

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos Autor.

CICESE@ 2022. Todos los derechos reservados

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



**Maestría en Ciencias
en Ciencias de la Vida
con orientación en Biología Ambiental**

**Estructura social del Zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) en la
Isla Guadalupe, Baja California, México**

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

Presenta:

Rodrigo Huerta Patiño

Ensenada, Baja California, México
2022

Tesis defendida por
Rodrigo Huerta Patiño

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Horacio Jesús de la Cueva Salcedo
Codirector de tesis

Dr. Gustavo Cárdenas Hinojosa
Codirector de tesis

Miembros del Comité

Dr. Luis Manuel Enríquez Paredes

Dra. María Clara Arteaga Uribe

Dr. Ernesto García Mendoza



Dra. Ana Denise Re Araujo
Coordinadora del Posgrado en Ciencias de la Vida

Dr. Pedro Negrete Regagnon
Director de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Rodrigo Huerta Patiño** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental.

Estructura social del Zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) en la Isla Guadalupe, Baja California, México

Resumen aprobado por:

Dr. Horacio Jesús de la Cueva Salcedo

Codirector de tesis

Dr. Gustavo Cárdenas Hinojosa

Codirector de tesis

El zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) es una de las especies de zífidos más comunes y de distribución más amplia. Aspectos de su biología y comportamiento, como la estructura social y la genética, han sido poco estudiados. Se sabe que la estructura social influye en la dinámica poblacional de las especies y que poblaciones pequeñas y aisladas tienen mayor probabilidad de tener relaciones de parentesco estrechas. En consecuencia, es mayor la probabilidad de generar endogamia y sufrir depresión endogámica. Se evaluaron la fuerza y la temporalidad de las asociaciones entre individuos y la relación de parentesco por genética de la población. Se realizaron expediciones desde octubre de 2016 hasta octubre de 2021 a la isla Guadalupe en el Pacífico mexicano. Se fotografiaron las aletas dorsales para la foto-identificación y se colectaron biopsias. La diferenciación social, los índices de asociación y los análisis de red se calcularon con el software SOCPROG 2.9. Para el análisis de parentesco se obtuvo el ADN de 30 individuos mediante el método de sales y amplificando por PCR. Se evaluaron 14 microsatélites de cetáceos y la región control mitocondrial. Se encontró una sociedad en donde la mayoría de los individuos no se asociaron entre sí y las asociaciones existentes no fueron fuertes ni estables. En contraste, se encontró evidencia de asociaciones repetitivas de corto plazo y de largo plazo. El parentesco promedio entre los individuos fue bajo y las diadas con valores altos de asociación no tuvieron parentesco cercano. Se detectaron 17 pares de individuos con alto grado de parentesco identificando 13 posibles padres/madres. Se identificaron cinco haplotipos, de los cuales el haplotipo más frecuente en la isla es también el más común en California, EUA, y dos haplotipos que no han sido reportados para otras poblaciones. Existen individuos cuyos alelos y haplotipos son distintos a los de la mayoría. Este trabajo es el primero que realiza análisis sociales y moleculares en conjunto para *Z. cavirostris* en el mundo.

Palabras clave: asociaciones, fisión-fusión, parentesco, haplotipo, residente

Abstract of the thesis presented by **Rodrigo Huerta Patiño** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Sciences with orientation in [Environmental Biology](#)

Social structure of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) in Guadalupe Island, Baja California, Mexico

Abstract approved by:

Dr. Horacio Jesús de la Cueva Salcedo
Codirector de tesis

Dr. Gustavo Cárdenas Hinojosa
Codirector de tesis

Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) is one of the most common species of beaked whales and the one with the biggest distribution. Behavioral and biological aspects like social structure and genetics in this species are poorly understood. Social structure has an influence in the species populations dynamics and relatedness between individuals is higher in small and isolated populations. In consequence, it's easier to find inbreeding and inbreeding depression in this kind of populations. Strength and temporality of associations and genetic relatedness between individuals of Guadalupe Island were evaluated. Expeditions to the island were made between October 2016 to October 2021. Photographs of the dorsal fin for photo-id and biopsy samples were taken. Social differentiation, association index and network analysis were calculated using the software SOCPROG 2.9. To assess the relatedness DNA was obtained from 30 individuals using a salt method and PCR amplification. 14 cetacean microsatellites and mitochondrial control region were calculated. Most individuals do not tend to associate and most of the associations were weak and unstable. Nevertheless, there is evidence of repetitive short and long-term associations. Relatedness between individuals was low and pairs of individuals with high association values were not genetically related. 17 pairs of individuals with high degree of relatedness were found, including 13 possible parents. From the five identified haplotypes, the most frequent one in the island is also the most frequent in California, USA and two haplotypes were not registered before. Some individuals have alleles and haplotypes different from the resto of the population. This work is the first one to assess social structure and relatedness together for *Z. cavirostris* in the world.

Keywords: associations, fission-fusion, relatedness, haplotype, resident

Dedicatoria

A mi papá, gracias por siempre alentarme a seguir mis sueños.

Agradecimientos

Quiero agradecer a las instituciones que financiaron este proyecto: a la Office of Naval Research (ONR), a Marisla Foundation y a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). Agradezco también al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo otorgado para realizar mi maestría, así como al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) y al posgrado en Ciencias de la Vida por aceptarme como alumno.

Agradecer a mis codirectores de tesis. Al Dr. Horacio de la Cueva, gracias por aceptarme como su alumno, por siempre apoyar mis idas a campo, por sus comentarios, aportaciones a este trabajo y por siempre atender de manera rápida cualquier situación.

Al Dr. Gustavo Cárdenas Hinojosa, gracias por permitirme seguir siendo parte del proyecto, por confiar en mi trabajo, por siempre buscar que mi sueño de tema de tesis pudiera ser posible. Por siempre transmitirme tu conocimiento, pero principalmente por ser mi amigo y estar ahí cuando lo he necesitado.

A los miembros de mi comité, la Dra. María Clara Arteaga, el Dr. Ernesto García Méndez y al Dr. Luis Enríquez Paredes, gracias por enriquecer esta tesis un mejor trabajo con sus comentarios y sugerencias.

Agradezco de manera especial al Dr. Luis Enríquez Paredes y a la M. en C. Nelva Victoria por su paciencia y todo el tiempo dedicado al apoyarme en los análisis de laboratorio, por resolver todas mis dudas y transmitirme su conocimiento y experiencia. Sin su apoyo este proyecto no habría sido posible.

A todas las personas que han apoyado en campo y en el análisis de datos del proyecto, especialmente a Andrea, Diana, Jasivi y al equipo de Marecotel, Greg, Erin, Erin Keene, Brenda y David. También agradezco a los guardaparques de la isla y a la comunidad de pescadores, especialmente a los capitanes de panga, Martín y Jorge.

Agradezco a mi familia por siempre apoyarme y hacerme sentir acompañado aun estando lejos.

Finalmente, te agradezco Dany por haberme acompañado, ayudado y apoyado durante esta etapa. Por las risas, los consejos, las comidas, postres y aventuras. Gracias por hacer de Ensenada un mejor lugar.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas	ix
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes	2
1.1.1 Descripción de la especie	2
1.1.2 Información general de la especie	3
1.1.3 Estructura social	4
1.1.4 Parentesco y endogamia	5
1.1.4 Estudios mitocondriales	6
1.1.5 Estudios sobre el <i>Z. cavirostris</i> en México	7
1.2 Justificación	8
1.3 Hipótesis (opcional).....	9
1.4 Objetivos	9
1.4.1 Objetivo general	9
1.4.2 Objetivos específicos.....	9
Capítulo 2. Metodología.....	10
2.1 Área de estudio	10
2.2 Colecta de datos.....	11

2.2.1	Esfuerzo de búsqueda	11
2.2.2	Avistamientos y toma de muestras.....	11
2.3	Trabajo de gabinete	12
2.3.1	Procesamiento de imágenes	12
2.3.2	Análisis sociales	12
2.4	Trabajo de laboratorio	14
2.4.1	Extracción de ADN, genotipificación y secuenciación.....	14
2.4.2	Análisis de datos.....	15
Capítulo 3. Resultados		17
3.1	Foto-identificación	17
3.2	Análisis sociales	17
3.3	Análisis genéticos	22
Capítulo 4. Discusión.....		27
4.1	Estructura social.....	27
4.2	Parentesco.....	31
Capítulo 5. Conclusiones		37
Literatura citada		38
Anexos.....		47

Lista de figuras

Figura	Página
1. Representación gráfica de <i>Z. cavirostris</i> . Ilustrado por Uko Gorter en Encyclopedia of Marine Mammals.	3
2. Ubicación de la Isla Guadalupe, Baja California, México, y zonas de cañones submarinos (barras azules).	10
3. Curva acumulativa de individuos identificados contra el número acumulado de identificaciones durante el estudio.	17
4. Valores del índice de asociación (Peso medio) para todas las diadas posibles (izq) y valores máximos del índice de asociación (Peso medio) para cada diada por individuo (der).	18
5. Sociograma en arreglo circular basado en los valores del índice de asociación. Color rojo hembras y verde machos.	18
6. Análisis multidimensional (MDS) basado en los valores del índice de asociación. Color rojo hembras y verde machos.	19
7. Valores del índice de asociación (Peso medio) para todas las diadas posibles (izq) y valores máximos del índice de asociación (Peso medio) para cada diada por individuo (der).	20
8. Sociograma en arreglo circular basado en los valores del índice de asociación (siendo 0 cuando nunca estuvieron asociados y 1 cuando estuvieron asociados todo el muestreo).	20
9. Análisis multidimensional (MDS) basado en los valores del índice de asociación. Color rojo hembras y verde machos.	21
10. Análisis multidimensional (MDS) basado en los valores del índice de asociación por sexo. .	22
11. Valores del coeficiente de parentesco (TrioML) entre individuos.	25

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Tabla comparativa de valores de asociación promedio y máximo para los análisis con todos los individuos, todos los individuos sin las asociaciones madre cría, machos y hembras.	21
2. Asociaciones a largo plazo entre individuos de <i>Z. cavirostris</i>	22
3. Diversidad genética. Tamaño de alelos, número de alelos, heterocigosis esperada (He), heterocigosis observada (Ho) y coeficiente de endogamia. Locus fuera del equilibrio de H-W marcados en negritas.	23
4. Probabilidad de identidad para cada locus.	24
5. Frecuencias de haplotipos.	24
6. Parejas de individuos con valores altos de parentesco. Color rojo hembras y color verde machos.....	26
7. Tabla comparativa de valores de asociación promedio y máximo para los análisis con todos los individuos, todos los individuos sin las asociaciones madre cría, machos, hembras y otros estudios.	28
8. Lista de microsatélites de prueba.....	47
9. Valores de los coeficientes delta para las relaciones de parentesco alto.....	49
10. Individuos foto-identificados hasta octubre de 2021. Sexo, haplotipo y recapturas totales.	50
11. Individuos foto-identificados en cada año hasta 2021.....	52

Capítulo 1. Introducción

Se denomina estructura social al patrón en que se dan las relaciones sociales entre los individuos de una misma especie que coinciden en un determinado tiempo y espacio. Es un componente fundamental de la ecología poblacional pues tiene implicaciones importantes en el flujo de genes, el comportamiento y la transferencia de patógenos (Wilson, 1975; Hinde, 1976; Sutherland 1998; Altizer et al., 2003)

Las bases de la teoría de estructura social fueron creadas por antropólogos como Robert Hinde, quien estableció un modelo en el que se contemplan las asociaciones (formación de grupos) entre individuos, así como la calidad (fuerza de las asociaciones) y temporalidad de ellas (Whitehead, 1997). Formar agrupaciones tiene beneficios como el encontrar alimento de manera más rápida, cazar presas de mayor tamaño, la posibilidad de obtener una pareja y la defensa de crías o territorios (Wittemyer et al., 2005). Sin embargo, agruparse también representa un costo para el individuo; a mayor número de individuos en un grupo, aumentará la competencia, la probabilidad de transmisión de patógenos y la posibilidad de ser detectados por los depredadores (Altizer et al., 2003; Wittemyer et al., 2005, Trillmich y Cantor, 2018).

Una de las cuestiones más importantes a considerar en la estructura social de las especies es la variabilidad genética. En poblaciones pequeñas y aisladas, las opciones de apareamiento son limitadas, por lo que existe mayor probabilidad de apareamiento entre parientes (Keller y Waller, 2002). A este apareamiento se le ha denominado endogamia y tiende a incrementar la frecuencia de individuos homocigóticos en la población. La disminución en la viabilidad genética puede tener como consecuencia una reducción de la aptitud biológica de los individuos y en última instancia ocasionar una depresión por endogamia (Dobson, 1998; Keller y Waller, 2002).

Dentro de los cetáceos, los odontocetos presentan una gran variedad de estructuras sociales; desde una estructura jerárquica y estable como la de orcas (*Orcinus orca*), hasta sociedades poco estructuradas como ocurre en las especies de marsopas (familia Phocoenidae). Por ello, el comportamiento social de los odontocetos ha sido ampliamente estudiada (Wade et al., 2012). Sin embargo, algunas especies son difíciles de estudiar, como es el caso del zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) (Baird et al., 2006).

El zifio de Cuvier, *Ziphius cavirostris* G. Cuvier, 1823, es un cetáceo de la familia Ziphiidae, la segunda más diversa con 24 especies y seis géneros: *Berardius*, *Tasmacetus*, *Hyperoodon*, *Indopacetus*, *Mesoplodon* y *Ziphius* (Carol et al., 2021, Committee on Taxonomy, 2022). Los miembros de esta familia se distribuyen

en aguas profundas y lejanas a la costa, lo que en conjunto con su gran capacidad de buceo los convierte en una de las familias menos conocidas entre los mamíferos marinos (Baird et al., 2006). La mayor parte de los estudios ecológicos de *Z. cavirostris* se han enfocado en aspectos básicos como distribución, patrones de buceo y tamaño de grupo. En contraste, la estructura social o relaciones de parentesco han sido poco estudiados (Baird et al., 2006). La información que existe proviene de trabajos no publicados (Cioffi, 2020) o de estudios con poca cantidad de datos (Baird, 2019).

Se ha identificado una población potencialmente residente de *Z. cavirostris* en la reserva de la biosfera de la isla Guadalupe, que ha demostrado ser un laboratorio natural para comprender distintos aspectos de la especie (Cárdenas-Hinojosa et al., 2015; Schorr et al., 2022). El presente trabajo será el primero en evaluar en conjunto la estructura social mediante asociaciones y relaciones de parentesco entre individuos de *Z. cavirostris*.

1.1 Antecedentes

1.1.1 Descripción de la especie

Z. cavirostris es un mamífero marino perteneciente al orden Artiodactyla (Prothero et al., 2022). Es considerada la especie más común de la familia Ziphiidae, la de mayor abundancia a nivel mundial con la más amplia distribución y es la única representante actual del género *Ziphius* (Dalebout et al., 2005; Committee on taxonomy, 2022).

La cabeza es pequeña en comparación con el tamaño corporal y su rostro es corto y poco definido. En la parte dorsal del cráneo presenta una leve concavidad, la cual se acentúa con la edad y funciona como una característica diagnóstica de la especie (Heyning, 1989). En la garganta se localizan dos pliegues gulares en forma de V, que ayudan en la succión del alimento. Los machos adultos poseen un par de dientes cónicos en el extremo anterior de la mandíbula inferior. La cabeza es de color blanco en los adultos, extendiéndose tal coloración en mayor medida en los machos, incluso hasta alcanzar la aleta dorsal. Esta última es falcada y se localiza en el último tercio del cuerpo. El cuerpo es robusto y su coloración es gris oscuro, en algunos casos pudiéndose ver de color café por la presencia de una capa de diatomeas (Baird, 2018, Onofre-Díaz et al., 2022 en prensa). También es posible ver cicatrices circulares en todo el cuerpo provocadas por mordeduras de tiburón cigarro (*Isistius* sp.) (Baird, 2018). Los machos pueden ser identificados también

por la mayor cantidad de cicatrices lineares en el cuerpo resultantes de la interacción con sus congéneres (Figura 1) (Baird, 2018, Coomber et al., 2022). La talla máxima para ambos sexos es de siete metros y se estima que las crías pueden medir 2.7 metros al nacer (Baird, 2018).

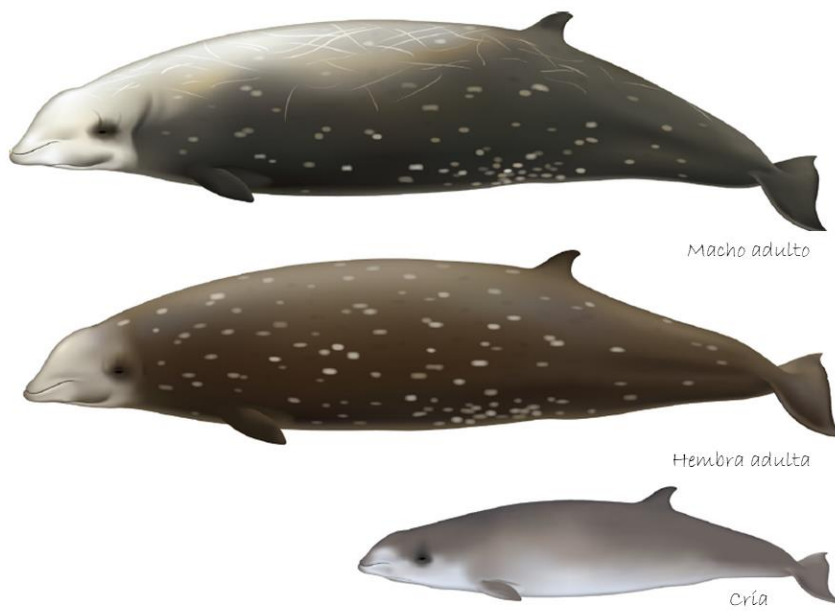


Figura 1. Representación gráfica de *Z. cavirostris*. Ilustrado por Uko Gorter en Encyclopedia of Marine Mammals.

