

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 CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías).

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 de Autor.

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



---

**Maestría en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Origen del stock de anidación de las tortugas verdes (*Chelonia  
mydas*) de dos zonas de alimentación, descanso y desarrollo  
en la península de Baja California**

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

Presenta:

**Samai Arce Jiménez**

Ensenada, Baja California, México  
2024

Tesis defendida por  
**Samai Arce Jiménez**

y aprobada por el siguiente Comité

**Dra. Ma. Elena Solana Arellano**

Codirectora de tesis

**Dr. Carlos Alberto Flores López**

Codirector de tesis

**Dr. Helmut Maske Rubach**

**Dra. Monica Hernández Rodríguez**



**Dr. Rafael Andrés Cabral Tena**

Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

**Dra. Ana Denise Re Araujo**

Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Samai Arce Jiménez** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ecología Marina.

**Origen del stock de anidación de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) de dos zonas de alimentación, descanso y desarrollo en la península de Baja California**

Resumen aprobado por:

Dra. Ma. Elena Solana Arellano

**Codirectora de tesis**

Dr. Carlos Alberto Flores López

**Codirector de tesis**

La tortuga verde (*Chelonia mydas*) está catalogada como una especie en peligro de extinción en México y enfrenta grandes desafíos de conservación debido a sus patrones migratorios cambiantes durante sus diferentes etapas de vida, y a los miles de kilómetros que recorre entre su lugar de nacimiento y las zonas de alimentación. Para comprender los orígenes natales y la diversidad genética de las poblaciones en la península de Baja California, se recolectaron muestras durante dos años y se secuenció la región control del ADN mitocondrial de 10 individuos de Bahía de los Ángeles (BLA) y 22 del Complejo Lagunar Ojo de Liebre (CLOL), las cuales funcionan como zonas de alimentación, descanso y desarrollo. Las secuencias se compararon con poblaciones potenciales de origen del Océano Pacífico, y se encontró que los patrones filogeográficos de las poblaciones del Pacífico Oriental sugieren que la distribución de la diversidad genética coincide con la separación geográfica existente entre las regiones del Pacífico Oriental/Tropical y Occidental. Por otra parte, el análisis de stocks mixtos (MSA) indicó que las poblaciones de BLA y CLOL se originan en los sitios de anidación del Pacífico Oriental, principalmente de las Islas Revillagigedo y la costa de Michoacán. El análisis estadístico utilizado para evaluar la contribución a ambos sitios de tortugas originarias de las Islas Revillagigedo y la costa de Michoacán, mostró que estadísticamente tanto Revillagigedo como Michoacán aportan el mismo número de individuos a las zonas de BLA y CLOL (Factor de Bayes  $<1.9$  para ambas poblaciones (BLA= 1.59 y CLOL= 1.14)).

**Palabras clave:** *Chelonia mydas*, MSA, ADN mitocondrial, diversidad genética, tortugas marinas.

Abstract of the thesis presented by **Samai Arce Jiménez** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

**Origin of nesting stock of green turtles (*Chelonia mydas*) from two feeding, resting and development areas in the Baja California peninsula**

Abstract approved by:

PhD. Ma. Elena Solana Arellano

**Thesis Co-director**

PhD. Carlos Alberto Flores López

**Thesis Co-director**

The green turtle (*Chelonia mydas*) is listed as an endangered species in Mexico and presents significant conservation challenges due to its changing migratory patterns throughout its life stages and the thousands of kilometers it travels between its birthplace and foraging grounds. To understand the natal origins and genetic diversity of green turtle populations in the Baja California Peninsula, samples were collected over two years, and the control region of mitochondrial DNA was sequenced from 10 individuals from Bahía de los Angeles (BLA) and 22 from the Complejo Lagunar Ojo de Liebre (CLOL), which serve as feeding, resting, and developmental zones for this marine turtle. The sequences were compared with potential source populations in the Pacific Ocean, and it was found that the phylogeographic patterns of the Eastern Pacific populations suggest that the distribution of genetic diversity aligns with the existing geographical separation between the Eastern/Tropical and Western Pacific regions. On the other hand, the Mixed Stock Analysis (MSA) indicated that the populations of BLA and CLOL originate from nesting sites in the Eastern Pacific, primarily from the Revillagigedo Islands and the coast of Michoacán. A statistical analysis was used to evaluate the contribution of turtles originating from the Revillagigedo Islands and the coast of Michoacán to both sites, which found that statistically both Revillagigedo and Michoacán contribute the same number of individuals to the BLA and CLOL zones (Bayes Factor <1.9 for both populations (BLA = 1.59 and CLOL = 1.14)).

**Keywords:** *Chelonia mydas*, MSA, mitochondrial DNA, genetic diversity, marine turtles.

## Dedicatoria

*Dedico este trabajo a mi familia, principalmente a mis padres quienes han sido las primeras personas que han creído en mí y me han apoyado en cada paso que he dado, aún en momentos cuando ni yo misma lo hacía. Gracias por siempre estar y llenar mi vida de luz con todo su amor y sabiduría. Estaré eternamente agradecida con la vida por tenerlos como padres. Los amo.*

## Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) y al posgrado de Ecología Marina por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado y contribuir con los conocimientos necesarios para llevar a cabo mi tesis de Maestría y en mi formación académica y profesional.

Al Consejo de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por el apoyo económico brindado para poder realizar mis estudios de posgrado y el presente trabajo (No. CVU 1193493).

A la Universidad Autónoma de Baja California y al Laboratorio Multidisciplinario de la Facultad de Ciencias por proporcionar el equipo y el material necesario para llevar a cabo el trabajo de laboratorio.

A mis directores de tesis: Dra. Ma. Elena Solana Arellano, por haber confiado en mí y haberme aceptado como su estudiante, por su apoyo no solo académico, también personal, así como con recursos financieros e infraestructura para la realización del proyecto. Gracias por la paciencia y conocimientos brindados a lo largo de estos dos años. Al Dr. Carlos Alberto Flores López, por haberme aceptado como su estudiante. Gracias por todo su conocimiento, paciencia y tiempo brindado a lo largo de estos años, por su apoyo inigualable y por todas las enseñanzas que me hicieron aprender a encontrar mi pasión por la biología molecular. Sin duda, ambos han sido pilares fundamentales para la culminación de este proyecto y de mi etapa como estudiante de maestría. Gracias por todo.

A los miembros de mi comité de tesis, la Dra. Mónica Hernández Rodríguez y el Dr. Helmut Maske Rubach por sus comentarios, observaciones y sugerencias que fueron muy importantes durante el desarrollo y culminación de esta tesis.

A mis papás, Anabel Jiménez Loaiza y Efrain Arce Soriano, por su amor y apoyo incondicional, siempre han sido mi principal motor, mi fuente de inspiración y gracias a ustedes nunca me he sentido sola. Los admiro muchísimo, espero algún día la vida me permita poder devolverles un poquito de lo mucho que me han dado, los amo.

A mi sol, mi hermana Abigail Arce Jiménez, gracias por ser mi compañera de vida, una plática contigo se me reinicia la vida, no sé qué haría sin ti. Gracias por tus interminables consejos, por todo tu amor y por tu sinceridad cuando más lo he necesitado, por hacerme reír siempre con tus ocurrencias, ser mi

guía cuando salí por primera vez de casa y después seguiste siéndolo en la distancia cuando me tocó estar más lejos. Te amo infinitamente chinita.

A mis hermanos, Efrain Arce Jiménez y Gamaliel Arce Jiménez, por sus consejos y compartir su experiencia de vida conmigo, han sido una luz en mi camino cuando se comienza a poner oscuro. Son uno de los pilares más importantes en mi vida, gracias por confiar en mí y apoyarme cuando los he necesitado. Los amo chiques. También quiero agradecer a mi cuñis Mariana Pech, te has convertido en una hermana a lo largo de estos años en la familia, te adoro.

A mi bestie, Karla Elisa Martínez Cota, gracias por acompañarme estos 10 años, eres una de mis personas favoritas, contigo puedo ser realmente yo, eres mi espacio seguro. Gracias por escucharme y jamás juzgarme. Te agradezco por enseñarme a tomar todos los momentos con gracia y diversión. Te adoro miija, espero que la siguiente aventura también nos toque juntas.

A mis amigas, Mariana García, Adracia Mackliz y Sofia Pablos, por sus consejos y apoyo en la distancia. Gracias por las pláticas profundas que me ayudan a poner todo en perspectiva, me han salvado muchas veces.

A mis personas favoritas de la maestría que se convirtieron en grandes amigos que espero conservar por el resto de mi vida: Cesar Jaimes, Grace Bonilla y Carolina Ramírez. Gracias por su apoyo, por escucharme en los momentos más complicados y ser una guía en estos dos años. Se convirtieron en mi familia foránea, por ustedes estar lejos de casa se sintió menos pesado, los amo.

Al Laboratorio de Ecología Matemática: Dra. Elena, Olga, Adán, Caro, Deira, Mau, Cris y Enrique. Gracias por su apoyo en las salidas de campo, sin ustedes no habría sido posible la recolección de las muestras. Gracias por su confianza y por su recibimiento aun cuando ni nos conocían. Fue bonito llegar a un lugar en donde el ambiente estaba enfocado en el crecimiento de todos.

A todos mis compañeros y profesores del CICESE por su apoyo directo e indirecto a lo largo de estos dos años.

A uno de mis grandes amigos, Omar Ávila García por su asesoría en la realización del mapa y por su amistad a lo largo de estos últimos años.

A mi sensei matemático, Adán Avilés Chávez por sus conocimientos en estadística, sin duda un gran maestro que buscaba la forma de bajar la información para que fuera entendible y práctica para cada uno de los que tomamos sus clases. Gracias por tu apoyo en la materia y fuera de ella, siempre encontrabas el tiempo para respondernos las preguntas con más dudas, haciéndonos pensar en todo.

A Lalito de SEBLA y Marcelino de CONANP en Bahía de los Ángeles por su valiosa ayuda en campo.

A la vida y a Dios por permitirme cumplir este sueño, gracias por siempre ser parte de mi camino de vida y darme la salud necesaria para poder seguir trabajando en lo que me hace feliz.

Y, por último, pero no menos importante, quiero agradecer a mí misma por haber logrado esta meta, porque el proceso no fue nada fácil. Agradezco haber tenido la oportunidad de ponerme a prueba en muchas ocasiones, por haber aprendido no solo en el ámbito académico y profesional, sino también en el crecimiento personal que trajo este proceso. Este camino me ayudó a confiar más en mí misma y en sentirme capaz de afrontar la vida como viniera. Estoy orgullosa de ti Samai.

## Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria .....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	x
Lista de tablas .....	xi
<b>Capítulo 1. Introducción .....</b>	<b>1</b>
1.1 Antecedentes .....	2
1.2 Justificación .....	6
1.3 Hipótesis.....	7
1.4 Objetivos .....	7
1.4.1 Objetivo general.....	7
1.4.2 Objetivos específicos.....	7
<b>Capítulo 2. Metodología.....</b>	<b>8</b>
2.1 Descripción del área de estudio.....	8
2.1.1 Bahía de los Ángeles.....	9
2.1.2 Complejo Lagunar Ojo de Liebre .....	10
2.2 Colecta de individuos y de tejido .....	10
2.3 Trabajo de laboratorio .....	12
2.3.1 Extracción de ADN.....	12
2.3.2 Amplificación de la región control del ADN mitocondrial.....	12
2.4 Análisis de datos.....	13
2.4.1 Edición y alineamiento de las secuencias .....	13
2.4.2 Diversidad genética .....	13

2.5	Red de haplotipos .....	14
2.6	Análisis de Stocks Mixtos (MSA).....	14
2.7	Análisis estadísticos.....	16
2.7.1	Teorema y Factor de Bayes .....	16
2.7.2	Escalamiento Multidimensional (MDS).....	17
<b>Capítulo 3.</b>	<b>Resultados.....</b>	<b>18</b>
3.1	Diversidad genética .....	18
3.2	Red de haplotipos .....	19
3.3	Análisis de Stocks Mixtos (MSA).....	21
3.3.1	MSA de Bahía de los Ángeles (BLA).....	21
3.3.2	MSA de Complejo Lagunar Ojo de Liebre (CLOL) .....	23
3.4	Análisis estadísticos.....	25
3.4.1	Factor de Bayes .....	25
3.4.2	Escalamiento Multidimensional (MDS).....	26
<b>Capítulo 4.</b>	<b>Discusión .....</b>	<b>28</b>
4.1	Diversidad genética .....	28
4.2	Red de haplotipos .....	30
4.3	Análisis de Stocks Mixtos (MSA).....	33
4.4	Implicaciones para la conservación.....	36
<b>Capítulo 5.</b>	<b>Conclusiones.....</b>	<b>38</b>
<b>Literatura citada .....</b>		<b>40</b>

## Lista de figuras

Figura	Página
Figura 1. Ubicación geográfica de las poblaciones de <i>Chelonia mydas</i> que fueron muestreadas. Donde las zonas fueron: Bahía de Los Ángeles, Baja California y el Complejo Lagunar Ojo de Liebre, Baja California Sur. CSR= Campo San Román; CD= Campo Díaz; LM= La Mona y LGN= Laguna Guerrero Negro.....	8
Figura 2. Red de haplotipos de <i>Chelonia mydas</i> en el Océano Pacífico. Donde: H= haplotipo, Hw= Hawái, Rv= Revillagigedo, Mc= Michoacán, CR= Costa Rica, Ga= Galápagos, Ja= Japón, BLA= Bahía de los Ángeles y CLOL= Complejo Lagunar Ojo de Liebre. El tamaño de cada círculo corresponde a la frecuencia de cada haplotipo y la separación que existe entre ellos al número de mutaciones. 20	20
Figura 3. Haplotipos correspondientes de Japón. Donde: H=haplotipo y A= individuo de CLOL que poseía un haplotipo (H31) correspondiente al haplogrupo de Japón. ....	21
Figura 4. Frecuencias haplotípicas para la población mixta de BLA y las poblaciones de referencia. En la parte derecha se muestran dos columnas con los 36 haplotipos analizados.....	22
Figura 5. Estimaciones MCMC para la población de BLA. Las barras representan los intervalos de credibilidad al 95% y los círculos muestran la estimación de la media del parámetro. ....	23
Figura 6. Frecuencias haplotípicas para la población mixta de CLOL y las poblaciones de referencia. En la parte derecha se muestran dos columnas con los 36 haplotipos analizados. ....	24
Figura 7. Estimaciones MCMC para la población de CLOL. Las barras representan los intervalos de credibilidad al 95% y los círculos muestran la estimación de la media del parámetro. ....	25
Figura 8. MDS por sitios y haplotipos de <i>Chelonia mydas</i> . Donde: H=número de haplotipo, Hw=Hawái, Gal=Galápagos, Rv=Revillagigedo, CR=Costa Rica, Jap= Japón, Mich=Michoacán, BLA=Bahía de los Ángeles y CLOL=Complejo Lagunar Ojo de Liebre. ....	26

## Lista de tablas

Tabla	Página
Tabla 1. Coordenadas geográficas de los sitios de muestreo, tamaño de muestra (n), Temperatura Superficial del Mar (TSM) y fechas de recolecta.....	11
Tabla 2. Colonias consideradas en este estudio, haplotipos y las respectivas referencias (letras del alfabeto en superíndice). Las abreviaciones para las colonias de origen fueron: Hw=Hawái; Rv= Revillagigedo; Mich=Michoacán; CR=Costa Rica; Gal=Galápagos; Jap=Japón; H36= Haplotipo único (huérfano) encontrado en CLOL. <sup>a</sup> Dutton <i>et al.</i> , 2019 y <sup>b</sup> Hamabata <i>et al.</i> , 2014.....	15
Tabla 3. Interpretación del Factor de Bayes sugerido por Jeffreys (1961), modificada por Martagón-Domínguez (2023). .....	17
Tabla 4. Medidas de variabilidad genética para secuencias de <i>Chelonia mydas</i> . Donde: n= número de secuencias, P= número de sitios polimórficos, H= número de haplotipos, h= diversidad haplotípica, k= número promedio de diferencias nucleotídicas y $\pi$ = diversidad nucleotídica. Las secuencias utilizadas fueron con base en la región control del ADNmt. ....	18
Tabla 5. Probabilidad de contribuciones para BLA (n=10). Los límites inferior y superior corresponden a los intervalos de credibilidad (CI) del 95%. Las probabilidades de contribuciones fueron con base en el método “Many-to-many” .....	22
Tabla 6. Probabilidad de contribuciones para CLOL (n=21). Los límites inferior y superior corresponden a los intervalos de credibilidad (CI) del 95%. Las probabilidades de contribuciones fueron con base en el método “Many-to-many” .....	24
Tabla 7. Resultados del Factor de Bayes (FB <sub>10</sub> ) para BLA y CLOL. Donde BLA= Bahía de los Ángeles y CLOL= Complejo Lagunar Ojo de Liebre.....	26

## Capítulo 1. Introducción

---

La tortuga verde (*Chelonia mydas* Linnaeus, 1758) es una especie marina que forma parte de la familia Cheloniidae, la cual tiene una distribución global en aguas tropicales y subtropicales de los cinco continentes entre latitudes de 30° N y 30° S (Groombridge, 1982; Márquez, 1990). La especie se caracteriza por ser herbívora, ya que se alimenta principalmente de algas y pastos marinos. Alcanza la madurez hasta una edad entre los 30 y 50 años, por lo que se considera que posee un ciclo de vida lento (Mortimer, 1995).

Dentro de los primeros años de vida, pasan la mayor parte de su tiempo en ambientes pelágicos y sus movimientos dependen de las corrientes oceánicas, posteriormente, tienden a trasladarse hacia arrecifes o pastos marinos para iniciar su etapa bentónica (Reisser *et al.*, 2013). Sin embargo, existe poca evidencia sobre el comportamiento que tiene la especie entre sus diversas etapas de crecimiento debido a su historia de vida compleja y a la dificultad de la dispersión acuática regida por características oceanográficas (FitzSimmons y Limpus, 2014). No obstante, se ha descrito que las tortugas de esta especie permanecen cerca de las playas de anidación antes del periodo de reproducción durante un intervalo de aproximadamente dos semanas (Miller, 1989; Hasbún *et al.*, 2000).

En algunos países, la tortuga verde se ha visto amenazada por un declive poblacional entre las décadas de 1950 y 1980 debido a un conjunto de factores antropogénicos: 1) la mortalidad incidental asociada a actividades pesqueras; 2) la degradación del hábitat costero que la especie utiliza de alimentación y; 3) la mortalidad asociada a la ingestión de material sintético (Jiménez *et al.*, 2017; Early-Capistrán *et al.*, 2020). Se estima que las poblaciones de esta especie han disminuido en los últimos 141 años entre un 37% a un 61% (Troëng y Rankin, 2004). De modo que ha sido clasificada a nivel global como una especie en peligro de extinción según la *Red List* de la IUCN (*International Union for Conservation of Nature*) (IUCN, 2003) y en México por la NOM-059-SEMARNAT-2010. En consecuencia, la investigación y conservación de las tortugas verdes ha aumentado en los últimos años, sin embargo, el conocimiento acerca de esta especie sigue siendo limitado y, por ende, en algunos países aún no se tienen planes de manejo claros para su conservación (Bjorndal, 1997).

