that are associated with these selective pressures.

**Keywords:** SNPs; panmixia; effective population size; smooth hammerhead shark

## Dedicatoria

*A mi familia,*

*Porque mis logros siempre serán nuestros,  
porque la distancia nunca ha alejado a nuestros corazones,  
una vez más, lo logramos.*

*Los amo.*

*“NECESITO del mar porque me enseña:  
no sé si aprendo música o conciencia:  
no sé si es ola sola o ser profundo  
o sólo ronca voz o deslumbrante  
suposición de peces y navíos.*

*El hecho es que hasta cuando estoy dormido  
de algún modo magnético circulo  
en la universidad del oleaje”.*

Fragmento del poema “El mar”

Pablo Neruda

## Agradecimientos

Al **Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE)**, por aceptarme dentro de su programa y permitirme realizar mis estudios de Posgrado.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)**, por el apoyo económico otorgado para mi manutención y realización de mi tesis de maestría con el número de becario 634590.

Al **proyecto CONACyT PDCPN-CONACyT-2014 No. 248076** de la Convocatoria Retos Nacionales y proyecto PROFAPI 2014-195 de la Universidad Autónoma de Sinaloa.

A mi codirectora y mentora, la **Dra. Nancy C. Saavedra-Sotelo**, por su invaluable amistad, por los consejos, las motivaciones, el aprendizaje continuo y a sus patadas de buena suerte a lo largo de mi corta vida académica, le debo todos mis logros, porque su confianza en mí me ha permitido llegar hasta donde ESTAMOS ahorita, ¡lo logramos, Nan!

A mi codirector, el **Dr. Axayácatl Rocha-Olivares**, por los consejos y pequeñas discusiones a lo largo de esta tesis, por aceptarme en las filas de su laboratorio, por su disposición a resolver cada duda por más insignificante que esta fuera y motivarme a continuar aprendiendo. ¡Gracias por todo, Doc!

A la **Dra. María Clara Arteaga-Uribe**, por aceptar ser parte de mi comité y sembrar ese amor que tengo hacia la Genética de la Conservación, por resolver mis dudas, por motivarme a continuar en esta línea, los empujones y su invaluable clase con sus preguntas de característico tono, directas y sin rodeos.

Al **Dr. Oscar Sosa-Nishizaki**, por aceptar formar parte mi comité, por estar disponible para resolver mis dudas y pequeñas discusiones sobre tiburones y Ciencia. Por sus invaluable palabras cuando más lo necesité, así como su manera peculiar de transmitir el conocimiento.

A la **Ph D. Student Amanda M. Barker** de la Texas A&M University, por las dudas bioinformáticas que me ayudó a resolver durante mi tesis y siempre estar disponible cuando lo necesité, pues me ahorró meses de trabajo. ¡Gracias infinitas!

Al **Dr. Jaime Gasca-Pineda**, por sus invaluable clases y enseñarme todo lo que sé de R en aplicado a la Genética, sin duda un gran ejemplo a seguir. Al **Biol. José Alberto López Alemán**, porque ambos conocíamos a media todo sobre la bioinformática y la NGS y entre las discusiones lo completamos, ¡gracias! Al **M. C. Raúl Fernando Méndez Turrubiates** por agilizar mi trabajo de semanas a minutos sobre todas las dudas en ambientes de Python, sin su ayuda jamás hubiera terminado.

A **Elizabeth Farías**, porque no solo estuvo ahí para agilizar cualquier altercado académico, sino también por la amistad y sus múltiples consejos en estos dos años. Así como a **Elizabeth Avilés** por su carisma y actitud positiva durante las revisiones de tesis.

A mis compañeras del **Laboratorio de Ecología Molecular** del Dr. Axayácatl Rocha-Olivares, Celia, Sam, Viri, Ivonne, Marcela, ¡fuerza femenina! Gracias por sus comentarios, escucharme, las risas y cantos. Las voy a extrañar.

A los chicos del **Laboratorio de Ecología Pesquera** del Dr. Oscar Sosa-Nishizaki, por la amistad que me brindaron y aceptar ayudarme cuando lo necesité, en especial a **Emiliano**, por aceptar discutir cada que lo necesité, sobre todo en los momentos caóticos.

Al laboratorio de **Ecología Molecular de FACIMAR-UAS** de la Dra. Nancy C. Saavedra-Sotelo, por apoyarme a organizar mis muestras en la parte crucial de mi trabajo, pero especialmente a **Giselle, Zuleika, Joel y José Juan**, que en la distancia mantuvimos esta armoniosa amistad sin dejar de ser mis pokemones.

A mis **compañeros de generación de Maestría**, me llevo buenos recuerdos con ustedes, risas, discusiones científicas, reuniones de juegos, momentos de estrés por nuestros trabajos y una muy bonita amistad. Espero que los sueños de cada uno se cumplan a plenitud y podamos vernos en el futuro, tengo fe en todos.

A los **Cuervos Negros Salvajes de Nuevo Toledo en Ensenada**, por haberme aceptado en su equipo y hermosa familia, donde el trabajo en equipo nos hizo gozar de grandes triunfos. En especial **Bere, Arantxa, Gina, Paulino y Santi**. Así como a la familia **Artemisas**, ¡por más partidos ganados, chicas!

A mis amigas y hermanas **Bere y Arantxa**, mis Mako, porque el deporte nos unió en un triatlón y la amistad continuó por Ensenada en bicicleta, las llevo en mi corazonsito y las voy a extrañar hasta el infinito, gracias por siempre estar de forma incondicional.

A mis amigos **Paulino, Santi y Leo**, la mejor manera de resumir todo es ¡Gracias por siempre estar! Espero que todas sus metas se cumplan y nos veamos en el futuro.

A mis amigos de la distancia y hermanos, en especial a **Edu y Osman**, porque no importa a donde me vaya, su amistad trasciende fronteras y siempre han estado cuando más los he necesitado. Sé que vamos a cumplir ese sueño mutuo que nos planteamos hace años.

A **Javier González y Mango**, por acompañarme en este trayecto, por el amor incondicional de ambos, los momentos especiales, por escucharme, apoyarme y siempre estar conmigo en las buenas y las malas. Agradezco al cosmos por la unión de nuestros caminos. Los adoro.

A todos aquellos que se me escaparon, pero que sin duda compartimos momentos agradables en aulas y fuera de ellas ¡Gracias! Eres parte de esto.

## Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas.....	x
<b>Capítulo 1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
1.1. Marcadores moleculares de secuenciación masiva .....	3
1.2 <i>Loci</i> sujetos a selección .....	3
1.3. Diversidad y estructura genética en tiburones .....	5
1.4. Aspectos biológicos y reproductivos de <i>Sphyrna zygaena</i> .....	6
1.5. Patrones de diversidad y estructura genética en <i>Sphyrna zygaena</i> .....	7
1.6. La Península de Baja California como barrera geográfica.....	8
1.7. Preguntas de investigación .....	9
1.8. Hipótesis.....	10
1.9. Objetivo general.....	10
1.9.1. Objetivos particulares .....	10
<b>Capítulo 2. Material y métodos .....</b>	<b>11</b>
2.1. Colecta de muestras y extracción de ADN .....	11
2.2. Genotipificación y filtrado de SNPs.....	12
2.3. Determinación de SNPs <i>Outliers</i> (SNPs- <i>o</i> ).....	12
2.4. Análisis de Diversidad genética .....	13
2.5. Análisis de Estructura genética y flujo génico.....	13
2.6. Tamaño efectivo poblacional ( <i>N<sub>e</sub></i> ) .....	14
<b>Capítulo 3. Resultados. ....</b>	<b>15</b>
3.1. Secuenciación <i>ddRADseq</i> .....	15
3.2. SNPs posiblemente bajo selección.....	15
3.3. Diversidad genética .....	17

	viii
3.4. Estructura genética .....	17
3.4.1. Análisis de estructura con SNPs neutrales .....	18
3.4.1. ADCP para las cuatro regiones en el Pacífico norte mexicano.....	19
3.4.2. Diferenciación genética en SNPs <i>outliers</i> .....	20
3.5. Estimación del <i>Ne</i> .....	22
<b>Capítulo 4. Discusión .....</b>	<b>23</b>
4.1. Diversidad genómica y tamaño efectivo poblacional de <i>Sphyrna zygaena</i> .....	23
4.2 Panmixia en el norte de Pacífico mexicano.....	25
4.3 Variación adaptativa. ....	26
4.4. Implicaciones para la conservación de <i>Sphyrna zygaena</i> .....	27
<b>Capítulo 5. Conclusiones .....</b>	<b>29</b>
<b>Literatura citada. ....</b>	<b>30</b>
<b>Anexos. ....</b>	<b>37</b>

## Lista de figuras

Figura	Página	
1	Genes bajo posible selección. Los círculos grises representan SNPs neutrales mientras que los rojos SNP sujetos a selección ( <i>outliers</i> ). La línea roja representa el 95% de confianza. Imagen: J.A. Aguirre-Liguori.....	4
2	Mapa de las regiones muestreadas en el presente estudio. Donde los puntos anaranjados corresponden a la costa oeste de la Península de Baja California (OPBC), los azules a la región central del Golfo de California (CGC), los magentas a la boca del Golfo de California (BGC) y el verde a Isla Socorro (IS).....	11
3	SNP-outlier identificados por el modelo multinomial-Dirichlet (Bayescan) en <i>Sphyrna zygaena</i> del Pacífico norte mexicano.....	16
4	SNP-outlier identificados por el modelo jerárquico de islas y coalescencia (Arlequin) en <i>Sphyrna zygaena</i> del Pacífico norte mexicano. Los puntos rojos corresponden a SNP-o, mientras que los puntos azules y negros a SNP-n.....	16
5	Matriz de <i>FST</i> pareados con 1456 SNP-n entre las diferentes regiones geográficas.....	18
6	Análisis discriminante de componentes principales con 1456 SNP-n para las cuatro regiones del Pacífico norte mexicano.....	19
7	Análisis discriminante de componentes principales con 24 SNP-o donde: OPBC corresponde a la costa del Pacífico de la Península de Baja California (anaranjados) y GC al Golfo de California (azules).....	20
8	Análisis de agrupamiento bayesiano, cada color representa un componente genético. A) Por región donde PBC: costa oeste de la Península de Baja California y GC: Golfo de California y b) por poblaciones asignadas.....	21
9	Análisis de agrupación bayesiana con SNP-n con un $K=3$ para las cuatro regiones del Pacífico norte mexicano.....	42

## Lista de Tablas

Tabla	Página
1 Resumen de los principales filtros de control de calidad aplicados al conjunto de lecturas para la obtención de SNPs.....	15
2 Diversidad genética con SNP-n para cada una de las localidades, donde <i>HE</i> corresponde a la heterocigosidad esperada, <i>HO</i> la heterocigosidad observada, y $\pm$ sd es la desviación estándar.....	17
3 Tamaños de muestra para cada región de muestreo y cada tipo de SNP. SNP-n: loci neutrales y SNP-o: <i>loci outliers</i> .....	17
4 Organismos analizados por cada región, donde <i>N</i> representa el número total de muestras..	37
5 Valores para la estimación de loci <i>outlier</i> , donde <i>q-valor</i> y <i>FST-B</i> corresponden a los resultados de Bayescan, mientras que <i>HO</i> , <i>FST-A</i> y 1-cuantil <i>FST</i> cuantil para los resultados de Arlequin.....	38
6 Resultados del BLAST: PI es el porcentaje de Identidad, Hit al inicio y final del match de la secuencia.....	39
7 Valores de <i>FST</i> pareados para las 4 regiones del Pacífico norte mexicano con SNP-n. Debajo de la diagonal los valores de <i>FST</i> y por encima de la diagonal los valores <i>p</i> .....	43
8 Valores de <i>FST</i> pareados para las 3 regiones del Pacífico norte mexicano con SNP-o. Debajo de la diagonal los valores de <i>FST</i> y por encima de la diagonal los valores <i>p</i> después de la corrección de bonferroni.....	44

## Capítulo 1. Introducción

---

A diferencia de los teleósteos, la estrategia de vida de los elasmobranquios (lento crecimiento, baja fecundidad y longevidad) los hace más vulnerables a la pesca intensa y prolongada, así como a perturbaciones del hábitat (Stevens, 1999; Castillo-Géniz y Tovar-Ávila, 2016); esto ha provocado que en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) 107 especies de rayas y 74 especies de tiburones hayan sido catalogadas como amenazadas (Dulvy et al., 2014). Para reforzar las medidas de conservación de estos organismos, se han incluido a varias especies de tiburones en los Apéndices de la CITES que permite la regulación de su comercialización a nivel internacional (Castillo-Géniz y Tovar-Ávila, 2016). Sin embargo, aún falta información indispensable que permita seguir evaluando la vulnerabilidad de estos organismos; por lo que conocer los patrones de diversidad y estructura genética permite redirigir estrategias de manejo adecuadas para evitar el colapso de las poblaciones.

Uno de los objetivos de los estudios en genética poblacional y biología de la conservación es evaluar los patrones de diversidad genética de las poblaciones que nos permitan entender los procesos que los controlan para su permanencia frente a cambios ambientales (Frankham et al., 2002); cuyos niveles de diversidad son influenciados por parámetros demográficos como la migración (a través del flujo génico), el tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ), y la estructura genética (Chapman et al., 2015; Domingues et al., 2018; Frankham et al., 2002; Karl, 2008).

En especies de importancia pesquera, uno de los principales atributos poblacionales considerados es el  $N_e$ , no solo por su importancia para evaluar el nivel de diversidad genética, sino también por su papel como proxy de la abundancia en términos de conservación (Ovenden et al., 2016), y por ser una primera aproximación para la evaluación de tamaños de stocks pesqueros cuando la evaluación de éstos suele ser difícil (Ovenden et al., 2016); éste se define como el número de individuos reproductores de una población ideal, cuya pérdida de diversidad genética debida al efecto de la deriva génica es equivalente a la de una población real (Avise, 1994). Esto significa que el  $N_e$  está íntimamente ligado a la pérdida de diversidad genética en una población finita. La teoría genética predice que el efecto de dicha pérdida de diversidad por deriva génica será mucho mayor en poblaciones con  $N_e$  pequeños y despreciable en poblaciones grandes (Frankham et al., 2002). Además de evaluar el  $N_e$  de las poblaciones explotadas, es importante identificar y/o evaluar patrones de estructura genética que nos permita adecuar estrategias de conservación y manejo (Eguiarte et al., 2007).