1.1.2 Información general de la especie

La mayor parte de la información sobre *Z. cavirostris*, proviene de estudios realizados en Hawaii, el mar Mediterráneo, las costas de Carolina del Norte y la costa oeste de Estados Unidos, principalmente en California. La mayoría de estos se han enfocado en aspectos ecológicos básicos de la especie, tales como su distribución (Moulins et al., 2007; Gannier y Epinat, 2008; Falcone et al., 2009; Tepsich et al., 2014; Arcangeli et al., 2015; McLellan et al., 2018), fidelidad a un sitio (McSweeney et al., 2007), patrones de buceo (Baird et al., 2006; Schorr et al., 2014; Gannier, 2015, Shearer et al., 2019), tamaño de grupo (Baird et al., 2006; MacLeod y D'Amico, 2006; McSweeney et al., 2007; Moulins et al., 2007; Gannier y Epinat, 2008; Arcangeli et al., 2015; McLellan et al., 2018) y abundancia (Moore y Barlow, 2013, Barlow et al., 2021).

Su distribución es cosmopolita y su presencia se relaciona a islas oceánicas y zonas con cañones submarinos o con profundidades medias de 1000 metros (Baird et al., 2006; Moulins et al., 2007; Gannier y Epinat, 2008; Falcone et al., 2009; Tepsich et al., 2014; Arcangeli et al., 2015; Cárdenas-Hinojosa et al.,

2015; Lanfredi et al., 2016; McLellan et al., 2018). Usualmente pasan poco tiempo en superficie y generalmente realizan buceos de 1400 m de profundidad y 60 minutos, aunque pueden alcanzar los 2992 m y 222 minutos (Schorr et al., 2014; Quick et al., 2020).

Las estimaciones de abundancia poblacional se han llevado a cabo principalmente en Estados Unidos y se han obtenido a partir de distintas técnicas. Basado en transectos lineales, en la costa oeste de Estados Unidos la abundancia de la especie muestra una tendencia a la baja, disminuyendo de 10771 individuos en 1991 a 7550 en 2008 (Moore y Barlow, 2013). Mediante detecciones acústicas realizadas en 2016, se estima que en la misma zona existen 5,454 animales (Barlow et al., 2021). Finalmente, utilizando datos de foto-identificación de 2007 a 2018, Curtis y colaboradores (2021) realizaron un modelo bayesiano de marcaje-recaptura en el que estimaron un total de 1107 individuos en la zona de guerra anti-submarina del sur de California.

Si bien, dichas estimaciones muestran que la especie es algo abundante, los catálogos de foto-identificación son pequeños y usualmente, se requieren de muchos años de estudio para conformarlos. El número de individuos foto-identificados por estudio ronda entre los 40 y 60, llegando hasta 242 (Ballardini et al., 2005; McSweeney et al., 2007; Falcone et al., 2009; Baird, 2019; Cioffi, 2020)

La tasa de encuentro reportada para la especie alrededor del mundo es baja, siendo desde 0.01 a 0.17 grupos/hora (MacLeod et al., 2004; Baird et al., 2006; McSweeney et al., 2007; Falcone et al., 2009; Baird et al., 2013; Cárdenas-Hinojosa et al., 2015).

1.1.3 Estructura social

Para realizar estudios de estructura social se requiere un gran número de observaciones dentro de las cuales exista una tasa de recaptura considerable. Lo anterior se dificulta en la familia Ziphiidae, debido a su gran capacidad de buceo, su preferencia por aguas oceánicas y al poco tiempo que pasan en superficie (Tyack et al., 2006; Schorr et al., 2014; Shearer et al., 2019).

A partir de estudios a largo plazo y utilizando la foto-identificación, se ha podido estudiar las características de las asociaciones en distintas especies de la familia como lo son el zífido de Baird (*Berardius bairdii*) (Fedutin et al., 2014), el zífido de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) (Baird, 2019) y el zífido calderón boreal (*Hyperoodon ampullatus*) (Gowans et al., 2001). Para *B. bairdii*, Fedutin y colaboradores (2014)

encontraron patrones de asociación no aleatorios entre individuos, algunos de los cuales, mantuvieron asociaciones a largo plazo con otros. Dichas relaciones se estima que fueron entre machos, debido al alto nivel de cicatrices que presentaban en el cuerpo (Fedutin et al., 2014). La estructura social encontrada fue del tipo fisión-fusión, la cual se caracteriza por un cambio constante en el número de individuos y en los miembros del grupo (Trillmich y Cantor 2018). Para *H. ampullatus* también se encontró una sociedad del tipo fisión fusión y las asociaciones a largo plazo se dieron entre machos adultos (Gowans et al., 2001). *M. densirostris*, mantiene relaciones más estables entre hembras, como parte de una estrategia denominada poliginia de defensa de hembras, en la que un macho defiende a varias hembras receptivas (Claridge, 2006; McSweeney et al., 2007; Baird, 2019).

En cuanto a *Z. cavirostris* un estudio reciente encontró evidencia de una estructura del tipo fisión-fusión sin asociaciones a largo plazo. Sin embargo, los resultados podrían no ser concluyentes debido a que el número de individuos con recapturas fue muy bajo (Cioffi, 2020). Otros estudios han reportado asociaciones muy fluidas entre los individuos y pocas asociaciones a largo plazo entre machos (McSweeney et al., 2007; Baird, 2019)

La estructura social de esta especie es poco conocida y los estudios se han enfocado principalmente en análisis del tamaño y composición de los grupos. En general el tamaño de sus grupos es pequeño comparado con otras especies de odontocetos y zífidos. Se avistan desde individuos solitarios hasta grupos de 15. El promedio es de dos a tres individuos. Los grupos presentan una composición muy variable, con hembras y machos de distintas clases de edad (Baird et al. 2006; MacLeod y D'Amico, 2006; McSweeney et al., 2007; Moulins et al., 2007; Gannier y Epinat, 2008; Falcone et al., 2009; Moore y Barlow, 2013; Arcangeli et al., 2015; McLellan et al., 2018).

1.1.4 Parentesco y endogamia

Aunque los marcadores genéticos tipo microsatélites han sido ampliamente utilizados en estudios sobre el parentesco o los niveles de endogamia en cetáceos (Parsons et al., 2003; Pomilla y Rosenbaum, 2006; Deecke et al., 2010), son pocos los estudios realizados en la familia Ziphiidae debido a la dificultad en la obtención de muestras.

Patel y colaboradores (2017) examinaron muestras de 113 individuos del zífido de Gray (*Mesoplodon grayi*) varados en Nueva Zelanda durante un periodo de 20 años. Estos autores utilizaron 16 microsatélites para

estimar el nivel de parentesco entre individuos. Los autores no encontraron evidencia de consanguinidad entre individuos adultos de un mismo varamiento. Con base en ese resultado, sugieren que, las crías de ambos sexos se dispersan del grupo natal. A pesar de la falta de datos de foto-identificación, los autores no rechazan que los grupos analizados reflejen una sociedad del tipo fisión-fusión, cuyos grupos son formados para actividades de alimentación o reproducción. Para la población de *H. ampullatus* del cañón del Gully, Nueva Escocia, no se reportó evidencia de endogamia a pesar de ser una población pequeña, relativamente aislada y con filopatría por parte de ambos sexos. Se encontraron relaciones de parentesco mayores a 0.5, que es el promedio esperado para relaciones de hermanos o madres/padres-crías (Dalebout et al., 2006). En otro estudio con la misma especie, se analizaron 128 individuos con 37 microsatélites sin encontrar relaciones de parentesco estrechas, ni evidencia de endogamia a pesar de que se incluyeron poblaciones pequeñas con baja diversidad genética. Contrario al patrón general de cetáceos, encontraron mayor evidencia de dispersión por parte de las hembras (Feyrer et al., 2019).

1.1.4 Estudios mitocondriales

La región control mitocondrial ha sido utilizada como herramienta para detectar la estructura social y parentesco de algunas especies de cetáceos como cachalotes (*Physeter macrocephalus*) (Richard et al., 1996) y orcas (*O. orca*) (Barret-Lenard, 2000). En ambas especies los grupos se caracterizan por mantener linajes maternos (Richard et al., 1996; Barret-Lenard, 2000). En ciertos casos puede haber más de un haplotipo por grupo, sin embargo, existen haplotipos característicos de cada uno (Richard et al., 1996). En cuanto a *Z. cavirostris* los estudios de ADN mitocondrial no han explorado lo anterior, enfocándose principalmente en la determinación de haplotipos para análisis de diversidad en escalas geográficas grandes.

El trabajo más completo enfocado al *Z. cavirostris* realizado hasta la fecha con ADN mitocondrial es el de Dalebout y colaboradores en el 2005. Los autores utilizaron un fragmento de 290 pb de la región control mitocondrial de 87 muestras para evaluar la estructura y diversidad de la especie a nivel mundial. A pesar de la distribución cosmopolita de esta especie, reportaron 33 haplotipos distribuidos en cuatro grupos con frecuencias distintas para cada cuenca oceánica y, por ende, niveles de diferenciación molecular altos entre ellas. Por lo tanto, los autores sugieren que al menos las hembras muestran filopatría y tienen poco movimiento entre cuencas oceánicas. Cabe destacar que en dicho estudio solamente se incluyen 22 muestras del Pacífico Oriental, pero ninguna proveniente de la zona de Isla Guadalupe.

En un estudio más reciente y con mayor resolución, Morin y colaboradores (2013) analizaron el mitogenoma de 22 individuos de *Z. cavirostris* provenientes tanto del Atlántico como del Pacífico, incluyendo una de la región de Baja California. Encontraron 21 haplotipos agrupados en tres clado: Pacífico, Atlántico y uno más con una mezcla de ambos. Lo anterior, aunque sugiere un reciente intercambio genético entre individuos de ambos océanos, no permite descartar el aislamiento de algunas poblaciones, ya que los haplotipos más parecidos correspondían también a zonas geográficas cercanas.

1.1.5 Estudios sobre el *Z. cavirostris* en México

Son pocos los reportes o estudios realizados sobre *Z. cavirostris* en México. La mayoría se basan en varamientos o avistamientos durante estudios enfocados en otros cetáceos y mamíferos marinos.

Barlow y colaboradores (1997) en 1995 realizaron esfuerzo de búsqueda en el sur del Golfo de California con la finalidad de mejorar las estimaciones de abundancia de cetáceos en transectos lineales. Llevaron a cabo grabaciones acústicas y registraron los patrones de buceo de especies con gran capacidad de buceo. Obtuvieron 21 avistamientos de *Z. cavirostris*.

De manera oportunista Taylor y colaboradores (2004) reportaron el varamiento de dos organismos en Isla San José, Baja California Sur. La causa del varamiento se relaciona a un estudio sísmico que produjo sonidos de alta intensidad, pero con frecuencias más bajas que las registradas para sonares militares. Aunque no pudieron llegar a resultados concluyentes, en caso de estar relacionado con las exploraciones sísmicas ocurridas en la zona, sería el primer caso de varamiento de cetáceos causado por frecuencias bajas menores a 1 kHz.

El primer trabajo enfocado exclusivamente al estudio de la familia Ziphiidae en México fue realizado por Cárdenas-Hinojosa (2008). En el periodo de muestreo de 2004 a 2006, observó que el *Z. cavirostris* fue la especie más común con 20 avistamientos. Con dichos avistamientos se generó un análisis de predicción de hábitat mediante un modelo aditivo generalizado. Los valores de presencia más altos se encontraban en aguas a partir del talud continental y en zonas cercanas a un cañón submarino.

Los estudios sobre esta especie en la Isla Guadalupe son escasos y recientes. Gallo-Reynoso y Figueroa-Carranza (1998), mientras realizaban estudios enfocados a pinnípedos, registraron dos avistamientos de *Z. cavirostris* (con siete y cinco individuos respectivamente). Mientras que Gallo-Reynoso y Hoyos-Padilla

(2015), describieron el varamiento de una cría de *Z. cavirostris* en el Noreste de la isla en el 2010. Los autores concluyen que la cría pudo haber muerto por hipoxia al exceder su capacidad de buceo.

Cárdenas-Hinojosa y colaboradores (2015) reportaron un total de 67 avistamientos de *Z. cavirostris* en la Isla Guadalupe; 24 de estos fueron realizados de manera oportunista del 2006 al 2008, los otros 43 fueron parte de un estudio piloto sobre la especie en la zona en 2009. La mayoría de estos avistamientos ocurrieron en el Noreste de la isla, a una tasa de 0.17 grupos por hora y con un promedio de tres individuos por grupo. Además, se registraron eventos de alimentación y 15 avistamientos de madres con cría, lo que permite suponer que la isla es un lugar de alimentación y crianza para la especie.

A partir del año 2016 se inició un programa de monitoreo de *Z. cavirostris* en la isla Guadalupe. Hasta mayo de 2022 se han registrado un total de 539 avistamientos de la especie; de los cuales el 20% fueron individuos solitarios. Se han observado grupos de hasta nueve individuos, con un promedio de 2.82. Un total de 87 individuos han sido foto-identificados, de los cuales 58 individuos han sido observados en más de una ocasión y 12 de ellos tienen recapturas de más de 10 años. Además, se han documentado 17 pares de madres con cría. La alta tasa de recaptura sugiere una población residente a la isla (Schorr et al., 2022).

1.2 Justificación

Estudiar características sociales como las asociaciones entre individuos es de gran importancia ya que tienen influencia sobre aspectos reproductivos, la dinámica poblacional y la transferencia de patógenos (Wilson, 1975; Sutherland 1998; Altizer et al., 2003); especialmente en poblaciones pequeñas y poco conocidas. La población de *Z. cavirostris* de la Isla Guadalupe es pequeña, residente y aparentemente aislada de otras poblaciones (Cárdenas-Hinojosa et al., 2015; Cárdenas-Hinojosa et al., 2021), por lo que existe la posibilidad de que esté sujeta a endogamia. Esto podría comprometer la viabilidad de los individuos y en última instancia afectar distintos parámetros poblacionales (Keller y Waller, 2002). Evaluar el parentesco entre individuos permite detectar si existe endogamia en la población. Estudiar el tipo de asociaciones y el nivel de parentesco entre los individuos permite hacer inferencias sobre el tipo de actividades (apareamiento, crianza, alimentación) que realizan en determinada zona y de esta forma identificar sitios clave para la conservación de las especies (Whitehead, 1997). Cabe destacar que, por el momento, la población no está sujeta a disturbios antropogénicos importantes en la Reserva de la Biosfera de la Isla Guadalupe. Lo anterior y la alta tasa de recaptura, la convierte en un modelo de estudio natural que permite establecer una línea base de características poblacionales, ecológicas y etológicas. Esto

permitirá incrementar el conocimiento de la especie y realizar comparaciones con poblaciones que sí están sujetas a disturbios antropogénicos para fines de conservación o mitigación.

1.3 Hipótesis (opcional)

Con base en estudios de foto-identificación, la estructura social del *Z. cavirostris* en la Isla Guadalupe es del tipo fisión-fusión con pocas asociaciones estables. Debido a la alta tasa de recapturas la especie tiene alta fidelidad a la isla y, por lo tanto, existe parentesco entre individuos y endogamia.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Analizar el tipo de estructura social y estimar el nivel de parentesco entre los individuos muestreados de *Z. cavirostris* de Isla Guadalupe para entender sus patrones de comportamiento y aportar información sobre el estado de su población.

1.4.2 Objetivos específicos

- Usando como base la foto-identificación, para estimar la fuerza y la estabilidad de las asociaciones entre individuos.
- Evaluar los patrones de asociación intra e inter sexo.
- Identificar si existe parentesco cercano entre individuos con altos índices de asociación.
- Caracterizar genéticamente a los individuos de la población (Identificación del sexo, haplotipo y genotipo)
- Analizar los niveles de parentesco dentro de la población.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

La reserva de la Biosfera de la Isla Guadalupe se encuentra a 352 km al suroeste de Ensenada, Baja California, México ($28^{\circ} 52' - 29^{\circ} 11' N$ y $118^{\circ} 13' - 118^{\circ} 21' O$) (Diario Oficial de la Federación, 2005). Su longitud es de 37 km de largo y tiene 8.5 km de ancho, con una altura máxima de 1,300 m sobre el nivel del mar (Figura 2). Es de origen volcánico, carece de plataforma continental y está rodeada de aguas profundas que alcanzan hasta 3,600 m. En el sur de la isla se extiende una plataforma costera que conecta la isla con los islotes El Toro y El Zapato. En el noreste de la isla se encuentra una gran zona de cañones submarinos; presenta unos cuantos más cerca del Campo Lima y la Punta Proa. La zona oriente está protegida del viento y el oleaje que procede del noroeste (Gallo-Reynoso y Figueroa-Carranza, 2005). El sistema de la corriente de California acarrea agua con salinidades y temperaturas bajas a la isla (Castro et al., 2005).

