



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
PROGRAMA DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS

LABORATORIO DE EVOLUCIÓN MOLECULAR Y EXPERIMENTAL
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

GENÉTICA DE LA CONSERVACIÓN
DE
ARTIODÁCTILOS MEXICANOS

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA: MARCO ANTONIO RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ

TUTOR:
DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS

COMITÉ TUTOR:
DR. MIGUEL ÁNGEL CEVALLOS GAOS
DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA
PROGRAMA DE DOCTORADO Y CIENCIAS BIOMÉDICAS

CIUDAD DE MÉXICO, CD. UNIVERSITARIA, ENERO DE 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

EL PRESENTE TRABAJO DE INVESTIGACIÓN SE DESARROLLÓ EN EL
LABORATORIO DE EVOLUCIÓN MOLECULAR Y EXPERIMENTAL DEL
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA EVOLUTIVA DEL INSTITUTO DE ECOLOGÍA DE LA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, BAJO LA DIRECCIÓN DEL DR LUIS
ENRIQUE EGUIARTE FRUNS, CON EL APOYO FINANCIERO DEL PROYECTO
DGRMIS-DAC-342/2007 DE LA DGVS-SEMARNAT
Y DE LA BECA DOCTORAL 227960 DE CONACyT

"A MI FAMILIA, POR SER MI LUZ, MI MOTIVO, MI FUERZA, MI CAMINO Y MI RAZÓN:
MI MAMÁ *NEDELIA*, MI PADRE *ANTONIO*, MIS HERMANAS *ROSARIO* Y *GABRIELA*, Y
MUY ESPECIALMENTE A MIS DOS PEQUEÑAS ESTRELLAS; *LUISITO* Y *FERNANDITA*,
GRACIAS POR TODO, LOS AMO".

AGRADECIMIENTOS

A LA UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

AL PROGRAMA DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS

AL CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA

AL INSTITUTO DE ECOLOGÍA DE LA UNAM

AL DR. LUIS E. EGUIARTE FRUNS Y LA DRA. VALERIA SOUZA SALDÍVAR

A LOS MIEMBROS DEL COMITÉ TUTORAL DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA Y DR. MIGUEL
ÁNGEL CEVALLOS GAOS

A LOS SINODALES QUE REVISARON ESTA TESIS, DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI A., AL DR. RURIK
H. LIST S., DR. JUAN S. NÚÑEZ Y VÍCTOR M. SÁNCHEZ CORDERO D. POR SUS VALIOSOS APORTES A MI
TRABAJO DOCTORAL

AL LABORATORIO DE EVOLUCIÓN MOLECULAR Y EXPERIMENTAL, Y TODOS SUS INTEGRANTES

A LA DRA. ERIKA AGUIRRE PLANTER Y LA DRA. LAURA ESPINOZA ASUAR, AL DR. SANTIAGO
RAMÍREZ BARAHONA, AL MVZ. GABRIEL MANUEL ROSAS BARRERA, A LA SRA. SILVIA BARRIENTOS
VILLANUEVA Y BIOL. RICARDO COLÍN NUÑEZ POR SU APOYO Y ASISTENCIA TÉCNICA

A LA SUBDIRECCIÓN DE GESTIÓN PARA EL APROVECHAMIENTO EN VIDA LIBRE – SEMARNAT. ING.
FLORENTINO CHILLOPA MORALES, BIOL. JONÁS SÁNCHEZ, BIOL. FERNANDO SÁNCHEZ

AL MVZ. BENJAMÍN GONZÁLEZ BRIZUELA Y LA DRA. IVONNE CASSAIGNE GUASCO

A TODOS LOS ESTADOS DE LA REPÚBLICA MEXICANA, UMAs Y PERSONAL TÉCNICO QUE TUVIERON A
BIEN TOMAR PERSONALMENTE GRAN PARTE DE LAS MUESTRAS UTILIZADAS EN ESTA INVESTIGACIÓN

AL DR. JAIME GASCA, DR. ROBERTO TREJO Y DR. JORGE VALDÍVIA

A FRANCISCO VEGA HERNÁNDEZ, LUZ MA GONZÁLEZ HERNÁNDEZ Y MIRNA E. OSORIO

A LA ESCUELA WING SING TONG, CHOY LEE FUT MÉXICO, INSTRUCTOR WST JORGE LEOBARDO
LÓPEZ GARCÍA

AL DR. ROGELIO HUERTA FREGOSO Y FAMILIA

AL DR. JUAN CARLOS GUERRERO NAVA Y TODO EL SERVICIO DE NEFROLOGÍA DEL HOSPITAL GENERAL
DE ZONA NO 25 DEL IMSS

A LA DRA. YAZMÍN ROCÍO CARREÑO RODRÍGUEZ MIEMBRO DE LA UTR DEL HOSPITAL DE
ESPECIALIDADES MÉDICAS DEL CENTRO MÉDICO NACIONAL “LA RAZA” DEL IMSS

A LA UNIDAD DE TRASPLANTE RENAL DEL HOSPITAL DE ESPECIALIDADES MÉDICAS DEL CENTRO
MÉDICO NACIONAL “LA RAZA” DEL IMSS. A TODO EL EQUIPO MÉDICO Y DE ENFERMERÍA

• GENÉTICA DE LA CONSERVACIÓN DE ARTIODÁCTILOS MEXICANOS •

“Puede decirse metafóricamente que la selección natural está haciendo diariamente, y hasta por horas, en todo el mundo, el escrutinio de las variaciones más pequeñas; desechando las que son malas, conservando y acumulando las que son buenas, trabajando insensible y silenciosamente donde y cuando se presenta una oportunidad, en el mejoramiento de todo ser orgánico en relación con sus condiciones orgánicas e inorgánicas de vida.”

-CHARLES DARWIN
EL ORIGEN DE LAS ESPECIES, 1859

● GENÉTICA DE LA CONSERVACIÓN DE ARTIODÁCTILOS MEXICANOS ●

I. ÍNDICE

II. RESUMEN	7
III. ABSTRACT	8
IV. PRESENTACIÓN	9
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	11
GENÉTICA DE LA CONSERVACIÓN	11
GENÉTICA DE LA CONSERVACIÓN EN MÉXICO	13
VARIACIÓN GENÉTICA Y CONSERVACIÓN	14
CACERÍA DEPORTIVA Y CONSERVACIÓN BIOLÓGICA	16
ARTIODÁCTILOS (ARTIODACTYLA), EL GÉNERO ODOCOILEUS Y EL GÉNERO OVIS: SU EVOLUCIÓN, ECOLOGÍA, GENÉTICA DE POBLACIONES, CONSERVACIÓN E IMPORTANCIA EN MÉXICO	19
<i>Origen y Evolución de los Artiodáctilos</i>	<i>19</i>
<i>Los Artiodáctilos de México</i>	<i>23</i>
EL BORREGO CIMARRÓN (OVIS CANADENSIS)	26
<i>Biología del Borrego</i>	<i>26</i>
<i>Importancia y Problemática</i>	<i>29</i>
<i>Genética de Poblaciones de Borrego Cimarrón</i>	<i>30</i>
EL VENADO COLA BLANCA (ODOCOILEUS VIRGINIANUS)	32
<i>El Venado y su Biología</i>	<i>32</i>
<i>Importancia y Estado de Conservación en México</i>	<i>34</i>
<i>Genética de Poblaciones del Venado en México</i>	<i>37</i>
CAPÍTULO II. GENÉTICA DEL BORREGO CIMARRÓN (OVIS CANADENSIS)	39
<i>Resumen</i>	<i>39</i>
<i>Artículo Publicado</i>	<i>41</i>
CAPÍTULO III. GENÉTICA DEL VENADO COLA BLANCA (ODOCOILEUS VIRGINIANUS)	49
GENÉTICA DE LA CONSERVACIÓN DE VENADO COLA BLANCA (ODOCOILEUS VIRGINIANUS) EN MÉXICO: PERSPECTIVAS PARA MANEJO, APROVECHAMIENTO Y CONSERVACIÓN	49
INTRODUCCIÓN	49
OBJETIVOS	52
MATERIALES Y MÉTODOS	53
<i>Área de Estudio y Muestreo</i>	<i>53</i>
<i>Extracción y Amplificación de ADN</i>	<i>54</i>
<i>Análisis Estadísticos de las Secuencias Mitocondriales (mDNA)</i>	<i>56</i>
<i>Análisis Filogenético</i>	<i>56</i>
<i>Genética de Poblaciones</i>	<i>56</i>
<i>Análisis Bayesianos de Estructura Genética</i>	<i>57</i>
<i>Red de Haplotipos</i>	<i>57</i>
<i>Estructura Filogeográfica</i>	<i>57</i>
<i>Distribuciones Mismatches</i>	<i>58</i>
<i>Skyline Bayesiano</i>	<i>58</i>
RESULTADOS	60
<i>Análisis Filogenético</i>	<i>60</i>
<i>Diversidad y Diferenciación Genética</i>	<i>62</i>
<i>Análisis de Eventos Demográficos Históricos</i>	<i>67</i>
DISCUSIÓN	70
<i>Análisis Filogenético</i>	<i>70</i>
<i>Diversidad Genética</i>	<i>73</i>
<i>Estructuración Genética y las Subespecies</i>	<i>75</i>
<i>Demografía Histórica</i>	<i>76</i>
DISCUSIÓN GENERAL	78
<i>Implicaciones en el Manejo, Aprovechamiento y Conservación del Venado</i>	<i>81</i>
<i>Cacería Deportiva, UMA y el Manejo del Borrego Cimarrón y el Venado Cola Blanca</i>	<i>83</i>
<i>Puntos Clave a Considerar en el Futuro de la Conservación</i>	<i>85</i>
CONCLUSIONES	86
PERSPECTIVAS	88
BIBLIOGRAFÍA	89
DEDICATORIAS PERSONALES	101

II. RESUMEN

Al establecer estrategias de manejo, aprovechamiento y conservación para distintas especies, muchas veces se carece de la información y conocimiento sobre ciertos aspectos fundamentales de su biología, incluyendo aspectos ecológicos, genéticos y evolutivos. La genética de poblaciones nos ayuda a comprender cómo las poblaciones se adaptan y evolucionan. Esta disciplina, integrada a la biología de la conservación, constituye a la *genética de la conservación*, la cual busca conservar la biodiversidad genética y de las especies, así como reducir el riesgo de extinción. En México, los mamíferos constituyen uno de los grupos más afectados por actividades humanas, entre ellas destacan dos especies de artiodáctilos, el borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), ambas fuertemente afectadas por la cacería. En esta tesis se realizó una investigación sobre aspectos de la genética de poblaciones del borrego cimarrón y venado cola blanca en México, con la finalidad de aplicar estos resultados en definir posibles estrategias de manejo y conservación. Para el borrego cimarrón se analizaron 117 muestras de tejido, con cuatro marcadores dominantes ISSR (*Inter Simple Sequence Repeat*) que aportaron 91 loci en tres poblaciones de Sonora y Baja California Sur. Los niveles de variación genética son relativamente bajos $H_E = 0.265$ ($H_E = 0.23 - 0.26$), y detectamos bajos índices de diferenciación genética entre las poblaciones muestreadas de $\theta = 0.071$ que sugieren poca estructura genética. Esto puede ser consecuencia de la reciente colonización de la especie en ésta región, así como de su aprovechamiento histórico, lo cual se ve reflejado en los resultados obtenidos. Considerando lo anterior, se sugiere la introducción de poblaciones para sostener la diversidad genética presente y en la medida de lo posible favorecer mediante los corredores biológicos la conexión entre poblaciones. Por otra parte, se estudiaron 184 muestras de venados cola blanca (distribuidas en 18 estados mexicanos) de las cuales se obtuvieron secuencias mitocondriales (*D-Loop*) de 544 pares de bases, y con estas a su vez se realizaron análisis filogenéticos y filogeográficos, de diversidad y de diferenciación genética, estimando distancias génicas poblacionales y demografía histórica. Con los resultados se estableció que las poblaciones analizadas se pueden dividir en dos grupos: *Norte* y *Sur*, división que concuerda con la Franja Volcánica Transmexicana y la transición de la región fisiográfica Neotropical a Neártica; sin hallar patrones claros a nivel de estado o subespecie. La diversidad nucleotídica encontrada fue alta, para el total se obtuvo un valor de $\pi = 0.041$ (*Norte* $\pi = 0.030$, *Sur* $\pi = 0.042$); elevada estructura genética $F_{ST} = 0.273$ y se encontraron evidencias moleculares de posibles declives poblacionales de $\approx 1,000$ años a la fecha, lo cual está posiblemente asociado al crecimiento demográfico de poblaciones humanas así como por el desarrollo de la agricultura y la colonización humana. Se resalta la importancia de esclarecer el estatus taxonómico subespecífico a nivel nacional de ambas especies; asimismo, replantear las reubicaciones y movimientos a gran escala de individuos con diferente poza genética, así como profundizar en censos con el objetivo de tener una idea más clara de los tamaños poblacionales silvestres y cautivos a lo largo de toda su distribución en México. Finalmente, se recomienda en el futuro tomar en cuenta a la genética de poblaciones en los planes de manejo, aprovechamiento y conservación, de manera continua a través de monitoreos y análisis genéticos de la dos especies, en particular en sitios bajo aprovechamiento.

III. ABSTRACT

When establishing management, use and conservation strategies for different species, information and knowledge about certain fundamental aspects of their biology are often lacking including ecological, genetic and evolutionary aspects. Population genetics helps us understand how populations adapt and evolve, that integrated with conservation biology, constitutes discipline of *conservation genetics*, which seeks to conserve genetic and species biodiversity, as well as reduce the risk of extinction. In Mexico, mammals are one of the groups most affected by human activities, including two species of artiodactyls, bighorn sheep (*Ovis canadensis*) and white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), which in addition are heavily hunted. In this thesis I studied aspects of the genetics of bighorn sheep and white-tailed deer populations, in order to apply these results to define possible management and conservation strategies. For the bighorn sheep we analyzed 117 tissue samples, with four dominant ISSR (*Inter Simple Sequence Repeat*) markers. We obtained 91 loci in three populations of Sonora and Baja California Sur. The levels of genetic variation found are relatively low $H_E = 0.265$ ($H_E = 0.23 - 0.26$), and we detected low rates of genetic differentiation among the sampled populations of $\theta = 0.071$, indicating low genetic structure. This may be a consequence of the recent colonization of the species in this region, as well as its historical exploitation. From the genetic results, we suggest the introduction of populations in order to sustain the present genetic diversity and, as far as possible, promote the connection between populations through biological corridors. On the other hand, we studied 184 samples of white-tail deer (distributed in 18 States) from which 544 bp mitochondrial (*D-Loop*) sequences were obtained. Phylogenetic and phylogeographic analysis of diversity and genetic differentiation were carried out, estimating population genetic distances and historical demography. We found that the analyzed populations can be divided into two groups: *North* and *South*, a division that corresponds to the Transmexican Volcanic Belt and the transition from the Neotropical to the Neotropical physiographic region; without finding clear patterns at the state or subspecies level. We estimated high levels of nucleotide diversity, for the total a value of $\pi = 0.041$ (*North* $\pi = 0.030$, *South* $\pi = 0.042$); high genetic structure $F_{ST} = 0.273$ and molecular evidence of possible population declines of $\approx 1,000$ years to date. These results are possibly associated with the demographic growth of human populations as well as the development of agriculture and human colonization. We emphasize the importance of clarifying the subspecific taxonomic status at the national level; as well as to rethink the relocations and large-scale movements of deer with different genetic pools, and the importance of conducting censuses in order to have a better idea of the wild and captive population sizes throughout its distribution in Mexico. Finally, in the future it will be important to take into account population genetics for the management, harvesting and conservation plans in a permanent way, through monitoring and genetic analysis of both species, in particular in sites under any type of exploitation.

IV. PRESENTACIÓN

Uno de los problemas de las estrategias de manejo, aprovechamiento y conservación de la vida silvestre es la falta de conocimiento sobre varios de los aspectos fundamentales de la biología de las especies y sus poblaciones (Frankham *et al.*, 2010) y rara vez se consideran factores evolutivos y genéticos en dichas actividades (SEMARNAP/INE, 2000, Frankham *et al.*, 2010). El problema medular es que el manejo y aprovechamiento deliberado de las poblaciones y especies, sin comprender e integrar sus procesos evolutivos, genéticos e históricos, podría comprometer su capacidad de adaptación y evolución, y finalmente su permanencia (Franklin, 1980; Frankel y Soulé, 1981).

La *genética de poblaciones* es la herramienta adecuada que nos ayuda a comprender cómo las especies pueden continuar adaptándose y evolucionando. Básicamente, es la descripción de como las frecuencias alélicas cambian en las poblaciones a lo largo del tiempo debido a factores biológicos, históricos, geográficos y evolutivos (Hedrick, 2011; Frankham *et al.*, 2010). A través de análisis de genética de poblaciones podemos inferir procesos reproductivos, de dispersión y demográficos en función de como se comportan las frecuencias alélicas dentro y entre las poblaciones (Hedrick, 2011). Esta teoría integrada a su vez con la biología de la conservación constituye una subdisciplina denominada *genética de la conservación* (Frankham, 2005; Frankham *et al.*, 2010). Dicha área se define como el uso de metodologías y teoría genética para conservar la biodiversidad y reducir el riesgo de extinción de las poblaciones o especies (Soulé, 1985; Soulé y Frankham, 2000; Frankham *et al.*, 2010). La genética de la conservación aplicada busca la diversidad genética de las poblaciones o especies, para así conservar no sólo el tamaño censal de las mismas, sino también su potencial evolutivo, inherente a su historia biológica (Moritz, 1994; Frankham *et al.*, 2010).

En México aunque un gran número de especies se encuentran en algún estatus de riesgo (NOM-059-ECOL-2010), los mamíferos son uno de los grupos que principalmente resiente la presión antropogénica (SEMARNAP/INE, 2000). Entre las especies de mamíferos que más han sido explotadas en el país se encuentran el borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) debido entre otras razones a sus características morfológicas (principalmente cuernos y astas, respectivamente). Ambas especies son cinegéticamente muy cotizadas, lo cual ha derivado en la creación de encierros, ranchos y criaderos con la intención de reproducir, repoblar, liberar y generar más individuos, principalmente para actividades de cacería deportiva con fines económicos (SEMARNAP, 1999; SEMARNAP/INE, 2000).

La presente investigación es un trabajo sobre genética de la conservación para estas dos especies. Ambas especies -aunque con gran importancia ecológica, histórica, cultural y económica-, aún presentan huecos en cuanto a conocimiento relevante para su conservación y manejo, además enfrentan severas amenazas de origen humano y se encuentran en diversas categorías de riesgo en México y a lo largo de su distribución total (Leopold, 1959; Monson y Lowell, 1990; Mandujano y Rico Gray, 1991; Greenberg, 1992; Galindo y Weber, 1998; SEMARNAP/INE, 2000; Guajardo y Martínez, 2004; Clinton *et al.*, 2005).

El objetivo general de esta tesis fue realizar un análisis de genética de la conservación para describir los niveles de diversidad genética en ambas especies, en un contexto geográfico e histórico. Esto con la intención de integrar los resultados en las estrategias de conservación, manejo y aprovechamiento que minimicen el riesgo de problemas futuros asociados a factores genéticos, ya que podrían perjudicar gravemente a las poblaciones de ambas especies, y por lo tanto su permanencia.

A partir de la segunda parte del presente trabajo, la cual trata sobre genética de poblaciones de borrego cimarrón, se publicó un artículo (Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2015) en la revista internacional arbitrada e indexada, *Journal of Mammalogy* (Web of Science v5.16.1. DOI: 10.1093/jmamml/gyv066) correspondiente al Capítulo II del presente manuscrito. Así, esta tesis consta de tres capítulos estructurados de la siguiente manera: el Capítulo I es una introducción a la genética de la conservación en general y en México, la diversidad genética y su importancia, así como la descripción general de ambas especies y su relevancia en varios aspectos. El Capítulo II es un breve resumen en español del trabajo realizado en el borrego cimarrón, así como el artículo que se publicó en una revista indexada. El Capítulo III es un análisis detallado sobre genética de la conservación de venado cola blanca, con un enfoque filogenético y demográfico de diversas poblaciones a lo largo de su distribución en México; así como las implicaciones para su conservación, manejo y aprovechamiento generales de ambas especies.

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

GENÉTICA DE LA CONSERVACIÓN

La biología de la conservación es una disciplina fundamental para afrontar los problemas de conservación que enfrentan las especies, comunidades y ecosistemas perturbados directa o indirectamente por actividades humanas (Soulé, 1985). Se sabe que un número desconocido, pero grande, de especies ya se han extinto, y algunas otras han reducido gravemente sus tamaños poblacionales (Frankham, 1995). Actualmente muchas especies requieren la intervención humana para optimizar su manejo y procurar su permanencia a largo plazo, numérica y genéticamente integras. La magnitud del problema es considerable: por ejemplo, el 21 % de mamíferos, 12 % de aves, 30 % de anfibios, 28 % de reptiles, 37 % peces de agua dulce, 70 % de plantas vasculares y 37 % de invertebrados están categorizadas como amenazadas por la Unión Mundial para la Conservación (*IUCN*, por sus siglas en inglés) (*IUCN*, 2017b).

Se han determinado cuatro razones principales para mantener la biodiversidad: el valor económico de los recursos naturales, servicios de los ecosistemas, estética ambiental y el derecho a la vida que tienen todos los organismos. La *IUCN* ha reconocido la conservación biológica a tres niveles: diversidad de especies, diversidad de ecosistemas y diversidad genética (WCMC, 1992; Primarck, 1993; Meffe y Carroll, 1994; Soulé y Frankham, 2000).

Considerando lo anterior, nuestro enfoque será la diversidad genética. Para entenderla se necesita de la *genética de poblaciones*, cuyo punto principal es comprender los factores que determinan los cambios evolutivos, así como la cantidad y patrones de diversidad genética intra e interpoblacionalmente a través del comportamiento de las frecuencias alélicas (Hedrick, 2011; Hart y Clark, 2007). La cantidad y tipo de diversidad genética en las poblaciones es potencialmente afectada por diversos factores, principalmente por selección, endogamia, deriva genética, flujo genético, mutación y recombinación. Estos a su vez tienen efectos diferenciales en las poblaciones: por ejemplo, la deriva genética y endogamia tienden a reducir la diversidad genética, y por el contrario, la mutación y la recombinación usualmente la incrementan; en el caso de selección y flujo genético podrían aumentarla o reducirla, según el contexto de la especie. La combinación de dos o más de estos factores pueden generar una gran variedad de niveles y patrones de diversidad genética (Hedrick, 2009).

La implicación de los factores genéticos en la biología de la conservación es en su mayoría

responsabilidad de Sir Otto Frankel (Frankel, 1970; 1974; Simberloff, 1988; Frankham, 1995; Soulé y Frankham, 2000). A partir de sus ideas surgió el concepto de *genética de la conservación*. Esta abarca el uso de teoría y metodologías genéticas para reducir el riesgo de extinción en especies y poblaciones amenazadas; su objetivo es preservar a largo plazo a las especies como entidades dinámicas capaces de afrontar ligeros o severos cambios ambientales (Frankham *et al.*, 2010). Este campo de la genética tiene una amplia gama de posibles áreas foco: forense, taxonomía, estudios de introgresión, de estructura poblacional y fragmentación, análisis de exogamia o de poblaciones reducidas, o como parte de la genética evolutiva, incluyendo el estudio de la adecuación reproductiva, extinción, o para aportar conocimiento de la biología de las especies, para control de especies invasivas, y directamente para el manejo genético (poblaciones silvestres y cautivas), la reintroducción o el estudio de la adaptación genética al cautiverio (Figura 1.1). Sin embargo, nos vamos a centrar en los aspectos estructurales para las acciones de conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de nuestras dos especies de estudio (Frankham, 1995; Frankham, 1998; Frankham, 2005; Hedrick, 2011; Hart y Clarck, 2007; Frankham, 2008; Frankham *et al.*, 2010).



Figura 1.1. Campo de estudio y aplicación general de la Genética de la Conservación; con énfasis en las aristas implícitas en la Conservación Biológica (recuadros color gris claro) (Frankham *et al.*, 2010).

GENÉTICA DE LA CONSERVACIÓN EN MÉXICO

México es un país megadiverso, cuenta con aproximadamente el 12 % de las especies que existen en el mundo; es primer lugar en diversidad de reptiles y anfibios, tercer lugar en mamíferos, el decimoprimer lugar en aves y el cuarto en plantas vasculares (Toledo, 1988; Mittermeier y Mittermeier, 1992; Mittermeier *et al.*, 1997; Groombridge y Jenkins, 2002; Ceballos y Oliva, 2005). Por otro lado, su megadiversidad no es concebida únicamente como número de especies, sino también en cuanto a diversidad y riqueza de comunidades y ecosistemas que van desde pastizales subalpinos y cumbres glaciares, hasta los arrecifes de coral del Caribe, pasando por muchos tipos de bosques, desiertos, selvas y matorrales (Dinnerstein *et al.*, 1995; CCA, 1997; Mittermeier *et al.*, 1997; CONABIO, 1998). Además, sobresale por el elevado porcentaje de especies endémicas, ocupando el tercer lugar mundial en mamíferos endémicos; octavo lugar en especies de aves endémicas, segundo en reptiles y tercero en anfibios (Groombridge y Jenkins, 2002; Ceballos y Oliva, 2005).

Esta enorme diversidad biológica es en parte resultado de la compleja topografía mexicana, y la enorme diversidad de ambientes y climas que esto produce, además por la posición de México en el continente, confluyendo en dos grandes regiones biogeográficas de América: Neártico y Neotrópico, esto origina una amplia transición de flora y fauna (Challenger, 1998; Toledo, 1998; Kohlmann, 2003; Flores, 2005; Luna, 2008). A pesar de esta riqueza, en México las políticas públicas para fomentar la agricultura y ganadería han sido una de las principales causas de deterioro y pérdida de ecosistemas, así como actividades de desmonte y eliminación de vegetación. Además, debemos sumar la sobreexplotación, contaminación y erradicación de las especies, así como especies exóticas e invasoras; todo esto pone en severo riesgo la continuidad de especies y sus poblaciones a nivel especie, ecosistema y diversidad genética (Meffe y Carroll, 1994; Peña y Neyra, 1998; Soulé y Frankham, 2000).

La diversidad genética de especies silvestres mexicanas aún es poco conocida ya que el número de las mismas que se han estudiado es limitado, especialmente considerando la gran biodiversidad que alberga nuestro país. No obstante, de algunas décadas a la actualidad se han desarrollado trabajos describiendo la diversidad genética de organismos mexicanos con miras a refinar las estrategias de su conservación. Existen trabajos que tratan aspectos de la diversidad genética y conservación de múltiples taxas como: cícadas (Gutiérrez-Ortega *et al.*, 2014); agaves (Eguiarte *et al.*,

2013; Lara-Ávila y Alpuche-Solís, 2016); caobas (Alcalá *et al.*, 2014); peces (García-Martínez *et al.*, 2015); psitácidos (Rivera-Ortíz *et al.*, 2017); quetzales (Solórzano *et al.*, 2009); tortugas golfina (Rojas-Cortés *et al.*, 2014); iguanas (Zarza *et al.*, 2016); lobos mexicanos (Harding *et al.*, 2016); borrego cimarrón (Gasca-Pineda *et al.*, 2013), jaguares (Culver y Hein, 2016) y perritos de la pradera (Castellanos-Morales *et al.*, 2016), entre otras especies silvestres. Con el desarrollo de estas investigaciones invariablemente se ha generado conocimiento elemental sobre las especies, sus respectivos estatus de conservación y/o patrones, y cantidad de diversidad genética entre sus poblaciones (SEMARNAT, 2011).

Empero, aún es necesario construir un puente sólido entre el desarrollo y generación de conocimiento sobre las especies (academia/investigación) y las dependencias gubernamentales encargadas de diseñar, aplicar y evaluar las acciones de conservación en un contexto integral que implique a la diversidad genética, pero también otras áreas de las ciencias naturales (veterinaria, ecología, taxonomía, demografía, biología básica) y especialmente que logren incidir en la sociedad civil. Los principales problemas en México para realizar estas acciones no obedecen a la falta de leyes, reglamentos, normas o investigación científica, sino a la ausencia de precisión y coordinación de estos factores. Algunos instrumentos jurídicos y de investigación no llegan a ser aplicables debido a que son obsoletos, o en el caso del desarrollo de conocimiento a través de herramientas moleculares son tan actuales que no llegan a tener clara su aplicación y evaluación en el quehacer real de conservación. Aunado a ello se encuentra la discrecionalidad que asume la autoridad para su interpretación, implementación o aplicación, lo cual resulta en la falta de ejecución y resultados por parte de la población, ya sea por ignorancia o por la poca importancia que les confiere. Para solventar este problema debe ser enfatizada la importancia de implicar a la genética de la conservación y demás áreas, de forma integrativa a la luz de la legislación y administración ambiental con un carácter de prioritario en las tareas comunes de manejo, aprovechamiento y conservación de las especies silvestres (CONABIO, 1997; SEMARNAT, 2011).

VARIACIÓN GENÉTICA Y CONSERVACIÓN

Las extinciones biológicas ocurren por la combinación de efectos determinísticos (pérdida de hábitat, sobreexplotación, especies exóticas y contaminación), y estocásticos (demografía, ambientales, catástrofes naturales y genéticos) (Shaffer, 1981). Hasta la década de los 60's, los componentes

genéticos fueron raramente sumados a las causas demográficas determinísticas o estocásticas, y considerados como causas de extinción y de reducción poblacional. Frankel (1970; 1974) fue quién propuso que la pérdida de la variación ó diversidad genética aumenta el riesgo de extinción, sobre todo por comprometer su respuesta evolutiva ante cambios ambientales, sumando a ello los efectos deletéreos de la endogamia (consanguinidad reproductiva) (Frankel y Soulé, 1981). Posteriormente, a esta idea se le introdujo los estragos de la acumulación de mutaciones (Lande, 1995; Lynch *et al.*, 1995), además de la exogamia entre poblaciones divergentes y sus efectos deletéreos en su adecuación reproductiva (depresión por exogamia), aunque se considera que esta es menos relevante que la depresión por endogamia (Frankham *et al.*, 2010). En conjunto, este proceso cíclico de eventos deletéreos que conducen a una población y/o especie a su reducción severa, o en el peor de los casos, su extinción, y que es de efectos acumulativos; es conocido como vórtice de la extinción (Figura 1.2) (Frankham *et al.*, 2010).

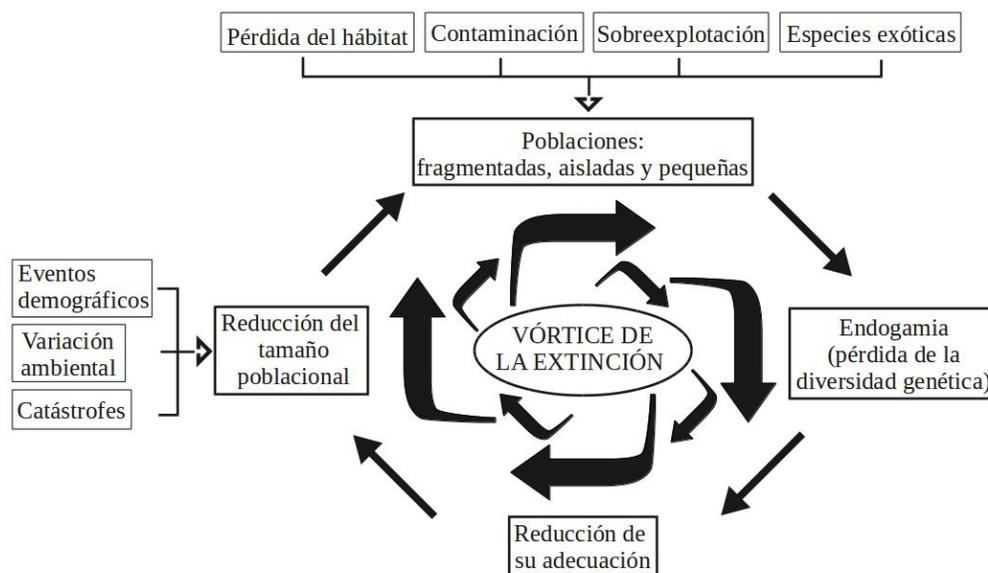


Figura 1.2. Esquematización del proceso deletéreo acumulativo denominado Vórtice de la Extinción (Frankham *et al.*, 2010).