Como parte importante de la ecología de la tortuga verde se encuentran los procesos de migración durante su ciclo de vida. Los adultos pueden realizar migraciones de hasta 2,700km en sus áreas de alimentación y reproducción. No obstante, las hembras reproductoras tienen como característica migratoria que regresan

a playas específicas para anidar. A este comportamiento se le conoce como filopatría (FitzSimmons *et al.*, 1997).

Las rutas migratorias de *C. mydas* asociadas a su proceso de anidación y alimentación se han reportado desde Ecuador en las Islas Galápagos hacia el norte de Michoacán y las Islas Revillagigedo en México dentro del Pacífico Oriental (Chassin-Noria *et al.*, 2004). En la península Baja California las lagunas costeras son áreas de gran importancia para la alimentación, descanso y desarrollo de las tortugas verdes que forman parte del Pacífico Oriental (Márquez, 1990; López-Mendilaharsu *et al.*, 2006). Sin embargo, hasta el momento no se tiene claro cuáles son las rutas migratorias de *C. mydas* en Baja California, ya que no se sabe con certeza el origen del stock de anidación de las tortugas verdes en esta área (Dutton *et al.*, 2019).

El conocimiento de las rutas migratorias y las interacciones de la población en *C. mydas* pueden cambiar durante sus diferentes etapas de vida, lo que complica la estimación de la delimitación geográfica y dinámica poblacional de la especie. Aunado a esto la naturaleza críptica de las diferentes etapas del ciclo de vida de *C. mydas* y la influencia que tienen las características oceanográficas en su dispersión acuática también han dificultado el estudio del comportamiento de esta especie. Debido a esto, a menudo la gestión de la conservación de la especie *C. mydas* se ha realizado sin tener un conocimiento claro de cómo llevar a cabo los planes de manejo apropiados para su preservación. Sin embargo, en los últimos años, la capacidad para definir las poblaciones de especies marinas ha mejorado gracias a los avances en técnicas de marcado y recuperación, telemetría satelital, estudios de isótopos con datos oceanográficos y genética poblacional (FitzSimmons y Limpus, 2014).

El presente trabajo tiene como principal objetivo identificar el origen del stock de anidación de la tortuga verde *Chelonia mydas* en la península de Baja California con base en análisis genéticos. Los resultados de este estudio aportarán información acerca del proceso de migración de estas poblaciones, lo que a su vez servirá para desarrollar estrategias factibles para aportar conocimiento a la conservación de la especie.

## 1.1 Antecedentes

Muchas especies tienen un alto potencial de dispersión en diferentes etapas de su ciclo de vida, ya sea como adultos, juveniles o incluso gametos (e.g., el polen de las plantas dispersado por el viento). Los organismos que tienen un alto potencial de dispersión pueden presentar una estructura genética en la población que se relaciona con la fidelidad del comportamiento a lugares específicos (filopatría) y no tanto

a las barreras físicas que se pueden presentar. Por ejemplo, Baker *et al.* (1993) en su estudio con ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*), demostraron que las poblaciones dentro de cada una de las cuencas que analizaron estaban subdivididas en stocks matrilineales. Un patrón que hipotetiza que esté relacionado con la fidelidad que tienen las ballenas hembras a destinos migratorios particulares cuando la cría acompaña a su madre durante la migración anual entre aguas de latitudes altas y bajas.

También, se ha demostrado que algunas aves migratorias tienen una estructura filogeográfica en sus áreas de reproducción y en algunas ocasiones en las áreas donde realizan la hibernación como es el caso de la especie *Calidris alpina*. Wenink *et al.* (1996) utilizaron el ADN mitocondrial para estudiar la estructura poblacional en esta especie de ave que realiza migraciones de largas distancias. Los autores reportaron cinco clados correspondientes a poblaciones reproductoras regionales en Europa, Siberia Central y Oriental, Canadá y Alaska. Los resultados ayudaron a comprender la fidelidad intergeneracional que posee esta especie a zonas migratorias específicas.

Los estudios de genética poblacional requieren de la utilización de marcadores moleculares, entre los marcadores moleculares más utilizados se encuentran los siguientes: microsatélites, isoenzimas, inter Secuencias Simples Repetidas (ISSR), polimorfismos en los tamaños de los fragmentos de restricción (RFLP), amplificación aleatoria de ADN polimórfico (RAPD), polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados (AFLP) y secuencias de ADN (Piñero *et al.*, 2008). El uso de cada uno de estos marcadores moleculares depende de la pregunta de investigación que se desea resolver, los recursos económicos disponibles, las características del marcador, la disponibilidad de datos de referencia para el marcador en cuestión en caso de que se requieran comparaciones y la viabilidad en su uso (Anne, 2006).

En diferentes áreas de la biología se utilizan los marcadores moleculares para llevar a cabo análisis que permitan resolver diversas preguntas de investigación, tal y como es el caso del Análisis de Stocks Mixtos o MSA (por su nombre en inglés: Mixed Stock Analysis). El análisis de stocks mixtos tiene la finalidad de estimar qué proporción de los individuos de la población mixta (i.e., compuesta por diferentes subpoblaciones o grupos de origen) provienen de las poblaciones fuente por medio de probabilidades. Estos análisis se han vuelto cada vez más completos ya que han incorporado los efectos del error de muestreo y el tamaño de la población (Pella y Milner, 1987; Okuyama y Bolker, 2005).

El MSA es de utilidad ya que al conocer cómo está compuesta una población mixta coadyuva en la preservación de las poblaciones en peligro que están presentes en dicho stock (Antonovich y Templin, 2003). Pella y Masuda (2001), implementaron los métodos bayesianos para evaluar estos stocks generales

utilizando como ejemplos los casos de estudio de dos especies: 1) la marsopa (*Phocoena phocoena*) del Atlántico Noroeste y 2) la trucha (*Oncorhynchus mykiss*) del sureste de Alaska, de las cuales, con base en información previa de caracteres genéticos de la población mixta e información de referencia, ajustaron los datos del modelo con el método de Monte Carlo basado en Cadenas de Markov (MCMC). La implementación de métodos bayesianos a este tipo de análisis ha permitido reducir el sesgo de las estimaciones, además de tener la flexibilidad de ajustar las priors (distribuciones a priori) según la información disponible a diferencia de los métodos frecuentistas. Las propiedades genéticas que se utilizan para llevar a cabo este tipo de estudios están fundamentadas en ciertos rasgos biológicos, lo que hacen al ADN mitocondrial (ADNmt) un marcador idóneo (Baker *et al.*, 2007).

El ADN mitocondrial como marcador molecular posee características importantes para llevar a cabo estudios como el MSA. Esto es debido a sus propiedades como son: alta tasa de evolución, alta variación dentro de una población, prácticamente nula recombinación y su herencia uniparental (estrictamente materna, con algunas excepciones) (Vázquez-Domínguez, 2007). La región control (D-loop) tiene una tasa de mutación que es de cuatro a siete veces más rápida que el genoma mitocondrial completo, lo que la convierte en una de las regiones mitocondriales que ha resultado muy útil para el estudio de la estructura genética poblacional en diversas especies, incluidas las tortugas marinas. De manera que, la región control es el segmento del ADN mitocondrial que funciona muy bien para llevar a cabo estudios de MSA tanto en playas de anidación como en zonas de alimentación para las tortugas marinas (Avisé *et al.*, 1987; Abreu-Grobois *et al.*, 1996).

Los estudios de MSA ya se han realizado anteriormente en tortuga verde (*C. mydas*) para describir el origen de anidación de individuos de esta especie. Anderson *et al.* (2013), realizaron un estudio en donde evaluaron la diversidad genética y los orígenes de anidación de *C. mydas* en zonas de alimentación del oeste del Golfo de México con base en la región control del ADNmt. Para ello, realizaron un análisis bayesiano de MSA con base en el paquete de R implementado por Bolker *et al.* (2007). Como resultado, encontraron que la mayoría de las tortugas que llegan a las áreas de alimentación del oeste del Golfo de México se originan en colonias del Golfo y en el norte del Caribe (Cuba, México y Florida), con una probabilidad (P) estimada de  $P=0.981$ . También, se mencionó que otras posibles contribuciones pero con probabilidades más bajas fueron de Costa Rica con una  $P=0.010$ ; el Caribe Oriental con una  $P=0.004$  y Chipre con una  $P=0.004$ . Por lo tanto, concluyeron que aproximadamente el 95% de las tortugas se originan en otras colonias del Golfo de México y del norte del Caribe, con pequeñas contribuciones del oeste, sur del Caribe y potencialmente del Mar Mediterráneo.

Los marcadores genéticos heredados por las hembras, como es el caso de la molécula del ADN mitocondrial, tienen la ventaja de brindar información sobre ciertas características de las tortugas como las conductas reproductoras de las hembras, la cual es una propiedad importante para la supervivencia de la especie. Las hembras de *C. mydas* arriban en zonas específicas para anidar y, este comportamiento se ve reflejado en la estructura poblacional genética de la especie. Diversos estudios genéticos con base en los haplotipos del ADNmt han encontrado que la mayoría de las colonias son distintas entre sí (Bowen y Avise, 1995). Por lo tanto, estos análisis sugieren que las hembras anidadoras tienen tendencias natales hacia sitios específicos.

Por otro lado, FitzSimmons y Limpus (2014) realizaron un estudio para conocer el estado actual de las poblaciones de tortugas marinas dentro del Indo-Pacífico. En dicho estudio, realizaron un análisis sobre la extensión internacional de las áreas de alimentación y las rutas migratorias utilizando datos de marcaje y recaptura, telemetría satelital y análisis genéticos. Los autores reportaron que *C. mydas* es la especie que tiene el mayor número de poblaciones distintas (30 diferentes) con una variabilidad genética propia y diferenciada dentro de las tortugas marinas que se estudiaron en la zona del Indo-Pacífico, por ende, tienen un alto nivel de diversidad genética dentro de esta región.

Con el fin de conocer el origen del stock de la tortuga verde en la zona de alimentación de la Bahía de San Diego, California, los autores Dutton *et al.* (2019) realizaron un estudio en donde reportaron las contribuciones relativas de individuos a esta zona de alimentación y llegaron a la conclusión que la población se origina principalmente en Revillagigedo (71% de los individuos). Mientras que, un 24% de la población proviene de la costa de Michoacán y el restante proviene de Hawái, Costa Rica y el archipiélago de Galápagos. Estos resultados descartan la hipótesis de que las tortugas de Hawái estaban aportando la mayor proporción de individuos para la Bahía de San Diego. Por la proximidad entre San Diego y la península de Baja California, este estudio podría dar un indicio del origen del stock de anidación de la tortuga verde que usa a la península de Baja California como una zona de alimentación, descanso y desarrollo, particularmente en el Complejo Lagunar Ojo de Liebre B.C.S., y probablemente también para Bahía de los Ángeles B.C.

En Bahía de los Ángeles (Baja California) y en el Complejo Lagunar Ojo de Liebre (Baja California Sur) se han realizado diversos estudios para la especie *Chelonia mydas* que incluyen los temas: modelos matemáticos para la estimación de la razón de sexos (Pineda, 2016); monitoreos utilizando telemetría (Seminoff *et al.*, 2002; Seminoff y Jones, 2006); modelos alométricos para determinar el sexo (Solana-Arellano *et al.*, 2020); dieta (Seminoff *et al.*, 2002; Rodríguez-Barón, 2010); fauna asociada (Lara *et al.*,

2019); estructura poblacional (Hernández-Cruz, 2013); indicadores relacionados con la salud (Reséndiz *et al.*, 2018), entre otros. No obstante, no hay suficientes estudios que hablen sobre el origen de los individuos de *C. mydas* que llegan a estas dos zonas de alimentación de la península de Baja California.

Nichols (2003) realizó un estudio en donde investigó los movimientos de nueve tortugas verdes (*C. mydas*) en el Pacífico Oriental utilizando telemetría satelital durante los años de 1996-1999. Para las tortugas en playas de anidación sólo se utilizó un tamaño de muestra de 3 individuos y, se obtuvo como resultado que las tortugas verdes abandonan las zonas de alimentación de Baja California a finales del verano en un recorrido que puede tomar hasta tres meses para llegar a las playas de anidación de Michoacán durante la temporada de reproducción en otoño e invierno. Por lo tanto, se hipotetizó que las tortugas verdes adultas que llegan a las zonas de alimentación de la península de Baja California se originan principalmente en las playas de anidación de Michoacán y en menor proporción de las Islas Revillagigedo. Sin embargo, en esta investigación se usó un tamaño de muestra muy limitado para llegar a conclusiones definitivas. De manera que resulta importante llevar a cabo un estudio en donde se utilicen marcadores moleculares para describir la estructura genética poblacional y la identificación del stock de anidación de *C. mydas* tanto en BLA como en CLOL las cuales fungen como zonas de alimentación, descanso y desarrollo para esta especie de tortuga marina.

## 1.2 Justificación

Debido a la importancia ecológica que representa la especie *Chelonia mydas* y que en la actualidad se encuentra en peligro de extinción en México según la NOM-059-SEMARNAT-2010, resulta de gran importancia llevar a cabo un estudio que permita comprender el origen de las poblaciones que llegan a las áreas de alimentación en la región de la península de Baja California. Este tipo de estudios son importantes porque contribuyen a la conservación de la especie, ya que si alguna colonia de tortugas fuera extirpada por procesos naturales o antropogénicos, no podría ser posible a corto plazo el restablecimiento de las colonias con hembras que nacieron en lugares diferentes (Avisé, 2008). Para ello, se analizó un marcador molecular (la región control o D-loop del ADN mitocondrial) que permitirá conocer qué tan variables son genéticamente dos poblaciones de *C. mydas* en la península de Baja California y el origen de dichas poblaciones. Los resultados generados, permitirán tener mayor conocimiento sobre el comportamiento de las poblaciones y, en consecuencia, contar con mejores herramientas para el planteamiento de estrategias factibles en un plan de manejo adecuado que promueva la conservación de *C. mydas* en Baja California.

### 1.3 Hipótesis

La dispersión de *Chelonia mydas* se ve influenciada por las características oceanográficas y por el comportamiento filopátrico que presentan. Por lo tanto, debido a la cercanía geográfica que presentan con las zonas de anidación de las Islas Revillagigedo y Michoacán dentro del Pacífico oriental, se espera que el stock de *C. mydas* en Complejo Lagunar Ojo de Liebre se origine principalmente en Revillagigedo, mientras que en Bahía de los Ángeles se espera encontrar en mayor proporción tortugas que provengan de la costa de Michoacán.

### 1.4 Objetivos

#### 1.4.1 Objetivo general

Identificar el origen del stock de anidación de las tortugas verdes (*Chelonia mydas*) que se alimentan en dos zonas de alimentación, descanso y desarrollo de la península de Baja California: Bahía de los Ángeles (BLA) y el Complejo Lagunar Ojo de Liebre (CLOL).

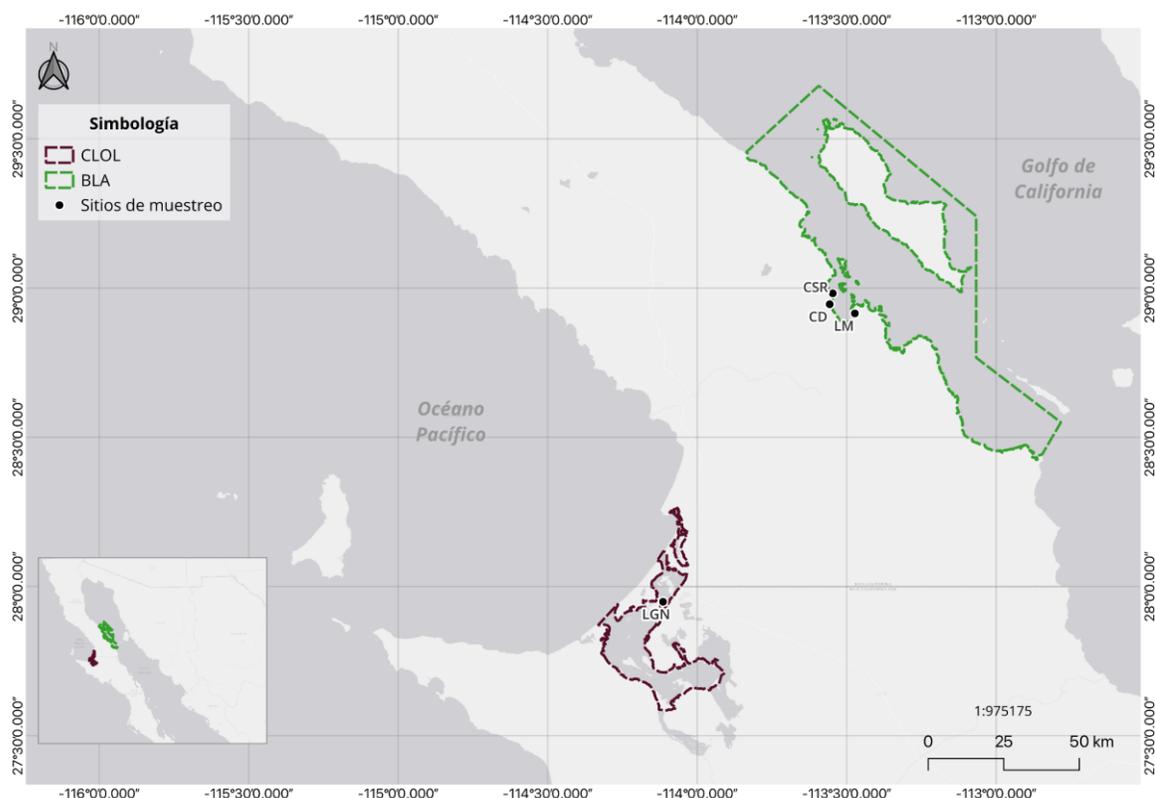
#### 1.4.2 Objetivos específicos

- Determinar los haplotipos de las poblaciones de *C. mydas* por zona de estudio con base en la región control del ADNmt.
- Comparar los haplotipos de las poblaciones de *C. mydas* por zona de estudio con secuencias de referencia procedentes de tortugas de las distintas playas de anidación del Pacífico Oriental, incluyendo Michoacán y Revillagigedo.
- Determinar la probabilidad del origen del stock de anidación de las poblaciones de *C. mydas* con distribución en las zonas de alimentación BLA, B.C., y el CLOL, B.C.S.

## Capítulo 2. Metodología

### 2.1 Descripción del área de estudio

El presente trabajo recolectó tortugas de dos poblaciones distintas, una perteneciente al Océano Pacífico y otra del Golfo de California. La población del Pacífico se encuentra en el Complejo Lagunar Ojo de Liebre (CLOL), el cual pertenece al municipio de Mulegé, cerca de la ciudad de Guerrero Negro en Baja California Sur. Mientras que para la población del Golfo de California se recolectó en Bahía de los Ángeles (BLA), perteneciente al municipio de San Quintín en el estado de Baja California. Dichas poblaciones fueron seleccionadas por la ubicación en lados opuestos de la península, y por ende, la posibilidad de tener patrones distintos en cada población, en donde las tortugas de CLOL deberían de provenir principalmente de Revillagigedo, y la población de BLA debería de provenir de la costa de Michoacán. Esta suposición es debido a que son las playas de anidación más cercanas a estas dos zonas de alimentación, descanso y desarrollo de la península de Baja California (Figura 1).