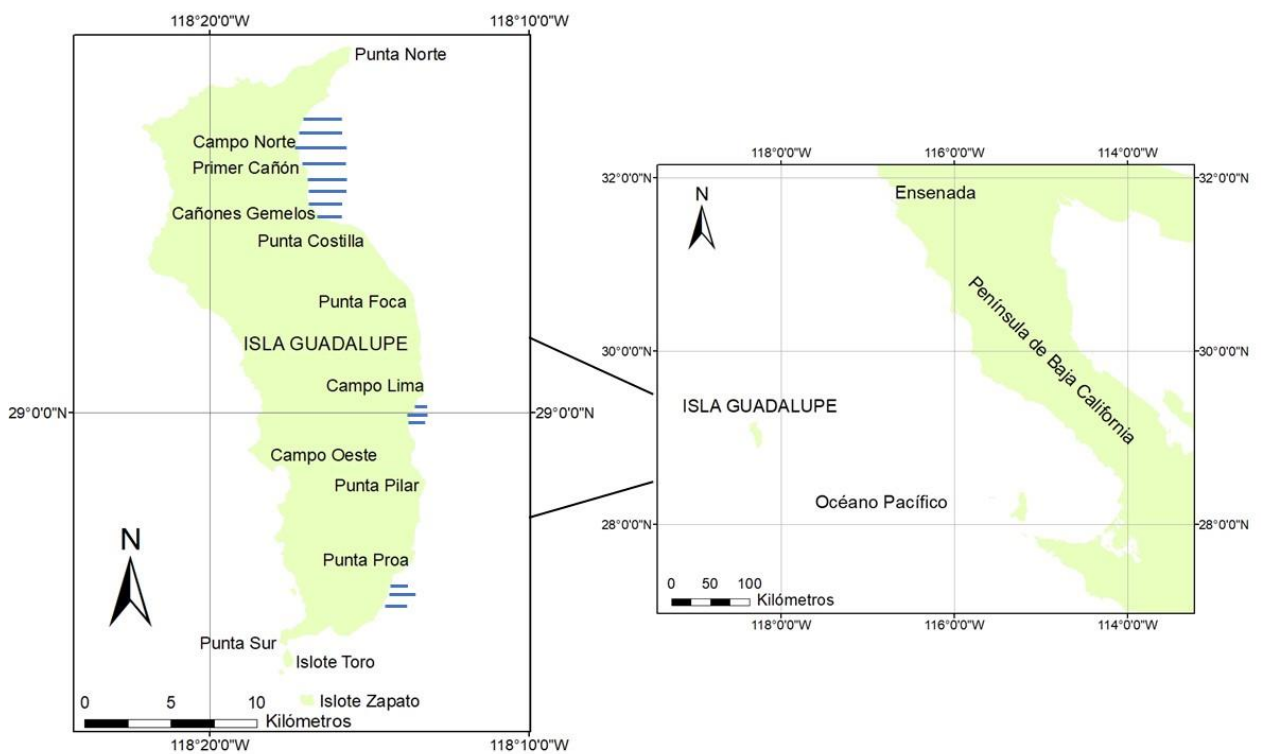


Figura 2. Ubicación de la Isla Guadalupe, Baja California, México, y zonas de cañones submarinos (barras azules).

La temperatura superficial promedio del mar es de 18°C. De diciembre a marzo la temperatura es baja con temperaturas cercanas a los 15°C. En contraste, de junio a noviembre las aguas son más calientes alcanzando los 20-21°C (Durazo et al., 2005; Hernández de la Torre et al., 2005). La productividad en la Isla Guadalupe es muy variable y es fuertemente afectada por fenómenos oceanográficos de gran escala, aumentando bajo la influencia del fenómeno de La Niña y disminuyendo con la presencia del fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENSO) (Hernández de la Torre et al., 2005).

2.2 Colecta de datos

2.2.1 Esfuerzo de búsqueda

Se realizaron navegaciones sin rumbo definido de octubre de 2016 a octubre de 2021 a bordo de diferentes plataformas de observación, desde embarcaciones pequeñas (6 m longitud) hasta embarcaciones grandes (27 m longitud). Las navegaciones se llevaron a cabo principalmente en el lado este de la isla ya que se tiene una mayor protección del viento y del oleaje del norte que predomina en la zona. La búsqueda de los organismos se realizó con dos a cuatro observadores utilizando binoculares Celestron (EUA) 10x50 siempre que el estado del mar lo permitiera (vientos en la escala de Beaufort 0-3).

2.2.2 Avistamientos y toma de muestras

Durante los avistamientos y con el fin de identificar a los individuos, se tomaron fotografías de la aleta dorsal por ambos lados (izquierdo y derecho) con cámaras SLR Nikon (Japón) modelos D7000, D7100 y D7200 y lentes 18mm-300mm. Se registró la fecha, hora y posición geográfica del avistamiento (GPS), el número de individuos, la composición del grupo (clase de edad y sexo), así como algunas variables ambientales (vientos en escala de Beaufort, temperatura superficial del mar mediante un termómetro de mercurio (México), altura del oleaje en m y visibilidad en km).

Una vez tomadas las fotografías e identificados los individuos dentro del grupo, se procedió a la toma de biopsias utilizando una ballesta y flechas con una punta modificada. Con el fin de ejercer el menor disturbio posible en los animales, solamente se tomó una muestra por individuo durante todo el periodo de muestreo. En el caso de madres con cría, se tomó muestra únicamente de la madre sin interponer la

embarcación entre ambas. Las biopsias de cría fueron tomadas cuando éstas tenían aproximadamente un año de edad. La piel de la muestra fue separada de la grasa y almacenada en viales con alcohol grado molecular y mantenidas en congelación.

2.3 Trabajo de gabinete

2.3.1 Procesamiento de imágenes

Se revisaron todas las fotografías obtenidas durante cada avistamiento tanto del costado derecho como izquierdo con el fin de diferenciar cada uno de los individuos observados durante el día. Se seleccionaron las mejores fotografías de cada individuo y se editaron y recortaron en el programa ACDsee Photo Studio Professional 2020. Posteriormente se trasladaron a un formulario de Access en donde se asignó a cada fotografía una categoría de calidad (1) excelente, (2) suficiente y (3) mala; así como una categoría de ángulo (1) dorso perpendicular a la cámara, (2) dorso ligeramente fuera de ángulo y (3) dorso distorsionado (60-90 grados fuera de la dirección de toma). Se agregaron algunas características referentes al dorso de los animales, tales como la presencia de muescas en la parte delantera o trasera de la aleta dorsal o la presencia de marca satelital. Posteriormente, se compararon las fotografías a escalas intra-anual e inter-anual y se le asignó a cada individuo una clave única de catálogo. El sexo y clase de edad de los individuos fue determinado siguiendo tanto los criterios de McSweeney y colaboradores 2007, Coomber y colaboradores 2016 y Coomber y colaboradores 2022.

2.3.2 Análisis sociales

Se tomaron como base las tablas de avistamientos y recapturas previamente elaboradas como parte del trabajo de monitoreo del proyecto *Z. cavirostris* y otros cetáceos de la isla Guadalupe. En la Figura 3 y en la Figura 4 se muestran ejemplos de ambas. Se elaboró una base de datos con la fecha de todos los avistamientos de 2016 al 2021, número de catálogo de los individuos observados en cada uno y una base de datos complementaria con el sexo de los individuos para llevar a cabo los análisis de asociación en el programa Socprog 2.9 (Whitehead 2009) para la elaboración de los análisis de asociación. El número acumulado de individuos foto-identificados de la población durante el periodo de muestreo (curva de descubrimiento) se utilizó como indicador de la representatividad del esfuerzo de foto-identificación. Con

el fin de saber qué tan variado es el sistema social, se obtuvo el estimado de diferenciación social y su error estándar. Este índice describe si algún valor de asociación predomina o si todos los valores se presentan por igual. Valores del índice menores a 0.3 indican sociedades homogéneas (gran variedad de valores de asociación) y valores mayores a 2 indican sociedades extremadamente diferenciadas (un valor de asociación predomina). Se calculó el estimado del coeficiente de correlación entre los índices de asociación verdaderos y los índices de asociación calculados para detectar el poder del análisis (Whitehead, 2015).

Para el análisis de asociaciones, se utilizó el índice de peso medio, el cual toma valores de 0 cuando los individuos nunca fueron avistados juntos y valores de 1 cuando estuvieron juntos durante todo el muestreo. Este índice es el recomendado cuando no es posible foto-identificar a todos los individuos que estaban presentes en un avistamiento (Whitehead, 2015). Para el caso particular de este trabajo, sólo fueron considerados aquellos individuos foto-identificados que se vieron en más de tres ocasiones. Se obtuvo una matriz de asociaciones, así como el promedio del índice de asociación y el promedio del máximo de asociación. En este último caso, se describe solamente el valor más alto de asociación entre dos individuos (uno para cada individuo considerado en el análisis).

Con base en la matriz de asociaciones entre individuos se construyó un sociograma circular y un análisis multidimensional. En estos gráficos las asociaciones entre individuos se representan por una línea que los interconecta y cuyo grosor refleja el valor del índice de asociación; a mayor grosor, más alto es el valor de asociación. Adicionalmente, la misma matriz de asociaciones permitió construir una distribución de frecuencias del número total de asociaciones y de los valores máximos de asociación. En ambos casos el conteo total de asociaciones considera ambos lados de la matriz.

Para determinar si dichas asociaciones eran aleatorias, se realizó una prueba de preferencia/evasión de asociaciones descrito por Bejder y colaboradores (1998) y modificado por Whitehead (2009), que consiste en una chi-cuadrada de dos colas ($\alpha=0.05$) para la que se va incrementando el número de permutaciones hasta que el valor de p se estabiliza.

Con el fin de detectar si existe un patrón de asociación diferencial entre machos y hembras, todos los análisis de asociación se llevaron a cabo con restricciones en función del sexo de los individuos. Para ello se consideraron aquellos individuos con registros fotográficos que inequívocamente mostraran las características morfológicas correspondientes a cada sexo, así como los que se pudieron confirmar mediante identificación molecular.

Adicionalmente todos los análisis anteriores fueron realizados de nueva cuenta sin tomar en cuenta las asociaciones madre-cría. Las últimas fueron incluidas una vez que fueron observadas sin asociación cercana a su madre.

2.4 Trabajo de laboratorio

2.4.1 Extracción de ADN, genotipificación y secuenciación

La extracción de ADN se realizó siguiendo el protocolo rápido de extracción de sales de Aljanabi y Martínez (1997) y su rendimiento se evaluó de forma semicuantitativa mediante una electroforesis en gel de agarosa teñido con GelGreen® a una concentración final de 5X.

Se probó un conjunto de 39 microsatélites de cetáceos (Anexo A), incluidos algunos específicos para zifidos. Los marcadores microsatélites (STR) se amplificaron en un volumen de reacción de PCR de 14.5 μ l (20 mM de Tris-HCl pH 8.4, 50 mM de KCl, 180 μ M de dNTPs, 1.2 U/ μ L de ADN Taq polimerasa Promega™, 1.5 mM de MgCl₂, 0.15 μ M de cebador forward marcado con fluorocromo, 0.15 μ M de cebador reverse y de 10 a 15 ng de ADN genómico).

Como protocolo de control y calidad, para cada grupo de muestras amplificadas se incluyó un control negativo de PCR (sin ADN), un control positivo (ADN previamente analizado de manera exitosa) y varias réplicas dirigidas de las muestras problema, siguiendo las recomendaciones de Morin y colaboradores (2010).

El éxito de amplificación se verificó mediante electroforesis en geles de agarosa a 1.5%. Aquellos microsatélites cuya amplificación fue exitosa, fueron probados en cinco individuos y se evaluaron a través de una electroforesis capilar automatizada y un análisis de fragmentos en un secuenciador ABI3710 (Applied Biosystems, EUA). Los archivos digitales del análisis de fragmentos o electroferogramas, se analizaron con el software GeneMarker V1. 85 (SoftGenetics LLC, EUA) (Selkoe y Toonen, 2006) para registrar el tamaño de los alelos y asignar los genotipos multilocus a cada individuo. Después de una primera revisión de los microsatélites amplificados, se seleccionaron aquellos que exhibieron electroferogramas con patrones no ambiguos y que fueran polimórficos. Al final, se seleccionaron 14 microsatélites con los que se amplificaron todas las muestras en reacciones múltiples en función del

fluorocromo y tamaño de los alelos. Este conjunto de amplificaciones se realizó en 5.0 μ l del sistema QIAGEN Multiplex PCR, 0.2 μ l de cada mezcla de cebador microsatélite (10 μ M), entre 10 y 15 ng de ADN genómico y H₂O ultrapura hasta completar 10 μ l de volumen total. Se amplificaron usando el perfil de temperatura recomendado por el fabricante.

Adicionalmente, se amplificó la región control mitocondrial mediante PCR para todas las muestras. Para ello, se añadió a cada tubo 23.5 μ l de solución amortiguadora de PCR descrita anteriormente, pero a una concentración de 1.5 magnesio, 1.0 μ l de Taq polimerasa 1:4, 1.0 μ l de ADN producto de la extracción y 1.0 μ l del mix del cebador de la región control (forward y reverse).

Los productos de PCR de la región control fueron secuenciados de forma automatizada en una sola dirección y solo en los casos en que fue necesaria una verificación, se secuenció en la dirección complementaria. Los cromatogramas fueron evaluados mediante el software Chromas Pro (Technelysium, Australia). Las secuencias fueron editadas y alineadas para homogenizar la longitud de las secuencias homólogas de todas las muestras a 443 pares de bases.

El sexo de los individuos se identificó mediante la amplificación por PCR de la región ZFX/ZFY con cebadores específicos para odontocetos siguiendo los protocolos descritos por (Gilson et al., 1998).

2.4.2 Análisis de datos

La base de datos con los genotipos multilocus de los 14 microsatélites seleccionados se revisó en el macro de Excel Microsatellite Toolkit v3.1.1 (Park, 2001) para detectar la presencia de genotipos duplicados (recapturas no identificadas), intervalos alélicos grandes o errores tipográficos. La base depurada se analizó con el programa GENALEX v6.3 (Peakall y Smouse, 2006) para calcular los estadísticos descriptivos para el conjunto de microsatélites: Número y frecuencia de alelos por locus, heterocigosis observada (H_o), heterocigosis esperada (H_e) y la prueba de equilibrio de Hardy-Weinberg. Además, en el mismo se obtuvo el coeficiente de endogamia para la población (F_{is}). Adicionalmente, se calcularon la probabilidad de identidad y el poder informativo de mediante el programa GIMLET V1.3.3 (Valière, 2002).

El programa COANCESTRY V1.0.1.10 (Wang, 2011) se utilizó para calcular los coeficientes de parentesco con base en el estimador de máxima verosimilitud triádico (Wang, 2007), así como la probabilidad de que

dos individuos compartan genes idénticos por descendencia ($\delta 7$, $\delta 8$ y $\delta 9$). Finalmente, se realizó un análisis de asignación parental con el programa GIMLET V1.3.3 (Valière, 2002).

Las secuencias de ADN mitocondrial fueron analizadas en el programa DnaSP v6.12.03 (Rozas et al., 2017) y se calculó la diversidad haplotípica y nucleotídica.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Foto-identificación

Del 2006 al 2021 se foto-identificaron un total de 79 individuos. En la Figura 3 se puede observar la tasa de descubrimiento para todos los individuos. La curva llega a una asíntota, lo que significa que en los últimos muestreos son pocos los nuevos individuos foto-identificados.

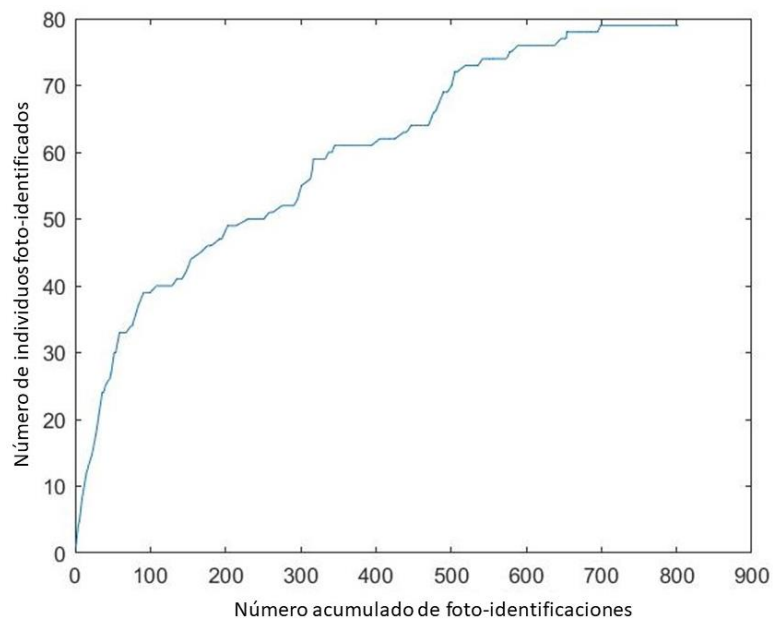


Figura 3. Curva acumulativa de individuos identificados contra el número acumulado de identificaciones durante el estudio.

3.2 Análisis sociales

Para los análisis sociales, fueron considerados 51 individuos, que son aquellos que fueron vistos en más de tres ocasiones, resultando en un total de 1325 posibles diadas. Los valores del índice de asociación fueron predominantemente cercanos a cero (Figura 4) y el coeficiente de diferenciación social fue de 2.109 ($EE=\pm 0.139$). La correlación entre los índices de asociación verdadero y el calculado fue de 0.895 ($EE=\pm 0.010$).

No se obtuvieron valores de 1, valor que indica asociaciones duraderas o estables. Al analizar las asociaciones máximas que consideran solamente la asociación más alta entre un par de individuos, se observa que la mayoría corresponde a valores moderados (cerca de 0.5) y 12 diadas presentaron valores mayores a 0.6 (Figura 4). El promedio general del coeficiente de asociación fue de 0.04, mientras que el promedio de los valores máximos de asociación fue de 0.47.

