



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS
MARINAS



Diversidad genética del tiburón piloto
***Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839) en**
el Pacífico Mexicano: conectividad y evidencia de
filopatría.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

Adriana Rodríguez Matus

LA PAZ, B.C.S., 2020



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

SIP-14
 REP 2017

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de siendo las horas del día del mes de del se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: para examinar la tesis titulada:

del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	RODRÍGUEZ	Apellido Materno:	MATUS	Nombre (s):	ADRIANA
-------------------	-----------	-------------------	-------	-------------	---------

Número de registro:

Aspirante del Programa Académico de Posgrado:

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 4 % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo SI NO **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN:

La similitud encontrada en el presente trabajo se identificó principalmente en el apartado de metodología pero toda esta información se encuentra citada a su descriptor.

****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** **SUSPENDER** **NO APROBAR** la tesis por **UNANIMIDAD** o **MAYORÍA** en virtud de los motivos siguientes:

"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

COMISIÓN REVISORA DE TESIS

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS
 Director de Tesis
 Nombre completo y firma

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
 Nombre completo y firma

DR. ARTURO TRIPP VALDEZ
 Nombre completo y firma

DR. SEBASTIÁN IGNACIO HERNÁNDEZ MUÑOZ
 Director de Tesis
 Nombre completo y firma

DR. FRANCISCO JAVIER GARCÍA RODRÍGUEZ
 Nombre completo y firma

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
 Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 17 del mes de Julio del año 2020

El (la) que suscribe BM. ADRIANA RODRÍGUEZ MATUS Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A180531 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. ROGELIO GONZÁLEZ ARMAS Y DR. SEBASTIÁN IGNACIO HERNÁNDEZ MUÑOZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"DIVERSIDAD GENÉTICA DEL TIBURÓN PILOTO *Carcharhinus falciformis* (MÜLLER Y HENLE, 1839)
EN EL PACÍFICO MEXICANO: CONECTIVIDAD Y EVIDENCIA DE FILOPATRÍA

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: rodriguez.matus11@gmail.com - rarmas@ipn.mx -

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BM. ADRIANA RODRÍGUEZ MATUS

Nombre y firma del alumno

AGRADECIMIENTOS

Primeramente quiero agradecer a CONACyT y BEIFI por la beca otorgada para poder cumplir con mis obligaciones escolares.

A CICIMAR y sus profesores, por permitirme ser parte de la comunidad politécnica.

A los doctores Felipe Galván, Rogelio Armas por aceptarme como su alumna y Dr. Francisco Rodríguez, por el apoyo recibido durante el trabajo.

Al Dr. Arturo Tripp, gracias por la paciencia, tiempo y burlas hacia mi mala suerte.

A Sebas, mil gracias por la confianza y permitirme ser parte del BIOMOL, el tiempo, apoyo, material, conocimiento adquirido, experiencia en campo y presión necesaria para terminar esta tesis.

A Roy, estimado, mil gracias por todo, hiciste posible mi segunda estancia al abrirme las puertas de tu casa, por las risas, cervezas, canciones, y PCRs que me ayudaste a completar, sé que contigo encuentro un muy buen amigo.

A José, ya que siempre me recibiste con una gran sonrisa a pesar de mis malos ratos, gracias por el apoyo infinito en la tesis, carrilla y permitirme verte sin barba, jamás olvidaré eso.

Al Dr. Guardia y Mariana, por el chisme y sonrisas en el lab. “Haaay no, yo necesito leer más”

A la bolita mixta, Nidia, Celia, Chris, Erick, Fer, Leo, Luis, Ricardo, Lesli, Susara y mis tocayas, gracias por esas noches de juegos, risas y aguantar mi mal humor.

A Ney, chiquilla te quiero, gracias por ayudarme con estadística, cuidar a mi gordo y apoyarme cuando lo necesito.

A Janeth, gracias por el eterno apoyo, risas, carrilla, cervezas y demás, sin tu apoyo esta tesis no habría sido terminada.

A Itzel, ya que tu sarcasmo y humor negro siempre me sacaron una sonrisa durante el estrés de la tesis.

A Alina, mil gracias por mi mapita, Lorena y Valeria, esas tardes de risas y dramas,

A Diego, por ser un muy buen compañero y amigo, gracias por las tardes de ocio y amenizar mis días de estrés.

Y finalmente a mi familia, mil gracias por ayudarme en este etapa complicada pero sobretodo divertida y entretenida.

ÍNDICE

1.-	INTRODUCCIÓN	1
2.-	ANTECEDENTES	7
	2.2.- EL TIBURÓN PILOTO EN LAS COSTAS DE MÉXICO	8
	2.3.- ÁREAS DE CRIANZA Y FILOPATRÍA REPRODUCTIVA EN TIBURONES	9
3.-	JUSTIFICACIÓN.....	13
4.-	OBJETIVOS	15
	4.1.- OBJETIVO GENERAL.....	15
	4.2.- OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	15
5.-	ÁREA DE ESTUDIO	16
	5.1.- MÉXICO	16
	5.2.- ECUADOR	17
	5.3.- EL SALVADOR	17
6.-	MÉTODOS.....	19
	6.1.- TOMA DE MUESTRAS	19
	6.2.- AMPLIFICACIÓN Y GENOTIPIFICACIÓN	20
	6.3.- ANÁLISIS DE DATOS.....	22
	6.3.1.- DIVERSIDAD GENÉTICA	22
	6.3.2.- ESTRUCTURA POBLACIONAL.....	23
	6.3.3.- PARENTESCO	25
7.-	RESULTADOS	27
	7.1.- MUESTREO BIOLÓGICO.....	27
	7.2.- DIVERSIDAD GENÉTICA	28
	7.3.- ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL.....	32
	7.4.- PARENTESCO Y FILOPATRÍA	37
8.-	DISCUSIÓN.....	40
	8.1.- DIVERSIDAD GENÉTICA	40
	8.2.- ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL.....	41
	8.3.- PARENTESCO Y FILOPATRÍA	44
	8.4.- ÁREA DE CRIANZA	48

8.5.- ESTRUCTURA GENÉTICA DE <i>C. falciformis</i> Y SUS IMPLICACIONES EN EL MANEJO PESQUERO	50
9.- CONCLUSIONES	53
10.- LITERATURA CITADA.....	54

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Vista lateral de tiburón piloto <i>Carcharhinus falciformis</i>	1
Figura 2. Sitios de muestreo de <i>C. falciformis</i> , en donde: Punta Lobos (PL), Barra de Navidad (BN), Ecuador (EC) y El Salvador (SA).	17
Figura 3. Frecuencia de longitud total (cm) de la captura de tiburón piloto en Barra de Navidad, Jalisco	27
Figura 4. Frecuencia mensual de captura de <i>Carcharhinus falciformis</i> en la costa sur de Jalisco del periodo 2012 – 2016.	28
Figura 5. Histograma de frecuencia de organismos para <i>Carcharhinus falciformis</i> en Barra de Navidad, Jalisco (BN) y Punta Lobos (PL).	28
Figura 6. Distribución de frecuencias alélicas de msat Cafa26, Cafa31, Cafa41, Cafa44, Cafa46 entre cuatro poblaciones: Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y El Salvador (SA) de <i>Carcharhinus falciformis</i> . Variabilidad genética para tiburón piloto <i>Carcharhinus falciformis</i> para Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y El Salvador (SA); en donde se muestra el número de muestra (N), número de alelos (Na), riqueza alélica (Ra), heterocigocidad esperada (He), heterocigocidad observada (Ho) e índice de fijación (F_{IS}). Desequilibrio de H-W*	31
Figura 7. Distribución de frecuencias alélicas de msat Cli107, Cli112, PglA01 y PglA05 entre cuatro poblaciones: Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y El Salvador (SA) de <i>Carcharhinus falciformis</i>	32
Figura 8. Análisis de componentes principales (PCA) de frecuencias genotípicas de nueve msat para <i>Carcharhinus falciformis</i> . A = Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y El Salvador (SA). B = México (Mx), Ecuador (EC) y El Salvador (SA).....	35
Figura 9. Gráfico 3D de análisis factorial de correspondencia (AFC) de frecuencias genotípicas de nueve msat para <i>Carcharhinus falciformis</i> en Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y EL Salvador (SA).....	36
Figura 10. Dendograma del vecino más cercano para <i>Carcharhinus falciformis</i> con nueve msat. ..	36
Figura 11. Gráfico de asignación de individuos por el método Bayesiano para <i>Carcharhinus falciformis</i> con nueve msat (197 organismos) en donde Barra de Navidad (1), Punta Lobos (2), Ecuador (3) y El Salvador (4)	37

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de muestra (n) y año de captura de <i>Carcharhinus falciformis</i> para Punta Lobos (PL), Barra de Navidad (BN), El Salvador (SA) y Ecuador (EC).	19
Tabla 2. Tejido y método de extracción para cada localidad de <i>C. falciformis</i> . n = número de muestras.....	20

Tabla 3. Descripción de características de 9 msat utilizados para genotipificar organismos del Pacífico Tropical Oriental de tiburón piloto, Ta= tamaño amplificado, T°= temperatura de amplificación.	20
Tabla 4. Perfiles de condiciones de PCR (°C) para msat amplificados en <i>Carcharhinus falciformis</i>	22
Tabla 5. Variabilidad genética para tiburón piloto <i>Carcharhinus falciformis</i> para Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y El Salvador (SA); en donde se muestra el número de muestra (N), número de alelos (Na), riqueza alélica (Ra), heterocigocidad esperada (He), heterocigocidad observada (Ho) e índice de fijación (F_{IS}). Desequilibrio de H-W*	29
Tabla 6.- Análisis de varianza molecular (AMOVA) de estructura genética poblacional para <i>C. falciformis</i>	33
Tabla 7. Comparaciones pareadas de F_{ST} de poblaciones de <i>Carcharhinus falciformis</i> . Debajo de la diagonal (F_{ST}), arriba de la diagonal los valores de P de la prueba <i>Exact G test</i> . Los valores de P significativos con $P < 0.001$ *	33
Tabla 8. Comparaciones pareadas de parentesco para <i>Carcharhinus falciformis</i> entre hembras adultas de México (H), machos adultos de México (M), Adultos de México (Ma), juveniles (J), Ecuador (EC), El Salvador (SA) y No aplica (Na), arriba de la diagonal los valores de F_{ST} , por debajo de la diagonal, el valor de relación (r), $P = < 0.001$	38
Tabla 9. Reproducción femenina de <i>Carcharhinus falciformis</i> en Barra de Navidad, México, incluyendo la madre (BN = Barra de Navidad, PL = Punta Lobos), los años de parición estimados a partir de su longitud total y año de captura, ciclos de retorno y el número total de crías para cada hembra, los años en que se encontraron dos crías están marcados*, en negritas las hembras que se estimó su primer ciclo de parición fue en la costa sur de Jalisco.	39
Tabla 10. Variabilidad genética para nueve especies de tiburón. Número de organismos amplificados (N), número de alelos (Na), Heterocigocidad observada (Ho) y heterocigocidad esperada (He).	41
Tabla 11. Frecuencia de abundancia de tiburones en áreas de crianza.	49

Glosario

Alelo: Forma de un gen. En microsatélites es la forma alternativa que se presenta en un locus y depende del número de repeticiones del fragmento.

Alelo nulo: Alelos que no pueden ser detectados mediante la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR). La presencia de estos alelos en una población

puede llevar a una desviación en el Equilibrio de Hardy-Weinberg (déficit de heterocigotos).

Análisis de varianza Molecular (AMOVA): Análisis estadístico basado en la varianza de las frecuencias genotípicas y permite identificar diferencias genéticas entre grupos de organismos.

Área de crianza: Zonas (principalmente costeras) en las que se encuentran agregados los neonatos y juveniles ya que encuentran refugio y gran cantidad de alimento

Equilibrio de Hardy-Weinberg: Distribución estable que alcanzan las frecuencias genotípicas en una población que no está sujeta a cambios causados por mutación, migración, selección o deriva. Se basa en el supuesto en que los alelos AA, Aa y aa, se encontrarán con las proporciones de p^2 , $2pq$, y q^2 en donde $p = A$ y $q = a$.

Filopatría: Característica conductual de un organismo en la que permanece o retorna al sitio de nacimiento aún después de alcanzar la madurez sexual

Filopatría reproductiva: Característica conductual de un organismo en el que retorna a su sitio de nacimiento cada periodo reproductivo o a parir.

Frecuencia alélica: Proporción de un alelo respecto a todos los alelos de un gen dentro de una población.

Genotipos: Composición alélica de un gen.

Heterocigocidad: Medida que se basa en la variación genética de un locus dentro de una población. Mide la frecuencia de heterocigotos en cada loci.

Heterocigocidad esperada: A partir del equilibrio de Hardy-Weinberg, la proporción de heterocigotos dentro de una población.

Heterocigocidad observada: Proporción de organismos heterocigotos en una población muestral.

Índice de fijación F_{ST} : Proporción de endogamia en una población.

Locus (Plural: Loci): Lugar específico de un gen dentro de una secuencia de ADN.

Microsatélite: Marcador molecular que abarca un fragmento corto del ADN nuclear (1 a 6 pares de bases) y que se repite de manera consecutiva, se

caracterizan por ser altamente polimórficos lo que los convierte en el marcador de elección para análisis de parentesco.

Polimorfismo: Variación alélica de un locus de una población. Se considera polimórfico un locus cuando presenta más de 2 alelos.

Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR): Técnica de amplificación utilizada para la obtener copias de ADN que consta de 3 pasos: separación de las hebras del ADN a altas temperaturas (desnaturalización), unión de los primers en zonas flanqueantes (alineamiento) y extensión y síntesis de nuevos fragmentos de ADN (elongación)

RESUMEN

El tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* es una especie oceánica altamente migratoria que en su etapa juvenil se agrega en zonas costeras. Presenta baja variabilidad genética que podría estar relacionada a las altas capturas en las pesquerías (artesanal y atunera), en donde es uno de los principales componentes. En las costas de Jalisco, México, predominan los organismos juveniles en las pesquerías artesanales. El objetivo de este trabajo fue caracterizar las relaciones genéticas de *Carcharhinus falciformis* a nivel individual y poblacional en México, El Salvador y Ecuador mediante microsatélites. Se utilizaron datos de la pesca artesanal de la costa sur de Jalisco del periodo 2012-2016 y se analizaron 204 muestras de músculo procedentes de Jalisco (73), Baja California Sur (51), Ecuador (50) y El Salvador (30). Los análisis de estructura poblacional, se realizaron a través de nueve loci de microsatélite y mostraron una alta variabilidad genética que separó a los organismos en tres poblaciones dependiendo de su país de captura: México (F_{ST} de 0.005, $P=0.03$), Ecuador y El Salvador ($F_{ST} = 0.013$, $P=0.00$). Para el análisis de filopatría y parentesco se utilizaron 8 loci, que a partir de valores de r , mostraron un alto grado de parentesco entre organismos de México: juveniles-hembras (0.261). A las hembras adultas y juveniles que mostraron relación madre – cría se les estimó la edad a partir de la LT y año de captura. Las crías identificadas para la misma madre mostraron distintos años de nacimiento que van cada dos años por lo que se sugiere que las hembras adultas de *C. falciformis* podrían presentar un comportamiento de filopatría reproductiva femenina hacia las costas de Jalisco.

ABSTRACT

Silky shark *Carcharhinus falciformis* is an oceanic highly migratory species that in juvenile stage is aggregate in coastal zones. It has low genetic variability that could be related with tuna y artisanal fisheries, where is one of the main components. In Jalisco coast, Mexico, juveniles predominate in artisanal fisheries. The objective was to identify *Carcharhinus falciformis* individual y population genetic relationship in Mexico, Ecuador y El Salvador using microsatellites. Jalisco artisanal fisheries catch data from 2012- 2016 were analyzed y we used 204 muscle samples from Jalisco (73), Baja California Sur, Mexico (51), Ecuador (50) y El Salvador (30). There were used 9 microsatellite loci for population structure analysis which shown a high genetic variability, which can separate silky organisms in 3 populations: Mexico ($F_{ST} = 0.005$, $P = 0.03$), Ecuador y El Salvador ($F_{ST} = 0.013$, $P = 0.00$). For philopatry y relatedness analyses were used 8 microsatellite loci. Relatedness values suggest a high relationship between Mexico organisms: juveniles – adult females (0.261). Adult females y juveniles that were brood - mother relationship were used to estimate birth year using TL y capture year. Same mother siblings show different birth years, every two years. Estimates of parturition year y age of juveniles y neonates suggest that, adult females *C. falciformis* could present reproductive philopatry in Jalisco coast.

1.- INTRODUCCIÓN

El tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839) perteneciente a la familia Carcharhinidae, es un organismo de color gris oscuro, gris-marrón o azul negruzco de cuerpo alargado y hocico redondeado, presenta cinco hendiduras branquiales y alcanza los 350 cm de longitud total (LT). La primera aleta dorsal es moderadamente alta y redondeada, se ubica detrás de los extremos libres de las aletas pectorales que son largas, mientras que la segunda dorsal es muy baja y se sitúa por encima de la aleta anal (Bonfil *et al.*, 1993; Fischer *et al.*, 1995). Esta especie es considerada de distribución circumtropical con preferencia en aguas cálidas de 23°C. Se le considera un tiburón altamente migratorio que se puede encontrar en sistemas costeros, islas y zonas oceánicas, en profundidades de hasta 500 m (Compagno, 1984; Filmlalter *et al.*, 2013; Varghese *et al.*, 2016) (Figura 1).

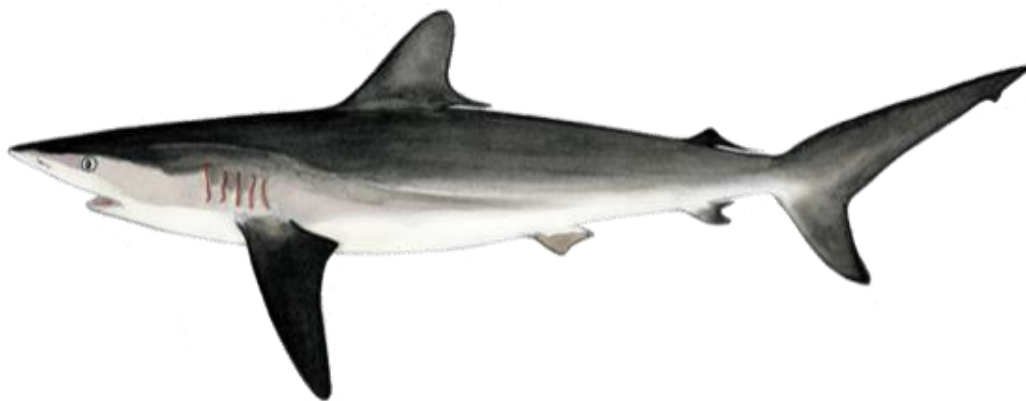


Figura 1. Vista lateral de tiburón piloto *Carcharhinus falciformis*.

Presenta un sistema de reproducción vivíparo con un periodo de gestación de 9 a 12 meses cada dos años. Para las costas de Baja California Sur, México, se tiene registrado un promedio de 9 crías por periodo reproductivo que nacen con una LT de 68-81 cm (Bonfil *et al.*, 1993; Hoyos-Padilla *et al.*, 2011). Los neonatos y juveniles se encuentran en áreas de crianza costeras o asociados a objetos flotantes cerca de la costa hasta alcanzar los 130 cm LT. Alcanzan su talla de

primera madurez a los 180 cm LT aproximadamente a los 9 años (Compagno, 1984; Hoyos-Padilla *et al.*, 2011; Filmlalter *et al.*, 2013; Galván-Tirado *et al.*, 2013; Rigby *et al.*, 2017).