La evaluación de los patrones de estructura genética en poblaciones marinas involucra conocer los posibles mecanismos que promueven el aislamiento poblacional. Por un lado, las barreras geográficas suelen ser el principal mecanismo de aislamiento poblacional, sin embargo, en especies con un alto potencial de dispersión, como son los tiburones, los mecanismos de aislamiento suelen ser también conductuales (Chapman et al., 2015; Domingues et al., 2018). Por lo tanto, los patrones de estructura genética en tiburones suelen ser complejos.

Una de las características conductuales en tiburones es la migración; ésta se asocia principalmente a su comportamiento reproductivo y/o de alimentación. La permanencia de los individuos en diferentes regiones suele tener diferentes fines y una duración variable. Dichos patrones se han catalogado como: residencia temporal, fidelidad al sitio y filopatría. Estos movimientos pueden generar estructura genética en la medida que propicien un aislamiento reproductivo, ya sea por el retorno o por la permanencia de los organismos a sitios mutuamente excluyentes (Chapman et al., 2015). Por lo tanto, identificar los patrones de migración y mecanismos que promueven el aislamiento poblacional en tiburones nos permitirá identificar aquellos segmentos poblacionales que son más vulnerables a una extracción pesquera.

*Sphyrna zygaena*, también conocida como cornuda prieta, es una especie de tiburón martillo cosmopolita semi-oceánico, aunque comúnmente se reportan individuos en aguas oceánicas abiertas, su hábitat principal es cerca de la placa continental, es miembro de la familia Sphyrnidae y presenta una amplia distribución latitudinal (60°N - 55°S) (Casper et al., 2005). Además, es una especie de importancia comercial, capturada de forma incidental y dirigida en una gran variedad de artes tanto de pesca ribereña como mediana altura (Casper et al., 2005; Castillo-Géniz y Tovar-Ávila, 2016). Estudios sobre análisis de riesgo ecológico en la región del Golfo de California (GC) y Pacífico mexicano (PM), la han identificado como vulnerable debido a la baja abundancia que ha presentado en las capturas durante las últimas cinco décadas (Bizarro et al., 2007, 2009; Furlong-Estrada et al., 2014; Tovar-Ávila et al., 2016; Saldaña-Ruiz et al., 2017). Sin embargo, aún falta información básica que permita seguir evaluando el estado de las poblaciones y por lo tanto entender mejor su vulnerabilidad a la pesca. Por lo que, conocer la distribución geográfica de la diversidad y estructura genética permitirá mejorar las estrategias de manejo para evitar su sobreexplotación. Actualmente, existen herramientas moleculares de secuenciación masiva que permiten evaluar dichos patrones genéticos.

## 1.1. Marcadores moleculares de secuenciación masiva

Las herramientas moleculares permiten estimar los niveles de diversidad genética en las poblaciones, así como el intercambio genético entre ellas, por lo que son útiles para delimitar subpoblaciones con fines de manejo y conservación (Palsbøll et al., 2007). Si bien los microsatélites y secuencias de ADN mitocondrial (ADNmt) representaron los marcadores moleculares de mayor aplicación durante las tres últimas décadas, en los últimos años los SNPs han pasado a ser el marcador más utilizado para evaluar los patrones de diversidad y estructura genética en poblaciones utilizando cientos o miles de *loci* por cada individuo, lo que ha permitido tener un mejor panorama de los patrones genético-poblacionales (Seddon et al., 2005; Larson et al., 2014; Portnoy et al., 2015; Momigliano et al., 2017; Pecoraro et al., 2018).

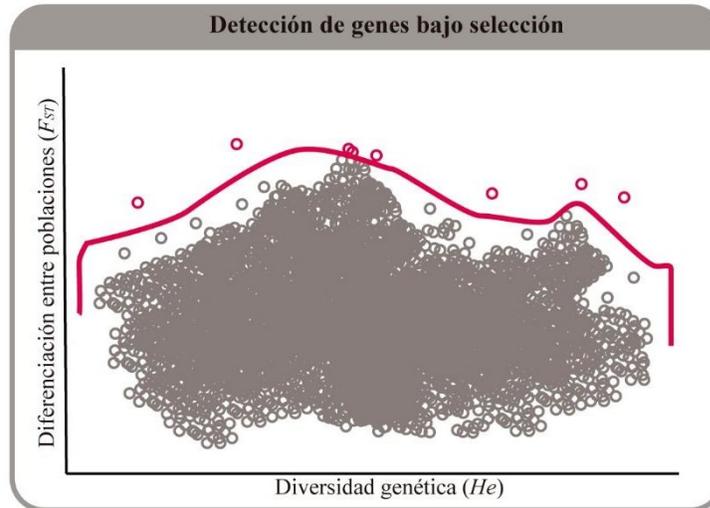
Los SNPs (Polimorfismos de nucleótido simple, por sus siglas en inglés) son un tipo de marcador molecular bialélico que consiste en sustituciones de un solo nucleótido (A, T, C o G) a lo largo del genoma. A cada sitio variable se le considera un *locus* de SNP (Hallerman, 2004). Gracias a las nuevas tecnologías de Secuenciación de Siguiete Generación (NGS, por sus siglas en inglés) es posible obtener millones de lecturas (*reads*; copias de fragmentos del genoma) distribuidas a lo largo del genoma a costos accesibles (Hert et al., 2008). Esta mayor cobertura hace posible identificar y evaluar cientos y hasta miles de SNPs, realizando un muestreo al azar del genoma, mediante los cuales se pueden inferir, entre otra cosas, fluctuaciones demográficas poblacionales a nivel molecular de una manera más robusta (Mardis, 2008; Seddon et al., 2005)

Su creciente popularidad en estudios de ecología, evolución y conservación se debe precisamente a que se puede acceder a información distribuida a lo largo del genoma (Morin et al., 2004; Seddon et al., 2005). El número de estudios que analizan SNPs en poblaciones silvestres continúa creciendo; no obstante, aún son limitados en especies marinas y lo son más en especies de elasmobranquios (Portnoy et al., 2015; Momigliano et al., 2017; Pazmiño et al., 2018).

## 1.2 *Loci* sujetos a selección

Dado el amplio muestreo genómico de los SNPs obtenidos mediante NGS, pues estos son localizados en diferentes regiones a lo largo del genoma, es posible identificar *loci* cuyo nivel de diferenciación interpoblacional es considerablemente mayor al del resto de *loci*. Dicha diferenciación atípica y por encima

de la mayoría (llamados *outliers* en inglés o atípicos en español) se considera como una indicación de la de selección natural, mientras que se asume que el resto de *loci* evolucionan neutralmente (Figura 1) (Narum y Hess, 2011).



**Figura 1.** Genes bajo posible selección. Los círculos grises representan SNPs neutrales mientras que los rojos SNP sujetos a selección (*outliers*). La línea roja representa el 95% de confianza. Imagen: J.A. Aguirre-Liguori.

Los SNPs *outliers* (SNP-*o*), a diferencia de los SNP neutrales (SNP-*n*), nos permiten hacer inferencias sobre los mecanismos que propician la selección natural que pueden influenciar en los patrones de estructura genética en las poblaciones, por lo tanto, podemos hacer inferencias sobre aquellos genes que afectan la adecuación (*fitness*). La prueba se basa en la detección de áreas que son más divergentes de lo esperado solo por la deriva genética, es decir, tienen frecuencias alélicas atípicas que exceden las esperadas de los *loci* neutrales y se ha utilizado con éxito para identificar *loci* candidatos asociados con la divergencia ecológica (Nosil et al., 2009; Shafer y Wolf, 2013). En consecuencia, los SNP-*o* se observan comúnmente en genes funcionales que los convierten en marcadores ideales para estudiar la variación molecular adaptativa (Narum y Hess, 2011).

### 1.3. Diversidad y estructura genética en tiburones

A pesar del aumento en el uso de tecnologías de secuenciación para estudios de genética, solo ~10% de especies de rayas y tiburones han sido investigados en términos de su estructura genética poblacional, diversidad genética y demografía histórica (Domingues et al., 2018). El uso de la genética en los planes de manejo en especies amenazadas sigue siendo un desafío científico y la ausencia de estas evaluaciones en especies de tiburones complica la transición entre un estado de sobreexplotación actual y el manejo sustentable que nos permita una conservación a corto y largo plazo (Laikre, 2010; Domingues et al., 2018).

Uno de los grupos de tiburones más estudiados en términos de genética poblacional son los Carcharhiniformes, que representan una gran porción de las especies de elasmobranquios explotadas a nivel mundial (Compagno, 1984), lo que motiva el interés en conocer sus historias demográficas actuales y ancestrales. El tiburón gris, *Carcharhinus amblyrhynchos*, es un tiburón que se distribuye en el Indo-Pacífico en donde presenta una leve diferenciación genética. Dicha diferenciación está producida por la filopatría reproductiva de las hembras, mientras que los machos mantienen una alta conectividad (Momigliano et al., 2017). Esto se infirió mediante el análisis de 5,517 SNPs, de los cuales 28 se identificaron como *outliers* y posiblemente sujetos a selección, estos últimos presentaron diferencias entre Indonesia y Australia. Dada la ausencia de una correlación entre las distancias genéticas de todos los *loci*, se sugiere una adaptación local e incluso la posible existencia de incompatibilidades genéticas entre individuos de las regiones mencionadas.

Por otro lado, *Carcharhinus galapagensis* presenta un patrón de estructura genética entre el este y oeste del océano Pacífico, detectado con tres tipos de marcadores moleculares (SNPs neutrales, SNPs *outliers* y ADNmt). Además, manifiesta una diferencia considerable en el  $N_e$  de ambas poblaciones, con un tamaño moderado en el Este del Pacífico ( $N_e=738$ ) y grande en el centro-oeste del Pacífico ( $N_e=3421$ ). Estos resultados se obtuvieron del análisis de 7,274 SNPs, de los cuales 31 cumplieron con el criterio de *outlier*, revelando una estructura intra-regional e indicando una variación adaptativa regional (Pazmiño et al., 2018).

En el caso de los Sphyrnidos, un análisis de SNPs en *Sphyrna tiburo* reveló diferencias significativas entre las poblaciones del Golfo de México y de la costa del Atlántico de Estados Unidos, indicando un flujo génico limitado. Además, se evaluó el patrón de estructura genética utilizando ADNmt el cual evidenció una filopatría femenina (Portnoy et al., 2015). A partir de 5,917 SNPs, se identificaron 30 *outliers* en donde los alelos exhibieron firmas de selección asociadas a la latitud. Por otro lado, resultados de marcaje muestran

que las hembras utilizan las zonas estuarinas con fines reproductivos y por la posible presencia de *Callinectes sapidus* (cangrejo azul) presa estacionalmente predecible y energéticamente valioso (Driggers et al., 2014), y dicha filopatría desigual entre sexos, junto con la selección, pueden resultar en la segregación de los alelos nucleares adaptativos en el espacio geográfico (Portnoy et al., 2015).

Por otro lado, la afinidad a sitios particulares para realizar procesos reproductivos puede dar origen a un aislamiento y por ende a una estructura genética en organismos móviles (Chapman et al., 2015; Frisk et al., 2014). Este comportamiento de filopatría diferencial entre sexos ha sido reportado en otros Carcharhiniformes. En el caso de *Negaprion brevirostris* en Bimini, Bahamas, un estudio de marcaje y seguimiento realizado durante 20 años mostraron que ciertas hembras retornaron a alumbrar al sitio donde nacieron, y a su vez, el análisis de parentesco realizado con microsatélites demostró que existe evidencia de tener compañeros de camada (hermanos) en el mismo sitio, lo que refuerza la evidencia de que Bimini es su sitio natal, proporcionando la primera evidencia de filopatría natal en condriictios (Feldheim et al., 2014). Por otro lado, *Sphyrna tiburo* en el Golfo de México (GM) mostró patrones geográficos diferentes en marcadores de distinta herencia; por un lado el ADNmt (de herencia materna) mostró diferencias entre localidades de las costas de Florida en el GM, mientras que los SNP neutrales (de herencia biparental) mostraron una homogeneidad entre éstas, lo cual es consistente con la filopatría femenina y la dispersión sesgada por machos (Escatel-Luna et al., 2015; Portnoy et al., 2015). Las causas detrás de dicha afinidad y la función de los sitios de agregación pueden diferir de acuerdo con la edad y sexo de los organismos, por ejemplo: sitios con fines de parto y gestación (en el caso de las hembras), sitios reproductivos (agregación de individuos adultos para copular), así como sitios de alimentación y refugio (usados principalmente por juveniles) (Chapman et al., 2015).

#### **1.4. Aspectos biológicos y reproductivos de *Sphyrna zygaena***

*Sphyrna zygaena* es una especie de tiburón martillo cosmopolita altamente migratoria con un rango de distribución latitudinal amplio (60°N - 55°S) que habita en aguas templadas y rara vez se observan en aguas tropicales (Casper et al., 2005; Castro, 2011; Santos y Coelho, 2019), lo que le confiere una distribución más amplia comparada con la de otros miembros de la familia Sphyrnidae. Es una especie vivípara placentaria con un probable ciclo reproductivo bienal, en donde las hembras alcanzan la talla de madurez a los 180.2 cm de longitud total (LT) y los machos a 161.7 cm de LT (Castro, 2011; Nava y Márquez-Farías, 2014), las hembras llegan a parir entre 20 y 50 crías por camada (Compagno, 1984; Castro, 2011).

Se ha reportado la presencia de poliandria como sistema de apareamiento, dando como resultado paternidad múltiple en las camadas (Sánchez-Bibriesca et al., en prensa). Además, existe un sesgo en el porcentaje de paternidad de las camadas, lo que evidencia posibles procesos post-copulatorios, como selección críptica femenina y/o competencia espermática, que ocasionan el sesgo en la paternidad (Sánchez-Bibriesca et al., en prensa). Estos comportamientos reproductivos pueden tener un efecto determinante en la diversidad genética de la población, si bien la paternidad múltiple (PM) aumentaría la diversidad de alelos en las camadas, un sesgo en la paternidad de la camada afecta la magnitud del  $N_e$ , pues existe una variación en el éxito reproductivo por cría de un macho, además de la variación de la población existente en el éxito de apareamiento masculino. La variación total en el éxito reproductivo masculino (suponiendo que la PM no cambie la variación del éxito de apareamiento) es, por lo tanto, necesariamente mayor con la PM y disminuiría el  $N_e$  (Karl, 2008).