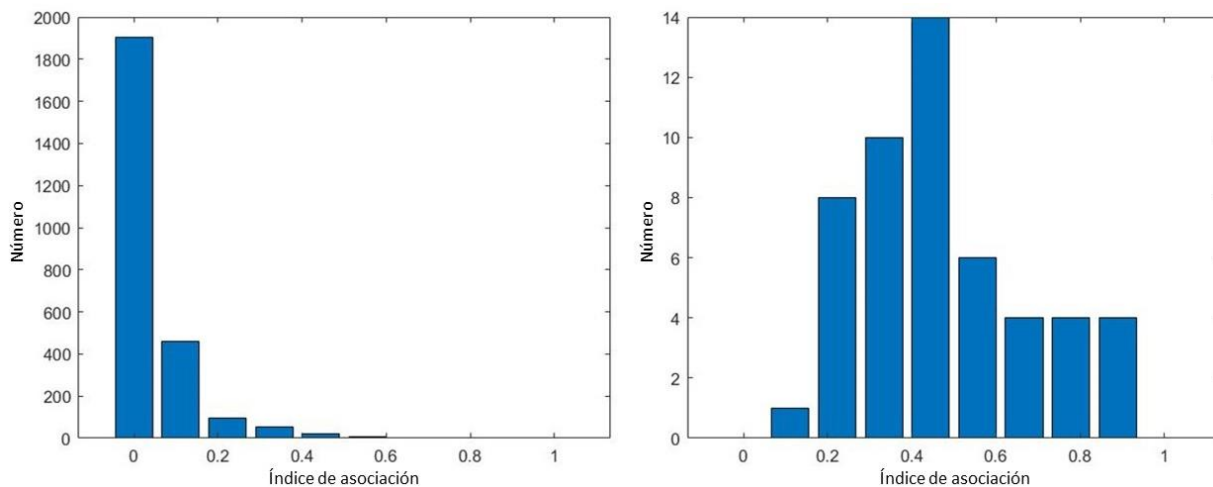


Figura 4. Valores del índice de asociación (Peso medio) para todas las diadas posibles (izq) y valores máximos del índice de asociación (Peso medio) para cada diada por individuo (der).

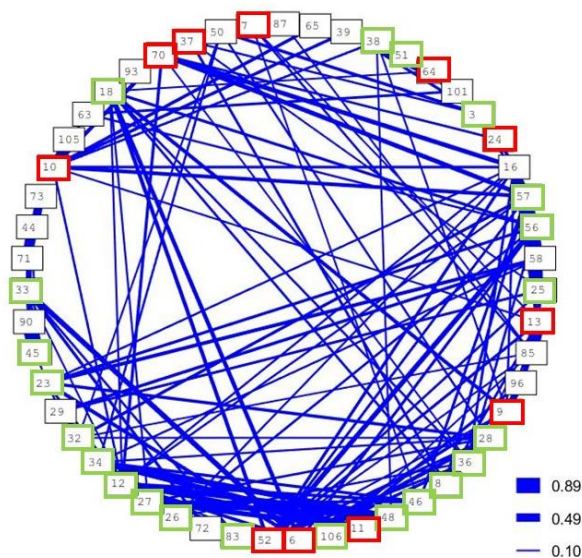


Figura 5. Sociograma en arreglo circular basado en los valores del índice de asociación. Color rojo hembras y verde machos.

A partir de los valores del índice de asociación, se generaron dos sociogramas de red. El primer sociograma es en arreglo circular y en éste los individuos fuertemente asociados se encuentran acomodados de manera cercana (Figura 5). El segundo es un arreglo multidimensional en el que se puede identificar tendencias de asociación de los individuos y visualizar agrupaciones dentro de la población (Figura 6). En este caso, se puede observar un grupo bien diferenciado del resto de los individuos y otros dos grupos que mantienen ciertas asociaciones entre sí.

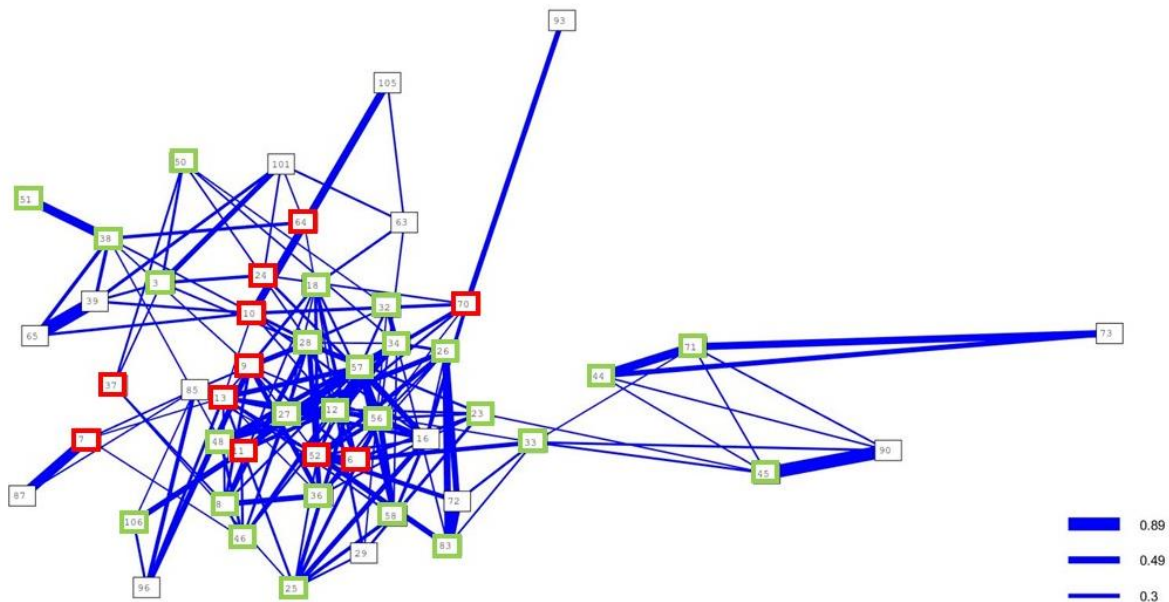


Figura 6. Análisis multidimensional (MDS) basado en los valores del índice de asociación. Color rojo hembras y verde machos.

La prueba de preferencia/evasión de asociaciones indicó que, las asociaciones entre individuos no ocurren de forma aleatoria. La desviación estándar del índice de asociación fue significativamente mayor ($p < 0.0001$) en los datos observados ($DE = \pm 0.9840$) que en los datos permutados ($DE = \pm 0.07760$). En total, 33 diadas mostraron una marcada preferencia a asociarse o evadirse.

Al excluir de los análisis las parejas de madre con cría se obtuvo un coeficiente de diferenciación social 1.740 ($EE = \pm 0.136$). En la Figura 7 se observa que los valores bajos de asociación (menores a 0.4) son los más comunes. La correlación entre los índices de asociación verdadero y el calculado fue de 0.859 ($EE = \pm 0.014$), lo que indica un buen poder del análisis. La mayoría de las asociaciones fueron débiles (menores a 0.4), con un gran número de individuos que nunca se asociaron entre sí (valor igual a 0) (Figura 7). En cuanto a las asociaciones máximas, se observan valores de fuerza de asociación moderada (cerca de

a 0.5) y ocho diadas presentaron valores mayores a 0.6 (Figura 7). El promedio general del coeficiente de asociación fue de 0.05 ($EE=\pm 0.02$), mientras que el promedio de los valores máximos de asociación fue de 0.43 ($EE=\pm 0.21$).

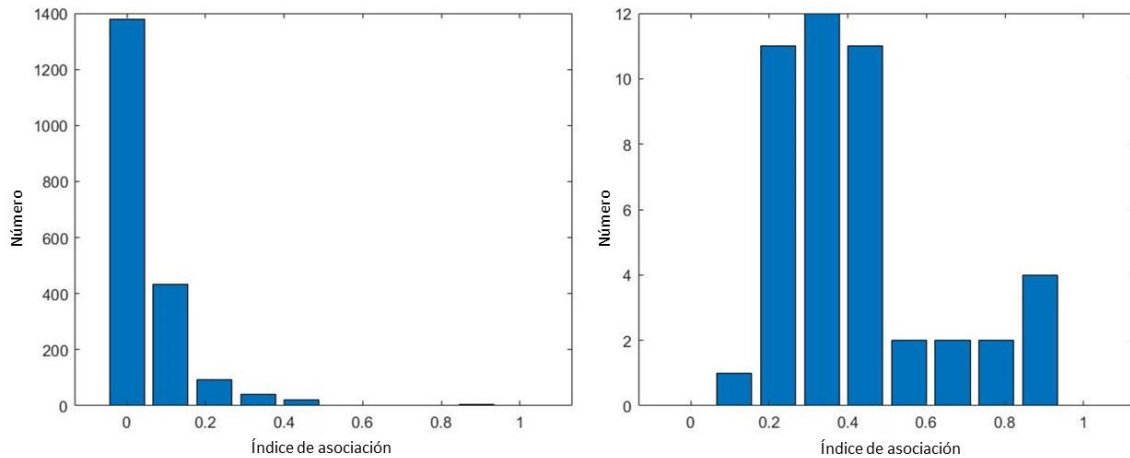


Figura 7. Valores del índice de asociación (Peso medio) para todas las diadas posibles (izq) y valores máximos del índice de asociación (Peso medio) para cada diada por individuo (der).

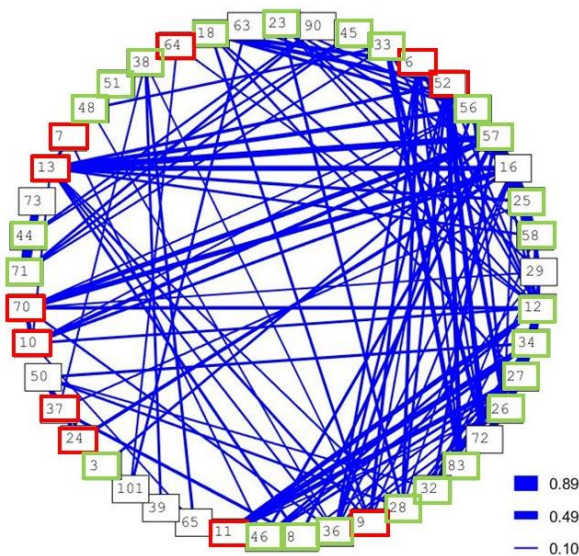


Figura 8. Sociograma en arreglo circular basado en los valores del índice de asociación (siendo 0 cuando nunca estuvieron asociados y 1 cuando estuvieron asociados todo el muestreo).

Basado en los valores del índice de asociación, se realizó un sociograma con arreglo circular, en el cual, los individuos fuertemente asociados se encuentran cercanos entre sí (Figura 8). Aunado a lo anterior, se generó un análisis multidimensional en el que se observan individuos al centro de la red de asociaciones, mientras que otros están en la periferia (Figura 9). Además, es posible identificar un grupo de cinco individuos fuertemente asociados entre sí y con pocas asociaciones con el resto de los individuos.

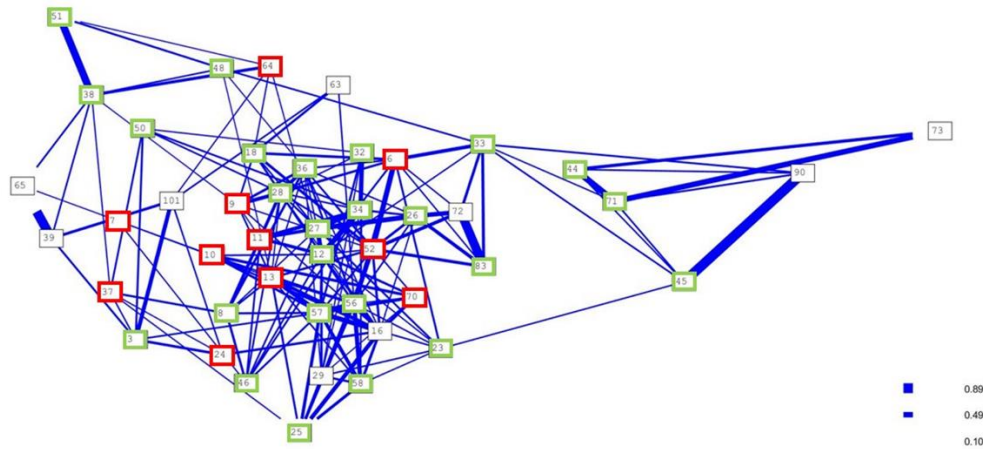


Figura 9. Análisis multidimensional (MDS) basado en los valores del índice de asociación. Color rojo hembras y verde machos.

La prueba de preferencia/evasión de asociaciones, demostró que los individuos no se asocian de manera aleatoria ya que la desviación estándar del índice fue significativamente mayor ($p < 0.0002$) en los datos reales ($DE = \pm 0.9664$) que en los datos permutados ($DE = \pm 0.08158$). El número de diadas significativas fue de 18.

Se separaron los machos de las hembras y se obtuvo el valor de asociación promedio y máximo para cada sexo. En ambos casos el valor promedio fue el mismo (0.06). Sin embargo, el valor máximo es más alto para los machos (0.36) que para las hembras (0.21). Las asociaciones entre machos son más fuertes que entre hembras (Tabla 1). El análisis multidimensional por sexo, indica que los machos presentan una dinámica social más compleja que las hembras (Figura 10).

Tabla 1. Tabla comparativa de valores de asociación promedio y máximo para los análisis con todos los individuos, todos los individuos sin las asociaciones madre cría, machos y hembras.

Tipo de análisis	Número de individuos	Asociación promedio	Asociación máxima
Todos los individuos	51	0.04 (EE= ± 0.02)	0.47 (EE= ± 0.20)
Sin asociación Mc	45	0.05 (EE= ± 0.02)	0.43 (EE= ± 0.21)
Solo machos	25	0.06 (EE= ± 0.03)	0.36 (EE= ± 0.15)
Solo hembras	11	0.06 (EE= ± 0.03)	0.21 (EE= ± 0.14)

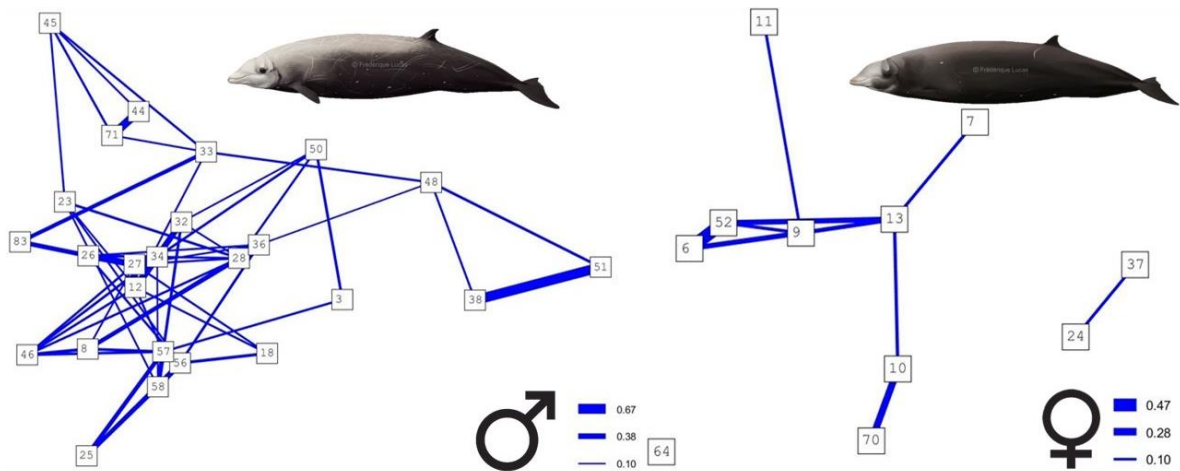


Figura 10. Análisis multidimensional (MDS) basado en los valores del índice de asociación por sexo.

Dentro del análisis se buscaron parejas de individuos que hubieran sido observados juntos en un periodo largo, independientemente de si se observaron en grupo o solamente el par. En la Tabla 2 se observa que las asociaciones a largo plazo no presentan distinciones entre clase de edad y sexo.

Tabla 2. Asociaciones a largo plazo entre individuos de *Z. cavirostris*.

Grupo	Vistos 1ª vez	Vistos última vez	# reavistamientos	Valor de Asociación	Observaciones
ID 26 ID 27	19/Oct/2019	26/Oct/2021	15	0.35	Machos subadultos
ID 06 ID 52	10/May/2019	05/Oct/2021	13	0.42	Hembras adultas
ID 09 ID 28	23/Oct/2016	04/Oct/2021	14	0.36	Hembra adulta y Macho subadulto

3.3 Análisis genéticos

El número de alelos por locus, así como la heterocigosis esperada y observada se encuentran en la Tabla 3. El locus con la menor cantidad de alelos es el 541 con 3, mientras que el locus EV 37 tuvo 21. El total de alelos encontrados fue de 143. Cuatro microsatélites no se encontraron en equilibrio de Hardy-Weinberg

(H-W). La heterocigosis esperada y observada promedio fueron de 0.74 y 0.75 respectivamente. El valor promedio del coeficiente de endogamia (Fis) fue de -0.027.

Tabla 3. Diversidad genética. Tamaño de alelos, número de alelos, heterocigosis esperada (He), heterocigosis observada (Ho) y coeficiente de endogamia. Locus fuera del equilibrio de H-W marcados en negritas.

Microsatélite	Tamaño (pb)	No. Alelos	He	Ho	Fis
EV 37	174-263	21	0.93	0.97	-0.035
GT238	115-158	15	0.91	1.00	-0.097
SW10	110-173	19	0.90	0.97	-0.069
CA232	136-172	12	0.89	0.80	0.064
Mg58	155-183	11	0.88	0.93	-0.060
di34	141-189	12	0.86	0.87	-0.007
Ev 05	145-172	8	0.85	0.73	0.133
GT129	86-120	13	0.84	0.83	0.008
AC045	159-171	9	0.77	0.63	0.177
GATA 028	151-183	7	0.72	0.77	-0.059
Mg37	102-122	5	0.62	0.63	-0.014
GATA 053	263-275	4	0.51	0.60	-0.182
CA141	166-182	4	0.48	0.53	-0.105
GT541	82-88	3	0.27	0.30	-0.127
Promedio	NA	10.21	0.74	0.75	-0.027

Locus marcados con el color del fluorocromo: azul (Fam), negro (Ned) y verde (Vic).