Características como crecimiento lento, largo periodo de gestación, reducido número de crías y largos periodos para alcanzar la madurez sexual (Walker 1998) colocan a *C. falciformis* como una especie de gran susceptibilidad ante la presión pesquera (Bonfil, 2008; Cortés *et al.*, 2010) ya que a nivel global, es la segunda especie de tiburón más capturada, superado solamente por el tiburón azul. Rigby *et al.*, (2017) describe una disminución de la población de *C. falciformis* de hasta un 54% en los océanos Pacífico y Atlántico, por lo que en 2017 la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN- Red List, por sus siglas en inglés) lo define como Vulnerable.

En México el 40% de la captura total es reportado para el *C. falciformis*, debido a la pesca artesanal y a los barcos atuneros sus poblaciones han disminuido notablemente, ya que el principal foco de captura de esta especie se presenta en organismos juveniles y sub adultos principalmente entre 165-130 cm LT (Sánchez - de Ita *et al.*, 2011; Aires – da Silva *et al.*, 2014; Alejo-Plata *et al.*, 2016; Rigby *et al.*, 2017).

Considerando su alta tasa de captura se ha incrementado el interés en generar un plan de manejo pesquero adecuado para la especie (Rigby *et al.*, 2017), por lo cual ha sido indispensable el conocimiento de sus poblaciones. Para ello se ha optado por el uso de marcadores moleculares como la región control (RC) del ADNmt, los cuales permiten tener un panorama amplio del tamaño y estructura poblacional (Selkoe y Toonen, 2006; Dudgeon *et al.*, 2012). Actualmente Clarke *et al.*, (2015) y Galván-Tirado *et al.*, (2013) han descrito la estructura poblacional para *C. falciformis* a través del uso de marcadores moleculares, los cuales han permitido describir la variabilidad genética a nivel mundial y específicamente en el océano Pacífico (respectivamente), destacando que en comparación con otras especies de tiburones, *C. falciformis* presenta un nivel bajo de variabilidad genética en el Océano Pacífico, la cual podría estar

relacionada con un cuello de botella causado por las pesquerías que han operado desde hace 40-50 años.

Las áreas de crianza son consideradas como hábitats esenciales para diversas especies de tiburones. Estas zonas proveen refugio a los neonatos y juveniles que se encuentran agregados hasta alcanzar la madurez. Suelen encontrarse en aguas poco profundas y cerca de la costa, principalmente bahías, estuarios o lagunas con presencia de manglares o sistemas coralinos (Heupel *et al.*, 2007). Estas zonas proveen disponibilidad de alimento y protección de depredación a los tiburones neonatos y juveniles, hasta que alcanzan un tamaño subadulto y se unen a los stocks migrantes de aguas oceánicas (Springer 1967; Branstetter, 1990; Heupel *et al.*, 2007).

Para que un área sea considerada de crianza en tiburones, debe cumplir al menos tres requisitos: 1) exista comúnmente una alta abundancia de tiburones neonatos y juveniles en el área, más que en otras, 2) los tiburones permanecen en el área o retornar por periodos extendidos, 3) la zona sea utilizada repetidamente a través de los años debido al comportamiento filopátrico que se presenta en varias especies de tiburones (tendencia del uso continuo o regreso a un hábitat durante el ciclo de vida de un individuo) (Mayr, 1963; Branstetter, 1990; Heupel *et al.*, 2007; Mourier y Planes, 2013).

En este contexto, el concepto de comportamiento de filopatría a través del desarrollo de vida de los organismos, se ha dividido en dos categorías: a) la fidelidad al sitio (hábitat en que los organismos pasan la mayor parte de su vida) y b) la filopatría reproductiva (comportamiento en el cual los adultos regresan a reproducirse y/o parir al mismo sitio en el que nacieron) en los tiburones, la más común considerada como una estrategia de éxito reproductivo (Mayr, 1963; Hueter *et al.*, 2004). De esta manera, si los organismos regresan al mismo sitio en donde nacieron, aseguran el refugio para su progenie, lo cual tendrá un efecto positivo en el fitness de la especie y se incrementa la supervivencia de juveniles. Este tipo de comportamiento reproductivo se presenta evolutivamente ventajoso cuando las especies tienen potencial reproductivo bajo y fecundidad limitada en donde la

hembra produce pocos embriones (Branstetter, 1990; Van Moorter *et al.*, 2009; Jorguensen *et al.*, 2010; Mourier y Planes, 2013), tal es el caso de *Carcharhinus limbatus* (Keeney *et al.*, 2003), *Carcharhinus leucas* (Tillet *et al.*, 2012), *Carcharodon carcharias* (Domier y Nasby-Lucas, 2013), *Carcharhinus melanopterus* (Mourier y Planes, 2013), *Carcharhinus perezii* (Books *et al.*, 2013).

Cuando los organismos presentan filopatría reproductiva, en las áreas de crianza se concentrarán los juveniles próximos a integrarse a una población adulta, convirtiendo a las áreas de refugio indispensables en el desarrollo de los juveniles; el impacto de las pesquerías en estas zonas podrían ocasionar una disminución considerable de la población, debido a sus largos periodos para alcanzar la madurez sexual y baja tasa reproductiva (Musik, 1999; Hueter *et al.*, 2005)

El principal factor que afecta la definición geográfica de un área de crianza, es la migración de los organismos, lo cual podría disminuir el nivel de filopatría (Beck *et al.*, 2001; Heupel *et al.*, 2007). Sin embargo, cuando un organismo es filopátrico, tendrá la tendencia de regresar, aun cuando este haya sufrido cambios: ambientales, disminución de alimento y/o antropogénicos, lo que sugiere que el correcto manejo de estas especies sea visto desde una perspectiva diferente de organismos altamente migratorios a migratorios estacionales (Hueter *et al.*, 2004; Heupel *et al.*, 2007).

Durante los últimos 30 años, la genética ha revolucionado a través de la aplicación de herramientas moleculares enfocadas a estudios ecológicos y evolutivos en elasmobranquios: tiburones y rayas (Dudgeon *et al.*, 2012). De esta manera la amplificación de marcadores moleculares basados en el ADN han generado el entendimiento a preguntas evolutivas y ecológicas como las tasas de migración, tamaño y estructura poblacional, cuellos de botella, parentesco y demografía (Selkoe y Toonen, 2006; Dudgeon *et al.*, 2012).

Con el desarrollo tecnológico se ha logrado la creación de herramientas que permiten la amplificación del ADN mediante la reacción en cadena de la

polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés), con esto se ha logrado encontrar fragmentos que presentan diversos tipos de polimorfismos que pueden ser utilizados en estudios genéticos en tiburones. Dentro de estos marcadores se destacan la RC y los microsatélites (msat)

Los msat son secuencias de ADN cortas que abarcan de una a seis pares de bases (pb) que se repiten cierto número de veces (Hancock, 1998; Schlötterer, 2000; Selkoe y Toonen, 2006). Se sabe que estas secuencias de herencia codominante pueden diferir en número de repetición entre los individuos, sin embargo, muchos alelos pueden ser encontrados entre individuos relacionados. La distribución casi aleatoria de msat y su alto nivel de polimorfismo en el número de repeticiones facilita en gran medida la construcción de mapas genéticos (Dietrich *et al.*, 1994; Hanotte *et al.*, 1994; Dib *et al.*, 1996).

Debido a que las regiones de msat están muy conservadas es posible amplificarlos entre especies (Martien *et al.*, 2002; Maduna *et al.*, 2017). Debido a su naturaleza neutral, los msat han sido exitosamente utilizados para responder diversos aspectos tales como: niveles de diversidad genética dentro y entre poblaciones o especies, grado de aislamiento histórico, flujo genético, identificación de individuos, definición de las unidades de conservación, genealogías y pruebas de paternidad (Dietrich *et al.*, 1994; O'Connell y Wright 1997; Barbará *et al.*, 2007). Adicionalmente, los msat son utilizados para determinar la paternidad a partir de alelos que han sido heredados a las crías, los cuales si no existen en otros organismos pueden ser excluidos como padres tentativos (Eguiarte *et al.*, 2007).

Los msat varían en longitud dependiendo del largo de la unidad repetida; los más utilizados para análisis genéticos son de dos, tres o cuatro nucleótidos y se clasifican como secuencias dinucleotídicas, trinucleotídicas o tetranucleotídicas, respectivamente. Los msat son genotipificados mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) por medio de un cebador o "primer" (oligonucleótido), el cual amplifica en las regiones flanqueantes en un locus de un msat determinado (Tauf

y Renz, 1984; O'Connell y Wright, 1997; Schlötterer, 2000; Selkoe y Toonen, 2006).

En el presente estudio se analiza la estructura poblacional de *Carcharhinus falciformis* en el Pacífico Tropical Oriental, a partir de nueve marcadores moleculares de msat con el objetivo de identificar comportamiento filopátrico en una posible área de crianza presente en México.

2.- ANTECEDENTES

A nivel mundial *C. falciformis* es una de las especies más abundantes en la pesca de cerco y palangrera (Clarke *et al.*, 2011; IOTC, 2013) siendo la segunda especie de tiburón más vulnerable en la pesca atunera (Cortés *et al.*, 2010). Los estudios de estos organismos se han enfocado principalmente en su biología básica, siendo escaso el esfuerzo en conocer la dinámica poblacional y patrones genéticos de la especie.

2.1.- ESTRUCTURA POBLACIONAL

Aires-da-Silva *et al.*, (2014), con base en un estudio de captura por unidad de esfuerzo, distribución espacial de la captura incidental, presencia/ausencia en lances de cerco y talla media de *C. falciformis* capturados en el Océano Pacífico Oriental, sugieren la existencia de dos stocks de tiburón piloto en el Pacífico Oriental, siendo estos separados en el Ecuador. La principal captura se asocia a objetos flotantes en donde se encuentran organismos de todas las tallas. Sin embargo, en el stock del norte destacan los sub adultos de hasta 170 cm LT (promedio 113-126cm LT), mientras que en el stock del sur la captura es de organismos mayores a 150 cm LT. Por otra parte, Galván-Tirado *et al.*, (2013), proponen la existencia de dos poblaciones en el Pacífico: Occidental y Oriental, con una posible subpoblación en las costas de Baja California Sur, zona que mostró tener la menor variabilidad genética en la RC del ADNmt. Adicionalmente, Clarke *et al.*, (2015), plantean que existen cinco poblaciones a nivel mundial: Mar Rojo, Índico, Atlántico Norte, Atlántico Sur y Pacífico, sugiriendo que: 1) la división de poblaciones en el Atlántico podría deberse a una filopatría observada en el linaje materno (ADNmt), mientras que los machos son los encargados del transporte genético (ADNn) y 2) la existencia de una sola población en el Pacífico podría estar relacionada con un cuello de botella causado por las pesquerías, ya que el principal punto de captura de esta especie, se encuentra frente Ecuador.

Hutchinson *et al.*, (2019), utilizaron marcas satelitales en organismos juveniles y subadultos de *C. falciformis* capturados en las costas de Costa Rica y

en la isla de Clipperton, Francia, describiendo que aunque los organismos tienen un desplazamiento de hasta 1010 km, tienen la tendencia a regresar a un mismo punto llamado “zona de residencia”; estas zonas se caracterizaron por mantener una temperatura entre 24-28 °C.

2.2.- EL TIBURÓN PILOTO EN LAS COSTAS DE MÉXICO

El tiburón piloto presenta una distribución uniforme en el Pacífico Mexicano, incluyendo el Golfo de California (Compagno, 1984; Bonfil *et al.*, 1993), Según Soriano *et al.*, (2006), es uno de los principales componentes de la captura de la pesca artesanal ribereña de mediana altura en el Golfo de Tehuantepec.

Sánchez – de Ita *et al.*, (2011), estudiaron patrones de crecimiento a través de vértebras en las costas de Baja California Sur. Identifican que la captura de tiburón piloto va de 80 cm a 260 cm LT, de organismos entre 2-16 años, sugiere un crecimiento de 20 cm durante su primer año, seguido de 16 cm por año entre los 2-4 años, 10 cm por año entre 5-7 años, 6 cm por año entre los 8-10 años y 3 cm anuales a partir de los 11 años. Hoyos-Padilla *et al.*, (2011), proponen una talla de madurez de 180 cm LT, un intervalo de 2-9 crías por periodo reproductivo de hasta 80 cm LT. Sugiere la división por tallas de neonatos 61-100 cm LT, juveniles de 100-180 cm LT y adultos mayores a 180 cm TL.

En Oaxaca, Soriano *et al.*, (2006), describe una proporción sexual de una hembra por cada macho y una presencia del 80% de organismos juveniles de tiburón piloto. Alejo-Plata *et al.*, (2016), proponen que es un área de crianza para *C. falciformis* debido a que la captura proveniente de la pesca artesanal está representada por organismos desde 49 hasta 265 cm LT, de los cuales la mayoría son juveniles. Hay presencia de hembras preñadas, y neonatos todo el año, con un pico de abundancia en el mes de octubre.

Galván – Tirado *et al.*, (2014) a través de gónadas y datos de LT 117 hembras y 145 machos capturados en el Golfo de Tehuantepec, México, describen la presencia de organismos inmaduros durante todo el año así como la

presencia de hembras adultas entre febrero y junio principalmente en marzo y abril, sin embargo, en la captura predominaron organismos entre los 130 y 210 cm LT. Se registró para esta zona que las hembras maduran entre los 175 y 190 cm LT y los machos cerca de los 180 cm LT.

Por otro lado, Rodríguez-Matus *et al.*, (2014), identifican a *C. falciformis* como el principal componente (83 %) de la captura total de tiburón de los organismos provenientes de la pesca artesanal de la costa sur de Jalisco. De acuerdo a Hermosillo-Corona (2016), esta captura se compone por un 70% de juveniles de tiburón piloto entre 0 y 3 años con un crecimiento anual promedio de 10 cm.

Barajas-Calderon (2018) realizó un estudio del contenido estomacal de juveniles de *C. falciformis* en la costa sur de Jalisco, en el cual identifica 33 especies presa de las cuales la sardina crinuda *Ophistonema spp.*, el cangrejo nadador *Portunus xantusii affinis* y el calamar *Ancistrocheirus lesueurii*, fueron las presas principales; especies altamente abundantes y presentes todo el año (Landa-Jaime *et al.*, 2001; Franco-Gordo *et al.*, 2010; De Silva-Dávila *et al.*, 2015)

2.3.- ÁREAS DE CRIANZA Y FILOPATRÍA REPRODUCTIVA EN TIBURONES

Bass (1978), propone la división de las áreas de crianza en 1) primaria: aquellas en las que las hembras paren y los neonatos viven por periodos cortos y 2) secundarias: zonas a las que los juveniles migran después de abandonar el área primaria. Sin embargo Heupel *et al.*, (2007), sugieren que el complejo desarrollo de vida de los tiburones, complica manejar de manera uniforme la división de áreas de crianza. En este caso, estas se caracterizan por ser una zona de refugio y con gran cantidad de alimento para los juveniles, los cuales presentan una tasa de crecimiento alta, existe la presencia de una gran cantidad de juveniles, el área es utilizada a través de los años y los organismos son filopátricos.

Se han implementado varias técnicas para la identificación de filopatría en tiburones; tales como captura recaptura (Simpfendorfer y Milward, 1993; Merson y Pratt, 2001; DeAngelis *et al.*, 2008; Brooks *et al.*, 2013), marcas satelitales y telemetría (Meyer *et al.*, 2009; Carlson *et al.*, 2010; Jorguensen *et al.*, 2010; Domeier y Nasby-Lucas, 2013; Hirschfeld, 2013; Howey-Jordan *et al.*, 2013) y marcadores moleculares: ADNmt RC y msat (Keeney *et al.*, 2003; Feldheim *et al.*, 2004; Ahonen *et al.*, 2009; Tillet *et al.*, 2012; Mourier y Planes, 2013; Feldheim *et al.*, 2014)

Brooks *et al.*, (2013) mediante captura/recaptura, identifican filopatría estacional en el tiburón *Carcharhinus perezii*. Cada año en verano los organismos retornan al Cabo Eleuthera, Bahamas, así como se identificó una segregación sexual. La presencia continua de las hembras durante sus periodos reproductivos, sugiere la existencia de filopatría reproductiva femenina en áreas de crianza, identificada por la alta abundancia de organismos juveniles.

Clarke *et al.*, (2011) a través de telemetría acústica, describen una segregación sexual de *C. falciformis* en el Mar Rojo, en donde las hembras adultas regresan a las mismas zonas costeras con frecuencia, incluso cuando no hay gran abundancia de alimento. Por otro lado, Hirschfeld, (2013), mediante telemetría acústica identifica movimientos frecuentes de juveniles de *C. limbatus*, los cuales tienden a seguir la línea de costa buscando sitios protegidos de aguas someras con sustrato arenoso y rocoso, así bien, los neonatos muestran una alta fidelidad a sus áreas de crianza en la Isla San Cristóbal, Galápagos.

Domeier y Nasby-Lucas (2013) a través de telemetría y marcas satelitales identificaron que cuatro hembras adultas de tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) marcadas en Isla Guadalupe, México, presentan un ciclo migratorio bienal en dos posibles áreas de crianza: Sebastián Vizcaíno, Baja California y el Mar de Cortés cada dos años, lo que concuerda con su ciclo reproductivo.

Keeney *et al.*, (2003) mediante ADNmt RC y cuatro msat de 169 neonatos provenientes de tres áreas de crianza del Golfo de México (Isla Pine Sound, Bahía

Terra ceia y Yankeetown) y una del Atlántico (Bulls bay), detectaron que los patrones altamente migratorios realizados por los adultos de tiburón puntas negras (*C. limbatus*) mantienen la homogeneidad genética de las áreas de crianza del Golfo de México, sin embargo, son genéticamente diferentes a la del Atlántico ($\Phi_{CT}=0.090$, $P=<0.001$), sugiriendo que las hembras presentan filopatría reproductiva en estas zonas.

Feldheim *et al.*, (2004), amplificaron nueve msat a partir de 13 adultos, 130 subadultos, 222 juveniles, 523 neonatos y 13 no determinado de tiburón limón (*Negaprion brevirostris*) capturados en 6 años. Ellos realizaron una reconstrucción de alelos paternos a partir de los genotipos de la madre y su camada completa. Mediante un análisis de relación (r) los autores identificaron que las hembras regresan a parir al mismo sitio cada 2 años a las costas de Bimini, Bahamas. Feldheim *et al.*, (2014), registraron la filopatría natal de las hembras a partir de genotipos obtenidos mediante 11 msat. Se identificaron neonatos de hembras que posteriormente en su etapa adulta regresaron a parir exactamente al mismo sitio en que nacieron; sugieren que los tiburones costeros pueden pasar desde meses a años dentro del área en que nacieron y los organismos altamente migratorios pueden usar esta zona en su migración como parte de un proceso de reubicación.