Los factores genéticos afectan con mayor impacto a las especies bajo algún estatus de riesgo, ya que generalmente tienen poblaciones reducidas o declinando en su tamaño (IUCN, 2017), y en cada población la endogamia, deriva genética y por ende la pérdida de diversidad genética son inevitables (Figura 1.2) (Frankham *et al.*, 2010). La relación entre tamaño poblacional, endogamia y pérdida de la diversidad genética es que mientras más reducida sea la población, es mayor la probabilidad de

aparearse con un pariente (generando mayor endogamia), ello a su vez erosiona la diversidad genética; la tasa de decremento de la diversidad genética y el incremento de la endogamia es inversamente proporcional al tamaño poblacional (Figura 1.2) (Frankham, 1995a).

En resumen, la variación genética es considerada la materia prima sobre la cual actúa la selección, y por ende es crítica para la adaptación y otros cambios evolutivos; de igual forma puede ser especialmente importante en el caso de fluctuaciones ambientales abruptas, dónde la evolución también debe ser acelerada si la población consigue persistir (Burger y Lynch, 1995; Lande y Shannon, 1996). Sin embargo, es frecuente que los cambios ambientales rápidos estén asociados a actividades humanas que podrían disminuir la variación genética (ej. De Pippo *et al.*, 2006). Esto necesariamente compromete los procesos evolutivos (DiBattista, 2008).

La variación genética refleja un balance entre selección, mutación y/o deriva genética, así sus patrones dependerán de la historia evolutiva y como las actividades humanas impactan diferencialmente a esas fuerzas evolutivas a través de las poblaciones y su uso, lo cual se reflejará con distintos grados de erosión en la variación genética. El efecto antropogénico (por desplazamiento, contaminación, agricultura, ganadería, desmonte, especies exóticas, sobreexplotación, confinamiento, fragmentación, cautiverio y cacería) reduce el tamaño poblacional e incrementa el aislamiento de las poblaciones que a su vez aumenta la intensidad con que afecta la deriva génica a las mismas, y consecuentemente se reduce su variación genética (DiBattista, 2008; Frankham *et al.*, 2010). A la luz de esta reducción, se ha reportado que las actividades cinegéticas en particular, ejercen una fuerte selección direccional, sesgándose a los organismos con cualidades fenotípicas atractivas como trofeo de caza (astas o cornamenta grande). El problema es que eventualmente pueden eliminar alelos o genotipos de una población, tanto por la selección ejercida por las preferencias cinegéticas como aleatoriamente, a través de la deriva genética (Fitzsimmons *et al.*, 1995; Coltman *et al.*, 2003). Así entonces, la perspectiva es que habría una disminución de la variación genética en la especie bajo presión por cacería (DiBattista, 2008).

CACERÍA DEPORTIVA Y CONSERVACIÓN BIOLÓGICA

Las actividades de cacería necesitan funcionar bajo normas delimitadas en planes de manejo oficiales. Las normas debieran abarcar todos los aspectos de la biología, demografía, historia y genética de las poblaciones, sobre todo las que han sido sometidas a algún tipo de manejo durante un tiempo

considerable y ya presentan poblaciones reducidas. En México los planes de manejo para especies cinegéticas comprenden una serie de acciones y estrategias para procurar la permanencia de las mismas. Sin embargo, se sabe que tiende a conservar sólo lo que es apreciado y valorado, aquello que integra los complejos intereses de individuos, productores, organizaciones e instituciones -lo cual en principio, deja fuera a una gran gama de especies, todas importantes- (SEMARNAP, 2000).

Históricamente se han propuesto esquemas que en teoría funcionarían para incrementar los tamaños poblacionales, aprovechando con sustentabilidad a los organismos, y que propone, entre otras cosas, la creación de encierros o ranchos reproductivos, dentro de los cuales se han confinado a las especies en un ambiente que ecológicamente dista de su hábitat natural. En esas áreas se consideran acciones que abordan diversidad biológica, marcos jurídicos e institucionales, sectores participantes, políticas públicas, cooperación social y potencial económico; sin embargo el manejo de la vida silvestre ha tenido un gran énfasis en la demografía de especies cinegéticas y relativamente poca atención a los efectos de la cacería, el cautiverio, reproducción deliberada, y selección de caracteres morfológicos (cuernos y astas) sobre la diversidad genética o la evolución de las poblaciones (Rhodes y Smith, 1992; SEMARNAP, 2000; SEMARNAP/INE, 2000; SEMARNAP/INE, 2000a; SEMARNAT, 2007; Gallina-Tessaro *et al.*, 2008).

DiBattista (2008) encontró que la reducción y fragmentación poblacional (asociada a presión antropogénica), reduce notablemente la diversidad genética (por endogamia y deriva genética) dependiendo del tipo de presión, pero la cacería ordenada y bien instrumentada no mostró un efecto relevante sobre los niveles de diversidad genética (Brigatti *et al.*, 2005; Loveridge *et al.*, 2006). Por otra parte, desde los 90's Ginsburg y Milner-Gulland (1994) hallaron que la presión selectiva intensa de la cacería dirigida a los machos adultos (principalmente por poseer los trofeos de mayor tamaño) podría causar un colapso espontáneo de la población. Por ejemplo, en el antílope *Saiga tatarica* -una especie asiática con sistema reproductivo 'harén'-, la tasa reproductiva se mantenía normal, pero cuando la proporción de sexos fue alterada por la cacería de los machos adultos y pasó del 2.5 a menos de 1 % de proporción de machos adultos reproductivos, sólo el 20 % de hembras concibió (Milner-Gulland *et al.*, 2003). En otro caso, Fergusson (1990) describe la intensa cacería del antílope sable macho (*Hippotragus niger niger*) para trofeo en Zimbabwe, afectando considerablemente el comportamiento territorial y de apareamiento, lo que derivó a una disminución en la tasa de partos y una elevada mortandad de terneros.

La cacería deportiva es una forma de aprovechamiento de la vida silvestre que, cuando es bien

instrumentada y manejada, puede ayudar a fomentar los objetivos de conservación de las especies y sus poblaciones mediante la creación de ingresos e incentivos económicos para la gestión y conservación de las especies objeto y sus hábitat, así como también para apoyar los medios de subsistencia locales. Sin embargo, si esta tarea está mal planeada, ejecutada y/o administrada, puede fallar en generar estos beneficios. Aunque muchas especies son presas de cacería deportiva -desde aves y roedores, hasta artiodáctilos- y teóricamente no tienen problemas importantes de amenaza (DiBattista, 2008).

Las actividades de cacería deportiva se desarrollan en casi todo el mundo, también en países en vías de desarrollo, donde la administración y gestión de la vida silvestre suelen estar precariamente desarrollados. Tal es el caso de las UMAs en México, las cuales son unidades de manejo de vida silvestre creadas a finales de los 90's por la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca – SEMARNAP, estos esquemas en abstracto son adecuados, pero en la práctica presentan deficiencias de diversa índole, ya que se han centrado en la generación de recursos económicos, descuidando la conservación de especies y sus hábitat (Guajardo y Martínez, 2004; SEMARNAT, 2004). Por lo que sus resultados son controversiales y poco convincentes desde el punto de vista biológico (Gallina-Tessaro *et al.*, 2008).

Las actividades cinegéticas actualmente se realizan en la mayoría de ocasiones por personas dispuestas a pagar grandes cantidades de dinero por la oportunidad de obtener legalmente una presa de cacería, usar instalaciones de hospedaje, guía, transporte, etc. Típicamente, implica autorizar de manera oficial un porcentaje de la población total de los organismos para cazarlos, y ello requiere en definitiva de una infraestructura de desarrollo que impulse la actividad de manera ordenada y consciente, lo que significaría que la extracción de organismos sería de alto valor económico, pero con poco impacto ecológico (Gallina-Tessaro *et al.*, 2008).

Comprender el contexto en el que se desarrollan las actividades cinegéticas es fundamental para entender el potencial que podría tener en cuanto a conservación. La vida silvestre comparte grandes extensiones de tierra con las poblaciones humanas y compite normalmente por el espacio y los recursos ambientales con otras formas de uso de la tierra económicamente productivas, como la ganadería, agricultura y minería. En este sentido, la vida silvestre puede imponer grandes costos a las comunidades locales, incluyendo daños materiales, daño de cultivos, competencia con el ganado por el pastoreo, o depredación de ganado. Cuando la vida silvestre impone estos costos, a menudo se ataca de forma directa a los organismos que los provocan (en los que podría haber especies de valor comercial) y finalmente sus poblaciones y hábitat se degradan mucho o se pierden. Bajo algunas circunstancias, la

cacería podría solucionar los problemas anteriores ayudando a darle un valor mayor a la vida silvestre y/o que complemente otras formas menos agresivas de uso de la tierra. Podría devolver beneficios a las comunidades (evidentemente a través de una gestión eficaz), fomentando la conservación de especies y hábitat para generar ingresos y motivar la inversión a nivel comunitario, privado y gubernamental para investigación, monitoreo, protección de hábitat y rechazo a la ilegalidad (Loveridge *et al.*, 2006; Miller, 2010; IUCN, 2012; Paulson, 2012; Tello-Leyva *et al.*, 2015; IUCN, 2016).

Si la cacería es bien administrada, suele generar valores más altos e impacta menos a los ecosistemas que otras alternativas económicas como agricultura, ganadería o turismo. En el Norte de México, sólo en 2002 se estimó que la cacería deportiva generó \$2,882 millones de pesos; sin embargo no se reporta si hubo algún porcentaje destinado a la conservación, pero si exponen claramente que hace falta asesoría técnica especializada para conservar mejor las poblaciones bajo aprovechamiento (Guajardo y Martínez, 2004; SEMARNAT, 2004). No obstante, si se carece de buena administración, monitoreo y vigilancia, se podría desencadenar efectos graves sobre las poblaciones animales: deterioro ecológico, sesgo en la estructura de sexo/edad y machos/hembras, disminución o extinción de poblaciones y efectos genéticos deletéreos (Miller, 2010; IUCN, 2012; Paulson, 2012; Tello-Leyva *et al.*, 2015; IUCN, 2016).

ARTIODÁCTILOS (ARTIODACTYLA), EL GÉNERO ODOCOILEUS Y EL GÉNERO OVIS: SU EVOLUCIÓN, ECOLOGÍA, GENÉTICA DE POBLACIONES, CONSERVACIÓN E IMPORTANCIA EN MÉXICO

Origen y Evolución de los Artiodáctilos

El orden Artiodactyla (artiodáctilos) son mamíferos ungulados de tallas medianas a grandes, caracterizados por un número par (dos o cuatro) de dedos provistos de pezuñas de los cuales apoyan al menos dos. Sus extremidades son usualmente largas. En su mayoría presentan ornamentaciones craneales en forma de cuernos o astas (perennes o anuales) y son de alimentación herbívora. Se distribuyen en todo el mundo excepto en la Antártida e islas oceánicas, aunque los que habitan en Australia han sido introducidos artificialmente. Poseen un complejo sistema glandular en las pezuñas, y regiones craneales e inguinal, cuya función principal es marcar sus territorios, durante cortejo y sexualidad (Wilson y Reeder, 2005). El grupo ha tenido una compleja historia evolutiva intercontinental (Heffelfinger, 2006).

Los artiodáctilos primigenios diversificaron e incrementaron su abundancia durante el Eoceno; en este mismo tiempo surgió un grupo de rumiantes primitivos considerados los precursores de los bóvidos (Heffelfinger, 2006). La línea evolutiva de los rumiantes tuvo importantes periodos de esplendor durante el Oligoceno, hace 24 - 34 Millones de años (Ma), con la aparición de *Leptomeryx* en Norteamérica y *Eumeryx* en Eurasia. *Leptomeryx* poseía características dentales semejantes a los cérvidos y bóvidos actuales. Por su parte *Eumeryx* representa la transición evolutiva entre los rumiantes primitivos y la subsecuente generación representativa de este grupo (Rose, 1996; Heffelfinger, 2006).

Al final del Oligoceno y el principio del Mioceno (≈ 24 Ma) hubo una gran diversificación y dispersión del suborden rumianta en el Norte de América y Eurasia (Romer, 1968; Pitra *et al.*, 2004), en donde evolucionaron grupos importantes: *Dromerycidae*, *Protoceratidae* y *Merycodontinae*; pero los dos primeros aún no presentaban astas ni cuernos queratinosos (Romer, 1966; Rose, 1996; Kuznetsova, 2005; Heffelfinger, 2006). Estos aparecieron en los Merycodontes, que aunque no son los ancestros de los cérvidos, son interesantes porque de ellos diversificaron especies con un único cuerno (Heffelfinger, 2006). Subsecuentemente, los grupos que se reconocieron como cérvidos primigenios fueron *Blastomeryx* en Norteamérica y en Eurasia *Dremotherium*, sin embargo *Blastomeryx* se extinguió (Webb, 2000). Durante el Mioceno abundaron antepasados de los artiodáctilos sin cuernos y con caninos notablemente grandes, características que aún conservan los venados almizcleros (*Moschus*) y los venados chinos acuáticos (*Hydropotes*). Se piensa que estos dientes caninos tenían una función semejante a las astas durante el cortejo y en batallas asociadas a territorialidad y selección sexual (DeMiguel *et al.*, 2006); estos grupos son considerados los posibles descendientes directos de los *Dremotherium* (Webb, 2000).

Dremotherium, junto con *Procervulus*, son considerados como los ancestros directos de los cérvidos Norteamericanos actuales (a pesar de tener su origen en Eurasia). *Procervulus* no sólo poseía caninos prominentes, sino también astas primigenias bifurcadas, lo cual lo supone como el génesis de la familia Cervidae y la evolución de las astas. En este sentido, el organismo al que se le considera el primer cérvido verdadero (Cervidae) fue el *Dicrocerus*, un pequeño cérvido del grupo de los *Procervulus* (Scott y Janis, 1987; Rose, 1996; Webb, 2000; Pitra *et al.*, 2004).

Dicrocerus aparece en Eurasia durante el Mioceno, tenía pequeñas astas comúnmente formadas por una sola bifurcación (Scott y Janis, 1987; Webb, 2000; Pitra *et al.*, 2004). Con la evolución y desarrollo estructural de astas más complejas, la ocurrencia de los grandes caninos fue decreciendo dentro de la familia. La reducción de los grandes caninos puede haber obedecido al cambio

de rol en la selección sexual, dando más relevancia al tamaño y funcionalidad de las astas; asimismo, este cambio en la dentición significó un cambio drástico en la dieta dominante de estos cérvidos. Se adaptaron una dieta estrictamente vegetariana que, por su relativamente bajo contenido proteico y alto contenido de fibra, requería de una masticación intensa y prolongada (los grandes caninos no lo permitían), entonces la versatilidad del patrón selenodonto (diente molar con pliegues verticales) y la hipsodoncia -tendencia a incrementar en altura la corona del diente- se tradujo como respuesta adaptativa a una amplia variedad de dietas, y hábitat con diferentes coberturas vegetales (Eisenberg, 1987; Rose, 1996; Pitra *et al.*, 2004; DeMiguel *et al.*, 2006; Heffelfinger, 2006).

Durante el Plioceno temprano varias especies migraron hacia Norteamérica a través del Estrecho de Bering, entre ellas un grupo de cérvidos muy semejante al *Dicrocerus* llegó hace aproximadamente 5 - 6 Ma y diversificó. En el registro fósil de Cervidae esta *Eocoileus gentryorum*, quien fue posiblemente el ancestro del género *Odocoileus* y de todos los cérvidos americanos (Pitra *et al.*, 2004; Heffelfinger, 2006). En Europa (Eurasia) no se ha encontrado evidencia de los organismos primitivos del género *Odocoileus*, lo cual indica que el género surgió en Norteamérica a partir de *Eocoileus* o algún otro ancestro común (Heffelfinger, 2006).

La evidencia arqueológica del Pleistoceno tardío sugiere que los organismos primitivos del género *Odocoileus* presentaban esencialmente las mismas características que los actuales, a reserva de sutiles diferencias que hay entre ambas especies del género (*Odocoileus virginianus* y *O. hemionus*) (Heffelfinger, 2006). Dichas diferencias aluden -en teoría- a que los *Odocoileus* primitivos se establecieron durante el Plioceno en distintas regiones: venado bura (*O. hemionus*) en el Occidente y venado cola blanca (*O. virginianus*) en el Oriente de Norteamérica; a partir de sus diferentes requerimientos ambientales cada especie se distribuyó hacia las áreas en que se ha registrado históricamente (Geist, 1986; Rose, 1996; Heffelfinger, 2006).

Por otro lado, los bóvidos son el grupo de ungulados más diverso y de igual forma su historia evolutiva es compleja y diversa. La evolución de esta familia se caracteriza por radiaciones adaptativas, migraciones a gran escala y extinciones masivas. Al día de hoy se reconocen cerca de 270 especies extintas, las cuales son consideradas los ancestros de las especies contemporáneas.

A pesar de su gran diversidad, el conocimiento evolutivo sobre los bóvidos es relativamente limitado. Los bóvidos divergieron de los cérvidos y giráfidos en Eurasia, durante la transición del Oligoceno al Mioceno, hace aproximadamente 23 Ma, gracias a la evolución de un sistema digestivo rumiante más avanzado este gran grupo pudo explotar nuevos ambientes de vegetación. Los cérvidos

evolucionaron en Eurasia desde el Mioceno temprano, apoderándose de regiones frías en latitudes mayores, mientras que los bóvidos se establecieron hasta la mitad del Mioceno y estaban mejor adaptados a temperaturas cálidas, lo cual facilitó su eventual migración hacia el continente Africano a medida que la temperatura mundial ascendía.

Eotragus fue un pequeño organismo semejante a una gacela, con cuernos queratinosos sencillos y rectos; es el organismo al que se ha considerado el primer bóvido verdadero, y surgió aproximadamente al mismo tiempo también en Europa y Asia hace aproximadamente 18 Ma. Habitaba sabanas boscosas, estos primeros grupos de bóvidos no eran tan diversos y solo había unos pocos géneros (Prothero y Schoch, 1994; Janis *et al.*, 1998; Prothero y Foss, 2007).

Al inicio del Mioceno, los bóvidos se diferenciaron en dos grandes linajes: Antilopinae y Bovinae; esta divergencia estuvo relacionada a un gran periodo de separación continental, en donde Antilopinae evolucionó en Asia y subsecuentemente llegó a África en donde primero se especializaron en hábitat secos y fueron reduciendo su tamaño. Una vez en África, se distribuyeron y adaptaron a ambientes tropicales y áridos, algunos migraron de vuelta a Asia y dieron origen al grupo Caprini y a otras especies que se adaptaron al nuevo medio. El registro fósil de Bovinae propone su origen en el Sur de Asia, desde donde divergieron en diferentes grupos: Boselaphini, Bovini y Tragelaphini. Tragelaphini migró a África donde ha sido evolucionado por al menos 15 Ma. Esta radiación durante la mitad del Mioceno, dió origen a la mayoría de tribus Antilopinae y Bovinae ya extintas (Prothero y Schoch, 1994; Janis *et al.*, 1998; Prothero y Foss, 2007).

Durante el Mioceno tardío, hace alrededor de 13 Ma, los bóvidos diversificaron rápidamente. Esta diversificación en parte se debió a que muchas especies consiguieron adaptarse a hábitat más abiertos, desde pastizales hasta altas montañas y a que fueron capaces de moverse con rapidez sobre las llanuras y desarrollaron dentición coronada, lo cual les permitió ampliar su dieta herbívora a especies de hierbas más rígidas.

Posteriormente, cuando se formaron las grandes capas de hielo hacia el fin del Plioceno e inicios del Pleistoceno, un gran número de bóvidos se adaptó también a climas fríos. La tolerancia adquirida al frío permitió que algunos organismos logaran cruzar el Estrecho de Bering a través del puente que formó el hielo e invadieron América durante el Pleistoceno, migraron hacia el sur y derivaron en diversos grupos de bóvidos como bueyes almizcleros, bisontes, cabras de montaña y el borrego cimarrón, entre otros, este último del género *Ovis* (género *Ovis*, Prothero y Schoch, 1994; Janis *et al.*, 1998; Prothero y Foss, 2007) (Figura 1.3). *Ovis* fué uno de los grupos que llegaron a América por

Bering, hace aproximadamente 85,000 años, a partir de donde se dispersaron hacia el Sur hasta llegar a Baja California hace unos 12,000 años (Lee, 1989). El borrego de América del Norte pertenece al género *Ovis* y se divide en dos especies: *Ovis dalli* y *O. canadensis* (Valdez y Krausman, 1999).

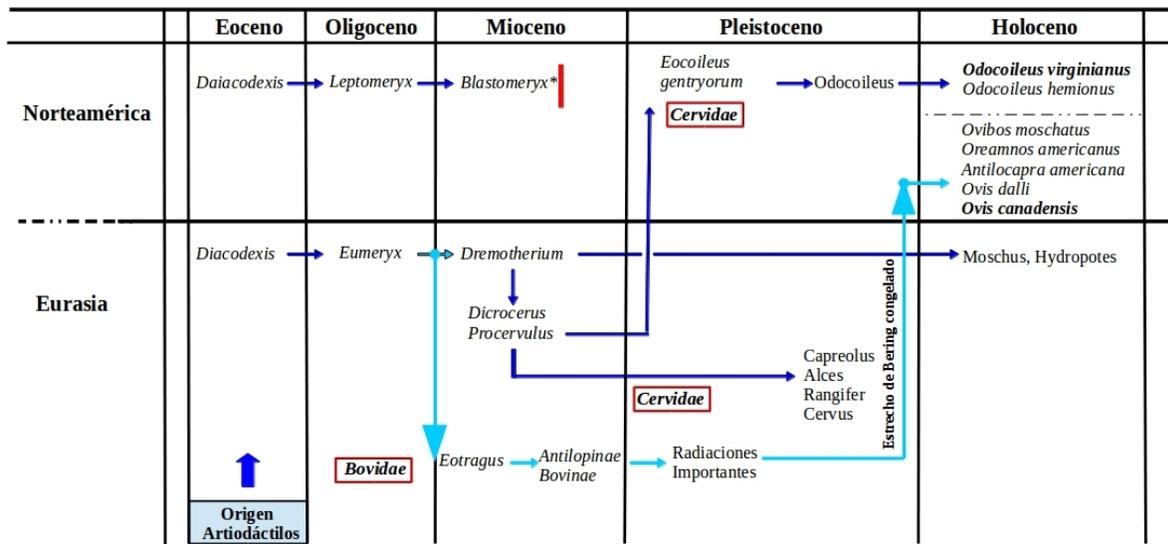


Figura 1.3. Esquema que representa el curso evolutivo paralelo del género *Odocoileus* (Cervidae) y *Ovis* (Bovidae).

Los Artiodáctilos de México

Los artiodáctilos nativos de México están representados por 10 especies: una de Antilocapridae, el berrendo (*Antilocapra americana*); dos especies de Bovidae, el bisonte americano (*Bison bison*) y el borrego cimarrón (*Ovis canadensis*); cinco especies de Cervidae incluyendo al wapití o elk (*Cervus canadensis*), al temazate rojo (*Mazama temama*), el temazate (*Mazama pandora*), el venado bura (*Odocoileus hemionus*) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*); y dos especies de Tayassuidae, el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) (Gallina y Mandujano, 2009).

En todos los Estados mexicanos existe al menos una especie de artiodáctilo nativo (Hall, 1981). El berrendo, bisonte, borrego cimarrón, elk y venado bura se encuentran en la región Neártica; el venado mazama, venado mazama rojo y pecarí de labios blancos se distribuyen en la región Neotropical, mientras que el venado cola blanca y el pecarí de collar tienen una distribución geográfica y ecológica mucho más amplia. La cacería histórica desmedida ha llevado a la extinción al bisonte americano y venado elk en México, aunque se han reintroducido algunas poblaciones (Pacheco, 2005;

Weber y Galindo-Leal, 2005). Por otro lado las especies de pecarí de labios blancos, berrendo y borrego cimarrón se han considerado en peligro de extinción (Cancino, 2005; March, 2005; March y Naranjo, 2005; Sánchez, 2005). Para el venado temazate no ha sido designado claramente su estatus de conservación (Gallina, 2005; Medellín, 2005). Las dos especies del género *Odocoileus* y el pecarí de collar no se consideran en peligro de extinción y su uso ha sido posible bajo ciertas restricciones y en el esquema de las UMAs (Galindo-Leal y Weber, 2005; March y Mandujano, 2005). En las últimas décadas han aumentado considerablemente los estudios sobre las especies de artiodáctilos en México, sin embargo aún existen brechas significativas en cuanto a su conocimiento (Mandujano, 2004b; Weber y González, 2003; Gallina *et al.*, 2007).

Las recomendaciones para la conservación difieren según la especie. Para el pecarí de labios blancos, Naranjo (2009) y Reyna-Hurtado (2009) sugieren que es fundamental mantener los hábitat tan extensos como sea posible, disminuir la fragmentación y aumentar la conectividad entre sus áreas de distribución. El borrego cimarrón -aunque es especie vulnerable- se autoriza para cacería bajo ciertas premisas; Alvarez-Cardenas *et al.*, (2009) enfatizan la importancia de los traslados inter-montañeses o suplantación de áreas de reproducción, restaurar elementos estructurales en sus hábitat e incrementar su conectividad entre poblaciones aisladas. Con respecto al venado cola blanca y su historial como especie cinegética e importancia en UMAs, Sánchez-Rojas *et al.*, (2009) propone complementar las estrategias en cautiverio y usar sustentablemente a la especie en áreas forestales.

El bisonte está bajo protección especial, pero solo en poblaciones silvestres (existen muchos ejemplares en cautiverio e híbridos con ganado vacuno), esto en una región que esta en evaluación para considerarse como reserva protegida (Ceballos y Olivia, 2005). El berrendo es una especie en riesgo en México pero se considera como estable en muchos lugares (Medellín *et al.*, 2005). Por su parte el venado bura no está amezado, sin embargo algunas de sus subespecies (*O. h. cerrocensis*, *O. h. peninsulae* y *O. h. sheldoni*) requieren atención para su conservación (Weber y Galindo-Leal, 2005b). El venado temazate no esta considerado como en peligro, pero si se considera como especie frágil (Gallina, 2005; Medellín, 2005) así como el borrego cimarrón (SEMARNAP/INE, 2000). El venado cola blanca, wapití, temazate rojo y pecarí no se consideran en riesgo (sobre todo el pecarí de collar) quien tiene una distribución amplia y es aprovechado en México (Mandujano, 1999). La situación en conservación, estrategias, y sus niveles de diversidad genética de los artiodáctilos mexicanos no es del todo clara, y todos requieren atención en diversos aspectos. Sin embargo nos vamos a centrar en el borrego cimarrón y el venado cola blanca de México, ya que son las especies cinegéticas con mayor

impacto ecológico, económico, cultural, histórico y social (Gallina y Mandujano, 2009).

EL BORREGO CIMARRÓN (*OVIS CANADENSIS*)

Biología del Borrego

El borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) es un artiodáctilo de la familia de los bóvidos, la cual comprende 45 géneros y 124 especies. *Ovis* es uno de los géneros más ampliamente distribuidos en todo el mundo con 5 especies silvestres distribuidas en África, Europa, Asia y Norteamérica (*Ovis ammon*, *O. orientalis*, *O. canadensis*, *O. dalli* y *O. nivicola*) y una subespecie domesticada (*Ovis orientalis aries*) (Lee, 1989; Wilson y DeeAnn, 2005). El rasgo fenotípico y característico de *O. canadensis* lo constituyen sus cuernos, que son el resultado de un largo proceso evolutivo mediado por la selección sexual. Juegan un papel importante en la competencia entre machos y en la elección por parte de las hembras. Pueden llegar de 70 a 100 cm de perímetro y alcanzar, junto con el cráneo, hasta 20 kg de peso (Smith y Krausman, 1988). Los machos adultos de esta especie pesan entre 70 y 91 kg, miden de 76 a 100 cm de altura a la cruz y de longitud aproximadamente 150 cm (Figura 1.4; **A**), las hembras son más ligeras y pequeñas, pesan en promedio 50 kg y tienen cuernos mucho más pequeños que los machos (Figura 1.4; **B**) (Shackleton, 1985; Smith y Krausman, 1988).

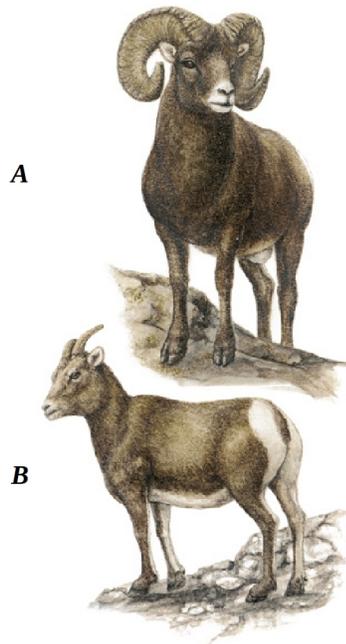


Figura 1.4. Ilustración que muestra el dimorfismo sexual del borrego cimarrón (*Ovis canadensis*). **A**) macho, **B**) hembra. Dibujo de “Elizabeth McClelland en Kays y Wilson *Mammals of North America*, Princeton University Press. 2002”.

El borrego cimarrón se distribuye en regiones áridas y montañosas, lo cual está asociado a actividades conductuales más que a modificaciones morfológicas o fisiológicas que se puedan considerar adaptativas a condiciones de aridez (Smith y Krausman, 1988). Las preferencias de hábitat varían de acuerdo con la hora, estación y edad, sus sitios clave más importantes son las áreas de forrajeo, de agua, de apareamiento, de crianza, de cobertura o reposo (cuevas o cavidades) y de escape. Lo sitios de escape son lugares rocosos y abruptos con vegetación baja, que le brindan una amplia visibilidad al animal, lo que le permite detectar depredadores a gran distancia y hallar fácilmente rutas de escape (Wishart, 1978; Shackleton, 1985; Smith y Krausman, 1988).

En cuanto a su reproducción, los apareamientos se dan entre otoño e invierno, por lo cual los nacimientos ocurren en primavera. La gestación tarda entre 150 y 180 días, tras lo cual usualmente nacen dos crías. Los recién nacidos son precoces, ya que pueden seguir a su madre sobre terrenos rocosos después de la primera semana, y al paso del tiempo solo buscan a su madre para alimentarse ocasionalmente, entre los 4 y 6 meses se han destetado por completo (Monson y Lowell, 1990; Festa-Bianchet, 1999; Valdez y Krausman, 1999). Las hembras maduran en cautiverio entre los 10 - 11 meses, pero hasta su segundo o tercer año de vida es cuando se reproducen. Debido a la fuerte competencia entre machos por el acceso a las hembras y por la jerarquía de la dominación basada en la edad, talla y sobre todo el tamaño de los cuernos, los machos normalmente se aparean hasta cumplir los 7 años (Monson y Lowell, 1990; Festa-Bianchet, 1999; Valdez y Krausman, 1999). El promedio de vida rebasa ligeramente los 10 años, con un máximo de 19, sin embargo en poblaciones con reproducción limitada su promedio oscila entre 6 y 7 años máximo (Shackleton, 1985; Festa-Bianchet, 1999).

Los borregos cimarrones poseen una excelente visión que los mantiene siempre alerta. Su visión les permite vigilar grandes distancias con precisión, saltando y ubicando posiciones estratégicas ya establecidas. Se ha estimado que puede ver con detalle cualquier movimiento hasta unos 1.5 km de distancia. En cuanto un individuo alcanza un afloramiento rocoso o precipicio está prácticamente seguro de casi cualquiera de sus depredadores (Monson y Lowell, 1990; Festa-Bianchet, 1999), para ellos son suficientes protuberancias de 5 cm para conservar una posición correcta y efectiva. Pueden desplazarse de protuberancia en protuberancia con separaciones de hasta 5 m, moviéndose en las superficies rocosas a 48 km/h y en las cuestas a 24 km/h.