Las probabilidades de identidad multilocus se encuentran en la Tabla 4. Tomando en cuenta todos los microsatélites, la probabilidad de identidad incesgada es de 1.094e-20. Por lo tanto, la probabilidad de que dos individuos sin parentesco tengan el mismo genotipo es de 1 en más de cien mil billones. Para la probabilidad de identidad acumulada de que dos hermanos completos tengan el mismo genotipo es de 1.89E-06, indicando que la probabilidad es de 1 en 527,893. En los análisis mitocondriales, se detectaron cinco haplotipos. Siendo el más común el haplotipo L, presente en el 50% de los individuos. Se encontraron dos haplotipos que no habían sido reportados previamente para la especie y uno de ellos fue el segundo más abundante dentro de la población (

Tabla 5). La diversidad haplotípica fue relativamente baja con un valor de 0.63 ($DE \pm 0.05$). Por otro lado, la diversidad nucleotídica fue de 0.005.

Tabla 4. Probabilidad de identidad para cada locus.

Microsatélite	PI insesgada	PI hermanos completos
GT129	2.49E-02	3.40E-01
di34	2.10E-02	3.28E-01
AC045	5.90E-02	3.85E-01
Sw10	7.62E-03	3.02E-01
EV 05	2.91E-02	3.38E-01
GATA 053	2.76E-01	5.72E-01
CA232	1.16E-02	3.10E-01
CA141	2.85E-01	5.87E-01
GT541	5.24E-01	7.56E-01
GT238	6.18E-03	2.98E-01
GATA 028	7.98E-02	4.14E-01
Mg37	1.99E-01	4.92E-01
Mg58	1.48E-02	3.16E-01
EV37	2.19E-03	2.85E-01
Total	1.094e-20	1.89E-06

El parentesco promedio entre los individuos fue bajo (0.04). Los valores de parentesco entre todos los individuos se observan en la Figura 11. La mayoría de los valores fueron menores a 0.31.

Tabla 5. Frecuencias de haplotipos.

Haplotipo	Frecuencia	Porcentaje
L	15	50%
MX1	1	3.3%
MX2	11	36.6%
N	1	3.3%
O	2	6.6%

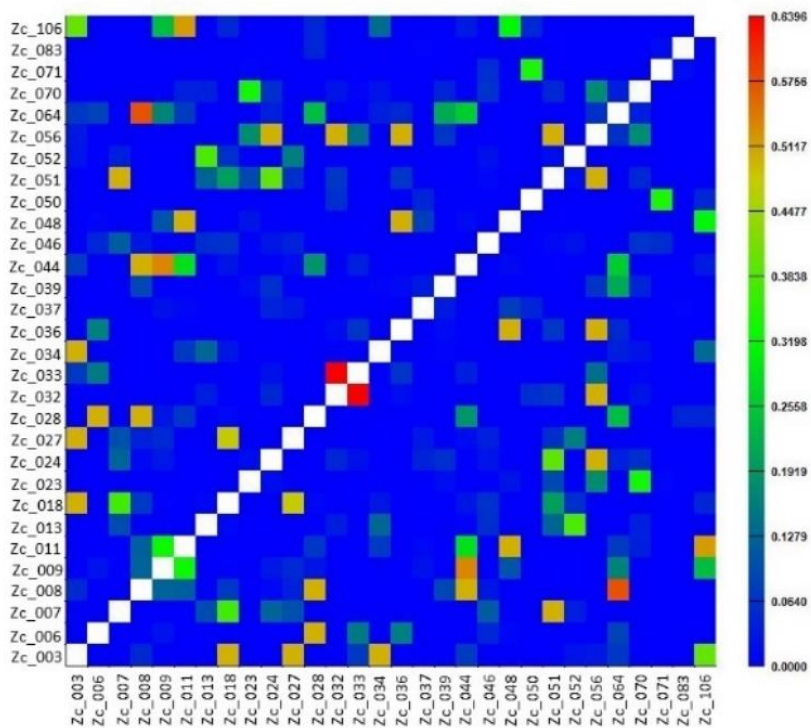


Figura 11. Valores del coeficiente de parentesco (TrioML) entre individuos.

Se identificaron 17 pares de individuos cuyo coeficiente de parentesco era igual o mayor que 0.5 (

Tabla 6). El valor más alto obtenido fue de 0.63 entre los individuos 32 y 33. Ambos no compartieron el mismo haplotipo. Cabe destacar que con el software Gimlet, se detectaron 9 posibles padres. Además, en el caso de posibles pares madre-cría, ambas tuvieron el mismo haplotipo, dando mayor sustento al resultado. Las relaciones de parentesco fueron verificadas con observaciones en campo y los valores de δ_7 , δ_8 y δ_9 (

Anexo B). En solo cuatro parejas, los coeficientes delta no confirmaron la relación de parentesco establecida por COANCESTRY.

Tabla 6. Parejas de individuos con valores altos de parentesco. Color rojo hembras y color verde machos.

ID 1 (Haplotipo)	ID 2 (Haplotipo)	Valor de Parentesco (TrioML)	Relación de parentesco (GIMLET)	Relación de parentesco (COANCESTRY)	Relación en campo confirmada	Parentesco (COANCESTRY) confirmada por coeficientes delta (δ_7 , δ_8 y δ_9)
Zc032 (MX1)	Zc033 (MX2)	0.6396	NA	Hermanos completos	No	No
Zc008 (L)	Zc064 (O)	0.5738	Padre/descendencia	Hermanos completos	No	No
Zc009 (L)	Zc044 (L)	0.533	Madre/descendencia	Madre/descendencia	No	Sí
Zc011 (L)	Zc106 (L)	0.5156	Madre/descendencia	Madre/descendencia	Sí	Sí
Zc003 (L)	Zc018 (MX2)	0.5	Padre/descendencia	Padre/descendencia	No	Sí
Zc003 (L)	Zc027 (MX2)	0.5	Padre/descendencia	Padre/descendencia	No	Sí
Zc003 (L)	Zc034 (L)	0.5	Padre/descendencia	Padre/descendencia	No	Sí
Zc006 (MX2)	Zc028 (MX2)	0.5	Madre/descendencia	Madre/descendencia	No	Sí
Zc007 (MX2)	Zc051 (MX2)	0.5	Madre/descendencia	Madre/descendencia	No	Sí
Zc008 (L)	Zc028 (MX2)	0.5	Padre/descendencia	Padre/descendencia	No	Sí
Zc008 (L)	Zc044 (L)	0.5	Padre/descendencia	Hermanos completos	No	No
Zc011 (L)	Zc048 (L)	0.5	Madre/descendencia	Madre/descendencia	Sí	Sí
Zc024 (MX2)	Zc056 (L)	0.5	NA	Hermanos completos	No	No
Zc032 (MX1)	Zc056 (L)	0.5	NA	Padre/descendencia	No	Sí
Zc036 (MX2)	Zc048 (L)	0.5	Padre/descendencia	Padre/descendencia	No	Sí
Zc036 (MX2)	Zc056 (L)	0.5	NA	Padre/descendencia	No	Sí
Zc056 (L)	Zc051 (MX2)	0.5	Padre/descendencia	Padre/descendencia	No	Sí

Capítulo 4. Discusión

4.1 Estructura social

De acuerdo con el coeficiente de diferenciación social, la sociedad de *Z. cavirostris* en la isla Guadalupe es extremadamente diferenciada, ya que predominaron las asociaciones nulas (no existió asociación entre individuos) o con valores bajos; indicando que las asociaciones no son de largo plazo. Esto denota una estructura social en la que los grupos tienden a formarse y separarse constantemente en cuestión de días u horas. A esto se le conoce como una sociedad del tipo fisión-fusión. Este tipo de estructura social también la presentan otras especies de la familia como *H. ampullatus* y *B. bairdii* (Gowans et al., 2001; Fedutin et al., 2014). La formación y ruptura de grupos está influenciada por presiones ecológicas como la búsqueda de alimento, el apareamiento o la depredación (Pearson, 2009). Dado que en la isla no se ha reportado directamente depredación sobre *Z. cavirostris* y solo un par de individuos muestran probables heridas de mordidas de tiburón, parece ser que las dos primeras tienen más peso en la dinámica social. Para poder determinar si ambos factores están influyendo en esta población o si alguno tiene mayor influencia, es necesario realizar estudios etológicos que implique el seguimiento constante de un grupo (ej. Pearson, 2009). Al ser una especie que pasa poco tiempo en superficie y realiza buceos largos (Schorr et al., 2014), el seguimiento de grupos o la observación directa de distintas conductas en la superficie es complicado. Por lo tanto, estudios acerca de los patrones de buceo, marcas satelitales y de acústica podrían ofrecer más información que ayude a comprender de mejor manera la dinámica social de la especie.

La asociación promedio entre todos los individuos fue baja, con un valor de 0.04 (EE= ± 0.02) considerando todas las asociaciones y de 0.05 (EE= ± 0.02) cuando se excluyeron las asociaciones madre-cría. Similar a lo reportado para la especie en Hawái con un valor de 0.05 (DE= ± 0.03) (Baird, 2019). En otras especies de la familia Ziphiidae como *Mesoplodon densirostris*, su valor de asociación también es bajo (0.08, DE= ± 0.03) (Baird, 2019) (Tabla 7). *Berardius bairdii*, se caracteriza por ser la especie de la familia con las asociaciones más estables y su valor promedio es de 0.22 (DE= ± 0.06) (Fedutin et al., 2014). El valor promedio para el análisis que consideró solamente asociaciones entre machos fue de 0.06 (EE= ± 0.03). A pesar de ser un valor bajo, es mayor a la asociación entre machos de *H. ampullatus* (0.02, DE= ± 0.02) (Gowans et al., 2001). Cabe destacar que en este último estudio solamente fueron considerados machos adultos. El valor más alto entre machos de *Z. cavirostris* sorprende, ya que en esta especie son evidentes las cicatrices realizadas

por peleas entre sí (Coomber et al., 2016), mientras que en machos adultos de *H. ampullatus* se piensa que no ocurren (Feyrer et al., 2021).

En cuanto al índice de asociación máxima, en promedio se obtuvieron valores cercanos a 0.4 para todas las asociaciones y sin asociaciones madre-cría; existen asociaciones a mediano o largo plazo entre ciertos individuos. De igual forma coincide con lo encontrado en Hawái para la especie y para *M. densirostris* (Baird, 2019). El valor promedio de asociación máxima para *B. bairdii*, es considerablemente más alto, siendo de 0.76 (DE= ±0.14) (Fedutin et al., 2014). Al igual que en el valor promedio general, la asociación máxima entre machos de *Z. cavirostris* es mayor a la de machos de *H. ampullatus* (Tabla 7).

Tabla 7. Tabla comparativa de valores de asociación promedio y máximo para los análisis con todos los individuos, todos los individuos sin las asociaciones madre cría, machos, hembras y otros estudios.

Tipo de análisis	Número de individuos	Asociación promedio	Asociación máxima
Todos los individuos	51	0.04 (EE=±0.02)	0.47 (EE=±0.20)
Sin asociación Mc	45	0.05 (EE=±0.02)	0.43 (EE=±0.21)
Solo machos	25	0.06 (EE=±0.03)	0.36 (EE=±0.15)
Solo hembras	11	0.06 (EE=±0.03)	0.21 (EE=±0.14)
<i>Z. cavirostris</i>*	64	0.05 (DE=±0.03)	0.40 (DE=±0.25)
<i>M. densirostris</i>*	100	0.08 (DE=±0.03)	0.44 (DE=±0.22)
<i>B. bairdii</i>**	28	0.22 (DE=±0.06)	0.76 (DE=±0.14)
<i>H. ampullatus machos</i>***	18	0.02 (DE=±0.02)	0.19 (DE=±0.17)

*Baird, 2019; **Fedutin et al., 2014; ***Gowans et al., 2001.

Con el análisis multidimensional (Figura 10), se observa que las asociaciones son dinámicas y no hay una diferenciación entre sexos. Lo que destaca de este análisis es que los individuos al centro de esta red son aquellos que tienen más de 20 recapturas a lo largo del periodo de muestreo. Por el contrario, los individuos en la periferia (salvo un par de excepciones) tienen menos de 20 recapturas. Lo anterior, nos puede indicar que parte de la población es estrictamente residente a la isla y son aquellos que son el núcleo de la estructura social. El resto de los individuos pueden ser residentes, pero con preferencia a aguas más lejanas de la costa o bien, son residentes de otra zona y visitan la isla de manera recurrente. Actualmente la única población cercana de *Z. cavirostris* identificada es la del sur de California. Con base

en la comparación de los catálogos de identificación entre las dos zonas, no se tienen detectados movimientos entre ambas poblaciones (Cárdenas-Hinojosa et al., 2021). El único registro de lo anterior fue de una hembra marcada en el sur de California que se acercó a 5 km de la isla Guadalupe y 36 horas después regresó al lugar de origen (Schorr et al., 2014). La tendencia de la especie a formar poblaciones residentes se ha documentado de manera extensa en diversas partes del mundo (Arcangeli et al., 2015; Baird, 2019; Foley et al., 2021). Por lo anterior, es importante complementar estos estudios con genética, para determinar el nivel de estructura entre poblaciones.

Las asociaciones a largo plazo dentro de la familia, comúnmente se dan entre machos adultos. Esto ha sido encontrado para *B. bairdii*, *H. ampullatus* y *Z. cavirostris* (Gowans et al., 2001; Falcone et al., 2009; Fedutin et al., 2014; Baird, 2019). Sin embargo, en la Isla Guadalupe las asociaciones a mediano y largo plazo no mostraron dicho patrón. Las asociaciones entre machos adultos fueron poco comunes y la mayoría de las asociaciones aparentemente ocurren sin distinción de sexo ni clase de edad. Solamente en el 12% de los avistamientos se encontraron dos individuos de dicho sexo y clase de edad en el mismo grupo. Lo anterior puede ser una respuesta para evadir competencia entre ambos. Los dientes en machos adultos son utilizados en peleas entre sí con el fin de acceder a hembras receptivas (MacLeod, 2018; Baird, 2018). Por otro lado, se detectaron asociaciones de mediano/largo plazo entre machos sub-adultos y machos jóvenes. Existe evidencia de que los machos alcanzan la madurez sexual antes de la madurez física (MacLeod, 2018). Lo anterior puede ser el caso para los machos sub-adultos quienes podrían beneficiarse de la formación de alianzas entre sí para poder aparearse con una hembra y de esa manera compensar la falta de madurez física. Para machos jóvenes de tursiones (*Tursiops truncatus*) se ha observado que aquellos que forman alianzas tienen un mayor éxito reproductivo que aquellos que no tienen dichos lazos (Krützen et al., 2004).

A pesar de la notoria exclusión entre machos adultos dentro de un mismo grupo, en general las asociaciones entre machos parecen ser más dinámicas que las asociaciones entre hembras (MDS). En la población existe el doble de machos que hembras. Por lo tanto, y considerando el carácter residente de los individuos, existe mayor probabilidad de que dos machos se encuentren y puedan formar un grupo, aunque sea por un periodo corto de tiempo. Otra explicación es que los machos adultos evitan asociarse entre sí, por lo que la mayor parte de las asociaciones podría darse entre machos adultos y machos sub-adultos; este tipo de asociaciones las hemos observado en la Isla Guadalupe. En uno de los casos se contó con la presencia de un macho adulto, dos machos sub-adultos y una hembra con cría (caso A). El grupo anterior fue observado cerca de un mes sin separarse (11 veces en ese periodo) en lo que llamamos como una asociación repetitiva de corto plazo. Los machos de *T. truncatus*, usualmente evitan asociarse con

hembras con cría, excepto cuando la madre está receptiva (Gibson y Mann, 2008). Para el caso A, es probable que la hembra se encontrara receptiva o cerca de estarlo, ya que poco más de un año después fue vista con una nueva cría. En el mismo grupo, los machos sub-adultos podrían ser seguidores del macho adulto tal y como pasa en especies como el babuino hamadryas (*Papio hamadryas*). El beneficio de esta dinámica de líder-seguidor para los machos seguidores es el tener acceso social a hembras y posteriormente tomar el papel de líder (Pines et al., 2011). Lo anterior, ha sido previamente considerado como una posibilidad para *Z. cavirostris* (Cioffi et al., 2021).