Jorguensen *et al.*, (2010), por medio de marcas satelitales y ADNmt RC, identificaron que cada verano los adultos de tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) regresan al mismo punto (principalmente las hembras en Isla Guadalupe, México) Así mismo, se identificó que los organismos presentes en las costas de Norte América (NA) pertenecen a una población independiente de los organismos presentes en Sudáfrica y Australia / Nueva Zelanda (ANZ), sin embargo, aunque las hembras de NA se agregan en California, se mantiene el flujo genético con los organismos de ANZ.

Tillet *et al.*, (2012), utilizaron tres msat y ADNmt RC en *C. leucas*. Con base en la variación genética de los juveniles capturados en 13 ríos al norte de Australia. El ADNmt mostró alta diversidad genética ($\Phi_{ST}=0.0767$, $P=<0.05$) entre ríos, lo que sugiere la existencia de filopatría femenina en cada área de crianza

Mourier y Planes (2013), analizaron 264 organismos de *Carcharhinus melanopterus* en las islas Moorea, Polinesia Francesa. A través de 17 msat realizaron un análisis de parentesco que les permitió asignar hasta siete juveniles de diferentes edades con la misma hembra. Mediante fotoidentificación lograron describir que a pesar de que las hembras realizan migraciones, regresan al mismo sitio en cada periodo reproductivo, por lo que, sugieren que las hembras podrían ser filopátricas y los machos promueven el flujo genético entre localidades.

3.- JUSTIFICACIÓN

En México el tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* representa el 40% de la fauna de acompañamiento en la pesca de arrastre y es un gran componente en la pesca palangrera flotante, redes fijas al fondo y redes de enmalle flotantes (Fischer *et al.*, 1995; Medina-Bautista, 2011), lo cual está creando una disminución en las poblaciones de estos organismos (Clarke *et al.*, 2011; Rigby *et al.*, 2016).

Es posible que las poblaciones de esta especie puedan llegar a colapsar debido a pesquerías dirigidas así como la pesca artesanal y la pérdida de hábitat ocasionada por la pesca de arrastre (Castillo-Geniz *et al.*, 2002; Colonello, 2009, Dulvy *et al.*, 2014).

Estudiar patrones genéticos tales como parentesco y filopatría reproductiva entre individuos de una población, contribuyen con el conocimiento sobre los patrones reproductivos y flujo genético, además, permiten comprender la dinámica poblacional, el esfuerzo reproductivo y la transmisión de atributos fenotípicos heredables. Esta información resulta fundamental para la conservación y la administración pesquera determinando la escala de manejo pesquero que una especie requiere respecto a su estructura poblacional. Los marcadores genéticos son una alternativa para obtener información de casi cualquier proceso poblacional o evolutivo a nivel especie o entre individuos de una especie (Rowe y Hutchings, 2003; Colonello, 2009, Clarke *et al.*, 2011).

En este contexto, el alto nivel de polimorfismo que presentan los microsatélites, permite valorar niveles de relación tan específicos entre individuos que es posible reconocer el grado de parentesco entre dos organismos de la misma población (Portnoy y Heist, 2012).

Actualmente para *C. falciformis* no se han realizado trabajos de estructura poblacional y/o parentesco utilizando msat, es por ello que en el presente estudio se utilizaron para inferir si la estructura poblacional y parentesco en organismos presentes en México, Ecuador y El Salvador, ya que el uso de ADN implica un

progreso significativo en el estudio y seguimiento de especies y poblaciones que tienen un número reducido o desconocido de individuos, tal es el caso de *C. falciformis* (Klimova, 2013).

4.- OBJETIVOS

4.1.- OBJETIVO GENERAL

Caracterizar las relaciones genéticas de *Carcharhinus falciformis* a nivel individual y poblacional en México, El Salvador y Ecuador a partir del uso de marcadores moleculares de microsatélites

4.2.- OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar la conectividad genética de *Carcharhinus falciformis* entre las localidades muestreadas en México, El Salvador y Ecuador.
- Evaluar el grado de parentesco entre adultos y juveniles de *C. falciformis* entre dos localidades del Pacífico mexicano (Punta Lobos y Barra de Navidad)
- Identificar la existencia de filopatría reproductiva en *C. falciformis* en la costa del Pacífico mexicano.

5.- ÁREA DE ESTUDIO

Se tomaron muestras del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* provenientes de la captura artesanal de México para identificar el parentesco existente entre dos sitios de muestreo, así mismo, se consideró la captura incidental de El Salvador y Ecuador con el objetivo de fortalecer la hipótesis de que de los individuos de *Carcharhinus falciformis* presentes en el Pacífico Tropical Oriental, los capturados en México están genéticamente más relacionados

5.1.- MÉXICO

La costa sur del estado de Jalisco ($19^{\circ}34'34''\text{N}$ - $105^{\circ}07'52''\text{O}$ y $19^{\circ}10'46''\text{N}$ - $104^{\circ}42'07''\text{O}$) cuenta con una sucesión de acantilados y playas con distintos sustratos tales como fondos rocosos, fondos blandos y rocas pequeñas (Rojo-Vázquez *et al.*, 2001). Las masas de agua de esta zona se ven influenciadas por la corriente de California que entre enero y marzo mueve aguas tropicales y la Contraoriente Ecuatorial que entre julio y diciembre, mueve masas de agua cálida (Wyrcki, 1965, García-Oliva, 1991; Filonov *et al.*, 2000; Portela *et al.*, 2016).

La temperatura media del mar, se mantiene entre los 23 y 29°C (Filonov *et al.*, 2000), y el clima es cálido-húmedo con lluvias de junio a octubre, lo cual genera una gran productividad, y secas de noviembre a mayo (García, 1980; Filonov *et al.*, 2000) (Figura 2).

Punta Lobos se encuentra en la costa occidental de la península de Baja California Sur ($23^{\circ}25'\text{N}$ y $110^{\circ}14'\text{O}$) presenta áreas someras, montañas, cordilleras y trincheras submarinas (Wooster y Cromwell, 1958). Existen surgencias costeras desde marzo a julio, las cuales permiten importantes aportes de nutrientes, lo cual favorece a la trama trófica, llegando hasta los depredadores tope (Simpson, 1987; Gómez y Vélez, 1982). Esta zona se ve influenciada por la corriente de California y la Corriente Norecuatorial (Sverdrup *et al.*, 1942).

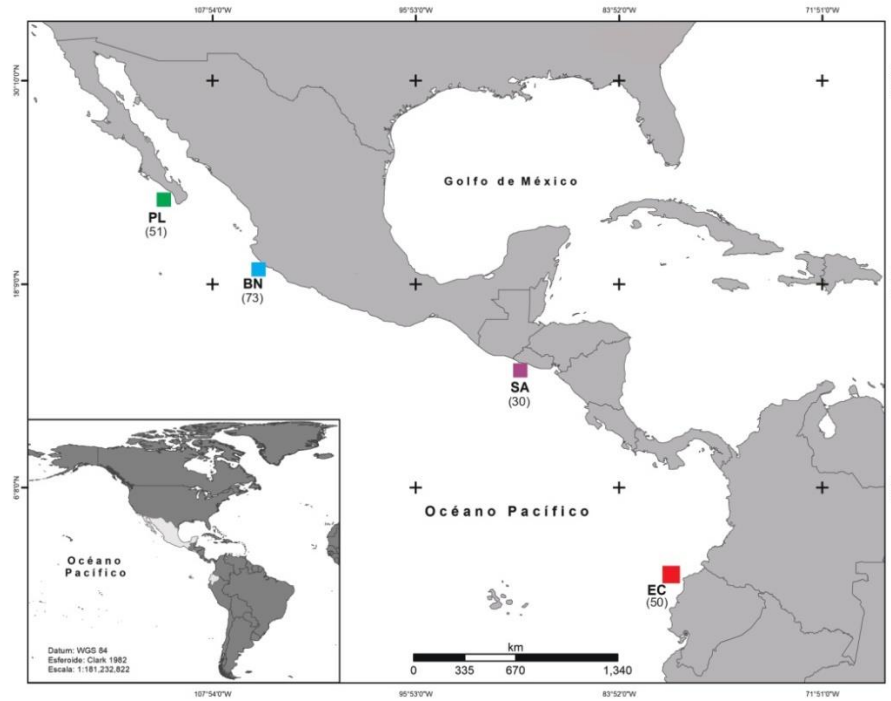


Figura 2. Sitios de muestreo de *C. falciformis*, en donde: Punta Lobos (PL), Barra de Navidad (BN), Ecuador (EC) y El Salvador (SA).

5.2.- ECUADOR

El Pacífico Ecuatoriano se ve influenciado principalmente por cinco corrientes: Ecuatorial del Norte (masa de agua cálida), Ecuatorial del Sur (masa de agua fría), la Contracorriente Ecuatorial del Norte (flujo cálido), de Humboldt (masas de agua fría) y la Subcorriente Ecuatorial. La combinación de temperatura, salinidad que tienen todas estas masas de agua, logra crear una zona de transición y rica en nutrientes (Banks, 2000). En esta zona, se presentan afloramientos con altos índices de productividad primaria, lo cual favorece en la captura de especies pelágicas (Banks, 2000; Terán *et al.*, 2004).

5.3.- EL SALVADOR

El litoral salvadoreño ($13^{\circ}44'39''\text{N}$ - $90^{\circ}07'58''\text{O}$ y $13^{\circ}30'10''\text{N}$ - $87^{\circ}43'13''\text{O}$), se compone por un conjunto de estuarios, playas arenosas, rocosas y acantiladas

(Guevara, 1985; Galdámez *et al.*, 2011), esta área no presenta corrientes constantes. Sin embargo, la Contracorriente Ecuatorial y la Corriente de California llegan a tocar las aguas de El Salvador. Presenta una época de lluvias tropicales marcada que va de mayo a octubre, seguida de una época de secas de noviembre a abril (Gierloff-Emdem, 1976; Fuentes-Rivera y Hernández-Rodríguez, 2004).

6.- MÉTODOS

6.1.- TOMA DE MUESTRAS

Se realizaron muestreos directos de la captura de *C. falciformis* con base en la pesca artesanal durante 2014-2016 en Punta Lobos, Baja California Sur (PL) y durante 2014-2017 en Barra de Navidad, Jalisco (BN) así como la captura artesanal incidental de Ecuador (EC) y El Salvador (SA) (Figura 2; Tabla 1).

A los organismos obtenidos en México, se les tomaron datos biológicos tales como longitud total (LT, cm), sexo, presencia de marcas de reproducción y marcas de nacimiento, lugar y fecha de captura. De acuerdo con lo propuesto por Hoyos-Padilla *et. al.*, (2003) para la talla de nacimiento (62-100 cm) LT y talla de primera madurez L50 (180 cm LT), los organismos fueron clasificados como neonatos, juveniles y adultos. Consecutivamente se les extrajo una muestra de músculo de la parte dorsal atrás de la cabeza, la cual fue congelada y posteriormente fijada en alcohol etílico al 90%.

Se consideraron los datos de captura de tiburón (organismos completos) de marzo 2012 a noviembre 2016 provenientes de la costa sur de Jalisco, se realizó una distribución por tallas y se calculó la proporción sexual.

No fue posible conseguir los datos biológicos de los organismos capturados en EC debido a que las muestras fueron obtenidas por observadores durante la captura, mientras que, las muestras de SA se obtuvieron a partir de aletas disecadas, anteriormente analizadas e identificadas como *C. falciformis*.

Tabla 1. Número de muestra (n) y año de captura de *Carcharhinus falciformis* para Punta Lobos (PL), Barra de Navidad (BN), El Salvador (SA) y Ecuador (EC).

Localidad	n	Año de captura
PL	51	2014 – 2017
BN	73	2014 – 2017
SA	30	Año desconocido
EC	50	2019

6.2.- AMPLIFICACIÓN Y GENOTIPIFICACIÓN

El ADN genómico fue obtenido de aproximadamente 100 mg de tejido muscular o aleta (Tabla 2) mediante tres métodos de extracción: 1) kit wizard genomic DNA purification de PROMEGA 2) precipitación de ADN por sales (NaCl) (Com. Pers. Francisco Rodríguez) y 3) CHELEX. Posteriormente fue lavado en alcohol etílico al 70% y resuspendido en solución de rehidratación o agua, según el método de extracción.

Tabla 2. Tejido y método de extracción para cada localidad de *C. falciformis*. *n* = número de muestras

Localidad	n	Tejido	Método de extracción
Punta Lobos	51	Músculo	NaCl / Kit PROMEGA
Barra de Navidad	73	Músculo	NaCl / Kit PROMEGA
Ecuador	50	Músculo	Kit PROMEGA
El Salvador	30	Aleta	CHELEX

Se empleó un total de 9 msat, de los cuales: cinco loci fueron diseñados para el tiburón piloto: Cafa26, Cafa31, Cafa41, Cafa44 y Cafa46 (O´Bryhim *et al.*, 2015), dos para el tiburón puntas negras (*Carcharhinus limbatus*): Cli107 y Cli112 (Keeney y Heist 2003) y dos para el tiburón azul (*Prionace glauca*): Pgla01 y Pgla05 (Fitzpatrick *et al.*, 2011) (Tabla 3).

Tabla 3. Descripción de características de 9 msat utilizados para genotipificar organismos del Pacífico Tropical Oriental de tiburón piloto, Ta= tamaño amplificado, T°= temperatura de amplificación.

LOCI	SECUENCIA PRIMER	MOTIVO REPETIDO	Ta (pb)	T° (°C)
Cafa26	F: TTCCTGTGTACCTGGTATGGC	ACC _n	279-	64
	R: GCTGTGTCTTGCAACAGTGC		294	
Cafa31	F: GAACAGTGGTGGCAGGAACC	TCTG _n	173-	63
	R: GGTTACGAATAGGGCCTGGG		193	
Cafa41	F: CCAATGACACTTACATCCCTCG	AAATC _n	235-	65

	R:TGGACATTCATCTTTCTCTATACCC		265	
Cafa44	F:AAAGAACGGAGACAATAACTTTACG	TCTG _n	118-	63
	R:TTAATGGCTGCATTTGTCCC		182	
Cafa46	F:ACAGAGTCACCACGCTCTGG	AGTG _n	187-	63
	R:TTGATTTGACTTGAGTTAGCTCCC		251	
Cli107	F:TAGCACACAGCCCCATCACT	(GT) ₂₀	71-99	53
	R:TGTGGTGTTGACCCTCATTG			
Cli112	F:AGAGAGGGAGGAAGGTGGGC	(GT) ₄ (GT) ₁₄	61-81	58
	R:TCACGGTTTCTTTCAACTCTCCC			
Pgla01	F:TTGATCTCGTCCATCTCCTTGTAG	(TCC) ₇ -(TCC) ₃	231-	57
	R:ACCTGACGGTCATCAACATCAA	TGC(TCC) ₅	258	
Pgla05	F:CAGATTCCTGTGTGGAGCACA	(GT) ₂₇ (GA) ₁₉	180-	53
	R:CTTCGTGTTGGGGGATAGTGG		242	

Las condiciones de la PCR fueron optimizadas para cada msat. Se realizó un gradiente de temperatura para cada marcador y la amplificación de los msat se logró para cada organismo mediante PCR anidado en 10-12.5 µL de reacción con 1-2 µL de ADN (10-30 ng), 0.1/.0125 µL primer forward (0.05 µM) marcados con la cola M13 (5'- TGT AAA ACG ACG GCC AGT-3') (Schuelke, 2000), 0.2/0.4 µL primer reverse (0.2 µM), 0.4 µL de fluorómetro 6FAM, VIC o NED (0.05 µM), 0.2 µL de cada dNTP (0.8 mM), 2 µL de MgCl (2 mM), 0.075/0.04 unidades de Taq polimerasa, 1X Buffer y agua mili-Q y 0.5 BSA (0.4 mg/mL). Las condiciones de PCR consistieron en desnaturalización inicial de 2 min a 94 °C/5 min a 95 °C, seguido de 30-35 ciclos de 30 s – 1 min de 94-95 °C, 30s – 1 min de temperatura de alineamiento correspondiente (53-65), 1 min a 72 °C, seguido de 8-20 ciclos de 30 s a 94-95 °C, 30 s a 1.5 min a 53 °C, 30 s – 1 min a 72 °C y una extensión final de 30 min a 60 °C/2 min a 72 °C (Tabla 4).

Los productos fueron verificados con geles de agarosa a 1-1.5 % en cámaras de electroforesis. Se realizaron dos análisis con el producto final de PCR: 1) los marcadores Cli107, Cli112, Pgla01 y Pgla05, fueron enviados a secuenciar al Molecular Cloning Laboratories (MCLAB), San Francisco; las secuencias se

observaron en el programa GENEIOUS, para verificar el producto amplificado contra el fragmento registrado por Keeney y Heist (2003) y Fitzpatrick *et al.*, (2011) y confirmar la veracidad del microsatélite en las muestras de *C. falciformis* y 2) el total de organismos amplificados para los 9 loci, fueron enviados a genotipificar a MCLAB o la Universidad de Arizona (Arizona), en placas de 96 pozos con un máximo de dos marcadores/organismos pozo, para la obtención de espectroferogramas, los cuales se analizaron posteriormente para la identificación y contabilización de alelos.

Tabla 4. Perfiles de condiciones de PCR (°C) para msat amplificados en *Carcharhinus falciformis*

Loci	Reacción (μ l)	BSA (μ l)	1er ciclo	2do ciclo
Pgla01	10	Na	95°5', 95°1', 1', 72°1', 30 ciclos	99°4'30", 53°90", 72°1', 60°30', 20 ciclos
Pgla05	10	Na	94°2', 95°1', 30", 72°1', 35 ciclos	94°30", 53°45", 72°45", 72°2', 8 ciclos
Cli107,112	10	10	94°2', 95°30", 30", 72°1', 35 ciclos	94°30", 53°45", 72°45", 72°2', 8 ciclos
Cafa26,31,41,44,46	12.5	10	95°5', 95°30", 30", 72°1', 35 ciclos	94°30", 53°30", 72°30", 72°2', 20 ciclos

6.3.- ANÁLISIS DE DATOS

6.3.1.- DIVERSIDAD GENÉTICA

El tamaño de los alelos, se determinó mediante el software Peak Scanner 1.0. La presencia de alelos nulos se identificó en Micro-Checker 2.2.3 al 95% de confianza (Van Oosterhout *et al.*, 2004).

Para cada localidad se calcularon los niveles de variabilidad genética tales como: el número de alelos por locus (N_a), heterocigocidad observada (H_o), esperada (H_e) y el índice de fijación (F_{IS}) para lo cual se utilizaron los programas ARLEQUIN 3.1 (Excoffier *et al.*, 2005) y GENALEX 6.5 (Peakall y Smouse 2006). Se calculó la riqueza alélica para cada localidad mediante el programa GENALEX

6.5, GENEPOP 4.7 (Raymond y Rousset, 1995) con base en una prueba de Fisher y FSTAT 2.9.3.2 (Goudet, 1995).

El equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW) entre loci por población se calculó para cada uno de los microsatélites en el programa ARLEQUIN 3.1 (Excoffier *et al.*, 2005) así como mediante la plataforma GENEPOP 4.7 mediante una prueba de Fisher, utilizando la Cadena de Markov (Dememorization: 10,000, Batches: 100m iteneration per batch:10,000) para obtener el valor exacto de probabilidad con la estimación del coeficiente de endogamia (F_{IS}), se realizó una prueba de Bonferroni para ajustar el valor crítico de significancia.

El desequilibrio de ligamiento entre pares de loci se calculó a través de la plata forma GENEPOP utilizando cadenas de Markov y una prueba de Fisher con 10,000 permutaciones y un nivel de significancia $P = 0.05$.