### **1.5. Patrones de diversidad y estructura genética en *Sphyrna zygaena***

Los esfuerzos por determinar los patrones de estructura y diversidad genética de la cornuda prieta han ido en aumento (Hernández, 2013; Kuguru, 2017; Bolaño-Martínez et al., 2019; Félix-López et al., 2019). En el Pacífico sur, la especie muestra diferencias genéticas significativas mitocondriales (en la región control - RC-) entre las costas de Sudamérica (Chile y Ecuador) y las de Australia/Nueva Zelanda. Esto puede deberse a la distancia entre estas dos regiones (7000 km a lo largo del océano Pacífico) que limita la dispersión de los organismos (Hernández, 2013).

En Sudáfrica, *S. zygaena* mostró estructura genética en *loci* microsatelitales (marcador biparental) entre individuos de aguas templadas (costa sur) vs. aguas subtropicales (costa este) (Kuguru, 2017). Dicha diferenciación se atribuye a una dispersión limitada debida a barreras oceanográficas entre regiones biogeográficas, en donde se ha encontrado discontinuidad genética en otros organismos, como en el caracol *Kelletia kelletii* (White et al., 2010; Kuguru, 2017).

En el PNM, la especie exhibió diferencias genéticas en la Región Control (RC) del ADNmt entre juveniles de distintas áreas de crianza (Félix-López et al., 2019). Dado que las hembras son quienes eligen el sitio de alumbramiento, se hipotetizó que dichas diferencias podrían estar dadas por un comportamiento filopátrico materno. Sin embargo, este patrón debe ser confirmado utilizando marcadores moleculares biparentales.

## 1.6. La Península de Baja California como barrera geográfica

La Península de Baja California se encuentra en el noroeste de México y separa el GC del PM. La geología y el clima de la región han afectado la biota regional debido a que la península funge como una barrera física para el flujo génico de especies marinas, dicho aislamiento geográfico ha provocado la diferenciación de poblaciones y, en algunos casos, dado origen a procesos de especiación (Bernardi et al., 2003; Jacobs et al., 2004; Sandoval-Castillo et al., 2004; Lindell et al., 2006).

En mamíferos marinos como el lobo marino de California (*Zalophus californianus*) se encontró una división filogenética significativa entre la población del GC y de la costa del Pacífico de Norte América, sugiriendo un aislamiento reproductivo entre estas dos regiones durante un tiempo suficiente para que ocurriera una divergencia conductual y ecológica (Maldonado et al., 1995).

En peces óseos, un estudio con 12 especies muestra una división filogeográfica entre poblaciones del Pacífico y GC resultado de posibles eventos de vicarianza ancestrales y dispersión reciente o en curso con altos niveles de flujo génico (Bernardi et al., 2003). Además, ambas regiones difieren en factores ambientales importantes, como rangos de temperatura, mareas, y salinidad, que tienen influencia directa sobre la autoecología de las especies (Bernardi et al., 2003).

En el caso de los elasmobranquios, se ha hipotetizado que las diferencias ambientales entre el Pacífico de Baja California y el GC han influenciado la diferenciación genética en especies como *Mustelus henlei* (Chabot et al., 2015; Sandoval-Castillo y Beheregaray, 2015), *Zapteryx exasperata* (Castillo-Páez et al., 2014), *Rhinoptera steindachneri* (Sandoval-Castillo y Rocha-Olivares, 2011) y *Pseudobatos productus* (Sandoval-Castillo et al., 2004). Estos patrones nos indican que tanto procesos geológicos como variación ambiental en esta región nos permiten explicar los patrones genético-poblacionales de las especies que la habitan.

La disimilitud de hábitats puede conducir a la especiación ecológica, ésta comienza cuando la selección divergente actúa sobre fenotipos que confieren una ventaja de aptitud en un ambiente, pero no en otro, lo que induce a un cambio en las frecuencias alélicas de los *loci* seleccionados en la población respectiva y por lo tanto a la adaptación local, la cual reducirá el flujo general de genes entre las poblaciones (Shafer y

Wolf, 2013). Se espera entonces, que la distancia ecológica, reduzca el flujo de genes que homogenizan a la población, presentando entonces, un aislamiento por ambiente.

## **1.7. Preguntas de investigación**

¿Cuál es el nivel de diversidad genética en *S. zygaena* y cuál es la distribución geográfica de la variación genética en el Pacífico norte mexicano (PNM)?

¿Cuál es el patrón de estructura genética de *S. zygaena* en el PNM?

¿Existen diferencias genéticas entre el GC y la costa oeste de la Península de Baja California (OPBC) debido a una posible selección adaptativa?

¿Cuál es el tamaño efectivo de la población de *S. zygaena* en el PNM?

## 1.8. Hipótesis

1. Se encontrará una baja diversidad genética en la región resultado de un posible sesgo reproductivo de machos, donde el  $N_e$  se verá reducido por el sistema de apareamiento poliándrico reportado previamente, dicho patrón será detectado con SNPs neutrales.
2. No habrá diferencias genéticas en el PNM en SNP neutrales, debido al alto potencial migratorio de *Sphyrna zygaena* y a la posible ausencia de filopatría paterna.
3. Será posible detectar *loci outliers* entre organismos de la OPBC y del GC, dada por la adaptación local a los ambientes disímiles de ambas regiones, dicho patrón será detectado en SNP *outliers*.

## 1.9. Objetivo general

Evaluar la estructura y distribución de la diversidad genética de *Sphyrna zygaena* en el PNM.

### 1.9.1. Objetivos particulares

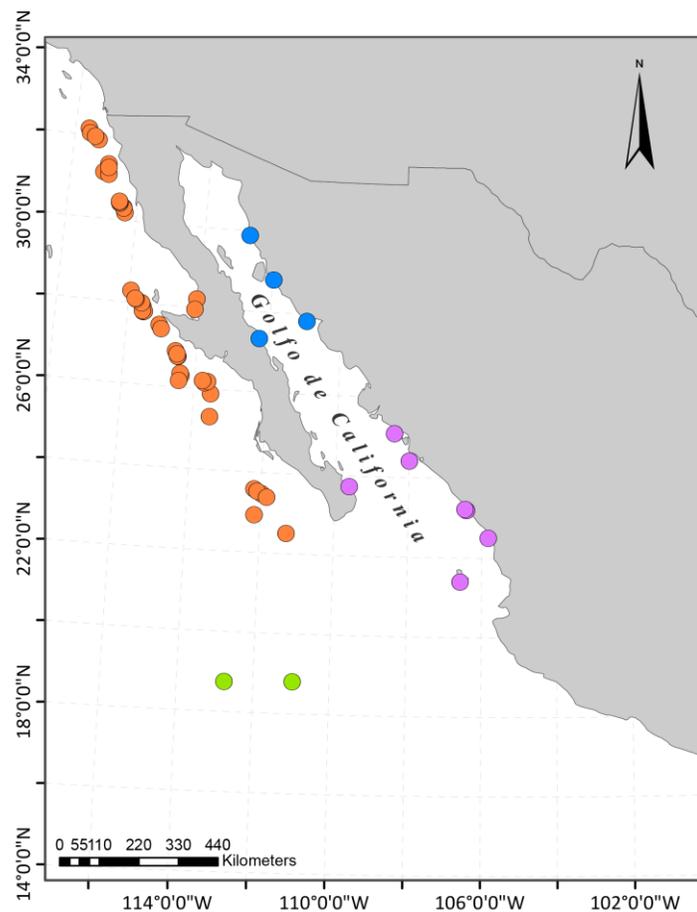
1. Evaluar la diversidad genética de *S. zygaena*.
2. Estimar el grado de estructura genética poblacional entre localidades.
3. Determinar los niveles de flujo génico entre poblaciones.
4. Identificar *loci* que puedan estar bajo selección entre la región del GC y la costa del Pacífico de la Península de Baja California.
5. Calcular el tamaño efectivo poblacional.

## Capítulo 2. Material y métodos

### 2.1. Colecta de muestras y extracción de ADN

Se utilizaron muestras recolectadas en 4 regiones del PNM. Costa oeste de la Península de Baja California (OPBC), centro del Golfo de California (CGC), boca del Golfo de California (BGC) e Isla Socorro (IS) (Figura 2; Anexo A). Los tejidos fueron preservados en solución salina saturada con DMSO al 20% y/o en etanol absoluto.

La extracción de ADN genómico se realizó con ayuda de un kit comercial G-Spin Total DNA extracción (Intron Biotechnology) siguiendo las recomendaciones del fabricante y mediante el protocolo de digestión con proteinasa K y precipitación con cloruro de litio (Aljanabi y Martinez, 1997).



**Figura 2.** Mapa de las regiones muestreadas en el presente estudio. Donde los puntos anaranjados corresponden a la costa oeste de la Península de Baja California (OPBC), los azules a la región central del Golfo de California (CGC), los magentas a la boca del Golfo de California (BGC) y el verde a Isla Socorro (IS).

## 2.2. Genotipificación y filtrado de SNPs

Para la genotipificación de los individuos, se utilizó el método *double-digest* RAD (*ddRAD*) siguiendo la propuesta de Peterson *et al.* (2012). Para lo cual se elaboraron bibliotecas individuales y se utilizó una celda de flujo con adaptadores Nextera añadidos a cada biblioteca, las cuales fueron secuenciadas en un solo sentido (*single-end*). Este proceso fue llevado a cabo en un secuenciador *HiSeq 4000 DNA Sequencer* de la plataforma Illumina con una longitud de lecturas de 150 pares de bases (pb) (SNPsaurus, Eugene, Oregon).

Se utilizó el pipeline *dDocent* diseñado para genómica poblacional en organismos no-modelo (Puritz *et al.*, 2014), el cual realiza un ensamble *de novo* de *contigs*, es decir, un ensamble sin genoma de referencia para después mapear y genotipificar SNPs. Dicho pipeline utiliza 3 parámetros principales:

- **K1** = Número de veces que una secuencia debe ocurrir en un individuo para que sea incluida en la referencia.
- **K2** = Número de individuos en el que una secuencia debe ocurrir para ser incluida en la referencia
- **c** = El porcentaje de similitud para que dos secuencias sean consideradas del mismo *locus*.

Además, se utilizó el bash *RefOpt.sh* para escoger los valores óptimos para *K1* y *K2*. En un primer paso de control de calidad de los SNPs, se eliminaron todos los *contigs* con menos de cinco lecturas por individuo y los *loci* que hayan sido genotipificados en <75% de los individuos. Un subsecuente filtrado, cumplió con los siguientes criterios: presencia en el 97.5% de los individuos del set de datos, el alelo de menor frecuencia (MAF) debe ser >5% en todo el conjunto de datos y estar en el equilibrio de Hardy-Weinberg (H-W) (Portnoy *et al.*, 2015). Como resultado se obtiene un archivo final que contiene el filtrado de datos tipo Genepop para los análisis posteriores.

## 2.3. Determinación de SNPs *Outliers* (SNPs-o)

Para identificar los *loci* que posiblemente están sujetos a selección, se evaluó la existencia de SNPs-o entre las 4 regiones geográficas del PNM utilizando histogramas y gráficos de dispersión de la diferenciación

entre individuos (Índice de fijación  $-F_{ST}$ ) en función de la diversidad genética (Heterocigocidad esperada  $H_E$ ), utilizando dos métodos. El primer método se basa en el modelo multinomial-Dirichlet con escenarios basados en el modelo de islas y diferencias entre frecuencias alélicas ( $F_{ST}$ ), implementado en el programa Bayescan, el cual considera escenarios ecológicos realistas, en donde el  $N_e$  y la tasa de inmigración difiere entre subpoblaciones (Foll, 2012). Para ello, se utilizaron 20 corridas piloto con 5,000 iteraciones, un descarte inicial (*burn-in*) de 50,000 pasos y un tamaño de muestra de 5,000, así como un factor de adelgazamiento (*thinning factor*) de 10. En el segundo método se utilizó el modelo jerárquico de islas y simulaciones de coalescencia para obtener los valores  $p$  de los estadísticos  $F$  para cada *locus* específicos condicionados a los niveles observados de heterocigocidad, implementado en el programa Arlequin v.3.5.0 (Excoffier y Lischer, 2010). Para la visualización de los resultados se utilizó el script para R *parseArlequin.r* proporcionado por el programa (R Development Core Team, 2011).

Con el fin de responder diferentes preguntas que involucran diversos procesos evolutivos distintos, los *loci* fueron divididos en tres sets de datos, uno que incluye a todos los *loci* para el cálculo de heterocigocidad, uno con solo los SNPs neutrales (SNP-*n*) para estructura genética y otro con solamente los SNP *outliers* (SNP-*o*) para variación adaptativa.

## 2.4. Análisis de Diversidad genética

Para estimar la diversidad genética, se calcularon los índices de heterocigocidad esperada ( $H_E$ ) y heterocigocidad observada ( $H_o$ ), utilizando 100 pseudo-réplicas del set de datos creadas por *bootstrapping* no paramétrico dentro de cada una de las cuatro regiones (Momigliano et al., 2017), a través de la paquetería *hierfstat* de R (Keenan et al., 2013; R Development Core Team, 2011).

## 2.5. Análisis de Estructura genética y flujo génico

Con el fin de determinar la estructura genética, se calculó el índice de fijación  $F_{ST}$  que estima la reducción de la heterocigocidad debido a deriva genética aleatoria entre subpoblaciones (Wright, 1951; Hallerman, 2004) por separado para los SNP-*n* y los SNP-*o* dirigidos a responder diferentes preguntas de investigación.

Para evaluar gráficamente la diferenciación entre regiones, se realizó un Análisis Discriminante de Componentes Principales (ADCP) el cual evalúa la distribución de la variación genética de los individuos maximizando las diferencias entre grupos y minimizándolas dentro de los mismos mediante el paquete *Adegenet* y graficado con la paquetería *factoextra* en R (R Development Core Team, 2011).