La mayoría de poblaciones tienen movimientos que dependen de las estaciones del año. Durante verano utilizan las áreas altas y en invierno se concentran en valles protegidos (Festa-Bianchet,

1999; Valdez y Krausman, 1999). Los borregos son gregarios, pueden reunirse hasta 100 individuos, aunque son frecuentes grupos de 8 a 10. Los machos adultos normalmente están separados de las hembras y jóvenes durante la mayoría del año, formando a veces bandadas de solteros. Todos aprenden las rutas migratorias (Valdez y Krausman, 1999).

El borrego cimarrón habitó un área mucho más extensa que la que ocupa hoy, sin embargo ha sido exterminado en gran parte de su distribución histórica, principalmente en las montañas costeras de la Columbia Británica, Alberta, las Rocallosas de Canadá y USA, las Montañas Peloncillo de Arizona, la frontera con México, el extremo Noroeste de Arizona, en una gran proporción del Norte de Nevada y en la sierra montañosa de Chihuahua y Coahuila, en México. La reducción en su distribución y su fragmentación se deben principalmente por actividades antropogénicas (carreteras, urbanización, fragmentación de hábitat, ganadería, enfermedades y cacería) (Monson y Lowell, 1990; Valdez y Krausman, 1999; SEMARNAP/INE, 2000).

Los borregos en Norteamérica se pueden clasificar en dos tipos morfológicos: los de cuernos grandes (borrego cimarrón y sus subespecies) (Figura 1.5) y los de cuernos pequeños (los borregos *stone*, *Ovis dalli stonei*) (Valdez y Krausman, 1999). En México se encuentran tres de las siete subespecies reconocidas del género: *O. canadensis cremnobates* en Baja California Norte, *O. canadensis weemsi* en Baja California Sur y *O. canadensis mexicana* en Sonora (Figura 1.5). No obstante, esta clasificación es discutible, ya que se basa en características morfológicas, incluyendo rasgos anatómicos, tamaño y forma de los cuernos y la amplia gama de colores, las cuales son consideradas por algunos autores propias de sus hábitat y medio ambiente. Incluso existen desde principios de los 90's algunos estudios genéticos que cuestionan la designación subespecífica actual (Boyce *et al.*, 1996; 1999; Valdez y Krausman, 1999).

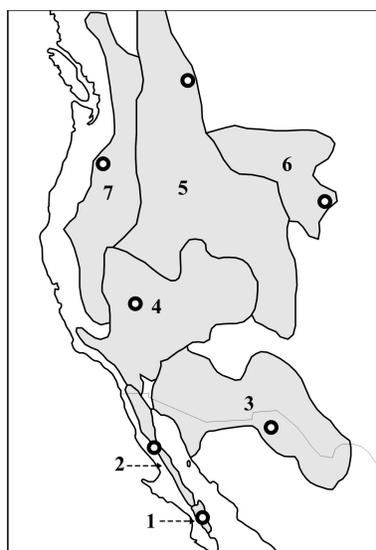


Figura 1.5. Distribución de las siete subespecies de *Ovis canadensis*: 1.- *O. c. weemsi* Goldman, 1937, Sierra de la Giganta, Baja California Sur. 2.- *O. c. cremnobates* Elliot, 1904, San Pedro Mártir, Baja California Norte. 3.- *O. c. mexicana* Merriam, 1901, Lago de Santa Maria, Chihuahua. 4.- *O. c. nelsoni* Merriam, 1897, Esmeralda Country, Nevada. 5.- *O. c. canadensis* Shaw, 1804, Montañas en Bow River, Alberta. 6.- *O. c. auduboni* Merriam, 1901, White Rivers en el sur de Dakota. 7.- *O. c. californiana* Douglas, 1829, Montañas Adams, Yakima Country. Las marcas en el mapa señalan las localidades tipo para cada subespecie (Monson y Lowell, 1990).

Importancia y Problemática

Ecológicamente los cimarrones poseen un papel fundamental, ya que son forrajeros significativos de pastos y arbustos en sus áreas de distribución; igualmente son fuente relevante de alimento (presas) para algunas aves rapaces y carnívoros (lobos, coyotes, osos, linceos y pumas, y ocasionalmente las águilas pueden depredar a algunas crías). Además, son foco de parásitos especializados como los nemátodos *Protostrongylus stilesi* y *P. rushi*, los cuales infectan a casi toda la población y probablemente coevolucionaron (Monson y Lowell, 1990; Festa-Bianchet, 1999).

Culturalmente, la especie ha sido objeto de un importante culto para diversas culturas del Norte de México. Existen pinturas rupestres que evidencian su relevancia en diversos puntos de su distribución histórica. Para los seris, desde tiempos ancestrales el borrego cimarrón ha sido un personaje clave en su mitología, cosmovisión y aprovechamiento para beneficio social, con un religioso respeto por su vida y sus restos. Existen evidencias óseas halladas en Tenochtitlán, lo cual supone que existió intercambio mercantil entre poblaciones del Centro y del Norte del país (Navarro y Ámbriz, 2008). Actualmente el valor económico de la especie representa un importante ingreso para las

comunidades en donde se distribuye, siendo el mamífero cinegético que mayor valor monetario por individuo ha tenido, ya que se tienen registrados valores que oscilan entre los \$30,000 y los \$80,000 dólares EUA por trofeo; además de que está considerado en el *Grand Slam* de borrego cimarrón en México (subespecies *O. c. weemsi* y *O. c. mexicana*, ya que *O. c. cremnobates* se encuentra en veda. En México se encuentra inscrito en la NOM-059-ECOL-1994 en la categoría “Protección Especial”, lo cual implica que las dos primeras especies no están en veda, pero si sujeto a condiciones que garanticen su permanencia (SEMARNAP-INE, 2000; Huerta-García *et al.*, 2015).

En un principio el aprovechamiento del borrego tal vez fue de carácter ritual y alimenticio; esto se supone debido a que se han hallado restos óseos de borrego cimarrón en sitios arqueológicos con aproximadamente 8,000 años de antigüedad (Lee, 1989). Sin embargo, no fue sino hasta el siglo XX que comenzó a explotarse más intensamente, ya sea como alimento o trofeo de caza, esta última actividad vigente en la actualidad. En cualquier caso, el aprovechamiento de la especie ha carecido de un manejo ordenado y racional (SEMARNAP/INE, 2000). Las poblaciones de borrego se vieron mermadas seriamente a partir de la segunda mitad del siglo XX, debido a la colonización del Oeste norteamericano y Norte de México, el crecimiento de caminos, asentamientos urbanos, la agricultura, la ganadería, fragmentación con cercos y bardas (confinándola a espacios sin recursos suficientes, competencia con el ganado por los recursos y enfrentándolos a las enfermedades del ganado doméstico); todo esto trajo consigo alteraciones abruptas al ecosistema, y con ello el cambio en la composición de especies tanto vegetales como animales (Monson y Lowell, 1990; Clinton *et al.*, 2005). Más allá de estos problemas, existe un gran desconocimiento por parte de los propietarios de las tierras con poblaciones de borrego cimarrón sobre los valores (ecológico, cultural e histórico) de su existencia, y los beneficios que de su conservación y aprovechamiento ordenado podrían derivar sumado al valor económico, ya que la presión financiera obliga a tomar decisiones económicas precipitadas que dejan fuera la contemplación a la conservación de la especie; además de elementos básicos como su biología, ecología y genética (Monson y Lowell, 1990; SEMARNAP/INE, 2000).

Genética de Poblaciones de Borrego Cimarrón

A finales de los 70's se publicó el primer trabajo con la especie (en Estados Unidos), que sugería una fuerte relevancia de los factores genéticos en el manejo y conservación del borrego cimarrón. En esa investigación se propone que los factores genéticos deben incluirse junto con

elementos veterinarios y ecológicos para diseñar las estrategias de conservación y permanencia de las poblaciones, ya que el impacto de la deriva genética podría mermar considerablemente a la población (DeForge *et al.*, 1979). A partir de este trabajo, se han realizado varios más sobre genética de poblaciones de borrego cimarrón, principalmente en EUA (Ramey, 1995; Gordon y Allendorf, 1996; Boyce *et al.*, 1996; 1999; Gutiérrez-Espeleta *et al.*, 2000; 2001; Hedrick *et al.*, 2001; Whittaker *et al.*, 2004; Worley *et al.*, 2004; Clinton *et al.*, 2005). En general los resultados sugieren una correlación entre la erosión de la variación genética y la permanencia viable de las poblaciones de la especie, la endogamia, y un número reducido de individuos (asociado a poblaciones pequeñas o fragmentadas), así como las barreras al flujo genético, lo que en conjunto reduce la variación genética y por ende la sobrevivencia de las poblaciones se deteriora (Gutierrez-Espeleta *et al.*, 2000; 2001; Whittaker *et al.*, 2004; Epps *et al.*, 2005; Hedrick, 2011).

En México existen pocos trabajos sobre genética de poblaciones del borrego cimarrón, algunos sólo incluyen unas cuantas muestra, como son los de Ramey, 1995; Hedrick *et al.*, 2001; Abad-Zavaleta *et al.*, 2013; y Gasca-Pineda *et al.*, 2013. No obstante, aún son pocos estudios, e insuficientes para integrar mejores estrategias de manejo, aprovechamiento y conservación que consideren los factores genéticos de la especie, ya que aunque se han estudiado poblaciones como la de Isla Tiburón, Sonora (Hedrick, *et al.*, 2001; Gasca-Pineda *et al.*, 2013), ésta es una población introducida, ya que su distribución original no incluía a la isla y sus fundadores fueron capturados y llevados de Punta Chueca, Sonora (Montoya y Gates, 1975).

Es claramente necesario evaluar genéticamente poblaciones de los Estados de Sonora, Baja California Sur y Baja California, en donde aún existen poblaciones naturales de borrego cimarrón (Valverde, 1976; Lee y López-Saavedra, 1993; 1994; Valdez y Krausman, 1999). También es relevante determinar, además de los niveles de variación genética de las poblaciones silvestres de borrego cimarrón, la de los ejemplares en confinamiento, qué relación existe entre ellas, y cuanta estructura genética presentan. Conocer estos aspectos permitirá complementar estrategias y planes de manejo específicos para aprovechar, conservar y procurar la permanencia de esta especie, manteniendo e incrementando su variación genética de manera integral junto con otros factores como los ambientales, ecológicos y demográficos (Hedrick y Miller, 1992; Bleich *et al.*, 1996; Fitzsimmons *et al.*, 1997; SEMARNAP / INE, 2000).

EL VENADO COLA BLANCA (*ODOCOILEUS VIRGINIANUS*)

El Venado y su Biología

El venado cola blanca es un artiodáctilo de talla mediana, caracterizado por un patrón de coloración blanco en la región trasera de las patas posteriores, el vientre y el área frontal de la cabeza. La coloración dorsal varía del café castaño al grisáceo en verano y al gris o pardo en la temporada invernal; durante su juventud es visible un patrón de manchas blancas dorsales. Su coloración dorsal varía según la localidad y época del año. La talla por su parte, varía notablemente entre poblaciones y subespecies (Aranda, 2000; Álvarez-Romero y Medellín, 2005). Los venados tienen un dimorfismo sexual muy evidente: el macho presenta astas deciduas ramificadas a partir de una rama basal principal (Figura 1.6; **A**); las hembras no tiene astas y son usualmente de talla menor (Figura 1.6; **B**) (Aranda, 2000).

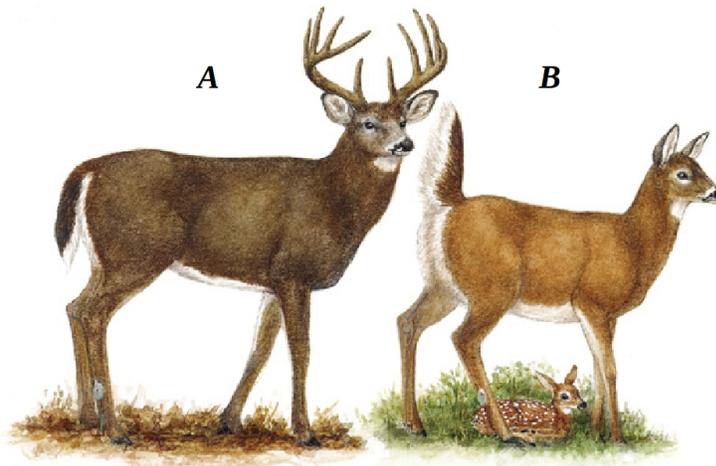


Figura 1.6. Ilustración mostrando la morfología y el dimorfismo sexual del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). **A)** macho, **B)** hembra. Dibujo por “Elizabeth McClelland tomado de Kays y Wilson *Mammals of North America*, Princeton University Press. 2002”.

El venado cola blanca presenta territorialidad facultativa, es decir que los machos adultos defienden su territorio (lo marcan tallando sus astas en los árboles o arbustos, y con señales olfativas de orina en hoyos cavados por ellos mismos) únicamente durante la época reproductiva (Galindo y Weber, 1998), las hembras sólo defienden las zonas de parto y crianza (Ozoga *et al.*, 1982). Los eventos de apareamiento ocurren entre junio y febrero, aunque varía un según las zonas geográficas: en regiones

tropicales se anticipa y en zonas áridas, templadas y frías, suele suceder más tarde (Aranda, 2000).

La gestación del venado cola blanca tiene una duración aproximada de 200 días y frecuentemente la camada consta de 1 a 3 cervatillos, las hembras primerizas tienen una cría, subsecuentemente pueden tener 2 o 3 si la abundancia de los recursos lo permite (Aranda, 2000; Ceballos y Olivia, 2005). Estos quedan totalmente bajo los cuidados parentales de la madre, destetándose a los 5 o 6 meses. Sin embargo, se ha observado que según la subespecie puede haber destete a los 2.5 meses; este fenómeno ocurre posiblemente debido al gasto energético más elevado que implica sobrevivir en ciertas zonas geográficas (lactancia, clima, recursos). La dispersión de los juveniles inicia entre el 1^{er} y 3^{er} año de edad y es secuela de la competencia intraespecífica por recursos, además se halla fuertemente ligada al sexo (Galindo y Weber, 1998).

El tamaño de su ámbito hogareño es muy heterogéneo según la subespecie, distribución, etapa reproductiva, recursos y hábitat; sin embargo se ha podido determinar en algunas poblaciones norteamericanas una extensión para las hembras de 5.18 km² y en los machos al rededor del doble, 10.57 km², en donde sus zonas núcleo son de 1.89 km² y 4.47 km², respectivamente (Ockenfels *et al.*, 1991). El venado cola blanca se desplaza por senderos que desembocan en zonas de alimentación, echaderos y rutas de seguridad, dichos senderos son identificables, ya que abundan los rastros de excretas y huellas (Aranda, 2000). La especie se estructura socialmente en una hembra y sus respectivas crías de la misma camada. Los machos por su lado sólo se agrupan durante la época no reproductiva. Estos grupos de machos con frecuencia incluyen 1 o 2 adultos con 2 o 3 jóvenes (entre 1.5 y 2.5 años) (Galindo y Weber, 1998). Las asociaciones de mayor envergadura no son comunes, aunque se han documentado grupos de dos hembras (madre e hija del año anterior) con las crías de la temporada (Villarreal, 2000).

El venado cola blanca se encuentra en poblaciones dispersas desde el Sur de Canadá hasta el Norte de Brasil y Boliva, en donde se distribuyen 38 subespecies reconocidas (Hall, 1981; Smith, 1991; Pitra *et al.*, 2004; Gilbert *et al.*, 2006). En México se distribuye a lo largo de todo el territorio nacional, excepto en la península de Baja California, y se reconocen catorce subespecies (Hall, 1981; Ockenfels *et al.*, 1991; Smith, 1991; Galindo y Weber, 1998; Ceballos y Olivia, 2005; Heffelfinger, 2006), aunque los límites geográficos entre cada una no son del todo claros (Mandujano *et al.*, 2010). Las subespecies distribuidas en México son: *O. virginianus couesi* (Norte-Centro de México), *O. v. texanus* (Norte de México), *O. v. carminis* (Norte de México), *O. v. sinaloae* (Oeste medio de México), *O. v. mexicanus* (Centro de México), *O. v. miquihuanensis* (Centro de México), *O. v. nelsoni* (Sudeste de México), *O. v.*

toltecus (Sur de México), *O. v. yucatanensis* (Sur de México, Yucatán), *O. v. veraecrucis* (Este de México), *O. v. oaxacensis* (Sur de México), *O. v. acapulcensis* (Sur de México), *O. v. thomasi* (Sudeste de México) y *O. v. truei* (Sur de México) (Hall, 1981; Smith, 1991) (Figura 1.7).



Figura 1.7. Área de distribución de las subespecies de venado cola blanca en México (Hall, 1981; Smith, 1991).

Importancia y Estado de Conservación en México

El venado cola blanca ha sido aprovechado desde épocas prehispánicas en gran parte de su distribución (Cibeira, 1977; Freidel, 1978; Galindo y Weber, 1998; Landa, 1982; Morley, 1965).

Durante toda la historia humana diversos organismos han sido parte relevante de su cosmogonía, de su cultura y sociedad; sin embargo, las pinturas rupestres sugieren que la fauna más ligada al hombre en América han sido los cérvidos, toda vez que representaban grupos de estos siendo cazados por figuras antropomorfas con lanzas y/o arcos, indicando con ello la relevancia que tenían desde entonces estos organismos (Serra y Valdez, 1989; Lorenzen *et al.*, 2011).

Pinturas rupestres de varias partes del mundo (África, España, Italia, Chile, Bolivia y México, por ejemplo) sugieren que sus autores poseían un conocimiento amplio de las presas representadas; sabían dónde y cómo cazarlos, sus hábitos, costumbres, todo ello resultado de una interacción constante, que posiblemente con el paso del tiempo fue tomando matices mágicos y religiosos, pasaron de ser una fuente fundamental de alimento y diversos usos domésticos a ser plasmados como deidades y una manifestación del mundo humano. La visión se metaforiza a partir de eventos asociados a los venados, por ejemplo, la sucesión anual de sus astas ha representado -metafóricamente hablando- el crecimiento, renacimiento, fecundidad y la renovación del mundo hasta nuestros días. En muchos pueblos indígenas mexicanos (huicholes, mazahuas, mexicas, kikapus, tarahumaras, tepehuanos, yaquis, coras, seris) los venados han sido representados como un hermano, un animal totémico ó un dios/héroe; razón de reverencia, fiestas, danzas, leyendas ó tradiciones religiosas (Greenberg, 1992; Mandujano y Rico Gray, 1991). En particular la cultura yaqui está enriquecida con tradiciones ligadas conceptualmente al venado, manifestadas principalmente con la Danza del Venado, caza simbólica de este animal (Galindo y Weber, 1998). El venado cola blanca ha fungido como un importante vehículo económico de los pueblos indígenas y mestizos, derivado del consumo de su carne y el uso de pieles en la industria peletera (vestido, calzado, artesanías) (Galindo y Weber, 1998; Greenberg, 1992; Mandujano y Rico Gray, 1991).

Las actividades económicas con el venado cola blanca, sobre todo las cinegéticas, se han fraguado incipientemente como estructurales -económicamente hablando- en diversas regiones de su distribución. México forma parte del llamado *Grand Slam* de la especie, que a cuatro subespecies distribuidas en el Norte del país: *O. v. texanus*, *O. v. couesi*, *O. v. carminis* y *O. v. miquihuanensis* (Galindo y Weber, 1998; Villarreal, 2002). El *Grand Slam* cinegético se refiere, básicamente, a la obtención de trofeos de cacería de un grupo de especies o subespecies, como una "colección", y en tal situación, el venado cola blanca se ha postulado como la especie de caza mayor más importante de México y Norteamérica en cuanto a número de individuos cazados por temporada (Galindo y Weber, 1998; Guajardo y Martínez, 2004; Leopold, 1959).

Los detalles financieros sobre la derrama económica vía actividades cinegéticas en México son escasos; Guajardo y Martínez (2004) presentaron datos para la región Norte de México durante la temporada 2001-2002 (principalmente por aprovechamiento de venado cola blanca *Odocoileus virginianus*, venado bura *Odocoileus hemionus* y borrego cimarrón *Ovis canadensis*): derrama económica total (cazadores nacionales y extranjeros) \$2,882,275,959 que enmarca en ello salarios, ganancias, cintillos, servicios y empleos; de esta cantidad, la distribución por Estado quedó de la siguiente manera: Nuevo León \$848.2, Tamaulipas \$678.6, Coahuila \$645.9, Sonora \$592.7, Chihuahua \$78.7 y Baja California \$38.2 millones de pesos. Lo cual indica la importancia económica de este tipo de actividades, y considerando que el venado cola blanca se ha postulado como la especie de caza mayor más importante, por el número de individuos, tenemos entonces un reservorio de oportunidades de crecimiento rural, ecológico y de conservación a gran escala (Guajardo y Martínez, 2004).

Por otra parte, el venado cola blanca es un componente ecológico importante en varios sentidos. Sus principales depredadores son el puma (*Puma concolor*), el jaguar (*Panthera onca*), el coyote (*Canis latrans*), el lince (*Lynx rufus*) y el ocelote (*Leopardus pardalis*). El oso negro (*Ursus americanus*) y el águila real (*Aquila chrysaetos*) ocasionalmente depredan alguna cría. En el caso del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*), el venado cola blanca era la presa principal en México, de tal forma que su presencia es fundamental para la permanencia del lobo. Asimismo, sus restos son devorados por fauna carroñera como zopilotes, aves rapaces, cuervos; además es fuente importante de calcio y fósforo para pequeños mamíferos al roer sus restos óseos y astas (Galindo y Weber, 1998). Como consumidor, el venado es un herbívoro importante, modifica y determina la estructura de los tipos de vegetación al ramonear árboles y arbustos, además es un dispersor relevante a gran escala de semillas endozoocoras (Myers, 2004) y exozoocoras (Galindo y Weber, 1998). En algunos casos, mediante las heces contribuye a la germinación exitosa de algunas plantas, como la ciruela de huesito o jobo *Spondia purpurea* (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999). En resumen, la presencia y abundancia del venado es fundamental para la integridad ecológica de los hábitat y ecosistemas.

A pesar de la evidente relevancia de los venados en muchas vertientes y a que desde 1850 se han reportado investigaciones sobre distribución, taxonomía, biología reproductiva, parasitología, etología, manejo, ecología, genética y enfermedades sigue habiendo huecos importantes de conocimiento sobre la especie, especialmente en México. Hoy en día se desconoce la densidad de las poblaciones silvestres mexicanas, que sin embargo se infieren cualitativamente, dada la intensidad de

las actividades cinegéticas, antrópicas, deforestación, pérdida y fragmentación del hábitat (Mandujano, 2004), así como la mayor parte de los datos genéticos de las poblaciones, como veremos a continuación.

Genética de Poblaciones del Venado en México

En cuanto a investigaciones sobre genética de poblaciones y filogeografía de venado cola blanca existen diversos trabajos realizados en Estados Unidos (Kennedy *et al.*, 1987; Karlin *et al.*, 1988; Breshears *et al.*, 1988; Ellsworth *et al.*, 1994; Cathey *et al.*, 1998; Purdue *et al.*, 2000; DeYoung *et al.*, 2002; Van Den Bussche *et al.*, 2002; DeYoung *et al.*, 2003; Doerner *et al.*, 2005, entre otros), uno para Canadá (Cowan y Johnston, 1962), otro para Venezuela (Moscarella *et al.*, 2003) y sólo dos publicados para México (Logan-López *et al.*, 2007; De la Rosa-Reyna *et al.*, 2012). En general, los autores han reportado niveles muy variables de diversidad genética (de moderados a altos) pero en general poca diferenciación entre poblaciones. En el caso de los trabajos de filogeografía, se ha encontrado que los factores determinantes de la diferenciación en los linajes genéticos son las barreras geográficas y ambientales, y que no hay alguna concordancia clara entre la clasificación taxonómica subespecífica y los patrones de diferenciación.

Para el caso de México, Logan-López y colaboradores (2007) describen los haplotipos mitocondriales de la muestra de los estados de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, su distribución, y cómo se relacionan, sin profundizar en los niveles de diversidad genética o la diferenciación, indican descriptivamente altos niveles de diversidad genética en la zona de estudio, en específico para estas poblaciones. De la Rosa-Reyna *et al.* (2012) describe la diversidad genética con 12 marcadores microsatélites de individuos provenientes de Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila, San Luis Potosí, Veracruz, Sinaloa y Yucatán, afirmando que la diversidad genética hallada es similar a la encontrada en otras poblaciones, en contraste con otros estudios describe una considerable estructura genética. No obstante, en México las poblaciones de venado cola blanca están disminuyendo, el estado de la mayoría de éstas es desconocido (IUCN, 2017a) y de igual forma su diversidad y estructura genética podría estar siendo afectada (Frankham *et al.*, 2010; Hedrick, 2011). Así podemos concluir que actualmente desconocemos los niveles de diversidad genética, diferenciación genética, patrones de flujo entre poblaciones, procesos filogeográficos y dinámica poblacional histórica a gran escala geográfica para las poblaciones mexicanas. En este contexto, la especie no está contemplada en la NOM-059-

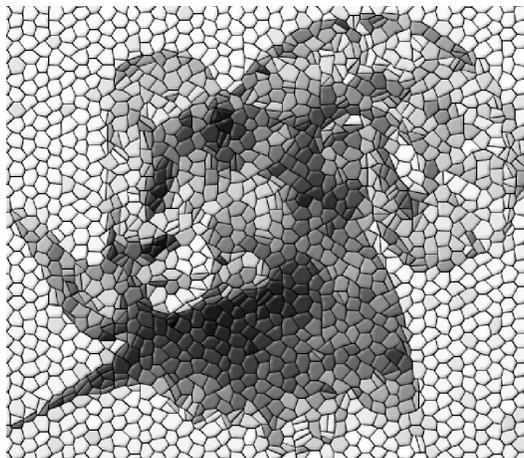
SEMARNAT-2010 bajo ninguna categoría de riesgo (SEMARNAT, 2010); ninguna subespecie está incluida en apéndices de la CITES (*The Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora*) (Sánchez *et al.*, 1998), y en el caso de la Lista Roja (*Red List*) de la IUCN (*The International Union for Conservation of Nature*), se encuentra considerada únicamente en el estatus "LC" (*Least Concern*) ó Preocupación Menor (Baillie *et al.*, 2004).

CAPÍTULO II. GENÉTICA DEL BORREGO CIMARRÓN (*Ovis canadensis*)

Resumen.— El borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) es un artiodáctilo mediano de la familia Bovidae. El género llegó a América a través del Estrecho de Bering hace aproximadamente 85,000 años, desde donde se extendió hasta llegar al Norte de México en Baja California Sur, Sonora y Coahuila (alrededor de hace 10,000 años). La especie ha sido erradicada recientemente en gran parte de su distribución. El tamaño censal máximo de los borregos se ha estimado en dos millones, no obstante en la actualidad sólo ocupa el 4 % de su distribución original. Se han realizado trabajos de investigación sobre diversidad genética en poblaciones de *O. canadensis*, principalmente en Canadá y Estados Unidos. Sin embargo, en México aún son pocos e insuficientes dichos estudios, por tal razón se vuelve indispensable profundizar en los análisis de las poblaciones de Sonora y Baja California Sur. El presente estudio se realizó con el objetivo de conocer y describir los niveles de diversidad genética y estructura genética de poblaciones de borrego cimarrón de Sonora y Baja California Sur, México, en vida libre y de encierro con fines de manejo, aprovechamiento y conservación. Se realizaron extracciones de ADN de tres diferentes tipos de tejido (muscular, hepático y capilar; 117 muestras/individuos en total). Los productos se amplificaron a través de reacciones de *PCR* con cuatro marcadores moleculares *ISSR* (91 loci). Para las poblaciones delimitadas por su origen y tipo de manejo se obtuvo un estimado de diversidad genética total (H_E) de 0.2623 ($N = 117$). En el caso de Sonora Encierro (*CS*, $N = 49$) fue 0.2599, para la de Sonora Vida Libre (*WS*, $N = 29$) 0.2370, y para la de Baja California Sur Vida Libre (*WBCS*, $N = 39$) de 0.2521. En los grupos formados con análisis bayesianos (*Hickory 1.1*), el valor para toda la muestra fue de $H_E = 0.265$ ($N = 117$), en Sonora Encierro (*CS*) 0.2597, para Sonora Vida Libre (*WS*) 0.2466 y para Baja California Vida Libre (*WBCS*) 0.2543. El estimado de diferenciación genética (θ) mostró un valor para la muestra total de 0.071, además se obtuvo un estimado para *WS/WBCS* (0.0863) y para *CS/WBCS* (0.0661). Para los análisis con inferencia bayesiana (*Structure v2.3.4*) se obtuvo un estimado de θ para la muestra total de 0.062. Las poblaciones de borrego cimarrón de México evidencian índices de diversidad genética relativamente bajos, además de que se encontraron bajos niveles de estructura, diferenciación, y de distancia genética, esto posiblemente sea la secuela de su colonización reciente (población periférica), lo cual significa que han tenido poco tiempo para divergir, así mismo probablemente el aprovechamiento histórico haya tenido un impacto detectable en los estimados de la especie. Nuestra investigación es una de las primeras en describir la diversidad genética de poblaciones de borrego cimarrón continentales en

México, toda vez que se han realizado trabajos en poblaciones isleñas y en poblaciones extranjeras. No obstante es necesario profundizar en su estudio con marcadores moleculares de mayor resolución para determinar con ello mejores acciones de manejo, aprovechamiento y conservación.

Artículo Publicado.— **Rodríguez-Rodríguez, M. A., J. Gasca-Pineda, R. A. Medellín, and L. E. Eguiarte. 2015.** Analisis of genetic diversity of bighorn sheep (*Ovis canadensis*) from Mexican populations. *Journal of Mammalogy*. 96(3): 473-480.



● *Ovis canadensis*, Zimmerman, 1780 ●



Analysis of genetic diversity of bighorn sheep (*Ovis canadensis*) from Mexican populations

MARCO A. RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, JAIME GASCA-PINEDA, RODRIGO A. MEDELLÍN, AND LUIS E. EGUIARTE*

Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, anexo al Jardín Botánico, Ciudad Universitaria, Apdo. Postal 70-275, Coyoacán, México, D.F., C.P. 04510, México

* Correspondent: fruns@unam.mx

The current distribution of the bighorn sheep in Mexico represents a reduced proportion of its original area. Previous population genetics studies conducted in Mexico have only included data from Tiburon Island in the Gulf of California and few individuals from the continent. The aim of this article was to describe aspects of the population genetics of Mexican bighorn sheep in order to aid in the management and conservation of the species. We analyzed 117 samples from the states of Sonora and Baja California Sur using 91 intersimple sequence repeat loci. Our results indicated that the Mexican samples of bighorn sheep have relatively low levels of genetic diversity ($H \approx 0.26$) and low genetic differentiation ($\theta \approx 0.07$) that may be the result of the recent colonization and origin of the populations in Mexico. The individuals from Southern Baja California are genetically different from the Sonoran sample, but this genetic differentiation is low, perhaps due to the low levels of genetic variation of the Mexican populations. The results obtained in this study are relevant for population management of the bighorn sheep in Mexico in order to design translocation plans and management strategies to maintain genetic diversity and, in consequence, the health and future survival of the populations.