**Figura 1.** Ubicación geográfica de las poblaciones de *Chelonia mydas* que fueron muestreadas. Donde las zonas fueron: Bahía de Los Ángeles, Baja California y el Complejo Lagunar Ojo de Liebre, Baja California Sur. CSR= Campo San Román; CD= Campo Díaz; LM= La Mona y LGN= Laguna Guerrero Negro.

El estado de Baja California se localiza en el extremo noroeste de México y ocupa la parte norte de la península en la cual predomina el clima muy seco, debido a la cercanía con el Desierto Sonorense que se encuentra en la costa noroccidental del Golfo de California. Además, presenta altas temperaturas y poca precipitación (200 mm) durante el invierno. La temperatura atmosférica media anual es de 18 a 19°C. Sin embargo, las temperaturas más altas que se presentan son mayores a 30°C durante los meses de mayo a septiembre y pueden alcanzar temperaturas mínimas alrededor de 5°C en el mes de enero (Cavazos, 2008).

Baja California Sur, es un estado que se localiza en el noroeste de la República Mexicana, en la parte sur de la península de Baja California. Se caracteriza por predominar un clima muy seco con temperaturas atmosféricas medias anuales entre 18-22°C. No obstante, se pueden presentar temperaturas atmosféricas promedio más altas de 35°C durante los meses de julio y agosto, y temperaturas mínimas de 9°C durante el mes de enero. Por otra parte, este estado se caracteriza por tener lluvias escasas y, suelen presentarse durante el verano, con una precipitación total anual promedio menor a 200 mm (INEGI, 2021).

### 2.1.1 Bahía de los Ángeles

El sitio de Bahía de los Ángeles, Baja California (28° 58' N y 113° 33' W) tiene una longitud aproximada de 12 km de ancho (Nichols, 2003) y está conformado por una serie de 17 islas, las cuales crean un límite con el Canal de las Ballenas. Se localiza en la costa del Desierto Sonorense a lo largo de la parte noroccidental del Golfo de California, aproximadamente a 600 km al sur de la frontera entre Estados Unidos y México (Nelson y Eckart, 2007; Cavazos, 2008). La bahía tiene una apertura hacia el norte del Canal de las Ballenas, lo cual permite un intercambio de agua entre la bahía y el canal, de manera que existe una mezcla de agua fría y rica en nutrientes con aguas más cálidas de la bahía. Este intercambio de aguas ha dado como resultado una mayor productividad primaria en esta zona geográfica (Delgadillo-Hinojosa *et al.*, 1997), principalmente en la presencia de especies de algas marinas como *Sargassum johnstonii* y *Gracilariopsis lemaneiformis* (Pacheco-Ruiz y Zertuche-González, 1996; Nichols, 2003).

El clima de Bahía de los Ángeles es árido y extremo, presenta una temperatura atmosférica media anual de 22.7°C (Daesslé *et al.*, 2009) y una media mensual de la temperatura superficial del mar entre 14°C y 30°C (Nichols, 2003). Durante los meses de julio y agosto alcanzan temperaturas superiores a 35°C y en enero y febrero temperaturas por debajo de los 11°C. Además, presenta escasas lluvias durante todo el

año, aproximadamente  $65 \text{ mm a}^{-1}$ , aunque posee una distribución bimodal lo cual permite la presencia de una gran diversidad de flora desértica (Cavazos, 2008; Daesslé *et al.*, 2009).

### 2.1.2 Complejo Lagunar Ojo de Liebre

El Complejo Lagunar Ojo de Liebre se localiza entre los  $27^{\circ} 35' - 28^{\circ} 00' \text{ N}$  y  $113^{\circ} 50' - 114^{\circ} 20' \text{ W}$  (Bocanegra-Castillo *et al.*, 2000). Este complejo se encuentra en la parte sureste de Bahía Vizcaíno, específicamente en la costa Oriental del Océano Pacífico, al sur de Laguna Manuela y Laguna Guerrero Negro en el estado de Baja California Sur. El clima en CLOL es seco-semicálido, con una temperatura atmosférica media anual de  $18.9^{\circ}\text{C}$  (SEMARNAT, 2016). Además, la precipitación pluvial anual varía entre 40.8 y 64.9 milímetros (CONAGUA, 2010). Por otro lado, la temperatura superficial del agua en la laguna se encuentra en un rango entre  $13.5$  y  $26^{\circ}\text{C}$ . Estas variaciones son causadas principalmente por eventos de surgencia durante los meses de primavera y verano, la batimetría del área, la temperatura atmosférica y a la secuencia estacional de irradiación solar (Salinas-Zavala *et al.*, 1991).

## 2.2 Colecta de individuos y de tejido

Para ambos sitios, la captura de individuos (Oficio N° SPARN/DGVS/07176/23) se llevó a cabo durante los meses de marzo a mayo del año 2024. Para BLA, se realizaron un total de cuatro salidas de campo durante los meses de marzo-abril del año 2024 y se logró recolectar un total de 10 individuos. Mientras que para CLOL, se realizaron un total de tres salidas de campo durante el mes de abril del año 2022 y en los meses de marzo-mayo del año 2024, en donde se recolectó un total de 22 tortugas (Tabla 1).

Para la captura de tortugas en los sitios de BLA y CLOL se utilizó una red de enmalle, la cual tenía una longitud total de 100m, una caída de 7m y una luz de malla de 50cm. Además, la red tenía una menor cantidad de plomos en la relinga inferior, ya que de esta forma se redujo la probabilidad de ahogamiento debido al efecto de la corriente de marea. El tendido de la red se realizó de forma perpendicular a la costa y se revisó de forma regular cada dos horas en un periodo total de 10 a 12 horas de muestreo. Posteriormente, las tortugas capturadas fueron desenmalladas y trasladadas al campamento base.

**Tabla 1.** Coordenadas geográficas de los sitios de muestreo, tamaño de muestra (n), Temperatura Superficial del Mar (TSM) y fechas de recolecta.

Población	Fecha de captura	Ubicación	Posición geográfica	Tamaño de muestra (n)	TSM
BLA	08-Mar-24	Campo San Román (CSR)	28° 58' 57.0'' N 113° 32' 48.9'' O	2	18°C
BLA	14-Mar-24	Campo Diaz (CD)	28° 56' 45.23'' N 113° 33' 25.69'' O	2	21°C
BLA	16-Mar-24	Campo Diaz (CD)	28° 56' 45.23'' N 113° 33' 25.69'' O	1	20°C
BLA	14-Abr-24	La Mona (LM)	28° 54' 54.54'' N 13° 28' 23.16'' O	5	17°C
CLOL	25-Abr-22	Laguna Ojo de Liebre (LOL)	27° 45' 48'' N 114° 09' 05'' O	1	18°C
CLOL	15-Mar-24	Laguna Ojo de Liebre (LOL)	27° 56' 57.0'' N 114° 06' 52.4'' O	6	21°C
CLOL	28-May-24	Laguna Ojo de Liebre (LOL)	27° 56' 57.0'' N 114° 06' 52.4'' O	15	23°C

Las tortugas capturadas para ambos sitios (BLA y CLOL) fueron marcadas con una placa metálica Inconel en las aletas posteriores entre la primera y segunda escama proximal. De cada ejemplar se obtuvo una muestra de tejido siguiendo el protocolo descrito por Dutton (1996), el cual consistió en la utilización de herramientas de biopsia dérmicas llamadas “Biopsy punch” o “sacabocados”.

Los sacabocados utilizados tenían un diámetro superficial de 5mm y un ancho de 2mm aproximadamente. Las muestras de tejido se obtuvieron de cada una de las aletas posteriores de los ejemplares. Para la toma de muestra, las áreas de la aleta fueron previamente desinfectadas con alcohol al 70% y con la tortuga en posición ventral. El sacabocado se introdujo de forma giratoria en la aleta sin llegar a perforar y se obtuvo un pellet de tejido de 50 mg aproximadamente. Finalmente, las aletas fueron nuevamente desinfectadas con povidona yodada para evitar alguna infección en la herida.

Las muestras recolectadas fueron almacenadas en crioviales de 2ml y se guardaron de forma temporal en ultracongelación en nitrógeno líquido (temperatura inferior a -195°C aproximadamente). Posteriormente, las muestras de tejido fueron trasladadas a un ultracongelador a temperatura de -80°C en el Laboratorio Multidisciplinario de la Facultad de Ciencias de la UABC para su análisis molecular.

## 2.3 Trabajo de laboratorio

### 2.3.1 Extracción de ADN

La extracción de ADN se llevó a cabo por medio de los métodos de extracción de Invitrogen Minikit de ADN genómico Purelink y Qiagen DNeasy Blood & Tissue Kit. La medición de la pureza y concentración de ADN (ng/ $\mu$ L) se realizó por medio del espectrofotómetro NanoDrop 1000 para cada una de las muestras. La calidad de ADN se observó en geles de agarosa al 1%. Los geles se tiñeron con el tinte de gel de ADN SYBR Safe de Invitrogen (utilizando 3.5 $\mu$ l en cada gel de agarosa de 50 mL) y se corrió en un buffer Tris-Acetato-EDTA (TAE). Además, se utilizó un marcador de peso molecular de 1kb (Invitrogen) como escalera.

### 2.3.2 Amplificación de la región control del ADN mitocondrial

Para la amplificación de la región control del ADN mitocondrial se utilizaron los primers LCM-15382 (5' GCTTAACCCTAAAGCATTGG 3') y H950g (5'GTCTCGGATTTAGGGGTTTG 3') (Abreu-Grobois *et al.*, 2006). Se realizaron reacciones de PCR (por su nombre en inglés: Polymerase Chain Reaction) con un volumen final de 25 $\mu$ l. Se utilizaron las siguientes concentraciones finales para cada reacción: 5 $\mu$ l de 5x One Taq Standard reaction Buffer (BioLabs), 0.5 $\mu$ l de 10mM dNTPs (Invitrogen), 0.5 $\mu$ l de cada primer (Fw y Rv) a 10mM, 0.125 $\mu$ l de One Taq DNA polymerase (BioLabs), 2 $\mu$ l de ADN (a una concentración aproximada de 10-50ng/ $\mu$ l) y 16.375 $\mu$ l de H<sub>2</sub>O libre de nucleasas.

La región control se amplificó de acuerdo al protocolo descrito por Dutton *et al.* (2014), el cual consistió en una desnaturalización inicial de ADN a 94°C durante 2 minutos, seguido de 36 ciclos de (1) desnaturalización del ADN a 94°C durante 50 segundos, (2) temperatura de anillamiento de 52°C durante 50 segundos, y (3) una extensión de 72°C durante 1 minuto, concluyendo con una extensión final a 72°C durante 5 minutos.

Los productos de PCR se visualizaron en geles de agarosa al 1% (como se describe anteriormente). Finalmente, los fragmentos de la región control del ADNmt de aproximadamente 900pb, se mandaron a secuenciar a Corea con la compañía Macrogen.

## 2.4 Análisis de datos

### 2.4.1 Edición y alineamiento de las secuencias

Los cromatogramas de ADN mitocondrial se importaron y editaron en el programa Unipro UGENE v50.0 (Okonechnikov *et al.*, 2012) y se removieron de forma manual las regiones que no cumplieran con la calidad requerida para determinar los nucleótidos de cada secuencia. Para los casos en los que las secuencias contenían nucleótidos polimórficos, es decir, la presencia de múltiples picos en el cromatograma, se realizó una limpieza de los sitios por medio de la comparación y la combinación de ambos amplicones bidireccionales de cada una de las muestras.

Posteriormente, se realizó un control de calidad para corroborar la identificación taxonómica de las secuencias, verificando la similitud de las secuencias generadas en este estudio con secuencias de referencia de *C. mydas* depositadas en GenBank con el algoritmo BLAST (por su nombre en inglés: The Basic Local Alignment Search Tool) (Altschul *et al.*, 1990). Finalmente, las secuencias se alinearon entre sí con el algoritmo de MUSCLE implementado dentro del programa Seaview v.5.0.5 (Gouy *et al.*, 2010).

### 2.4.2 Diversidad genética

Para la estimación de la diversidad genética mitocondrial se utilizó el programa DNAsp v.6.12.03 (Librado y Rozas, 2009) y se calculó la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ), el número de haplotipos (H), la diversidad haplotípica (h) y el número promedio de diferencias nucleotídicas (k), bajo las fórmulas de Nei (1987):

- Fórmula para la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ):

$$\pi = \frac{n}{n-1} \sum_i \sum_j p_i p_j \pi_{ij} \quad (1)$$

Donde:  $\pi$ = Diversidad nucleotídica; n= número de secuencias que fueron examinadas;  $p_i$ = frecuencia de la secuencia i y  $p_j$ = frecuencia de la secuencia j.

- Fórmula para la diversidad haplotípica (h):

$$h = \frac{2n (1 - \sum p_i^2)}{(2n - 1)} \quad (2)$$

Donde: h= diversidad haplotípica;  $p_i$ = frecuencia del i-ésimo haplotipo y n= número de individuos en la muestra.

## 2.5 Red de haplotipos

Se obtuvo el número de haplotipos para la región control del ADN mitocondrial y la diversidad haplotípica de cada una de las poblaciones con el programa DNAsp v.6.12.03 (Librado y Rozas, 2009). Además, con base en estos análisis se construyó una red de haplotipos para la región control del ADN mitocondrial con el programa PopART (Population Analysis with Reticulate Trees) (Leigh y Bryant, 2015) bajo el algoritmo de red MJ (The median-joining).

## 2.6 Análisis de Stocks Mixtos (MSA)

Se utilizaron como referencia a las poblaciones de origen de Hawái, Revillagigedo, Michoacán, Costa Rica, Galápagos y Japón debido a que son algunas de las zonas de anidación más importantes para las tortugas verdes, además de tener reportado los haplotipos de cada sitio para poder hacer una comparación con las zonas de alimentación de la Península de Baja California. Los datos de los haplotipos y los tamaños de las colonias mencionadas anteriormente se obtuvieron de las publicaciones de Dutton *et al.* (2019) y Hamabata *et al.* (2015) (Tabla 2). Las estimaciones del MSA (por su nombre en inglés: Mixed Stock Analysis) se realizaron utilizando el método bayesiano “many-to-many” mediante el paquete del software R “mixstock” que evalúa múltiples zonas de alimentación de manera simultánea (Bolker *et al.*, 2007; Bolker *et al.*, 2015). Este método se llevó a cabo con la premisa de que las colonias que no tenían antecedentes informativos tenían la misma probabilidad de contribuir con individuos a las zonas de alimentación. El análisis para BLA se realizó con 1328 interacciones MCMC (Markov Chain Monte Carlo) y para CLOL con 500 interacciones MCMC. Los resultados fueron considerados cuando el diagnóstico de Gelman y Rubin (1992) indicó una convergencia de cadenas (<1.2).

**Tabla 2.** Colonias consideradas en este estudio, haplotipos y las respectivas referencias (letras del alfabeto en superíndice). Las abreviaciones para las colonias de origen fueron: Hw=Hawái; Rv= Revillagigedo; Mich=Michoacán; CR=Costa Rica; Gal=Galápagos; Jap=Japón; H36= Haplotipo único (huérfano) encontrado en CLOL. <sup>a</sup>Dutton *et al.*, 2019 y <sup>b</sup>Hamabata *et al.*, 2014.

No. Haplotipo	Haplotipo	GenBank No.	Hw	Rv	Mich	CR	Gal	Jap	CLOL	BLA
H1	CmP1.1 <sup>a</sup>	KC306652	145	1	0	0	0	0	0	0
H2	CmP2.1 <sup>a</sup>	KC306650	29	0	0	0	0	0	0	0
H3	CmP3.1 <sup>a</sup>	KC306654	13	8	0	0	0	0	2	2
H4	CmP3.2 <sup>a</sup>	KC306653	15	0	0	0	0	0	0	0
H5	CmP4.1 <sup>a</sup>	KC306666	0	13	58	2	26	0	7	3
H6	CmP4.2 <sup>a</sup>	KC306662	0	2	0	0	0	0	1	0
H7	CmP4.5 <sup>a</sup>	KC306664	0	3	0	0	0	0	0	1
H8	CmP6.1 <sup>a</sup>	KC306657	0	40	0	0	0	0	5	2
H9	CmP6.2 <sup>a</sup>	KC306655	0	2	0	0	0	0	0	0
H10	CmP9.1 <sup>a</sup>	KC306668	0	2	0	0	0	0	0	0
H11	CmP11.1 <sup>a</sup>	KC306658	0	2	0	0	0	0	0	0
H12	CmP13.1 <sup>a</sup>	KC306644	0	2	0	0	0	0	0	0
H13	CmP14.1 <sup>a</sup>	KC306656	0	2	0	0	0	0	0	0
H14	CmP4.3 <sup>a</sup>	KC306645	0	0	2	0	0	0	0	0
H15	CmP4.6 <sup>a</sup>	KC306647	0	0	7	7	51	0	2	0
H16	CmP4.8 <sup>a</sup>	KC306663	0	0	5	0	0	0	0	0
H17	CmP5.1 <sup>a</sup>	KC306651	0	0	43	0	0	0	3	2
H18	CmP7.1 <sup>a</sup>	KC306667	0	0	3	0	0	0	0	0
H19	CmP8.1 <sup>a</sup>	KC306659	0	0	1	3	0	0	0	0
H20	CmP12.1 <sup>a</sup>	KC306669	0	0	1	0	0	0	0	0
H21	CmP8.2 <sup>a</sup>	KC306671	0	0	0	3	0	0	0	0
H22	CmP17.2 <sup>a</sup>	KC306670	0	0	0	1	0	0	0	0
H23	CmP4.4 <sup>a</sup>	KC306665	0	0	0	0	6	0	0	0
H24	CmP4.7 <sup>a</sup>	KC306660	0	0	0	0	31	0	0	0
H25	CmP4.9 <sup>a</sup>	KC306643	0	0	0	0	1	0	0	0
H26	CmP4.11 <sup>a</sup>	KC306661	0	0	0	0	1	0	0	0
H27	CmP15.1 <sup>a</sup>	KC306649	0	0	0	0	3	0	0	0
H28	CmP17.1 <sup>a</sup>	KC306648	0	0	0	0	4	0	0	0

H29	CmP24.1 <sup>a</sup>	KC306646	0	0	0	0	1	0	0	0
H30	CmP93.1 <sup>a</sup>	FJ917195	0	0	0	0	2	0	0	0
H31	CmP39.1 <sup>b</sup>	AB819807	0	0	0	0	0	19	1	0
H32	CmP126.1 <sup>b</sup>	AB819815	0	0	0	0	0	1	0	0
H33	CmP121.2 <sup>b</sup>	AB819814	0	0	0	0	0	1	0	0
H34	CmP70.1 <sup>b</sup>	AB819812	0	0	0	0	0	3	0	0
H35	CmP121.1 <sup>b</sup>	AB819813	0	0	0	0	0	1	0	0
H36			0	0	0	0	0	0	1	0
		Total	202	77	120	21	126	25	22	10

## 2.7 Análisis estadísticos

### 2.7.1 Teorema y Factor de Bayes

Se utilizó estadística bayesiana para el análisis de los datos, debido a que el paquete “mixstock” (Bolker *et al.*, 2007) en el software de R que se empleó para encontrar la probabilidad del origen del stock de anidación de las tortugas que llegan a cada sitio está basado en métodos bayesianos. Además, los tamaños de muestra (n) obtenidos tanto en BLA como en CLOL no fueron lo suficientemente grandes como para llevar a cabo una comparación entre y dentro de sitios con base en la estadística frecuentista. Por lo tanto, debido a estas razones fue que se decidió utilizar los métodos bayesianos fundamentados en principios probabilísticos y la modelación de la incertidumbre (Mendoza y Regueiro, 2011).