La estructura genética poblacional también fue evaluada utilizando un método de agrupación bayesiano cuyo algoritmo está diseñado para correr análisis en set de datos genómicos grandes , utilizando el programa FastSTRUCTURE (Raj et al., 2014). Para determinar el valor óptimo de  $K$ , se corrió el programa con valores de  $K$  en un intervalo de 1-5 con una distribución logística *a priori*, la cual resulta efectiva para detectar estructuras débiles entre poblaciones. Se determinó el intervalo de valores de  $K$  usando la función *chooseK.py* y para graficar los resultados se utilizó la función *distruct.py*.

## 2.6. Tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ )

El cálculo del  $N_e$  fue estimado mediante el método de desequilibrio de ligamiento ( $LD$ ), y el coeficiente de correlación de Pearson al cuadrado entre pares de *loci*, a través del programa NeEstimator v.2.1 (Do et al., 2014). Se removieron alelos con una frecuencia alélica mínima inferior a 0.02 y 0.05, reportada como  $p$  crítica ( $P_{crit}$ ) dando como resultado el número de individuos. Además, se reportaron los intervalos de confianza estimados mediante el método JackKnife, el cual reduce el sesgo potencial asociado a los intervalos de confianza (Waples y Do, 2010).

## Capítulo 3. Resultados

---

### 3.1. Secuenciación *ddRADseq*

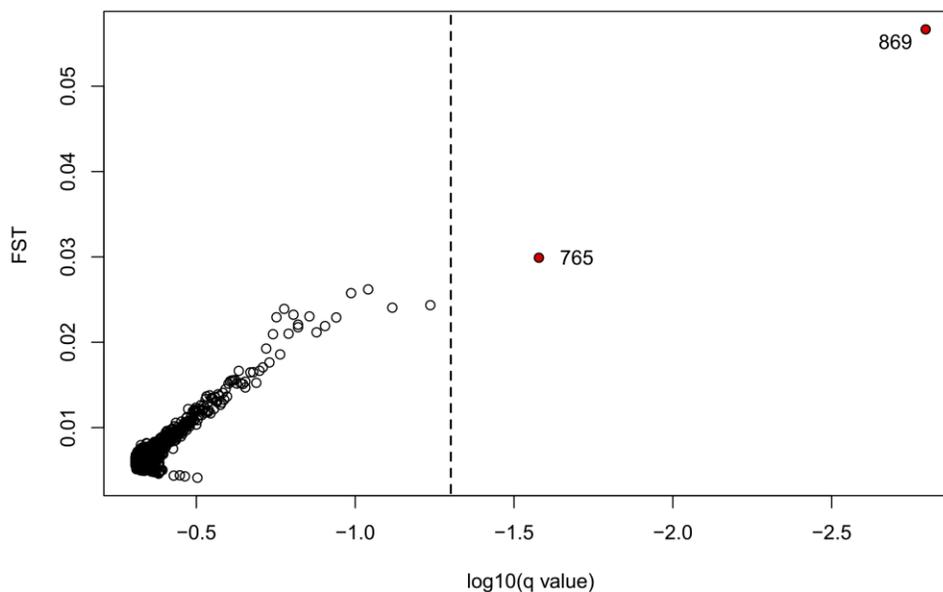
De un total de 115 individuos, 14 fueron descartados del filtrado de datos debido a que presentaron menos de un millón de lecturas. Durante la ejecución del pipeline *dDocent*, se utilizaron los valores de 5 para el parámetro *K1*, 6 para *K2* y 0.8 para *c*, esto dio como resultado el ensamble de 219,750 secuencias (después de eliminar los *barcodes*) en 111,043 *contigs*. De 101 individuos, 96 pasaron por los filtros, obteniendo para éstos un total de 1480 SNPs (Tabla 1).

**Tabla 1.** Resumen de los principales filtros de control de calidad aplicados al conjunto de lecturas para la obtención de SNPs. MAF: alelo de menor frecuencia, AB: balance de alelos.

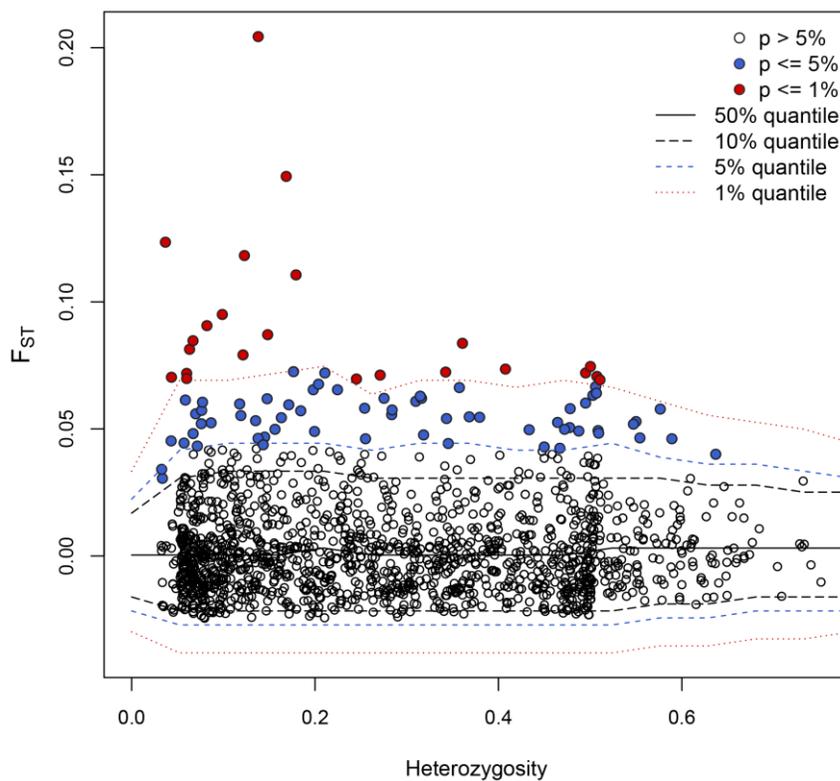
Filtros aplicados	<i>Loci</i> retenidos
1. > 25% genotipos faltantes, Qual < 20	546,626
3. MAF	70,405
4. AB < 0.20 y > 0.80	9,480
5. Exceso de profundidad de lectura	8,913
6. Haplotipificación	1,480

### 3.2. SNPs posiblemente bajo selección

El modelo multinomial-Dirichlet (Bayescan) identificó dos SNPs-*outlier* (Figura 3), mientras que el modelo jerárquico de islas y coalescencia (Arlequin) identificó 23 (Figura 4). Entre ambos enfoques solo un *locus* (no. 869) coincidió en ambos análisis y corresponde al *locus* *dDocent\_Contig\_17536* (Anexo C). Se realizó un blast de las secuencias en donde se ubicaron los 24 *loci*; 12 de ellos no se alinearon con ninguna de las secuencias almacenadas en el repositorio de GenBank; mientras que 12 se alinearon con secuencias de regiones anotadas como elementos regulatorios (ejemplo: genes Hox, proteínas zinc-finger), proteínas de respuesta inmune (ejemplo: MIP-3), entre otros, de tiburones o peces óseos (Anexo C). A pesar de la discrepancia en los resultados, se agruparon de manera independiente los 24 *loci outlier* producidos por ambos métodos, considerando al resto como puramente neutrales.



**Figura 3.** SNP-*outlier* identificados por el modelo multinomial-Dirichlet (Bayescan) en *Sphyrna zygaena* del Pacífico norte mexicano. Los puntos rojos y números 869 y 765 representan los dos SNP-*o* del total de la base de datos.



**Figura 4.** SNP-*outlier* identificados por el modelo jerárquico de islas y coalescencia (Arlequin) en *Sphyrna zygaena* del Pacífico norte mexicano. Los puntos rojos corresponden a SNP-*o*, mientras que los puntos azules y negros a SNP-*n*.

### 3.3. Diversidad genética

Los valores de diversidad genética fueron similares en todas las regiones, con un promedio de  $H_o = 0.275 \pm 0.176$ , siendo IS la localidad con mayor heterocigosidad esperada ( $H_o = 0.312$ ) y OPBC la de menor diversidad genética ( $H_o = 0.241$ ) (Tabla 2).

**Tabla 2.** Diversidad genética con SNP- $n$  para cada una de las localidades, donde  $H_E$  corresponde a la heterocigosidad esperada,  $H_o$  la heterocigosidad observada, y  $\pm sd$  es la desviación estándar.

Región	$N$	$H_E \pm sd$	$H_o \pm sd$
Global	92	$0.275 \pm 0.176$	$0.251 \pm 0.164$
OPBC	29	$0.282 \pm 0.176$	$0.241 \pm 0.161$
CGC	22	$0.292 \pm 0.178$	$0.284 \pm 0.185$
BGC	30	$0.280 \pm 0.179$	$0.256 \pm 0.174$
IS	11	$0.321 \pm 0.176$	$0.316 \pm 0.197$

### 3.4. Estructura genética

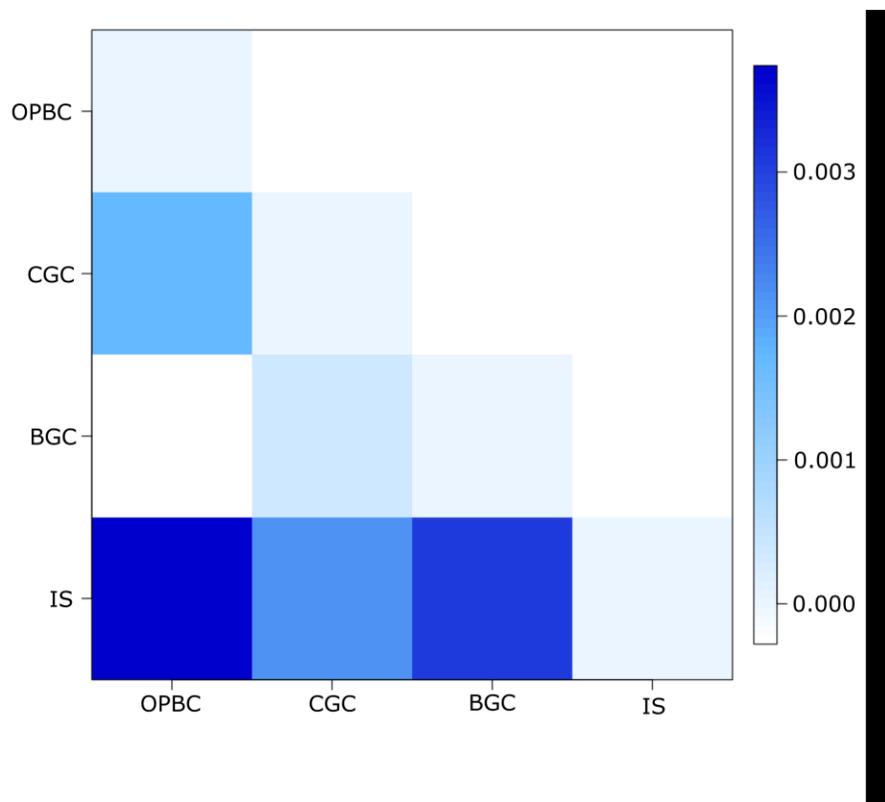
Una vez identificados los SNP- $o$ , se dividieron las muestras en dos sets de datos para evaluar la estructura genética poblacional. Por un lado, se seleccionaron los SNP- $n$  para evaluar la variación genética relacionada con procesos evolutivos neutrales, y por otro lado los SNP- $o$  para evaluar la variación genética posiblemente debida a procesos de selección (Tabla 3). Dado que los tamaños de muestra para sexo y estadios ontogénicos eran pequeños, estas pruebas no pudieron ser llevadas a cabo, pero sí fueron incluidos en la muestra total.

**Tabla 3.** Tamaños de muestra para cada región de muestreo y cada tipo de SNP. SNP- $n$ : loci neutrales y SNP- $o$ : loci outliers.

Tipo de loci	Región	$N$
SNP- $n$	OPBC	29
	CGC	22
	BGC	30
	IS	11
SNP- $o$	OPBC	29
	GC	52

### 3.4.1. Análisis de estructura con SNPs neutrales

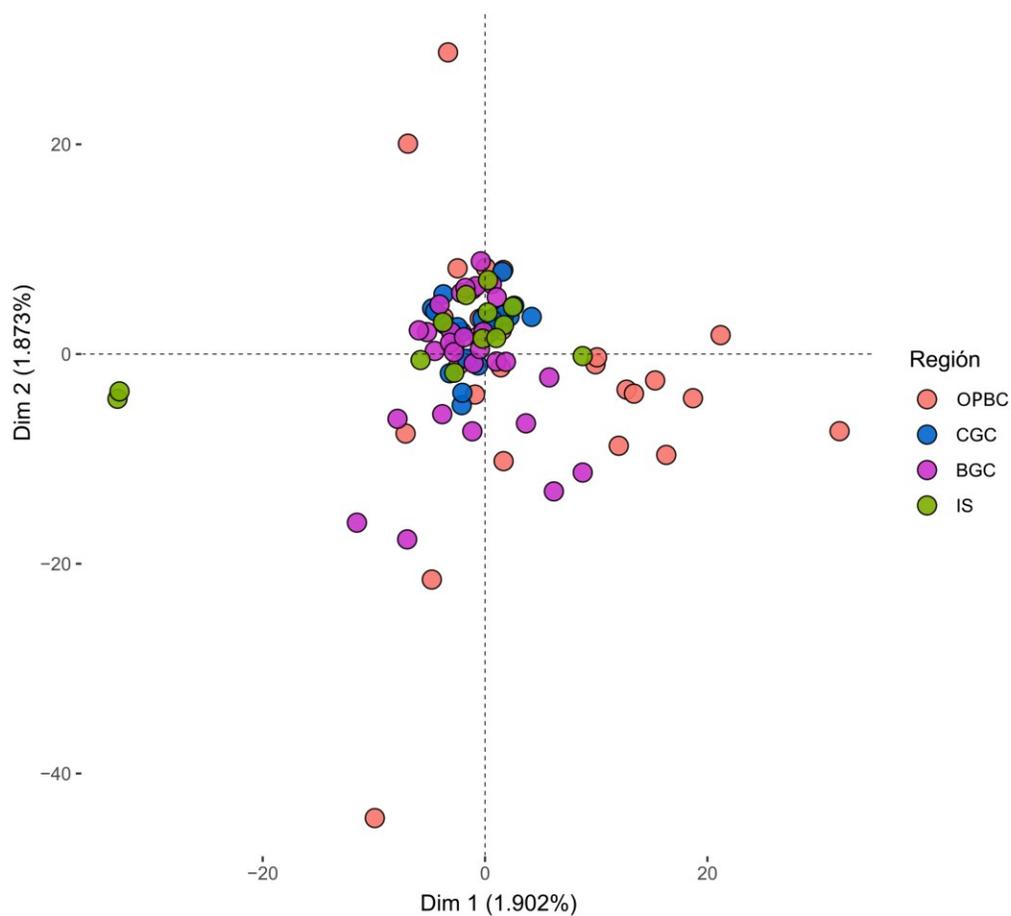
Los 1,456 SNP-*n* analizados no revelaron estructura genética en *Sphyrna zygaena* entre las diferentes regiones del presente estudio ( $F_{ST} = 0.0012$ ,  $p=0.44$ ). Si bien el análisis de agrupación bayesiana indica la posible existencia de más de un componente genético en las muestras, las cuatro regiones están dominadas por un solo componente genético (Anexo D). A pesar de esta homogeneidad genética entre las muestras, se calcularon los  $F_{ST}$  pareados para explorar su magnitud relativa. Si bien ninguno de ellos fue significativo ( $p>0.05$ ), corroborando el resultado general, las comparaciones entre las muestras OPBC vs IS y BGC vs IS destacaron por lo mayores índices de fijación (Figura 5; Anexo E).