Key words: bighorn sheep, conservation genetics, genetic differentiation, genetic diversity, ISSR, Mexico

© 2015 American Society of Mammalogists, www.mammalogy.org

The current total population of bighorn sheep (*Ovis canadensis* Shaw 1804, Bovidae; Shackleton 1985) is approximately 33,000 individuals distributed across North American mountain ranges, from southwestern Canada to northern Mexico (Buechner 1960; Sandoval 1985; Smith and Krausman 1988; Lee 1989; Festa-Bianchet 1999, 2008; Valdez and Krausman 1999). Nevertheless, the current populations represent only approximately 4% of the original distribution of the species (Buechner 1960; Ceballos and Oliva 2005). This reduction is attributed to habitat destruction and modification resulting from urban growth, the development of highways, increased competition for resources with humans and livestock, and diseases propagated from domestic sheep, goats, and cattle (Buechner 1960; Smith and Krausman 1988; Monson and Lowell 1990).

In particular, the historical distribution of the bighorn sheep in Mexico comprised 3 main areas, the Vizcaíno Desert on the Baja California peninsula, northern Sonora and Baja California, and from northern Chihuahua to Coahuila (Sandoval 1985; Ceballos and Oliva 2005; Medellín et al. 2005; Fig. 1A). However, the bighorn sheep populations from the Mexican states of Chihuahua, Coahuila, and Nuevo Leon were eradicated in the last century, and the remaining

populations in other areas of Mexico are highly fragmented and have low population numbers (Sandoval 1985; Smith and Krausman 1988; Ceballos and Oliva 2005), although currently the Sonora and El Vizcaino populations are reported to be stable (Lee 1997, 2003).

Recently, a number of ranches called UMAs (*Unidad de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre*, for sustainable management and conservation) and PIMVS (*Predios o Instalaciones que Manejan Vida Silvestre*, only handling animals in captivity without reintroduction of individuals to wildlife), designated by Mexican law, have increased the total number of individuals of the species (Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca [SEMARNAP]/Instituto Nacional de Ecología [INE] 2000; Secretaría de Medio Ambiente Naturales [SEMARNAT] 2013). Nowadays, the legal hunting activities in Mexico are primarily conducted in the states of Baja California Sur and Sonora, while in the state of Baja California Norte, hunting has been banned intermittently since 1917 until the early 1990s, when it was definitively banned (Mellink 1993; SEMARNAP/INE 2000; Medellín et al. 2005). However, poaching has overwhelmed the law enforcement capabilities of Mexican federal and state conservation

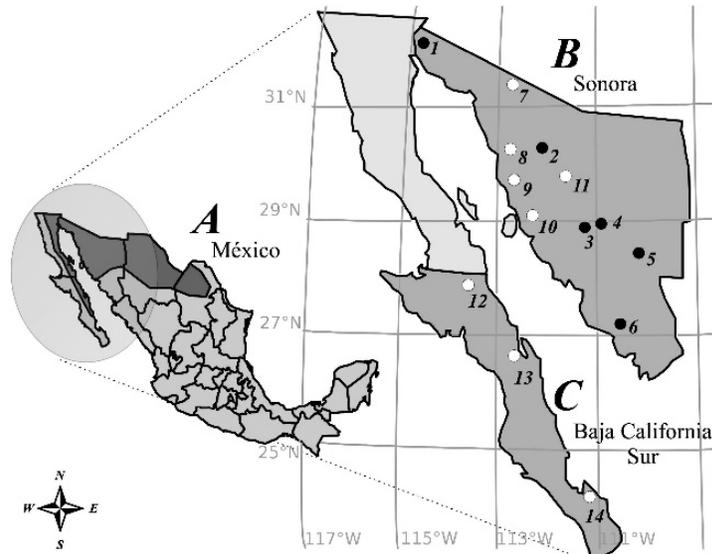


Fig. 1.—Bighorn sheep (*Ovis canadensis*) in Mexico. A) Distribution of bighorn sheep in Mexico. B) Samples from Sonora; black circles represent the captive group (CS; $n = 49$. 1: La Esperanza, 2: Gran Chaparral, 3: El Churi, 4: Los Chinos, 5: Las Animas, and 6: Agua Blanca) and white circles represent the wild group (WS; $n = 29$. 7: El Cubabí, 8: La Candelaria, 9: La Tordilla, 10: Santa María, and 11: Noche Buena). C) Samples from Baja California Sur; white circles represent the wild group (WBCS; $n = 39$. 12: El Vizcaino, 13: San Javier, and 14: La Noria).

agencies, thereby representing an additional threat to bighorn sheep populations (Franklin 1980; Medellín et al. 2005).

The population and conservation genetics (Frankel and Soule 1981; Nei 1987; Frankham et al. 2010) of bighorn sheep have been described in different studies (Gutiérrez-Espeleta et al. 2000, 2001; Whittaker et al. 2004; Epps et al. 2005). Some studies have included samples from the Tiburon Island in the Gulf of California, in Mexico, and a few individuals from the mainland (i.e., Montoya and Gates 1975; Ramey 1995; Hedrick et al. 2001; Abad-Zavaleta et al. 2011; Gasca-Pineda et al. 2013). The aim of this article is to describe aspects of the population genetics of Mexican bighorn sheep. This information is relevant for the management and conservation of the species, since it is important to integrate the genetic population data into programs in sustainable management and conservation in order to make more effective decisions on the long-term conservation of gene pools of organisms (Franklin 1980; Frankham et al. 2010). We analyze samples from the states of Sonora and Baja California Sur, Mexico, using intersimple sequence repeats (ISSRs) as molecular markers (Zietkiewicz et al. 1994; Tsumura and Strauss 1996; Nagaoka and Ogihara 1997; Wolfe et al. 1998; Wolfe and Liston 1998; Bomet and Branchard 2001). ISSRs have been used recently in several studies of genetic diversity and structure in different artiodactyls and other mammals (Kol and Lazebny 2006; Machkour-M'Rabet et al. 2009; Pashaei et al. 2009; Antunes et al. 2010; Aytekin et al. 2010; Al-Otaibi and Fahmi 2011; Askari et al. 2011; Zamani et al. 2011). Our results indicate that natural populations of bighorn sheep in Mexico exhibit relatively low levels of genetic diversity and low genetic differentiation, patterns that can be the result of the relatively recent colonization and origin of the populations.

MATERIALS AND METHODS

Description of sampling site.—Samples were collected from both wild and captive populations in the states of Baja California Sur and Sonora (UMAs or PIMVS; Figs. 1B and 1C) as part of the Recuperation Program of Mexican species (SEMARNAP/INE 2000) and hunting activities. In total, we obtained 117 samples from muscle, liver, and hair. The samples were originally labeled according to their geographic origin and whether they came from wild or captive populations. The 117 individuals were thus divided into the following groups: Captive Sonora (CS; $n = 49$), Wild Sonora (WS; $n = 29$), and Wild Baja California Sur (WBCS; $n = 39$; no captive populations from Baja California Sur were analyzed). The founder individuals of the captive populations were all obtained from adjacent wild populations in the same area. There are no records of translocation of founding individuals from geographically distant populations (Florentino Chillopa, Dirección General de Vida Silvestre-SEMARNAT, pers. comm. August 2014).

Muscle samples were retrieved from 77 mandibles following the hunting seasons of 1998–1999 and 2007–2008 (29 for the 1998–1999 and 88 for the 2007–2008 season), collected by the Federal Delegation of SEMARNAT in Sonora and Baja California Sur. Jaws were separated by removing individual antlers, dried in the sun, and stored in paper bags to keep them dry and prevent contamination. The procedure was the same for both seasons. The mandibles were collected in individual plastic bags and sent to our laboratory for further processing. The liver samples ($n = 14$) were obtained by the Dirección General de Vida Silvestre (SEMARNAT) during the 2007–2008 hunting

season. These samples were stored at -80°C , until further processing. Twenty-one hair samples from captive bighorn sheep were collected by the state of Sonora wildlife office (Área Técnica de la Dirección Forestal y Fauna de Interés Cienético) in 2008. An additional 5 hair samples from captive individuals were provided by the State of Sonora as part of the Programa de Restauración de Borrego Cimarrón en Coahuila—CEMEX, also in 2008. Hair samples were collected in paper envelopes and stored at -80°C until used. All our samples were obtained by government officials from animals that were hunted. No animal was harmed for the specific purpose of this study. We utilized samples of animals that were hunted for other purposes (Sikes et al. 2011).

DNA extraction.—DNA extraction methods were modified to accommodate the specific requirements of each tissue type. In the case of the muscle tissue, we employed 2 different methods of DNA extraction, as follows: 1) modified phenol–chloroform DNA extraction based on Higuchi et al. (1988) and 2) a DNA extraction kit (Qiagen, Dneasy, Qiagen Co., Austin, Texas). In addition to the methods described in each of the respective protocols, we washed and hydrated the samples with phosphate buffered saline solution (NaCl 170 mM, KCl 3.35 mM, Na_2HPO_4 12.7 mM, KH_2PO_4 2.20 mM, pH 7.4). In the case of liver and hair samples, DNA extraction was performed using a commercial kit (Qiagen, Dneasy) following the manufacturer's instructions.

Extracted DNA was visualized on 1.5% agarose gels stained with ethidium bromide (1 mg/l) using Tris–borate–EDTA buffer. DNA concentration was quantified using a biophotometer (Biophotometer AG 22331, Eppendorf, Hamburg, Germany) and was adjusted to 25 ng/ μl .

Polymerase chain reaction amplification.—DNA amplification was performed using 4 primers targeting the ISSRs (Invitrogen Custom Primers, Invitrogen, Carlsbad, California—Bomet and Branchard 2001), as follows: 841 (5'-GAG AGA GAG AGA GAG AYC-3'), 857 (5'-ACA CAC ACA CAC ACA CYG-3'), BCI (5'-CAC ACA CAC ACA CAC AAG-3'), and BCII (5'-CAC ACA CAC ACA CAC AGG-3').

Amplification was conducted according to the following conditions: for primer 857, 1 mM MgCl_2 ; 841, BCI, and BCII, 2.5 mM MgCl_2 ; dNTPs, 0.1 mM (Invitrogen); ISSR primers, 0.4 μM , Taq polymerase, 2 units per volume of reaction (Amplificasa, Mexico City, Mexico), DNA tempered at 1 μl (25 ng/ μl) and gauged to 25 μl with sterile water (Sigma Chemicals, Saint Louis, Missouri). Polymerase chain reactions (PCRs) were performed in a thermocycler (GeneAmp PCR System 2700, Applied Biosystems, Foster, California), using the following protocol: 94°C for 2 min initially, then 35 cycles of 30 s at 94°C, 45 s at 56°C (857), 48°C (841), or 52°C (BCI and BCII), 2 min at 72°C, and a final 2-min extension time at 72°C.

PCR products were analyzed by horizontal electrophoresis (Horizon 20-25 Life Technologies, Gibco BRL Horizontal Gel Electrophoresis Unit, Paisley, Scotland) in 2% agarose gels (Ultrapure Agarose, Invitrogen) stained with ethidium bromide (1 mg/l) using a 100-bp molecular weight ladder (Invitrogen) and photographed using a Gel Logic 100 Imaging System

(Eastman Kodak Company, New Haven, Connecticut). The bands weights were determined using the Kodak 1D version 3.6.3 software (Pizzonia 2001).

Diversity and genetic differentiation.—A matrix of the presence and absence of each detected band (locus) was constructed. This matrix was used to estimate the allelic frequencies of the amplified loci based on recessive alleles (q), considering that the populations are in Hardy–Weinberg (H–W) equilibrium (Hedrick 2009). Estimates of the allelic frequencies, genetic diversity (H_{EHW}), and proportion of polymorphic loci (% P) were estimated with TFPGA 1.3 (Miller 1997). To estimate the genetic differentiation of bighorn sheep groups, we calculated the coefficient of coancestry (θ —Weir and Cockerham 1984), an F_{ST} analog, calculated according to Weir and Hill (2002), again with TFPGA 1.3 (Miller 1997).

We also estimated the F' statistics and genetic diversity (H_{EB}) using a Bayesian approach that does not require H–W equilibrium assumptions, implemented in Hickory 1.1 (Holsinger 1999; Holsinger et al. 2002; Holsinger and Lewis 2003; Holsinger and Wallace 2004). The 3 models available were employed (full, $f = 0$, and $\theta^{\text{B}} = 0$ —Holsinger and Lewis 2003), and, using the deviance information criterion (DIC) comparison created by Holsinger et al. (2002) and Hellinger distance ($H-d$), we defined the best model for our data. DIC is a summary statistic for the 3 models (Holsinger and Lewis 2003). $H-d$ is the distance between the posterior distribution and the beta distribution, and it is interpreted as the percentage of non-overlap between the posterior distributions of the simulations. If $H-d = 0$, the simulated distributions are identical, while if $H-d = 1$, the distributions are completely different, without any overlap (Holsinger and Wallace 2004). The Hickory analyses were performed using 500,000 Markov chains (MCMC), a set burn-in of 50,000, and a thin of 100 for each case.

In order to obtain a better understanding of how the groups are structured, an analysis of molecular variance (AMOVA) was performed using Arlequin 3.5 (Excoffier et al. 1992; Schneider et al. 2010). This algorithm, unlike F_{ST} , identifies the subgroup hierarchical structure and does not require the a priori assumption of H–W equilibrium (Excoffier et al. 1992). Each group was randomly divided into 2 subgroups with the analysis performed on each. On the other hand, to evaluate the genetic distance between groups, we used the Nei's (1972) standard genetic distance (D) via TFPGA 1.3 (Miller 1997).

Finally, a Structure v2.3.4 (Pritchard et al. 2000) genotypic assignment with Bayesian methods was conducted (Pritchard et al. 2000; Falush et al. 2003, 2007), with the following settings: the analysis was run under an admixture model with 500,000 MCMC, a length burn-in period of 150,000, and a range of possible clusters (K) of 1–6, with 25 simulations per K . The most likely number of clusters was determined using the modal value of ΔK as recommended by Evanno et al. (2005).

RESULTS

Genetic diversity and differentiation.—In total, we were able to amplify 91 loci with 4 ISSR primers: 857 (27 loci), 841 (23 loci), BCI (23 loci), and BCII (18 loci).

The genetic diversity across the total sample, using an H–W equilibrium approximation, was $H_{EHW} = 0.262$ and $\%P = 85.71$, and WS was the group with the lowest genetic diversity; the values for each group are shown in Table 1. The Bayesian estimate of genetic diversity values (H_{EB}) indicated that the model that did not consider inbreeding ($f = 0$) was the best, as the DIC value for model $f = 0$ was lower ($[f = 0] = 1,338.44 < [\text{full}] = 1,349.82 < [\theta^B = 0] = 1816.21$, and the estimated $H-d$ [0.001234] indicates that the posterior distributions converge). The Bayesian estimate of H_{EB} was very similar to the H_{EHW} estimate, where $H_{EB(\text{TOTAL})} = 0.265$ ($SD = 0.003$). Similarly, the WS group had lower genetic diversity. The genetic diversity using this estimate for each group is also shown in Table 1.

The differentiation among the 3 groups was low, as measured with the coefficient of coancestry $\theta = 0.071$ ($SD = 0.0034$). The most similar groups were CS and WBCS at $\theta = 0.066$ ($SD = 0.00109$); the estimates of θ between paired comparisons are shown in Table 2. The Bayesian estimate of θ following a Bayesian procedure was slightly lower at $\theta = 0.062$ ($SD = 0.009$).

Genetic distances (Nei 1972) calculated between pairs of groups suggested that the most similar groups are CS and WBCS ($SD = 0.0295$), which corroborates the results for genetic structure. The rest of the paired comparisons is shown in Table 2.

AMOVA (Table 3) showed that genetic variation is distributed mostly within each group (88.89% of variation), while only 11.11% is due to differences among groups (Table 3).

Structure analysis.—The Structure program determined 2 genetic groups that in general terms do not correspond to a geographic or management classification. In other words, the algorithm does not detect any obvious differentiation, in accordance with the low genetic structure described above. The 1st cluster included 39 individuals that mostly corresponded to samples from Sonora (WS, $n = 13$; CS, $n = 17$; WBCS, $n = 9$). The 2nd

cluster comprised 78 individuals, distributed as follows: WS, $n = 14$; CS, $n = 32$; and WBCS, $n = 32$.

DISCUSSION

The results indicate that the bighorn sheep in Mexico exhibits relatively low levels of genetic diversity and low genetic differentiation; in the following paragraphs, we discuss these results in detail.

ISSRs are considered reliable genetic markers that allow a large number of loci in many organisms to be easily evaluated and are useful to detect genetic patterns that can be the result of relatively recent colonization and origin of the populations. ISSRs have proven to be efficient in analyses of the levels of genetic differentiation and diversity in mammals and other organisms (Machkour-M' Rabet et al. 2009; Antunes et al. 2010; Aytekin et al. 2010; Al-Otaibi and Fahmi 2011; Askari et al. 2011; Zamani et al. 2011).

Although there is a relatively large body of literature on the genetics and conservation of the desert bighorn sheep (Boyce et al. 1996, 1999; Luikart and Allendorf 1996; Gutierrez-Espeleta et al. 2000, 2001; Whittaker et al. 2004; Epps et al. 2005; Gasca-Pineda et al. 2013), there is little information on the continental populations from Mexico, as most studies have included individuals from the United States or Tiburón Island population and a few Mexican continental individuals (Ramey 1995; Hedrick et al. 2001; Gasca-Pineda et al. 2013). Our study is one of the first to describe the diversity and genetic structure of the species in Mexico on a continental scale.

Our estimates of genetic diversity using standard H–W (Miller 1997) and a Bayesian approach (Holsinger 1999) were similar (0.262 and 0.265, respectively, with 91 loci). Genetic diversity in the Mexican groups of bighorn sheep indicated low levels of genetic variation when compared to other wild mammal species using ISSRs (Kol and Lazebny 2006; Pashaei et al. 2009; Aytekin et al. 2010; Al-Otaibi and Fahmi 2011; Askari et al. 2011; Zamani et al. 2011). For instance, in the caribou (*Rangifer tarandus*), H_E is almost 3 times higher (0.73–0.74, 71 loci—Kol and Lazebny 2006), and even in the endangered oryx (*Oryx leucoryx*), H_E is still higher (0.36 and $\%P$ 50–100% with 89 loci—Al-Otaibi and Fahmi 2011). In contrast, low levels of genetic variation have been found in water buffalo populations ($H_E = 0.27$ and $\%P$ 25–100% with 11 loci—Aytekin et al. 2010); these populations have suffered a severe decline in size and are affected by many external factors and human handling (Aytekin et al. 2010).

In addition, the detected levels of genetic variation in the Mexican bighorn sheep populations are higher than

Table 1.—Estimates of genetic variation obtained across all samples and for each group: Captive Sonora (CS), Wild Sonora (WS), and Wild Baja California Sur (WBCS). n = sample size, H_{EHW} = expected heterozygosity assuming Hardy–Weinberg equilibrium, $\%P$ = percentage of polymorphic loci calculated with 95% CI, and H_{EB} = expected heterozygosity using a Bayesian approach (see text).

Group	n	H_{EHW}	CI	$\%P$	H_{EB}	SD
CS	49	0.2599	0.1615	79.12	0.2597	0.0042
WS	29	0.237	0.1595	73.62	0.2466	0.0058
WBCS	39	0.2521	0.162	75.82	0.2543	0.005
Total	117	0.2623	0.161	85.71	0.2652	0.0032

Table 2.—Genetic differentiation among groups of bighorn sheep in Mexico. Above the diagonal: values of Nei (1972) genetic distance. Below the diagonal: values of θ obtained for each group and across all samples, significance values in parentheses.

Group	CS	WS	WBCS
CS	–	0.03	0.0295
WS	0.0673 (0.0004)	–	0.0371
WBCS	0.0661 (0.00109)	0.0863 (0.01643)	–

Table 3.—Values obtained from AMOVA, a partition of genetic diversity at different hierarchical levels in Mexican populations of bighorn sheep.

Source of variation	df	% of variation
Among groups	2	0.05
Among subgroups within groups	3	11.06
Within groups	108	88.89
Total	113	100

the values reported in domestic cattle ($H_E = 0.07$ – 0.14 and $\%P = 20$ – 40% —Pashaei et al. 2009) and domestic sheep ($H_E = 0.08$ – 0.15 and $\%P = 20$ – 40% with 64 loci—Zamani et al. 2011). In the case of domestic species, the low levels of genetic diversity may be due to the domestication process, involving reproductive isolation, captivity and human handling, selective processes, and genetic bottlenecks. On the other hand, in populations of bighorn sheep in other sites (Canada and the United States), low levels of genetic diversity have been reported in most studies, especially in places where there is human disturbance. Populations that have shown relatively high levels of genetic diversity are those that have adopted better planned handling strategies (Ramey 1995; Boyce et al. 1996, 1999; Gordon and Allendorf 1996; Gutierrez-Espeleta et al. 2000, 2001; Whittaker et al. 2004; Epps et al. 2005).

The low levels of genetic diversity found in the Mexican bighorn sheep samples could be due to a combination of recent colonization events (Smith and Krausman 1988; Lee 1989; Festa-Bianchet 1999; Valdez and Krausman 1999) and concomitant bottlenecks of the populations (approximately 12,000 years ago—Lee 1989). Surprisingly, the captive group (CS) showed higher levels of genetic diversity than the other 2 groups of Sonora and Baja California Sur (WS and WBCS). This may be due to the origin of the founder individuals of this group, which may have come from different areas or from populations that were very rich in genetic variation (see below).

Our results suggest that southern populations of bighorn sheep in Mexico have lower levels of genetic diversity than populations further north. This pattern is consistent with the proposal that the oldest populations in the north have more genetic diversity than peripheral populations in the south (Eckert et al. 2008). Accordingly, the present estimates of genetic diversity were lower than those reported for populations in Montana, Idaho, Wyoming, Colorado, Arizona, and the Rocky Mountains ($H \approx 0.3350$ – 0.7420 —Boyce et al. 1996; Gordon and Allendorf 1996; Gutierrez-Espeleta et al. 2001). Further to the north, populations from Alaska also showed higher levels of genetic diversity than Mexican populations. Likewise, the Canadian population of *Ovis dalli* has high levels of genetic diversity, ranging from $H \approx 0.54$ in British Columbia (Worley et al. 2004) to $H \approx 0.66$ in Alberta (Gordon and Allendorf 1996). Nevertheless, it is interesting to note that the levels of genetic diversity found in the Mexican populations were higher ($H = 0.2623$) than those reported by Ramey (1995) for populations in California, Nevada, Arizona, New Mexico, and Utah ($H \approx 0.0203$), but it is important to point out that Ramey (1995) used mitochondrial genetic markers that behave differently than ISSRs.

The genetic differentiation among the 3 defined groups in our study was low ($\theta = 0.0709$; $F_{ST} = 0.0627$) when compared to studies conducted in related but domesticated species (sheep, cattle, and goats) using ISSRs (average $F_{ST} = 0.3615$ —Askari et al. 2011). AMOVA also indicated that the largest proportion of variation occurred within the populations (88.89%), whereas the variation among groups represented only a small proportion (11.11%). This low differentiation may be due to recent

colonization of the wild populations and to the recent and mixed origin of the captive groups (Smith and Krausman 1988; Lee 1989; Festa-Bianchet 1999; Valdez and Krausman 1999).

The genetic structure observed among Mexican groups (0.0295–0.0863) was significantly lower than that observed among northern populations. This pattern is consistent with the more recent origin of the Mexican populations, for which not enough time has elapsed for a tangible structure to develop. Compared to the populations studied here, populations from California, Nevada, Arizona, New Mexico, and Utah showed higher levels of genetic structure ($N_{ST} \approx 0.4970/F_{ST} \approx 0.5990$ —Ramey 1995; Boyce et al. 1999). Accordingly, populations further north also showed high levels of genetic structure (Montana, Idaho, Wyoming, and Colorado: $F_{ST} \approx 0.6200$ —Gordon and Allendorf 1996; Oregon: $F_{ST} \approx 0.2630$ —Whittaker et al. 2004; Canada and Alaska: $F_{ST} \approx 0.1600$ – 0.6200 —Gordon and Allendorf 1996; Gutierrez-Espeleta et al. 2001; Worley et al. 2004).

The pairwise theta and Nei's genetic distance comparisons (D) showed that the WS and WBCS groups were the most different ($\theta = 0.0863$, $D = 0.0371$; Table 2), as could be expected from their spatial isolation. In contrast, the most similar groups were the CS and WBCS groups ($\theta = 0.0661$, $D = 0.0295$). We suggest that this could be a consequence of the mixed origin of the different captive groups. Structure analysis, including all samples of the 3 groups, identified only 2 main genetic groups. However, individuals from 2 two groups were geographically mixed. Therefore, this genetic partition is evidence of the possible recent colonization of Mexico from closely related North American lineages.

The data obtained in this study are relevant for population management of the bighorn sheep in Mexico, for instance, in order to design translocation plans and management strategies to maintain genetic diversity and, consequently, the health of populations. The populations in Southern Baja California are different from the Sonoran ones, even if the differentiation is relatively low, perhaps due to the generally low levels of genetic variation of the species. Thus, it is not advisable to conduct translocations between these main areas.

Based on our results (and the recently published work cited above), we conclude that the molecular markers used in this study (ISSRs) are efficient tools to assess the genetic diversity of different mammals, including the desert bighorn sheep populations in Mexico. Our data indicate that the Mexican desert bighorn sheep populations have relatively low levels of genetic diversity and low differentiation among populations, and thus, special attention should be given to possible translocation and reintroduction programs.

Nevertheless, our genetic results should be considered with caution before being implemented in strict management or conservation strategies, as the sample sizes are still relatively small, were collected in different years, come from specific areas, and many areas are missing (in particular the northern part of the Baja California peninsula, as we were not able to secure any samples due to the extremely strict conservation and management policies of that Mexican state). In addition, the

number of markers, even if relatively large, could be increased using modern next-generation methods and related analyses. Detailed analysis using next-generation molecular markers in addition to mitochondrial genes will be helpful in strengthening or disproving the described patterns and in detecting signals of local adaptation. Moreover, this kind of data will improve the knowledge of basic aspects of the biology of the bighorn sheep, such as dispersal, morphology, and ethology. In terms of hunting interests, the study of the genetic basis of horn size could be very valuable. However, the morphology of the horns is influenced not only by genetic factors but also by the environment. In fact, it has been reported that hunting pressures highly influence horn size as well as the genetic diversity of bighorn populations (Fitzsimmons et al. 1995).

ACKNOWLEDGMENTS

We appreciate the support for this research by the Subdirección de Gestión para el Aprovechamiento en Vida Libre—SEMARNAT, in particular Ing. Florentino Chillopa Morales. We thank M. V. Z. Benjamin González Brizuela, M. en C. Ivonne Cassaigne Guasco, Ecólogo Jesús Armando Aparicio Navarro, the Programa de Reintroducción de Borrego Cimarrón—CEMEX, Ing. Alejandro Treviño Espinosa, and Dr. Rodrigo A. Medellín for their help and support. We also acknowledge the technical support of M. en I. B. B. Laura Espinosa Asuar and Dr. Erika Aguirre Planter, who helped us in the preparation of the manuscript. In addition, we thank the editor and 3 anonymous reviewers for the improvement of this manuscript. Finally, we thank all the members of the Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental of the Instituto de Ecología of the Universidad Nacional Autónoma de México, especially Santiago Ramírez Barahona for their support. This manuscript constitutes a partial work of the requirements for the Ph.D. degree of MAR-R in the graduate program Doctorado en Ciencias Biomédicas of the Universidad Nacional Autónoma de México; this work was supported by grant 227960 from CONACyT.