6.3.2.- ESTRUCTURA POBLACIONAL

La variabilidad genética del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* fue valorada entre las localidades. Se calculó el índice de fijación (F_{ST}) tanto de forma global como de manera pareada a través del programa ARLEQUIN 3.1 el cual calcula las diferencias genéticas entre localidades a través de valores de F_{ST} , cuando estos valores son significativamente diferentes de 0, indican estructura genética, se realizó una corrección de Bonferroni para ajustar el valor crítico de significancia en las pruebas múltiples (Rice, 1989).

La cantidad de variabilidad genética entre grupos de organismos se calculó mediante un Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) con el programa ARLEQUIN 3.1 en donde se consideraron tres grupos determinados por el país de captura: México, El Salvador y Ecuador.

Se obtuvo el valor de Wrigh't F_{ST} , estimador de θ (Weird y Cockerham, 1984) con 95% de confianza en el programa FSTAT 2.9.3.2.

Para determinar la relación entre las poblaciones estudiadas con el uso de análisis bayesianos se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando 15,000 simulaciones con los valores de F_{ST} en el programa PCA-GEN 1.2.1, se consideraron dos escenarios: 1) cuatro poblaciones: BN, PL, EC y SA y 2) tres poblaciones: MX, EC y SA. La diferencia entre organismos por población, se realizó mediante un análisis de factores principales (FCA) en GENETIX (Belkhir, 2000). La relación genética entre poblaciones se calculó en el programa POPULATIONS 1.2.32, con un análisis de cluster del vecino más cercano, calculado con los valores de distancia genética y el algoritmo del vecino más cercano, con 1,000 réplicas, posteriormente se realizó un dendograma en el programa TREEVIEW 1.3.12.

Se valoró la estructura genética poblacional entre organismos de *C. falciformis* a través de los 4 grupos: BN, PL, EC y SA, se realizaron análisis Bayesianos con base en los genotipos de los organismos así como la frecuencia alélica de varios loci bajo un modelo de apareamiento azaroso y no azaroso utilizando el programa STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003), se calculó el número de grupos genéticamente distintos (K). La simulación de cadenas de Markov, con 10^{10} iteraciones y un periodo de 400,000 tiempos, se utilizó STRUCTURE HARVESTER 0.6.94 (Dent y Bridgett, 2012), para calcular el valor óptimo de K .

Para identificar si el cambio en el tamaño de las poblaciones ha afectado en las frecuencias alélicas presentes en cada población, se calculó el cuello de botella a partir del exceso de heterocigotos mediante la prueba de Wilcoxon en el programa BOTTLENECK (Cournet y Luikart, 1996), para lo cual se consideraron tres poblaciones: MX, EC y SA, con base en el modelo de alelos infinitos, el modelo de mutación gradual y un modelo de dos fases con 5000 iteraciones.

El tamaño efectivo de la población se calculó considerando tres poblaciones: MX, SA y EC mediante la fórmula propuesta por García de León *et al.*, (1997). Basado en la heterocigocidad esperada y el modelo de alelos infinitos el cual establece que: $N_e = (H/1-H)/4\mu$, en donde H = heterocigocidad esperada y μ

= tasa de mutación del marcador utilizado, para microsatélites se considera 10^{-4} (García de León *et al.*, 1997).

6.3.3.- PARENTESCO

Para estimar la frecuencia de parentesco, se emplearon 8 loci de msat polimórficos (Cafa 26/ 31/ 41/ 44/ 46, Cli 107/ 112 y Pgl01); el locus Pgl05 fue descartado para este análisis debido a la pérdida de datos durante la genotipificación de los organismos de MX.

Cada organismo fue clasificado de acuerdo al estado de desarrollo como neonato, juvenil o adulto. Para tal efecto se establecieron los criterios propuestos por Hoyos-Padilla *et al.*, (2011) respecto a la LT, en el presente estudio se consideraron seis grupos: 1) H= hembras adultas de México (30), 2) M= machos adultos de México (31), 3) AM= Adultos de México (machos y hembras: 61) 4) J=juveniles (61) (incluye neonatos y juveniles de ambos sexos de BN y PL), 5) EC= Ecuador y 6) SA= EL Salvador, estos dos últimos para poder corroborar la hipótesis de que los organismos de BN y PL están más relacionados entre sí que con los capturados en EC y SA.

Con el objetivo de identificar la probabilidad de que dos organismos tomados al azar estén relacionados, se realizó una prueba pareada de relación (r) y se calculó el índice de fijación F_{ST} mediante el programa FSTAT 2.9.3 (10,000 permutaciones, $P = <0.01$).

Debido a que la prueba (r) solo considera la probabilidad de relación, se realizó una prueba pareada de parentesco mediante MLRelate, este programa permite apreciar el tipo de relación existente entre dos organismos y maneja cuatro posibles escenarios: 1) padre/hijo, 2) hermanos, 3) medios hermanos y 4) no relacionados, para este análisis se consideraron los seis grupos: H, M, AM, J, EC y SA. Una vez obtenida la matriz de parentesco se procedió a identificar a cuales hembras adultas se les emparentó con uno o varios juveniles como hijos putativos, ya que fue el único grupo en el que se encontró este tipo de relación.

Considerando que no se tiene registro del año de nacimiento de los juveniles, se utilizó el modelo de crecimiento de tiburón piloto propuesto por Sánchez - de Ita *et al.*, (2011) de organismos capturados en PL, a partir de los datos de año de captura y LT, se realizó una estimación de edad tanto para los juveniles y la edad la madre. Con las estimaciones de edad se identificó el posible año de nacimiento de los juveniles así como la edad que la madre tenía en cada evento de parición.

Se consideró 180 cm LT (aproximadamente 9 años) como talla de primera madurez (Hoyos-Padilla *et al.*, 2011), pero debido a que la mayoría de la captura de neonatos y juveniles fue en BN, se consideró 70 cm LT como talla de nacimiento (Hermosillo-Corona, 2016), esto basándonos en la hipótesis de que las hembras de *C. falciformis* utilizan la costa sur de Jalisco para parir pero una vez alcanzando una LT de subadulto, migran hacia el norte y llegan a las costas de PL.

7.- RESULTADOS

7.1.- MUESTREO BIOLÓGICO

De la captura total de tiburón en la costa sur de Jalisco (2012-2016), *Carcharhinus falciformis* representó un 83% equivalente a un promedio de 12.3 toneladas al año de organismos entre los 60-210 cm LT. El 99% de esta captura son organismos juveniles de 60 a 180 cm LT (Figura 3); los juveniles estuvieron presentes todo el año, con una mayor abundancia en octubre (Figura 4) y una proporción sexual 1:0.86 M: H sin diferencia significativa ($X^2 = 1.08$ $p=0.05$).

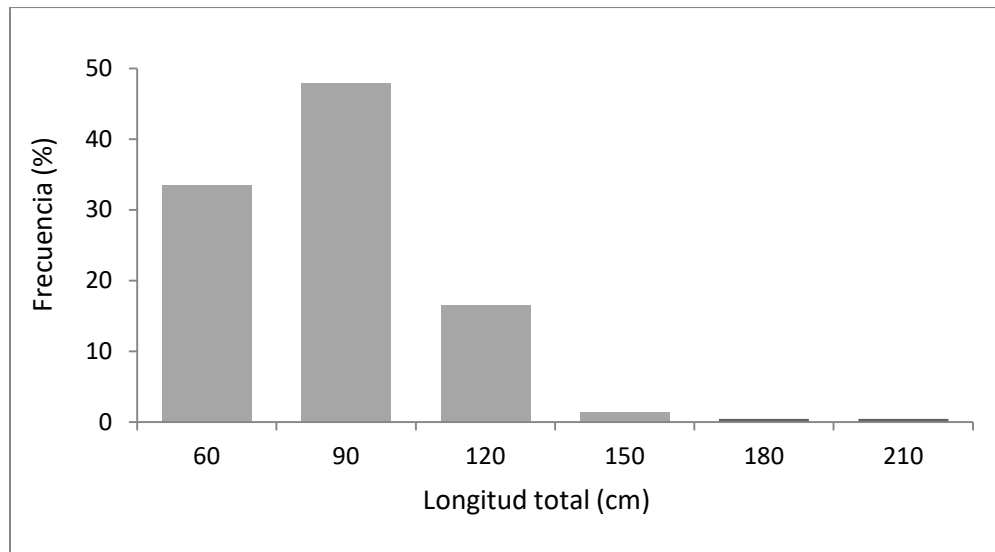


Figura 3. Frecuencia de longitud total (cm) de la captura de tiburón piloto en Barra de Navidad, Jalisco.

Para el análisis genético se colectaron un total de 204 organismos: 50 de EC, 30 de SA, sin embargo, solo se obtuvieron datos biológicos de la captura de México, de los cuales 73 fueron en BN: 50 juveniles (31 hembras y 19 machos) y 23 adultos (8 hembras y 15 machos) con un intervalo de tallas de 67 hasta 225 cm LT y 51 en PL: 11 juveniles (3 hembras, 8 machos) y 40 adultos (24 hembras y 16 machos), con un intervalo de tallas desde 130 hasta 237 cm LT. (Figura 5).

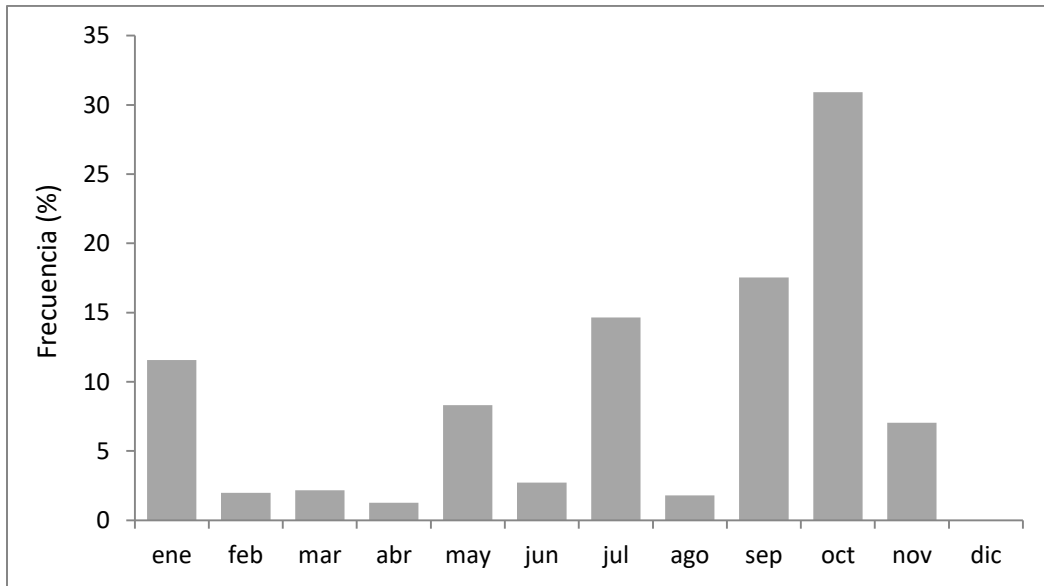


Figura 4. Frecuencia mensual de captura de *Carcharhinus falciformis* en la costa sur de Jalisco del periodo 2012 – 2016.

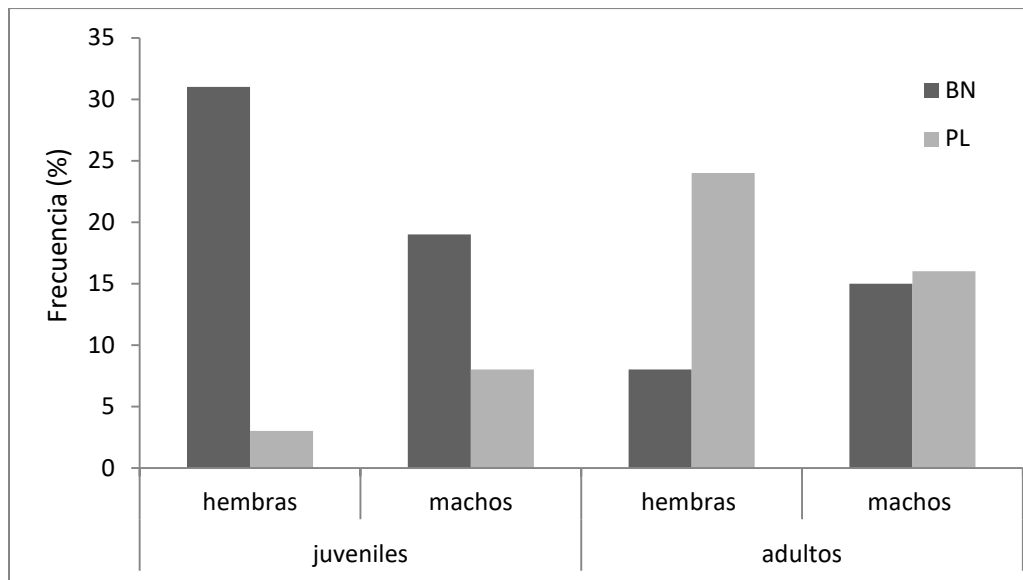


Figura 5. Histograma de frecuencia de organismos para *Carcharhinus falciformis* en Barra de Navidad, Jalisco (BN) y Punta Lobos (PL).

7.2.- DIVERSIDAD GENÉTICA

Un total de 204 organismos de tiburón piloto fueron genotipificados para nueve loci de msat, de los cuales, seis organismos (2 BN, 3 PL y 1 SA) fueron descartados debido a que no se pudo identificar el genotipo en 3 o más loci.

El número de alelos por locus osciló entre 4 (Cafa 26) para SA y 17 (Cafa46) en EC, con un promedio de 8.86. La heterocigocidad observada fue de 0.538 (Cafa 44) en SA a 1 (Cli107) en BN y PL, en promedio 0.83, mientras que la heterocigocidad esperada fue de 0.572 (Cli112) en EC a 0.905 (Cafa 44) en BN con un promedio de 0.772. Debido al alto número de organismos heterocigotos, los valores de F_{IS} estuvieron representados principalmente por número negativos. Se identificó la presencia de alelos nulos en PL para PglA01/05, EC en PglA05/Cafa46 y en SA para Cafa46 (Tabla 4).

Tabla 5. Variabilidad genética para tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* para Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y El Salvador (SA); en donde se muestra el número de muestra (N), número de alelos (Na), riqueza alélica (Ra), heterocigocidad esperada (He), heterocigocidad observada (Ho) e índice de fijación (F_{IS}). Desequilibrio de H-W*

Pob	Parámetro	Cafa	Cafa	Cafa	Cafa	Cafa	Cli	Cli	Pgla	Pgla
		26	31	41	44	46	107	112	01	05
BN	N	66	61	65	71	70	70	69	68	50
	Na	5	5	7	15	11	9	7	8	13
	Ra	4.86	4.61	6.23	13.37	9.77	7.66	5.6	7.32	11.94
	He	0.726	0.685	0.707	0.905	0.868	0.792	0.64	0.796	0.89
	Ho	0.84	0.931	0.682	0.958	0.926	1	0.958	0.622	0.733
	Fis	-0.19	-0.14	-0.11	-0.07	-0.11	-0.26	-0.52	0.13	0.05
PL	N	44	44	38	48	41	43	48	45	45
	Na	5	6	6	14	11	9	7	8	15
	Ra	4.83	5.81	5.58	11.87	10.2	8.51	5.12	7.33	12.37
	He	0.744	0.732	0.718	0.847	0.874	0.818	0.583	0.782	0.858
	Ho	0.84	0.931	0.684	0.958	0.926	1	0.958	0.622	0.733
	Fis	-0.13	-0.27	0.04	-0.13	-0.06	-0.22	-0.65	0.2*	0.14*
EC	N	47	47	47	49	49	47	49	46	47
	Na	6	6	7	15	17	6	7	8	16
	Ra	5.72	5.78	6.46	12.62	15.16	5.91	5.15	7.31	13.37
	He	0.735	0.752	0.773	0.852	0.911	0.78	0.572	0.768	0.816
	Ho	0.869	0.68	0.744	0.938	0.775	0.936	1	0.826	0.702

	Fis	-0.18	0.09	0.03	-0.1	0.15*	-0.2	-0.76	-0.07	0.14*
SA	N	26	26	27	26	26	26	27	27	28
	Na	4	5	5	8	15	9	6	7	11
	Ra	4	5	5	8	15	9	5.96	6.96	10.77
	He	0.742	0.671	0.76	0.754	0.835	0.836	0.712	0.783	0.784
	Ho	0.576	0.769	0.74	0.923	0.538	0.961	0.888	0.777	0.921
	Fis	0.22	-0.14	0.02	-0.22	0.36*	-0.15	-0.25	0.007	-0.04
	Prom	N	45.75	44.5	44.25	48.5	46.5	46.5	48.25	46.5
Na		5	5.5	6.25	13	13.5	8.25	6.75	7.75	13.73
Ra		5.501	5.4	6.14	12.66	13.14	7.76	5.72	7.61	13
He		0.736	0.71	0.739	0.839	0.872	0.806	0.626	0.782	0.837
Ho		0.781	0.827	0.712	0.944	0.791	0.974	0.951	0.711	0.772
Fis		-0.07	-0.115	-0.005	-0.095	0.085	-0.208	-0.545	0.066	0.072

Las frecuencias alélicas fueron calculadas por locus y para cada localidad, dentro de las cuatro localidades se pudieron encontrar alelos únicos presentes en los loci Cafa44, Cafa46, Cli112, PglA01 y PglA05 (Figura 6 y 7).

Los resultados de la prueba pareada por desequilibrio de ligamiento demostraron que no hay desequilibrio tras la corrección de Bonferroni ($P < 0.0014$) con excepción de la prueba de Cafa26 con PglA05.