**Figura 5.** Matriz de  $F_{ST}$  pareados con 1456 SNP-*n* entre las diferentes regiones geográficas.

### 3.4.1. ADCP para las cuatro regiones en el Pacífico norte mexicano

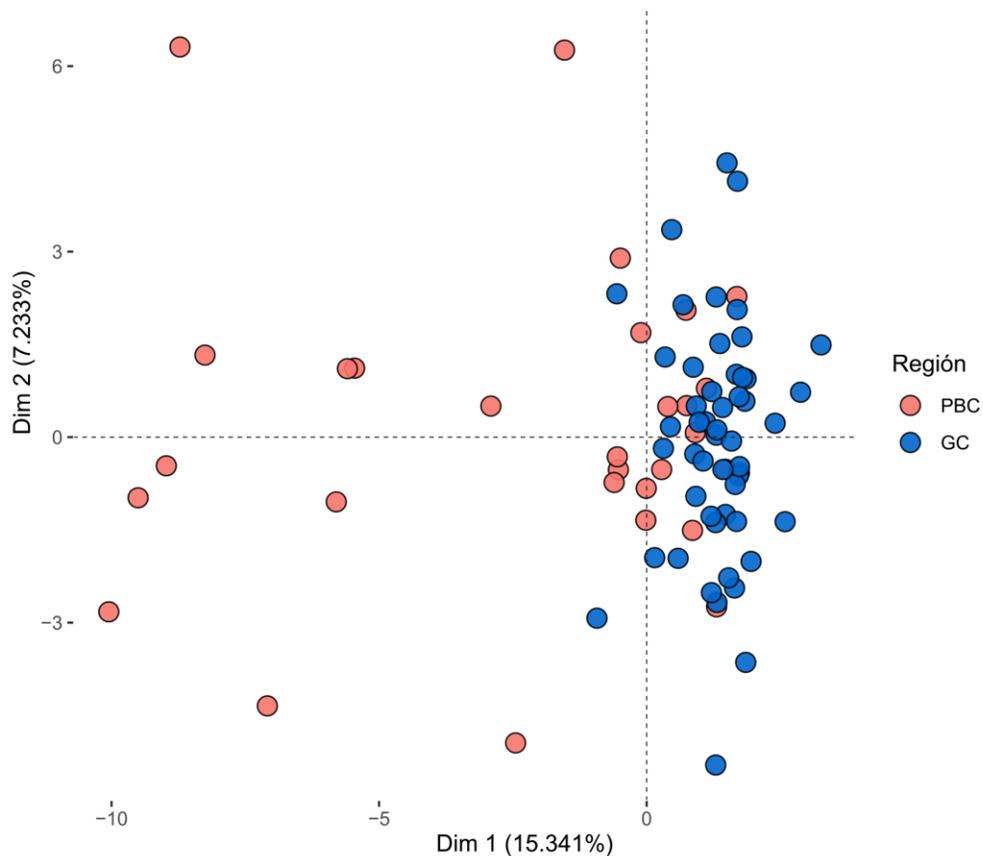
Utilizando 1,456 SNP-*n*, el ADCP muestra que no existe una agrupación geográfica de los genotipos provenientes de las diferentes regiones de estudio. Sin embargo, podemos observar que los símbolos de la región de la OPBC (anaranjado en Figura 6) son más dispersos (diversos) que el resto de las regiones.



**Figura 6.** Análisis discriminante de componentes principales con 1456 SNP-*n* para las cuatro regiones del Pacífico norte mexicano.

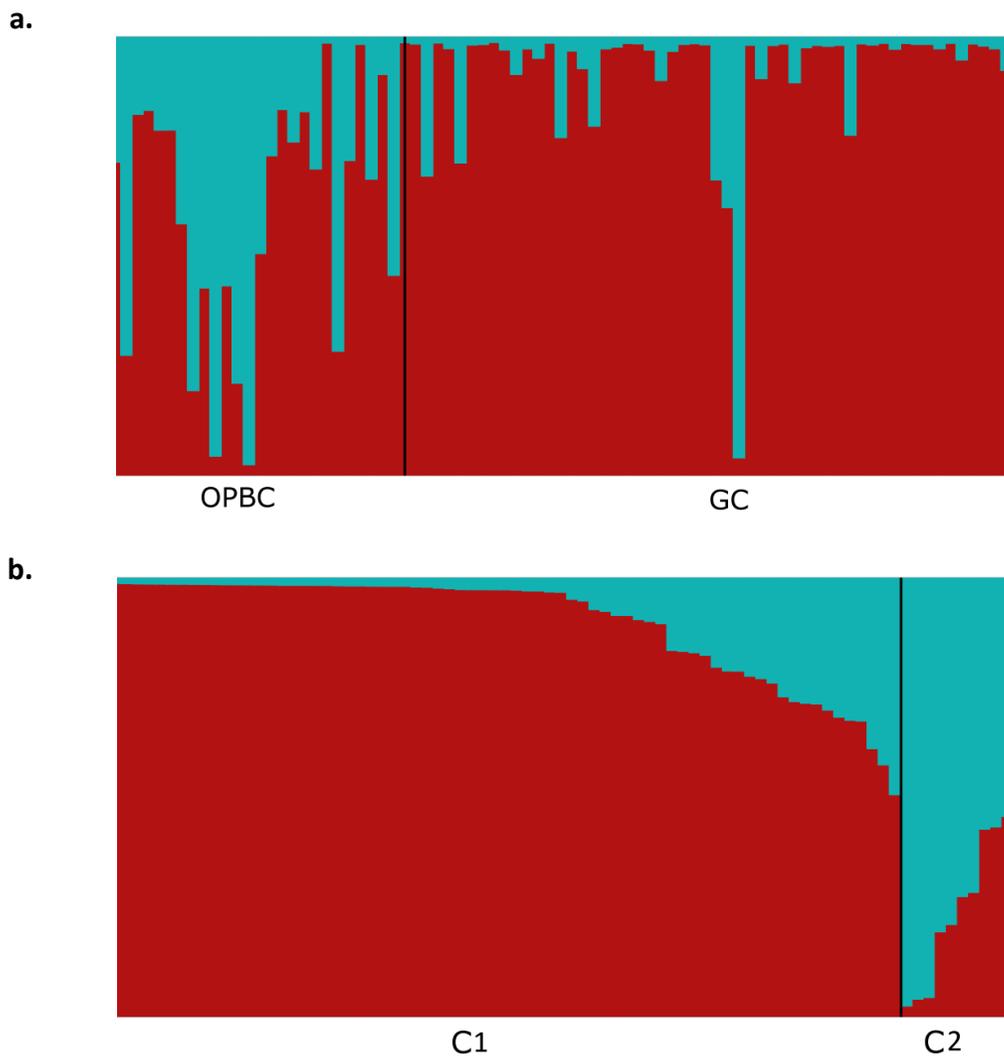
### 3.4.2. Diferenciación genética en SNPs *outliers*

Existe diferenciación genética entre las muestras de tiburones de la OPBC y del GC en los 24 SNP-o ( $F_{ST}=0.115$ ,  $p<0.001$ ). Se utilizó un ADCP para observar la dispersión de datos en un gráfico, el cual mostró una segregación de los organismos a lo largo de la primera dimensión que explica el 15% de la varianza. Además, los organismos de la OPBC se encuentran considerablemente más dispersos que los del GC (Figura 7). Para demostrar que no existe estructura entre otras regiones, se realizó un análisis de  $F_{ST}$  pareado entre las regiones; sin embargo, este solo resultó significativo para OPBC vs SON (Anexo F).



**Figura 7.** Análisis discriminante de componentes principales con 24 SNP-o donde: OPBC corresponde a la costa del Pacífico de la Península de Baja California (anaranjados) y GC al Golfo de California (azules).

El análisis de agrupación bayesiana mostró que dos componentes genéticos maximizan la probabilidad marginal, por lo que los gráficos se corrieron utilizando un valor de  $K=2$ . Los resultados revelaron que en la mayoría (66.6%) de los tiburones de la OPBC existe una mezcla de su ancestría en ambos componentes (azul y rojo), mientras que en la mayoría (77.7%) de los organismos del GC domina uno de los componentes (Figura 8a). Además, el agrupamiento bayesiano muestra que los organismos provienen de dos clústers genéticos que se traslapan (Figura 8b).



**Figura 8.** Análisis de agrupamiento bayesiano, cada color representa un componente genético. A) Por región donde PBC: costa oeste de la Península de Baja California y GC: Golfo de California y b) por poblaciones asignadas.

### 3.5. Estimación del $N_e$

Dado que no existe estructura genómica (en la mayor parte de los *loci* analizados -SNP-*n*-) en las muestras analizadas del PNM, lo que sugiere que es una población panmíctica, se estimó el  $N_e$  para toda la región como una sola población, obteniéndose un valor de  $N_e=1,205.5$  ( $P_{crit}=0.02$ , IC 428.1 -  $\infty$ ) y  $N_e=1,390.5$  ( $P_{crit}=0.05$ , IC 428.6 -  $\infty$ ).

## Capítulo 4. Discusión

---

El análisis de 1480 SNPs reveló niveles de diversidad genética similares a lo reportado para otros organismos marinos, una estimación del tamaño efectivo poblacional grande y la evidencia de panmixia en esta región. En este trabajo se analizaron por primera vez marcadores SNPs del genoma de la cornuda prieta (*Sphyrna zygaena*) y se muestran los primeros datos a nivel genómico sobre el estatus genético de la especie en el PNM. El patrón genético-poblacional muestra una variación genética adaptativa asociada a dos regiones: OPBC y GC.

### 4.1. Diversidad genómica y tamaño efectivo poblacional de *Sphyrna zygaena*

Los valores de heterocigosidad reportados en el presente trabajo ( $H_o= 0.275$ ) son similares para otras especies de Carcharhiniformes, *Carcharhinus amblyrhyncos* ( $H_o=0.278$ ; Momigliano et al., 2017a), *C. galapagensis* ( $H_o=0.188 - 0.193$ ; Pazmiño et al., 2018). Además, nuestro valor se encuentra dentro del intervalo de valores de heterocigosidad en SNPs reportada para otras especies de organismos marinos (Limborg et al., 2012; Reitzel et al., 2013; Therkildsen et al., 2013; Milano et al., 2014; Pecoraro et al., 2018)

El sistema de apareamiento tienen una gran influencia en los niveles de diversidad genética de las poblaciones, aunque comúnmente se considera que la paternidad múltiple aumenta la diversidad genética, esto no ocurre siempre, ya que el sesgo en la paternidad reduce la frecuencia de los alelos de los padres con bajo porcentaje de fecundación en una camada (Karl, 2008). En el caso de *Sphyrna zygaena*, se ha reportado la presencia de paternidad múltiple en el GC; no obstante, también se encontró un sesgo reproductivo (macho dominante por camada) (Sánchez-Bibriesca et al., en prensa). Es probable que este sistema de apareamiento promueva bajos niveles de diversidad genética en *S. zygaena*, lo que coincidiría con lo encontrado en el presente trabajo. En Sudáfrica, *Sphyrna zygaena* mostró un déficit de heterocigosis en *loci* microsatelitales atribuido a una sub-estructuración de la población (efecto Wahlund) (Kuguru, 2017). Este patrón de exceso de homocigotos, traducido a bajos valores de diversidad, ha sido visto en especies con sistema de apareamiento poliándrico, tales como *Carcharhinus galapagensis* (Daly-Engel et al., 2006), *Carcharodon carcharias* (Mendivil Castro, 2018), *Mustelus henlei* (Chabot y Haggin, 2014; Chabot et al., 2015), y *Zapteryx exasperata* (Castillo-Páez, 2017).

La prevalencia de la poliandria puede cambiar el tamaño efectivo y la diversidad genética de una población, con importantes consecuencias demográficas. En condiciones naturales, la múltiple paternidad (con sesgo reproductivo) disminuirá el  $N_e$  debido al aumento en la variación general en el éxito reproductivo masculino (Karl, 2008; Sandoval-Castillo, 2019). Los valores de  $N_e$  reportados en el presente trabajo son la primera estimación para *Sphyrna zygaena* en el PNM. Comparando los resultados de este estudio ( $N_e=1,390.5$ ) con otras especies de Carcharhiniformes, se observan valores similares utilizando SNPs. En el caso del tiburón de las Galápagos, *Carcharhinus galapagensis*, presentó valores moderados en el Este del Pacífico ( $N_e=758$ ,  $N=$ ) y grandes al Oeste del Pacífico ( $N_e=3,421$ ,  $N=$ ; Pazmiño et al., 2018), mientras que en Islas Galápagos el  $N_e$  fue bajo ( $N_e=171 - 205$ ; Pazmiño et al., 2017).

En el caso de *Sphyrna lewini*, en el Pacífico oriental se estimó el  $N_e$  contemporáneo para seis localidades con una variación entre 226.67 a 604.09 individuos, sustancialmente más pequeño que el  $N_e$  ancestral ( $N_e = 34,994.52 - 43,551.19$ ), lo que indica que la historia demográfica para la especie está marcada por descensos estadísticamente significativos en el  $N_e$  (Nance et al., 2011). Para *S. zygaena*, en Sudáfrica se reportó un valor elevado de  $N_e$  ( $N_e=6,783.3$ ) con propiedades de una población grande a pesar del déficit de heterocigosis, por lo que consideran existe una cantidad suficiente de variación contemporánea para resistir los efectos de la deriva génica.