Para las hembras el sociograma denota asociaciones menos dinámicas que en los machos e incluso es notorio la poca asociación que existe entre ciertos individuos. En *T. truncatus* se ha observado que puede existir evasión entre hembras cuyas poblaciones mantienen una sociedad de tipo fisión-fusión (Rendell et al., 2019). Las hembras de tursión del Indo-Pacífico (*Tursiops aduncus*) presentan un mayor nivel de asociación entre aquellas que comparten una etapa reproductiva similar que entre aquellas cuya etapa reproductiva difiere (Möller y Harcourt, 2008). En la Isla Guadalupe, hemos observado en varias ocasiones diferentes pares de madres con cría juntas. Uno de los posibles beneficios de estas asociaciones es protegerse al compartir el riesgo de depredación. La Isla Guadalupe es un área con gran cantidad de tiburones blanco (*Carcharodon carcharias*) (Domeier y Nasby-Lucas, 2007). Si bien no existen registros de ataques de estos últimos a zifios de Cuvier en la zona y solo un par de individuos de la población presentan mordidas de tiburón, las crías podrían estar más expuestas a este tipo de eventos, como sucede en otras especies (Möller y Harcourt, 2008). En otras partes del mundo como en California, existe depredación por parte del tiburón blanco hacia el *Z. cavirostris* (Long y Jones, 1996). Otra posibilidad es que la asociación entre hembras con cría sea reflejo de cuidado aloparental, que es cuando un individuo proporciona cuidado parental a una cría de otro individuo. Aunque es poco usual en cetáceos, se presenta en especies con gran capacidad de buceo como en *P. macrocephalus* (Whitehead, 1996). En *Z. cavirostris* no existen registros de este tipo de comportamiento. Sin embargo, en una ocasión observamos una hembra con su cría y con otra cría; situadas una a cada costado de ella (echelon position, forma de nado que toman comúnmente madres y crías pequeñas). La hembra y las dos crías se sumergieron al mismo tiempo y días posteriores se identificó a la otra cría de vuelta con su madre. En los avistamientos de múltiples hembras con cría, los individuos siempre tuvieron el mismo patrón de buceo. El cuidado aloparental podría estar sucediendo en las profundidades mientras una de las hembras busca alimento y posteriormente salir a superficie de forma coordinada. Dado que no hemos observado una temporada determinada en la que las hembras tengan a sus crías en la Isla Guadalupe, es difícil identificar las etapas reproductivas de hembras sin cría. Como se ha observado en otras especies de cetáceos (Zhang et al., 2021; Wittmaack et al., 2022),

el análisis de hormonas obtenidas a partir de biopsias ayudaría a identificar si aquellas hembras sin cría que se asocian entre sí, comparten la misma etapa reproductiva.

El que los machos de *Z. cavirostris* tengan una red de asociaciones más dinámica y menos estructurada que las hembras, contrasta por completo con lo reportado para *H. ampullatus* en el cañón del Gully (Gowans et al., 2001). Esto refleja la plasticidad que puede existir entre especies de una misma familia, aún, cuando comparten presiones ecológicas similares (ej. dieta y gran capacidad de buceo) (MacLeod, 2018).

Es importante la implementación de técnicas moleculares en estudios del comportamiento social de las especies (Hooker et al., 2019). Este tipo de información puede evidenciar patrones que difícilmente podrían hacerlo los estudios basados en foto-identificación. Especialmente, en aquellas especies en las que la observación directa de conductas sociales es complicada, como en el caso de los zífidos (Hooker et al., 2019).

4.2 Parentesco

Del total de 14 locus utilizados en este estudio, cuatro de ellos no estaban en equilibrio de Hardy-Weinberg, dos presentaban deficiencia de heterocigosis y los otros dos un exceso de ésta. La falta de equilibrio podría deberse a la presencia de alelos nulos o amplificación diferencial de alelos (allelic dropout). Un método utilizado para detectar lo anterior es comparar los genotipos de las relaciones padres-descendencia conocidas. Si existen alelos nulos, el padre o madre sería homocigoto y la descendencia podría tener un genotipo homocigoto distinto (Dakin y Avise, 2004). En nuestro caso, ambas crías compartieron al menos un alelo con su madre y no hubo evidencia de lo anterior. Además, se realizó un análisis para detectar si había una amplificación diferencial de alelos calculando la proporción de loci homocigotos por individuo. Tres individuos mostraron genotipo altamente homocigoto. Dos de estos individuos fueron utilizados constantemente como controles positivos en la amplificación y secuenciación del ADN y en el tercero se realizaron réplicas para comprobar las lecturas. No hubo cambios en el genotipo de dichos individuos. La realización de réplicas es utilizada como mecanismo de corrección de amplificación diferencial de alelos (Wang et al., 2012). Otro aspecto para considerar es que en total se encontró una gran cantidad de alelos por lo que se esperarían muchos genotipos. Con un tamaño de muestra pequeño difícilmente encontraríamos representados todos los anteriores, por lo que eso puede contribuir al desequilibrio encontrado. Finalmente, existen ciertos individuos cuyo aporte genético a la

población es mayor al de otros. De tal manera que podríamos estar sobreestimando la frecuencia de ciertos alelos.

La heterocigosis observada fue mayor a la reportada para distintas poblaciones de *H. ampullatus* (Dalebout et al., 2006; Feyrer et al., 2019). Se ha identificado que la diversidad nuclear está correlacionada de manera positiva con el tamaño poblacional y la tendencia de crecimiento poblacional (Vachon et al., 2018). Por lo tanto, es necesario realizar estimaciones del tamaño poblacional actual y tamaño histórico para poder explicar de mejor manera la diversidad nuclear observada para *Z. cavirostris* en la isla Guadalupe.

La probabilidad de identidad insesgada multilocus fue muy baja. Lo que significa que el uso de 14 microsatélites es suficiente para poder diferenciar individuos. Se ha detectado que en ocasiones esto puede sobreestimarse. La probabilidad de identidad de hermanos completos es utilizada como una medida conservativa para evitar lo anterior (Waits et al., 2001). Dicha probabilidad multilocus también fue muy baja. Esto es importante, ya que denota el poder informativo de los loci utilizados y asegura que la identificación de individuos emparentados sea real.

Con base en el análisis de microsatélites se determinó que el parentesco promedio entre individuos es bajo (0.04). Este valor es menor al parentesco entre individuos de cualquier población y ecotipo de *O. orca* del Pacífico y Atlántico norte reportado por Pilot y colaboradores (2009). Esta diferencia se debe a que *O. orca* mantiene grupos matrilineales con lazos fuertes a largo plazo, mientras que *Z. cavirostris* tiene una dinámica social distinta como se mencionó anteriormente. Esto denota la influencia de la estructura social en la genética de las poblaciones.

Comparando con especies de la familia Ziphiidae, el valor obtenido es similar a lo reportado para *M. grayi* cuyo parentesco promedio es de 0.07 (Patel et al., 2017). De esta última especie, se evaluaron 103 individuos pertenecientes a Nueva Zelanda y Australia. Cabe destacar que existe evidencia de flujo génico entre ambas zonas. Los valores bajos de parentesco pueden deberse a que individuos de ambos sexos se dispersan de su grupo natal (Patel et al., 2017). Dalebout y colaboradores (2006) evaluaron tres poblaciones de *H. ampullatus* del Atlántico norte: Cañón del Gully, Labrador e Islandia. El tamaño de muestra fue de 34, 127 y 23 respectivamente. No se reporta un valor promedio de parentesco para ninguna población, Sin embargo, la mayoría de los valores puntuales son entre 0 y 0.3, al igual que en el presente estudio. Resalta que la población del cañón del Gully es pequeña y genéticamente distinta a las otras dos (Dalebout et al., 2006). A pesar de ser distintas especies, ambas tienen valores de parentesco bajo al igual que *Z. cavirostris* de la Isla Guadalupe. Dichos valores podrían esperarse al tener un gran

tamaño de muestra y/o al tratarse de una población con distribución grande y en constante intercambio genético entre zonas (*M. grayi*). Sin embargo, es interesante que aun teniendo poblaciones residentes y pequeñas (*H. ampullatus*, cañón del Gully y *Z. cavirostris* Isla Guadalupe) los valores bajos de parentesco promedio se mantengan.

Si bien los valores de parentesco fueron bajos, se detectaron 17 pares de individuos con parentesco mayor a 0.5. En contraste, para *M. grayi* solo se encontraron ocho pares con dichos valores (Patel et al., 2017). En las poblaciones evaluadas de *H. ampullatus* se encontraron ocho en el Cañón del Gully, 18 en Labrador y ninguno en Islandia. Cabe destacar que en este último estudio consideraron como relaciones cercanas aquellas que tuvieran valores arriba de 0.4. Destaca la gran cantidad de individuos con valores de parentesco en primer grado en la Isla Guadalupe. Si bien en Labrador se encontraron números similares, el número de individuos analizados es muy distinto (30 y 127 respectivamente). Además, es poco más del doble que los encontrados en el cañón del Gully aun cuando el tamaño de muestra es similar y ambas poblaciones son residentes. Esto podría indicar que *Z. cavirostris* de Guadalupe tienen menor grado de dispersión que *H. ampullatus* (<10% por año) (Whitehead et al. 1997), que la población de la segunda es más grande (163 animales) (Whitehead y Wimmer, 2005).

Dentro del análisis de asignación parental, se encontraron cinco pares como posibles padres de algún individuo. Cabe resaltar, que, en todos los casos la descendencia identificada compartió el mismo haplotipo que la madre. El software COANCESTRY asignó el mismo tipo de relación parental, salvo en un par de casos. En dichos casos, los coeficientes delta sirvieron para confirmar la relación padres-descendencia. De los padres identificados, tres machos adultos contribuyen con casi un tercio de la descendencia. Los tres se han visto en más de 10 ocasiones y dos de ellos ya eran adultos en 2007 y son de los individuos más longevos de la población. Por el contrario, no existe una hembra que tenga un gran número de descendencia en la población. Esto podría responder a una marcada selección sexual por parte de las hembras hacia los machos, derivado del marcado dimorfismo sexual y la competencia que existe entre machos.

Al analizar los valores puntuales de asociación de *Z. cavirostris* se observó que, la mayoría con 10 o más recapturas presentaron más de un valor de parentesco alto. Por el contrario, aquellos con menos de 10 recapturas, son los que solo tienen un valor (o ninguno) puntual de parentesco mayor a 0.3 (exceptuando un individuo). El total de estos (siete) son machos. Lo anterior podría indicar que provienen de otras poblaciones o que mantienen flujo génico con otras zonas. A partir de ADN mitocondrial no parece existir una clara dispersión por parte de los machos entre cuencas oceánicas (Dalebout et al., 2005). Cabe

destacar que en la población residente de *H. ampullatus* del cañón del Gully, se encontró evidencia de filopatría en ambos sexos utilizando ambos tipos de marcadores (Dalebout et al., 2006). Mientras que, en otras zonas las hembras son las que aparentemente mantienen mayor flujo génico que los machos (Feyrer et al., 2019). Es importante comparar con poblaciones adyacentes para determinar si existe dispersión por parte de algún sexo en *Z. cavirostris*.

El valor más alto de parentesco se dio entre dos machos siendo de 0.63. Uno de ellos es probablemente adulto y el otro es sub-adulto. El análisis de asignación parental no sugirió una relación padre-hijo como la más probable entre estos dos individuos, mientras que el software COANCESTRY los identifica como hermanos completos. Sin embargo, los coeficientes delta no corresponden a ese tipo de relación y los individuos no comparten el mismo haplotipo. Ambos se han visto en distintos años en la isla, pero en pocas ocasiones juntos. En este caso particular, será necesario volver a secuenciar los haplotipos y aumentar el número de locus para esclarecer el tipo de relación.

Del total de individuos analizados, solo dos no tienen ningún valor de parentesco mayor a 0.1. Uno de ellos es una hembra avistada por primera vez en 2016 y tiene 10 recapturas (ID 37). Sin embargo, su frecuencia de avistamiento no es mayor a dos veces por año. El otro individuo es un macho adulto visto en un único año (ID 83). El haplotipo de la hembra es el segundo más frecuente dentro de la población de Guadalupe (MX2), mientras que el macho es el único en presentar el haplotipo N. Ambos individuos son los únicos heterocigotos para alelos únicos de la población, la hembra en un locus y el macho en dos loci. Esto podría significar que dichos individuos podrían proceder de otra población, en especial el macho dada su baja tasa de recaptura.

El coeficiente de endogamia tuvo un valor negativo, lo que indica que no existe endogamia en la población. Además, el parentesco entre las parejas de padres identificadas fue muy bajo. Por lo tanto, parece que dentro de la familia Ziphiidae existen mecanismos para evadir el apareamiento entre individuos emparentados aun cuando existan pocas opciones de apareamiento. En distintas poblaciones de *H. ampullatus*, tampoco se ha reportado evidencia de endogamia (Dalebout et al., 2006; Feyrer et al., 2019).

Debido a que se trata de una población residente y pequeña, la diversidad haplotípica de *Z. cavirostris* en la isla fue considerablemente más baja que la reportada a nivel mundial (0.92 ± 0.01) y para la parte central del Pacífico noreste (0.77 ± 0.08) para la especie (Dalebout et al., 2005). Para esta última zona, los autores consideraron muestras desde Canadá hasta Centroamérica, incluyendo Hawái. Por el contrario, la diversidad fue más alta que la reportada para el mar Mediterráneo (0.41 ± 0.13), la cual es considerada una

unidad evolutivamente distinta a la del Atlántico norte (Dalebout et al., 2005). Es importante considerar que para el mar Mediterráneo solamente se analizaron 12 muestras y diez de ellas provienen del Golfo de Ciparisia por lo que la diversidad podría estar subestimada. Por otra parte, la diversidad haplotípica de *Z. cavirostris* es menor a la reportada para *H. ampullatus* en diversas zonas del Atlántico norte, incluso que la población pequeña y residente del cañón del Gully (Feyrer et al., 2019).

En cuanto a la diversidad nucleotídica, fue menor a la diversidad mundial (0.012 ± 0.007) y para la parte central del Pacífico noreste (0.007 ± 0.004) (Dalebout et al., 2005). Por el contrario, fue más alta que la registrada en el Mediterráneo (0.002 ± 0.002) para *Z. cavirostris* (Dalebout et al., 2005) y en el Atlántico norte para *H. ampullatus* (Feyrer et al., 2019). Se ha identificado que aspectos como rango de distribución y el tipo de estructura social (matrilineal o no matrilineal) influyen en la diversidad a nivel mitocondrial. Ambas especies mantienen una estructura social del tipo no matrilineal, la cual, contribuye a elevar el valor de diversidad. El que el valor de diversidad sea más alto que para *H. ampullatus* puede deberse a que *Z. cavirostris* tiene una distribución más amplia, como se ha observado en otros estudios (Vachon et al., 2018).

Se encontraron cinco haplotipos de los cuales el más frecuente fue el L, representado en el 50% de los individuos. Dicho haplotipo es el más común en la población más cercana de la especie que se encuentra en California (Dalebout et al., 2005). Además, en la isla Guadalupe se detectaron dos haplotipos que no han sido reportados previamente para ninguna parte del mundo nombrados Mx1 y Mx2; siendo este último el segundo más común de los cinco haplotipos de la muestra de isla Guadalupe. Por lo tanto, existe evidencia de que la población de la isla Guadalupe sea una unidad relativamente distinta a la del resto del Pacífico. En otro estudio en el mar Mediterráneo se encontraron dos haplotipos distintos a los del océano Atlántico. Lo anterior, sirvió como sustento para determinar a dicha población como una unidad evolutivamente distinta (Dalebout et al., 2005). Aunque nuestro tamaño de muestra es más grande que la del Mediterráneo, es necesario realizar un análisis de varianza molecular y coleccionar mayor cantidad de muestras (especialmente en California) para poder confirmar que la población de la isla sea evolutivamente distinta. Por otra parte, se encontró un solo individuo con el haplotipo N, el cual es un macho adulto que fue visto solamente en la isla por 4 meses en 2019. Dicho haplotipo se ha reportado solamente para la población de California. Otro aspecto interesante es que dos individuos presentaron el haplotipo O. Éste es el único reportado para el Pacífico Oriental Tropical (sin locación exacta) y no se ha encontrado en el resto del Pacífico (Dalebout et al., 2005). Los anteriores casos pueden indicar que existe o existió flujo génico entre zonas. Por lo tanto, es necesario incrementar el esfuerzo en áreas como el Golfo de California y el Pacífico mexicano para esclarecer los patrones genéticos y poblacionales de la especie.

No existe una tendencia a que los individuos con mayor índice de asociación o que tienen asociaciones a largo plazo estén emparentados o compartan un mismo haplotipo. Sin embargo, en las asociaciones repetitivas a corto plazo puede existir un patrón distinto. En el caso A (expuesto anteriormente), el grupo pasó casi un mes sin separarse. Del macho adulto presente en el grupo (caso A) no se tiene biopsia. Los otros dos machos (sub-adultos) no presentaron un alto parentesco entre sí ni con la hembra con cría. Sin embargo, el análisis de asignación parental corroborado con los coeficientes delta, arrojó que ambos comparten un mismo padre y este último también es el padre de la segunda cría (ID106) con la que se vio la hembra poco más de un año después. En *Z. cavirostris* los testículos son más grandes que en otras especies de la familia. Por lo que puede existir competencia espermática además de competencia pre-cópula (Cioffi et al., 2021). La formación de alianzas de machos emparentados entre sí, podría en cierto sentido asegurar su éxito reproductivo mediante el paso de material genético similar. En ese aspecto, los machos sub-adultos podrían haber participado en proteger a la hembra de otros machos hasta que el padre de ambos llegara a aparearse. La colecta de mayor cantidad de datos de asociaciones en grupos similares ayudará a dar soporte a dichas hipótesis o bien, aportar información para la formulación de nuevas.

Capítulo 5. Conclusiones

La estructura social de *Z. cavirostris* en la Isla Guadalupe es del tipo fisión-fusión, con grupos cambiando constantemente su composición. Existe evidencia de un grupo de individuos con mayor afinidad a la isla y son los que mantienen la dinámica social de la población. Contrario a otras especies de zífidos, las relaciones a largo plazo fueron entre individuos de distinta clase de edad y sexo. Estas asociaciones se dan entre individuos no emparentados entre sí. Los machos mantienen entre sí una sociedad más dinámica que las hembras, cuya red de asociaciones es muy limitada.

No existe evidencia de endogamia y el parentesco promedio fue bajo. Fue posible detectar varias relaciones de parentesco en primer grado y existen machos cuyo éxito reproductivo es mayor al de otros. De los cinco haplotipos encontrados, dos son únicos de la isla y el haplotipo más frecuente en la isla es también el más común en la población de California.

Este trabajo es hasta nuestro conocimiento el primero en utilizar microsatélites en *Z. cavirostris*. Además, la cantidad de muestras analizadas para ADN mitocondrial es la más grande para cualquier población estudiada de la especie. Esto nos ha permitido mediante la combinación de técnicas (foto-identificación y genética) conocer nuevos aspectos de la dinámica social, de comportamiento y de reproducción de *Z. cavirostris*. De esta manera, Isla Guadalupe resalta como un sitio clave para el estudio de la especie.