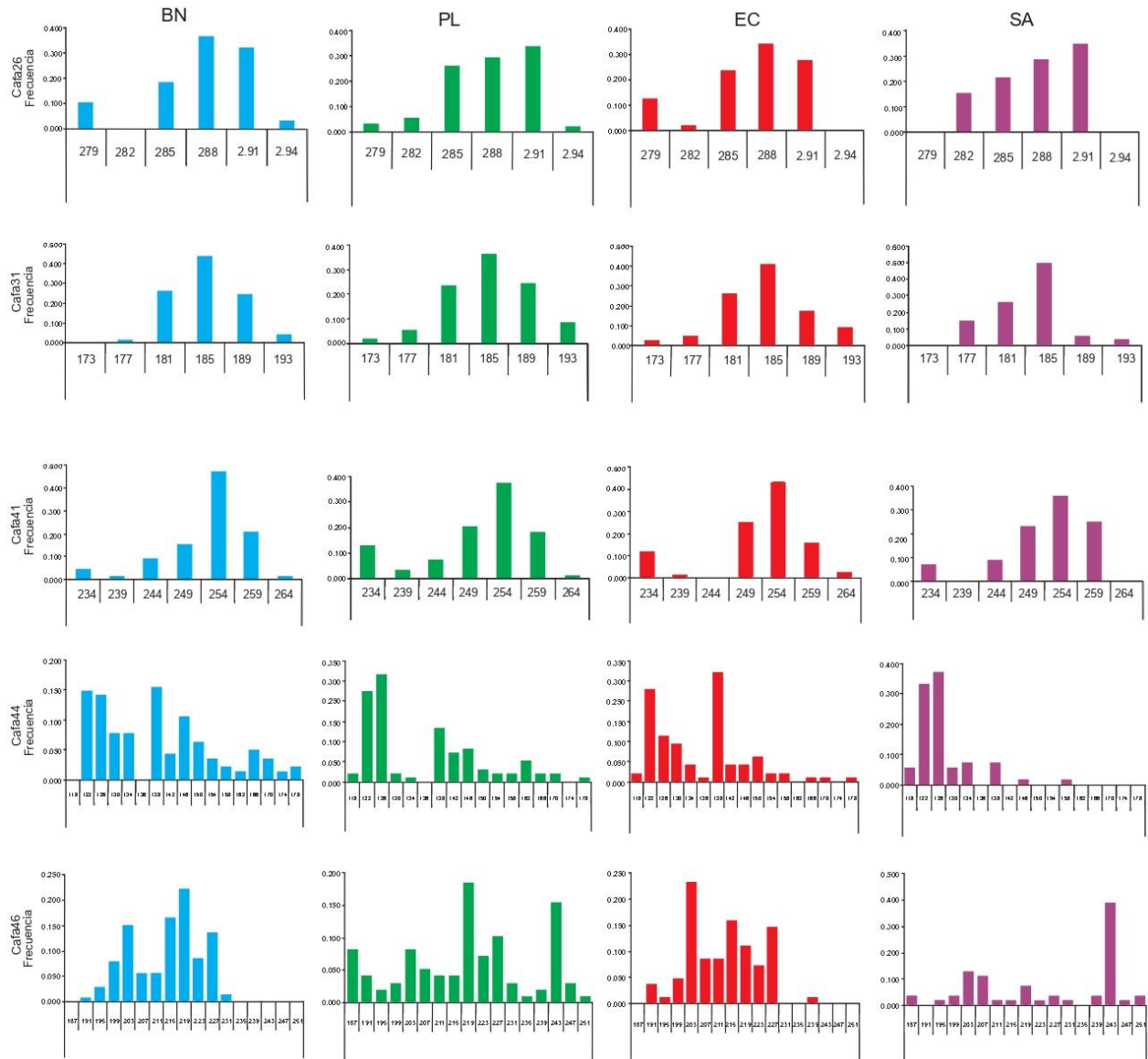


Figura 6. Distribución de frecuencias alélicas de msat Cafa26, Cafa31, Cafa41, Cafa44, Cafa46 entre cuatro poblaciones: Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y El Salvador (SA) de *Carcharhinus falciformis*.

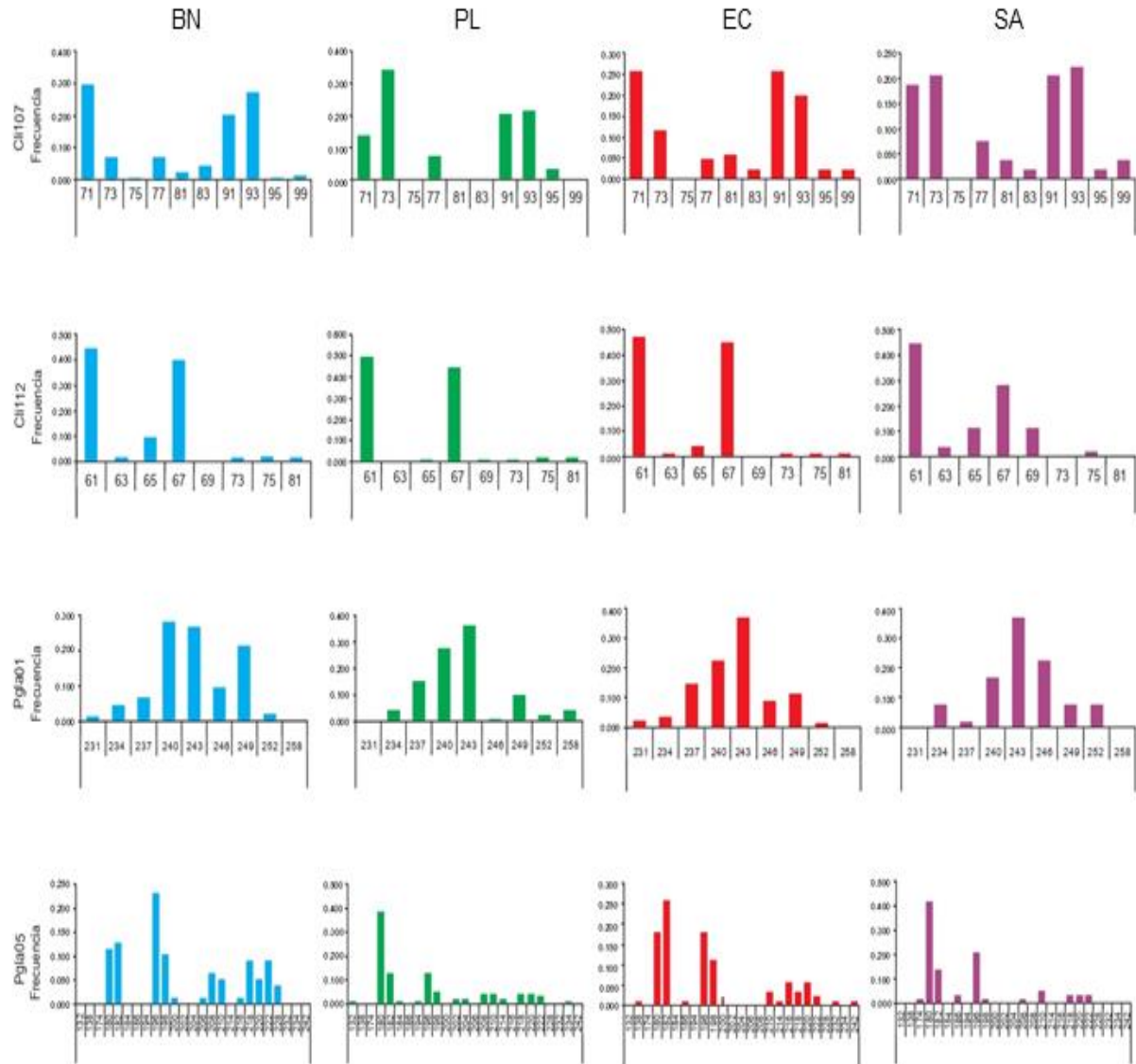


Figura 7. Distribución de frecuencias alélicas de msat Cli107, Cli112, Pgl01 y Pgl05 entre cuatro poblaciones: Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y El Salvador (SA) de *Carcharhinus falciformis*.

7.3.- ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL

El análisis de varianza molecular (AMOVA) mostró diferencia significativa entre grupos ($F_{CT} = 0.02$, $P = 0.16$) y dentro de los grupos ($F_{SC} = 0.001$, $P = 0.14$) (Tabla 6). La hipótesis de la existencia de tres poblaciones (México, Ecuador y El

Salvador) de *C. falciformis* en el Pacífico Tropical Oriental, fue apoyada por el AMOVA.

Tabla 6.- Análisis de varianza molecular (AMOVA) de estructura genética poblacional para *C. falciformis*

Estructura probada	Varianza	% del total	F-estadístico	Valor P
MX – SA - EC				
Entre grupos	0.049	2.01	FCT =0.02	0.16*
Dentro de los grupos	0.0047	0.19	FSC = 0.001	0.14*
Dentro de las poblaciones	-0.468	-18.98	FST = -0.19	1
Entre individuos	2.88	116.78	FIT = -0.16	1

Las comparaciones pareadas entre poblaciones mediante valores de F_{ST} muestran un valor mínimo de 0.005 entre Barra de Navidad y Punta Lobos, ambas localidades Mexicanas, mientras que el mayor valor registrado fue para Barra de Navidad – El Salvador con 0.035.

Los valores obtenidos por la prueba exacta G ($p < 0.001$) y los valores de F_{ST} sugieren una diferencia genética poblacional significativa entre BN–EC, BN-SA, PL–EC, PL-SA y EC-SA (Tabla 7).

Tabla 7. Comparaciones pareadas de F_{ST} de poblaciones de *Carcharhinus falciformis*. Debajo de la diagonal (F_{ST}), arriba de la diagonal los valores de P de la prueba *Exact G test*. Los valores de P significativos con $P < 0.001^*$

Población	BN	PL	EC	SA
BN	-	0.03	0.00*	0.00*
PL	0.005	-	0.00*	0.00*
EC	0.019	0.013	-	0.00*
SA	0.035	0.028	0.013	-

El análisis de componentes principales (PCA) de frecuencias genotípicas, para el escenario 1) propone que BN y PL son genéticamente similares (PCA1: $F_{ST}=0.012$, 58.17% inercia, $P= 0.004$) sin embargo EC y SA se muestran diferentes de ellos y entre sí (Figura 8A). Para el escenario 2) tenemos a MX, EC y SA bastante separados (PCA1: $F_{ST}=0.013$, 70.30% inercia, $P= 0.031$; Figura 8B). En el análisis factorial de correspondencia (AFC) no se identifican centros de gravedad, no obstante es posible apreciar una distribución similar entre BN y PL; SA se encuentra separada de los puntos BN, PL y EC (Figura 9). El dendograma del vecino más cercano, muestra la unión de los grupos BN-PL, y la separación de EC y SA (Figura 10).

Se detectó una estructura poblacional para *C. falciformis* a partir del método de asignación de individuos mediante el método Bayesiano, los valores calculados de K, sugiere una mayor probabilidad con $K=3$, el primero fue para BN-PL, el segundo para EC y el tercero para SA (Figura 11).

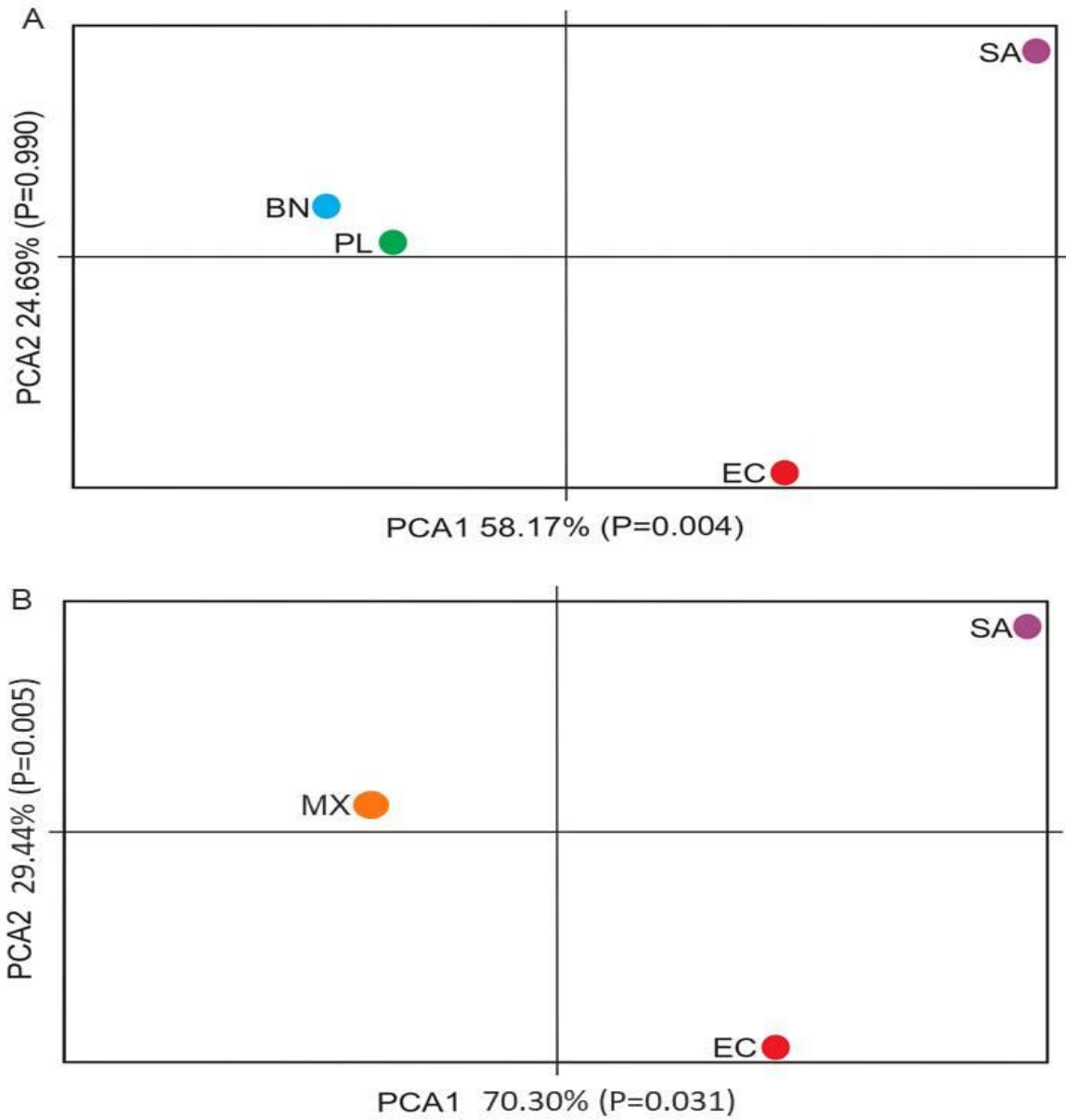


Figura 8. Análisis de componentes principales (PCA) de frecuencias genotípicas de nueve msat para *Carcharhinus falciformis*. A = Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y El Salvador (SA). B = México (Mx), Ecuador (EC) y El Salvador (SA).

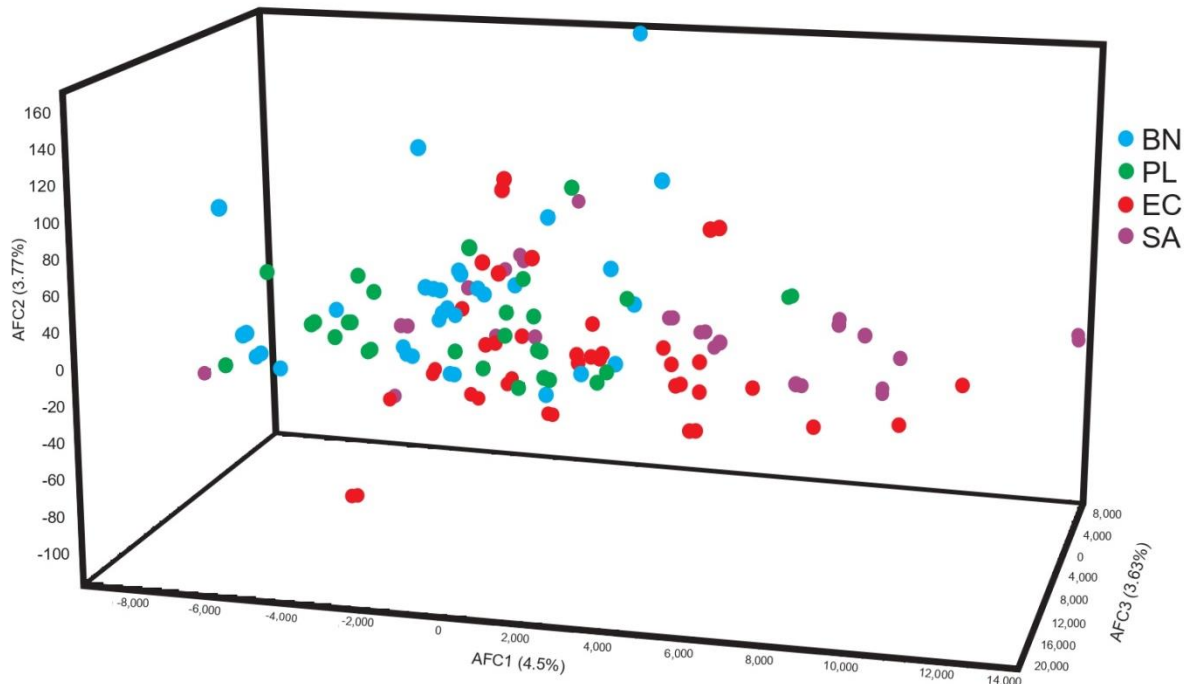


Figura 9. Gráfico 3D de análisis factorial de correspondencia (AFC) de frecuencias genotípicas de nueve msat para *Carcharhinus falciformis* en Barra de Navidad (BN), Punta Lobos (PL), Ecuador (EC) y EL Salvador (SA).

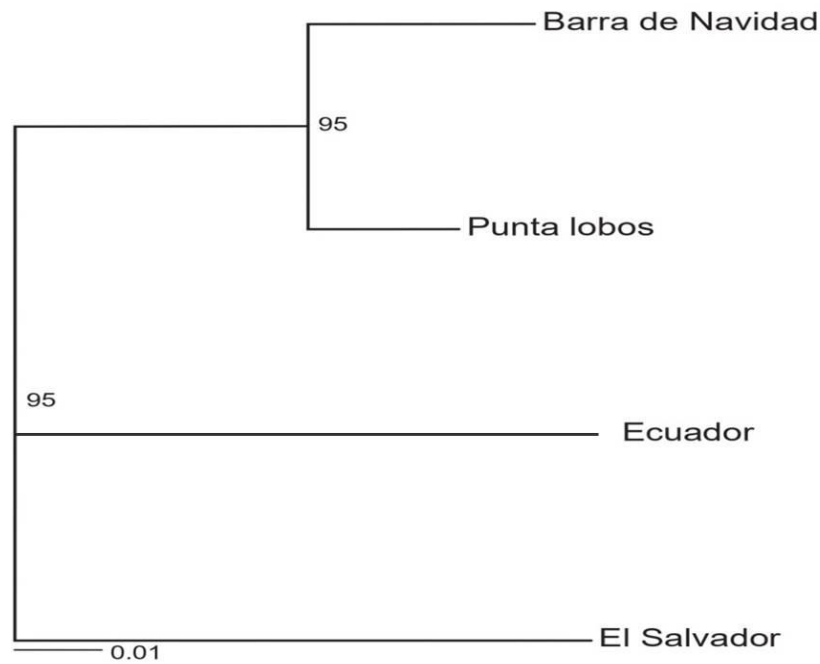


Figura 10. Dendrograma del vecino más cercano para *Carcharhinus falciformis* con nueve msat.

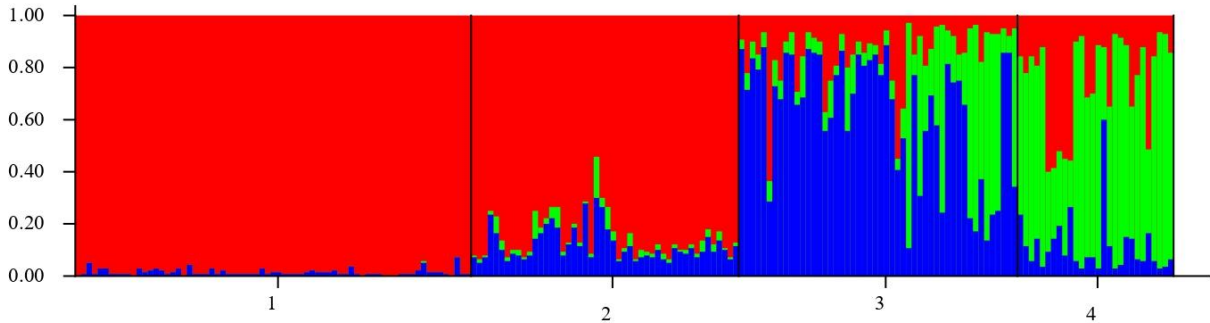


Figura 11. Gráfico de asignación de individuos por el método Bayesiano para *Carcharhinus falciformis* con nueve msat (197 organismos) en donde Barra de Navidad (1), Punta Lobos (2), Ecuador (3) y El Salvador (4).