Para saber si las diferencias eran significativas entre sitios de origen de las tortugas *C. mydas* que llegaban tanto a BLA como al CLOL, se utilizó el Factor de Bayes, el cual expresa el cociente de la probabilidad nula sobre la probabilidad de la hipótesis alterna (Ellison, 1996).

$$FB_{10} = \frac{P(H_a)}{P(H_o)} \quad (3)$$

Donde P corresponde a la probabilidad,  $H_a$  es la hipótesis alterna y  $H_o$  es la hipótesis nula. Por ejemplo, la prueba de hipótesis para las medias poblacionales se formularía de la siguiente manera:

- $H_0$ : Las medias poblacionales son homogéneas (no hay diferencias)
- $H_a$ : Las medias poblacionales son heterogéneas (sí hay diferencias)

Para la interpretación del Factor de Bayes, se utilizó la clasificación de Jeffreys (Tabla 3) (Jeffreys, 1961; Ellison, 1996) modificada por Martagón-Domínguez (2023).

**Tabla 3.** Interpretación del Factor de Bayes sugerido por Jeffreys (1961), modificada por Martagón-Domínguez (2023).

<b>FB<sub>10</sub></b>	<b>Evidencia contra H<sub>0</sub></b>
0-1.9	Apenas vale la pena mencionarlo
1.9-10	Sustancial
10-100	Fuerte
>100	Decisiva

### 2.7.2 Escalamiento Multidimensional (MDS)

Se realizó un MDS (por su nombre en inglés: Multidimensional Scaling) (Kruskal y Wish, 1978) para ilustrar el patrón de distribución de los sitios de anidación y de alimentación con respecto a los haplotipos analizados. La matriz de similitud con distancia euclidiana se generó a partir del número de individuos que se obtuvo de cada haplotipo encontrado. El análisis MDS se generó con el programa STATISTICA (StatSoft, 2009) y se graficó en el programa RStudio version 4.3.1 (2023-06-16).

## Capítulo 3. Resultados

### 3.1 Diversidad genética

Se llevó a cabo un análisis de 32 secuencias con base en la región control del ADN mitocondrial para las poblaciones de *C. mydas* de BLA y CLOL. Además, se agregaron secuencias de diferentes sitios de anidación del Pacífico como posibles fuentes de origen, las cuales fueron: Hawái, Revillagigedo, Michoacán, Costa Rica, Galápagos (Dutton *et al.*, 2019) y Japón (Hamabata *et al.*, 2015). Para el total de secuencias de *C. mydas* en el Pacífico (Tabla 4), se obtuvo un total de 44 sitios polimórficos (P) y 36 haplotipos (H), cuya diversidad haplotípica (h) fue de 0.876. Para el número promedio de diferencias nucleotídicas (k) se obtuvo como resultado 3.907 y una diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) de 0.00510.

**Tabla 4.** Medidas de variabilidad genética para secuencias de *Chelonia mydas*. Donde: n= número de secuencias, P= número de sitios polimórficos, H= número de haplotipos, h= diversidad haplotípica, k= número promedio de diferencias nucleotídicas y  $\pi$ = diversidad nucleotídica. Las secuencias utilizadas fueron con base en la región control del ADNmt.

Población	n	P	H	h	k	$\pi$
Hawái	202	5	4	0.457	1.287	0.00162
Revillagigedo	77	11	11	0.695	1.410	0.00177
Michoacán	120	9	8	0.637	1.746	0.00219
Costa Rica	21	5	5	0.748	1.867	0.00242
Galápagos	126	9	10	0.735	1.164	0.00146
Japón	25	4	5	0.420	0.533	0.00062
BLA	10	5	5	0.867	1.800	0.00207
CLOL	22	30	8	0.844	3.874	0.00476
Total	603	44	36	0.876	3.907	0.00510

Para las zonas de alimentación analizadas en este estudio (Tabla 4), se presentó un mayor número de sitios polimórficos (P) para las secuencias de CLOL (P=30) en comparación con BLA que obtuvo un total de cinco sitios polimórficos. También, se presentó un mayor número de haplotipos en CLOL (H=8) con respecto a BLA que obtuvo un total de cinco. No obstante, aunque se encontró un mayor número de sitios polimórficos y haplotipos en el CLOL en comparación con BLA, el número de secuencias analizadas también fue mayor (22 en CLOL y 10 en BLA).

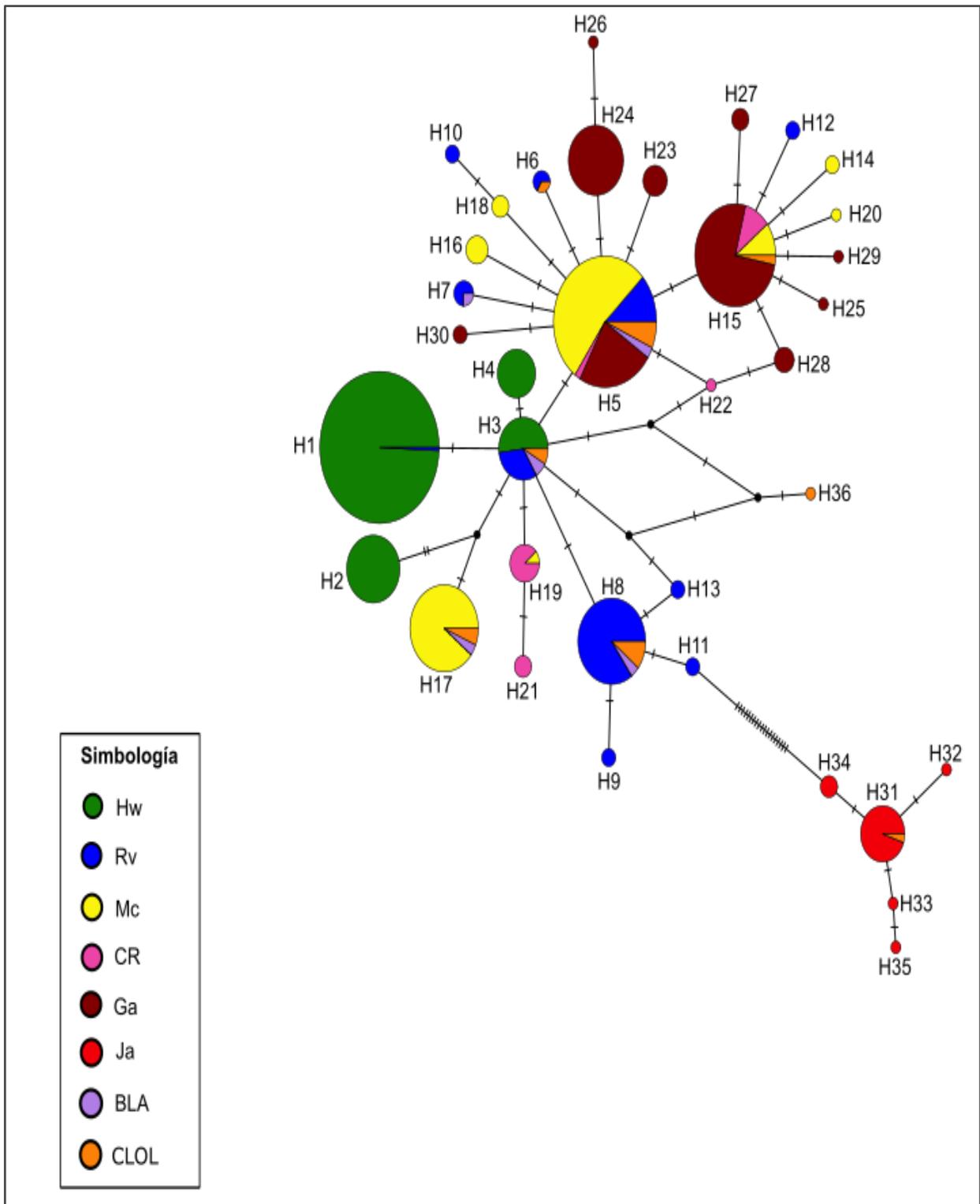
Por otro lado, se obtuvo un mayor número promedio de diferencias nucleotídicas (k) para la población de CLOL con 3.874 en contraste con el sitio de BLA (k= 1.8). De igual manera, el índice de diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) fue mayor para el CLOL ( $\pi= 0.00476$ ) con respecto a BLA ( $\pi= 0.00207$ ). Finalmente, para ambos sitios se encontró una diversidad haplotípica (h) alta, sin embargo, se obtuvo un valor mayor en BLA con 0.867 en comparación con CLOL con un total de 0.844, es decir, BLA tiene una mayor proporción de haplotipos en relación con el número de secuencias que fueron analizadas.

### 3.2 Red de haplotipos

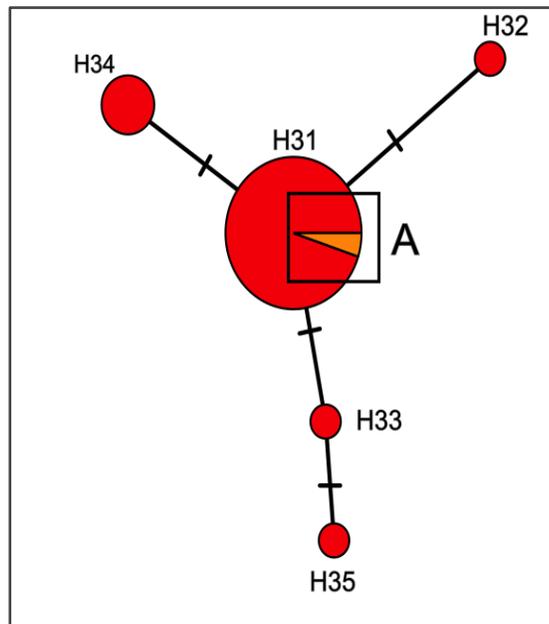
En la red (Figura 2) se formaron dos haplogrupos bien diferenciados. El primero corresponde a las poblaciones del Océano Pacífico Central y Tropical (H1-H30), específicamente para los sitios de Hawái, Revillagigedo, Michoacán, Costa Rica, Galápagos, BLA y CLOL. Mientras que el segundo haplogrupo consistía de haplotipos de tortugas del noroeste del Océano Pacífico, es decir, a los haplotipos de referencia que se utilizaron de Japón (H31-H35).

La mayoría de haplotipos de los individuos de BLA y CLOL se agruparon dentro del primer haplogrupo (Figura 2) distribuidos en haplotipos únicos de Michoacán (H17) y Revillagigedo (H6-H8), así como en haplotipos compartidos con Hawái, Michoacán, Revillagigedo, Costa Rica y Galápagos (H3, H5 y H15). Por otra parte, se encontró un haplotipo único para CLOL (H36), el cual no coincidió con ninguno de los haplotipos de referencia que se han reportado hasta el momento en el banco de genes del NCBI (GenBank).

El segundo haplogrupo (Figura 2) correspondiente al Noroeste del Océano Pacífico, tiene un mínimo de 19 mutaciones distintas al haplogrupo del Pacífico Oriental y Tropical, y contiene a los haplotipos de referencia que se utilizaron de Japón (H31-H35). Sin embargo, un individuo de CLOL poseía un haplotipo (H31) correspondiente a este haplogrupo de Japón (Figura 3).



**Figura 2.** Red de haplotipos de *Chelonia mydas* en el Océano Pacífico. Donde: H= haplotipo, Hw= Hawái, Rv= Revillagigedo, Mc= Michoacán, CR= Costa Rica, Ga= Galápagos, Ja= Japón, BLA= Bahía de los Ángeles y CLOL= Complejo Lagunar Ojo de Liebre. El tamaño de cada círculo corresponde a la frecuencia de cada haplotipo y la separación que existe entre ellos al número de mutaciones.



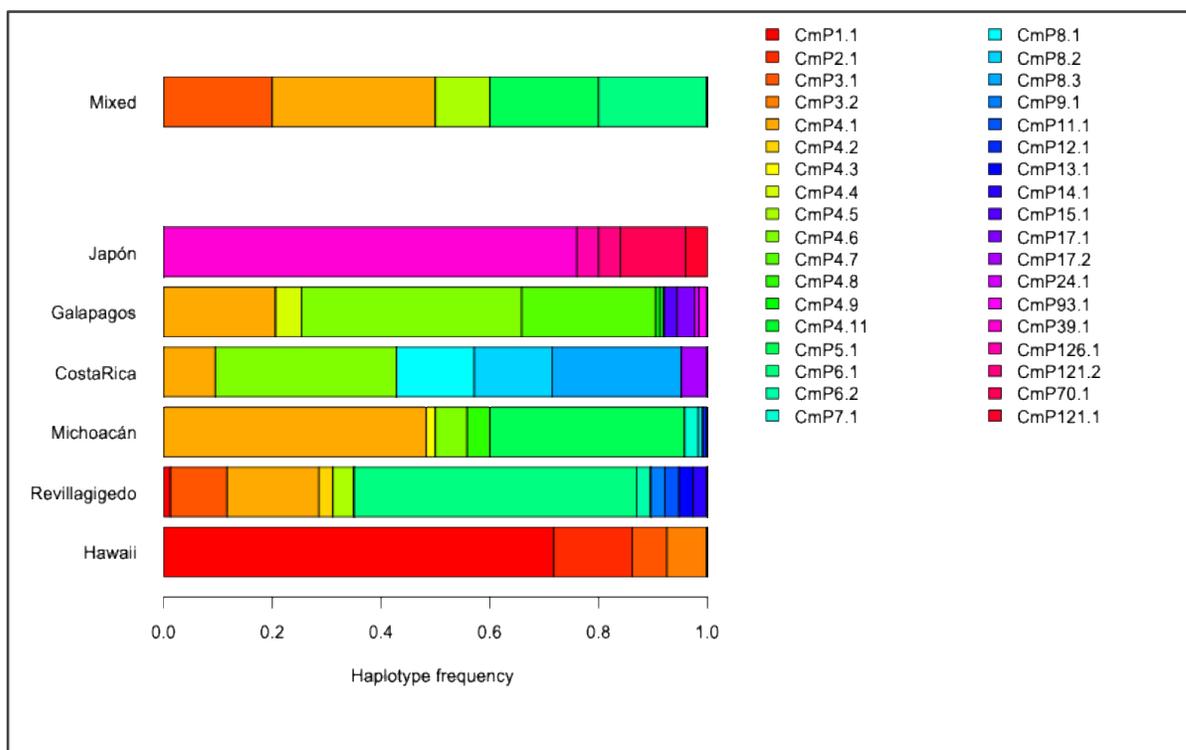
**Figura 3.** Haplotipos correspondientes de Japón. Donde: H=haplotipo y A= individuo de CLOL que poseía un haplotipo (H31) correspondiente al haplogrupo de Japón.

### 3.3 Análisis de Stocks Mixtos (MSA)

#### 3.3.1 MSA de Bahía de los Ángeles (BLA)

Para BLA (n=10) (Figura 4), se obtuvo un total de cinco haplotipos los cuales dos individuos pertenecen al haplotipo CmP3.1 (H3), tres con el haplotipo CmP4.1 (H5), uno con CmP4.5 (H7), dos con CmP5.1 (H8) y dos con CmP6.1 (H17). Los haplotipos CmP4.5 y CmP6.1 eran haplotipos únicos de Revillagigedo, así como el haplotipo CmP5.1 el cual era único para Michoacán. Los haplotipos CmP3.1 y CmP4.1 eran compartidos con Hawái, Revillagigedo, Michoacán, Costa Rica y Galápagos.

Para BLA, se obtuvo con una probabilidad de  $P=0.568$  (CI=0.2371 a 0.874) que las tortugas (n=10) provenían de Revillagigedo de acuerdo al MSA (Tabla 5) basado en el método “many-to-many” (Figura 5). Mientras que, para Michoacán se obtuvo una  $P=0.357$  (CI=0.08072 a 0.690), Hawái con una  $P=0.024$  (CI=2.346e-11 a 0.216), Costa Rica con una  $P=0.019$  (CI=5.462e-12 a 0.152), Galápagos con una  $P=0.019$  (CI=2.206e-11 a 0.138) y Japón con una  $P=0.014$  (CI=1.538e-10 a 0.116). Estos resultados coinciden con la red de haplotipos (Figura 2), en donde se observó que Revillagigedo y Michoacán eran los sitios fuente que mayor proporción de haplotipos compartían con BLA.

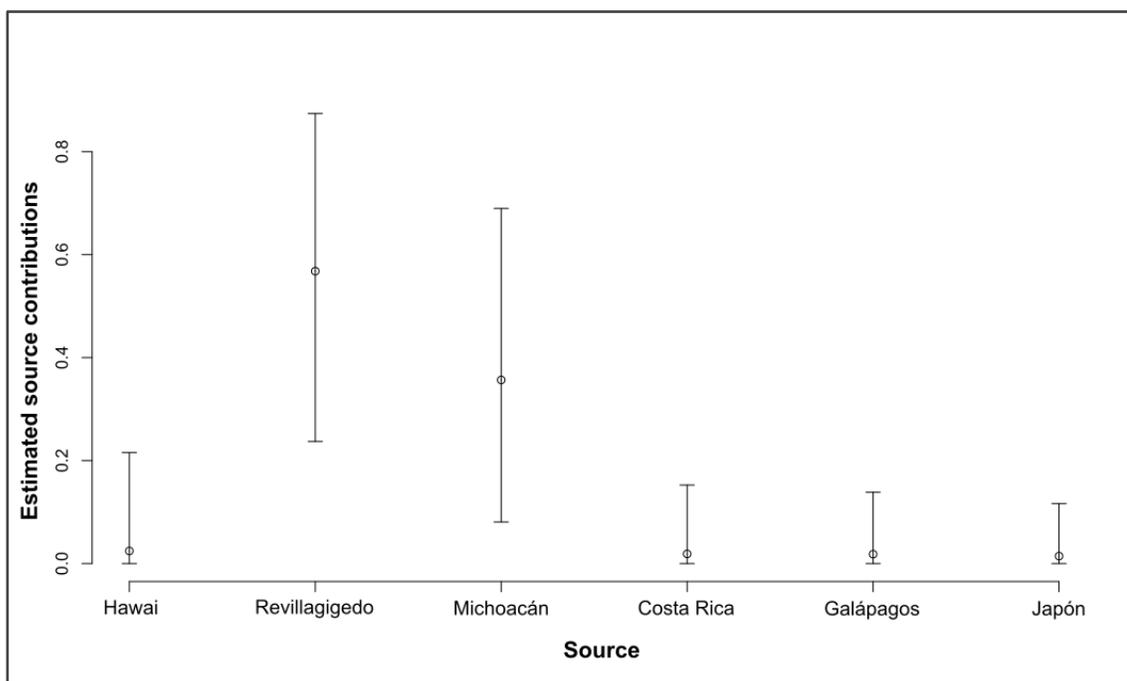


**Figura 4.** Frecuencias haplotípicas para la población mixta de BLA y las poblaciones de referencia. En la parte derecha se muestran dos columnas con los 36 haplotipos analizados.