LITERATURE CITED

- ABAD-ZAVALETA, J., ET AL. 2011. Genetic diversity of two desert bighorn sheep (*Ovis canadensis mexicana*) population in Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14:171–178.
- AL-OTAIBI, S. A., AND A. I. FAHMI. 2011. Genetic variation in captive herd of Arabian oryx using RAPD and ISSR markers. *African Journal of Biotechnology* 10:5251–5262.
- ANTUNES, R. S. P., ET AL. 2010. Molecular characterization and phylogenetic relationship among species of the genus *Brycon* (Characiformes: Characidae) from four hydrographic basins in Brazil. *Genetic Molecular Research* 9:674–684.
- ASKARI, N., M. M. ABADI, AND A. BAGHIZADEH. 2011. ISSR markers for assessing DNA polymorphism and genetic characterization of cattle, goat and sheep population. *Iranian Journal of Biotechnology* 9:222–228.
- AYTEKIN, I., F. OZDIL, U. ZULKADIR, S. BOZTEPE, AND V. SARIYEL. 2010. Evaluation of ISSR markers for genetic diversity analysis in Anatolian water buffaloes. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 91:1957–1962.
- BORNET, B., AND M. BRANCHARD. 2001. Nonanchored inter-simple sequence repeat (ISSR) markers: reproducible and specific tools for genome fingerprint. *Plant Molecular Biology Reporter* 19:209–215.
- BOYCE, W. M., P. W. HEDRICK, N. E. MUGGLI-COCKETT, S. KALINOWSKI, M. C. PENEDO, AND R. R. RAMEY. 1996. Genetic variation of major histocompatibility complex and microsatellite loci: a comparison in bighorn sheep. *Genetics* 145:421–433.
- BOYCE, W. M., R. R. RAMEY, T. C. RODWELL, E. S. RUBIN, AND R. S. SINGER. 1999. Population subdivision among desert bighorn sheep (*Ovis canadensis*) ewes revealed by mitochondrial DNA analysis. *Molecular Ecology* 8:99–106.
- BUECHNER, H. K. 1960. The bighorn sheep of the United States, its past, present and future. *Wildlife Monograph* 4:1–174.
- CEBALLOS, G., AND G. OLIVA. 2005. Los mamíferos silvestres de México. CONABIO—Fondo de Cultura Económica, México DF, Mexico.
- ECKERT, C. G., K. E. SAMIS, AND S. C. LOUGHEED. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology* 17:1170–1188.
- EPPE, C. W., P. J. PALSBOELL, J. D. WEHAUSEN, G. K. RODRICK, R. R. RAMEY II, AND D. R. MCCULLOUGH. 2005. Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep. *Ecology Letters* 8:1029–1038.
- EVANNO, G., S. REGNAUT, AND J. GOUDET. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14:2611–2620.
- EXCOFFIER, L., P. E. SMOUSE, AND J. M. QUATTRO. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131:479–491.
- FALUSH, D., M. STEPHENS, AND J. K. PRITCHARD. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data. Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164:1567–1587.
- FALUSH, D., M. STEPHENS, AND J. K. PRITCHARD. 2007. Inference of population structure using multilocus genotype data. Dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes* 7:574–578.
- FESTA-BIANCHET, M. 1999. Bighorn sheep. Pp. 348–350 in *The Smithsonian book of North American mammals* (D. E. Wilson and S. Ruff, eds.). The Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- FESTA-BIANCHET, M. 2008. *Ovis canadensis*. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 20 January 2014.
- FITZSIMMONS, N. N., S. W. BUSKIRK, AND M. H. SMITH. 1995. Population history, genetic variability, and horn growth in bighorn sheep. *Conservation Biology* 9:314–323.
- FRANKEL, O., AND M. SOULÉ. 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- FRANKHAM, R., J. D. BALLOU, AND D. A. BRISCOE. 2010. *Introduction to conservation genetics*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- FRANKLIN, I. 1980. Evolutionary change in small populations. Pp. 135–140 in *Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective* (M. E. Soulé and B. A. Wilcox, eds.). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- GASCA-PINEDA, J., I. CASSAIGNE, R. A. ALONSO, AND L. E. EGUIARTE. 2013. Effective population size, genetic variation, and their relevance for conservation: the bighorn sheep in Tiburon Island and comparisons with managed artiodactyls. *PLoS One* 8:e78120.
- GORDON, L., AND F. W. ALLENDORF. 1996. Mitochondrial DNA variation and genetic population structure in Rocky Mountain bighorn

- sheep (*Ovis canadensis canadensis*). *Journal of Mammalogy* 77:109–123.
- GUTIERREZ-ESPELETA, G. A., P. W. HEDRICK, S. T. KALINOWSKI, D. GARRIGAN, AND W. M. ÓBICE. 2001. Is the decline of desert bighorn sheep from infectious disease the result of low MHC variation? *Heredity* 86:439–450.
- GUTIERREZ-ESPELETA, G. A., S. T. KALINOWSKI, W. M. BOYCE, AND P. W. HEDRICK. 2000. Genetic variation and population structure in desert bighorn sheep: implications for conservation. *Conservation Genetics* 1:3–15.
- HEDRICK, P. W. 2009. *Genetics of population*. 4th ed. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts.
- HEDRICK, P. W., G. A. GUTIÉRREZ-ESPELETA, AND R. N. LEE. 2001. Founder effect in an island population sheep. *Molecular Ecology* 10:851–857.
- HIGUCHI, R., C. VON BEROLDINGER, G. F. SENSABAUGH, AND H. A. ERLICH. 1988. DNA typing from single hairs. *Nature* 332:543–546.
- HOLSINGER, K. E. 1999. Analysis of genetic diversity in geographically structured populations: a Bayesian perspective. *Heredity* 130:245–255.
- HOLSINGER, K. E., AND P. O. LEWIS. 2003. Hickory v 1.1 software. University of Connecticut, Storrs.
- HOLSINGER, K. E., P. O. LEWIS, AND D. K. DEY. 2002. A Bayesian method for analysis of genetic population structure with dominant marker data. *Molecular Ecology* 11:1157–1164.
- HOLSINGER, K. E., AND L. E. WALLACE. 2004. Bayesian approaches for the analysis of population genetic structure: an example from *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae). *Molecular Ecology* 13:887–894.
- KOL, N. V., AND O. E. LAZEBNY. 2006. Polymorphism of ISSR-PCR markers in Tuvian population of Reindeer *Rangifer tarandus* L. *Russian Journal of Genetics* 42:1464–1466.
- LEE, R. 1989. *The desert bighorn sheep in Arizona*. University of Arizona Press, Tucson.
- LEE, R. 1997. Status of bighorn sheep in Mexico. *Desert Bighorn Council Transactions* 41:79–80.
- LEE, R. 2003. A 10-year view of wild sheep management in Sonora, Mexico. *Desert Bighorn Council Transactions* 47:43–46.
- LUIKART, G., AND F. W. ALLENDORF. 1996. Mitochondrial DNA variation and genetic population structure in Rocky Mountain bighorn sheep. *Journal of Mammalogy* 77:123–131.
- MACHKOUR-M'RABET, S., ET AL. 2009. ISSR (inter simple sequence repeat) as molecular markers to study genetic diversity in tarantulas (Araneae, Mygalomorphae). *Journal of Arachnology* 37:10–14.
- MEDELLÍN, R. A., C. MANTEROLA, M. VALDEZ, D. G. HEWITT, D. DOAN-CRIDER, AND T. E. FULBRIGHT. 2005. History, ecology, and conservation of the pronghorn antelope, bighorn sheep, and black bear in Mexico. Pp. 387–404 in *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico*. (J. L. Cartron, G. Ceballos, and R. S. Felger, eds.). Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- MELLINK, E. 1993. The president spoke. Pp. 201–220 in *Counting sheep, 20 ways of seeing desert bighorn* (G. P. Nabhan, ed.). The University of Arizona, Tucson.
- MILLER, M. P. 1997. Tools for population genetic analyses (TFPGA) version 1.3. Northern Arizona University, Flagstaff.
- MONSON, G., AND S. LOWELL. 1990. *The desert bighorn, its life history, ecology and management*. University of Arizona Press, Tucson.
- MONTOYA, B., AND G. GATES. 1975. Bighorn capture and transplant in Mexico. *Desert Bighorn Council Transactions* 19:28–32.
- NAGAOKA, T., AND Y. OGIHARA. 1997. Applicability of inter-simple sequence repeat polymorphisms in wheat for use as DNA markers in comparison to RFLP and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* 94:597–602.
- NEI, M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106:238–292.
- NEI, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York.
- PASHAEI, S., M. A. AZARI, S. HASANI, A. KHANAHMADI, AND J. ROSTAMZADEH. 2009. Genetic diversity in Mazandaranian native cattle: a comparison with Holstein cattle, using ISSR marker. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 12:717–721.
- PIZZONIA, J. 2001. Electrophoresis gel image processing and analysis using the Kodak 1D software. *BioTechniques* 30:1316–1320.
- PRITCHARD, J. K., M. STEPHENS, AND P. DONNELLY. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959.
- RAMEY, R. R., II. 1995. Mitochondrial DNA variation, population structure, and evolution of mountain sheep in the south-western United States and Mexico. *Molecular Ecology* 4:429–439.
- SANDOVA, A. V. 1985. Status of bighorn sheep in the Republic of Mexico. Pp. 86–94 in *Wild sheep: distribution, abundance, management and conservation of the wild sheep of the world and closely related mountain ungulates* (M. Hoefs, ed.). Northern Wild Sheep and Goat Council Special Report, Yukon, Canada.
- SCHNEIDER, S., L. EXCOFFIER, AND G. LAVAL. 2010. Arlequin (version 3.5.1.2): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47–50.
- SECRETARÍA DE MEDIO AMBIENTE RECURSOS NATURALES Y PESCA (SEMARNAP)/INSTITUTO NACIONAL DE ECOLOGÍA (INE). 2000. Proyecto para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable del borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) en México. Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca/ Instituto Nacional de Ecología, Mexico DF, Mexico.
- SECRETARÍA DE MEDIO AMBIENTE NATURALES (SEMARNAT). 2013. Lineamientos para otorgar subsidios para el fomento a la conservación y aprovechamiento sustentable de la vida silvestre nativa, en UMA o PIMVS, en zonas y comunidades rurales de la República Mexicana. Ejercicio 2013. Subsecretaría de Gestión Para la Protección Ambiental. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Dirección General de Vida Silvestre, México DF, México.
- SHACKLETON, D. M. 1985. *Ovis canadensis*. *Mammalian Species* 230:1–9.
- SIKES, R. S., W. L. GANNON, AND THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 92:235–253.
- SMITH, N., AND P. KRAUSMAN. 1988. *Desert bighorn sheep: a guide to select management practices*. Biological Report 88(35). U.S. Fish and Wildlife Service, United States Department of the Interior, Washington D.C.
- TSUMURA, Y. K., AND S. H. STRAUSS. 1996. Diversity and inheritance of inter-simple sequence repeat polymorphisms in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and sugi (*Cryptomeria japonica*). *Theoretical and Applied Genetics* 92:40–45.
- VALDEZ, P., AND P. KRAUSMAN. 1999. *Mountain sheep of North America*. University of Arizona Press, Tucson.
- WEIR, B. S., AND C. C. COCKERHAM. 1984. Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358–1370.
- WEIR, B. S., AND W. G. HILL. 2002. Estimating *F*-statistics. *Annual Review of Genetics* 36:721–750.

- WHITTAKER, D. G., S. D. OSTERMANN, AND W. M. BOYCE. 2004. Genetic variability of reintroduced California bighorn sheep in Oregon. *Journal of Wildlife Management* 68:850–859.
- WOLFE, A. D., AND A. LISTON. 1998. Contributions of PCR-based methods to plant systematics and evolutionary biology. Pp. 43–86 in *Plant molecular systematics II* (D. E. Soltis, P. S. Soltis, and J. J. Doyle, eds.). Kluwer, Boston, Massachusetts.
- WOLFE, A. D., Q.-Y. XIANG, AND S. R. KEPHART. 1998. Diploid hybrid speciation in *Penstemon* (Scrophulariaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95:5112–5115.
- WORLEY, K., ET AL. 2004. Population genetic structure of North American thornhorn sheep (*Ovis dalli*). *Molecular Ecology* 13:2545–2556.
- ZAMANI, P., ET AL. 2011. Genetic variation of Mehraban sheep using two inter-simple sequence repeat (ISSR) markers. *African Journal of Biotechnology* 10:1812–1817.
- ZIETKIEWICS, E., A. RAFALSKI, AND D. LABUDA. 1994. Genome fingerprint by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics* 20:176–183.

Submitted 29 April 2013. Accepted 6 January 2015.

Associate Editor was Victor Sanchez-Cordero.

CAPÍTULO III. GENÉTICA DEL VENADO COLA BLANCA (*ODOCOILEUS VIRGINIANUS*)

GENÉTICA DE LA CONSERVACIÓN DE VENADO COLA BLANCA (*ODOCOILEUS VIRGINIANUS*) EN MÉXICO: PERSPECTIVAS PARA MANEJO, APROVECHAMIENTO Y CONSERVACIÓN

INTRODUCCIÓN

El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) es un mamífero artiodáctilo mediano que presenta una coloración blanca en la región trasera de las patas posteriores, en el vientre y en el área frontal de la cabeza; el resto de su pelaje puede ser café castaño, grisáceo o pardo según la temporada (Aranda, 2000; Álvarez-Romero y Medellín, 2005). Los venados presentan dimorfismo sexual claro: el macho presenta astas deciduas ramificadas a partir de una rama basal principal, las hembras por su parte carecen de astas y comúnmente son de menor talla (Aranda, 2000).

Para esta especie se reconocen 38 subespecies distribuídas desde el sur de Canadá hasta el norte de Brasil y Bolivia (Hall, 1981; Smith, 1991; Pitra *et al.*, 2004; Gilbert *et al.*, 2006). En el caso de México se encuentran 14 subespecies de *O. virginianus* a lo largo del país, excepto en la península de Baja California (Hall, 1981; Ockenfels *et al.*, 1991; Smith, 1991; Galindo y Weber, 1998; Ceballos y Olivia, 2005; Heffelfinger, 2006).

Este cérvido ha sido aprovechado históricamente, tomando en diversas épocas matices mágicos y religiosos, pasando de ser una fuente de alimento y uso doméstico (peletería, herramientas óseas, cárnicos, vestido) a tomar forma de deidades y una manifestación del mundo humano, en este sentido ha sido muy importante para diversas culturas mexicanas (huicholes, mazahuas, mexicas, kikapus, tarahumaras, tepehuanos, yaquis, coras, seris) (Cibeira, 1977; Freidel, 1978; Galindo y Weber, 1998; Landa, 1982; Morley, 1965). Por otro lado el venado cola blanca ha fungido como un importante factor económico principalmente en actividades cinegéticas, en las cuales se ha postulado como la especie de caza mayor más importante de México y Norteamérica (Galindo y Weber, 1998; Guajardo y Martínez, 2004; Leopold, 1959).

Ecológicamente el venado es una especie fundamental, siendo alimento importante para depredadores que incluyen felinos (puma, jaguar, lince, ocelote), cánidos (coyote, lobo), al oso negro y aves rapaces como el águila real; asimismo, sus restos son devorados por fauna carroñera, y sus astas son fuente de calcio y fósforo para pequeños mamíferos (Galindo y Weber, 1998; Myers, 2004). Como

consumidor primario modifica y determina la estructura de la vegetación ramoneando árboles y arbustos, y es un importante dispersor de semillas a gran escala (Galindo y Weber, 1998; Vázquez-Yanes *et al.*, 1999; Myers, 2004).

Desde el siglo XIX se han reportado investigaciones sobre distribución, taxonomía, biología reproductiva, parasitología, etología, manejo, ecología, genética y enfermedades, pero sigue habiendo vacíos importantes en su conocimiento, especialmente en México. Hoy en día se desconoce el estado de las poblaciones silvestres mexicanas en cuanto a densidad, que sin embargo se infieren cualitativamente, dada la intensidad de las actividades cinegéticas, antrópicas, deforestación, pérdida y fragmentación del hábitat (Mandujano, 2004), así como la mayor parte de los datos genéticos de las poblaciones.

Las investigaciones sobre genética de poblaciones y filogeografía de la especie se han realizado en Estados Unidos (Kennedy *et al.*, 1987; Karlin *et al.*, 1988; Breshears *et al.*, 1988; Ellsworth *et al.*, 1994; Cathey *et al.*, 1998; Purdue *et al.*, 2000; DeYoung *et al.*, 2002; Van Den Bussche *et al.*, 2002; DeYoung *et al.*, 2003; Doerner *et al.*, 2005, entre otros); existen algunos estudios en Canadá (Cowan y Johnston, 1962), Venezuela (Moscarella *et al.*, 2003) y México (Logan-López *et al.*, 2007; De la Rosa-Reyna *et al.*, 2012). En general se han reportado niveles de moderados a altos de diversidad genética y poca diferenciación genética y en relación a su filogeografía se han encontrado barreras geográficas y ambientales, aunque no se ha hallado alguna relación tangible entre la clasificación taxonomica subespecífica y los patrones de diferenciación genética.

Las investigaciones sobre genética de venado cola blanca para México son dos, la primera es de Logan-López *et al.*, en 2007, en donde describen los haplotipos mitocondriales de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, la distribución geográfica de estos y como se relacionan, sin detallar sus niveles de diferenciación y diversidad genética, encontrando alta diversidad genética en la zona de estudio. De la Rosa-Reyna y colaboradores en 2012 describen la diversidad genética de poblaciones en Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila, San Luis Potosí, Veracruz, Sinaloa y Yucatán con 12 marcadores microsatélites, indicando que la diversidad genética es similar a la reportada en otras poblaciones; en discordancia con otros estudios ellos describen una considerable estructura genética en las poblaciones de estudio. Estas investigaciones son una primera descripción sobre la diversidad genética de los venados en algunas localidades del país, pero no abordan procesos filogeográficos, ni hacen inferencias sobre eventos demográficos históricos. Tampoco analizan la estructura y flujo genético a una escala macrogeográfica o realizan análisis que no consideren *a priori* la existencia de subespecies, toda vez que es ampliamente

cuestionada la designación subespecífica histórica y sus fronteras, ya que se determinó a base de caracteres morfológicos, los cuales son ampliamente variables e inespecíficos (Hall, 1981; Ockenfels *et al.*, 1991; Smith, 1991; Galindo y Weber, 1998; Pitra *et al.*, 2004; Ceballos y Olivia, 2005; Gilbert *et al.*, 2006; Heffelfinger, 2006; Mandujano *et al.*, 2010).

Este vacío de estudios en una especie tan importante, recalca la necesidad de realizar una investigación que cubra la mayor extensión territorial del país, y que utilice distintas herramientas de análisis que nos aporten mayores datos acerca de la evolución del venado cola blanca. Estos datos genéticos son fundamentales para coadyuvar en las tareas de manejo, aprovechamiento y conservación del venado cola blanca, especie que posee relevancia ecológica, cultural, religiosa, económica, histórica y biológica (Soulé, 1985; Soulé y Frankham, 2000; Frankham, 2005; Frankham *et al.*, 2010).

Estos estudios son importantes para desarrollar estrategias de manejo y con ello prevenir la erosión y deterioro del tamaño poblacional y del acervo genético del venado cola blanca en México, procurando asegurar su permanencia viable a través de la planeación y su uso ordenado a la luz de disciplinas como la ecología, etología, veterinaria, demografía, biología, evolución y genética de poblaciones de la especie.

Considerando lo anterior, se llevó a cabo la presente investigación, en donde se analizaron muestras de venado cola blanca del norte, centro y sur de México con marcadores mitocondriales, para determinar sus niveles y patrones de diversidad genética y de diferenciación poblacional de los venados, así como posibles eventos demográficos del pasado.

OBJETIVOS

Objetivo General:

- Realizar un análisis de genética de la conservación del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en México, con implicaciones en manejo, aprovechamiento y conservación.

Objetivos Específicos:

- Establecer las relaciones filogenéticas de algunas poblaciones de venado cola blanca de México
- Determinar los niveles de variación genética de los grupos genéticos obtenidos
- Describir la estructura genética del venado en México
- Inferir los eventos demográficos históricos del venado mexicano
- Determinar las implicaciones en manejo, aprovechamiento y conservación con los resultados obtenidos en la presente investigación

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio y Muestreo.— El área de estudio comprende varias regiones de la República Mexicana: los estados del noroeste (Sonora y Sinaloa); región norte (Nuevo León, Tamaulipas, Zacatecas y San Luis Potosí); la zona centro (Aguascalientes, Jalisco, Colima, Michoacán, Guanajuato y Querétaro); Centro-Sur (Puebla, Veracruz y Oaxaca) y la parte sur (Yucatán).

Las colectas se realizaron en instalaciones de UMAs (Unidad de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre) tanto extensivas como intensivas, en dónde se realiza algún tipo de aprovechamiento de venado cola blanca (SEMARNAP/INE, 2000). El muestreo se realizó en cooperación con la Dirección General de Vida Silvestre de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), mediante un convenio de colaboración entre la Subdirección de Gestión para el Aprovechamiento en Vida Libre, adscrita a la Dirección General de Vida Silvestre-SEMARNAT, y el Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental perteneciente al Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México, el cual quedó asentado en el Oficio número SGPA/DGVS/00444/09. Se colectaron 184 muestras biológicas en total (epiteliales o capilares), con diferente tamaño de muestra por Estado (Tabla 3.1), durante las temporadas cinegéticas 2009-2010, 2010-2011 y 2011-2012, en instalaciones de UMAs dónde se realiza algún tipo de manejo de la especie.

Tabla 3.1. Descripción del tamaño de muestra (*N*) por Estado.

Estado	<i>N</i>
Aguascalientes	5
Colima	5
Guanajuato	4
Jalisco	28
Michoacán	18
Morelos	16
Nuevo León	12
Oaxaca	2
Puebla	7
Querétaro	2
San Luis Potosí	11
Sinaloa	7
Sonora	19
Tamaulipas	5
Veracruz	17
Yucatán	13
Zacatecas	13
Total	184

Cada muestra fue colectada por personal técnico de la UMA en turno directamente de los organismos después de ser cazados, utilizando un par de guantes de látex para cada muestra biológica para evitar contaminación. Se colocaron aproximadamente 30 pelos con folículo en sobres de papel manila individuales, cada sobre con la siguiente información del individuo muestreado: especie, sexo, edad aproximada, estado/localidad/municipio, nombre y número de registro de la UMA, fecha de colecta, nombre del colector y en algunos casos, notas u observaciones inherentes al ejemplar. El número de muestras obtenidas durante la temporada de cacería 2009-2010 fue de 25; para la temporada 2010-2011 se obtuvieron 79, y finalmente 67 para la temporada 2011-2012, 171 muestras de pelo en total. Los sobres con el material biológico fueron protegidos del calor, y de la humedad con pequeños paquetes de gel sílica (Silica Gel Desiccant Indicating, J. T. Baker, CA., USA) y se enviaron al laboratorio para su análisis, en donde se han mantenido a -20 °C.

Por otra parte, las muestras epiteliales fueron tomadas de 13 individuos que tenían aproximadamente dos semanas de muertos (los tejidos se preservaban mediante métodos tradicionales, únicamente sal común y desecación solar), se realizó un corte de 2 cm² en la piel de las orejas de cada uno de los individuos con navajas de bisturí nuevas (una por muestra). El tejido se colocó para su preservación en tubos para centrífuga de 15 ml (E&K Scientific, Accuflow 15 mL Centrifuge Tubes, Santa Clara CA., USA) con etanol al 70 % (Sigma-Aldrich Co. Ethanol, Ontario, Canada) y se enviaron al laboratorio.

Extracción y Amplificación de ADN.— Algunos de los métodos moleculares para extracción de ácidos nucleicos que se usaron fueron tomados de sus autores originales y modificados para adecuarse a las necesidades de nuestras muestras biológicas, en otros casos los métodos fueron aplicados como sugieren sus creadores.

Extracción de ADN. La extracción se realizó a partir de los folículos de pelo realizando un protocolo a base de resina Chelex (Bio-Rad Laboratories, Chelex[®] 100 Molecular Biology Grade Resin, Ca., USA) modificado de Walsh y colaboradores (1991), mediante un lavado inicial con una solución búfer de fosfato salino (PBS) (NaCl 170 mM, KCl 3.35 mM, Na₂HPO 12.7 mM, KH₂PO₄ 2.20 mM, pH 7.4) y un proceso estándar terminal de precipitación con ácido etilendiaminotetraacético (EDTA) y acetato de sodio (NaOAc).

Por otro lado, la extracción de ácidos nucleicos del tejido epitelial se realizó con kit comercial de extracción Qiagen[®] Dneasy[™] Tissue Kit (Qiagen Co., USA) siguiendo las instrucciones del fabricante. Previo a la aplicación del protocolo, el tejido epitelial se lavó e hidrató con solución PBS.

Los productos de la extracción de ADN se visualizaron mediante electroforesis horizontal en geles de agarosa al 1 % (Ultrapure Agarose, Invitrogen, Nueva Zelanda), teñidos con bromuro de etidio (BrEt) (Sigma Chemical Co., Ethidium bromide, Estados Unidos) a una concentración de 1 mg/lit en búfer tris/acetato/EDTA (TAE) 0.5 X. La concentración de ADN fue cuantificada con un biofotómetro (Eppendorf, Biophotometer AG 22331, Hamburgo) y se ajustó a una concentración de 25 ng/μl con agua estéril (Sigma Chemical Co., Sterile water, Estados Unidos).

La amplificación de ADN se realizó mediante Reacción en Cadena de la Polimerasa (*Polymerase Chain Reaction, PCR*) utilizando dos pares de marcadores mitocondriales, los cuales cubren los dos primeros fragmentos de la Región Control Mitocondrial, *D-Loop*, diseñados por nosotros; el primer fragmento fue amplificado con los siguientes dos *primers*: *F1* (CAGTTTTGCACTCMAYAGCCA) y *R1* (TAGRTGAGATGGCCCTGWAGA); y el segundo fragmento por los siguientes *primers*: *F2* (CCGYCCCYTAGATCACGAGCT) y *R2* (GGGSCCTYWGACGGCCATAGC) (Invitrogen, Custom Primers, Estados Unidos).

La reacción de *PCR* se llevó a cabo con las siguientes características: para la región *F1-R1* se utilizó 2.5 mM MgCl₂, 0.2 mM de deoxinucleósido trifosfato (*deoxynucleoside 5'-triphosphates, dNTPs*) (Invitrogen, 100 mM dNTP Set, Estados Unidos), 0.4 μM de cada *primer*, 1 unidad (U) de Taq Polimerasa por volumen de reacción (Biogenica, Amplificasa, México), y finalmente 1 μl de templado de ADN (25 ng/μl); la mezcla se aforó a 25 μl con agua estéril (Sigma Chemical Co., *Sterile water*, Estados Unidos). La reacción *PCR* se realizó en un termociclador (GeneAmp PCR System 2700, Applied Biosystems) con el siguiente protocolo: 95 °C por 3 minutos, 30 ciclos de 30 segundos a 94 °C, 45 segundos a 64 °C, 2 minutos a 72 °C, y un tiempo de extensión final de 2 minutos a 72 °C.

Para el caso del fragmento *F2-R2* se usaron las siguientes condiciones: 1.25 mM MgCl₂, 0.2 mM dNTPs, 0.4 μM de cada *primer* y 1 U de Taq Polimerasa por volumen de reacción. 1 μl de templado de ADN (25 ng/μl) y se aforó a 25 μl con agua estéril. La reacción *PCR* se llevó a cabo de la siguiente manera: 95 °C durante 3 minutos, 30 ciclos de 30 segundos a 94 °C, 45 segundos a 58 °C, 2 minutos a 72 °C, y un tiempo final de extensión de 7 minutos a 72 °C.

Los productos de la reacción de *PCR* para ambos fragmentos fueron analizados mediante electroforesis horizontal (Horizon 20-25 Life Technologies, Gibco BRL Horizontal Gel Electrophoresis Unit, Estados Unidos) en gel de agarosa al 1.5 % (Invitrogen, Ultrapure Agarose, Nueva Zelanda) y teñido con bromuro de etidio (BrEt) a una concentración de 1 mg/lit (Sigma Chemical Co., Ethidium bromide, Estados Unidos). El tamaño de los productos se determinó utilizando un *ladder* de 100 pares

de bases (pb) (Invitrogen, 100 pb DNA Ladder, New Zealand), se realizó un registro fotográfico usando un sistema de fotodocumentación para geles (Kodak Inc., Gel Logic 100 Imaging System, Estados Unidos). Finalmente los tamaños de los productos fueron establecidos usando el paquete Kodak 1D versión 3.6.3. Los productos se enviaron para su secuenciación a UWHTSeq FinchLab., Washington University (www.htseq.org) siguiendo las indicaciones del laboratorio receptor.

Análisis Estadísticos de las Secuencias Mitocondriales (mDNA).— Las secuencias de ADN mitocondrial (mDNA) obtenidas fueron alineadas con el programa Muscle 3.8.31 (Edgar, 2004), y revisadas manualmente con ayuda del paquete BioEdit v7.2.5 (Hall, 1999), además se ensamblaron los dos fragmentos para cada individuo con CONSED v29.0 (Gordon *et al.*, 1998; Gordon y Green, 2013). Finalmente, para determinar cual era el modelo de sustitución que mejor se ajustaba a los datos, se realizó un análisis en jModelTest 2.1.6 (Darriba *et al.*, 2012) usando el criterio de información Akaike (Akaike, 1973), en el cual se evaluaron los 88 modelos disponibles, tras lo cual se determinó estadísticamente el modelo correcto.

Análisis Filogenético.— Con el juego de secuencias alineadas, ensambladas y revisadas, además del modelo de sustitución determinado en jModelTest 2.1.6, el cual fue TN93 (Tamura y Nei, 1993), se realizó una reconstrucción filogenética utilizando el método de Máxima Verosimilitud (*Maximum Likelihood, ML*) en el programa PhyML 3.0 (Guindon *et al.*, 2010), se hizo un análisis *bootstrap* de 1000 réplicas (método de soporte que crea una matriz de datos que cambian aleatoriamente, cada matriz resultante crea un árbol filogenético, al final se determina un valor de soporte de cada clado en función del número de veces que cada uno se haya repetido, al final se presenta un árbol consenso que muestra los porcentajes de proporción en cada réplica, de tal forma que se asume confiable una rama que presente un valor \geq a 60%). Se utilizó como grupo externo para el contraste de las ramas 5 secuencias del ciervo de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*), el cérvido con la distribución mas sureña de América (con números de acceso GenBank: AY326235.1, AY326237.1, AY326239.1, AY326241.1 y AY326242.1). El árbol filogenético se construyó y visualizó en el programa FigTree v 1.4.3 (Rambaut, 2009).

Genética de Poblaciones.— Por otro lado, se estimaron los siguientes índices de genética de poblaciones: número de sitios segregantes (*S*), número de haplotipos (*h*) (Librado y Rozas, 2009), diversidad haplotípica (*Hd*) (Nei, 1987), diversidad nucleotídica o *pi* (π) e *indels* (inserciones/deleciones) (Nei, 1987; Nei y Miller, 1990) en DnaSP V5.10.1 (Librado y Rozas, 2009) y Arlequin 3.5.2.2 (Excoffier y Lischer, 2010). El índice de estructura genética F_{ST} (Hudson *et al.*, 1992)

fue establecido igualmente con los programas DnaSP V5.10.1 (Librado y Rozas, 2009) y Arlequin 3.5.2.2 (Excoffier y Lischer, 2010). Y para conocer el nivel de flujo genético entre grupos se utilizó el estimado Nm (Hudson *et al.*, 1992) obtenido en DnaSP V5.10.1 a partir de F_{ST} (Librado y Rozas, 2009).

Análisis Bayesianos de Estructura Genética.— Para entender mejor como se estructuran los grupos de venados cola blanca, se realizó un análisis bayesiano de asignación genotípica en STRUCTURE v2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000) con los siguientes parámetros: 500,000 réplicas de Cadenas Monte Carlo de Markov (*Markov Chain Monte Carlo, MCMC*), periodo *burnin* de 50,000, $K = 1$ a 18, con 10 iteraciones cada uno. Asumimos un modelo de frecuencias de alelos correlacionadas (*correlated allele frequencies*), así como un modelo de ligamiento (*linkage model*) dada la naturaleza del gen intrapoblacionalmente (mezclas geográficas). Con este análisis determinamos los grupos genéticos existentes en la muestra, así como el grupo al que pertenece cada individuo dado su genotipo.

Paralelamente se realizó un análisis de agrupación genética espacial en el programa BAPS v6.0 (Corander *et al.*, 2004) con el que realizamos una corrida con el mismo juego de datos que en el análisis anterior, utilizando el modelo *Spatial Clustering of Groups de Population Mixture Analysis* (Corander y Marttinen, 2006; Corander *et al.*, 2008) dada las características de los datos y nuestra especie. En el análisis evaluamos la probabilidad de $K = 1$ a 15 grupos, utilizando los ajustes propuestos por el programa.

Asimismo, realizamos una asignación espacial de genotipos utilizando el paquete *adgenet* implementada en el programa R 3.4.0 (R Development Core Team, 2012). Para el análisis de aislamiento por distancia se aplicó una prueba de Mantel (Mantel, 1967) con 10,000 permutaciones con la finalidad de evaluar la correlación distancia genética-distancia geográfica.

Red de Haplotipos.— Con la intención de visualizar las diferencias entre las secuencias que no se ajustan a la división dicotómica del árbol filogenético (Posada y Crandall, 2001), realizamos un análisis de red de haplotipos en el programa Network v5 (Bandelt *et al.*, 1999; Polzin y Daneschmand, 2003). Se utilizó el método *Median-Joining* con 95% de confianza, ello para generar un archivo de salida con el cual se definió la red de haplotipos y se determinó su relación entre si (Bandelt *et al.*, 1999).

Estructura Filogeográfica.— Para determinar la asociación geográfica con la estructura filogeográfica (interacción entre procesos demográficos y genealógicos, con la dinámica geológica o procesos climáticos) se realizó el contraste entre los índices N_{ST} (Lynch y Crease, 1990) y G_{ST} (Nei, 1973): G_{ST} es una variante de F_{ST} (Librado y Rozas, 2009), que a diferencia de este considera un

número ilimitado de loci comparando las heterocigosis; N_{ST} por su parte esta diseñada para secuencias de ADN (Piñero *et al.*, 2008).

La comparación de los dos estimados determina el tipo de estructura genética. Si N_{ST} es menor que G_{ST} , la estructura genética será independiente de la distribución geográfica de los haplotipos, sin embargo cuando N_{ST} es mayor, los haplotipos de una misma población son más relacionados entre si que con los de otras poblaciones, evidenciando un grado de covarianza entre haplotipos de la misma población y mayor distancia genética entre poblaciones, es decir, existe estructura filogeográfica (Pons y Petit, 1996). Finalmente, cuando N_{ST} y G_{ST} son iguales, las distancias genéticas entre poblaciones son iguales, por tanto los haplotipos son iguales o equivalentes. Ambos valores se obtuvieron en el programa PermutCpSSR 1.2.1 (Pons y Petit, 1996; Burban *et al.*, 1999).

Distribuciones Mismatches.— Para obtener estimaciones sobre la historia demográfica, calculamos las distribuciones *mismatches* que son las distribuciones de las diferencias pareadas de los sitios nucleotídicos para el total de la muestra y para cada grupo obtenido; el análisis se realizó en Arlequin 3.5.2.2 (Excoffier y Lischer, 2010). Estas distribuciones son las diferencias pareadas de los sitios nucleotídicos en las secuencias y reflejan la historia demográfica de la especie (Slatkin y Hudson, 1991; Excoffier y Lischer, 2010). Si la distribución es multimodal, se infiere que la población se encuentra en equilibrio demográfico (Excoffier *et al.*, 2010), sin embargo, si observamos un patrón unimodal, se espera que las poblaciones hayan experimentado una expansión demográfica y/o de rango de distribución reciente (Excoffier *et al.*, 2010).

Para complementar las inferencias demográficas de las distribuciones *mismatches*, se realizó un análisis de neutralidad a través de la prueba D de Tajima (Tajima, 1989), esta prueba se basa en las diferencias entre diversidad nucleotídica (π) y Theta de Waterson ($\theta-W$); la prueba se realizó en el paquete DnaSP V5.10.1 (Librado y Rozas, 2009). La prueba D de Tajima es la prueba de neutralidad más utilizada, sin embargo, en el caso de genes no codificantes (como el gen *D-Loop*) podría detectar no tanto selección natural, sino la dinámica demográfica entre mutación y deriva genética de una población, por lo cual se pueden conseguir inferencias acerca de procesos demográficos como expansiones poblacionales o cuellos de botella (Castillo, 2007; Tajima, 1989). Si la prueba es positiva se infieren decrementos poblacionales, o selección balanceadora o diversificante (si son genomas haploides, como la mitocondria); por otro lado si esta es negativa se puede asumir una expansión demográfica, o selección dirección (Tajima, 1989).