Con base en el modelo de alelos infinitos y la prueba de Wilcoxon ($P < 0.05$), las tres poblaciones presentaron exceso de heterocigotos (MX = 0.001, EC = 0.01, SA = 0.03) y ninguna mostró tener deficiencia en el equilibrio de deriva por mutación, por lo que se sugiere que ninguna de las tres poblaciones se ha visto afectada por una disminución de organismos.

Los valores de N_e que fueron calculados para cada población, presentando valores no mayores a 9,000 organismos (MX = 8749, EC = 8546, SA = 8122).

7.4.- PARENTESCO Y FILOPATRÍA

El nivel de relación de las hembras adultas de México es alto con los juveniles ($r=0.261$) pero disminuye notoriamente conforme aumenta la distancia geográfica de las otras localidades H-SA ($r=0.043$) y H-EC ($r=0.004$), este comportamiento se puede ver igual en los machos adultos de México cuando se compara con los juveniles ($r=0.255$), El Salvador ($r= 0.07$) y Ecuador ($r=0.034$), sin embargo, los valores de los machos se mantienen más altos que las hembras, es por ello que al comparar los adultos de México (AM) con SA ($r=0.063$) y EC ($r=0.022$) encontramos valores de relación más altos.

Si bien se encontraron tres grupos de tiburón piloto en el Pacífico Tropical Oriental, hay un ligero flujo genético entre estas poblaciones el cual está mediado principalmente por los machos adultos.

Los valores de F_{ST} fueron de -0.002 hasta 0.031, siendo EC-J y SA-J los más altos, lo que demuestra que los organismos juveniles presentes en Jalisco son significativamente distintos a los organismos de EC y SA (Tabla 8)

Tabla 8. Comparaciones pareadas de parentesco para *Carcharhinus falciformis* entre hembras adultas de México (H), machos adultos de México (M), Adultos de México (Ma), juveniles (J), Ecuador (EC), El Salvador (SA) y No aplica (Na), arriba de la diagonal los valores de F_{ST} , por debajo de la diagonal, el valor de relación (r), $P = < 0.001$.

Grupo	J	H	M	AM	EC	Sa
J	-	0.00	-0.002	Na	0.016*	0.031*
H	0.261	-	-0.003	Na	0.002*	0.02*
M	0.255	0.029	-	Na	0.015*	0.036*
AM	Na	Na	Na	-	0.010*	0.030*
EC	0.037	0.004	0.034	0.022	-	0.016*
SA	0.068	0.043	0.07	0.063	0.033	-

El parentesco entre hembras adultas de México (BN=7; PL=23) y juveniles (BN=49; PL=9) se obtuvo para cuatro posibilidades: 1) progenitores: 3.98%, 2) medios hermanos: 12.48%, 3) hermanos: 4.36% y 4) no relacionados: 79.18%.

Se encontraron 17 madres para 32 juveniles; el número de crías fue de 1–6, con un promedio de 1.87 crías por hembra, la estimación de la edad fue a partir del año de captura y la LT.

La hembra BN-23 presentó el mayor número de crías (6), cada una con un año de nacimiento distinto que va a partir del 2002 hasta el 2014 con excepción del 2006, se sugiere que regresó al área en seis eventos reproductivos y que cuando fue capturada en 2016, estaría en la zona para parir; se estimó que en 2002 tenía 9 años aproximadamente.

Para la hembra PL-61 capturada en 2016 se encontraron cuatro crías, dos para 2009, una en 2011 y 2013, se estimó que para 2009 la madre tenía 10 años. La hembra PL-54, tuvo tres crías, una en 2013 y dos en 2015, se estimó que en 2013 la hembra tenía 9 años, para PL-69 se registraron tres ciclos 2005, 2007 y 2013, si bien el regreso de esta hembra no fue en periodos reproductivos continuos (cada dos años) para 2003 se estima tenía 9 años. PL-63 tuvo tres crías

con años de nacimiento estimados para 2008, 2010 y 2012, para 2008 se estimó una edad de 10 años.

Se estima que las hembras BN-14, BN-17, BN-23, PL-54, PL-63 PL-67 y PL-69 tuvieron su primera parición en la zona sugerida como de crianza (Tabla 9).

Tabla 9. Reproducción femenina de *Carcharhinus falciformis* en Barra de Navidad, México, incluyendo la madre (BN = Barra de Navidad, PL = Punta Lobos), los años de parición estimados a partir de su longitud total y año de captura, ciclos de retorno y el número total de crías para cada hembra, los años en que se encontraron dos crías están marcados*, en negritas las hembras que se estimó su primer ciclo de parición fue en la costa sur de Jalisco.

Madre	Años de parición	Ciclos	Total de crías
BN-14	2015*	1	2
BN-17	2016	1	1
BN-19	2015	1	1
BN-23	2002, 2004, 2008, 2010, 2012, 2014	6	6
BN-24	2002, 2012	2	2
PL-54	2013, 2015*	2	3
PL-55	2010, 2012	2	2
PL-56	2015	1	1
PL-59	2013	1	1
PL-61	2009*, 2011, 2013	3	4
PL-63	2008, 2010, 2012	3	3
PL-64	2013	1	1
PL-65	2009	1	1
PL-66	2005	1	1
PL-67	2012	1	1
PL-69	2005, 2007, 2013	3	3
PL-72	2013	1	1

8.- DISCUSIÓN

8.1.- DIVERSIDAD GENÉTICA

El uso de marcadores moleculares de msat ha generado mucha información que permite un mayor entendimiento del comportamiento y estructura poblacional de especies de tiburones, estos marcadores son tan específicos que nos permiten identificar individuos dentro de una población. Si bien para *Carcharhinus falciformis* se han diseñado 18 marcadores moleculares de msat (O'Bryhim *et al.*, 2015), estos marcadores no han sido estudiados a nivel poblacional para esta especie. Actualmente se ha utilizado el ADNmt RC, para describir su diversidad genética, en donde se desataca la existencia de una sola población en el Pacífico oriental (Galván-Tirado *et al.*, 2013; Clarke *et al.*, 2015)

El análisis poblacional en tiburón piloto a partir de nueve loci de msat, mostró una variabilidad genética alta en los valores promedio de heterocigocidad y número de alelos ($H_o=0.82$, $H_e=0.77$, $N_a= 11.5$). O'Bryhim *et al.*, (2015), describen valores promedio de $H_o=0.51$, $H_e=0.72$ y $N_a=8$, si bien, los marcadores propuestos son específicos para tiburón piloto, en el presente estudio se encontró una variabilidad mayor y un total de 10 alelos nuevos a través de los cinco msat amplificados, lo cual podría estar relacionado con el tamaño de muestra amplificado para cada marcador: 22-24 en O'Bryhim *et al.*, (2015) y 170–194 presente estudio, ya que para ambos trabajos las muestras fueron obtenidas en el Pacífico Oriental Tropical.

La selección de marcadores juega un papel importante en estos valores ya que de los 18 diseñados por O'Bryhim *et al.*, (2015) se eligieron los cinco que presentaban mayor número de alelos, motivo repetido de diferente longitud, a pesar de haber utilizado msat específicos para *C. limbatus* y *P. glauca*, estos están compuestos por un alto número de repeticiones, lo cual proporciona mayor número de alelos y es posible obtener mayor diversidad genética dentro de la población muestral.

Los valores de variabilidad genética obtenidos en el presente estudio (Ho=0.82, He=0.77, Na= 11.5) concuerdan con los registrados para otra especie de tiburón altamente migratorio, el tiburón zorro *Alopias pelagicus* Ho= 0.85, He=0.88, Na=14.4 (Feldheim *et al.*, 2020). Sin embargo, los valores de variabilidad, son más altos que lo encontrado en otras especies (Tabla 10).

Tabla 10. Variabilidad genética para nueve especies de tiburón. Número de organismos amplificados (N), número de alelos (Na), Heterocigidad observada (Ho) y heterocigidad esperada (He).

Autor	Especie	N	Na	Ho	He
Keeney y Heist (2003)	<i>Carcharhinus</i>	24-28	7.8	0.53	0.54
Bester-van der Merwe <i>et al.</i> , (2019)	<i>limbatus</i>	15	6.4	0.53	0.68
Ovenden <i>et al.</i> , (2006)	<i>Carcharhinus</i> <i>tilstoni</i> y <i>Carcharhinus</i> <i>sorrah</i>	31-62	11.4	0.57	0.63
Anohen <i>et al.</i> , (2009)	<i>Carcharias taurus</i>	186	10.5	0.64	0.73
Fitzpatrick <i>et al.</i> , (2011)	<i>Prionace glauca</i>	120	10.1	0.58	0.59
Mourier y Planes (2013)	<i>Carcharhinus</i> <i>melanopterus</i>	264	7.76	0.57	0.57
Pirog <i>et al.</i> , (2019)	<i>Carcharhinus</i> <i>leucas</i>	6-126	3.63	0.44	0.45
Feldheim <i>et al.</i> , (2020)	<i>Alopias pelagicus</i>	20-21	14.14	0.85	0.88
O'Bryhim <i>et al.</i> , (2015)	<i>Carcharhinus</i>	22-24	8	0.51	0.72
Presente estudio	<i>falciformis</i>	170 -194	11.5	0.82	0.77

8.2.- ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL

Se han realizado trabajos anteriores que tratan de explicar la composición poblacional de *C. falciformis*. A través de datos pesqueros (composición de captura y LT) Aires-Da Silva *et al.*, (2014), sugieren la existencia de dos stocks en el Océano Pacífico Oriental y estos están separados en el Ecuador; en la

población del norte se destaca la captura de organismos juveniles con una LT promedio de 126cm, de acuerdo a Alejo-Plata *et al.*, (2016), en Oaxaca, México, la LT promedio es de 111 cm, así mismo, para la costa sur de Jalisco Hermosillo-Corona, (2016) al igual que en el presente estudio se registra que, la captura está representada por organismos menores a 180cm LT (>95).

Identificar la estructura genética poblacional de especies marinas altamente migratorias es un punto esencial para lograr el manejo adecuado de estos organismos, ya que debido a sus movimientos migratorios tienden a romper esas fronteras entre países (Hueter *et al.*, 2005). Al identificar esta estructura poblacional, será posible crear un plan de manejo adecuado a lo largo de su distribución. Sin embargo, la falta de barreras geográficas bien definidas en el ambiente marino proporciona un ambiente más homogéneo para la distribución en especies de tiburones altamente migratorios (Lewallen *et al.*, 2007), a pesar de esto, se ha encontrado que varias especies de tiburones presentan preferencia a ciertas zonas de reproducción tales como *C. plumbeus* (Merson y Pratt, 2001), *C. limbatus* (Keeney *et al.*, 2003), *N. brevirostris* (Feldheim *et al.*, 2004, 2014), *Triakis semifasciata* (Lewallen *et al.*, 2007), *C. taurus* (Ahonen *et al.*, 2009), *C. carcharias* (Jorgensen *et al.*, 2010; Domeier y Nasby-Lucas, 2013), *C. leucas* (Tillet *et al.*, 2012), *C. perezii* (Brooks *et al.*, 2013). *C. longimanus* (Howey-Jordan *et al.*, 2013).

En el presente estudio se detectó una estructura genética poblacional entre las localidades estudiadas, sugiriendo una conectividad genética entre los organismos capturados en México BN y PL). Por otro lado, El Salvador y Ecuador se mostraron genéticamente diferentes entre ellos y de México (Tabla 5). Valores similares se encontraron en *Squalus acanthias* $F_{ST} = 0.01-0.036$; $P=0.001$ (Veríssimo *et al.*, 2010) *C. leucas* $F_{ST}= 0.00- 0.047$ (Tillet *et al.*, 2012) y *C. taurus* $F_{ST}= 0.032-0.669$; $P=<0.005$ (Ahonen *et al.*, 2009).

Al igual que *C. falciformis*, *C. leucas*, son especies altamente migratorias (Bonfil *et al.* 1993; Carlson *et al.*, 2010; Tillet *et al.*, 2012; Galván-Tirado *et al.*, 2013). Sin embargo, para ambos casos se ha sugerido la existencia de filopatría

en zonas de reproducción (Tillet *et al.*, 2012; Clarke *et al.*, 2015), es por ello que las poblaciones pueden ser detectadas.

Actualmente se tienen registrados dos trabajos de estructura genética poblacional de *C. falciformis*, ambos con ADNmt RC. Galván-Tirado *et al.*, (2013), describen dos poblaciones en el Pacífico: oriental y occidental, pero no muestra diferencia latitudinal en el Pacífico Oriental e identificó Baja California Sur como el punto con menor variabilidad genética lo que sugiere una posible subpoblación. De igual manera, Clarke *et al.*, (2015), identificaron cinco poblaciones en todo el mundo: Mar Rojo, Océano Índico, una población en el Océano Pacífico que sugieren está enfrentando un cuello de botella causado por las pesquerías, principalmente en el Ecuador, y dos en el Océano Atlántico: norte y sur las cuales relacionan con filopatría femenina.

El uso de diferentes marcadores juega un papel importante en la diferente estructura, mientras el ADNmt sugiere una población homogénea en todo el Océano Pacífico, los msat sugieren la existencia de tres poblaciones (MX, EC y SA), si bien, la estructura poblacional de una especie está determinada por los movimientos reproductivos de las hembras (Tillet *et al.*, 2012), el tiburón piloto ha demostrado mantener una segregación sexual en donde las hembras adultas regresan a zonas costeras (Clarke *et al.*, 2011) pero se desconoce el sitio de reproducción de la especie por lo que el movimiento de los machos reproductores es el encargado de la homogenización de genes.

Por otro lado, el uso de diferentes marcadores genéticos es un aspecto determinante en el resultado, el ADNmt tiene una alta tasa de sustitución, gran variación intraespecífica, la herencia es exclusivamente materna y carece de recombinación (Eguiarte *et al.*, 2007) por lo que nos mostrará información acerca de eventos mutacionales que se puede interpretar como distribución geográfica de una especie (Avice, 1994), sin embargo, para *C. falciformis* solamente se ha analizado la RC, mientras que en el presente estudio se procedió a analizar nueve locus de msat, los cuales están sujetos a recombinación, tienen una tasa de mutación alta de 10^{-6} hasta 10^{-2} por generación (Zane *et al.*, 2002) y pueden

mostrar polimorfismos hasta del 90%, lo que nos permite identificar comportamientos más puntuales (Eguiarte *et al.*, 2007).

La estructura descrita en el presente trabajo podría verse inferida debido al número de loci utilizados (9), ya que cada marcador genera una ventana de información que nos permite entender procesos ecológicos y evolutivos de una población (Eguiarte *et al.*, 2007), es por eso que al analizar 9 loci vs 1 de ADNmt RC (Galván-Tirado *et al.* 2013; Clarke *et al.*, 2015), se pueden apreciar diferencias en la estructura de *C. falciformis* en el Pacífico Tropical Oriental.

La diferente estructura obtenida por los distintos marcadores, podría ser el resultado del comportamiento migratorio, estacional, filopátrico o uso de hábitat, debido a que los machos adultos pueden presentar comportamiento diferente a las hembras (Tillet *et al.*, 2007) o bien de la obtención y número de muestras, tanto Galván-Tirado *et al.*, (2013) como Clarke *et al.*, (2015) utilizaron muestras oceánicas en donde predominan organismos adultos, al ser *C. falciformis* una especie tan migratoria, la obtención de muestras oceánicas podría verse inferida por organismos provenientes de otras zonas, mientras que en el presente estudio, se utilizaron organismos provenientes a la pesca ribereña, en donde predominan organismos juveniles (México) y subadultos (EC-SA) los cuales si nos basamos en la hipótesis de que Jalisco funge como área de crianza en donde las hembras son filopátricas, estos organismos forman parte del mismo grupo.

Hutchinson *et al.*, (2019), describen zonas de alta densidad (zona de residencia) de juveniles y subadultos de *C. falciformis* en el Pacífico, estos se mueven a otras áreas de menor densidad pero regresan a la zona de residencia, por lo que, se podría inferir que los organismos juveniles analizados en este estudio son residentes en la costa de Jalisco.

8.3.- PARENTESCO Y FILOPATRÍA

Si bien, filopatría se define como la capacidad de un organismo de retornar a su lugar de nacimiento (Heupel *et al.*, 2007), ya sea que los organismos pasen la

mayor parte de su vida en el mismo sitio o bien, retornen en cada ciclo reproductivo, este comportamiento genera un lazo de parentesco entre los individuos presentes en esa área (Hueter *et al.*, 2004; Heupel *et al.*, 2007)

Los resultados de parentesco entre juveniles y adultos capturados en México (BN y PL) sugieren relaciones asociadas a la reproducción en una posible área de crianza para *C. falciformis*; estos resultados muestran que: a) los organismos migran grandes distancias con el objetivo de parir en un área y b) la existencia de filopatría de algunas hembras, las cuales regresan a parir cada ciclo reproductivo.

Se ha detectado que los tiburones después de grandes migraciones, pueden regresar al mismo sitio a parir a partir de la detección del campo magnético (Meyer *et al.*, 2009), los resultados obtenidos demuestran que las hembras pueden migrar al menos 700 km para parir en un área de crianza exclusiva, sugieren que estas tienen la habilidad de memorizar ese ambiente (Myers *et al.*, 2009, Mourier y Planes 2013), este comportamiento ha sido descrito para *G. cuvier* 320km (Meyer *et al.*, 2009), *N. brevirostris* 1000km (Feldheim *et al.*, 2004) y *C. melanopterus* 10-50km (Mourier y Planes 2013).

El uso de marcadores de msat con alto polimorfismo permitió que de las 30 hembras adultas analizadas capturadas en BN (7) y PL (30), 17 (56%) fueran identificadas con al menos un año de parición en la costa sur de Jalisco, el cual concuerda con su talla de primera madurez 180cm LT (Hoyos-Padilla *et al.*, 2011), lo que sugiere que las hembras adultas capturadas en BN y PL paren en la costa sur de Jalisco a partir de su primer ciclo reproductivo, mientras que, de los 59 juveniles, 34 (57%) fueron asociados con alguna hembra, este alto porcentaje entre organismos capturados en BN-PL, corrobora la subpoblación sugerida por Galván-Tirado *et al.*, (2013), la cual se basa en la baja tasa de variabilidad genética en organismos capturados en Baja California Sur, lo que sugiere que *C. falciformis* en México se encuentre en una subpoblación pequeña.

El nivel más alto de r fue entre H-J = 0.261 es bajo de acuerdo a lo registrado para otras especies, Feldheim *et al.*, (2004), realizaron una reconstrucción de alelos a partir de la estimación del año de nacimiento de juveniles y la relación con la madre con *N. brevirostris* $r= 0.37$. Sin embargo para este estudio no fue posible realizar este análisis por la falta de juveniles nacidos el mismo año de la misma hembra. En el caso de *C. melanopterus* (Mourier y Planes 2013), $r= 0.595$, es posible que este valor sea tan elevado debido a sus bajos movimientos migratorios, al ser una especie que se mantiene en un área geográfica pequeña y que no migra más de 50km en su temporada reproductiva, la probabilidad de obtener de manera azarosa dos organismos relacionados aumenta; por lo que el valor calculado para *C. falciformis* puede ser interpretado como alto, ya que al considerarse una especie altamente migratoria, la probabilidad de encontrar dos organismos relacionados es baja.