Por otra parte, de acuerdo con los intervalos de credibilidad (CI) (Tabla 5) se puede concluir que con un 95% de confianza, la proporción de tortugas verdes provenientes de Revillagigedo se encuentra entre 0.2371-0.874 y para Michoacán entre 0.0872-0.690 en BLA. Estos resultados indican que Revillagigedo es la población de origen que más aportó a la población de tortugas analizadas en BLA y que Michoacán también es una fuente importante, pero con un rango más amplio en la estimación.

**Tabla 5.** Probabilidad de contribuciones para BLA (n=10). Los límites inferior y superior corresponden a los intervalos de credibilidad (CI) del 95%. Las probabilidades de contribuciones fueron con base en el método "Many-to-many".

Origen	Probabilidad de contribución	Límite inferior 2.5%	Límite superior 97.5%
Hawái	0.024	2.346e-11	0.216
Revillagigedo	0.568	2.371e-01	0.874
Michoacán	0.357	8.072e-02	0.690
Costa Rica	0.019	5.462e-12	0.152
Galápagos	0.019	2.206e-11	0.138
Japón	0.014	1.538e-10	0.116



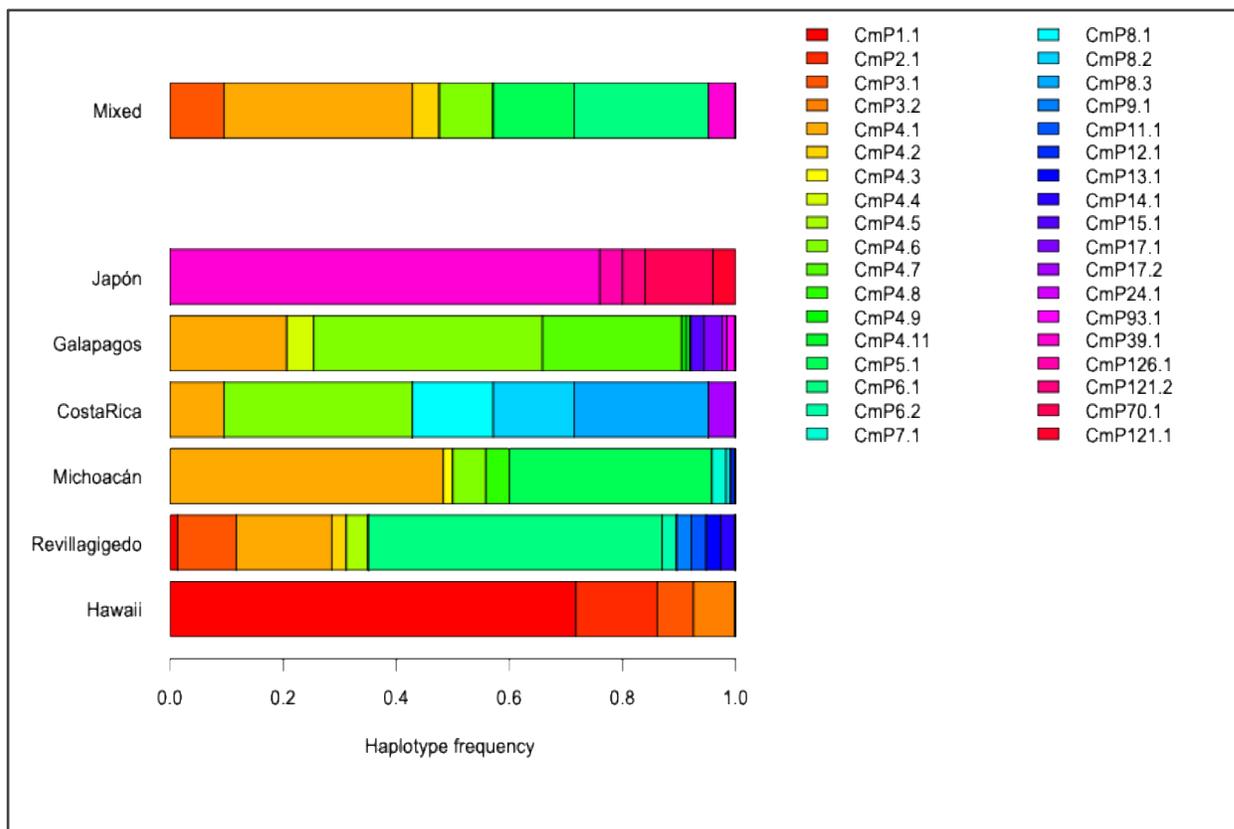
**Figura 5.** Estimaciones MCMC para la población de BLA. Las barras representan los intervalos de credibilidad al 95% y los círculos muestran la estimación de la media del parámetro.

### 3.3.2 MSA de Complejo Lagunar Ojo de Liebre (CLOL)

Para la población de CLOL (Figura 6), el haplotipo 36 (H36) fue excluido del análisis ya que fue considerado como “huérfano”, puesto que el fundamento del MSA consiste en tener haplotipos idénticos a los que se secuenciaron. Por lo tanto, se consideraron 35 haplotipos en total, de los cuales (al igual que BLA) cinco eran únicos de Japón y los 30 restantes eran haplotipos únicos y compartidos de los lugares fuente de Galápagos, Costa Rica, Michoacán, Revillagigedo y Hawái. Para CLOL ( $n=21$ ), se encontraron siete haplotipos de los cuales dos tortugas pertenecen al haplotipo CmP3.1 (H3), siete con CmP4.1 (H5), uno con CmP4.2 (H6), dos con CmP4.6 (H15), tres con CmP5.1 (H17), cinco con CmP6.1 (H8) y uno con CmP39.1 (H31). Los haplotipos CmP4.2 y CmP5.1 eran haplotipos únicos de Michoacán, así como CmP6.1 era único de Revillagigedo y CmP39.1 de Japón, mientras que los demás eran haplotipos compartidos con el resto de los lugares de origen que se analizaron.

En CLOL, se obtuvo con una probabilidad de  $P=0.471$  (CI= 0.2288 a 0.717) que las tortugas provenían de Revillagigedo, Michoacán con una  $P=0.415$  (CI=0.1613 a 0.698), Hawái con una  $P=0.008$  (CI=2.089e-12 a 0.067), Costa Rica con una  $P=0.023$  (CI= 2.850e-11 a 0.159), Galápagos con una  $P=0.035$  (CI=2.378e-11 a 0.209) y Japón con una  $P=0.048$  (CI=9.409e-07 a 0.176), de acuerdo al MSA (Tabla 6) basado en el método “many-to-many” (Figura 7). Estos resultados coinciden con la red de haplotipos (Figura 2) en donde se

observó que Revillagigedo y Michoacán eran los sitios fuente que mayor proporción de haplotipos compartían con CLOL.

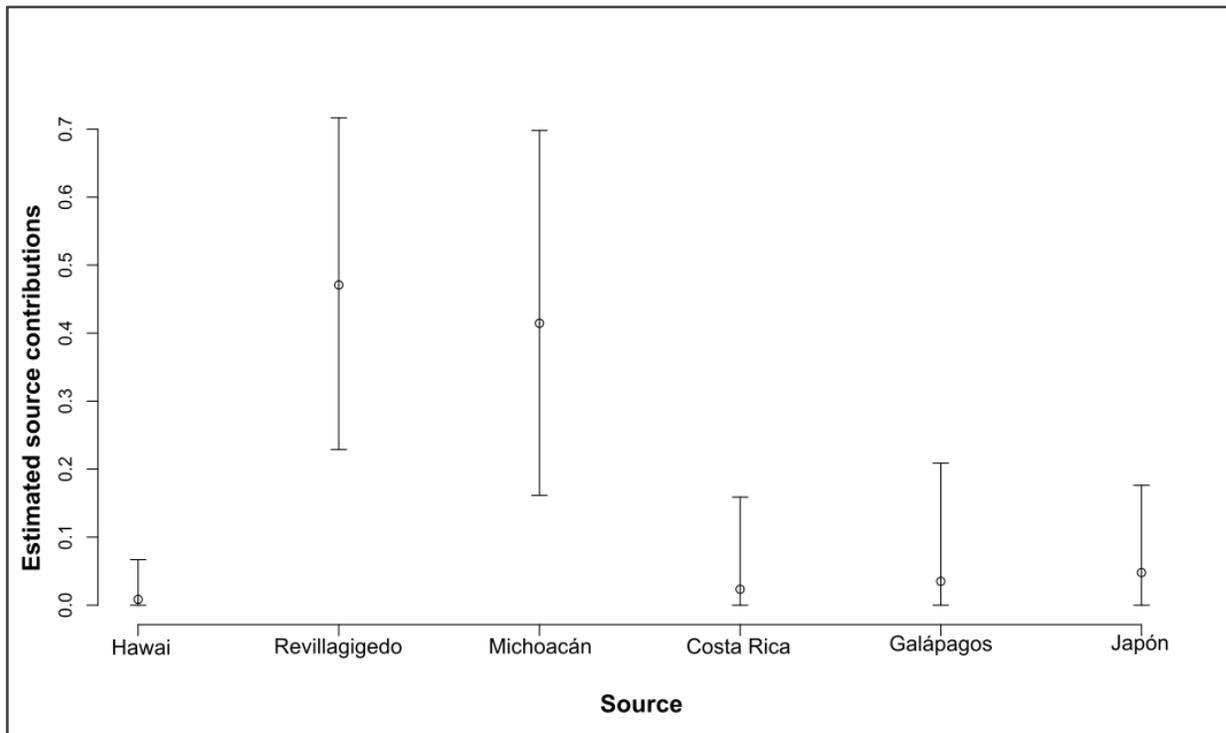


**Figura 6.** Frecuencias haplotípicas para la población mixta de CLOL y las poblaciones de referencia. En la parte derecha se muestran dos columnas con los 36 haplotipos analizados.

**Tabla 6.** Probabilidad de contribuciones para CLOL (n=21). Los límites inferior y superior corresponden a los intervalos de credibilidad (CI) del 95%. Las probabilidades de contribuciones fueron con base en el método "Many-to-many".

Origen	Probabilidad de contribución	Límite inferior 2.5%	Límite superior 97.5%
Hawái	0.008	2.089e-12	0.067
Revillagigedo	0.471	2.288e-01	0.717
Michoacán	0.415	1.613e-01	0.698
Costa Rica	0.023	2.850e-11	0.159
Galápagos	0.035	2.378e-11	0.209
Japón	0.048	9.409e-07	0.176

Con respecto a los intervalos de credibilidad (CI) (Tabla 6), se puede concluir con un 95% de confianza que la proporción de *C. mydas* en CLOL que provienen de Revillagigedo se encuentre entre 0.2288-0.717 y para Michoacán entre 0.1613-0.698. Estos resultados indican que al igual que en BLA, Revillagigedo fue la población de origen que más aportó a la muestra de tortugas analizadas y que Michoacán también es una población de origen relevante, pero con un rango más amplio en la estimación.



**Figura 7.** Estimaciones MCMC para la población de CLOL. Las barras representan los intervalos de credibilidad al 95% y los círculos muestran la estimación de la media del parámetro.

### 3.4 Análisis estadísticos

#### 3.4.1 Factor de Bayes

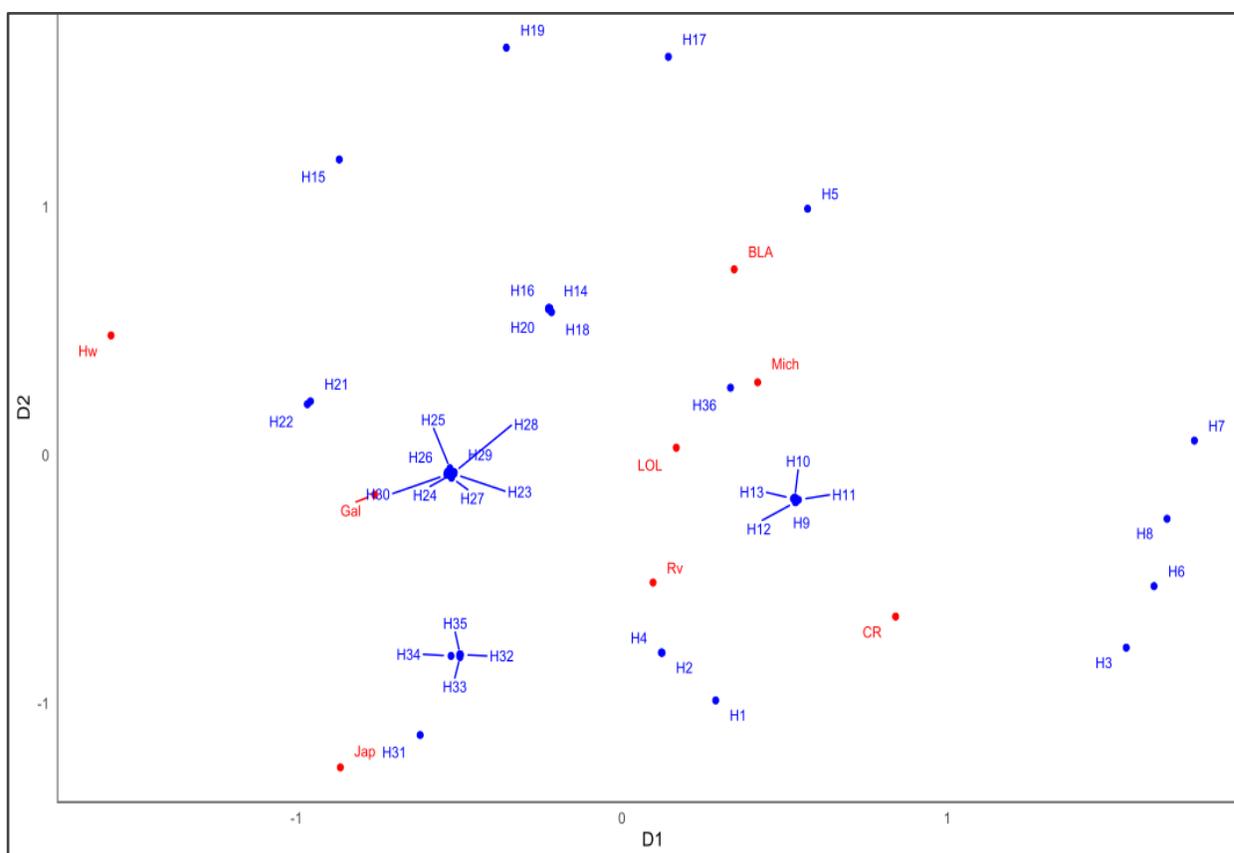
Para evaluar la existencia de diferencias en la contribución de individuos para las poblaciones de BLA y CLOL, se utilizó el Factor de Bayes ( $FB_{10}$ ) (Tabla 7) tomando como hipótesis nula ( $H_0$ ) que las zonas de origen de Michoacán y Revillagigedo estaban aportando el mismo número de tortugas para los dos sitios  $H_0: P(\text{Revillagigedo}) = P(\text{Michoacán})$ , contra la hipótesis alterna  $H_a: P(\text{Revillagigedo}) > P(\text{Michoacán})$ . Lo anterior, debido a que en ambos sitios tuvieron probabilidades mayores del MSA con base en MCMC

(Tablas 5 y 6) para la población de Revillagigedo a ambas zonas (BLA y CLOL). Como resultado para los dos sitios, se obtuvo un Factor de Bayes ( $FB_{10}$ )  $<1.9$  (Tablas 3 y 7), por lo tanto, se concluye que no hay diferencias entre ambas poblaciones de Michoacán y Revillagigedo y, por consiguiente, contribuyen con el mismo número de individuos tanto como para BLA y CLOL.

**Tabla 7.** Resultados del Factor de Bayes ( $FB_{10}$ ) para BLA y CLOL. Donde BLA= Bahía de los Ángeles y CLOL= Complejo Lagunar Ojo de Liebre.

Sitio	$FB_{10}$
BLA	1.59
CLOL	1.14

### 3.4.2 Escalamiento Multidimensional (MDS)



**Figura 8.** MDS por sitios y haplotipos de *Chelonia mydas*. Donde: H=número de haplotipo, Hw=Hawái, Gal=Galápagos, Rv=Revillagigedo, CR=Costa Rica, Jap= Japón, Mich=Michoacán, BLA=Bahía de los Ángeles y CLOL=Complejo Lagunar Ojo de Liebre.

Para visualizar agrupaciones entre sitios y haplotipos, se realizó un análisis de Escalamiento Multidimensional (MDS) por columnas (sitios) y por filas (haplotipos), y posteriormente se unieron en un mismo gráfico (Figura 8), tanto de forma independiente como conjunta. Los resultados apuntan a que las zonas de alimentación de BLA y CLOL están más proximales a las zonas de anidación de Michoacán y Revillagigedo en comparación con el resto de los sitios fuente utilizados en el análisis. Estos resultados refuerzan los hallazgos anteriores de la red de haplotipos y el MSA, que apuntan que las zonas de origen que aportan una mayor proporción de individuos a las zonas de alimentación de BLA y CLOL son Revillagigedo y Michoacán.

Por otro lado, también se observaron agrupaciones de haplotipos únicos con sus sitios de origen: Michoacán con los haplotipos H14, H16-H18 y H20; Revillagigedo con H9-H13; Galápagos con H23-H30; y Japón con H31-H35. Estos resultados coinciden con la información previa conocida sobre los lugares de referencia y sus haplotipos (Tabla 2), así como con la red de haplotipos construida en este estudio (Figura 2).

## Capítulo 4. Discusión

---

### 4.1 Diversidad genética

Los estudios de diversidad genética han sido útiles para la gestión de vida silvestre, en particular para especies como *Chelonia mydas*, la cual ha sufrido una disminución poblacional a lo largo del tiempo y, por ende, esto podría haber contribuido a una pérdida de variabilidad genética. El conocimiento de la diversidad genética es importante porque cuando hay una disminución en las poblaciones, también influye en su capacidad para responder o adaptarse a los diferentes cambios ambientales que se presenten (Chassin-Noria *et al.*, 2004).

Las estimaciones de la diversidad genética en las zonas de alimentación, descanso y desarrollo de BLA y CLOL, se encuentran dentro del rango reportado para otras poblaciones de *C. mydas* (Lahanas *et al.*, 1994; Dutton *et al.*, 2014). Sin embargo, los valores de diversidad haplotípica para ambos sitios están en el límite superior del rango publicado para esta especie y, asimismo, en comparación con lo obtenido para las demás zonas de anidación que se usaron de referencia en este estudio (Tabla 4) (Hamabata *et al.*, 2015 y Dutton *et al.*, 2019).