A pesar de las similitudes en las historias de vida entre *S. lewini* y *S. zygaena*, las diferencias de  $N_e$  pueden deberse tanto a las sutiles diferencias en su biología como a las mayores capturas reportadas en *S. lewini* durante décadas (Saldaña-Ruiz et al., 2017). Debido a que en *S. lewini* se han reportado altas tasas de explotación a nivel global, fue incluida en el Apéndice II de la CITES en 2014; sin embargo, *S. mokarran* y *S. zygaena* son consideradas como especies semejantes, es decir, la similitud morfológica; aunque su afectación por el comercio no es en la misma magnitud que *S. lewini*, su inclusión en el Apéndice II fue para permitir un eficaz control del comercio de éstas, así como de una medida preventiva para asegurar la supervivencia de estos Sphyrnidos (Castillo-Géniz et al., 2016). Sin embargo, algunos autores consideran que un  $N_e=500$  individuos es óptimo para que la población persista a los cambios en el tiempo (Frankham et al., 2002), por lo tanto el valor de  $N_e$  encontrado para *S. zygaena* del PNM se encuentra teóricamente por encima de dicho óptimo.

## 4.2 Panmixia en el norte de Pacífico mexicano

De acuerdo con la variación genética neutral encontrada en los SNP-*n*, *S. zygaena* no presenta una diferenciación genética en las regiones estudiadas del PNM, por lo que los organismos analizados forman parte de la misma unidad genética. Esto puede deberse principalmente al alto potencial de migración de la especie, por lo que las barreras geográficas no limitan su dispersión en dicha región. Además, dado que la escala geográfica del estudio fue reducida, es probable que el patrón de estructura genética sea local.

De acuerdo a lo anterior, en el Pacífico sur *S. zygaena* una presentó diferenciación genética entre la costa Americana al este (Chile y Ecuador) y las costas de Oceanía al oeste (Australia y Nueva Zelanda), separadas por más de 14 mil Km ( $\Phi=0.73$ ,  $p<0.001$ ; Hernández, 2013). Latitudinalmente, en el Pacífico oriental la especie mostró una magnitud comparable de diferenciación entre el hemisferio norte (Pacífico Mexicano) y muestras más sureñas (costas de Ecuador y Chile) separadas por más de 4,500 Km ( $\Phi=0.705$ ,  $p<0.003$ ; Bolaño-Martínez et al., 2019). Esto sugiere que la capacidad de dispersión de *S. zygaena* puede propiciar la homogeneidad entre regiones cercanas, como en el PNM (>2,500 km) pero es limitada a escalas mayores. El único patrón que difiere es el encontrado en Sudáfrica, en donde existen diferencias entre individuos de la región templada (costa sur) y subtropical (costa este), debido a que existe una barrera oceanográfica entre ambas zonas biogeográficas (separadas por ~1,140 km) propiciando la baja conectividad (Kuguru, 2017).

Otro componente que propicia el aislamiento reproductivo entre grupos de organismos es el comportamiento conductual, y en especies de tiburones ha sido principalmente el comportamiento reproductivo. La dispersión sesgada por sexos ha sido reportada para otras especies de tiburones, donde típicamente las hembras retornan a sitios específicos para alumbramiento y crianza de sus crías. Tal es el caso de *Sphyrna tiburo* (Escatel-Luna et al., 2015; Portnoy et al., 2015), *Negaprion brevirostris* (Feldheim et al., 2014), *Carcharodon carcharias* (Pardini et al., 2001; Oñate-González et al., 2015; Mendivil Castro, 2018) *Sphyrna lewini* (Daly-Engel et al., 2012), e *Isurus oxyrinchus* (Corrigan et al., 2018). Sin embargo, en este estudio no se logró realizar un análisis por sexo o tallas dados los tamaños insuficientes de muestra para cada unidad de análisis.

Por otro lado, estudios previos han reportado diferenciación genética mitocondrial entre hembras y entre juveniles ( $\Phi=0.065$ ,  $p<0.05$ ;  $\Phi=0.058$ ,  $p<0.05$  respectivamente; Félix-López et al., 2019) del PNM, pero no entre machos. En consecuencia, se ha hipotetizado que las hembras pueden presentar filopatría a sitios de crianza (Félix-López et al., 2019). La ausencia de estructura genética en SNPs, heredados bi-

parentalmente, es consistente con la hipótesis de que la dispersión se encuentra mediada principalmente por los machos, como ocurre en otras especies de elasmobranquios (Portnoy y Heist, 2012).

### 4.3 Variación adaptativa

Las diferencias encontradas con SNP-*o* entre el GC y OPBC, sugieren una posible diferenciación dada por adaptación local y los resultados del *blast* coinciden con genes funcionales. Además, este patrón es consistente con estudios de divergencia mitocondrial en rayas de la misma región (Sandoval-Castillo et al., 2004; Castillo-Páez et al., 2014).

En el atún aleta amarilla, estos patrones de diferenciación genética han sido reportados a gran escala entre individuos del Este y Oeste dentro del Atlántico y Pacífico. La separación genética detectada puede estar vinculada a una amplia variedad de mecanismos evolutivos y biológicos que promueven la adaptación local a limitaciones ambientales específicas (Pecoraro et al., 2018). En este caso, la distancia geográfica y la disimilitud ambiental entre océanos debe ser el principal mecanismo de divergencia.

Un caso similar de diferencias genéticas en *outliers* por hábitats heterogéneos ha sido reportada en *Sphyrna tiburo*, los SNP-*o* revelaron que existe una diferenciación genética a nivel latitudinal (norte-sur) en la costa este y oeste de Florida. Además, la ausencia total de cualquier patrón clinal en los SNP-*n* indicaron que el patrón geográfico observado en *loci* bajo selección proviene de la selección divergente localizada (Portnoy et al., 2015). Por otro lado, en *Clupea harengus* en el Atlántico, existe evidencia de diferenciación genética a escala local, entre el Atlántico norte vs Mar del norte/Islas Británicas, donde los análisis mostraron que solamente los SNP-*o* estuvieron correlacionados con factores ambientales (salinidad y temperatura) lo que revela que la heterogeneidad ambiental tiene un papel importante en la configuración de la variación adaptativa en *loci outliers*.

Las diferencias encontradas entre el GC y la OPBC pueden deberse a la diferencia de hábitats, pues la Península de Baja California propicia la disimilitud de estas dos regiones; de manera general, el GC es más cálido que la región externa, experimentando su propia variación climática latitudinal ya que tiene más de 1000 km de longitud (Jacobs et al., 2004). Mientras que, la OPBC presenta una variación ambiental influenciada por la corriente de California (corriente limítrofe oriental), la cual se caracteriza por ser de agua fría subártica y altamente productiva en zona de surgencias (GLOBEC, 1994). Estas marcadas

diferencias ambientales propician la permanencia de ciertos genotipos, aquellos que confieran ventajas adaptativas comúnmente serán seleccionados a favor y serán transmitidos a la siguiente generación, lo que provoca ciertos genotipos permanezcan o desaparezcan de la población por presión ambiental. Por lo tanto, el patrón de estructura genética en *loci outliers* puede ser resultado de una posible selección natural que ha modificado las frecuencias alélicas a lo largo del tiempo, las cuales han dado como resultado una adaptación local (Saccheri y Hanski, 2006). Al igual que en *Clupea harengus*, esto proporciona evidencia de que la divergencia adaptativa puede darse incluso en especies con flujo génico potencialmente alto (Limborg et al., 2012), pues a pesar de la ausencia de diferenciación genética en SNP-*n*, en poblaciones con tamaños grandes, una baja tasa de dispersión puede ser suficiente para eliminar evidencia de diferenciación poblacional en *loci* neutrales, pero no en *loci* adaptativos seleccionados localmente (Nielsen et al., 2009; Allendorf et al., 2010).

#### **4.4. Implicaciones para la conservación de *Sphyrna zygaena***

El mantener la diversidad genética de las poblaciones es el principal enfoque de la Genética de la Conservación (Frankham et al., 2002), ya que de este atributo depende su permanencia ante condiciones ambientales cambiantes. En el presente trabajo, se reportaron niveles de diversidad genética potencialmente bajos pero un *Ne* mayor al óptimo sugerido por la literatura.

atura para que la población persista ante cambios ambientales a través del tiempo. La cornuda prieta se encuentra sujeta a regulaciones internacionales para su exportación (incluida en el Apéndice II de la CITES) y es catalogada como Vulnerable por la IUCN (Casper et al., 2005). Aunado a ello, dados sus atributos biológicos, la vulnerabilidad a la sobreexplotación es considerada como alta, cuya categoría es mayor que otros Sphyrnidos como *S. media*, *S. corona* y *S. tiburo*, las cuales son consideradas como extirpadas del PNM (Pérez-Jiménez, 2014; Saldaña-Ruiz, 2017). Por lo que, un aumento en la presión pesquera tendrá repercusiones negativas en la población, como una reducción en el *Ne* y por ende en sus niveles de diversidad genética.

Por otro lado, los resultados de nuestro trabajo muestran que existe una sola unidad genética en el PNM; aunque se sabe que el comportamiento conductual de hembras provoca una moderada estructura en la población, la alta tasa de migración y la posible dispersión de los machos tiende a homogeneizar las regiones. Si bien, lo ideal sería considerar como una Unidad de Manejo al PNM, no se debe dejar de lado

la posible filopatría femenina que ha sido reportada para *S. zygaena* en la región (Félix-López et al., 2019) definiendo los sitios de retorno y/o áreas de crianza que, además, son zonas de agregación de juveniles y futuros reclutas de la población. Esto quiere decir que los planes de manejo deberían contemplar aquellas regiones de agregación de hembras y juveniles como potenciales refugios para mantener a las poblaciones (Chapman et al., 2015).

Además, es importante considerar que ciertos factores selectivos que contribuyen con la potencial variación adaptativa de la población entre la OPBC y el GC, ya que es crucial preservar los recursos genéticos, es decir, la diversidad a nivel de ADN y sus expresiones fenotípicas a rasgos ecológicos importantes (Limborg et al., 2012). Esta variación adaptativa podría permitir a las especies sobreexplotadas permanecer a lo largo del tiempo.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

- Los niveles de diversidad genética de *Sphyrna zygaena* en el PNM son similares a los de otros organismos marinos y tiburones analizados mediante SNPs. Mientras que el  $N_e$  se encuentra dentro del óptimo teórico considerado para que la población se mantenga ante cambios ambientales en el tiempo.
- Los análisis de estructura genética en *S. zygaena* determinaron que no existe estructura genética poblacional, por lo que se trata de una población panmíctica, asociada a la alta capacidad de dispersión de *S. zygaena* que promueve la homogeneidad en la región. Sin embargo, de acuerdo con los resultados previos es probable que exista una dispersión sesgada por sexo. Por lo que es necesario aumentar el tamaño de muestra por sexo en adultos y ampliar el área de estudio para probar esta hipótesis
- A pesar de la ausente estructura genética con SNP- $n$ , existe una pequeña variación adaptativa que evita homogeneizar las frecuencias alélicas en *loci* no-neutrales. Por lo que es posible que exista una presión ambiental diferencial entre el GC y OPBC que podría estar promoviendo la divergencia observada en *loci outliers*. Sin embargo, es importante explorar la ontología de los genes que nos permitan dilucidar cuales son los mecanismos que promueven esta posible variación adaptativa.

## Literatura citada

---

- Aljanabi, S.M., Martinez, I., 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic acids research*, 25(22), 4692–3. <https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
- Allendorf, F.W., Hohenlohe, P.A., Luikart, G., 2010. Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics*, 11(10), 697–709. <https://doi.org/10.1038/nrg2844>
- Avise, J.C., 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*, Segunda. ed. Springer US, Massachusetts, USA.
- Bernardi, G., Findley, L., Rocha-Olivares, A., 2003. Vicariance and dispersal across Baja California in disjunct marine fish populations. *Evolution*, 57(7), 1599–1609.
- Bizzarro, J.J., Smith, W.D., Hueter, R.E., Tyminski, J., Farías, F.M., Géniz, J.L.C., Cailliet, G.M., Garayzar, C.J.V., 2007. The status of shark and ray fishery resources in the Gulf of California: applied research to improve management and conservation, Moss Landing Marine Laboratories Tech. Pub.
- Bizzarro, J.J., Smith, W.D., Márquez-Farías, J.F., Tyminski, J., Hueter, R.E., 2009. Temporal variation in the artisanal elasmobranch fishery of Sonora, Mexico. *Fisheries Research*, 97, 103–117. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2009.01.009>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-3957-0>
- Casper, B.M., Domingo, A., Gaibor, N., Heupel, M.R., Kotas, E., Lamónaca, A.F., Pérez-Jiménez, J.C., Simpfendorfer, C.A., Smith, W.D., Stevens, J.D., Soldo, A., Vooren, C.M., 2005. *Sphyrna zygaena*, Smooth Hammerhead. *IUCN Bulletin*, 8235, e.T39388A10193797. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2005.RLTS.T39388A10193797.en>
- Castillo-Géniz, J.L., Godínez-Padilla, C.J., Ortega-Salgado, I., Ajás-Terriquéz, H.A., 2016. La importancia pesquera de los tiburones incluidos en el Apéndice II de la CITES en aguas de México, en: Castillo-Géniz, J.L., Tovar-Ávila, J. (Eds.), *Tiburones mexicanos de importancia pesquera en la CITES*. Instituto Nacional de Pesca, Ciudad de México, México, p. 97.
- Castillo-Géniz, J.L., Tovar-Ávila, J., 2016. *Tiburones mexicanos de importancia pesquera en la CITES*. Instituto Nacional de Pesca, Ciudad de México, México.
- Castillo-Páez, A., Sosa-Nishizaki, O., Sandoval-Castillo, J., Galván-Magaña, F., Blanco-Parra, M.D.P., Rocha-Olivares, A., 2014. Strong population structure and shallow mitochondrial phylogeny in the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata* (Jordan y Gilbert, 1880), from the northern mexican pacific. *Journal of Heredity*, 105(1), 91–100.
- Castillo-Páez, A.Y., 2017. Influencia del comportamiento reproductivo en la distribución de la variabilidad genética en la guitarra rayada, *Zapteryx exasperata* en el Pacífico mexicano. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. México.