La agregación de hembras en zonas costeras (Clarke *et al.*, 2011) y la diferenciación en poblaciones en el Océano Atlántico (Clarke *et al.*, 2015), sugieren la existencia de filopatría reproductiva femenina en esta especie. Sin embargo, los niveles similares r para H-J= 0.261 y M-J= 0.255, sugieren que el comportamiento filopátrico estaría siendo mediado por ambos sexos

Si bien este es el primer caso registrado para comportamiento reproductivo filopátrico en machos adultos de especies de tiburones altamente migratorios, es conveniente tomar estos datos con cautela e incrementar el número y sitios de muestreo, ya que estos valores podrían estar sesgados debido a que este análisis considera cualquier tipo de parentesco como relación, y los resultados encontrados entre M-J fueron de hermanos y medios hermanos, teniendo ausencia de padres e hijos, así también, el tamaño de la zona muestreada y el ser un organismo tan migratorio, presentar comportamientos diferente entre sexos podrían ser consideración a tomar (Tillet *et al.*, 2007; Clarke *et al.*, 2011), se esperaría encontrar valores altos entre M-J de distintas áreas de crianza respecto a las H.

Con el modelo de crecimiento para *C. falciformis* propuesto por Sánchez-de Ita *et al.*, (2011), se obtuvo una estimación de LT/edad más detallada que lo propuesto por Hermosillo-Corona (2016) de aproximadamente 10cm anuales, sin embargo, sí se consideró la LT máxima registrada para neonatos con marca de nacimiento (70cm), debido a que los organismos juveniles analizados fueron capturados en BN pero la mayoría de los adultos del presente estudio, provienen de la costa de PL, a partir de esto, se pudo identificar que ocho hembras regresaron a parir en más de una ocasión.

En el caso de BN23, presentó 6 ciclos reproductivos pero no fueron consecutivos, para el año 2006 no se le encontró ninguna cría, lo que podría deberse al bajo número de muestras o bien, a una baja en la capturas ese año y no a la ausencia de crías; por otro lado, esta hembra fue capturada en agosto del 2016, continuando con sus ciclos reproductivos bienales y la temporada de alumbramiento que va de julio-octubre (Soriano *et al.*, 2006; Hoyos-Padilla *et al.*, 2011; Alejo-Plata *et al.*, 2016) es posible que esta hembra estuviera en esa zona para parir.

La estimación de edad a partir de la LT/año de captura de las 17 hembras adultas que se describieron como madres, permitió identificar que siete de ellas tuvieron su primer ciclo reproductivo en la costa sur de Jalisco. Basados en el modelo de crecimiento (Sánchez – de Ita *et al.*, 2011), la LT de estas hembras en ese primer periodo se presentaba antes de los 180 cm LT, que sugiere Hoyos-Padilla para organismos capturados en Punta Lobos y Punta Belcher, México. Sin embargo, Galván –Tirado *et al.* (2014), registran que las hembras capturadas en el Golfo de Tehuantepec, México, pueden madurar desde los 175 cm LT, lo que concuerda con las estimaciones realizadas en el presente trabajo.

La descripción de hembras adultas que presentaron más de un ciclo reproductivo en la costa sur de Jalisco (BN23, BN24, PL54, PL61, PL63 y PL69), permite inferir que las hembras a las cuales se les detectó únicamente un ciclo reproductivo (BN14, BN17, BN19, PL56, PL59, PL64, PL65, PL66, PL67 y PL72)

no estuvieran presentes en la zona por movimientos azarosos, sino por cuestiones de filopatría.

El 23% de los juveniles (BN y PL) presentan una relación de hermanos o medios hermanos, si bien esto podría ser un evento azaroso sujeto a la migración de los organismos o al movimiento de juveniles entre zonas propuesto por Hutchinson *et al.*, (2019), en donde los organismos presentan migraciones las cuales podrían incluir la costa sur de Jalisco, la captura de organismos con marca de nacimiento que se emparejan como hermanos y se relacionan con la misma hembra (BN14 y PL54 en 2015), sugieren que la costa sur de Jalisco funge como área de nacimiento.

8.4.- ÁREA DE CRIANZA

Heupel *et al.*, (2007) sugieren que un área de crianza para tiburones debe: a) poseer una gran cantidad de alimento, b) abundancia de la especie y c) ser zona de protección utilizada a través de los años mediante filopatría.

La Costa Sur de Jalisco cuenta con un número alto de especies principalmente de peces, anfípodos, decápodos, isópodos y crustáceos (Aguilar-Palomino *et al.*, 2001; Corgos *et al.*, 2014), que se identifican como presas potenciales para los depredadores principalmente oportunistas, tal es el caso de *C. falciformis* como lo define Barajas-Calderon (2018), e identifica como presas principales de los juveniles a la sardina crinuda *Ophistonema spp.*, el cangrejo nadador *Portunus xantusii affinis* y el calamar *Ancistrocheirus lesueurii*, siendo estas altamente abundantes y se encuentran presentes todo el año (Landa-Jaime *et al.*, 2001, Franco-Gordo *et al.*, 2010; De Silva-Dávila *et al.*, 2015).

Los datos obtenidos de abundancia concuerdan con los propuesto para áreas de crianza de otros tiburones *Negaprion brevirostris*, *Carcharhinus perezii*, la familia Carcharhinidae y Sphyrnidae, en donde el porcentaje de juveniles y neonatos es mayor que los adultos (Bass, 1978; Heupel *et al.*, 2005); *C. melanopterus* presentó un porcentaje de juveniles menor, sin embargo, se detectó

comportamiento de filopatría reproductiva femenina en áreas de agregación de juveniles (Tabla 11).

Tabla 11. Frecuencia de abundancia de tiburones en áreas de crianza.

Autor	Especie	Abundancia (%)		
		adultos	juveniles	neonatos
Feldheim <i>et al.</i> , (2004)	<i>N. brevirostris</i>	1.4	38.68	58
Brooks <i>et al.</i> , (2013)	<i>C. perezi</i>	35.7		64.3
Mourier y Planes (2013)	<i>C. melanopterus</i>	71.59		28.4
Simpfendorfer y Milward 1993	Carcharhinidae y Sphyrnidae	46.05		53.94
Alejo-Plata <i>et al.</i> , (2016)	<i>C. falciformis</i>	5.2	72	22.8
Presente estudio		0.86	65.89	33.18

Se ha sugerido que las costas de Oaxaca fungen como área de crianza para *C. falciformis* a partir de datos de abundancia de juveniles 72% y adultos que incluye hembras preñadas 22.8%, con la mayor frecuencia de captura en la temporada de mayo-octubre, sin embargo, la presencia de neonatos 5.2% es bastante baja en comparación con este estudio que se encontró una abundancia de 33.18%, juveniles 65.89% y adultos 0.86% y el mayor pico de abundancia de juveniles en el mes de octubre.

Hutchinson *et al.*, (2019), proponen que los organismos juveniles pueden migrar hasta 1000 km a distintas áreas de agregación pero regresan a sus zonas de residencia, considerando el alto número de neonatos presentes en la costa sur de Jalisco, es posible que los juveniles utilicen el Golfo de Tehuantepec como áreas de agregación y Jalisco como zona de residencia o de crianza, de igual manera, Oaxaca y Jalisco podrían presentarse como parte de la migración de las hembras preñadas que se acercan a la Costa Sur de Jalisco a parir y migran a Baja California Sur, por lo que es recomendable realizar un análisis genético de parentesco entre organismos capturados en estas costas.

Se han identificado áreas de crianza en varias especies de tiburones a través de distintas técnicas; las marcas de telemetría y satelitales ayudan a generar información del uso del área geográfica utilizada por estos organismos ej. *Carcharodon carcharias* (Jorgensen *et al.*, 2010; Domeier y Nasby-Lucas, 2013), *C. longimanus* (Howey-Jordan *et al.*, 2013), sin embargo, no es posible generar información de relación, parentesco ni de estructura poblacional, por lo que se ha optado por utilizar marcadores moleculares, ej. *N. brevirostris* (Feldheim *et al.*, 2004; 2014), *C. leucas* (Tillet *et al.*, 2012), *C. perezi* (Books *et al.*, 2013), *C. melanopterus* (Mourier y Planes 2013), es importante hacer énfasis en la combinación de estas técnicas, ya que nos permitirá conocer el comportamiento de los organismos dentro y fuera del área de crianza así como la estructura y dinámica poblacional de estas especies.

8.5.- ESTRUCTURA GENÉTICA DE *C. falciformis* Y SUS IMPLICACIONES EN EL MANEJO PESQUERO

De la captura total de tiburón en el Golfo de California y el Golfo de Tehuantepec, el tiburón piloto aparece entre las cinco especies más capturadas con un promedio anual de 261 y 500 organismos respectivamente (Soriano *et al.*, 2006; Bizzarro *et al.*, 2007). En el presente estudio solamente se obtuvo un promedio de 58 organismos por año para la costa sur de Jalisco, sin embargo, la captura de tiburón en esta zona es considerada incidental ya que proviene de la pesca de escama, lo que podría subestimar el número de organismos presentes en esta área.

La mayor abundancia de neonatos y juveniles no mayores de 80 cm LT, se presentó entre septiembre y octubre; Soriano *et al.*, (2006); Hoyos-Padilla *et al.*, (2011) y Alejo-Plata *et al.*, (2016) sugieren que la época de alumbramiento en el Pacífico Mexicano, sucede entre julio a septiembre, lo cual concuerda con la abundancia de neonatos en la costa sur de Jalisco.

Los tiburones corren el riesgo a la sobre explotación gracias a su alto interés económico en mercados internacionales, esta sobrepesca afecta

directamente a las poblaciones de tiburones debido a su largo periodo de gestación, reducido número de crías, largos periodos para alcanzar la madurez sexual y crecimiento lento (Walker 1998) en el caso de *C. falciformis* que a nivel mundial es la segunda especie de tiburón más vulnerable a la pesca (Cortés *et al.*, 2010), las grandes migraciones (Bonfil *et al.*, 1993), la segregación sexual en zonas costeras (Clarke *et al.*, 2011) y la baja variabilidad genética (Galván-Tirado *et al.*, 2013), implican un mayor esfuerzo para la conservación de la especie.

Hueter *et al.*, (2005) mencionan que la filopatría debe ser considerada como punto base en la planificación del manejo de estas especies, ya que al ser organismos altamente migratorios, estos recorren grandes distancias que pueden cruzar las fronteras de cada país sin embargo, sus áreas de crianza serán encontradas en zonas costeras, las cuales están expuestas a las normas de manejo de cada país, por lo que la conservación de organismos inmaduros requiere un esfuerzo mayor. Cuando una especie es filopátrica, las poblaciones dependen de las áreas de crianza, ya que estos organismos serán los que eventualmente se integrarán a la población adulta. *C. falciformis* es el principal componente de la captura en Oaxaca (Soriano *et al.*, 2006), el primero en la Costa Sur de Jalisco (Rodríguez-Matus *et al.*, 2014) en donde abundan los neonatos y juveniles y el tercero en Baja California Sur (Bizarro *et al.*, 2007) en donde se capturan los padres.

Considerando que un stock se describe como una unidad reproductiva aislada y es genéticamente diferente a otra (Ward, 2000) y los análisis estadísticos realizados (FST, AMOVA; prueba de asignación con STRUCTURE, PCA y el dendograma del vecino más cercano) sugieren que *C. falciformis* está genéticamente dividido en tres poblaciones (Mx, EC y SA), sin embargo, Galván-Tirado *et al.*, (2013) y Clarke *et al.*, (2015) han sugerido que estos organismos pertenecen a la misma población, considerando sus grandes migraciones que abarcan diferentes países, es preferible proceder a un plan de manejo de la población adulta como una sola y buscar un mejor manejo en zonas de crianza y de agregación como poblaciones distintas.

Las características biológicas que abarcan las rutas migratorias y los resultados previamente realizados de *C. falciformis* (Galván-Tirado *et al.*, 2013; Clarke *et al.*, 2015) permite pensar que no existe una diferenciación poblacional en el Océano Pacífico, sin embargo, Lara-Lizardi *et al.*, (2020) y el presente estudio demuestran que el tiburón piloto tiene un grado de residencia por lo que es recomendable manejar con cautela estos organismos ya sea en islas o zonas costeras, ya que estos puntos son esenciales para mantener la población.

En México existe la NOM-029 (SAGARPA, 2007) que tiene como objetivo regular la pesca de elasmobranquios a partir de una veda que va del 1ro de mayo al 30 de julio, pero no abarca la temporada de alumbramiento de *C. falciformis*. Este desfase en la temporada de alumbramiento y la veda implementada permite que en zonas costeras las capturas continúen en las pesquerías artesanal incidental. Lo que genera una mayor susceptibilidad en captura de hembras preñadas y neonatos.

Esta información debería ser considerada al momento de generar planes de manejo para las pesquerías que abarquen al tiburón piloto, ya que este mal manejo y una sobrexplotación pueden provocar una disminución en la variabilidad genética así como una población en el tamaño de la población.

9.- CONCLUSIONES

- El presente estudio sugiere que en el Pacífico Oriental Tropical el tiburón piloto está genéticamente dividido en tres poblaciones: México, El Salvador y Ecuador
- A partir de los valores de r se estima que las hembras de tiburón piloto *C. falciformis* son filopátricas a la costa sur de Jalisco.
- La estimación de edad permite sugerir que las hembras tienen su primer evento de parición en la costa sur de Jalisco
- Algunas hembras regresan a parir en cada ciclo reproductivo a la costa sur de Jalisco
- Las hembras capturas en lo que se sugiere como su primer ciclo reproductivo aunado a las hembras que presentaron crías en distintos años (periodos reproductivos) sugieren que, las hembras adultas del tiburón piloto *C. falciformis* utilizan la costa sur de Jalisco como zona de parición.
- Los resultados de parentesco obtenidos a través de marcadores de msat sugieren la existencia de un área de crianza para *C. falciformis* en la costa sur de Jalisco.

10.- LITERATURA CITADA

- Aguilar-Palomino, B., Pérez Reyes, C., Galván-Magaña, F. y Abitía-Cardenas, L.A. 2001. Ictiofauna de la Bahía de Navidad, Jalisco, México. *Biología tropical* 49
- Ahonen, H., Hartcourt, R.G. & Stow, J. 2009. Nuclear y mitochondrial DNA reveals isolation of imperiled grey nurse shark populations (*Carcharias taurus*). *Molecular Ecology*. 18: 4490-4421.
- Aires-da-Silva A., Lennert-Cody, C. Maunder, M.N & Román-Verdesoto, M. 2014. Stock status indicators of silky sharks in the Eastern Pacific Ocean. En: *Meeting of the scientific advisory committee of the IATTC* (pp. 12-16).
- Alejo-Plata, M.C., Ahumada-Sempoal, M.A., Gómez-Márquez, J.L. y González-Acosta, A. 2016. Estructura poblacional y aspectos reproductivos del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839) (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) en la costa de Oaxaca, México. *La. Am. J. Aquat. Res.* 44(3): 513-524.
- Avise, C.J. 1994. Molecular markers, natural history y evolution. *Systematic Biology*. 44(1): 117-119.
- Banks, S. 2002. Ambiente físico. En: reserva Marina de Galápagos. Línea Base de Biodiversidad Marina. Danulat E. y G.J. Edgar. Eds. Pp22-35. *Fundación Charles Darwin/Servicio Parque Nacional Galápagos, Santa Cruz. Galápagos, Ecuador.*
- Barajas-Calderon. 2018. Ecología trófica del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839) en la costa sur de Jalisco, México. Tesis maestría, Instituto Politécnico Nacional CICIMAR, Baja California Sur, México.

- Barbará T., Palma-Silva C., Paggi G.M., Bered F., Fay M.F & Lexer C. 2007. Cross-species transfer of nuclear microsatellite markers: potential y limitations. *Molecular Ecology*. 16:3759-3767.
- Bass, A.J. 1978. Problems in studies of sharks in the southwest Indian Ocean. Pp. 545-594, En: Simpfendorfer, C.A. y Milward N.E. 1993. Utilization of a tropical bay as nursery area by shark of the families Carcharhinidae and Sphyrnidae. *Environmental Biology of fishes*. 37: 337-345.
- Bester-va der Merwe, A.E., Maduna, S.N., Hull, K.L., Rossoun, C.R. & Witner, S.P. 2019. Evidence for multiple paternity y confirmation of an Indo-Pacific oridin of blacktip shark *Carcharhinus limbatus* occurring in South Africa. *African Journal of Marine Science*. 41 (3): 281-289.
- Bizzarro, J.J., Smith, W.D., Hueter, R.E., Tyminski, J., Márquez-Farías, J.F., Cartillo-Géniz, J.L., Cailliet, G.M. & Villavicencio-Garayzar. 2007. The status of shark y ray fishery resources in the gulf on California: Applied researcj ot improve management y conservation. A report to the David and Lucile Packard Foundation. Agosto 31, 207-237p.
- Branstetter, S. 1990. Early life-story implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks if the northwest Atlantic. *NOAA Tech Reo*. NMFS 90:17-28
- Bonfil S.R., 1990. Contribution to the fisheries biology of the silky shark: *Carcharhinus falciformis* (Bibron 1839) from Yucatán, México. Ph.D. Diss. School of Biological Sciences, U.C.N.W. Bangpur, UK.
- Bonfil S.R., de & a D. y Mena A.R. 1993. Biological parameters of commercially exploited silky sharks from the Campeche Bank, Mexico. NOAA Tech. Rep. NMFS 115: 73-86.
- Bonfil S.R. 2008. The biology and ecology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. *Sharks of the open ocean: biology, fisheries y conservation*. 114-127.
- Books, E.J., Sims, D.W., Danylchuk, A.J. & Sloman, K.A. 2013. Seasonal abundance, philopatry and demographic structure on Caribbean reef shark (*Carcharhinus perezii*) assemblages in the north-east Exuman Sound, The Bahamas. *Marine Biology*, 160 (10): 2535-2546.
- Carlson, J.K., Ribera, M.M., Conrath, C.L., Heupel. M.R. y Burguess, G.H. 2010. Habitat use and movement patterns of bull sharks, *Carchahrinus leucas*, determined using pop-up satellite archival tags. *Jornal of fish biology*. 77: 661-675.
- Castillo-Geniz J.L., Soriano-Velázquez S.R., Sancho-Vázquez F., Ramírez-Santiago C.E y Cid del Prado Vera A. 2002. Elasmobranquios del Golfo de Tehuantepec, litoral chiapaneco. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Informe final SINB.CONABIO proyecto No. S123. México D.F.