Jensen *et al.* (2016) secuenciaron la región control del ADNmt de poblaciones de tortugas verdes pertenecientes a seis zonas de alimentación a lo largo de la costa este de Australia, en donde encontraron amplios rangos para la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) entre 0.00888-0.02147 y para la diversidad haplotípica ( $h$ ) entre 0.2624-0.8762. Se menciona que los valores más bajos de estos parámetros los encontraron en las áreas de alimentación del sur de Australia en comparación con las zonas del norte. Por lo que se sugiere que, la variabilidad genética de las poblaciones analizadas cambiaba con respecto a la latitud en donde se encontraban las áreas de alimentación, ya que podrían estar relacionadas con los sistemas de corrientes oceánicas que interactúan con la Gran Barrera de Coral de Australia. La alta diversidad haplotípica en los sitios de BLA y CLOL podría ser uno de los parámetros de prioridad para su conservación. Por lo que, los resultados del presente estudio podrían sugerir que las zonas de alimentación de la península de Baja California tienen una mezcla de individuos que provienen de diferentes zonas de anidación o poblaciones de tortugas verdes. Esto podría deberse a la posición geográfica en el noroeste del Pacífico en la que se encuentra la península y su influencia con diferentes corrientes oceánicas que podrían contribuir en el aumento de la diversidad haplotípica (Bowen y Karl, 2007). En consecuencia, es probable que las zonas de

alimentación, descanso y desarrollo para *C. mydas* en la península de Baja California sean puntos de convergencia para las poblaciones de diversas zonas de anidación.

La población de tortugas de CLOL presentó los valores más altos de diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) y número promedio de diferencias nucleotídicas ( $k$ ) en comparación con lo que se obtuvo en BLA. La diversidad nucleotídica estima el número de diferentes nucleótidos por sitio entre dos secuencias que son tomadas al azar, en comparación de  $k$  la cual determina el número de diferencias nucleotídicas por secuencia en una muestra y se obtiene multiplicando  $\pi$  por la longitud de la secuencia (Avice *et al.*, 1987). Estos resultados parecen indicar que mientras BLA tiene una mayor variedad de haplotipos, CLOL tiene más variabilidad dentro de los haplotipos.

Los valores de la diversidad nucleotídica entre 0.003 y 0.015 son considerados normales para poblaciones de tortugas marinas (Encalada *et al.*, 1996). Al haber obtenido un valor menor de  $\pi$  para la población de tortugas verdes de BLA (0.00207), sugiere que se debería de prestar mayor atención a esta población en comparación con CLOL que obtuvo casi el doble de resultado, ya que al obtener menores valores de este parámetro podría ser un indicio de que la población esté más susceptible a diferentes cambios ambientales y antropogénicos que se llegaran a presentar. De manera similar, se ha reportado un rango entre 1.5 y 7.5 de número promedio de diferencias nucleotídicas ( $k$ ) para esta especie (Lahanas *et al.*, 1994; Encalada *et al.*, 1996; Chassin-Noria *et al.*, 2004). Por lo tanto, la población de BLA también se encuentra dentro del rango mínimo en comparación con CLOL que obtuvo el doble de resultado.

Li *et al.* (2023) realizaron un estudio de diversidad genética de las poblaciones reproductoras de *C. mydas* en las Islas Xisha (Paracel) en el Mar de China, en donde utilizaron diferentes marcadores mitocondriales como: D-loop ( $h=0.415$ ,  $\pi=0.00204$ ), Citocromo b (Cyt b) ( $h=0.140$ ,  $\pi=0.00038$ ) y el Citocromo Oxidasa C (COI) ( $h=0.308$ ,  $\pi=0.00083$ ). La diversidad genética del marcador D-loop ( $n=72$ ) fue menor en comparación con lo que se había reportado anteriormente para este sitio ( $n=16$ ,  $h=0.575$ ,  $\pi=0.009$ ) (Gaillard *et al.*, 2021). Se menciona que estas variaciones podrían deberse por la diferencia del tamaño de muestra, ya que entre más pequeños sean pueden reducir significativamente la resolución, así como la capacidad de discriminar entre poblaciones, lo que puede conllevar a tener resultados incongruentes entre la riqueza genética real y la observada (Marshall y Brown, 1975).

En el presente estudio, para verificar que el tamaño de muestra no haya influido en los resultados de la diversidad genética en ambas zonas (BLA:  $n=10$  y CLOL:  $n=22$ ), se realizó una simulación para las secuencias de CLOL, donde de forma aleatoria se tomaron 10 muestras del total y se calcularon nuevamente los

índices de variabilidad genética. Este procedimiento se repitió 10 veces y se encontró que los resultados del total de la muestra ( $n=22$ ) se encontraron dentro de los límites de confianza (95%) que se obtuvieron en las simulaciones ( $n=10$ ) ( $h=0.804921-0.88056$ ;  $k=2.39299-4.375929$ ;  $\pi=0.00288-0.00568$ ). Debido a que los valores están dentro de los intervalos de confianza que se obtuvieron de las simulaciones, se demuestra que los tamaños de muestra no fueron un factor determinante en la variación de la diversidad genética entre BLA y CLOL. Es recomendable continuar con estudios de este tipo, tanto para tener estimadores más robustos (menor error), así como para tener un registro de la diversidad genética a largo plazo en ambos sitios.

Por otra parte, una mayor diversidad nucleotídica en CLOL probablemente esté relacionada con una serie de factores demográficos como: (1) mayores tamaños de población local (posiblemente tamaños efectivos) y (2) altas tasas de flujo genético con otras poblaciones en comparación con BLA (Hague y Routman, 2016). Otra de las posibilidades que pudieran estar relacionada con estos resultados, es que en CLOL haya mayor diversidad genética debido a su localización geográfica en el Océano Pacífico y, por lo tanto, tenga mayor conectividad con otras poblaciones de tortugas. En contraste con BLA que, al estar ubicada dentro del Golfo de California, es probable que sea una población aislada debido a que la península podría representar una barrera geográfica para la conexión con otras poblaciones de tortugas verdes (Lindell *et al.*, 2006).

La protección de estos hábitats es crucial para asegurar la continuidad de la diversidad genética a largo plazo de las poblaciones de tortugas verdes (Bowen y Karl, 2007). Sin embargo, aunque se requeriría un mayor tamaño de muestra para realizar el análisis de genética poblacional de manera exhaustiva, los resultados de este estudio proporcionan información relevante para los sitios de BLA y CLOL.

## 4.2 Red de haplotipos

Los patrones filogeográficos reportados en este estudio para las poblaciones de las zonas de alimentación, descanso y desarrollo de BLA y CLOL, así como para las playas de anidación de referencia utilizadas (Hamabata *et al.*, 2015; Dutton *et al.*, 2019), sugieren que la distribución de la diversidad genética de estas poblaciones ha sido influenciada por la separación geográfica que existe entre las regiones del Pacífico Oriental/Tropical y el Noroeste del Pacífico, ya que en la red de haplotipos (Figura 2) se formaron dos haplogrupos bien diferenciados que coinciden con el distanciamiento de estas dos regiones geográficas. Por otra parte, es probable que no solamente la separación geográfica que existe entre estas dos regiones

del Océano Pacífico sea una de las razones que influye en la formación de dos haplogrupos en la red de haplotipos, sino que también barreras naturales como las corrientes oceánicas, la geografía de los sitios y el clima pueden estar condicionando el flujo genético entre las poblaciones y por lo tanto, esto podría reflejar una diferencia en la distribución de los haplotipos (Bowen y Karl, 2007).

La formación de dos haplogrupos en la red de haplotipos (Figura 2) también podría estar relacionado con los patrones de migración de *Chelonia mydas*, ya que la mayoría de las tortugas verdes tienen una alta fidelidad a su lugar original de alimentación (Arthur *et al.*, 2008; Jensen *et al.*, 2016). Por lo que, estos resultados podrían sugerir que en su mayoría los individuos de cada región del Océano Pacífico migran solamente dentro de su área geográfica y, que la presencia de dos haplogrupos podría indicar que esta diferencia está asociada con los patrones de migración de las tortugas verdes en las zonas de anidación y probablemente en zonas de alimentación. Por otra parte, el ciclo reproductivo de las tortugas verdes está relacionado con su proceso migratorio, ya que las hembras al presentar filopatría, suelen regresar a las playas de anidación donde nacieron para desovar. Las hembras pueden llegar a poner entre 100 y 200 huevos en cada temporada de anidación, proceso que se repite cada dos a cuatro años (Miller, 1997). El ciclo reproductivo de las tortugas verdes contribuye a la formación de haplogrupos distintos ya que, el intercambio genético entre las poblaciones está relacionado con la fidelidad que presentan tanto en las zonas de anidación como en las de alimentación, lo que conlleva a establecer patrones genéticos en las diferentes poblaciones.

La separación entre los haplotipos de la tortuga verde del Océano Pacífico Oriental y Occidental, ya se ha reportado anteriormente. Dutton *et al.* (2014) realizaron un estudio donde analizaron la filogeografía de *C. mydas* con base en la región control del ADNmt de ocho diferentes áreas de anidación en el Pacífico. En este estudio encontraron una diferenciación entre los haplotipos del Pacífico Central/Oriental y Occidental, en donde se estimó una separación de 0.34 millones de años. Por lo que sugieren que la región del Pacífico al oeste de Hawái podría ser una barrera más efectiva para el flujo génico en *C. mydas* en comparación con la barrera del Pacífico Oriental. Se recomendaría determinar el índice de fijación ( $F_{ST}$ ) para poder obtener datos más robustos sobre la existencia del flujo genético entre las poblaciones, ya que este parámetro proporciona información sobre el grado de conectividad o aislamiento entre ellas (Hedrick, 2009). Además, sería conveniente combinar datos genéticos con información sobre la ecología y comportamiento de la tortuga verde, así como con datos de telemetría satelital, para determinar con mayor precisión cómo la diferenciación de haplogrupos se relaciona con los patrones de movimiento de esta especie (Encalada *et al.*, 1996). Estos análisis quedan fuera del alcance del presente estudio.

La red de haplotipos reveló que una tortuga de CLOL poseía un haplotipo (H31) correspondiente al haplogrupo del Noroeste del Océano Pacífico, por lo que es muy probable que este individuo provenía de Japón o bien del Pacífico Occidental. Estos resultados muestran patrones migratorios a través del Pacífico, ya que evidencian que las tortugas están desplazándose en distancias muy largas, probablemente a través de corrientes oceánicas que permiten el transporte de individuos entre diferentes regiones geográficas (Bowen y Karl, 2007). Por otro lado, aunque no se logró identificar el sexo de este individuo porque era una tortuga juvenil, es posible que se trate de una potencial hembra, ya que sus medidas morfométricas como el LRC (Largo Recto del Caparazón) fue de 40.92cm y su LTC (Largo Total de la Cola) de 6.0cm y, de acuerdo con lo reportado por Solana-Arellano *et al.* (2020) se clasificaría como potencial hembra. Por otra parte, también se ha demostrado que las hembras de *C. mydas* son las que suelen realizar migraciones extensas entre sus áreas de alimentación y reproducción, en comparación con los machos que realizan migraciones más cortas para ahorrar energía en movimiento y utilizarlo en reproducirse con mayor frecuencia (Beal *et al.*, 2022). Además, también es importante recordar que las hembras de *C. mydas* presentan filopatría (FitzSimmons *et al.*, 1997), por lo que resulta más probable que el individuo con el haplotipo compartido con Japón pertenezca a una hembra.

Con base en los resultados del haplotipo 31 (H31), es posible que las tortugas verdes originarias de Japón estén usando la Corriente de Kuroshio para transportarse hacia el norte del Océano Pacífico, pasando por la Corriente del Pacífico Norte y finalmente, descender por la Corriente de California para llegar a la costa de la península de Baja California. Este tipo de comportamiento ya se ha reportado anteriormente en la especie *Caretta caretta* por Nichols *et al.* (2000) con base en telemetría satelital. Los autores encontraron que las tortugas recién nacidas y juveniles de la especie *C. caretta* de las zonas de anidación de Japón, pueden emprender rutas migratorias como parte de su desarrollo, en donde son transportados hacia el norte de la Corriente de Kuroshio y llegan a lo largo de la costa de la península de Baja California por medio de la Corriente de California (Nichols *et al.*, 2000). Es probable que este mismo comportamiento migratorio de las tortugas “caguama” (*C. caretta*) sean compartidos con el de *C. mydas*.

Por otro lado, es probable que las tortugas verdes de México no estén migrando hacia Japón, ya que se obtuvieron valores más bajos en los parámetros de diversidad genética para el Noroeste del Pacífico (Tabla 4) (Hamabata *et al.*, 2015), en comparación con lo que se obtuvo en los sitios de alimentación en la península de Baja California. Esto conlleva a sugerir la posibilidad de que, la población de Japón es más vulnerable ante patógenos y cambios ambientales en comparación con las de BLA y CLOL, las cuales obtuvieron valores más altos en la diversidad genética. No obstante, es conveniente continuar con los muestreos en la costa de la península de Baja California para aumentar el tamaño de muestra, así como

en las demás zonas de anidación y alimentación de las poblaciones de esta especie. Además, se sugiere realizar otro tipo de estudios como: telemetría satelital, marcaje y recaptura, análisis de corrientes oceánicas y modelado de rutas para verificar si se trata de un caso aislado o efectivamente es parte de las rutas migratorias de esta especie.

Otro aspecto que se observó en la red de haplotipos (Figura 2) y en los resultados del MDS (Figura 8), fue que la mayoría de los individuos de BLA y CLOL se encontraron distribuidos de manera uniforme principalmente en haplotipos únicos de Michoacán y Revillagigedo, y en menor proporción con haplotipos compartidos con Hawái, Michoacán, Revillagigedo, Costa Rica y Galápagos. Estos resultados sugieren la posibilidad de que las tortugas verdes que llegan a las zonas de BLA y CLOL se originan principalmente en Revillagigedo y Michoacán, y en proporciones menores en las zonas de anidación de Hawái, Galápagos y Costa Rica. El conocimiento de la distribución de estos haplotipos es importante ya que ayuda a comprender como las poblaciones están conectadas genéticamente e inferir el posible origen del stock de las tortugas que llegan a la península de Baja California. También, gracias a este tipo de estudios se pueden implementar mejores estrategias de conservación que examinen la conectividad entre zonas de anidación y alimentación (Bowen y Karl, 2007).

Por otra parte, el haplotipo “huérfano” que se encontró en CLOL representa una evidencia de que las playas de anidación de *C. mydas* requieren más estudios y muestreos exhaustivos, ya que ese haplotipo podría estar presente en una población de origen como un caso “extraño” y no haber sido detectados en las poblaciones de referencia utilizadas (Dutton *et al.*, 2019). La presencia de haplotipos únicos en zonas de alimentación también podría sugerir que hay movimientos migratorios de las poblaciones de tortuga verde que no están siendo representadas en los datos disponibles en el banco de genes del NCBI (GenBank).

### **4.3 Análisis de Stocks Mixtos (MSA)**

Una de las claves más importantes para crear medidas de conservación exitosas en animales como *Chelonia mydas* (la cual es una especie que proviene de diferentes stocks reproductivos), es tratar de comprender los patrones migratorios de las poblaciones de esta tortuga marina (Hart *et al.*, 2015). Los resultados del análisis de stocks mixtos (MSA) mostraron que para ambas zonas (BLA y CLOL), el haplotipo con más frecuencia fue el Cmp4.1 (H5), el cual se ha reportado como uno de los más comunes en las playas de anidación dentro del Pacífico Oriental (Dutton *et al.*, 2019). Por otro lado, también se encontró que las

tortugas verdes que llegan a las zonas de alimentación, descanso y desarrollo de BLA y CLOL provienen de playas de anidación del Pacífico Oriental, principalmente de las Islas Revillagigedo ( $P=0.568$  y  $P=0.471$ ) y Michoacán ( $P=0.357$  y  $P=0.415$ ).

Los resultados del MSA coinciden con lo reportado por Dutton *et al.* (2019) con respecto al origen de las tortugas verdes que llegan a la Bahía de San Diego. En dicho estudio, demuestran que las Islas Revillagigedo son una de las zonas de anidación que más aportan en conjunto con Michoacán. Por otra parte, también sugieren que Revillagigedo podría ser una fuente principal para las tortugas verdes que usan las zonas de forrajeo de la península de Baja California, lo cual se podría ver reflejado en los resultados del presente trabajo.

Aunque tanto como para BLA y CLOL la probabilidad de contribución fue mayor en Revillagigedo ( $P = 0.568$  y  $P = 0.471$ ), el Factor de Bayes ( $FB_{10}$ ) para ambos sitios fue  $<1.9$  (Tablas 3 y 7). Por lo tanto, con base en estos resultados, se infiere que no hay probabilidad de diferencias entre las zonas de anidación de Revillagigedo y Michoacán y, por consiguiente, están aportando el mismo número de individuos para las zonas de BLA y CLOL. Por otra parte, estos resultados también concuerdan con lo obtenido en los intervalos de credibilidad del MCMC para las dos zonas de origen de Michoacán y Revillagigedo tanto para BLA como CLOL, pues gran parte de los intervalos de credibilidad coincidieron en estas dos playas de anidación. Por lo tanto, es muy probable que no existan diferencias entre ambos sitios y efectivamente, sí estarían aportando el mismo número de individuos tanto a la población de BLA como para CLOL.

En estudios previos, Nichols (2003) reportó que las playas de anidación de Michoacán y probablemente las Islas de Revillagigedo, comprenden aproximadamente el 95% de la contribución a las zonas de alimentación de la península de Baja California, lo cual corresponde con lo obtenido en el presente trabajo. La dispersión de las tortugas verdes desde las playas de anidación de Revillagigedo y Michoacán hacia las zonas de alimentación, descanso y desarrollo de la península de Baja California, probablemente esté en función de las corrientes oceánicas de esta región geográfica. Amorocho *et al.* (2012) reportaron que las playas de anidación de las Islas Revillagigedo y Michoacán se encuentran en una intersección entre dos principales corrientes oceánicas: (1) la Corriente de California que se mueve hacia el sur en invierno y primavera y, (2) la Corriente Ecuatorial del Norte, la cual fluye hacia el oeste en verano y otoño. Estos movimientos de las corrientes oceánicas superficiales entre estas dos zonas de anidación podrían jugar un papel importante en la dispersión de los neonatos y juveniles de las tortugas *C. mydas*, desde las playas de anidación hacia las zonas de alimentación.