Skyline Bayesiano.— Con la finalidad de evaluar los cambios demográficos históricos en las

secuencias de ADN mitocondrial a través del tiempo, realizamos un análisis de *Bayesian Skyline Plot* en BEAST v1.8.4 (Drummond *et al.*, 2012), los parámetros utilizados en el programa complementario BEAUti son: el modelo de evolución de las secuencias obtenido en jModelTest 2.1.6 (Darriba *et al.*, 2012), es decir TN93 (Tamura y Nei, 1993), y un modelo de reloj molecular relajado. El número de réplicas de las Cadenas Monte Carlo de Markov (MCMC) fue de 100,000,000 pasos, muestreados cada 10,000. Además se utilizó la tasa de mutación para la mitocondria propuesta por Latch y colaboradores (2009), de $\mu = 4.46 \times 10^{-8}$ sustituciones/sitio/año para la región control y citocromo *B* (*D-Loop* y *Cyt B*) para la especie hermana (venado bura, *Odocoileus hemionus*), suponiendo tasas similares de mutación. Los resultados posteriores se analizaron en el programa Tracer v1.6 (Rambaut *et al.*, 2014). El método define algunos parámetros e incluye intervalos de confianza (Drummond *et al.*, 2012).

RESULTADOS

Análisis Filogenético.— Se obtuvieron 184 secuencias de 544 pares de bases (pb), formadas con dos fragmentos de la Región Control Mitocondrial o *D-Loop*. Con la prueba de *model test* se determinó que el modelo de substitución que mejor se ajusta a nuestros datos es TN93 (Tamura y Nei, 1993).

La reconstrucción usando ML se realizó con el total de las secuencias y se encontraron dos grupos principales, *Norte* y *Sur* (Figura 3.1; clado *N*), cada uno agrupando otros dos subgrupos (Figura 3.1; clados *M* y *Y*). El clado *Norte* incluye muestras de Veracruz, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas, Sonora, Sinaloa, Aguascalientes, Zacatecas, Guanajuato, Querétaro, y sólo algunas muestras de Jalisco y Puebla mezcladas con las de Sonora (Figura 3.1; nodos *I* y *K*). Por su parte, el clado *Sur* incluye muestras de los siguientes estados: Morelos, Jalisco, Michoacán, Colima, Yucatán, Oaxaca, Puebla, y algunas muestras de Tamaulipas, San Luis Potosí, Zacatecas y Sonora mezcladas con grupos de Colima, Morelos y Yucatán (Figura 3.1; nodos *Q*, *R* y *V*). Los valores de *bootstrap* no son altos; clado *F*, 21 %; *S*, 22 %; *W*, 24 %; *X*, 31 %; *Y*, 13 %; *M*, 32 % y *V*, 38 %, aunque regionalmente (porciones de uno o más estados) hay clados con valores altos, aunque en algunos casos no existe mucha congruencia geográfica, como en el clado *C*, 80 %, que incluye muestras de Nuevo León, San Luis Potosí y Tamaulipas de manera discontinua (Figura 3.1).

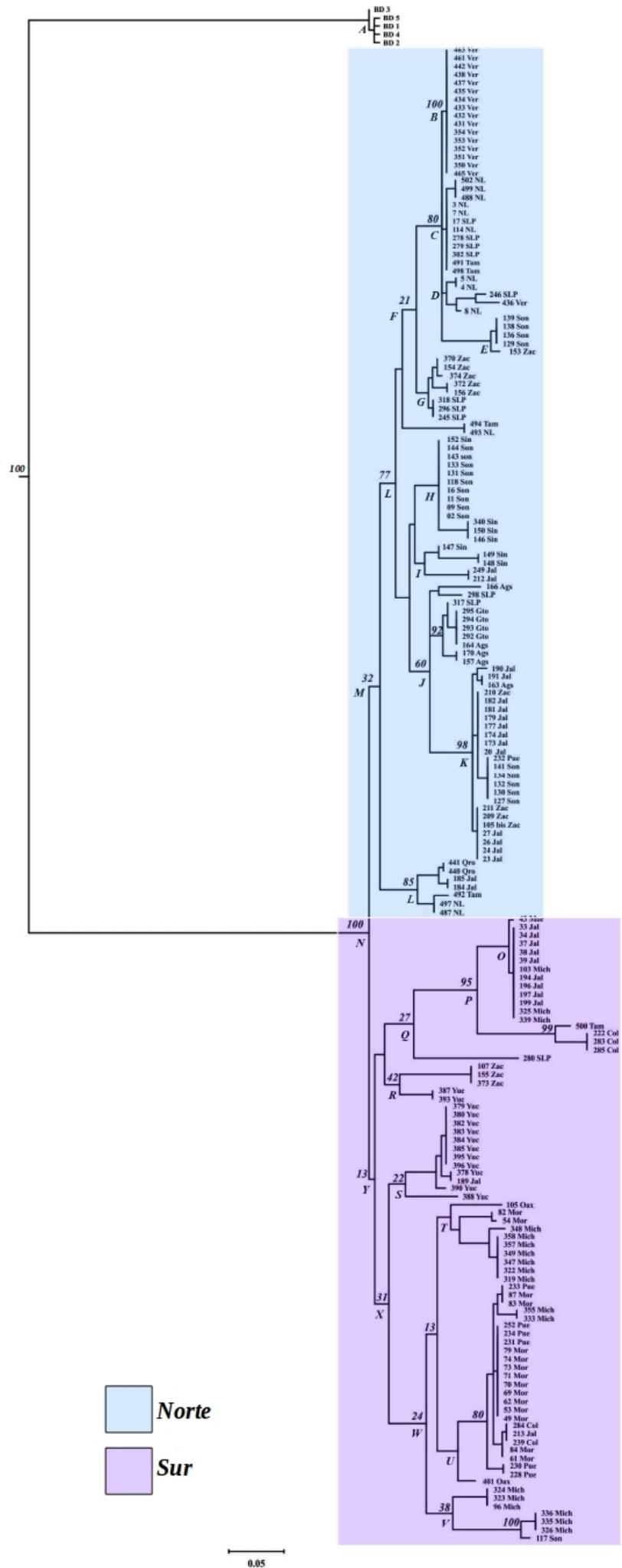


Figura 3.1. Árbol filogenético construido con el método de Maxima Verosimilitud (*Maximum Likelihood, ML*) con el modelo de sustitución TN93 para un fragmento de 544 pb del gen *D-Loop* con 109 sitios informativos, obtenido con el programa PhyML 3.0. Los colores azul y violeta indican los clados que se definieron, *Norte* y *Sur*, respectivamente. El grupo externo es *Blastocercus dichotomus*, nodo A (cérvido sudamericano).

Diversidad y Diferenciación Genética.— Los análisis de genética de poblaciones indican que los niveles de diversidad genética son relativamente altos. Se detectaron 109 sitios polimórficos y 118 mutaciones en los 545 pb para el total de la muestra, y se identificaron 59 haplotipos (Tabla 3.2; **c**, **e** y **f**). El índice de diversidad haplotípica y nucleotídica para la muestra total, fue de 0.970 y 0.041, respectivamente (Tabla 3.2; **g** e **i**). Los índices de Hd y π para el *Norte* y el *Sur* similares: 0.94/0.03 y 0.93/0.042, respectivamente. En la comparación de los índices de ambos grupos: *Norte* y *Sur*, se encontró que el clado *Sur* es el que muestra mayor cantidad de sitios polimórficos, 97 (Tabla 3.2; **c**) y mutaciones, 92 por secuencia (Tabla 3.2; **e**), mientras que el *Norte* que presenta 72 sitios polimórficos y 74 mutaciones. En contraste, en el grupo *Norte* hallamos mayor cantidad de haplotipos, 33 (Tabla 3.2; **f**), así como un índice más alto de diversidad haplotípica, 0.947 (Tabla 3.2; **g**) frente al *Sur* que exhibió 26 haplotipos y 0.932 de diversidad haplotípica; sin embargo, la diversidad nucleotídica es mayor en el grupo *Sur*, 0.042, que en el grupo *Norte* (0.03) (Tabla 3.2; **i**). Los estadísticos de resumen y especificaciones para cada grupo se detallan en la Tabla 3.2.

Tabla 3.2. Detalle de los estadísticos de resumen de los análisis de genética de poblaciones. **a)** tamaño de muestra, **b)** sitios monomórficos, **c)** sitios polimórficos, **d)** singletons, **e)** mutaciones, **f)** número de haplotipos, **g)** diversidad haplotípica **h)** desviación estándar de la diversidad haplotípica, **i)** diversidad nucleotídica, **j)** desviación estándar de la diversidad nucleotídica, **k)** Theta de Watson, estimador indirecto del tamaño efectivo histórico (*N_{ef}*) (Latch *et al.*, 2009), **l)** desviación estándar de la Theta de Watson, **m)** inserciones-delecciones por grupo, **n)** estimado de fijación poblacional *F_{ST}*, **ñ)** estimado *Nm* de flujo genético efectivo por generación entre grupos a partir de *F_{ST}* **o)** estimado de estructuración genética *G_{ST}*, **p)** estimado de estructura genética *N_{ST}*, **q)** determinación de estructura genética a partir de dos diferentes índices de estructura genética, **r)** valores de la prueba *D* de Tajima y **s)** tipos de selección en genes neutrales según el estimado de *D* de Tajima y el efecto esperado dados esos valores, sobre el tamaño poblacional (*N*).

		Total	Norte	Sur
a	<i>N</i>	184	107	77
b	Sit Mono	387	425	445
c	Sit Pol	109	72	97
d	Singletons	7	6	12
e	μETA	118	74	92
f	<i>h</i>	59	33	26
g	<i>Hd</i>	0.97	0.947	0.932
h	<i>Hd</i> (ds)	0.4×10^{-3}	0.9×10^{-3}	0.14×10^{-2}
i	π	0.041	0.03	0.042
j	π (ds)	0.99×10^{-4}	0.93×10^{-4}	0.17×10^{-3}
k	θ -W	0.037	0.028	0.034
l	θ -W (ds)	0.90×10^{-3}	0.32×10^{-3}	0.37×10^{-3}
m	InDels	8	7	3
n	<i>F_{ST}</i>	0.27352		
ñ	<i>F_{ST}</i> (<i>Nm</i>)	1.33		
o	<i>G_{ST}</i>	0.21302		
p	<i>N_{ST}</i>	0.29101		
q	<i>N_{ST}</i> / <i>G_{ST}</i>	0.29101		
r	Tajima <i>D</i>	0.27135 N.S.	0.304222 N.S.	0.54004 N.S.
s		Sel bal- <i>N</i> ↓	Sel bal- <i>N</i> ↓	Sel bal- <i>N</i> ↓

Por otra parte, para el caso de diferenciación genética, esta se encontró relativamente alta entre los grupos (*Norte* y *Sur*), con un índice de fijación poblacional *F_{ST}* de: 0.27352; adicionalmente obtuvimos un estimado del índice de flujo genético efectivo por generación (*Nm*) calculado a partir de *F_{ST}*. El índice *Nm* sugiere 1.33 migrantes efectivos por generación (Hudson *et al.*, 1992) entre ambos grupos (Tabla 3.2; **n** y **ñ**), lo cual supondría teóricamente que existe intercambio genético suficiente para homogeneizar a ambos clados. Asimismo, se estimaron los índices de estructura *G_{ST}* = 0.21302 y *N_{ST}* = 0.29101, en dónde el estimado que menor valor exhibe es *G_{ST}*, sin embargo se atribuye a que ambos estimados operan bajo distintos criterios y a la estructura filogeográfica encontrada (Tabla 3.2;

n, ñ, o y p).

Con STRUCTURE encontramos que todos los individuos fueron asignados a algún grupo con una probabilidad posterior de al menos 90 %. Este análisis propone tres grupos genéticos para el total de la muestra ($K = 3$): el primer grupo incluye 111 individuos (el 60.33 %) (Figura 3.2, *barras rojas*) que corresponde completamente con el clado *Norte* en la filogenia (Figura 3.1); el siguiente grupo incluye 56 individuos (30.43 %) (Figura 3.2, *barras azules*) y por último el tercer grupo tiene a 17 (9.24 %), que corresponde con los clados *O* y *P* de la filogenia con altos valores de *Bootstrap* con individuos de Morelos, Jalisco, Michoacán, Colima y Tamaulipas (Figura 3.2, *barras amarillas*). La gráfica con los detalles de asignación genotípica de todos los individuos se muestran en la Figura 3.2.

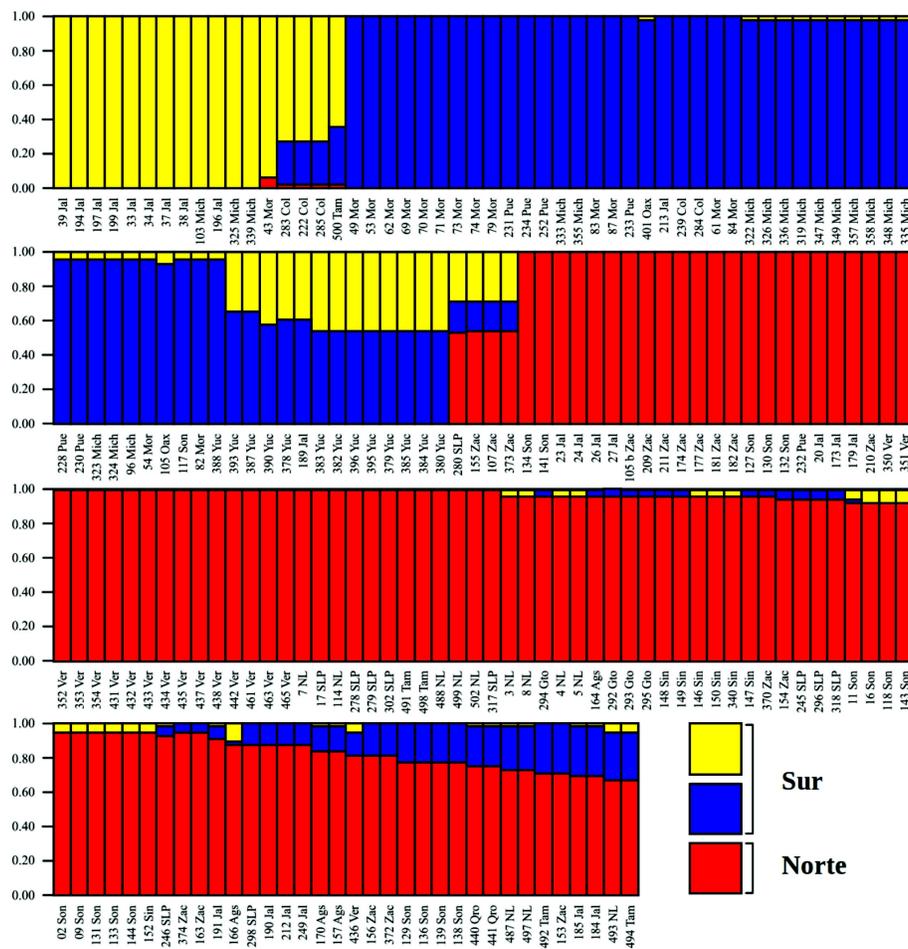


Figura 3.2. Gráfica que muestra la agrupación del total de la muestra con base a su genotipo, cada color representa a uno de los 3 grupos obtenidos en el análisis ($K = 3$). El grupo *Azul* corresponde parcialmente con el clado *Sur*; los individuos del grupo *Amarillo* pertenecen junto con el grupo *Azul* al clado *Sur*, y finalmente el grupo *Rojo* representa al clado *Norte* de la filogenia molecular.

El análisis de estructura genética espacial (BAPS) muestra una distribución discontinua de la diversidad genética y baja estructura genética (Figura 3.3). El algoritmo propone 10 grupos genéticos, mostrando ciertos patrones de distribución geográfica (Figura 3.3). Por ejemplo, el grupo genético *Azul Oscuro* (Figura 3.3; **A**) se distribuye en la región Norte, pero también en el Centro, discontinuamente. El grupo Rosa se encuentra en el Noreste y Este de la distribución, o el Rojo predominantemente en el Centro. El grupo representado por el color *Azul Claro* (Figura 3.3; **J**), tiene una distribución extrema al Sur, y sin embargo también está presente en el Centro, igualmente de forma discontinua. En el resto de grupos tampoco podemos observar continuidad de la distribución local y/o estatal, aunque hay algunos patrones (Figura 3.3).

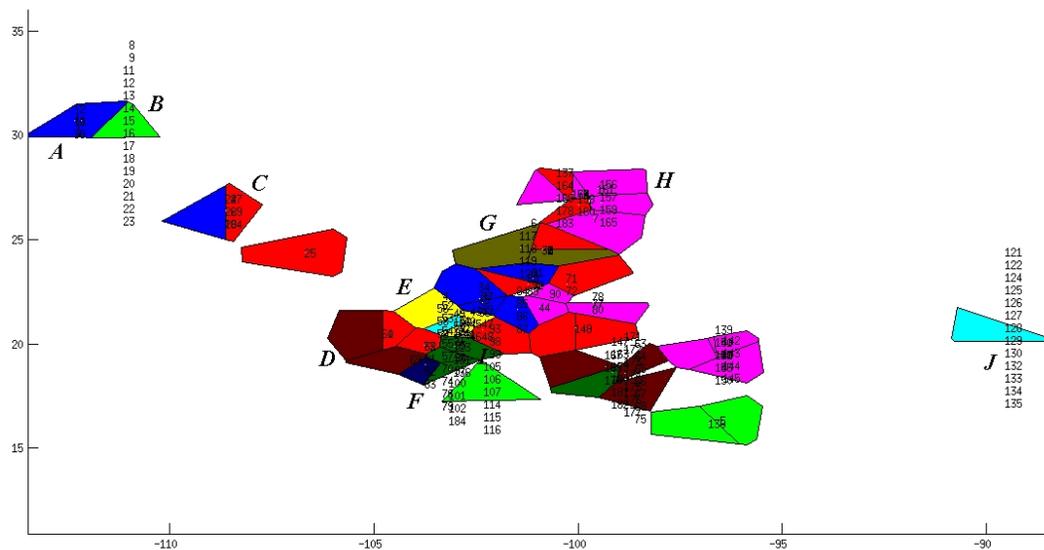


Figura 3.3. Análisis espacial de estructuración de las poblaciones basado en inferencia bayesiana (BAPS) para el total de la muestras de venado cola blanca, los colores representan a los 10 grupos (también determinados con mayúsculas en negritas) que se infirieron como resultado del análisis.

El análisis de máxima verosimilitud, la prueba bayesiana *structure*, así como el estudio de estructura genética espacial-BAPS sustentan relativamente bien la división geográfica central determinada inicialmente con la filogenia de la Figura 3.1. En dicho resultado se observa una partición entre los dos grupos asignados según su distribución geográfica: *Norte* y *Sur*, con un soporte estadístico aceptable (*bootstrap* de 100 %). En este sentido la prueba *structure* (Figura 3.2) en su grupo *Rojo* coincide íntegramente con el clado *Norte* de la filogenia molecular (Figura 3.1), por su lado el clado

Sur tiene una correspondencia parcial con los grupos *Amarillo* y *Azul* de *structure*, el grupo *Amarillo* esta representado en la filogenia en el nodo **O** y **P** (Figura 3.2) y el grupo *Azul* con los nodos **Q, R, S, T, X, W, U** y **V**, quienes en suma con los nodos **O** y **P** corresponden con el clado *Sur* de la filogenia molecular (Figura 3.1.). En otro sentido la prueba de estructura genética espacial supone 10 grupos (Figura 3.3) en base a su distribución geográfica y diversidad, sin embargo la tendencia de los grupos en un contexto geográfico identifica parcialmente la separación obtenida en la filogenia molecular. El clado *Sur* esta identificado con los grupos **A, B, D, I** y **J** del mapa de distribución espacial (Figura 3.3), por su lado el clado *Norte* corresponde con los grupos **C, H, G, E** y **B**. Esto nos indica que los datos son adecuados para sustentar la diferencia geográfica hallada al rededor de la Franja Volcánica Transmexicana, ya que pese a la naturaleza distinta de los algoritmos utilizados, el resultado general es muy similar.

La prueba de Mantel realizada para explorar la posible asociación entre distancias genéticas (Nei) y distancias geográficas resultó no significativa $p = 0.715$ ($p > 0.05$; Figura 3.4), con una correlación negativa moderada ($r = -0.05019$).

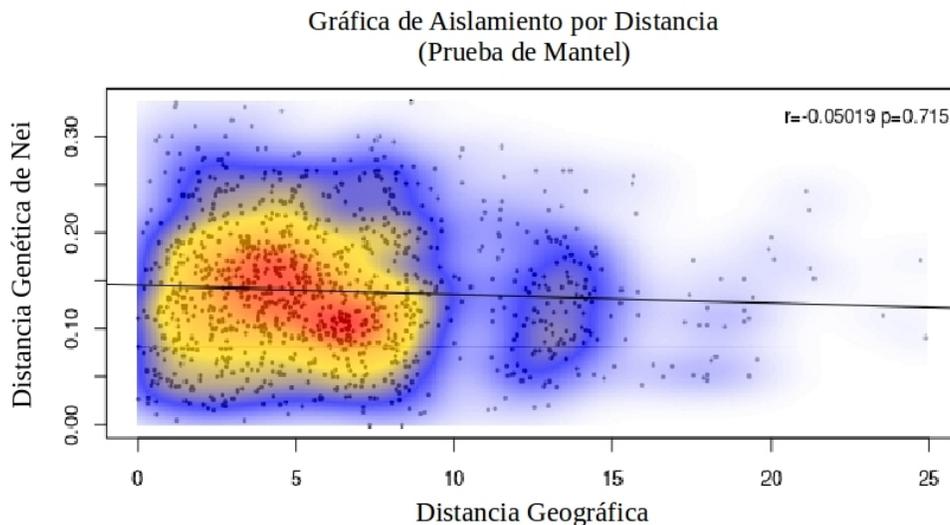


Figura 3.4. Análisis de Aislamiento por Distancia (prueba de Mantel).

En congruencia con los análisis anteriores, la red de haplotipos muestra los dos clados obtenidos en la filogenia molecular: *Norte* y *Sur*, diferentes haplotipos no fueron encontrados y se indican con los círculos negros pequeños sobre las líneas de la Figura 3.5 y de igual forma, existen circuitos (*loops*) que no fueron totalmente clarificados.

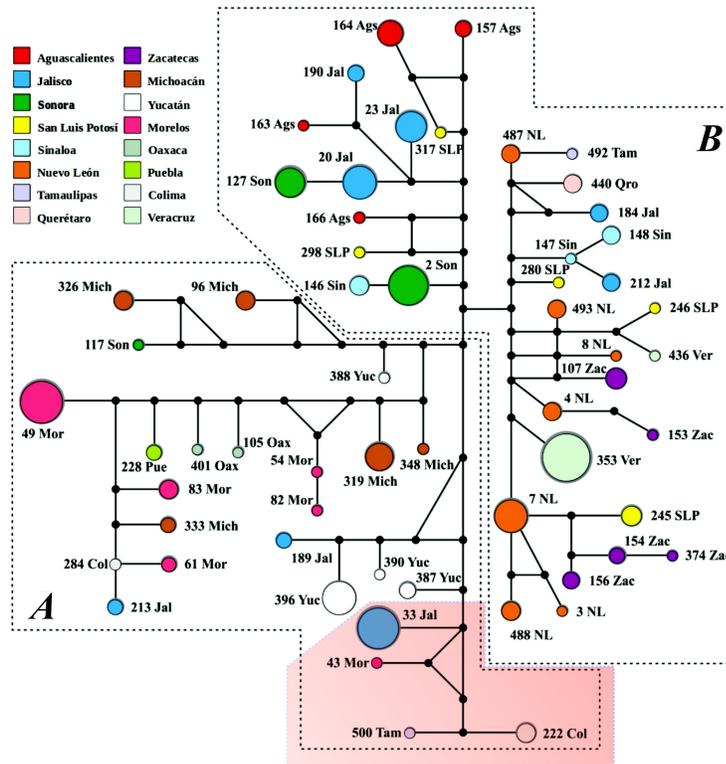


Figura 3.5. Red de haplotipos que indica con colores la relación entre los linajes maternos y su distribución geográfica, vemos igualmente que el haplogrupo **A** coincide con el clado filogenético *Sur* (en la parte inferior se resaltan en rosa los haplotipos correspondientes al grupo *Amarillo* del análisis con *Structure* y los haplotipos de los clados *O* y *P* de la filogenia molecular), y el haplogrupo **B** con el clado *Norte*.

La estimación de estructura filogeográfica, a partir de los estimados de diferencia genética (N_{ST} / G_{ST}) obtenida con el contraste de los valores de ambos índices: 0.29101 y 0.21302 (Tabla 3.2; **q**), en donde N_{ST} es significativamente mayor que G_{ST} ($N_{ST} = 0.29101$, $SE = 0.0322$; $G_{ST} < N_{ST}$; $P < 0.05$), lo cual propone que existe una estructura filogeográfica, dada por la diferencia entre los dos clados principales (*Norte* y *Sur*) (Pons y Petit, 1996; Burban *et al.*, 1999).

Análisis de Eventos Demográficos Históricos.— El análisis de distribución de diferencias pareadas *mismatches* se realizó para el total de la muestra y para cada uno de los clados (*Norte* y *Sur*), se obtuvieron las curvas que exhiben los patrones de dichas diferencias (Figura 3.6). En el análisis para el total de la muestra (Figura 3.6; **A**) se obtuvo una topografía rugosa, con un pico entre las diferencias pareadas número 20 y 35; la gráfica no se ajusta a un modelo de crecimiento exponencial y el coeficiente de determinación sugiere mucha varianza ($R^2 = 0.059$) entre lo esperado bajo un modelo de

crecimiento poblacional. En el caso del clado *Norte* la topografía es semejante, sin embargo existen pequeñas crestas al rededor de una principal ubicada entre las diferencias 18 y 30 (Figura 3.6; **B**), en este caso el ajuste de los datos es también muy distante del modelo de crecimiento exponencial ($R^2 = 0.135$), lo cual igualmente supondría afectaciones a la demografía de la especie. En el clado *Sur* se obtuvo un patrón más abrupto, con un pico principal entre las diferencias 30 y 37, y un ajuste del modelo de crecimiento exponencial muy bajo ($R^2 = 0.006$) (Figura 3.6; **C**). Claramente, las topologías obtenidas para los *mismatches* no se ajustan a un modelo de crecimiento exponencial (Figura 3.6).

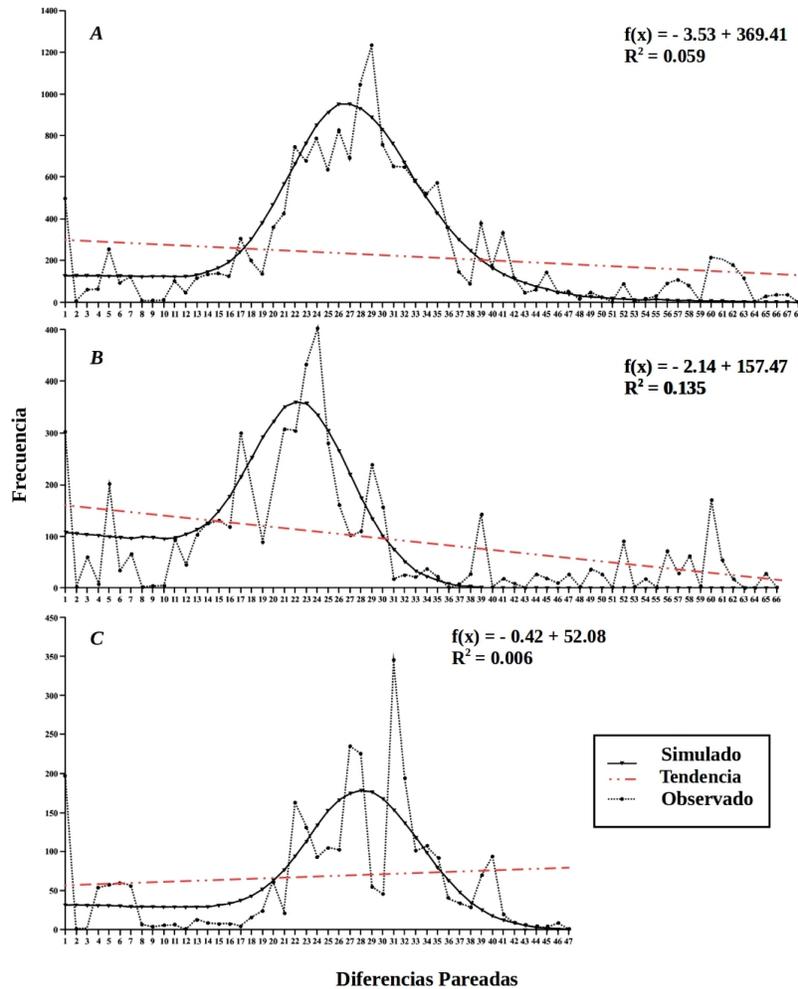


Figura 3.6. Gráficas de diferencias pareadas (*Mismatches*). **A** Muestra Total, **B** Clado *Norte* y **C** Clado *Sur*.

Las pruebas de neutralidad ó *D* de Tajima, mostraron valores positivos para todos, el caso de la muestra *Total*, y para *Norte* y *Sur* (Tabla 3.2) lo cual indicaría selección natural diversificante o

decremento poblacional, sin embargo los valores fueron no significativos.

Finalmente, para aproximar con mayor claridad los eventos demográficos importantes inferidos con los análisis anteriores, obtuvimos las gráficas *Skyline* bayesianas para el total de la muestra y para cada clado (*Norte* y *Sur*). En el primer caso, la muestra total sugiere un ligero crecimiento demográfico hace aproximadamente 19,000 años (Figura 3.7; **A**, **1**), de un tamaño poblacional de ca. 4×10^6 a 4.2×10^6 individuos, seguido de un periodo de estabilidad poblacional y el inicio de un decline importante hace aproximadamente 1,000 años, tornándose más agudo hacia la actualidad (llegando a casi sólo 2×10^6 individuos) (Figura 3.7; **A**, **2**). En el *Norte* supone igualmente un aumento poblacional, aunque menos intenso, llegando aproximadamente 3.6×10^6 individuos hace casi 34,000 años (Figura 3.7; **B**, **1**), seguido de estabilidad demográfica, pero también hace unos 1,000 años sufre una reducción semejante al análisis para la muestra total (2×10^6) (Figura 3.7; **B**, **2**). El clado *Sur*, muestra un crecimiento poblacional hace aproximadamente 20,500 años, llegando a casi a 4.3×10^6 individuos (Figura 3.7; **C**, **1**), no obstante, también aproximadamente hace 1,000 años viene una caída demográfica importante, a llegar ca. 2.5×10^6 individuos (Figura 3.7; **C**, **2**). Las inferencias para los tres casos coinciden con los análisis anteriores (*mismatches* y *D* de Tajima), sustentando eventos de reducción demográfica relativamente recientes, hace aproximadamente 1,000 años.