Finalmente, es necesario incrementar los esfuerzos en zonas en donde se ha detectado la presencia de la especie, de tal manera que se puedan identificar patrones de estructura genética y flujo génico entre poblaciones.

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), 4692-4693.
- Altizer, S., Nunn, C. L., Thrall, P. H., Gittleman, J. L., Antonovics, J., Cunningham, A. A., ... Poss, M. 2003. Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34(1), 517-547.
- Arcangeli, A., Campana, I., Marini, L., MacLeod, C. 2015. Long-term presence and habitat use of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) in the central Tyrrhenian Sea. *Marine Ecology*, 2015:1-14.
- Baird, R.W. 2018. Cuvier's Beaked Whale. En: *Encyclopedia of Marine Mammals*. (Eds.), Würsig, B., Thewissen J.G.M., Kovacs, K.M. 3a edición. Academic Press, New York. (pp. 234-237).
- Baird, R.W. 2019. Behavior and ecology of not-so-social odontocetes: Cuvier's and Blainville's beaked whales. En: Würsig, B. (Ed.), *Ethology and behavioral ecology of odontocetes* Springer, Switzerland, (pp. 305-329).
- Baird, R.W., Webster, D.L., Aschettino, J.M., Schorr, G.S., McSweeney, D.J. 2013. Odontocete cetaceans around the main hawaiian islands: habitat use and relative abundance from small-boat sighting surveys. *Aquatic Mammals*, 39(3):253-269.
- Baird, R. W., Webster, D. L., McSweeney, D. J., Ligon, A. D., Schorr, G. S., Barlow, J. 2006. Diving behaviour of Cuvier's (*Ziphius cavirostris*) and Blainville's (*Mesoplodon densirostris*) beaked whales in Hawaii. *Canadian Journal of Zoology*, 84:1120-1128.
- Barlow, J., Forney, K., Von Saunder, A., Urbán-Ramírez, J. 1997. A report of cetacean acoustic detection and dive interval studies (caddis) conducted in the southern Gulf of California, 1995. Informe técnico N.o NOAA-TM-NMFS-SWFSC-25. National Oceanic and Atmospheric Administration. E.U.A. 48 pp.
- Barlow, J., Moore, J.E., McCullough, J.L., Griffiths, E.T. 2021. Acoustic-based estimates of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) density and abundance along the US West Coast from drifting hydrophone recorders. *Marine Mammal Science*, 38(2), 517-538.
- Barrett-Lennard, L. G. 2000. Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA análisis. Tesis de Doctorado. Universidad de Columbia Británica, 97 pp.
- Bejder, L., Fletcher D., Bräger, S. 1998. A method for testing association patterns of social animals. *Animal Behaviour* 56:719-725.
- Bérubé, M., Aguilar, A., Dendanto, D., Larsen, F., Notarbartolo Di Sciara, G., Sears, R., Palsbøll, P. J. 1998. Population genetic structure of North Atlantic, Mediterranean Sea and Sea of Cortez fin whales, *Balaenoptera physalus* (Linnaeus 1758): analysis of mitochondrial and nuclear loci. *Molecular ecology*, 7(5), 585-599.
- Bérubé, M., Urbán, J., Dizon, A.E., Brownell, R.L., Palsbøll, P.J. 2002. Genetic identification of a small and highly isolated population of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the Sea of Cortez, Mexico. *Conservation Genetics*, 3(2), 183-190.

- Bérubé, M., Rew, M.B., Skaug, H., Jorgensen, H., Robbins, J., Best, P., Sears R., Palsbøll, P. J. 2005. Polymorphic microsatellite loci isolated from humpback whale, *Megaptera novaeangliae* and fin whale, *Balaenoptera physalus*. *Conservation Genetics* 6: 631-636.
- Buchanan, F.C., Friesen, M.K., Littlejohn, R.P., Clayton, J.W. 1996. Microsatellites from the beluga whale *Delphinapterus leucas*. *Molecular Ecology*, 5(4), 571-575.
- Cárdenas-Hinojosa, G. 2008. Distribución y hábitat de zífidos en la costa sudoccidental del Golfo de California (Cetacea: Ziphiidae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California Sur, 74 pp.
- Cárdenas-Hinojosa, G., Hoyos-Padilla, M., Rojas-Bracho, L. 2015. Occurrence of Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) at Guadalupe Island, Mexico, from 2006 through 2009. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 10(1):38-47.
- Cárdenas-Hinojosa, G., Trickey, J.S., Schorr, G., Rone, B., Rojas-Bracho, L., Huerta-Patiño, R., Bonilla-Garzón, A. 2021. *Z. cavirostris* (*Ziphius cavirostris*) de Isla Guadalupe: una probable población residente en un "laboratorio natural" de México. En: Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, La Paz, Baja California, México, 2-6 de mayo. Sociedad Mexicana de Mastozoología Marina, p. 107.
- Carroll, E.L., McGowen, M.R., McCarthy, M.L., Marx, F.G., Aguilar, N., Dalebout, M.L., ... Olsen, M.T. 2021. Speciation in the deep: genomics and morphology reveal a new species of beaked whale *Mesoplodon eueu*. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1961), 20211213.
- Castro, R., Mascarenhas, A., Sánchez-Barba, A., Durazo, R., Gil-Silva, E. 2005. Condiciones meteorológicas en el sur de Isla Guadalupe. En: Santos del Prado K y Peters E. (Eds.), Restauración y conservación de la Isla Guadalupe. INE-SEMARNAT. México (pp. 27-37).
- Cioffi, W.R. 2020. Social behavior of the Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) investigated by telemetry and photo-identification. Tesis de Doctorado en Ecología. Universidad de Duke, 136 pp.
- Cioffi, W.R., Quick, N.J., Foley, H.J., Waples, D.M., Swaim, Z.T., Shearer, J.M., ...Read, A. J. 2021. Adult male Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) engage in prolonged bouts of synchronous diving. *Marine Mammal Science*, 37(3), 1085-1100.
- Claridge, D.E. 2006. Fine-Scale distribution and habitat selection of beaked whales. Tesis de Maestría. Universidad de Aberdeen. Escocia. 119 pp.
- Committee on Taxonomy. 2022. List of marine mammal species and subspecies. Society for Marine Mammalogy. Consultado el 1 de julio de 2021, de: www.marinemammalscience.org.
- Coomber, F., Moulins, A., Tepsich, P., Rosso, M. 2016. Sexing free-ranging adult Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) using natural marking thresholds and pigmentation patterns. *Journal of Mammalogy*, 20(10):1-12.
- Coomber, F.G., Falcone, E.A., Keene, E.L., Cárdenas-Hinojosa, G., Huerta-Patiño, R., Rosso, M. 2022. Multi-regional comparison of scarring and pigmentation patterns in Cuvier's beaked whales. *Mammalian Biology*, 1-18.

- Curtis, K.A., Falcone, E.A., Schorr, G.S., Moore, J.E., Moretti, D.J., Barlow, J., Keene, E. 2021. Abundance, survival, and annual rate of change of Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) on a Navy sonar range. *Marine Mammal Science*, 37(2), 399-419.
- Dakin, E.E., Avise, J.C. 2004. Microsatellite null alleles in parentage analysis. *Heredity*, 93(5), 504-509.
- Dalebout, M.L., Ruzzante, D.E., Whitehead, H., Øien, N.I. 2006. Nuclear and mitochondrial markers reveal distinctiveness of a small population of bottlenose whales (*Hyperoodon ampullatus*) in the western North Atlantic. *Molecular Ecology*, 15(11), 3115-3129.
- Dalebout, M.L., Robertson, K., Frantzis, A., Engelhaupt, D., Mignucci-Giannoni, A., Rosario-Delestre, R.J., Baker, C. 2005. Worldwide structure of mtDNA diversity among Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*): implications for threatened populations. *Molecular Ecology*, 14:3353-3371.
- Deecke, V.B., Barrett-Lennard, L.G., Spong, P., Ford, J.K. 2010. The structure of stereotyped calls reflects kinship and social affiliation in resident killer whales (*Orcinus orca*). *Naturwissenschaften*, 97(5), 513-518.
- Diario Oficial de la Federación. 2005. Decreto por el que se declara área natural protegida con la categoría de reserva de la biosfera, la zona marina y terrestre que incluye a la Isla Guadalupe. Lunes 25 de abril. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México.
- Dobson, F. S. 1998. Social structure and gene dynamics in mammals. *Journal of Mammalogy*, 79(3), 667-670.
- Domeier, M. L., Nasby-Lucas, N. 2007. Annual re-sightings of photographically identified white sharks (*Carcharodon carcharias*) at an eastern Pacific aggregation site (Guadalupe Island, Mexico). *Marine Biology*, 150(5), 977-984.
- Durazo, R., Gaxiola-Castro, G., Lavaniegos, B., Castro-Valdez, R., Gómez-Valdés, J., Mascarenhas, A. 2005. Condiciones oceanográficas frente a la costa occidental de Baja California, 2002-2003: Influencia de un El Niño débil y del incremento de agua subártica. *Ciencias marinas*, 31(3): 537-552.
- Excoffier, L., Laval, G., Schneider, S. 2005. Arlequin v3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.
- Falcone, E.A., Schorr, G.S., Douglas, A.B., Calambokidis, J., Henderson, E., McKenna, M.F., Hildebrand, J., Moretti, D. 2009. Sighting characteristics and photo-identification of Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) near San Clemente Island, California: a key for beaked whales and the military? *Marine biology: International Journal on Life in Oceans and Coastal Waters*, 156(12):2631-2640.
- Fedutin, I.D., Filatova, O.A., Mamaev, E.G., Burdin, A.M., Hoyt, E. 2014. Occurrence and social structure of Baird's beaked whales, *Berardius bairdii*, in the Commander Islands, Russia. *Marine Mammal Science*, 1-13.
- Feyrer, L.J., Bentzen, P., Whitehead, H., Paterson, I.G., Einfeldt, A. 2019. Evolutionary impacts differ between two exploited populations of northern bottlenose whale (*Hyperoodon ampullatus*). *Ecology and evolution*, 9(23), 13567-13584.

- Feyrer, L.J., Stewart, M., Yeung, J., Soulier, C., Whitehead, H.A. 2021. Origin and persistence of markings in a long-term photo-identification dataset reveal the threat of entanglement for endangered northern bottlenose whales (*Hyperoodon ampullatus*). *Frontiers in Marine Science*, 484.
- Foley, H.J., Pacifici, K., Baird, R.W., Webster, D.L., Swaim, Z.T., Read, A.J. 2021. Residency and movement patterns of Cuvier's beaked whales *Ziphius cavirostris* off Cape Hatteras, North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 660, 203-216.
- Gallo-Reynoso, J.P., Figueroa-Carranza, A.L. 1998. Cetaceans of Isla de Guadalupe, Baja California, México. *Bulletin-Southern California Academy of Science*, 97:33-38.
- Gallo-Reynoso, J.P., Figueroa-Carranza, A.L. 2005. Los cetáceos de Isla Guadalupe. En: Santos del Prado, K. y Peters, E. (Eds.), *Restauración y conservación de la Isla Guadalupe*. INE-SEMARNAT. México. (pp. 203-217).
- Gallo-Reynoso, J.P., Hoyos-Padilla, E.M. 2015. First strandings record of a Cuvier beaked whale (*Ziphius cavirostris*) at Isla Guadalupe, Mexico. *Therya*, 6(2):329-336.
- Gannier, A. y Epinat, J. 2008. Cuvier's beaked whale distribution in the Mediterranean Sea: results from small boat surveys 1996-2007. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(6): 1245-1251.
- Gannier, A. 2015. Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) diving behavior as obtained by visual observation methods and consequences in terms of visual detection during surveys. *Scientific Reports of Port-Cros National Park*, 29:127-134.
- Gibson, Q.A., Mann, J. 2008. The size, composition and function of wild bottlenose dolphin (*Tursiops sp.*) mother-calf groups in Shark Bay, Australia. *Animal Behaviour*, 76(2), 389-405.
- Gilson, A., Syvanen, M., Levine, K., Banks, J. 1998. Deer gender determination by polymerase chain reaction: validation study and application to tissues, bloodstains, and hair forensic samples from California. *California Fish and Game*, 84(4), 159-169.
- Gowans, S., Whitehead, H., Hooker, S.K. 2001. Social organization in northern bottlenose whales, *Hyperoodon ampullatus*: not driven by deep-water foraging? *Animal Behaviour*, 62:369-377.
- Hernández de la Torre, B., Gaxiola-Catro, G., Aguirre-Gómez, R., Álvarez-Borrego, S., Lara-Lara, R., Nájera-Martínez, S. 2005. Serie de tiempo de productividad (1970-2003) en el ecosistema marino de Isla Guadalupe. En: Santos del Prado, K. y Peters, E. (Eds.), *Restauración y conservación de la Isla Guadalupe*. INE-SEMARNAT. México. (pp. 135-141).
- Heyning, J.E. 1989. Cuvier's beaked whale *Ziphius cavirostris* G. Cuvier, 1823. En: Ridgway, S.H., Harrison, R.S. (Eds.), *Handbook of marine mammals*. Academic Press, London. (pp. 289-308).
- Hinde, R.A. 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man*, 2, 1-17.
- Keller, L.F., Waller, D.M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in ecology & evolution*, 17(5), 230-241.
- Krützen, M., Barré, L. M., Connor, R. C., Mann, J., Sherwin, W. B. 2004. 'O father: where art thou?'—Paternity assessment in an open fission-fusion society of wild bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) in Shark Bay, Western Australia. *Molecular Ecology*, 13(7), 1975-1990.

- Lanfredi, C., Azzellino, A., D'Amico, A., Centurioni, L., Ampolo, M.R., Pavan, G., Podestà, M. 2016. Key oceanographic characteristics of Cuvier's Beaked whale (*Ziphius cavirostris*) habitat in the Gulf of Genoa (Ligurian Sea, NW Mediterranean). *Journal of Oceanography and Marine Research*, 4:1-12.
- Long, J.D. y Jones, R.E. 1996. White shark predation and scavenging on cetaceans in the eastern north Pacific Ocean. En: Kimley, P.A., Ainley, D.G. *Great white sharks: the biology of *Carcharodon carcharias**. Academic Press. Estados Unidos. 517 pp.
- MacLeod, C.D. 2018. Beaked Whales, Overview. En: *Encyclopedia of Marine Mammals*. (Eds.), Würsig, B., Thewissen J.G.M., Kovacs, K.M. 3a edición. Academic Press, New York. (pp. 80-83).
- MacLeod, C.D., D'Amico, A. 2006. A review of beaked whale behaviour and ecology in relation to assessing and mitigating impacts of anthropogenic noise. *Journal of Cetacean and Resource Management*, 7:211-221.
- MacLeod, C.D., Hauser, N., Peckham, H. 2004. Diversity, relative density and structure of the cetacean community in summer months east of Great Abaco, Bahamas. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84, 469-474.
- MacLeod, C. D., Perrin, W.F., Pitman, R., Barlow, J., Balance, L., D'Amico, A., Gerrodette, T., Joyce, G., Mullin, K. D., Palka, D. L., Waring, G. T. 2006. Known and inferred distributions of beaked whale species (Cetacea: Ziphiidae). *Journal of Cetacean and Resource Management*, 7(3):271-286.
- McLellan, W.A., McAlarney, R.J., Cummings, E.W. 2018. Distribution and abundance of beaked whales (Family Ziphiidae) off Cape Hatteras, North Carolina, U.S.A. *Marine Mammal Science*, 34(4): 997-1017.
- McSweeney, D.J., Baird, R., Mahaffy, S. 2007. Site fidelity, associations, and movements of Cuvier's (*Ziphius cavirostris*) and Blainville's (*Mesoplodon densirostris*) beaked whales off the island of Hawaii. *Marine mammal Science*, 23(3): 666-687.
- Möller, L.M., Harcourt, R.G. 2008. Shared Reproductive State Enhances Female Associations in Dolphins. *International Journal of Ecology*.
- Moore, J., Barlow, J. 2013. Declining abundance of beaked whales (Family Ziphiidae) in the California current large marine ecosystem. *PLoS ONE*, 8(1): e52770.
- Morin, P.A., Martien, K.K., Archer, F.I., Cipriano, F., Steel, D., Jackson, J., Taylor, B.L. 2010. Applied conservation genetics and the need for quality control and reporting of genetic data used in fisheries and wildlife management. *J Hered* 101:1-10.
- Morin, P. A., Duchene, S., Lee, N., Durban, J., Claridge, D. 2013. Preliminary analysis of mitochondrial genome phylogeography of Blainville's, Cuvier's and Gervais' beaked whales. Report to the Scientific Committee of the International Whaling Commission (No. SC/64/SM14), 17.
- Moulins, A., Rosso, M., Nani, B., Würtz, M. 2007. Aspects of distribution of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) in relation to topographic features in the Pelagos Sanctuary (north-western Mediterranean Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87: 177-186.