Por otra parte, Dutton *et al.* (2019) mencionan que es muy probable que las tortugas verdes cuando eclosionan en Revillagigedo pasen sus primeros años como juveniles pelágicos en el Pacífico Nororiental, para posteriormente trasladarse a áreas de forrajeo nerítico como lo es la Bahía de San Diego. Las Islas Revillagigedo se encuentran en la Ecorregión de Transición del Pacífico Mexicano (Wilkinson *et al.*, 2009), por lo que mencionan que las corrientes de California y Ecuatorial del Norte tienden a transportar a los neonatos desde las islas a lo lejos de la costa de Baja California y del sur de California. Por lo tanto, las rutas de dispersión hacia zonas de forrajeo nerítico como la Bahía de San Diego no son claras y, por ende, las primeras etapas de vida de la especie *C. mydas* no están completamente estudiadas. En consecuencia, es probable que esté implicada una ecología conductual compleja de los juveniles pelágicos y que su supervivencia no solo se deba a las corrientes oceánicas, sino a su capacidad para encontrar otras características oceanográficas como remolinos (eddies) y giros locales. Este tipo de propiedades podrían estar involucrados con los cambios estacionales en la Contracorriente de California y otras propiedades en la Transición del Pacífico Mexicano (Amarocho *et al.*, 2012; Dutton *et al.*, 2019).

Estudios recientes de modelos de dispersión y telemetría satelital han demostrado que las tortugas marinas en sus primeras etapas de vida también tienen nado activo y no solamente se transportan a través de las corrientes oceánicas de manera pasiva. Putman y Mansfield (2015), comprobaron que neonatos y juveniles de tortugas marinas como *Chelonia mydas* y *Lepidochelys kempii* tienen una natación activa que puede estar relacionada con la orientación relativa de las corrientes que influyen en las trayectorias que presentan las tortugas en su etapa de vida oceánica en periodos a largo plazo. Por lo tanto, es probable que las tortugas verdes juveniles que se originan en las playas de anidación dentro del Pacífico Oriental como las Islas Revillagigedo y Michoacán, podrían desarrollar un patrón de natación que fomente su permanencia en zonas de alimentación con suficiente suministro de alimentos como la península de Baja California. Este tipo de comportamiento podría facilitarles forrajear de forma exhaustiva durante su etapa inicial de vida en ambientes pelágicos, a medida que continúan relativamente cerca de la costa de la península de Baja California y el sur de California, es decir, dentro de una región similar a su lugar de nacimiento (Dutton *et al.*, 2019).

Para tener resultados más robustos sobre las poblaciones de *C. mydas*, se recomienda realizar un mayor número de análisis integrales como la telemetría satelital, modelos de los patrones de las corrientes oceánicas y estudios de genética poblacional, en donde se utilicen un mayor número de zonas de anidación y alimentación, así como tamaños de muestra más grandes para esta especie dentro del Pacífico Oriental. Esto permitirá mejorar la comprensión de los comportamientos de dispersión y la delimitación geográfica de las poblaciones de esta especie de tortuga marina.

#### 4.4 Implicaciones para la conservación

*Chelonia mydas* se encuentra catalogada como una especie en peligro de extinción principalmente por el declive poblacional que ha tenido en las últimas décadas (Seminoff, 2004) y, en consecuencia, fueron afectadas por una disminución en su diversidad genética. Si la variabilidad genética en una población es baja, tiene menores probabilidades de adaptarse a cambios ambientales y estar más vulnerables ante enfermedades (Hedrick, 2009).

Los resultados de la diversidad haplotípica ( $h$ ) tanto para BLA como CLOL en este estudio, fueron altos en comparación con el resto de las poblaciones de referencia que se utilizaron (Tabla 4). Esto es importante porque sugiere que probablemente las zonas de alimentación, descanso y desarrollo de la península de Baja California son áreas de convergencia para las poblaciones que provienen de diferentes playas de anidación (Bowen y Karl, 2007) y, por lo tanto, son lugares muy importantes para la diversidad genética de *C. mydas*. Sin embargo, los valores de la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) y el número promedio de diferencias nucleotídicas ( $k$ ) se encontraron por debajo del rango reportado de estos parámetros para la población de BLA, mientras que para CLOL, se encontraron dentro del rango, pero con baja diversidad genética. A pesar de que ambas poblaciones obtuvieron resultados considerados como bajos, la población de BLA sería la de mayor prioridad por atender debido a su baja diversidad genética en comparación con CLOL. Estos resultados demuestran la relevancia de la protección de los sitios de alimentación para la tortuga verde.

El presente estudio amplía el conocimiento sobre los patrones de distribución de Michoacán y las Islas Revillagigedo, ya que son zonas de origen de las poblaciones de las tortugas verdes que llegan a alimentarse, descansar y llevar parte de su ciclo de vida en BLA y CLOL de la península de Baja California, lo cual es importante para evaluar y diseñar estrategias de conservación efectivas. La mortalidad de las poblaciones de tortugas verdes en las zonas de alimentación en Baja California se ha estimado de hasta 30,000 individuos por año durante la década de 1990, tomando en cuenta solamente a la playa de anidación de Michoacán como lugar de origen (Nichols, 2003). No obstante, en la última década se ha observado una disminución de la captura directa de tortugas verdes en zonas de alimentación de la península de Baja California. Sin embargo, los casos de captura incidental en pesquerías de la región siguen siendo motivos de preocupación (Hart *et al.*, 2015; Dutton *et al.*, 2019).

La playa de anidación de Michoacán se ha visto beneficiada en los últimos años al ser considerada un punto clave de conservación intensiva, lo cual ha ayudado a aumentar el número de hembras que arriban en esta zona. Caso contrario de lo que sucede en las Islas Revillagigedo, ya que al ser considerada una zona

restringida y con menor acceso humano, no se han tenido las mismas medidas de protección en comparación con las playas de anidación de Michoacán (Trejo y Díaz, 2012). Dutton *et al.* (2019), mencionan que a pesar de que la tendencia de la población de Revillagigedo es desconocida, es probable que el tamaño relativamente pequeño de esta población podría ser un reflejo de la mortalidad constante en zonas de forrajeo de la península de Baja California. Aunque el tamaño de población de Revillagigedo es menor en comparación con las zonas de anidación de Michoacán y Galápagos, posee una variabilidad genética distintiva, principalmente por la conexión que existe entre el Pacífico Central y Oriental durante largos periodos evolutivos (Dutton *et al.*, 2014). Por lo tanto, la protección de las zonas de alimentación en la península de Baja California y el sur de California contribuiría, de manera indirecta, a la conservación de las poblaciones que anidan en las playas de las Islas Revillagigedo y Michoacán.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

En este estudio se encontró que las poblaciones de tortuga verde en las zonas de BLA y CLOL presentaron altos niveles de diversidad haplotípica ( $h$ ), los cuales se encontraron dentro del límite superior del rango reportado para esta especie en el Océano Pacífico. Estos resultados sugieren que estas zonas son de gran relevancia para mantener la variabilidad genética de *C. mydas*, lo cual es un punto clave para su supervivencia y adaptación a largo plazo. Por lo tanto, es de suma importancia proteger estos sitios para mantener la diversidad genética de la especie, ya que podrían ser puntos de convergencia de diferentes poblaciones de *C. mydas* dentro del Pacífico Oriental.

Los valores más altos de diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) y el número promedio de diferencias nucleotídicas ( $k$ ) en CLOL, sugiere la posibilidad de que debido a su posición geográfica en el Océano Pacífico tenga mayor conectividad con otras poblaciones de tortuga verde. En comparación con BLA, que al encontrarse dentro del Golfo de California podría representar una barrera geográfica para la conectividad con otras poblaciones que llegan a esta zona de forrajeo. No obstante, se recomienda continuar con muestreos más extensivos en estas zonas para obtener mayores tamaños de muestras y en consecuencia, resultados más robustos.

Los resultados en la red de haplotipos sugieren que la formación de los dos haplogrupos ha sido influenciada por la separación geográfica que existe entre las regiones del Océano Pacífico Oriental/Tropical y el Noroeste del Pacífico. Por otra parte, se sugiere que el individuo de CLOL con el haplotipo compartido de Japón (H31), muestra la probabilidad de que las tortugas verdes tengan migraciones transpacíficas por medio de corrientes oceánicas para poder desplazarse entre regiones distantes. Estos resultados resaltan la importancia de investigar más a fondo los patrones migratorios de *C. mydas*.

El análisis de stocks mixtos (MSA) demostró que las tortugas verdes en BLA y CLOL provienen principalmente de las playas de anidación de Revillagigedo y Michoacán. Estos resultados resaltan la relevancia de estas zonas para las poblaciones de tortugas verdes que utilizan la península de Baja California para alimentarse, descansar y llevar a cabo parte de su desarrollo de vida. Es importante implementar medidas de conservación para la preservación de la especie, tanto en las zonas de anidación como en las de alimentación.

Para mejorar las estrategias de conservación para las poblaciones de tortugas verdes dentro del Pacífico Oriental, se recomienda realizar estudios integrales que incluyan telemetría satelital, modelos de dispersión y análisis genéticos. Por otra parte, también se recomienda aumentar el tamaño de muestra y considerar más zonas de anidación y alimentación en el MSA, con el fin de obtener mayor información sobre los patrones migratorios y la interacción entre poblaciones de esta especie. Por lo tanto, se concluye que la protección de las poblaciones de tortugas verdes de las zonas de alimentación, descanso y desarrollo de la península de Baja California, debe ser prioritaria para su conservación, dado la relevancia genética que representa esta zona para *C. mydas*.

## Literatura citada

- Abreu-Grobois, F. A., Bass, A. L., Briseño-Dueñas, R., Dutton, P. H., Encalada, S. E., & FitzSimmons, N. N. (1996). Mitochondrial DNA D-loop sequences of marine turtles. In: B. W. Bowen & W. N. Witzell (Eds.), *Proceedings of the International Symposium on Sea Turtle Conservation Genetics* (Informe Técnico NMFS-SEFSC-396, pp. 147–162). NOAA. National Technical Information Service. <https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/8453>
- Abreu-Grobois, F. A., Horrocks, J., Formia, A., Leroux, R., Velez-Zuazo, X., Dutton, P. H., Soares, L., Meylan, P. & Browne, D. (2006). New mtDNA Dloop primers which work for a variety of marine turtle species may increase the resolution capacity of mixed stock analysis. In: *Poster presented at the 26th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation, Crete, Greece* (pp. 2-8). [https://www.researchgate.net/publication/284071876\\_New\\_mtDNA\\_Dloop\\_primers\\_which\\_work\\_for\\_a\\_variety\\_of\\_marine\\_turtle\\_species\\_may\\_increase\\_the\\_resolution\\_capacity\\_of\\_mixed\\_stock\\_analysis](https://www.researchgate.net/publication/284071876_New_mtDNA_Dloop_primers_which_work_for_a_variety_of_marine_turtle_species_may_increase_the_resolution_capacity_of_mixed_stock_analysis)
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of molecular biology*, 215(3), 403–410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- Amoroch, D. F., Abreu-Grobois, F. A., Dutton, P. H., & Reina, R. D. (2012). Multiple distant origins for green sea turtles aggregating off Gorgona Island in the Colombian Eastern Pacific. *PLoS One*, 7(2), 1-12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031486>
- Anne, C. Choosing the right molecular genetic markers for studying biodiversity: from molecular evolution to practical aspects. (2006). *Genetica*, 127, 101–120. <https://doi.org/10.1007/s10709-005-2485-1>
- Anderson, J.D., Shaver, D.J. & Karel, W.J. (2013). Genetic Diversity and Natal Origins of Green Turtles (*Chelonia mydas*) in the Western Gulf of Mexico. *Journal of Herpetology*, 47(2), 251-257. <https://doi.org/10.1670/12-031>
- Antonovich, A., & Templin, B. (2003). Application of Bayesian mixed stock analysis for detection of small contributions in fish mixtures. *Report to the Gene Conservation Laboratory, Alaska Department of Fish and Game* (pp. 1-21). [https://www.adfg.alaska.gov/static/fishing/PDFs/research/genetics\\_bayesian\\_2003.pdf](https://www.adfg.alaska.gov/static/fishing/PDFs/research/genetics_bayesian_2003.pdf)
- Arthur, K. E., Boyle, M. C., & Limpus, C. J. (2008). Ontogenetic changes in diet and habitat use in green sea turtle (*Chelonia mydas*) life history. *Marine Ecology Progress Series*, 362, 303-311. <https://doi.org/10.3354/meps07440>
- Awise, J. C., Helfman, G. S., Saunders, N. C. & Hales, L. S. (1987). Mitochondrial DNA differentiation in North Atlantic eels: Population genetic consequences of an unusual life history pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 83(12), 4350-4354. <http://doi.org/10.1073/pnas.83.12.4350>
- Awise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A., & Saunders, N. (1987). Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 489–522. <http://www.jstor.org/stable/2097141>
- Awise, J. C. (2012). *Molecular markers, natural history and evolution*. Springer Science & Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2381-9>

- Avise, J. (2008). Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36(1), 3-15. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x>
- Baker, C. S., Cooke, J. G., Lavery, S., Dalebout, M., Ma, Y.-U., Funahashi, N., Carraher, C. & Brownell, R. L. (2007). Estimating the number of whales entering trade using DNA profiling and capture-recapture analysis of market products. *Molecular Ecology*, 16(13), 2617-2626. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03317.x>
- Baker, C. S., Perry, A., Bannister, J. L., Weinric, M. T., Abernethy, R. B., Calambokidis, J., Lien, J., Lambertsen, R. H., Ramírez, J. U. & Vasquez, O. (1993). Abundant mitochondrial DNA variation and world-wide population structure in humpback whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90(17), 8239-8243. <http://doi.org/10.1073/pnas.90.17.8239>
- Bandelt, H. J., Forster, P., & A. Röhl. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16(1), 37-48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Beal, M., Catry, P., Regalla, A., Barbosa, C., Pires, A. J., Mestre, J., & Patrício, A. R. (2022). Satellite tracking reveals sex-specific migration distance in green turtles (*Chelonia mydas*). *Biology Letters*, 18(9), 1-7. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0325>
- Bjorndal, K. A. (2017). Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In: P. L. Lutz & J. A. Musick (Eds.), *The Biology of Sea Turtles, Volume I* (pp. 199-231). CRC press. <https://doi.org/10.1201/9780203737088>
- Bocanegra-Castillo, N., Abitia-Cárdenas, L. A., & Galván-Magaña, F. (2000). Espectro alimentario de la berrugata californiana *Menticirrhus undulatus* de Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 26(4), 659-675. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v26i4.607>
- Bolker, B. M. (2015). Linear and generalized linear mixed models. In: G.A. Fox (Ed.), *Ecological statistics: contemporary theory and application* (pp. 309-333). <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199672547.003.0014>
- Bolker, B.M., Okuyama, T., Bjorndal, K.A., & Bolten, A. (2007). Incorporating multiple mixed stocks in mixed stock analysis: “many-to-many” analyses. *Molecular Ecology*, 16, 685-695. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03161.x>
- Bowen, B. W., & Karl, S. A. (2007). Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Molecular Ecology*, 16(23), 4886-4907. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03542.x>
- Bowen, B. W., & Avise, J. C. (1995). Conservation genetics of marine turtles. In: J. C. Avise & J. L. Hamrick (Eds.), *Conservation Genetics: case histories from nature* (pp. 190-237). Chapman and Hall. <https://doi.org/10.2307/1370256>
- Brown, W. M. (1985). The mitochondrial genome of animals. In: R. J. Macintyre (Ed.), *Molecular Evolutionary Genetics* (pp. 95-130). Plenum Press. <https://link.springer.com/book/9781468449907>
- Cavazos, T. (2008). Clima. En: G. D. Danemann & E. Ezcurra (Eds.), *Bahía de los Ángeles: Recursos naturales y comunidad* (pp. 67-90). Pronatura Noroeste, INE, SEMARNAT, San Diego Natural History Museum. <https://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/Libros2013/CD002095.pdf>

- Chassin-Noria, O., Abreu-Grobois, A. & Dutton, P. H. Conservation Genetics of the East Pacific Green Turtle (*Chelonia mydas*) in Michoacan, Mexico. (2004). *Genetica*, 121, 195–206. <https://doi.org/10.1023/B:GENE.0000040394.47843.e4>
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). (2010). *Estadísticas del agua en México* [Informe]. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. [https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/259371/2010\\_EAM2010.pdf](https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/259371/2010_EAM2010.pdf)
- Daesslé, L. W., Ruiz-Montoya, L., Tobschall, H. J., Chandrajith, R., Camacho-Ibar, V. F., Mendoza-Espinosa, L. G., Quintanilla-Montoya, A. & Lugo-Ibarra, K. C. (2009). Fluoride, nitrate and water hardness in groundwater supplied to the rural communities of Ensenada County, Baja California, Mexico. *Environmental Geology*, 58, 419–429. <https://doi.org/10.1007/s00254-008-1512-9>
- Delgadillo-Hinojosa, F., Gaxiola-Castro, G., Segovia-Zavala, A., Muñoz-Barbosa, A. & Orozco-Borbón, M.V. (1997). The effect of vertical mixing on primary production in a bay of the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 45, 135–148. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0167>
- Domínguez, J. M. (2023). *Estimación del carbono azul secuestrado por una pradera de Zostera marina en el estero de Punta Banda BC México*. [Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. Repositorio Institucional. <https://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3932>
- Dutton, P. H., LeRoux, R. A., LaCasella, E. L., Seminoff, J. A., Eguchi, T., & Dutton, D. L. (2019). Genetic analysis and satellite tracking reveal origin of the green turtles in San Diego Bay. *Marine Biology*, 166, 1-13. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3446-4>
- Dutton, P. H., Jensen, M. P., Frey, A., LaCasella, E., Balazs, G. H., Zárata, P., Chassin-Noria, O., Sarti-Martinez, A. L., & Velez, E. (2014). Population structure and phylogeography reveal pathways of colonization by a migratory marine reptile (*Chelonia mydas*) in the central and eastern Pacific. *Ecology and Evolution*, 4(22), 4317–4331. <https://doi.org/10.1002/ece3.1269>
- Dutton, P. H. (1996). Methods for collection and preservation of samples for sea turtle genetic studies. In B. W. Bowen & W. N. Witzell (Eds.), *Proceedings of the International Symposium on Sea Turtle Conservation Genetics* (pp. 17-24). NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-396. <https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/8453>
- Early-Capistrán, M-M, Solana-Arellano E., Abreu-Grobois, F., Narchi, N. E., Garibay-Melo, G., Seminoff, J. A., Koch, V. & Saenz-Arroyo, A. (2020). Quantifying local ecological knowledge to model historical abundance of long-lived, heavily exploited fauna. *PeerJ*, 8, 1-34. <https://doi.org/10.7717/peerj.9494>
- Ellison, A. M. (1996). An introduction to Bayesian inference for ecological research and environmental decision-making. *Ecological Applications*, 6(4), 1036–1046. <https://doi.org/10.2307/2269588>
- Encalada, S. E., Lahanas, P. N., Bjorndal, K. A., Bolten, A. B., Miyamoto, M. M., & Bowen, B. W. (1996). Phylogeography and population structure of the Atlantic and Mediterranean green turtle *Chelonia mydas*: a mitochondrial DNA control region sequence assessment. *Molecular Ecology*, 5(4), 473-483. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1996.tb00340.x>
- FitzSimmons, N. & Limpus, C. (2014). Marine turtles genetic stocks of the Indo-Pacific: Identifying boundaries and knowledge gaps. *Indian Ocean Turtle Newsletter*, 20(2), 2-18. [https://www.researchgate.net/publication/271020141\\_Marine\\_Turtle\\_Genetic\\_Stocks\\_of\\_the\\_Indo-Pacific](https://www.researchgate.net/publication/271020141_Marine_Turtle_Genetic_Stocks_of_the_Indo-Pacific)