- Castro, J.I., 2011. *Sharks of North America*. Oxford University Press, New York, USA.
- Chabot, C.L., Espinoza, M., Mascareñas-Osorio, I., Rocha-Olivares, A., 2015. The effect of biogeographic and phylogeographic barriers on gene flow in the brown smoothhound shark, *Mustelus henlei*, in the northeastern Pacific. *Ecology and Evolution*, 5(8), 1585–1600. <https://doi.org/10.1002/ece3.1458>
- Chabot, C.L., Haggin, B.M., 2014. Frequency of multiple paternity varies between two populations of brown smoothhound shark, *Mustelus henlei*. *Marine Biology*, 161(4), 797–804. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2378-2>
- 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(1), 547–570. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015730>
- 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, Roma, Italia.
- Corrigan, S., Lowther, A.D., Beheregaray, L.B., Bruce, B.D., Cliff, G., Duffy, C.A., Foulis, A., Francis, M.P., Goldsworthy, S.D., Hyde, J.R., Jabado, R.W., Kacev, D., Marshall, L., Mucientes, G.R., Naylor, G.J.P., Pepperell, J.G., Queiroz, N., White, W.T., Wintner, S.P., Rogers, P.J., 2018. Population Connectivity of the Highly Migratory Shortfin Mako (*Isurus oxyrinchus* Rafinesque 1810) and Implications for Management in the Southern Hemisphere. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 187. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00187>
- Daly-Engel, T.S., Grubbs, R.D., Holland, K.N., Toonen, R.J., Bowen, B.W., 2006. Assessment of multiple paternity in single litters from three species of carcharhinid sharks in Hawaii. *Environmental Biology of Fishes*, 76(2–4), 419–424. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9008-5>
- 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 (*Sphyrna lewini*). *PLoS ONE*, 7(1), e29986. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029986>
- 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(1), 209–214. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12157>
- Domingues, R.R., Hilsdorf, A.W.S., Shivji, M.M., Hazin, F.V.H., Gadig, O.B.F., 2018. Effects of the Pleistocene on the mitochondrial population genetic structure and demographic history of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*) in the western Atlantic Ocean. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28(1), 213–227. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9504-z>
- Driggers, W.B., Frazier, B.S., Adams, D.H., Ulrich, G.F., Jones, C.M., Hoffmayer, E.R., Campbell, M.D., 2014. Site fidelity of migratory bonnethead sharks *Sphyrna tiburo* (L. 1758) to specific estuaries in South Carolina, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 459, 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.05.006>

- Dulvy, N.K., Fowler, S.L., Musick, J.A., Cavanagh, R.D., Kyne, P.M., Harrison, L.R., Carlson, J.K., Davidson, L.N.K., Fordham, S. V, Francis, M.P., Pollock, C.M., Simpfendorfer, C.A., Burgess, G.H., Carpenter, K.E., Compagno, L.J. V, Ebert, D.A., Gibson, C., Heupel, M.R., Livingstone, S.R., Sanciangco, J.C., Stevens, J.D., Valenti, S., White, W.T., 2014. Extinction risk and conservation of the world 's sharks and rays. *eLIFE*, 3, e00590. <https://doi.org/10.7554/eLife.00590>
- Eguiarte, L.E., Souza, V., Aguirre, X., 2007. *Ecología Molecular*. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, Ciudad de México. México.
- 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. <https://doi.org/10.1093/jhered/esv030>
- Excoffier, L., Lischer, H., 2010. Arlequin. An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis. Version 3.5.1.3.
- Feldheim, K.A., Gruber, S.H., Dibattista, J.D., Babcock, E.A., Kessel, S.T., Hendry, A.P., Pikitch, E.K., Ashley, M. V., 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. <https://doi.org/10.1111/mec.12583>
- Félix-López, D.G., Bolaño-Martínez, N., Díaz-Jaimes, P., Oñate-González, E.C., Ramírez-Pérez, J.S., García-Rodríguez, E., Corro-Espinosa, D., Osuna-Soto, J.E., Saavedra-Sotelo, N.C., 2019. Possible female philopatry of the smooth hammerhead shark *Sphyrna zygaena* revealed by genetic structure patterns. *Journal of Fish Biology*, 94(4), 671–679. <https://doi.org/10.1111/jfb.13949>
- Foll, M., 2012. BayeScan v2.1 user manual. *Ecology*, 20, 1450–1462.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A., 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, New York, USA.
- Frisk, M.G., Jordaan, A., Miller, T.J., 2014. Moving beyond the current paradigm in marine population connectivity: Are adults the missing link? *Fish and Fisheries*, 15(2), 242–254. <https://doi.org/10.1111/faf.12014>
- Furlong-Estrada, E., Ríos-Jara, E., Tovar-Avila, J., 2014. Evaluación de riesgo ecológico de la pesca artesanal para los tiburones capturados en la entrada del Golfo de California. *Hidrobiológica*, 24(2), 83–97.
- GLOBEC, 1994. Eastern Boundary Current Program: A Science Plan for the California Current.
- Hallerman, E.M., 2004. Population Genetics: Principles and Applications for Fisheries Scientists. *Fish and Fisheries*, 5(1), 94–95. [https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00145\\_3.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00145_3.x)
- Hernández, S.I., 2013. Population genetics of the school shark (*Galeorhinus galeus*) in New Zealand, Australian and Chilean waters. Victoria University of Wellington. Nueva Zelanda.
- Hert, D.G., Fredlake, C.P., Barron, A.E., 2008. Advantages and limitations of next-generation sequencing technologies: A Comparison of electrophoresis and non-electrophoresis methods. *Electrophoresis*, 29(23), 4618–4626. <https://doi.org/10.1002/elps.200800456>

- Jacobs, D.K., Haney, T.A., Louie, K.D., 2004. Genes, diversity, and geologic process on the Pacific coast. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 32(1), 601–652. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.32.092203.122436>
- Karl, S.A., 2008. The effect of multiple paternity on the genetically effective size of a population. *Molecular Ecology*, 17(18), 3973–3977. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03902.x>
- Keenan, K., McGinnity, P., Cross, T.F., Crozier, W.W., Prodöhl, P.A., 2013. *DiveRsity*: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(8), 782–788. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
- Kuguru, G., 2017. Molecular species identification and spatio-temporal assessment of genetic diversity in the smooth hammerhead shark *Sphyrna zygaena* in South Africa. Stellenbosch University. Sudáfrica.
- Laikre, L., 2010. Genetic diversity is overlooked in international conservation policy implementation. *Conservation Genetics*, 11(2), 349–354. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-0037-4>
- Larson, W.A., Seeb, L.W., Everett, M. V., Waples, R.K., Templin, W.D., Seeb, J.E., 2014. Genotyping by sequencing resolves shallow population structure to inform conservation of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Evolutionary Applications*, 7(3), 355–369. <https://doi.org/10.1111/eva.12128>
- Limborg, M.T., Helyar, S.J., De Bruyn, M., Taylor, M.I., Nielsen, E.E., Ogden, R., Carvalho, G.R., Bekkevold, D., 2012. Environmental selection on transcriptome-derived SNPs in a high gene flow marine fish, the Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Molecular Ecology*, 21, 3686–3703. <https://doi.org/10.5061/dryad.2n763>
- Lindell, J., Ngo, A., Murphy, R.W., 2006. Deep genealogies and the mid-peninsular seaway of Baja California. *Journal of Biogeography*, 33(8), 1327–1331. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01532.x>
- Maldonado, J.E., Orta-Davila, F., Steward, B.S., Geffen, E., 1995. Intraspecific genetic differentiation in California sea lions (*Zalophus californianus*) from southern California and the Gulf of California. *Marine Mammal Science*, 11(1), 46–58. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1995.tb00273>
- Mardis, E.R., 2008. The impact of next-generation sequencing technology on genetics. *Trends in Genetics*, 24(3), 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.12.007>
- Mendivil Castro, J.P., 2018. Estructura y conectividad genética poblacional del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) en California y Baja California. Universidad Autónoma de Sinaloa. México.
- Milano, I., Babbucci, M., Cariani, A., Atanassova, M., Bekkevold, D., Carvalho, G.R., Espiñeira, M., Fiorentino, F., Garofalo, G., Geffen, A.J., Hansen, J.H., Helyar, S.J., Nielsen, E.E., Ogden, R., Patarnello, T., Stagioni, M., Tinti, F., Bargelloni, L., 2014. Outlier SNP markers reveal fine-scale genetic structuring across European hake populations (*Merluccius merluccius*). *Molecular Ecology*, 23(1), 118–135. <https://doi.org/10.1111/mec.12568>
- 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. <https://doi.org/10.1038/hdy.2017.21>

- Morin, P.A., Luikart, G., Wayne, R.K., 2004. SNPs in ecology, evolution and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(4), 208–216. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.009>
- 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, *Sphyrna lewini*. *PLoS ONE*, 6(7), e21459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021459>
- Narum, S.R., Hess, J.E., 2011. Comparison of  $F_{ST}$  outlier tests for SNP loci under selection. *Molecular Ecology Resources*, 11(SUPPL. 1), 184–194. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.02987.x>
- Nava, P.N., Márquez-Farías, J.F., 2014. Talla de madurez del tiburón martillo, *Sphyrna zygaena*, capturado en el Golfo de California. *Hidrobiologica*, 24(2), 129–135.
- Nielsen, E.E., Hemmer-Hansen, J., Larsen, P.F., Bekkevold, D., 2009. Population genomics of marine fishes: identifying adaptive variation in space and time. *Molecular Ecology*, 18, 3128–3150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04272.x>
- Nosil, P., Funk, D.J., Ortiz-Barrientos, D., 2009. Divergent selection and heterogeneous genomic divergence. *Molecular Ecology*, 18(3), 375–402. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03946.x>
- Oñate-González, E.C., Rocha-Olivares, A., Saavedra-Sotelo, N.C., Sosa-Nishizaki, O., 2015. Mitochondrial genetic structure and matrilineal origin of white sharks, *Carcharodon carcharias*, in the Northeastern Pacific: Implications for their conservation. *Journal of Heredity*, 106(4), 347–354. <https://doi.org/10.1093/jhered/esv034>
- Ovenden, J.R., Leigh, G.M., Blower, D.C., Jones, A.T., Moore, A., Bustamante, C., Buckworth, R.C., Bennett, M.B., Dudgeon, C.L., 2016. Can estimates of genetic effective population size contribute to fisheries stock assessments? *Journal of Fish Biology*, 89(6), 2505–2518. <https://doi.org/10.1111/jfb.13129>
- Palsbøll, P.J., Bérubé, M., Allendorf, F.W., 2007. Identification of management units using population genetic data. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(1), 11–16. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.003>
- Pardini, A.T., Jones, C.S., Noble, L.R., Kreiser, B., Malcolm, H., Bruce, B.D., Stevens, J.D., Cliff, G., Scholl, M.C., Francis, M., Duffy, C.A., Martin, A.P., 2001. Sex-biased dispersal of great white sharks. *Nature*, 412, 139–140. <https://doi.org/10.1038/35084125>
- Pazmiño, D.A., Maes, G.E., Green, M.E., Simpfendorfer, C.A., Hoyos-Padilla, E.M., Duffy, C.J.A., Meyer, C.G., Kerwath, S.E., Salinas-De-León, P., 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. <https://doi.org/10.1038/s41437-017-0025-2>
- Pazmiño, D.A., Maes, G.E., Simpfendorfer, C.A., Salinas-de-León, P., van Herwerden, L., 2017. Genome-wide SNPs reveal low effective population size within confined management units of the highly vagile Galapagos shark (*Carcharhinus galapagensis*). *Conservation Genetics*, 18(5), 1151–1163. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-0967-1>
- Pecoraro, C., Babbucci, M., Franch, R., Rico, C., Papetti, C., Chassot, E., Bodin, N., Cariani, A., Bargelloni, L., Tinti, F., 2018. The population genomics of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at global geographic scale challenges current stock delineation. *Scientific Reports*, 8(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32331-3>

- 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. <https://doi.org/10.1007/s11160-014-9353-y>
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037135>
- Portnoy, D.S., Heist, E.J., 2012. Molecular markers: Progress and prospects for understanding reproductive ecology in elasmobranchs. *Journal of Fish Biology*, 80(5), 1120–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03206.x>
- Portnoy, D.S., Puritz, J.B., Hollenbeck, C.M., Gelsleichter, J., Chapman, D., Gold, J.R., 2015. Selection and sex-biased dispersal in a coastal shark: the influence of philopatry on adaptive variation. *Molecular Ecology*, 24(23), 5877–5885. <https://doi.org/10.1111/mec.13441>
- Puritz, J.B., Hollenbeck, C.M., Gold, J.R., 2014. *dDocent*: a RADseq, variant-calling pipeline designed for population genomics of non-model organisms. *PeerJ*, 2, e431. <https://doi.org/10.7717/peerj.431>
- R Development Core Team, R., 2011. R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-74686-7>
- Raj, A., Stephens, M., Pritchard, J.K., 2014. FastSTRUCTURE: Variational inference of population structure in large SNP data sets. *Genetics*, 197(2), 573–589. <https://doi.org/10.1534/genetics.114.164350>
- Reitzel, A.M., Herrera, S., Layden, M.J., Martindale, M.Q., Shank, T.M., 2013. Going where traditional markers have not gone before: utility of and promise for RAD sequencing in marine invertebrate phylogeography and population genomics. *Molecular Ecology*, 22, 2953–2970. <https://doi.org/10.1111/mec.12228>
- Saccheri, I., Hanski, I., 2006. Natural selection and population dynamics. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(6), 341–347. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.018>
- Saldaña-Ruíz, L.E., 2017. The artisanal shark fishery in the Gulf of California: Historical catch reconstruction and vulnerability of shark species to the fishery. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. México.
- Saldaña-Ruiz, L.E., Sosa-Nishizaki, O., Cartamil, D., 2017. Historical reconstruction of Gulf of California shark fishery landings and species composition, 1939–2014, in a data-poor fishery context. *Fisheries Research*, 195(July), 116–129. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.07.011>
- Sánchez-Bibriesca, J.U., Félix-López, D.G., Saavedra-Sotelo, N.C., 2019. Multiple paternity analyses in *Sphyrna zygaena* of the Gulf of California. *Fishery Bulletin*, In press.
- Sandoval-Castillo, J., 2019. Conservation genetics of elasmobranchs of the Mexican Pacific Coast, trends and perspectives, en: *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp. 115–157. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2019.08.002>
- Sandoval-Castillo, J., Beheregaray, L.B., 2015. Metapopulation structure informs conservation management in a heavily exploited coastal shark (*Mustelus henlei*). *Marine Ecology Progress Series*, 533(August), 191–203. <https://doi.org/10.3354/meps11395>