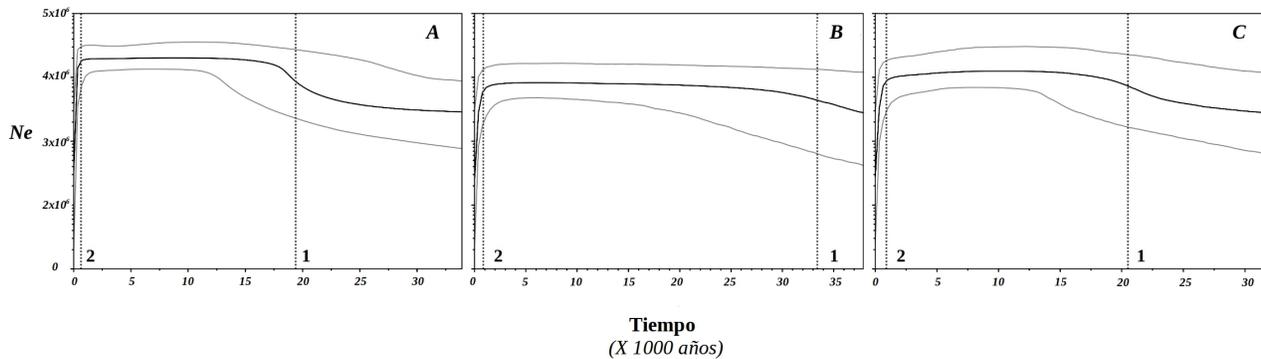


Figura 3.7. Gráficas de *Skyline* bayesiano para la muestra Total (**A**), el clado *Norte* (**B**) y el grupo *Sur* (**C**) obtenidas con los programas BEAUTi y BEAST v1.8.4 utilizando la tasa de mutación reportada para *O. hemionus* de $\mu = 4.46 \times 10^{-2}$ (Latch *et al.*, 2009). La escala del eje X es el tiempo en miles de años, y el eje Y son los aproximados estimados de tamaño poblacional .

DISCUSIÓN

La región control mitocondrial (*D-Loop*) es un buen marcador para determinar parámetros esenciales de genética de poblaciones y estructura; sustentar eventos históricos y filogeográficos -dadas sus características evolutivas-, como lo apoyan otros trabajos realizados con región control mitocondrial y algunos otros genes mitocondriales en venados cola blanca de otras poblaciones (Ellsworth *et al.*, 1994; Purdue *et al.*, 2000; Moscarella *et al.*, 2003; Logan-López *et al.*, 2007) y en algunas otras especies de la familia cervidae, como son los venados temazate (*Mazama spp.* Ruíz-García *et al.*, 2007; Escobedo-Morales *et al.*, 2016), el ciervo rojo (*Cervus elaphus*. Feulner *et al.*, 2004; Pérez-Espona *et al.*, 2009; Skog *et al.*, 2009), el venado de Eld (*Rucervus eldii*. Balakrishnan *et al.*, 2003), alces (*Alces alces*. Hundertmark *et al.*, 2003), ciervo almizclero (*Moschus spp.* Kholodova y Prikhodko, 2006) y ciervo del padre David (*Elaphurus davinianus*. Zeng *et al.*, 2007), entre otros. Cabe mencionar que la mayoría de estos trabajos se han hecho en Estados Unidos y Canadá, además de que han sido realizados con diversos marcadores, como proteínas (Cowan *et al.*, 1962; Price *et al.*, 1979; Kennedy *et al.*, 1987; Breshears *et al.*, 1988; Karlin *et al.*, 1989; Lockwood *et al.*, 2007), isoenzimas (Carr *et al.*, 1986; Scribner *et al.*, 1997; Kollars *et al.*, 2004) el Complejo Mayor de Histocompatibilidad *MHC* (Van Den Bussche *et al.*, 1999; Ditchkoff *et al.*, 2001; Van Den Bussche *et al.*, 2002); o con ADN (DeWoody *et al.*, 1995; Anderson *et al.*, 2002; DeYoung *et al.*, 2002; DeYoung *et al.*, 2003; Doerner *et al.*, 2005; Blanchong *et al.*, 2006; Lindsay y Belant, 2008; DeYoung *et al.*, 2009; De la Rosa-Reyna *et al.*, 2012). Consideramos que era necesario estudiar las poblaciones mexicanas con marcadores mitocondriales para conocer con más profundidad su genética de poblaciones e historia evolutiva.

Análisis Filogenético.— En la presente investigación se estudiaron los patrones y niveles de diversidad genética y estructuración de poblaciones de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en México; así como la historia demográfica de la especie. La filogenia molecular muestra poca estructura geográfica, como se ha reportado en otros estudios para la especie, tal vez debido a su alta capacidad de dispersión, aunada al manejo de sus poblaciones que ha implicado el movimiento de individuos entre poblaciones y subespecies. Sin embargo tiene cierta estructura a nivel macrogeográfico, tal como se ha observado en otras poblaciones de la especie (Kennedy *et al.*, 1987; DeYoung *et al.*, 2003; Kollars *et al.*, 2004; Blanchong *et al.*, 2006). Lo anterior ya había sido afirmado a partir de 1994, argumentando que las relaciones filogenéticas dentro de los haplotipos mitocondriales y la distribución geográfica de

grandes asociaciones haplotípicas en la especie no son equiparables con la subdivisión taxonómica basada en morfología (Ellsworth *et al.*, 1994; DeYoung *et al.*, 2003; Moscarella *et al.*, 2003).

Encontramos mezclas con incongruencia geográfica subespecífica, además de bajos niveles de valores *bootstrap* (< 60 %). Sin embargo, a nivel macrogeográfico podemos detectar dos grupos; dicha división se ve influenciada por la Franja Volcánica Transmexicana, así como por la transición entre las regiones biogeográficas presentes en México (Neotropical y Neártica) (Figura 3.8). Una forma similar de estructura geográfica ya había sido reportada para esta especie en Estados Unidos por Kennedy y su equipo (1987), donde reportaron estructura macrogeográfica clara en 29 localidades del estado de Tennessee, Estados Unidos, determinada por los contrastes de las regiones fisiográficas de la región (Kennedy *et al.*, 1987), pero a nivel local no fueron detectables. Ellsworth y colaboradores (1994) proponen que la discontinuidad genética de la especie está dada por barreras importantes al flujo genético, principalmente por elementos geográficos (elevaciones, cordilleras, grandes cuerpos de agua). Ellos detectan tres haplotipos de gran distribución geográfica, delimitados básicamente por la topología del sureste de Estados Unidos, y que las mismas coinciden con alguna subespecie.

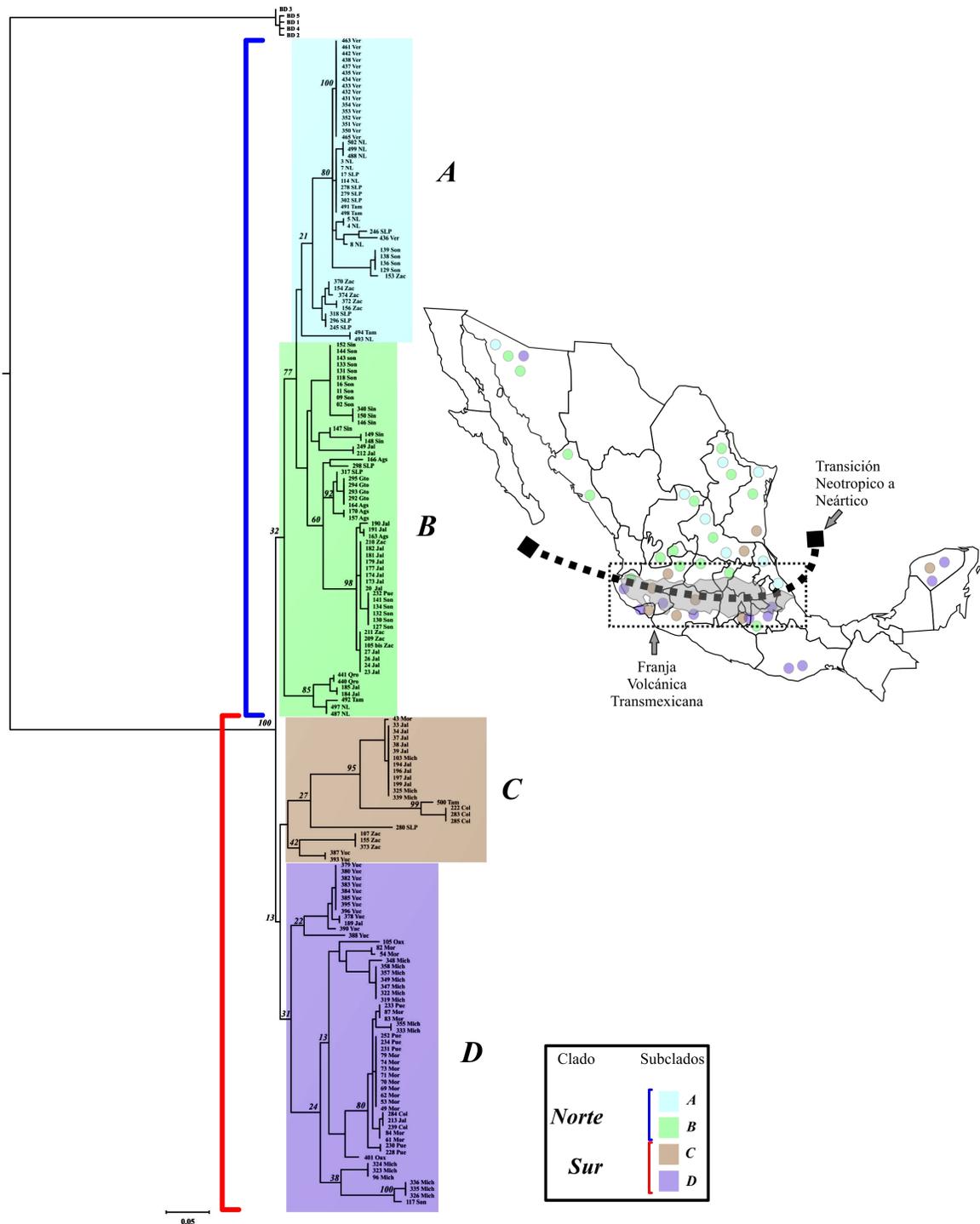


Figura 3.8. Localización geográfica de las muestras en los clados obtenidos en la filogenia molecular, en donde observamos que la división de ambos ocurre en un rango cecano a la Franja Volcánica Transmexicana, así como de la transición de las regiones biogeográficas Neotropical y Neártica; como se ha visto con otras especies. Cada clado se dividió en subclados y se proyectaron en el mapa mediante un código de colores, observamos a los subclados **A** y **B** conformando el clado *Norte* y el **C** y **D** el clado *Sur*.

Es importante mencionar que en otras poblaciones de venado cola blanca, en particular la de Venezuela (Moscarella *et al.*, 2003) en donde el manejo y aprovechamiento dista de ser tan intenso o deliberado como en México, es posible detectar grupos filogenéticos mejor definidos, asociados inclusive en algunos caso a sus subespecies -aunque no de manera estricta-, además los autores concluyen que las diferencias genéticas entre clados son producto de factores geográficos y ambientales importantes; tal como aparentemente ocurre con la Franja Volcánica Transmexicana y las poblaciones de venados en México (Ellsworth *et al.*, 2004; Moscarella *et al.*, 2003).

En el alce de Norteamérica (*Alces alces*), Hundertmark *et al.* (2003) detectan igualmente baja estructura filogenética obteniendo clados mezclados y sin correspondencia de la diferenciación poblacional con la designación subespecífica, asimismo proponen que los factores ambientales están definiendo la estructura de la especie. El ciervo rojo (*Cervus elaphus*), es una de las especies cinegéticas de cérvidos más importantes de Europa y ha sido extensivamente manejado procurado mantener las pozas genéticas en sus áreas de distribución histórica, sin traslados deliberados. En esta especie detectan estructura filogeográfica clara (Skog *et al.*, 2009).

Otros estudios habían mostrado diferencia en su estructura determinada por la Franja Volcánica Transmexicana y la transición de la región Neotropical a Neártica en serpientes (Bryson *et al.*, 2011), peces (Mateos, 2005), ranas (Mulcah y Mendelson, 2000), salamandras (Parra-Olea *et al.*, 2012; inclusive en plantas: amapolas (Ruíz-Sánchez *et al.*, 2012, agaves (Martínez, 2013) y nolinás (Ruíz-Sánchez y Specht, 2013).

Diversidad Genética.— El venado cola blanca de México presenta valores relativamente altos de diversidad nucleotídica en comparación con poblaciones de otras investigaciones y otras especies del mismo orden: 0.041 para la muestra total, en el caso de los clados *Norte* y *Sur* 0.030 y 0.042, respectivamente (Tabla 3.2; *i*). Estos niveles son usuales en especies de mamíferos con grandes tamaños poblacionales históricos y mucha vagilidad (Breshears *et al.*, 1988), y en general es semejante a los valores descritos para la especie (Kennedy *et al.*, 1987).

La diversidad haplotípica es con los niveles hallados en otras poblaciones de venados (Moscarella *et al.*, 2003) (Tabla 3.3), aunque algunos trabajos reportan niveles ligeramente inferiores (Puerdue *et al.*, 2000). Esta homogeneidad en los índices de diversidad tal vez refleja la antigüedad de la especie, su gran capacidad de desplazamiento y sus tamaños poblacionales históricos muy grandes.

Para el caso del Ciervo de Eld sus valores son parecidos (Balakrishnan *et al.*, 2003), en el caso de los alces, estos presentan niveles más reducidos, mientras el ciervo rojo muestra valores parecidos

(Skog *et al.*, 2009). Estos niveles son usuales en especies de mamíferos con grandes tamaños poblacionales históricos y mucha vagilidad (Breshears *et al.*, 1988).

Sobre la diversidad nucleotídica (π), tenemos para los venados en México un valor total de $\pi = 0.041$ (*Norte* $\pi = 0.03$, *Sur* $\pi = 0.042$), más alto que el valor para las muestras de Venezuela con un índice de $\pi = 0.026$ (Moscarella *et al.*, 2003), y en el caso de los ciervos rojos $\pi = 0.03$ (Skog *et al.*, 2009). Podrían existir algunos factores conductuales que contribuyen a la preservación de la diversidad genética histórica: su dinámica reproductiva tipo *harén*, promiscuidad y la alta frecuencia de paternidad múltiple en una sola camada de cervatillos (20-25 % de la camada) (DeYoung *et al.*, 2002; Sorin, 2002). Además, su primera reproducción suele ser a edades relativamente jóvenes; la combinación de estos factores podrían haber contribuido mucho en los grandes tamaños poblacionales del cola blanca, en relación con otras especies (DeYoung *et al.*, 2003). Asimismo, al ser una especie antigua y haber logrado tamaños poblacionales muy grandes, pudo haber acumulado toda esta diversidad, y se ha propuesto que el impacto del ser humano aún no consigue mermarla, aunque nuestros datos podrían sugerir lo contrario (Van Den Bussche *et al.*, 2002).

Comparando con otros integrantes del Orden Artiodáctila, los bóvidos presentan índices menores de diversidad haplotípica ($Hd = 0.97$ para muestra total; *Norte*: 0.95 y *Sur*: 0.93) ya que para los bóvidos americanos, en el caso del borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) este tiene un valor de $Hd = 0.00$ a 0.66 (Luikart y Allendorf, 1996); en el bisonte americano (*Bison bison*) ocurre un valor relativamente mayor $Hd = 0.78$ (Forgacs *et al.*, 2016), y finalmente para el borrego dall (*O. dalli*) (Loehr *et al.*, 2006) tenemos que sus valores oscilan en 0.71 -menor que los cérvidos- pero de forma ambigua en algunas poblaciones puede llegar a $Hd = 1$ (lo cual podría ser un sesgo del muestreo, ya que 1 significa que cada individuo de la población tiene un haplotipo único).

Sobre la diversidad nucleotídica, los índices para nuestro trabajo fueron $\pi = 0.041$ (*Norte* $\pi = 0.03$ y *Sur* $\pi = 0.042$), rebasan los valores en otros grupos de mamíferos. Por ejemplo, los bóvidos van desde 4×10^{-3} a 2.7×10^{-2} , tal vez debido a que el origen de los cérvidos es mucho más antiguo que los bóvidos y a que los cuellos de botella históricos, asociados y no asociados a actividades humanas, no han conseguido erosionar sus niveles de diversidad (Roth y Laerm, 1980; DeYoung *et al.*, 2002; Sorin, 2002; Van Den Bussche *et al.*, 2002; Doerner *et al.*, 2005). Para el venad cola blanca en México, las reintroducciones y/o reubicaciones podrían ser un artefacto que incremente la diversidad genética (Logan-López *et al.*, 2006), actividad muy común entre las áreas con aprovechamiento de la especie.

Tabla 3.3. *N.*- Tamaño de la muestra, *h.*- Número de haplotipos, *Hd.*- Diversidad haplotípica, *π.*- Diversidad nucleotídica, *F_{ST}.*- Índice de fijación, *G_{ST}.*- Índice de estructura poblacional (Nei, 1973), *N_{ST}.*- Índice de estructura poblacional (Lynch y Crease, 1990).

Familia	Especie	Población/Autor	N	h	Hd	π	F _{ST}	G _{ST}	N _{ST}
Cérvidos	Venado Cola	Total	184	59	0.97	0.041	0.27352	0.21302	0.29101
	Blanca el presente trabajo	Norte	107	33	0.947	0.03			
		Sur	77	26	0.932	0.042			
	Venado Cola	Ellsworth <i>et al.</i> , 1994	142					0.621	
	Blanca otros trabajos	Moscarella <i>et al.</i> , 2003	26	23	0.988	0.026	Φ _{ST} = 0.25 – 2.17		
		Purdue <i>et al.</i> , 2000		15	0.0 – 0.67		0.63		
	Ciervo de Eld	Balakrishnan <i>et al.</i> , 2003	137	42	0.50 – 1	0 – 0.024	0.46		
	Alce	Hundertmark <i>et al.</i> , 2003	141	20	0.15 – 0.76	3.3x10 ⁻⁴ – 8.7x10 ⁻³	Φ _{ST} = 0.61		
Ciervo Rojo	Skog <i>et al.</i> , 2009	587	58	0.96	0.03	0.84			
Bóvidos	Borrego Cimarrón	Luikart <i>et al.</i> , 1996	288		0.00 – 0.66		0.62		
	Bisonte Americano	Forgacs <i>et al.</i> , 2016	25	10	0.78		-0.06 ≈ 0		
	Borrego Dall	Loehr <i>et al.</i> , 2006	223	70	0.71 – 1	4x10 ⁻³ – 2.7x10 ⁻²			

Estructuración Genética y las Subespecies.— La estructura genética del venado cola blanca es baja, especialmente considerando su amplia distribución, con una $F_{ST} = 0.273$, que coincide con Moscarella *et al.*, (2003) en Venezuela para la región control mitocondrial (0.25), pero menor que el reportado por Purdue *et al.*, (2000), $F_{ST} = 0.63$ (Tabla 3.3) con isoenzimas en Georgia y Carolina del Sur, Estados Unidos. En contraste, el ciervo de Eld duplica el valor de estructura para Venezuela ($F_{ST} = 0.46$) utilizando igualmente ADN mitocondrial, el alce presentó una $F_{ST} = 0.61$ (Tabla 3.3), y el ciervo rojo la $F_{ST} = 0.84$ (Tabla 3.3) utilizando algunos marcadores mitocondriales.

Con respecto a algunos bóvidos, encontramos que el borrego cimarrón tiene un índice de $F_{ST} = 0.62$ con marcadores mitocondriales en el área de las Montañas Rocosas, EUA (Luikart y Allendorf, 1996), mientras que en contraste para bisonte americano se reportan valores muy bajos, se reportó $F_{ST} = -0.06 \approx 0.0$ (Forgacs *et al.*, 2016).

La comparación de N_{ST}/G_{ST} , ($N_{ST} = 0.291$, $SE = 0.0322$; $G_{ST} < N_{ST}$; $P < 0.05$) en la cual el primer valor fue significativamente mayor, indica que si existe cierta estructura filogeográfica entre las poblaciones de venado cola blanca en México, es decir que los haplotipos que están más relacionados entre sí, se encuentran en localidades más cercanas (Pons y Petit, 1996; Burban *et al.*, 1999) y podría estar reflejando la separación genética visible en la filogenia aproximadamente en el centro de México.

Por su parte, STRUCTURE definió tres grupos genéticos. El grupo *Azul* con el *Amarillo* tienen cierta integración genotípica y geográfica, de tal forma que optamos por considerarlos como reflejo del clado *Sur* de la filogenia molecular: grupo *Rojo* con clado *Norte* y grupo *Azul + Amarillo*

con clado *Sur*. Aunque se trata de un algoritmo de naturaleza distinta a la filogenia, sustenta bajo el criterio de otra metodología la división reflejada en la figura 3.9 por la Franja Volcánica Transmexicana y la transición de la región Neotropical a Neártica.

El análisis de estructura genética espacial BAPS, señala una mezcla de linajes maternos pertenecientes a distintas áreas geográficas y la red de haplotipos, que es producto de un método distinto de los anteriores, nos señala también poca estructura dentro de los linajes maternos del venado cola blanca con respecto a su distribución geográfica. Al igual que los algoritmos de STRUCTURE, BAPS y la filogenia molecular, este esquema de la relación haplotípica sugiere la existencia de dos haplogrupos consistentes con los clados *Norte* y *Sur* de la filogenia molecular (Figura 3.1).

La prueba de Mantel indica que no hay una relación sencilla entre las distancias genéticas y distancias geográficas, sugiriendo un origen muy reciente de cada clado y tal vez amplio flujo génico entre las poblaciones, $Nm = 1.33$ entre ambos clados, estimada a partir de la F_{ST} (Leberg *et al.*, 1994; Leberg & Ellsworth, 1999; DeYoung *et al.*, 2003; Blanchong *et al.*, 2006). Cabe mencionar que el estimado indirecto Nm ha sido criticado, no obstante ante la falta de datos crudos al respecto nos sirve como un estimado primigenio (Whitlock y McCauley, 1999). La poca estructura genética encontrada en las poblaciones de venado cola blanca en México se debe o a la mezcla de linajes maternos o a un origen muy reciente, y es similar a lo ya reportado por otros autores en la especie (Purdue *et al.*, 2000; Moscarella *et al.*, 2003).

Los análisis evidenciaron que no existe una correlación de la distribución geográfica de los linajes genéticos y la designación subespecífica del venado. El área analizada comprende parcialmente la distribución de las subespecies *O. virginianus mexicanus*, *O. v. sinaloae*, *O. v. couesi*, *O. v. acapulcensis*, *O. v. miquihuanensis* y *O. v. texanus* y se podría esperar encontrar 6 clados monofiléticos, uno por subespecie; sin embargo encontramos solo dos clados relativamente bien diferenciados y en el resto una mezcla con poca estructura geográfica. DeYoung y colaboradores en 2003 determinaron que sus análisis no revelaban patrones genéticos consistentes con las subespecies de venado cola blanca distribuidas en Mississippi, Estados Unidos. Ellsworth *et al.* (1994) hallaron que las relaciones filogenéticas y estructura de los haplotipos mitocondriales y las distribuciones geográficas de grandes haplogrupos no son congruentes con la subdivisión taxonómica basada en morfología. En Venezuela se reportó que los resultados en cuanto a estructura genética y filogenia no sustentaron la propuesta de 3 subespecies descritas para esa zona (Moscarella *et al.*, 2003).

Demografía Histórica.— No existen estudios demográficos censales históricos y/o actuales de

las poblaciones de venado cola blanca en México. Sólo existen algunos datos locales para la sierra Norte de Oaxaca (Ortíz-Martínez *et al.*, 2005), Jalisco (Mandujano y Gallina, 1993) y Aguascalientes (Kobelkowsky-Sosa *et al.*, 2001). Tampoco tenemos datos que nos indiquen la proporción de la especie que se encuentra en vida silvestre y en cautiverio. Ante la falta de datos demográficos crudos, se realiza la importancia de las estimaciones demográficas a partir de datos moleculares para entender su dinámica histórica.

Las gráficas de diferencias pareadas *mismatches*, nos indican que los datos no se ajustan a un modelo de crecimiento exponencial. En el caso de la *D* de Tajima, obtuvimos valores positivos para la muestra total y para cada clado (*Norte* y *Sur*), lo cual sugiere disminuciones poblacionales históricas. La prueba bayesiana *Skyline plot*, muestra oscilaciones demográficas históricas y tanto en la muestra total, como para ambos cladros (*Norte* y *Sur*), indicando disminuciones poblacionales recientes. En el caso de la muestra total sugiere primero un incremento poblacional hace aproximadamente 19,000 años, seguido de estabilidad demográfica y después un reducción muy reciente a aproximadamente la mitad del tamaño inicial, desde hace aproximadamente 1,000 años. Para el clado *Norte* y *Sur* también hallamos incrementos poblacionales hace unos 36,000 y 20,500 años, respectivamente, seguidos de un periodo de estabilidad y sufrieron disminuciones importantes en su población desde hace aproximadamente 1,000 años a la actualidad. Los pocos trabajos que existen sobre el tema indican fluctuaciones poblacionales en pequeñas regiones geográficas que coinciden con los declines poblacionales en los últimos mil años sugeridos en nuestra investigación, que aunque no está reportado ningún cálculo de número aproximado de individuos, únicamente concurren en que las poblaciones han decrecido (Ortíz-Martínez *et al.*, 2005; Piña & Trejo, 2014; D'Angelo *et al.*, 2015; Rolley, 2015). Todo esto sugeriría un incremento poblacional del venado cola blanca en el Pleistoceno y una reducción reciente, que coincide con el crecimiento demográfico de las poblaciones humanas, con el desarrollo de la agricultura y la colonización europea.

Podemos concluir este capítulo señalando que las poblaciones de venado cola blanca aún mantienen elevados índices de diversidad genética (Ellsworth *et al.*, 1994; Purdue *et al.*, 2000; Moscarella *et al.*, 2003), y se ha propuesto que sus niveles de diversidad aún no han sido afectados ni por actividad antropogénica ni por eventos biológicos (Kennedy *et al.*, 1987; Karlin *et al.*, 1988; Breshears *et al.*, 1988; Ellsworth *et al.*, 1994; Cathey *et al.*, 1998; Purdue *et al.*, 2000; DeYoung *et al.*, 2002; Van Den Bussche *et al.*, 2002; DeYoung *et al.*, 2003; Doerner *et al.*, 2005; Logan-López *et al.*, 2007; De la Rosa-Reyna *et al.*, 2012). Sin embargo, para los tamaños poblacionales así como su

estructura genética si se detectaron disminuciones históricas en las poblaciones mexicanas analizadas en el presente trabajo. En el caso de otras especies de Cervidae, se ha observado patrones similares, por ejemplo, para el alce en la Columbia Británica han reportado disminuciones poblacionales asociadas a los cambios del paisaje en el tiempo (Kuzyk *et al.*, 2015). En el ciervo rojo (*Cervus elaphus*) se han hallado señales de cuellos de botella asociadas a pérdida de diversidad genética por efecto fundador tras la colonización postglacial, en ese caso la historia de la especie no sugiere decline poblacional a causa de factores antropogénicos (Haanes *et al.*, 2011).

DISCUSIÓN GENERAL

La importancia del borrego cimarrón y del venado cola blanca estriba en aspectos económicos, culturales y ecológicos, por ello requiere de atención más allá del mero aprovechamiento cinegético. No solo debe interesarnos que se mantengan las poblaciones estables o que crezcan demográficamente sino que debemos adentrarnos en el conocimiento genético-poblacional y ecológico en ambas especies para asegurar su persistencia. En las dos especies es ineludible el estudio de la diversidad genética para conocer más a fondo el impacto del manejo, así como su estado de conservación, ya que esto debe ser parte esencial en el diseño de estrategias de su aprovechamiento y conservación a largo plazo.

Las acciones que consideran monitoreos y estrategias basadas en genética y métodos moleculares deben buscar preservar a largo plazo ambas especies, no solo demográficamente, sino también sus pozas genéticas lo más intactas posibles: que se mantengan la mayoría de alelos de todas las poblaciones y los diferentes linajes evolutivos que las conforman fomentando a la par la preservación de los hábitat, a fin de incrementar la disponibilidad de recursos ambientales, permitiendo a su vez el crecimiento poblacional y conservando a la par a las otras especies que comparten hábitat tanto con el borrego como con el venado (aves, artrópodos, cobertura vegetal, pequeños mamíferos, microbiomas, etc.).

Un punto importante en este proceso debe ser el buscar la creación de un puente sólido entre la investigación académica y formal, con las autoridades gubernamentales ocupadas de la vida silvestre, y con la sociedad civil incluyendo a los propietarios, representantes y asesores técnicos de áreas con algún tipo de aprovechamiento de alguna de estas especies, con la finalidad de conjuntar esfuerzos. De lo anterior deben surgir un aprovechamiento sustentable mejor diseñado y fructífero, beneficios económicos mejor dirigidos y distribuidos, creación de capital social inherente a dichos predios,

restitución de los hábitat implicados, así como mantener la viabilidad de las especies adyacentes a los borregos y/o venados cola blanca.

Por otra parte, es elemental recalcar que tanto en el borrego como con el venado cola blanca se debe blindar la integridad de cada poza genética, evitando las reubicaciones deliberadas entre zonas biogeográficas y/o genéticamente muy distantes, adaptadas a condiciones ambientales distintas. Estas prácticas pueden conducir a la dilución y homogeneización de la diversidad genética contenida en cada una y/o a la depresión por exogamia, y derivar en la pérdida de estructura genética histórica de las especies y sus adaptaciones locales al clima, suelo, vegetación, parásitos, y otros factores de cada localidad.

Nuestros estudios con herramientas moleculares han mostrado que ambas especies tienen diferentes características evolutivas y pueden sufrir diferentes problemas genéticos y en ambos artiodáctilos se presume influencia antropogénica. En el caso del borrego cimarrón el aumento de grupos reproductivos en cautiverio y deficiente manejo dentro de los mismos ha influenciado la disminución de la diversidad genética en algunos casos. Por su lado, el venado cola blanca exhibe poca estructura genética y filogenética debido a su historia evolutiva, y encontramos señales de un reciente cuello de botella hace unos mil años, posiblemente generado por las actividades humanas contemporáneas. También se debe tener precaución con los traslados y traslocaciones que no han contemplado el genotipo y la asociación ambiental de estos en sus respectivas poblaciones de ambas especies. En este sentido, el desarrollo de técnicas moleculares cada vez menos costosas y la formación de personal técnico que pueda hacer este trabajo en campo en las diferentes zonas del país puede contribuir a que se cuente con más y mejor información para implicar a la genética de la conservación dentro de las estrategias históricas.

Otro punto relevante es el esclarecimiento de las incertidumbres taxonómicas, que cada vez más se apoyan en trabajos basados en herramientas moleculares, refutando en muchos casos la supuesta existencia de subespecies históricamente definidas por morfología. La determinación de Unidades Evolutivamente Significativas usando métodos modernos servirá para detallar la forma de aprovechamiento y conservación de cada especie, designando estrategias específicas según las necesidades y condiciones de cada población meta. La gran diversidad de ambientes en México y en general en dónde se distribuye el venado y/o el borrego hace que cada población/ESU tenga requerimientos diferentes, que estén adaptados a diferentes ambientes. A través de esto, eventualmente se podrían dirigir mejor los traslados, reubicaciones e inclusive reintroducciones ampliando los hábitat,

o diseñando corredores para poblaciones aisladas, como se ha propuesto para otras especies de mamíferos (Castellanos-Morales *et al.*, 2016).

Por su parte, el borrego cimarrón requiere de estrategias planeadas para subsanar sus niveles de diversidad en las poblaciones que mostraron bajos niveles de variación genética, suplementando estos grupos con individuos provenientes de poblaciones genética y evolutivamente emparentadas, pero con índices más elevados de diversidad.

Asimismo en ambas especies debemos planear el establecimiento de poblaciones cuidando minuciosamente el origen de los fundadores, así como de su seguimiento generacional para evaluar el éxito de las mismas, y pensando a futuro que estas poblaciones también funjan como reservorios de diversidad para suplementar poblaciones adyacentes que lo requieran, así como la implementación de nuevas poblaciones silvestre y/o en cautiverio con fines de aprovechamiento cinegético.

Es importante también, considerando la selección de trofeos cinegéticos en las dos especies, que se implementen estrategias viables para minimizar la eliminación de alelos asociados a los rasgos fenotípicos que se buscan en los trofeos de cacería (astas/cornamentas grandes, principalmente), a fin de preservar lo más íntegra posible la poza y reservorio genéticos de las poblaciones; ya que esto representa directamente una pérdida de diversidad genética de las localidades de venados y/o borregos, al sólo sobrevivir los animales machos con características fenotípicas poco cotizadas.