- Onofre-Díaz, M., Ortega-Ortiz, C.D., Cárdenas-Hinojosa, G., Huerta-Patiño, R., Falcone, E., Trickey, J.S., Van Warebeek, K., Van Bresseem, M.F. 2022. Cutaneous conditions and injuries in *Ziphius cavirostris* and *Mesoplodon peruvianus* from Mexican Pacific and Southern California waters. *Mammalian Biology*, 1-18.
- Palsbøll, P.J., Bérubé, M., Larsen, A.H., Jørgensen, H. 1997. Primers for the amplification of tri- and tetramer microsatellite loci in baleen whales. *Molecular Ecology*, 6(9), 893-895.
- Palsbøll, P.J., Bérubé, M., Jørgensen, H. 1999. Multiple levels of single-strand slippage at cetacean tri- and tetranucleotide repeat microsatellite loci. *Genetics*, 151(1), 285-296.
- Park, S.D.E. 2001. Trypanotolerance in West African Cattle and the Population Genetic Effects of Selection. Tesis de doctorado. University of Dublin. 254 pp.
- Parsons, K.M., Durban, J.W., Claridge, D.E., Balcomb, K.C., Noble, L.R., Thompson, P.M. 2003. Kinship as a basis for alliance formation between male bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the Bahamas. *Animal Behaviour*, 66(1), 185-194.
- Patel, S., Thompson, K., Williams, L., Tsai, P., Constantine, R., Millar, C. 2014. Mining microsatellites for Gray's beaked whale from second-generation sequencing data. *Conservation genetics resources*, 6(3), 657-659.
- Patel, S., Thompson, K.F., Santure, A.W., Constantine, R., Millar, C.D. 2017. Genetic kinship analyses reveal that Gray's beaked whales strand in unrelated groups. *Journal of Heredity*, 108(4), 456-461.
- Peakall, R., Smouse, P.E. 2006. GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6:288-295.
- Pearson, H.C. 2009. Influences on dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) fission-fusion dynamics in Admiralty Bay, New Zealand. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(10), 1437-1446.
- Pilot, M., Dahlheim, M.E., Hoelzel, A.R. 2010. Social cohesion among kin, gene flow without dispersal and the evolution of population genetic structure in the killer whale (*Orcinus orca*). *Journal of evolutionary biology*, 23(1), 20-31.
- Pines, M., Saunders, J., Swedell, L. 2011. Alternative routes to the leader male role in a multi-level society: Follower vs. solitary male strategies and outcomes in hamadryas baboons. *American Journal of Primatology*, 73(7), 679-691.
- Pomilla, C., Rosenbaum, H.C. 2006. Estimates of relatedness in groups of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on two wintering grounds of the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology*, 15(9), 2541-2555.
- Prothero, D.R., Domning, D., Fordyce, R.E., Foss, S., Janis, C., Lucas, S., ...Uhen, M. 2022. On the unnecessary and misleading taxon "Cetartiodactyla". *Journal of Mammalian Evolution*, 29(1), 93-97.
- Quick, N.J., Cioffi, W.R., Shearer, J.M., Fahlman, A., Read, A.J. 2020. Extreme diving in mammals: first estimates of behavioural aerobic dive limits in Cuvier's beaked whales. *Journal of Experimental Biology*, 223, jeb222109.

- Rendell, L., Cantor, M., Gero, S., Whitehead, H., Mann, J. 2019. Causes and consequences of female centrality in cetacean societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1780), 20180066.
- Richard, K.R., Whitehead, H., Wright, J.M. 1996. Polymorphic microsatellites from sperm whales and their use in the genetic identification of individuals from naturally sloughed pieces of skin. *Molecular Ecology*, 5(2), 313-315.
- Richard, K. R., Dillon, M. C., Whitehead, H., Wright, J. M. 1996. Patterns of kinship in groups of free-living sperm whales (*Physeter macrocephalus*) revealed by multiple molecular genetic analyses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(16), 8792-8795.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J.C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S.E., Sánchez-Gracia, A. 2017. DnaSP v6: DNA Sequence polymorphism analysis of large datasets. *Molecular Biology and Evolution*. 34:3299-3302.
- Schorr, G.S., Falcone, E.A., Moretti, D.J., Andrews, R.D. 2014. First long-term behavioral records from Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) reveal record breaking dives. *PLoS One*, 9:e92663.
- Schorr, G.S., Rone, B.K., Falcone, E.A., Keene, E.L., Cárdenas-Hinojosa, G., Huerta-Patiño, R., López-Arzate, D., Arcos-Díaz, J., Rojas-Bracho, L. 2022. Demographics and Diving Behavior of Cuvier's Beaked Whales at Guadalupe Island, Mexico: A Comparative Study to Better Understand Sonar Impacts at SOAR and Cuvier's Beaked Whales at Guadalupe Island, Mexico: A Comprehensive Assessment of Demographics and Behavior in an Undisturbed Area. Final Report to the US Navy Pacific Fleet Integrated Comprehensive Monitoring Program, Award No. N000141812777 and Interim Report to the Cooperative Agreement Studies Unit, Award No. N000142012755. 41 pp.
- Selkoe, K. Toonen, R.J. 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters* 9: 615-629.
- Shearer, J.M., Quick, N.J., Cioffi, W.R., Baird, R.W., Webster, D.L., Foley, H.J., Read, A. J. (2019). Diving behaviour of Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) off Cape Hatteras, North Carolina. *Royal Society open science*, 6(2), 181728.
- Sutherland, W.J. 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal behaviour*, 56(4), 801-809.
- Taylor, B., Barlow, J., Pitman, R., Balance, L., Klinger, T., DeMaster, D., Hildebrand, J., Urbán, J., Palacios, D., Mead, J. 2004. A call research to assess risk of acoustic impact on beaked whale populations. Artículo SC/56/E36 presentado a la IWC Scientific Committee, Julio 2004, Italia. 4pp.
- Tepsich, P., Rosso, M., Halpin, P., Moulins, A. 2014. Habitat preferences of two deep-diving cetacean species in the northern Ligurian Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 508: 247-260.
- Tyack, P.L., Johnson, M., Soto, N.A., Sturlese, A., Madsen, P.T. 2006. Extreme diving of beaked whales. *Journal of Experimental Biology*, 209(21), 4238-4253.
- Torres-Florez, J., Hucke-Gaete, R. 2012. Isolation and characterization of nine polymorphic microsatellite loci for blue whales (*Balaenoptera musculus*). *Conservation Genetics Resources* 4:1023-1025.

- Trillmich, F., Cantor, M. 2018. Sociobiology. En: Würsig, B., Thewissen, J.G.M., Kovacs, M. (Eds.), Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press, London, 882-887.
- Vachon, F., Whitehead, H., Frasier, T.R. 2018. What factors shape genetic diversity in cetaceans?. Ecology and Evolution, 8(3), 1554-1572.
- Valière, N. 2002. GIMLET: a computer program for analyzing genetic individual identification data. Molecular Ecology Notes 2: 377-379.
- Valsecchi, E., Amos, W. 1996. Microsatellite markers for the study of cetacean populations. Molecular Ecology, 5(1), 151-156.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Shipley, P. 2004. Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. Molecular Ecology Notes 4:535.
- Wade, P.R., Reeves, R.R., Mesnick, S.L. 2012. Social and Behavioural Factors in Cetacean Responses to Overexploitation: Are Odontocetes Less "Resilient" Than Mysticetes?. Journal of Marine Biology, 2012:1-15.
- Waits, L.P., Luikart, G., Taberlet, P. 2001. Estimating the probability of identity among genotypes in natural populations: cautions and guidelines. Molecular ecology, 10(1), 249-256.
- Wang, J. 2007. Triadic IBD coefficients and applications to estimating pairwise relatedness. Genetics Research, 89(3), 135-153.
- Wang, J. 2011. COANCESTRY: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. Molecular ecology resources, 11(1), 141-145.
- Wang, C., Schroeder, K.B., Rosenberg, N.A. 2012. A maximum-likelihood method to correct for allelic dropout in microsatellite data with no replicate genotypes. Genetics, 192(2), 651-669.
- Whitehead, H.A. 2008. Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis. Chicago University Press, Chicago, IL.
- Whitehead, H.A. 1996. Babysitting, dive synchrony, and indications of alloparental care in sperm whales. Behavioral Ecology and Sociobiology, 38(4), 237-244.
- Whitehead, H.A. 1997. Analyzing animal social structure. Animal Behaviour, 53(5), 1053-1067.
- Whitehead, H.A. 2009. SOCPROG programs: analyzing animal social structures. Behavioral Ecology and Sociobiology, 63, 765-778.
- Whitehead, H.A. 2015. SOCPROG: programs for analyzing social structure. Universidad de Dalhousie, Canadá.
- Whitehead, H., Faucher, A., Gowans, S., McCarrey, S. 1997. Status of the northern bottlenose whale, *Hyperoodon ampullatus*, in the Gully, Nova Scotia. Canadian field-naturalist. Ottawa ON, 111(2), 287-292.
- Whitehead, H., Wimmer, T. 2005. Heterogeneity and the mark recapture assessment of the Scotian Shelf population of northern bottlenose whales (*Hyperoodon ampullatus*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 62(11), 2573-2585.

- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard University Press, London.
- Wittmaack, C., Urbán Ramírez, J., Bernot-Simon, D., Martínez-Aguilar, S., Subbiah, S., Surles, J. G., ... Godard-Coding, C. A. 2022. Small Blubber Samples (50 mg) Sufficient for Analyses of 10 Stress and Reproductive Steroid Hormones in Gray and Fin Whales via Liquid Chromatography Mass Spectrometry. *Frontiers in Marine Science*, 2080.
- Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I., Getz, W. M. 2005. The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal Behaviour*, 69(6), 1357-1371.
- Zhang, P., Wei, Z., HUI, S.W., Abel, G., Martelli, P., Hao, Y., Li, S. 2021. Sexual maturity, seasonal estrus, and gestation in female Indo-Pacific bottlenose dolphins *Tursiops aduncus* inferred from serum reproductive hormones. *Integrative Zoology*, 16(4), 575-585.

Anexos

Anexo A.

Tabla 8. Lista de microsátélites de prueba.

Microsatélite	Referencia	Observaciones
GATA 417	Palsboll et al., 1997	No amplificó
GATA 028	Palsboll et al., 1997	Buen resultado. Seleccionado
GATA 053	Palsboll et al., 1997	Buen resultado. Seleccionado
TAA023	Palsboll et al., 1997	No amplificó
EV 05	Valsecchi y Amos 1996	Buen resultado. Seleccionado
EV 37	Valsecchi y Amos 1996	Buen resultado. Seleccionado
Sw10	Richard et al., 1996	Buen resultado. Seleccionado
Sw19	Richard et al., 1996	Buen resultado. Seleccionado
GT238	Berubé 2005	Buen resultado. Seleccionado
GT541	Berubé 2005	Buen resultado. Seleccionado
AC045	Berubé 2005	Buen resultado. Seleccionado
GT122	Berubé 2005	Buen resultado. Seleccionado
GT129	Berubé 2005	Buen resultado. Seleccionado
CA141	Berubé 2005	Buen resultado. Seleccionado
CA232	Berubé 2005	Buen resultado. Seleccionado
AC137	Berubé 2005	No amplificó
GT227	Berubé 2005	No amplificó
CA128	Berubé 2005	Amplificó. Pocos alelos
di34	Torres-Florez et al., 2012	Buen resultado. Seleccionado
di40	Torres-Florez et al., 2012	No amplificó
DlrFCB017	Buchanan <i>et al.</i> , 1996	No amplificó
DlrFCB1	Buchanan <i>et al.</i> , 1996	No amplificó
SW13	Richard <i>et al.</i> , 1996	No amplificó

SW2	Richard <i>et al.</i> , 1996	No amplificó
GT023	Bérubé <i>et al.</i> , 1998	No amplificó
GT211	Bérubé <i>et al.</i> , 1998	No amplificó
GT307	Bérubé <i>et al.</i> , 1998	No amplificó
GT575	Bérubé <i>et al.</i> , 1998	Amplificó. Pocos alelos
GGA520	Bérubé <i>et al.</i> , 1998	No amplificó
GT142	Bérubé <i>et al.</i> , 2002	No amplificó
CA234	Bérubé <i>et al.</i> , 2002	No amplificó
AC082	Bérubé <i>et al.</i> , 2002	No amplificó
TGAA610	Bérubé <i>et al.</i> , 2002	Amplificó. Pocos alelos
ACCC392	Palsboll <i>et al.</i> , 1999	No amplificó
Mg01	Patel <i>et al.</i> , 2014	Amplificó. Electroferograma con múltiples picos
Mg37	Patel <i>et al.</i> , 2014	Buen resultado. Seleccionado
Mg58	Patel <i>et al.</i> , 2014	Buen resultado. Seleccionado
Mg95	Patel <i>et al.</i> , 2014	Amplificó. Electroferograma con múltiples picos
Mg99	Patel <i>et al.</i> , 2014	Amplificó. Electroferograma con múltiples picos

Anexo B.

Tabla 9. Valores de los coeficientes delta para las relaciones de parentesco alto.

ID 1 (Haplotipo)	ID 2 (Haplotipo)	δ_7	δ_8	δ_9
Zc032 (MX1)	Zc033 (MX2)	0.65	0.00	0.35
Zc008 (L)	Zc064 (O)	0.23	0.77	0.00
Zc009 (L)	Zc044 (L)	0.00	0.80	0.00
Zc011 (L)	Zc106 (L)	0.10	0.90	0.00
Zc003 (L)	Zc018 (MX2)	0.00	1.00	0.00
Zc003 (L)	Zc027 (MX2)	0.00	1.00	0.00
Zc003 (L)	Zc034 (L)	0.00	1.00	0.00
Zc006 (MX2)	Zc028 (MX2)	0.00	1.00	0.00
Zc007 (MX2)	Zc051 (MX2)	0.00	1.00	0.00
Zc008 (L)	Zc028 (MX2)	0.00	1.00	0.00
Zc008 (L)	Zc044 (L)	0.01	0.78	0.00
Zc011 (L)	Zc048 (L)	0.00	1.00	0.00
Zc024 (MX2)	Zc056 (L)	0.15	0.85	0.00
Zc032 (MX1)	Zc056 (L)	0.00	1.00	0.00
Zc036 (MX2)	Zc048 (L)	0.00	1.00	0.00
Zc036 (MX2)	Zc056 (L)	0.00	1.00	0.00
Zc056 (L)	Zc051 (MX2)	0.00	1.00	0.00

Anexo C.

Tabla 10. Individuos foto-identificados hasta octubre de 2021. Sexo, haplotipo y recapturas totales.

ID	Sexo	Haplotipo	Recapturas Totales
Zcav-003	macho	L	12
Zcav-006	hembra	MX2	28
Zcav-007	hembra	MX2	20
Zcav-008	macho	L	19
Zcav-009	hembra	L	34
Zcav-010	hembra	no analizado	21
Zcav-011	hembra	L	42
Zcav-012	macho	no analizado	27
Zcav-013	hembra	L	37
Zcav-016	hembra	no analizado	21
Zcav-018	macho	MX2	20
Zcav-023	macho	L	8
Zcav-024	hembra	MX2	10
Zcav-025	macho	no analizado	9
Zcav-026	macho	no analizado	31
Zcav-027	macho	MX2	38
Zcav-028	macho	MX2	38
Zcav-029	indeterminado	no analizado	5
Zcav-031	indeterminado	no analizado	2
Zcav-032	macho	MX1	14
Zcav-033	macho	MX2	8
Zcav-034	macho	L	33
Zcav-035	indeterminado	no analizado	2
Zcav-036	macho	MX2	16
Zcav-037	hembra	MX2	10
Zcav-038	hembra	no analizado	10
Zcav-039	macho	O	7
Zcav-044	macho	L	10
Zcav-045	macho	no analizado	5
Zcav-046	macho	MX2	16
Zcav-048	macho	L	35
Zcav-050	macho	L	4

Zcav-051	macho	MX2	8
Zcav-052	hembra	L	39
Zcav-056	macho	L	19
Zcav-057	macho	no analizado	20
Zcav-058	macho	no analizado	5
Zcav-060	indeterminado	no analizado	3
Zcav-063	indeterminado	no analizado	9
Zcav-064	hembra	O	11
Zcav-065	indeterminado	no analizado	3
Zcav-070	hembra	L	15
Zcav-071	macho	L	8
Zcav-072	indeterminado	no analizado	8
Zcav-073	indeterminado	no analizado	4
Zcav-075	indeterminado	no analizado	2
Zcav-083	macho	N	7
Zcav-085	indeterminado	no analizado	22
Zcav-087	indeterminado	no analizado	10
Zcav-090	indeterminado	no analizado	4
Zcav-093	indeterminado	no analizado	4
Zcav-096	indeterminado	no analizado	9
Zcav-101	indeterminado	no analizado	3
Zcav-105	indeterminado	no analizado	11
Zcav-106	macho	L	14
Zcav-108	indeterminado	no analizado	2
Zcav-110	indeterminado	no analizado	3
Zcav-111	indeterminado	no analizado	2

Anexo D.

Tabla 11. Individuos foto-identificados en cada año hasta 2021.

ID	2007	2008	2009	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
Zcav-003	X		X	X		X		X	X	X
Zcav-006	X		X		X	X	X	X	X	X
Zcav-007	X		X			X	X	X	X	X
Zcav-008	X		X			X	X	X		X
Zcav-009		X	X		X	X	X	X	X	X
Zcav-010		X			X	X	X	X	X	X
Zcav-011		X			X	X	X	X	X	X
Zcav-012			X		X	X	X	X		X
Zcav-013			X			X	X	X	X	X
Zcav-016			X		X	X	X	X		
Zcav-018			X			X	X	X	X	X
Zcav-023					X	X	X			X
Zcav-024					X	X	X	X	X	X
Zcav-025					X	X				
Zcav-026					X	X	X	X	X	
Zcav-027					X	X	X	X	X	X
Zcav-028					X	X	X	X	X	X
Zcav-029					X	X	X			X
Zcav-031					X		X			
Zcav-032			X		X	X	X	X	X	X
Zcav-033					X		X	X	X	X
Zcav-034					X	X	X	X	X	X
Zcav-035					X		X			
Zcav-036					X	X	X	X	X	X
Zcav-037					X	X	X	X	X	X
Zcav-038					X	X	X	X	X	X
Zcav-039					X	X				X
Zcav-044					X		X	X	X	
Zcav-045					X			X	X	X
Zcav-046						X	X	X	X	X
Zcav-048						X	X	X	X	X
Zcav-050						X		X		