- Sandoval-Castillo, J., Rocha-Olivares, A., 2011. Deep Mitochondrial Divergence in Baja California Populations of an Aquilopelagic Elasmobranch: The Golden Cownose Ray. *Journal of Heredity*, 102(3), 269–274. <https://doi.org/10.1093/jhered/esr004>
- Sandoval-Castillo, J., Rocha-Olivares, A., Villavicencio-Garayzar, C., Balart, E., 2004. Cryptic isolation of Gulf of California shovelnose guitarfish evidenced by mitochondrial DNA. *Marine Biology*, 145(5), 983–988.
- Santos, C.C., Coelho, R., 2019. Distribution patterns and indicators of the smooth hammerhead shark (*Sphyrna zygaena*) in the Atlantic Ocean. *Fisheries Research*, 212, 107–113. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.12.015>
- Seddon, J.M., G., P.H., Ostrander, E.A., Ellegren, H., 2005. SNPs in ecological and conservation studies: a test in the Scandinavian wolf population. *Molecular Ecology*, 14(2), 503–511. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02435.x>
- Shafer, A.B.A., Wolf, J.B.W., 2013. Widespread evidence for incipient ecological speciation: a meta-analysis of isolation-by-ecology. *Ecology Letters*, 16(7), 940–950. <https://doi.org/10.1111/ele.12120>
- Stevens, J.D., 1999. Variable resilience to fishing pressure in two sharks: the significance of different ecological and life history parameters, en: *American Fisheries Society Symposium*. pp. 11–15.
- Therkildsen, N.O., Hemmer-Hansen, J., Als, T.D., Swain, D.P., Morgan, M.J., Trippel, E.A., Palumbi, S.R., Meldrup, D., Nielsen, E.E., 2013. Microevolution in time and space: SNP analysis of historical DNA reveals dynamic signatures of selection in Atlantic cod. *Molecular Ecology*, 22(9), 2424–2440. <https://doi.org/10.1111/mec.12260>
- Tovar-Ávila, J., Furlong-Estrada, E., Castillo-Géniz, J.L., 2016. Evaluación de riesgo ecológico por efectos de las pesquerías de tiburón mexicanas para las especies incluidas en el Apéndice II de la CITES, en: Castillo-Géniz, J.L., Tovar-Ávila, J. (Eds.), *Tiburones mexicanos de importancia pesquera en la CITES*. Instituto Nacional de Pesca, Ciudad de México, México, pp. 17–28.
- Waples, R.S., Do, C., 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary *N<sub>e</sub>* using highly variable genetic markers: A largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications*, 3(3), 244–262. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00104.x>
- White, C., Selkoe, K.A., Watson, J., Siegel, D.A., Zacherl, D.C., Toonen, R.J., 2010. Ocean currents help explain population genetic structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1688), 1685–1694. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2214>
- Wright, S., 1951. The Genetical Structure of Populations. *Annals of Eugenics*, 15(1), 323–354. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>

## Anexo A

---

**Tabla 4.** Organismos analizados por cada región, donde *N* representa el número total de muestras.

<b>Región</b>	<b>Siglas</b>	<b>Años de colecta</b>	<b><i>N</i></b>
Costa oeste de la Península de Baja California	OPBC	2015	29
Región centro del Golfo de California	CGC	2016 - 2017	22
Boca del Golfo de California	BGC	2015 - 2017	30
Isla Socorro	IS	2014 - 2015	11

## Anexo B

---

**Tabla 5.** Valores para la estimación de *loci outlier*, donde  $q$ -valor y  $F_{ST-B}$  corresponden a los resultados de Bayescan, mientras que  $H_0$ ,  $F_{ST-A}$  y 1-cuantil  $F_{ST}$  cuantil para los resultados de Arlequin.

<i>Loci</i>	Nombre	$q$ -valor	$F_{ST-B}$	$H_0$	$F_{ST-A}$	1-cuantil $F_{ST}$
24	dDocent_Contig_3253	0.2325	0.0166	0.0435	0.0704	0.0072
35	dDocent_Contig_6010	0.2722	0.0130	0.2452	0.0697	0.0075
46	dDocent_Contig_8311	0.2558	0.0145	0.2711	0.0712	0.0069
44	dDocent_Contig_2585	0.0910	0.0262	0.1219	0.1442	0.0011
69	dDocent_Contig_15352	0.3623	0.0096	0.4936	0.0832	0.0109
120	dDocent_Contig_5344	0.1815	0.0209	0.0785	0.1390	0.0002
427	dDocent_Contig_98371	0.1323	0.0212	0.2118	0.1834	0.0000
470	dDocent_Contig_2447	0.2448	0.0155	0.0422	0.0697	0.0090
643	dDocent_Contig_8984	0.2000	0.0166	0.4076	0.0735	0.0068
732	dDocent_Contig_4406	0.1673	0.0239	0.0601	0.0718	0.0082
765	dDocent_Contig_31244	0.0264	0.0299	0.5592	0.0202	0.1863
789	dDocent_Contig_13399	0.4567	0.0064	0.2365	0.0066	0.4020
866	dDocent_Contig_164545	0.1147	0.0229	0.1685	0.1493	0.0003
869	dDocent_Contig_17536	0.0016	0.0567	0.1380	0.2044	0.0000
916	dDocent_Contig_8138	0.3336	0.0104	0.3299	0.1274	0.0016
921	dDocent_Contig_18203	0.2255	0.0151	0.5351	0.1371	0.0014
996	dDocent_Contig_5496	0.1906	0.0193	0.1381	0.1767	0.0004
1075	dDocent_Contig_3636	0.1769	0.0229	0.0600	0.0698	0.0092
1199	dDocent_Contig_5345	0.1394	0.0230	0.0825	0.1356	0.0003
1303	dDocent_Contig_19293	0.1952	0.0170	0.5003	0.0746	0.0067
1334	dDocent_Contig_3899	0.2388	0.0155	0.1214	0.0791	0.0049
1368	dDocent_Contig_3786	0.1620	0.0210	0.1230	0.1182	0.0012
1385	dDocent_Contig_19072	0.2358	0.0152	0.5250	0.0989	0.0072
1388	dDocent_Contig_8719	0.1513	0.0218	0.3561	0.1302	0.0013

## Anexo C

**Tabla 6.** Resultados del BLAST: PI es el porcentaje de Identidad, Hit al inicio y final del match de la secuencia.

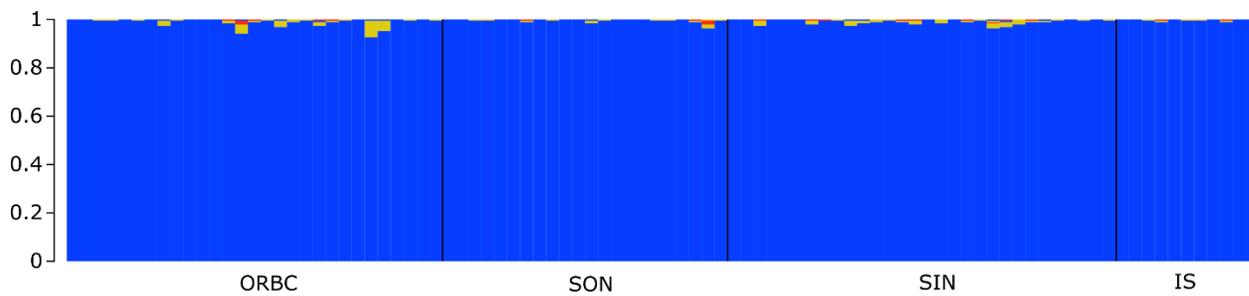
Locus	Descripción	E-value	PI	Hit		# de acceso
				inicio	final	
dDocent_Contig_3253	Scyliorhinus canicula Cluster_HOXB sequence	2e-09	89.29	17356	17411	<a href="#">FQ032659.1</a>
dDocent_Contig_6010	Scyliorhinus canicula Cluster_HOXD sequence	1e-14	82.65	2819	2916	<a href="#">FQ032660.1</a>
dDocent_Contig_2585	PREDICTED: Rhincodon typus Zic family member 1 (zic1), mRNA	2.0E-63	96.7	1026	1175	<a href="#">XM_020515263.1</a>
	Lampris guttatus voucher KU:IT:5402 zinc finger protein of the cerebellum 1 (zic1) gene, partial cds	2.0E-63	96.7	615	764	<a href="#">FJ906681.1</a>
	PREDICTED: Rhincodon typus Zic family member 4 (zic4), mRNA	1.0E-44	95.7	913	1028	<a href="#">XM_020515262.1</a>
dDocent_Contig_8311	-					
dDocent_Contig_15352	Ginglymostoma cirratum isolate Ma-1 clone M24 non-classical MHC class I antigen (UAA-NC1) mRNA, complete cds	3.0E-16	82.9	1803	1906	<a href="#">AF357923.1</a>
	Ginglymostoma cirratum isolate Ma-1 clone M13 non-classical MHC class I antigen (UAA-NC1) mRNA, complete cds	3.0E-16	82.9	1767	1870	<a href="#">AF357922.1</a>
	Scyliorhinus canicula Fam45a protein (Fam45a), Eif3a protein (Eif3a), and Nanos1A protein (Nanos1A) genes, complete cds	4.0E-15	82.9	37684	37785	<a href="#">MH015179.1</a>
dDocent_Contig_5344	Mastacembelus armatus genome assembly, chromosome: 21	0.007	100.0	7927751	7927776	<a href="#">LR535853.1</a>
dDocent_Contig_98371	Sphyrna zygaena mRNA for C6, complete cds	7.0E-23	81.7	3378	3518	<a href="#">LC107126.1</a>
	Prionace glauca DNA, microsatellite:DAE7L	5.0E-14	80.2	281	395	<a href="#">AB731723.1</a>
dDocent_Contig_2447	Triakis scyllium MIP3 gene for macrophage inflammatory protein-3 alpha, complete cds	9.0E-22	80.7	3012	3168	<a href="#">LR697109.1</a>

	Chanos chanos genome assembly, chromosome: 4	4.0E-15	84.6	7542982	7543071	<a href="#">LR697107.1</a>
	Chanos chanos genome assembly, chromosome: 2	7.0E-13	81.8	32020960	32021057	<a href="#">LR697107.1</a>
dDocent_Contig_8984	-					
dDocent_Contig_4406	Carcharhinus sorrah microsatellite CS03 sequence	4e-05	87.76	4	52	<a href="#">AY545206.1</a>
dDocent_Contig_31244	-					
dDocent_Contig_13399	-					
	Carcharhinus plumbeus Ig lambda light chain gene, complete cds	6e-09	93.48	6093	6138	<a href="#">U34992.1</a>
dDocent_Contig_16454 5	Carcharhinus sorrah microsatellite CS08 sequence	2e-08	91.67	452	499	<a href="#">AY545211.1</a>
	Scyliorhinus canicula collagen type X alpha 1 chain duplicate 4 (Col10a1.4) gene, complete cds	6e-04	100	24143	24170	<a href="#">MK695500.1</a>
dDocent_Contig_3636	-					
dDocent_Contig_19293	-					
dDocent_Contig_3899	-					
dDocent_Contig_3786	-					
	Salarias fasciatus genome assembly, chromosome: 15	0.0005	88.4	3684181	3684223	<a href="#">LR597450.1</a>
dDocent_Contig_17536	Salarias fasciatus genome assembly, chromosome: 11	0.0005	88.4	15364099	15364141	<a href="#">LR597446.1</a>
dDocent_Contig_8138	-					

	Triakis scyllium MIP3 gene for macrophage inflammatory protein-3 alpha, complete cds	9.0E-22	81.0	3578	3719	<a href="#">AB174766.1</a>
dDocent_Contig_18203	Mustelus manazo DNA, HE1 SINE, clone:Mm 4	1.0E-19	92.0	244	318	<a href="#">AB027719.1</a>
	Mustelus manazo DNA, HE1 SINE, clone:Mm 3	2.0E-14	89.9	262	329	<a href="#">AB027718.1</a>
dDocent_Contig_5496	-					
	Scyliorhinus canicula Nanos1B protein (Nanos1B) gene, complete cds	4.0E-20	85.9	3860	3958	<a href="#">MH015180.1</a>
dDocent_Contig_5345	Scleropages formosus genome assembly, chromosome: 5	3.0E-11	95.7	32525953	32525999	<a href="#">LR584070.1</a>
	Scleropages formosus genome assembly, chromosome: 24	1.0E-10	93.9	16219013	16219061	<a href="#">LR584089.1</a>
dDocent_Contig_19072	-					
dDocent_Contig_8719	-					

## Anexo D

---



**Figura 9.** Análisis de agrupación bayesiana con SNP- $n$  con un  $K=3$  para las cuatro regiones del Pacífico norte mexicano.

## Anexo E

---

**Tabla 7.** Valores de  $F_{ST}$  pareados para las 4 regiones del Pacífico norte mexicano con SNP- $n$ . Debajo de la diagonal los valores de  $F_{ST}$  y por encima de la diagonal los valores  $p$ .

	OPBC	CGC	BGC	IS
OPBC	-	0.3200	0.8354	0.2174
CGC	0.0017	-	0.5923	0.2305
BGC	-0.0003	0.0004	-	0.2398
IS	0.0037	0.0021	0.0031	-

## Anexo F

---

**Tabla 8.** Valores de  $F_{ST}$  pareados para las 3 regiones del Pacífico norte mexicano con SNP- $o$ . Debajo de la diagonal los valores de  $F_{ST}$  y por encima de la diagonal los valores  $p$  después de la corrección de bonferroni.

	OPBC	CGC	BGC
OPBC	-	<b>0.00074</b>	<b>0.0004</b>
CGC	<b>0.07831</b>	-	0.36101
BGC	<b>0.06754</b>	0.0026	-