[do-Pacific Identifying Boundaries and Knowledge Gaps](#)

- FitzSimmons, N., Moritz, C., Limpus, C. J., Pope, L., & Prince, R. (1997). Geographic structure of mitochondrial and nuclear gene polymorphisms in Australian green turtle populations and male-biased gene flow. *Genetics*, *147*(4), 1843-54. <https://doi.org/10.1093/genetics/147.4.1843>
- FitzSimmons, N., Moritz, C. & Moore, S. (1995). Conservation and dynamics of microsatellite loci over 300 million years of marine turtle evolution. *Molecular Biology and Evolution*, *12*, 432-40. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040218>
- Frankham, R. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511808999>
- Gaillard, D., Yeh, F. C., Lin, L., Chen, H. Q., Zhang, T., Luo, S. J., & Shi, H. T. (2020). Lost at sea: determining geographic origins of illegally traded green sea turtles (*Chelonia mydas*) rescued on Hainan Island, China. *Wildlife Research*, *48*(1), 55-63. <https://doi.org/10.1071/WR19127>
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., & Rubin, D. B. (1995). *Bayesian data analysis*. Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9780429258411>
- Gelman, A., & Rubin, D. B. (1992). A single series from the Gibbs sampler provides a false sense of security. *Bayesian Statistics*, *4*(1), 625-631. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198522669.003.0038>
- Gouy, M., Guindon, S., & Gascuel, O. (2010). SeaView version 4: A multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution*, *27*(2), 221–224. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
- Groombridge, B., & Wright, L. (1982). The IUCN amphibia-reptilia red data book, Part 1. IUCN, Gland, Switzerland. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/31587147>
- Hague, M. T., & Routman, E. J. (2016). Does population size affect genetic diversity? A test with sympatric lizard species. *Heredity*, *116*(1), 92-98. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.76>
- Hamabata, T., Hikida, T., Okamoto, K., Watanabe, K., & Kamezaki, N. (2015). Ontogenetic habitat shifts of green turtles (*Chelonia mydas*) suggested by the size modality in foraging aggregations along the coasts of the western Japanese main islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *463*, 181-188. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2014.12.007>
- Hart, C. E., Blanco, G. S., Coyne, M. S., Delgado-Trejo, C., Godley, B. J., Jones, T. T., Resendiz, A., Seminoff, J. A., Witt, M. J. & Nichols, W. J. (2015). Multinational tagging efforts illustrate regional scale of distribution and threats for East Pacific green turtles (*Chelonia mydas agassizii*). *PLoS One*, *10*(2), 1-17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116225>
- Hasbún, C., Lawrence, A. & Samour, J. (2000). Preliminary observations on the biology of green turtles, *Chelonia mydas*, from the United Arab Emirates. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, *10*, 311-322. [https://doi.org/10.1002/1099-0755\(200009/10\)10:5%3C311::AID-AQC414%3E3.0.CO;2-Z](https://doi.org/10.1002/1099-0755(200009/10)10:5%3C311::AID-AQC414%3E3.0.CO;2-Z)
- Hedrick, P. W. (2009). *Genetics of populations*. Jones & Bartlett Publishers. <https://archive.org/details/geneticsofpopula00hedr>

- Hernández-Cruz, G. (2013). *Análisis de la captura diurna y nocturna y estado de la población de tortuga prieta (Chelonia mydas) en Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur: 2009-2012*. [Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. Repositorio Institucional. <https://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/687>
- Hickerson, M. J., Carstens, B. C., Cavender-Bares, J., Crandall, K. A., Graham, C. H., Johnson, J. B., Rissler, L., Victoriano, P. F., & Yoder, A. D. (2010). Phylogeography past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(1), 291–301. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.09.016>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2021). Clima. En: *Cuéntame* del INEGI. <https://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/bcs/territorio/clima.aspx?tema=me&e=03>
- Jensen, M. P., Bell, I., Limpus, C. J., Hamann, M., Ambar, S., Whap, T., David, C. & FitzSimmons, N. N. (2016). Spatial and temporal genetic variation among size classes of green turtles (*Chelonia mydas*) provides information on oceanic dispersal and population dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 543, 241-256. <https://doi.org/10.3354/meps11521>
- Jiménez, A., Pingo, S., Alfaro-Shigueto, J., Mangel, J. C. & Hooker, Y. (2017). Feeding ecology of *Chelonia mydas* in Northern Peru. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45(3), 585-596. <https://doi.org/10.3856/vol45-issue3-fulltext-8>
- Kruskal, J. B., & Wish, M. (1978). *Multidimensional Scaling*. Murray Hill. <http://dx.doi.org/10.4135/9781412985130>
- Lahanas, P. N., Miyamoto, M. M., Bjørndal, K. A., & Bolten, A. B. (1994). Molecular evolution and population genetics of Greater Caribbean green turtles (*Chelonia mydas*) as inferred from mitochondrial DNA control region sequences. *Genetica*, 94, 57-66. <https://doi.org/10.1007/BF01429220>
- Lara, M., Méndez-Trejo, C., Reséndiz, E., López-Vivas, J., Gumeta-Gómez, F., Ramos, D., Lucero, V., & Mota-Rodríguez, L. (2019). Fauna asociada a tortuga amarilla *Caretta Caretta*, tortuga verde del Pacífico Oriental *Chelonia mydas*, tortuga golfina *Lepidochelys olivacea* en la región de Península de Baja California y Pacífico Norte. En: E.A. Cuevas, V. Guzmán-Hernández, J. J. Guerra-Santos & G.A. Rivas-Hernández (Eds.), *El uso del conocimiento de las tortugas marinas como herramienta para la restauración de sus poblaciones y hábitats asociados* (pp. 221-235). Universidad Autónoma del Carmen. [https://www.researchgate.net/publication/333337178\\_FAUNA\\_ASOCIADA\\_A\\_TORTUGA\\_AMARILLA\\_Caretta\\_caretta\\_TORTUGA\\_VERDE\\_DEL\\_PACIFICO\\_ORIENTAL\\_Chelonia\\_mydas\\_TORTUGA\\_GOLFINA\\_Lepidochelys\\_olivacea\\_EN\\_LA\\_REGION\\_PENINSULA\\_DE\\_BAJA\\_CALIFORNIA\\_Y\\_PACIFICO\\_NORTE](https://www.researchgate.net/publication/333337178_FAUNA_ASOCIADA_A_TORTUGA_AMARILLA_Caretta_caretta_TORTUGA_VERDE_DEL_PACIFICO_ORIENTAL_Chelonia_mydas_TORTUGA_GOLFINA_Lepidochelys_olivacea_EN_LA_REGION_PENINSULA_DE_BAJA_CALIFORNIA_Y_PACIFICO_NORTE)
- Leigh, J. W., & Bryant, D. 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1110-1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Li M, Zhang T, Liu Y, Li Y, Fong JJ, Yu Y, Wang J, Shi H, Lin L. 2023. Revisiting the genetic diversity and population structure of the endangered Green Sea Turtle (*Chelonia mydas*) breeding populations in the Xisha (Paracel) Islands, South China Sea. *PeerJ*, 11, 1-20. <https://doi.org/10.7717/peerj.15115>

- Librado, P. & Rozas, J. (2009). DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25, 1451-1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Lindell, J., Ngo, A., & Murphy, R. W. (2006). Deep genealogies and the mid-peninsular seaway of Baja California. *Journal of Biogeography*, 33(8), 1327-1331. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01532.x>
- López-Mendilaharsu, M., Estrades, A., Caraccio, M. N., Calvo, V., Hernández, M. & Quirici, V. (2006). Biología, ecología y etología de las tortugas marinas en la zona costera uruguaya. *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*, 247-257. [https://www.researchgate.net/publication/285889613\\_Biologia\\_ecologia\\_y\\_etologia\\_de\\_las\\_tortugas\\_marinas\\_en\\_la\\_zona\\_costera\\_uruguaya](https://www.researchgate.net/publication/285889613_Biologia_ecologia_y_etologia_de_las_tortugas_marinas_en_la_zona_costera_uruguaya)
- Márquez, M. R. (1990). FAO Species Catalogue, Vol. 11. Sea turtles of the world. An annotated and illustrated catalogue of the sea turtle species known to date. *FAO Fisheries Synopsis*, 11(125), 1-81. <https://www.fao.org/3/t0244e/t0244e.pdf>
- Marshall, D. R., & Brown, A. D. H. (1975). Optimum sampling strategies in genetic observation. En: O. H. Frankel & J. G. Hawkes (Eds.), *Genetic resources for today and tomorrow* (pp. 53–80). Cambridge University Press. [https://www.researchgate.net/publication/280057199\\_Optimum\\_sampling\\_strategies\\_in\\_genetic\\_conservation](https://www.researchgate.net/publication/280057199_Optimum_sampling_strategies_in_genetic_conservation)
- Mendoza, M., & Regueiro, P. (2011). *Estadística Bayesiana*. Instituto Tecnológico Autónomo de México. [https://gente.itam.mx/lnieto/index\\_archivos/NotasBayesMR.pdf](https://gente.itam.mx/lnieto/index_archivos/NotasBayesMR.pdf)
- Miller, J. D. (1997). Reproduction in sea turtles. In: J. Wyneken, K. J. Lohmann & J. A. Musik, *The Biology of Sea Turtles, Volume I* (pp. 51-81). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780203737088>
- Miller J. D. (1989). *An Assessment of the Conservation Status of Marine Turtles in Saudi Arabia*. MEPA Coastal and Marine Management Series. Archivo PDF.
- Mortimer, J.A. (1995). Factors influencing beach selection by nesting sea turtles. In: Bjørndal, K. A. (Ed.). *Biology and Conservation of Sea Turtles* (pp. 45–51). Smithsonian Institution Press. <https://doi.org/10.1017/S0025315400034020>
- Nei, M. (1987). *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press. <https://doi.org/10.7312/nei-92038>
- Nelson, J. D. & Eckert, S. A. (2007). Foraging ecology of whale sharks (*Rhincodon typus*) within Bahía de Los Ángeles, Baja California Norte, México. *Elsevier*, 84(1), 47-64. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.11.013>
- Nichols, W. J., Thompson, D., Schwalbe, C., & Hendrickson, J. (2003). *Biology and conservation of sea turtles in Baja California, México* [Thesis Doctoral of Philosophy with a Major in Wildlife Ecology, University of Arizona]. UA Campus Repository. <http://hdl.handle.net/10150/280439>
- Nichols, W. J., Resendiz, A., Seminoff, J. A., & Resendiz, B. (2000). Transpacific migration of a loggerhead turtle monitored by satellite telemetry. *Bulletin of Marine Science*, 67(3), 937-947. [https://www.researchgate.net/publication/233634018\\_Transpacific\\_Migration\\_of\\_a\\_Loggerhead\\_Turtle\\_Monitored\\_by\\_Satellite\\_Telemetry](https://www.researchgate.net/publication/233634018_Transpacific_Migration_of_a_Loggerhead_Turtle_Monitored_by_Satellite_Telemetry)

- Okonechnikov, K., Golosova, O. & Fursov, M. (2012). Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics*, 28(8), 1166-1167. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091>
- Okuyama, T. & Bolker, B. M. (2005). Combining genetic and ecological data to estimate sea turtles origins. *Ecological Applications*, 15(1), 315-325. <https://doi.org/10.1890/03-5063>
- Pacheco-Ruíz, I., Zertuche-González, J.A. (1996). Brown algae (Phaeophyta) from Bahía de los Angeles, Gulf of California, México. *Developments in Hydrobiology*, 116, 169-172. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-1659-3\\_22](https://doi.org/10.1007/978-94-009-1659-3_22)
- Pella, J., & Masuda, M. (2001). Bayesian methods for analysis of stock mixtures from genetic characters. *Fishery Bulletin*, 99(1), 151-151. [https://www.researchgate.net/publication/279550214\\_Bayesian\\_method\\_for\\_analysis\\_of\\_stock\\_mixtures\\_from\\_genetic\\_characters](https://www.researchgate.net/publication/279550214_Bayesian_method_for_analysis_of_stock_mixtures_from_genetic_characters)
- Pella, J. J., & Milner, G. B. (1987). Use of genetic marks in stock composition analysis. In: N. Ryman & F. Utter (Eds.), *Population genetics and fisheries management* (pp. 247–276). University of Washington Press. [https://www.researchgate.net/publication/313431899\\_Use\\_of\\_genetic\\_marks\\_in\\_stock\\_composition\\_analysis](https://www.researchgate.net/publication/313431899_Use_of_genetic_marks_in_stock_composition_analysis)
- Pineda, D. (2016). *Modelos matemáticos para la estimación de la razón de sexos en la tortuga prieta Chelonia mydas, en la reserva de la biosfera de Bahía de los Ángeles, Baja California*. [Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. Repositorio Institucional. <https://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/462>
- Piñero, D., Caballero-Mellado, J., Cabrera-Toledo, D., Canteros, C., Casas, A., Castañeda-Sortibrán, A. N., Castillo, A., Cerritos, R., Chassin-Noria, O., Colunga-García, M., Díaz-Jaimes, P., Eguiarte, L., Escalante, A., Espinoza, B., Fleury, A., Flores-Ramírez, S., Fragoso, G., Gonzalez-Astorga, A. & Zúñiga, G. (2008). La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas. En: J. Sarukhan (Ed.), *Capital Natural de Mexico* (pp.437-494). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). [https://www.researchgate.net/publication/259578593\\_La\\_diversidad\\_genetica\\_como\\_instrumento\\_para\\_la\\_conservacion\\_y\\_el\\_aprovechamiento\\_de\\_la\\_biodiversidad\\_estudios\\_en\\_especies\\_mexicanas](https://www.researchgate.net/publication/259578593_La_diversidad_genetica_como_instrumento_para_la_conservacion_y_el_aprovechamiento_de_la_biodiversidad_estudios_en_especies_mexicanas)
- Posada, D. (2008). jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25(7), 1253–1256. <https://doi.org/10.1093/molbev/msn083>
- Putman, N. F., & Mansfield, K. L. (2015). Direct evidence of swimming demonstrates active dispersal in the sea turtle “lost years”. *Current Biology*, 25(9), 1221-1227. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.03.014>
- Reisser J., Proietti M., Sazima I., Kinas P., Horta P.A. & Secchi, E. (2013). Feeding ecology of the green turtle (*Chelonia mydas*) at rocky reefs in western South Atlantic. *Marine Biology*, 160, 3169–3179. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2304-7>
- Reséndiz, E., Fernández-Sanz, H. & Lara-Uc, M. M. (2018). Baseline health indicators of Eastern Pacific Green Turtles (*Chelonia mydas*) from Baja California Sur, Mexico. *Comparative Clinical Pathology*, 27, 1309–1320. <https://doi.org/10.1007/s00580-018-2740-3>

- Rodríguez-Barón, J. M. (2010). *Afinidad trófica a zonas de alimentación de la tortuga verde (Chelonia mydas) en la costa occidental de Baja California, Sur, México*. [Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional]. Repositorio Digital IPN. <http://www.repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/13554>
- Salinas-Zavala, C., Coria, R. & Díaz, E. (1991). Climatología y meteorología. En: A. Ortega & L. Arriaga (Eds.), *La Reserva de la Biosfera El Vizcaíno en la Península de Baja California* (pp. 231-246). Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. <http://dspace.cibnor.mx:8080/bitstream/handle/123456789/2123/LIBRO%20LA%20RESERVA%20DE%20LA%20BIOSFERA%20EL%20VIZCAINO.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2016). *Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Complejo Lagunar Ojo de Liebre* (pp. 1-156). SEMARNAT. [https://simec.conanp.gob.mx/pdf\\_libro\\_pm/114\\_libro\\_pm.pdf](https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/114_libro_pm.pdf)
- Seminoff, J. A. (2004). Sea turtles, red listing, and the need for regional assessments. *Marine Turtle Newsletter*, 106, 4-6. <http://www.seaturtle.org/mtn/archives/mtn106/mtn106p4.shtml>
- Seminoff, J. A., Reséndiz, A. & Nichols, W. J. (2002). Home range of green turtles *Chelonia mydas* at a coastal foraging area in the Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology-Progress Series*, 242, 253-265. <http://doi.org/10.3354/meps242253>
- Seminoff, J. A., Reséndiz, A. & Nichols, W. J. (2002). Diet of east Pacific green turtles (*Chelonia mydas*) in the Central Gulf of California, México. *Journal of Herpetology*, 36(3), 447-453. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2002\)036\[0447:DOEPTG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2002)036[0447:DOEPTG]2.0.CO;2)
- Seminoff, J. A., & Jones, T. T. (2006). Diel movements and activity ranges of green turtles (*Chelonia mydas*) at a temperate foraging area in the Gulf of California, Mexico. *Herpetological Conservation and Biology*, 1(2), 81-86. [https://www.researchgate.net/publication/26449222\\_Diel\\_movements\\_and\\_activity\\_ranges\\_of\\_Green\\_Turtles\\_Chelonia\\_mydas\\_at\\_a\\_temperate\\_foraging\\_area\\_in\\_the\\_Gulf\\_of\\_California\\_Mexico](https://www.researchgate.net/publication/26449222_Diel_movements_and_activity_ranges_of_Green_Turtles_Chelonia_mydas_at_a_temperate_foraging_area_in_the_Gulf_of_California_Mexico)
- Solana-Arellano, E., Ramírez-Delgado, D., & Santacruz-López, E. (2020). Allometric models for sex ratio determination in all stages of ontogeny of *Chelonia mydas* from Bahía de los Ángeles, México. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 100(5), 825-830. <https://doi.org/10.1017/S0025315420000685>
- Trejo, C. D., & Diaz, J. A. (2012). Current conservation status of the black sea turtle in Michoacán, Mexico. In: J. A. Seminoff & B. P. Wallace, *Sea turtles of the Eastern Pacific: Advances in Research and Conservation* (pp. 263-278). The University of Arizona Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctv21hrddc>
- Troëng, S. & Rankin, E. (2005). Long-term conservation efforts contribute to positive green turtle *Chelonia mydas* nesting trend at Tortuguero, Costa Rica. *Biological Conservation*, 121, 111-116. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.04.014>
- StatSoft, Inc. (2009). *STATISTICA (Versión 9.0)* [Software]. <https://www.statsoft.com/>
- Vázquez-Domínguez, E. (2007). Filogeografía y vertebrados. En: L. Eguiarte, V. Souza & X. Aguirre (Eds.), *Ecología molecular* (pp. 441-466). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). [https://www.researchgate.net/publication/258129643\\_Ecologia\\_Molecular](https://www.researchgate.net/publication/258129643_Ecologia_Molecular)

- Wenink, P. W., & Baker, A.J. (1996). Mitochondrial DNA Lineages in Composite Flocks of Migratory and Wintering Dunlins (*Calidris alpina*). *The Auk*, 113(4), 744–756. <https://doi.org/10.2307/4088854>
- Wilkinson, T. A. (2009). *Marine ecoregions of North America*. Commission for Environmental Cooperation. <http://www.cec.org/files/documents/publications/3256-marine-ecoregions-north-america-en.pdf>