- Castoe T.A., Poole A.W., Gu W., Json de Koning A.P., Daza J.M., Smith E.N., Pollock D.D. 2010. Rapid identification of thousands of copperhead snake (*Agkistrodon contortrix*) microsatellite loci from modest amounts of 454 shotgun genome sequence. *Mol Ecol. Resour.* 10: 341-347.
- Clarke C.R., Lea J.S.E., Ormond R.F.G. 2011. Reef-use patterns of baited population of silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, in the Red Sea. *Marine and freshwater research.* 62: 688-675
- Clarke C.R., Stephen A.K., Horn R.L., Bernard A.M., Lea J.S., Hazin F.H., Prodöhl P.A. y Shivji M.S. 2015. Global mitochondrial DNA phylogeography and population structure of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*. *Mar.Biol.*16 (5): 945 – 955. DOI 10.1007/s00227-015-2636-6.
- Colonello J. 2009. Ecología reproductiva de tres batoideos (Chondrichthyes): *Atlantoraja castelnaui* (Rajidae) *Rioraja agassizi* (Rajidae) *Zapteryx brevirostris* (Rhinobatidae). Implicaciones de distintas estrategias adaptativas en un escenario de explotación comercial intensiva. Tesis de doctorado. Universidad de la Plata. Facultad de ciencias Naturales y Museo. La Plata, Argentina.
- Compagno, L.J.V. 1984. Sharks of the world. An annotated illustrated catalogue of shark species know to the date. Part 2. Carcharhiniformes. *FAO Fish Synop.* 125 (4): 251-655.
- Corgos, A., Godínez-Domínguez, E., Flores-Ortega, J.R. y Rojo-Vázquez, J.A. 2014. Comunidades de fondos blandos submareales de la bahía de Navisa (Jalisco, México): patrones espaciales y temporales. *Revista Mexicana de Biodiversidad.* 84(4): 1171-1183.
- Cornuet J.M. & Luikart, G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recen population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics.* 144(4): 2001-2014.
- Cortes E., Arocha, F., Beerkircher L., Carvalho F., Domingo A., Heupel, M., Holtzhausen H., Santos, M.N., Ribera, M. & Simpferndorfer C. 2010. Ecological risk assessment of pelagic sharks caught in Atlantic pelagic longline fisheries. *Aquatic living resources.* 23(1):25-34.
- DeAngelis, B.M., McCandless, C.T., Kohler, N.E., Recksiek, C.W., Skomal, G.B. (2008). First characterization of shark nursery habitat in the United States Virging Islands: evidence of habitat partitioning by two shark species. *Marine Ecology Progress series.* 328: 257-271.
- De Silva-Dávila R., Franco-Gordo C., Hochberg F.G., Godínez-Domínguez E., Avedaño-Ibarra R., Gómez-Gutiérrez J. and Robinson C.J. 2015. Cephalopod paralarval assemblages in the Gulf of California during 2004-2007. *Marine Ecology Progress Series.* 520:123-141.

- Dib C., Faure S., Fizamez C., Samson D., Drouot N., Vignal A., Millasseau P., Marc S., Hazan J., Seboun E., Lathrop M., Gyapa G., Morissette J. and Weissenbach J. 1996. A comprehensive genetic map of the human genome based on 5,264 microsatellites. *Nature*. 380: 152-154.
- Dietrich W.F., Miller J.C., Steen R.G., Merchant M., Damron D., Nahf R., Gross A., Joyce D.C. Wessel M., Dredge R.D., Marquis A., Stein L.D., Goodman N., Page D.C. y Lander E.S. 1994. A genetic map of the mouse with 4,006 simple sequence length polymorphisms. *Nature genetics*. 7:220-243.
- Domiere and Nasby-Lucas. 2013. Two-year migrations of adult female white sharks (*Carcharodon carcharias*) reveals separated nursery areas y conservations concerns. *Animal Biotelemetry* 1(1):2.
- Dulvy N.K., Folwer S.L., Musik J.A., Cavanagh R.D., Kyne P.M., Harrison L.R., Carlson J.K., Davidson L.N.K., Fordham S.V., Francis M.P., Pollock C.M., Simpfendorfer C.A., Burgess G.H., Carpenter K.E., Compagno L.J.V., Ebert J.D., Valenti S. & White W.T. 2014. Extinction risk y Conservation of the world's sharks y ray. *E.LIFE*. e00590. 1-4.
- Eguiarte L.E. Souza V. y Aguirre X. 2007. Ecología molecular. 1 ed. Mexico D.F.
- Feldheim K.A., Gruber S.H. y Ashley M.A. 2004. Reconstruction of parental microsatellite genotypes reveals female polyandry y philopatry in the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. *Evolution* 58(10):2332-2342.
- Feldheim K.A, Gruber S.H. Dibattista J.D. Babcock E.A. Kessel S. Hendry Andrew. Pikitich E.K. Ashely M.V and Chapman D.D. 2014. Two decades of genetic profiling yields first evidence of natal philopatry y long-term fidelity to parturition sites in sharks. *Molecular Ecology*. 23 (1):110-117.
- Feldheim, K.A., Jabado, R.W., Chapman, D.D., Cardeñosa, D. y Maddox, J.D. 2020. Microsatellite primer development in elasmobranchs using next generation sequencing of enriched libraries. *Molecular Biology Reports* 1-7
- Filmlalter, J.D., Capello M., Deneuborg J.L., Cowley P.D. y Dargon L. 2013. Looking behind the curtain: quantifying massive shark mortality in fish aggregating devices. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 11: 291-196.
- Filonov A.E., Tereshchenko I.E., Monzón C.O. González-Ruelas M.E. y Godínez-Domínguez E. 2000. Variabilidad estacional de los campos de temperatura y salinidad en la zona costera de los estados de Jalisco y Colima, México. *Ciencias Marinas* (26) 2: 303-321.
- Fischer W., Krupp F., Schneider W., Sommer C., Carpenter & K.E., Niem V.H. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico Centro-Oriental. Roma FAO. Vol. I, II, III. 1-1813.

- Fitzpatrick, S., Shivji, M.S., Chapman, D.D & Prodöhl, P.A. 2011. Development and characterization of 10 polymorphic microsatellite loci for the blue shark, *Prionace glauca*, and their cross shark-species amplification. *Conservation Genet. Esour.* 3: 523-527.
- Franco-Gordo M.C., Godínez-Domínguez E., Rojo-Vázquez J.A. y Suárez-Moreales E. 2010. Distribución espacial y temporal de larvas de peces en la costa de Jalisco y Colima. 73-92. En: Godínez-Domínguez E., Franco-Gordo C., Rojo-Vázquez J.A., Silva.Bátiz F. y González-Sansón g. 2010. Ecosistemas marinos de la costa sur de Jalisco y Colima. Autlán de Navarro: Universidad de Guadalajara 247.
- Fuentes-Rivera, C.I. y Hernández-Rodríguez, N.R. 2004. Distribución y abundancia de la ictiofauna con importancia comercial asociada a la pesca de arrastre de camarones peneidos (*Penaeus stylirostris*, *P. vannamei*, *P. occidentalis*, *P. californiensis* y *P. brevirostris*) en la costa salvadoreña. Tesis de Licenciatura. Universidad de El Salvador. Ciudad Universitaria, San Salvador, El Salvador.
- Galdámez, M., Salazar, L. y Hernández, N. 2011. Consideraciones técnicas sobre la pesca en la zona costero-marina de El Salvador, establecimiento de áreas de reserva, División de Acuicultura y pesquería. CENDEPESCA. Ministerio de Agricultura y Ganadería. El Salvador.
- Galván-Tirado C., Díaz-Jaimes P., García-de León F.J., Galván-Magaña F. & Uribe-Alcocer M. 2013. Historical demography y genetic differentiation inferred from the mitochondrial DNA of the silky shark (*Carcharhinus falciformis*) in the Pacific Ocean. *Fisheries Research.* 147: 36-46.
- Galván –Tirado, C., Galván –Magaña, F. & Ochoa-Báez, R.I. Reproductive biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* in the southern Mexican Pacific. *Marine Biological Association of the United Kingdom.* 1-7.
- García, E. 1980. Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Kopen (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía UNAM. México, D.F.
- García-Oliva F., Ezcurra y García L. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler.* 73: 179-186.
- Gemmell N.J., Akiyama S. 1996. An efficient method for extraction of DNA from vertebrate tissues. *Trends Genet.* 12: 338-339.
- Gierloff. Edem. 1976. La costa de El Salvador. Dirección de Publicaciones de Ministerio de Educación. San Salvador, El Salvador 247p.
- Gilbert P.W. & Schlernitzauer D. A.1966. The placenta y gravid uterus of *Carcharhinus falciformis*. *American Society of Ichthyology y Herpetologists* 3: 451-457.

- Gómez, J. y Vélez, 1982. Variaciones estacionales de temperatura y salinidad en la región costera de la Corriente de California. *Ciencias Marinas* 8(2):167-176
- Goudet N.J. 2001. FSTAT ver 2.9.3: a program to estimate y test Gene Diversities y Fixation Indices. (Internet)
- Hancock J.M. 1998. Microsatellite y other simple sequences: genomic context y mutational mechanisms. En Goldstein D.B. y Schotterer C. (Eds) *Microsatellites: Evolution y applications*. Oxford. Oxford University Press, New York.
- Hanotte O., Zanon C., Pug A., Greig C., Dixon A. and Burke T. 1994. Isolations y characterization of microsatellite loci in a passerine bird: the reed bunting *Emberiza schoeniclus*. *Molecular Ecology*.3: 529-530.
- Hermosillo-Corona. 2016. Edad y crecimiento del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Müller y Henle, 1839) en la costa sur de Jalisco, México. Tesis licenciatura, Universidad de Guadalajara, CUCSUR. Autlán de Navarro, Jalisco, México.
- Heupel, M.R. Carlson, J.K. & Simpfendorfer, C.A. 2007. Shark nursery areas: concepts, definitions, characterization y assumptions. *Marine ecology progress series*. 337: 287-297.
- Hoyos-Padilla E.M., Ceballos-Vázquez B.P. y Galván-Magaña, F. 2011. Biología reproductiva del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) de Baja California Sur. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN.
- Howey-Jordan ,L.A., Brooks, E.J., Abercrombie, D.L., Jordan, L.K.B., Crooks, A., Williams, S., Gospodarczyk, & E.Chapman, D.D. 2013. Complex movements, philopatry y expanded depth range of a severely threatened pelagic shark, the oceanic whitetip (*Carcharhinus longimanus*) in the Western North Atlantic. *PLoS ONE* 8(2).
- Hueter R.E., Heupel M.R., Heist J.E. and Keeney D.B. 2004. Evidence if philopatry in sharks y implications for the management of sharks fisheries. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 35:239-247.
- Hueter, R.E. Heupel, M.R. Heist, E.J. & Keeney D.B. 2007. The shark implications of philopatry in sharks for the management of sharks fisheries. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 35:239-247.
- Hutchinson M., Coffey D.M., Holland K., Itano D., Leroy B., Kohin S., Veter R., Williams A.J. & Wren J. 2019. Movements y habitat use of juveniles silky sharks in the Pacific Ocean inform conservations strategies.
- Jorgensen S.J. Reeb, C.A. Chapple T.K. &erson S.A. Perle C. Van Sommeran S.R. Fritz.Cope C. Brown A.C. Kimley A.P. & Block B.A. 2010. Philopatry y

- migration of Pacific white sharks. *Proceeding of the royal society*. 277:679-688.
- Keeney D.B. Heupel M. Hueter R.E. and Heist E.J. 2003. Genetic heterogeneity among blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, continental nurseries along the US Atlantic and Gulf of Mexico. *Marine Biology*. 142:1039-1046.
- Klimova A. 2013. Diversidad Genética y Diferenciación Poblacional de Dos Subespecies amenazadas del Berrendo (*Antilocapra americana*). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Departamento Académico de Biología Marina. La Paz, Baja California Sur, México.
- Landa-Jaime V., Michel-Morfín J.E. y Arciniega-Flores J. 2001. Variación estacional de los crustáceos de la familia Portunidae en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Boletín del centro de investigaciones Biológicas*. 35(2):178-197.
- Lewallen, E.A., Anderson T.W. y Bohonak, A.J. 2007. Genetic structure of leopard sharks (*Triakis semifasciata*) populations in California waters. *Mar. Biol.* 152: 599-609.
- Lynn R.J. & Simpson J.J. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *J. Geophys. Res.* 92: 947-912.
- Mayr, E. 1963. Animal species evolution. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge Mass. 797 p.
- Merson R.R. & Pratt H.L. 2001. Distribution, movements y growth of Young s&b ar sharks, *Carcharhinus plumbeus*, in the nursery grounds of Delaware Bay. *Environmental Biology of Fishes*. 61: 13-24.
- Meyer, C.G., Clark, T.B., Paastamatiou Y.Y., Whitney, N.M. & Hollands, K.N. (2009). Long-term movements of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in Hawaii. *Marine Ecology Progress Series*. 381:223-235.
- Mourier J. & Planes E. 2013. Direct genetic evidence for reproductive philopatry y associated fine-scale migrations in female blacktip reef sharks (*Carcharhinus melanopterus*) in fresh Polynesia. *Molecular Ecology*. 22.201.214.
- Musik, J.A. 1999. Life in the slow lane: Ecology y conservation of long-lives marine animals, Bethesda, Maryl&. Am. Fish. Soc. Symp. 23:265. En Hueter R.E., Heupel M.R., Heist J.E., Keeney D.B. 2004. Evidence if philopatry in sharks y implications for the management of sharks fisheries. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 35:239-247.
- O'Brihim, J.R., Spaet, J., Hyde, J.R., Jones, K.L., Adamns, D.H. & Lance, S.K. (2015). Development of microsatellite markers for globally distributed populations of the threatened silky shark, *Carcharhinus falciformis*. *Conservation Genet. Resour* 7:463-465.

- O'Connell M., & Wright J.M. 1997. Microsatellite DNA in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 7: 331-363.
- Ovenden, J.R., Street, R. & Broderick, D. 2006. New microsatellite loci for Carcharhinid sharks (*Carcharhinus tilstoni* y *C. sorrah*) y their cross-amplification in other shark species. *Molecular Biology Notes* 6: 415-418.
- Pirog, A., Ravigné, V., Fontaine, M.C., Rieux, A., Gilabert, A., Cliff, G., Clua, E., Daly, R., Heithaus, M.R., Kiszka, J.J., Matich, P., Nevill, J.E.G., Smoothey, A.F., Temple, A.J., Berggren, P., Jaquemet, S. & Magalon, H. 2019. Population structure, connectivity, and demographic history of an apex marine predator, the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Ecology and Evolution*. 9:12980-13000.
- Portela, E., Beir, E., Barton, E.D., Castro, R., Godínez, V., Palacios-Hernández, E., Fiedler, P.P., Sánchez-Velasco, L & Trasviña, A. 2016. Water masses y circulation in the tropical pacific off Central Mexico y surrounding areas. *J. Physical Oceanography*. 46:3069-3081.
- Portnoy D.S. & Heist E.J. 2012. Molecular markers: progress y prospects for understanding reproductive ecology in elasmobranchs. *J. Fish Biol.* 80: 1120-1140.
- Rigby C.L., Sherman C.S., Chin A. and Simpfendorfer C. 2016. *Carcharhinus falciformis*. The IUNC Red List of threatened Species 2016. <http://www.iucnredlist.org/details/39370/0>
- Rojo-Vázquez, J.A., Aguilar-Palomino, B., Galván-Piña, V.H., Godínez-Domínguez, E., Hernández-Vázquez, S., Ruiz-Ramírez, S & Lucano-Ramírez, G. 2001. Ictiofauna de la pesquería ribereña en Bahía de Navidad, Jalisco, México, asociada al evento El Niño 1997-1998. *Rev. Bio. Trop.* 49: 3-4.
- Rowe S. & Hutchings J.A. 2003. Mating systems y the conservation of commercially exploited marine fish. *Trends in Ecology y Evolution*. 18: 567-572.
- Rozen S., Skaletsky H. 1999. primer3 on the WWW for general users y for biologist programmers. *Methods Mol Biol* 132: 365-386.
- Rueda, S.F. 1983. La precipitación como indicador de variación climática en la Península de Baja California y su relación dendrocronológica. Tesis Maestría CICIMAR-IPN, B.C.S. México. 125 p.
- Sánchez-de Ita, J.A., Quiñónez-Velázquez, C., Galván-Magaña, F., Bocanegra-Castillo, N. y Félix-uraga, R. 2011. Age and growth of the silky shark *Carcharhinus falciformis* from the west coast of Baja California Sur, México. *Journal of Applied Ichthyology*. 20(1):20-24.

- Schlötterer C. 2000. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma*. 109: 365-371.
- Selkoe K.A. y Toonen R.J. 2006. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using y evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters*. 9: 615-629.
- Simpfendorfer, C. & Milward, N.E. 1993. Utilizations of a tropical bay as a nursery area by sharks of the families Carcharhinidae y Sphyrnidae. *Environmental Biology of Fish*. 37: 337-345.
- Soriano-Velásquez, S.R. Acal-Sánchez, D.E., Castillo-Géniz, J.L., Vázquez-Gómez, N. y Ramírez-Santiago, C.E. Tiburón del Golfo de Tehuantepec, pp. 323-360, en: Sustentabilidad y Pesca responsable en México. Arreguín-Sánchez, F. Beléndez-Moreno, F. Méndez Gómez-Humarán, L.F., Solana-Sansores, R. y Rangel-Dávalos, R. (eds). Instituto Nacional de la Pesca, SAGARPA, México.
- Springer, S. 1967. Social organization of shark populations, pp. 149-174 En: Simpfendorfer, C.A. y Milward N.E. 1993. Utilization of a tropical bay as nursery area by shark of the families Carcharhinidae y Sphyrnidae. *Environmental Biology of fishes*. 37: 337-345.
- Sverdrup, H.W., Johnson, M.W. & Ramon, D.A., 1942. Bioaccumulation of mercury in pelagic sharks from the northeast Pacific Ocean. *CalCOFI Rep*. 50:172-177
- Tauz D. y Renz M. 1984. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes. *Nucleic Acids Research*. 12: 4127-4138.
- Terán, M., Campos, F., Clark, K., Ruiz, D., Guarderas, P., Jiménez, P., Denking, J., Ortiz, y E., Suárez, C. 2004. Evaluación Eco Regional Pacífico – Ecuatorial: Componente Marino. Simbioe-Nazca, The Natura Conservancy, Quito-Ecuador.
- Tillet, B.J., Meekan, M.G., Field, I.C., Thorburn, D.C. and Ovenden, J.R. 2012. Evidence for reproductive philopatry in the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Journal of fish Biology*. 80:2140-2158.
- Varghese S.P., Guleti D.K., Unnikrishnan N y Ayoob A.E. 2016. Biological aspects of silky shark *Carcharhinus falciformis* in the eastern Arabian Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(7): 1437 – 1447.
- Veríssimo, A., McDowell, J.R. & Graves, J.E. 2010. Global population structure of the spiny dogfish an antitropical distribution. *Molecular Ecology*. 19: 1651-1662.
- Walker, T.I. 1998. Can shark resources be harvested sustainably? A question revisited with a review of shark fisheries. *Mar. fresh. Water. Res.* 49:553-572.

- Watson J.T., Essington T., Lennert-Cody C.E., Hall M.A. 2008. Trade-off in the design of fishery closures: management of silky shark by catch in the eastern Pacific Ocean tuna fishery. *Conserv. Biol.* 23: 626-635.
- Wooster, W.S. & Cromwell, T. 1958. An oceanographic description of the Eastern Tropical Pacific. *Bull Scripos. Inst. Oceanogr.* 7(3):169-282.
- Wyrtki, K. 1965. Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. *The interamerican Tropical Tuna Comision. Bulletin.* 5:271-294.