Por otra parte, para estimar fluctuaciones demográficas positivas y/o negativas, tanto históricas como contemporáneas es fundamental desarrollar herramientas que nos permitan hacer estimaciones robustas del tamaño de las poblaciones, ya que las estimaciones que existen en la actualidad, especialmente para el venado, son pocas, insuficientes, sólo de poblaciones muy específicas, y en su mayoría con intereses económicos más que ecológicos. Necesitamos conocer estimados a nivel de la distribución total de ambas especies, amén de entender biogeográfica y genéticamente la distribución y posibles fronteras de las subespecies o diferentes linajes evolutivos dentro de cada especie.

Hasta ahora los estudios e investigaciones que existen nos han brindado un primer panorama en el entendimiento y conocimiento genético y evolutivo de los borregos y venados cola blanca. Es importante ahondar en los mismos a través de herramientas de siguiente generación, de mayor cobertura genómica en cuanto a resolución en los resultados y con métodos más sofisticados. Con ello entenderemos mejor su cronología evolutiva, los cambios puntuales históricos, adaptaciones locales, su situación actual, y muy posiblemente cual será su destino a mediano y largo plazo dado el

tipo de manejo vigente, asimismo cual será el resultado si rediseñamos los planes a través de mejores estrategias con beneficios sociales, económicos, culturales y principalmente ecológicos en *pro* de los borregos y los venados cola blanca, así como sus respectivos hábitat.

Implicaciones en el Manejo, Aprovechamiento y Conservación del Venado.— Dada la importancia cinegética y ecológica de esta especie para casi todo México, se discute su conservación e implicaciones en la siguiente sección.

Un primer paso fundamental en estas tareas es esclarecer y entender la taxonomía subespecífica; para este caso definir genética y biogeográficamente cuantas subespecies reales existen, es decir, cuantos grupos evolutivos se pueden definir, mismo que funcionen como entidades genéticas y ecológicas más o menos independientes; apoyado esto con datos obtenidos a través de marcadores moleculares nucleares, métodos genómicos y preferentemente también con datos ecológicos (como diferencias y preferencias de nicho ecológico, historias de vida, patrones de alimentación, etc.) y morfológicos. Con buenos datos de este tipo las acciones futuras de conservación se pueden dirigir de acuerdo a los requerimientos de cada subespecie o unidad evolutiva, fundamentalmente para no perder alelos en las pozas genéticas, conservar la diversidad genética, y no afectar la estructura genética y la adaptación local de la especie en México.

El venado cola blanca fue clasificado subespecíficamente a partir de caracteres morfológicos, sin considerar su composición genética y ecorregiones. Sin embargo, el venado es sumamente flexible al ambiente y presenta una gran variedad en dimensión de cuerpo, color del pelaje, forma y tamaño de astas, gran vagilidad y pueden existir variaciones de estos caracteres en un mismo individuo según la estación del año y/o las condiciones ambientales (Kellog, 1956; Villarreal, 2009). Lo anterior genera una gran ambigüedad a la hora de considerar a las subespecies, ya que los ejemplares tipo de cada subespecie tal vez no representaron las características fenotípicas promedio de su grupo. Esto ya ha sido cuestionado por investigaciones realizadas en la especie con métodos genéticos (Ellsworth *et al.*, 1994; Purdue *et al.*, 2000; DeYoung *et al.*, 2003; Moscarella *et al.*, 2003). Además, dada su gran capacidad de desplazamiento no existen límites biogeográficos y genéticos claros entre cada subespecie tradicionalmente definida (Mandujano *et al.*, 2009; Mandujano *et al.*, 2010).

La clasificación subespecífica basada meramente en caracteres morfológicos podría sugerir altos niveles de diversidad genética, pero que tal vez sean resultado de la mezcla de poblaciones (tal vez subespecies) genéticamente muy distantes. Una designación subespecífica errada puede derivar en una considerable disminución de la adecuación reproductiva, diluir la identidad genética de cada una,

confundir los esfuerzos en su conservación y/o aprovechamiento y finalmente aumentar la probabilidad de extinción de alguna o varias de las subespecies o poblaciones (Doerner *et al.*, 2005).

Un objetivo futuro clave sería determinar las subespecies basándonos principalmente en métodos biogeográficos, moleculares y genómicos, y definir *Unidades de Manejo Evolutivamente Significativas* (ESU, por sus siglas en inglés) (Moritz, 1994; Mandujano *et al.*, 2009) para fines prácticos y enfocar los esfuerzos y/o aprovechamiento de manera específicamente dirigida, tanto en México como a nivel continental (Moodley & Bruford, 2007).

Es necesario ampliar nuestro conocimiento de diversos detalles del pasado de las especies, esto nos permitirá predecir aspectos del futuro, como variación genética y flujo genético -natural y antropogénico- (Castellanos-Morales *et al.*, 2016). Este enfoque nos ayudará a entender cuales podrían ser los resultados de las estrategias designadas, y si es necesario, modificarlas en función de su bienestar, por ejemplo, evitar el flujo genético artificial entre entidades genéticas distintas (Doerner *et al.*, 2005).

Para el manejo de una especie como el venado cola blanca, es sumamente importante considerar las reubicaciones para que repercutan positivamente en las poblaciones, manteniendo la identidad como subespecie, sus adaptaciones locales y requerimientos ambientales específicos. Para ello es indispensable realizar los movimientos con individuos no consanguíneos, y si se trata de organismos de diferentes poblaciones, que estas se encuentren distribuidas dentro del mismo biotopo, para preservar su composición genética y sus requerimientos ambientales, y que con el tiempo no se vea afectada su diversidad genética, independientemente de la homogeneidad en la distribución geográfica de la misma (Zeng *et al.*, 2007).

Previo al traslado de los venados debemos considerar -independientemente de sus características fenotípicas y salud de los organismos- qué individuos vamos a reubicar, cuántos, con qué frecuencia, que momento es el adecuado para iniciar, y cual para terminar los movimientos; esto imprescindiblemente requiere de llevar monitoreos genéticos de los grupos (Frankham *et al.*, 2010). Lo que nos permitiría establecer poblaciones viables susceptibles para reintroducciones y repoblaciones, para suplementar poblaciones muy disminuidas y/o con evidencia de erosión de diversidad genética (Zeng *et al.*, 2007).

Cuando se han realizado reubicaciones entre poblaciones genéticamente muy distantes (como teóricamente ha ocurrido con individuos de Monterrey, Nuevo León a Yucatán; *Comunicación personal* UMA “Yuum Ba'alche'il” Reg. DGVS-CR-IN-0788-YUC/03, 2014), es probable que puedan

surgir problemas genéticos y fisiológicos, como que la diversidad genética entre ambas localidades se vuelva homogénea y se pierdan sus respectivas identidades y adaptaciones locales, pudiendo a la vez tener efectos negativos por depresión por exogamia, además de las desventajas ecofisiológicas que representa para los individuos reubicados el cambio abrupto de condiciones medioambientales.

El manejo genético en cautiverio (UMAs) de venado cola blanca requiere en principio considerar varias acciones. Primeramente, ya que no tenemos más datos, debemos usar y considerar cuando menos a las subespecies como entidades evolutivas dinámicas independientes (Doerner *et al.*, 2005). Es importante siempre tener presente la posibilidad de reintegrar, ya sea de manera deliberada o accidental, a la especie en sus hábitat naturales de donde ha sido erradicado, proveyendo animales para dichos programas. También puede ser relevante favorecer corredores para aumentar su área de distribución. Otras propuestas son establecer poblaciones *ex situ* en localidades ecológicamente seguras para la especie, educar a los propietarios sobre la relevancia de procurar los hábitat de los venados, ya que al incrementar las poblaciones, coadyuvará con la conservación de especies vegetales y animales adyacentes, y ello se traducirá finalmente en aumento de ingresos económicos dependiente del incremento de área y calidad del hábitat. Esto derivará en beneficios para las poblaciones de venado, y habría más organismos para su aprovechamiento, sin mermar su salud genética y demográfica; igualmente se debe procurar que se involucren investigadores especializados, que obtengan información útil para la especie, así como para mejorar o desarrollar estrategias de manejo, aprovechamiento y conservación.

Cacería Deportiva, UMA y el Manejo del Borrego Cimarrón y el Venado Cola Blanca.— La cacería deportiva del borrego cimarrón y venado cola blanca realizada bajo protocolos oficiales bien instrumentados podría redituar grandes ventajas económicas y ecológicas para la conservación. Este tema ha sido ampliamente discutido a niveles de ética, moralidad y cultura (Bashqawi, 2014) y se ha sugerido reprobado la conservación mediante aprovechamiento cinegético al homologarlo con un “asesinato”. En contraparte, en distintas regiones se ha demostrado que la cacería deportiva ha jugado un papel importante en conservación. Por ejemplo, Cousins *et al.* (2008) concluyeron que la cacería de la mano de leyes y planes de manejo adecuados han contribuido a la conservación de especies en el Sur de África, favoreciendo el mantenimiento de áreas naturales, sustentando hábitat, aumentando los recursos disponibles, y proveyendo capital para programas de reintroducciones de especies amenazadas. La cacería deportiva puede derivar en beneficios para la conservación de las especies y sus hábitat y la clave está en la planeación, ejecución, monitoreos y vigilancia adecuadas de las

especies cinegéticas, las especies adyacentes y sus entornos ecológicos (Loveridge *et al.*, 2006; Treves, 2009; Miller, 2010; Paulson, 2012; Tello-Leyva *et al.*, 2015).

El impacto positivo en la conservación de especies con cacería deportiva ha tomado matices más relevantes en términos globales, y es considerado seriamente por instituciones enfocadas mundialmente a la conservación, a través de la publicación de un guía específica para la creación de incentivos que se reflejen en las tareas de conservación, teniendo como herramienta a la cacería (IUCN SSC, 2012).

En México se desarrolló desde finales de 1990 a través de la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP) un esquema de conservación que buscaba integrar las estrategias ambientales, económicas, sociales y legales a través del Programa de Conservación de la Vida Silvestre y Diversificación Productiva en el Sector Rural. Este proyecto permitiría la participación de la sociedad activamente, creando incentivos económicos realistas tras el correcto manejo del programa y de la vida silvestre (Valdez *et al.*, 2006). A partir de dicha propuesta se creó el Sistema de Unidades de Manejo para la Conservación, Manejo y Aprovechamiento de la Vida Silvestre (UMA), como un plan en donde se promoverían esquemas alternativos de producción, compatibles con la preservación ecológica, mediante el uso racional, ordenado y planificado de los recursos naturales (vegetal y animal) renovables en ella contenidos, y que eventualmente detengan o restituyan los procesos de deterioro ambiental (INE, 2000; SEMARNAP, 1997).

La mayoría de UMAs -sobre todo en el Norte del país- se centraron en actividades cinegéticas, traduciéndose en grandes derramas económicas (Guajardo y Martínez, 2004). Sin embargo, no todas llegaron a metas y éxito, aunque ha habido un relativamente continuo ingreso económico, en cuanto a conservación de la vida silvestre no ha dejado muchos resultados tangibles, al menos no como se espera, en contraste con poblaciones de otras especies que si han estado bajo esquemas de manejo sustentable (Loveridge *et al.*, 2006; Treves, 2009; Miller, 2010; Paulson, 2012; Tello-Leyva *et al.*, 2015). Entre los diferentes problemas de las UMA se pueden mencionar planes de manejo deficientes (Weber *et al.*, 2006; García-Marmolejo *et al.*, 2008); capacitación deficiente del personal técnico (Weber *et al.*, 2006); procesos de verificación y aprobación sin efectividad (Valdez *et al.*, 2006; Sisk *et al.*, 2007); falta de confiabilidad en los censos poblacionales y datos biológicos de las especies (Sisk *et al.*, 2007) y la falta de metodologías correctamente aplicadas (Gallina-Tessaro *et al.*, 2008).

Los problemas para realizar de forma efectiva las actividades en las UMAs son complejos y varios. Se propone reforzar las facultades técnicas y metodológicas del personal administrativo y hacer

transparentes sus procesos y operaciones a fin de evaluar y corregir el desempeño y efectividad en el área, afinar las estrategias de verificación y seguimiento por parte de las autoridades ambientales, dirigir las acciones para enfocarlas a la conservación de la vida silvestre, por sobre el ingreso económico, y finalmente recircular parcialmente los ingresos monetarios a favor de la conservación de la biodiversidad contenida en las propias UMAs, para que se incluyan monitoreos efectivos, así como las herramientas necesarias para el buen desempeño de las mismas.

El crecimiento demográfico de las poblaciones debido a las estrategias de manejo, aprovechamiento y conservación no debe contemplar únicamente el incremento censal, sino considerar también varios aspectos relevantes como su genética y estructura poblacional. Tener atención también en actividades como la cacería; es decir, procurar que los organismos “trofeo” dejen descendencia, ya que la eliminación de alelos inherentes a determinadas características fenotípicas puede alterar negativamente la composición genética de las poblaciones (Brigatti *et al.*, 2005).

Puntos Clave a Considerar en el Futuro de la Conservación.— En resumen, los puntos clave a considerar en el futuro dados los resultados de esta investigación son: esclarecer biogeográfica y molecularmente el número real y rango geográfico de subespecies y linajes en México, con marcadores mitocondriales, nucleares y preferentemente datos genómicos; precisar *unidades de manejo evolutivamente significativas* para enfocar los esfuerzos en grupos específicos; evitar el flujo genético entre poblaciones con diferentes pozas genéticas y biotopos; fomentar la conservación e incremento del hábitat natural que permita la viabilidad de las poblaciones de los venados cola blanca, así como de las especies adyacentes; desarrollar monitoreos genéticos de las poblaciones, especialmente previo a las reubicaciones/reintroducciones; fomentar la preservación y aumento de sus hábitat naturales a partir de la diversificación económica inherente a la vida silvestre; implicar a investigadores especializados para establecer un registro y monitoreo genético de poblaciones foco que coadyuven en las estrategias definidas; procurar la descendencia de individuos con trofeos atractivos (astas/cuernos) para evitar el sesgo y/o pérdida de alelos; trabajar en la preservación de su diversidad genética, así como de su identidad como subespecie; y finalmente reconocer el valor económico, pero sobre todo cultural y ecológico de la especie en sus áreas de distribución natural.

CONCLUSIONES

VENADO COLA BLANCA (*ODOCOILEUS VIRGINIANUS*).—

En la presente investigación se establecieron los niveles de diversidad y estructura genética usando la región control mitocondrial. Con estos datos se establecieron datos importantes sobre la historia poblacional, y eventos demográficos históricos del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) de México, y con esta información se proponen estrategias de aprovechamiento, manejo y conservación.

CONCLUSIONES PUNTUALES:

- El venado cola blanca de México exhibe estructura filogeográfica importante, influenciada presuntamente por la Franja Volcánica Transmexicana, y la transición de la región Neotropical a Neártica en la zona centro del país.
- La distribución geográfica de los grupos genéticos detectados no coinciden con la designación taxonómica subespecífica para las regiones muestreadas, aunque faltan estudios más finos con marcadores nucleares y genómicos.
- Se encontraron niveles de diversidad genética relativamente altos, semejantes a lo reportado para la especie en otros estudios.
- Hallamos estructura genética relativamente alta a nivel país, pero no a nivel Estatal o local.
- Existe evidencia de la mezcla de pozas génicas provenientes de regiones distantes, debido posiblemente a sus tamaños poblacionales históricos grandes, y a la alta capacidad de movimiento de los venados.
- Descubrimos señales de estabilidad poblacional antigua, pero con importantes reducciones demográficas de aproximadamente 1,000 años a la actualidad.
- Es necesario fomentar las implicaciones en manejo, aprovechamiento y conservación del venado, con los resultados obtenidos en la presente investigación y en las que se generen subsecuentemente, basadas en distintas áreas biológicas, para desarrollar un manejo integral más efectivo de la especie y de la mano de las autoridades ambientales.

BORREGO CIMARRÓN (*OVIS CANADENSIS*).—

En el presente estudio se determinaron los niveles de diversidad y diferenciación genética de poblaciones de borrego cimarrón en Sonora y Baja California Sur, México; indicando bajos niveles de diversidad y poca estructuración. Esta investigación es relevante para el manejo de las poblaciones de la especie, a fin de diseñar planes y estrategias de manejo con el objetivo de mantener su diversidad genética, y eventualmente su permanencia viable a largo plazo.

CONCLUSIONES PUNTUALES:

- Nuestros datos indican que las poblaciones de borregos de este estudio poseen bajos niveles de diversidad genética, comparables con lo hallado en otras investigaciones.
- La diferenciación genética encontrada entre estas poblaciones es baja, y se ha asociado a que es una especie de reciente colonización, y tal vez en parte por el manejo y uso que se le ha dado.
- Es necesario implementar en los programas de manejo actuales las consideraciones apropiadas para mantener e incrementar la variación genética de poblaciones de Sonora y B. C. S. así como obtener datos para las poblaciones de Baja California Norte.
- Nuestros resultados para el borrego deben ser considerados con cautela en las estrategias de manejo y conservación, ya que si bien refleja el estado genético de las poblaciones, aún es necesario estudiar tamaños de muestra más representativos y con técnicas moleculares más sofisticadas por ejemplo incluyendo marcadores mitocondriales, microsatélites y datos genómicos.
- Este trabajo se perfila como uno de los primeros estudios de genética de la conservación para la especie en su distribución continental en México, ya que si bien existen algunos trabajos que incluyen algunos individuos de poblaciones e islas, no hay hasta ahora un análisis dirigido totalmente a poblaciones continentales mexicanas.

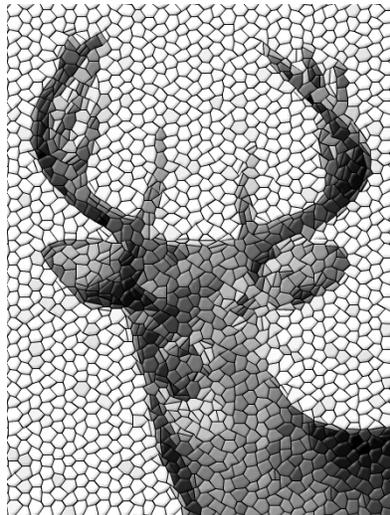
PERSPECTIVAS

Aún quedan un gran número de cuestiones inherentes al borrego cimarrón y al venado cola blanca que debemos resolver; por lo que es necesario profundizar en aspectos ecológicos, genéticos y biogeográficos a fin de esclarecer con mayor precisión -entre otras cosas- su taxonomía subespecífica.

En el futuro debemos determinar los parámetros genético-poblacionales y ecológicos con métodos de genómica de poblaciones, así como con herramientas moleculares más sofisticadas y robustas; ante esto, en la actualidad se cuenta métodos que permiten la genotipificación de miles de SNP's (*Single Nucleotide Polymorphism*) a través de secuenciación de última generación, que han mostrado resolución suficiente para determinar diferenciación fina y adaptación local en diferentes organismos (Pertoldi *et al.*, 2010; Gwilym y Latch, 2012; Aguirre-Liguori *et al.*, 2017), y quizá podría servir para la definición de las subespecies del género *Ovis* y *Odocoileus*.

Por otro lado, es necesario realizar dicho análisis con el mayor número posible de muestras, que representen tanto el total de subespecies definidas morfológicamente, como el total de la distribución en México para ambas especies, a través de un muestreo mucho más exhaustivo.

Finalmente, debemos buscar la creación de un puente sólido entre la investigación científica tanto en el borrego cimarrón como en el venado cola blanca, y las autoridades pertinentes, a fin de impregnar las estrategias históricas de manejo, aprovechamiento y conservación, con los resultados y propuestas surgidas mediante herramientas moleculares y genéticas.



● *Odocoileus virginianus*, Zimmerman, 1780 ●

BIBLIOGRAFÍA

- Abad-Zavaleta, J. A., Sifuentes-Rincón, J., Lafon-Terrazas, E., Gutiérrez-Alderete, J. A., González-Rodríguez. 2013.** Genetic diversity analysis of two desert bighorn sheep (*Ovis canadensis mexicana*) population in Mexico. *Trop Subtrop Agroecosyst.* 14: 171-178.
- Aguirre-Liguori, J. A., M. I. Tenaillon, A. Vázquez-Lobo, B. S. Gaut, J. P. Jaramillo-Correa, S. Montes-Hernandez, V. Souza, and L. E. Eguiarte. 2017.** Connecting genomic patterns of local adaptation and niche suitability in teosintes. *Molecular Ecology.* DOI: 10.1111/mec.14203.
- Akaike, H. 1973.** Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. Pp 267-281 in *Second International Symposium on Information Theory* (Petroy, B. N., and F. Csaki, eds.)
- Alcalá, R. E., H. Salazar, G. Gutiérrez-Granados & L. K. Snook. 2014.** Genetic structure and genetic diversity of *Swietenia macrophylla* (Meliaceae): Implications for sustainable forest management in Mexico. *Journal of Tropical Forest Science.* 26(1): 142-152.
- Álvarez-Romero, J. y R. A. Medellín. 2005.** Vertebrados superiores exóticos en México: diversidad, distribución y efectos potenciales. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. México, D. F.
- Anderson, J. D., R. L. Honeycut, R. A. Gonzalez, K. L. Gee, L. C. Skow, R. L. Gallagher, D. A. Honeycut, and R. W. DeYoung. 2002.** Development of Microsatellite DNA Markers for the Automated Genetic Characterization of White-Tailed Deer Populations. *The journal of Wildlife Management.* 66(1): 67-74.
- Aranda, M. 2000.** Huellas y otros rastros de mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, México. 212 pp.
- Baillie, J. E. M., C. Hilton-Taylor and S. N. Stuart (eds.). 2004.** 2004 IUCN red List of Threatened Species™. A Global Species Assessment. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Balakrishnan, C. N., S. L. Monfort, A. Gaur, L. Singh and M. D. Sorenson. 2003.** Phylogeography and conservation genetics of Eld's deer (*Cervus eldi*). *Molecular Ecology.* 12: 1-10.
- Bandelt, H. J., P. Forster, and A. Röhl. 1999.** Median-Joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution.* 16: 37-48.
- Bashqawi, N. 2014.** Kill Conserve: Ethical Implications of Trophy Hunting Conservation Measures. *Honors Council of the Illinois Regions Papers.* Paper 5.
- Blangchong, J. A., K. T. Scribner, B. K. Epperson and S. R. Winterstein. 2006.** Changes in Artificial Feeding Regulations impact White-Tailed Deer Fine-Scale Genetic Structure. *The Journal of Wildlife Management.* 70(4): 1037-1043.
- Bleich, V. C., J. D. Wehausen, R. R. Ramey and J. L. Rechel. 1996.** Desert swelling mountain sheep; conservation implications of naturally fragmented distribution. *Conservation Biology.* 4: 383-390.
- Boyce, W. M., P. W. Hedrick, N. E. Muggli-Cockett, S. Kalinowski, M. C. Penedo & R. R. Ramey. 1996.** Genetic Variation of Major Histocompatibility Complex and Microsatellite loci: a comparison in Bighorn Sheep. *Genetics.* 145(2): 421-433.
- Boyce, W. M., R. R. Ramey, T. C. Rodwell, E. S. Rubin & R. S. Singer. 1999.** Population subdivision among desert bighorn sheep (*Ovis canadensis*) ewes revealed by mitochondrial DNA analysis. *Molecular Ecology.* 8: 99-106.
- Breshears, D. D., M. H. Smith, E. G. Cothran, and P. E. Johns. 1988.** Genetic variability in white-tailed deer. *Heredity.* 60: 139-146.
- Brigatti, E., J. S. Sá Martins, and I. Roditi. 2005.** Sharp gene pool transition in a population affected by phenotype-based selective hunting. *The European Physical Journal B.* 45: 529-532.
- Bryson, R. W., U. O. García-Vázquez & B. R. Riddle. 2011.** Phylogeography of Middle American gophersnakes: mixed responses to biogeographical barriers across the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography.* 38: 1570-1548.
- Burban, C., R. J. Petit, E. Carcreff, H. Jactel. 1999.** Ranged variation of the maritime pine bast scale *Matsucoccus feytaudi* Duc. (Homoptera: Matsucoccidae) in relation to the genetic structure of its host. *Molecular Ecology.* 8(10): 1593-1602.
- Burger, R. and M. Lynch. 1995.** Evolution and extinction in a changing environment: A quantitative-genetic analysis. *Evolution.* 49: 151-163.
- Cancino, J. 2005.** Berrendo, *Antilocropa americana* (Ord, 1815). In: *Los Mamíferos Silvestres de México*, Ceballos, G. and Oliva, G. (Eds.), pp. 502-504, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Carr, S. M., S. W. Ballinger, J. N. Derr, L. H. Blankenship, and J. W. Bickham. 1986.** Mitochondrial DNA Analysis of Hybridization between Sympatric White-Tailed Deer and Mule Deer in West Texas. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 83(24): 9576-9580.

- Castellanos-Morales, G., Y. T. Gutiérrez-Guerrero, N. Gámez, and L. E. Eguiarte. 2016.** Use of molecular and environmental analyses for integrated in situ and ex situ conservation: The case of the Mexican prairie dog. *Biological Conservation*. 204: 284-295.
- Castillo, A. 2007.** La Selección Natural a nivel molecular. En Eguiarte, L. V. Souza and X. Aguirre (Compiladores). *Ecología Molecular*. México, CONABIO, INE, UNAM, SEMARNAT. 441-446.
- Alvarez-Cárdenas, S., P. Gallina-Tessaro, S. Díaz-Castro, I. Guerrero-Cárdenas, A. Castellanos-Vera, and E. Mesa-Zavala. 2009.** Evaluación de elementos estructurales del hábitat del borrego cimarrón en la Sierra del Mechudo, Baja California Sur, México. *Tropical Conservation Science*. 2:189-203.
- Cathey, J. C., J. W. Bickham, and J. C. Patton. 1998.** Introgressive Hybridation and Nonconcordant Evolutionary History of Maternal and Paternal Lineages in North American Deer. *Evolution*. 52(4): 1224-1229.
- Cavalli-Sforza, L. L. and A. W. F. Edwards. 1967.** Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. *Am Journal Hum Genet*. 19(3): 233-257.
- CCA. 1997.** Regiones ecológicas de América del Norte. Hacia una perspectiva común. Secretariado de la Comisión para la Cooperación Ambiental. Montreal, Canadá. 71p.
- Ceballos, G y G. Oliva. 2005.** Los Mamíferos silvestres de México. CONABIO/Fondo de Cultura Económica. México. 986 p.
- Challenger, A. 1998.** Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. México: CONABIO-UNAM-, Agrupación Sierra Madre. México.
- Cibeira, M. 1977.** Yucatán visto por Fray Alonso Ponce (1588-1589). Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México.
- Clinton, W. E., P. J. Palsbøll, J. D. Wehausen, G. K. Roderick, R. R. Ramey II and D. R. McCullough. 2005.** Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep. *Ecology Letters*. 8: 1029-1038.
- Coltman, D. W., P. O'Donoghue, J. T. Jorgenson, J. T. Hogg, C. Strobeck and M. Festa-Bianchet. 2003.** Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. *Nature*. 426: 655-658.
- CONABIO. 1997.** Situación Actual sobre la Gestión, Manejo y Conservación de la Diversidad Biológica de México. CONABIO, México. 42 pp.
- CONABIO. 1998.** La Diversidad Biológica de México: Estudio de País. CONABIO. México. 341 pp.
- Corander, J., P. Waldmann, P. Marttinen, and J. Sillanpää. 2004.** BAPS 2: enhanced possibilities for the analysis of genetic population structure. *Bioinformatics*. 2363-2369.
- Corander, J. and P. Marttinen. 2006.** Bayesian identification of admixture events using multilocus molecular markers. *Molecular Ecology*. 15: 2833-2843.
- Corander, J., P. Merttinen, J. Siré, and J. Tang. 2008.** Enhanced Bayesian modelling in BAPS software for learning genetic structures of populations. *BMC Bioinformatics*. 9: 539.
- Cousins, J. A., J. P. Sadler, and J. Evans. 2008.** Exploring the Role of Private Wildlife Ranching as a Conservation Tool in South Africa: Stakeholder Perspectives. *Ecology and Society*. 13(2): 43.
- Cowan, I. M. and P. A. Johnston. 1962.** Blood Serum Protein Variation at the Species Level in Deer of the Genus *Odocoileus*. *Systematic Zoology*. 11(3): 131-138.
- Culver, M. and A. O. Hein. 2016.** Jaguar taxonomy and genetic diversity for southern Arizona, United States, and Sonora, Mexico: U. S. Geological Survey Open-File Report 2016-1109, 20 pp.
- D'Angelo, G. J. 2015.** Monitoring Population Trends of White-tailed Deer in Minnesota. Wildlife Biometrics Unit.
- Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo, and D. Posada. 2012.** jModeltest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*. 9(8): 772.
- De la Rosa-Reyna, X., R. D. Calderón-Lobato, G. M. Parra-Bracamonte, A. M. Sifuentes-Rincón, R. W. DeYoung, F. J. García-De León, and W. Arellano-Vera. 2012.** Genetic diversity and structure among subspecies of white-tailed deer in Mexico. *Journal of Mammalogy*. 93(4): 1158-1168.
- De Pippo, T., C. Donadio, M. Guida, and C. Petrosino. 2006.** The case of Sarno river (southern Italy): Effects of geomorphology on the environmental impacts. *Environ Sci. Pollut. Res. Int*. 13: 184-191.

- DeForge, J. R., C. W. Jenner, A. J. Plechner, and G. W. Sudmeier. 1979.** Decline of bighorn sheep (*Ovis canadensis*), the genetic implications. *Desert Bighorn Council Transactions*. 23: 63-66.
- DeMiguel, D., J. Cegoñino, B. Azanza; I. Ruiz, and J. Morales. 2006.** Aplicación del análisis 3D de elementos finitos en el estudio biomecánico de la dentición de mamíferos. Análisis preliminar en *Procervulus ginsburgi* (Artiodactyla). *Estudios geológicos*. 62(1): 115-122.
- DeWoody, J. A., R. L. Honeycut, and L. C. Skow. 1995.** Microsatellite Markers in White-Tailed Deer. *Heredity*. 85 (4).
- DeYoung, R. W., S. Demaris, R. A. González, R. L. Honeycut, and K. L. Gee. 2002.** Multiple paternity in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) revealed by DNA microsatellites. *Journal of Mammalogy*. 83(3): 884-892.
- DeYoung, R. W., S. Demaris, R. L. Honeycut, A. P. Rooney, R. A. González, and K. L. Gee. 2003.** Genetic consequences of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) restoration in Mississippi. *Molecular Ecology*. 12: 3237-3252.
- DeYoung, R. W., S. Demarais, K. L. Gee, R. L. Honeycut, M. W. Hellickson, and R. A. Gonzalez. 2009.** Molecular Evaluation of the White-Tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) Mating System. *Journal of Mammalogy*. 90(4): 946-953.
- DiBattista, J. D. 2008.** Patterns of genetic variation in anthropogenically impacted populations. *Conservation Genetics*. 9: 141-156.
- Dinerstein, E., D. M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder y G. Ledec 1995.** Conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. The World Bank/The World Wildlife Fund. Washington, D.C.
- Ditchkoff, S. S., R. L. Lochmiller, R. E. Masters, S. R. Hooper, and R. A. Van Den Bussche. 2001.** Major-Histocompatibility-Complex-Associated Variation in Secondary Sexual Traits of White-Tailed Deer (*Odocoileus virginianus*): Evidence for Good-Genes Advertisement. *Evolution*. 55(3): 616-625.
- Doerner, K. C., W. Braden, J. Cork, T. Cunningham, A. Rice, B. J. Furman, and D. McElroy. 2005.** Population genetics of resurgence: White-tailed deer in Kentucky. *Journal of Wildlife Management*. 69(1): 345-355.
- Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie, and A. Rambaut. 2012.** Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*. 29: 1969-1973.
- Edgar, R. C. 2004.** MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*. 32(5): 1792-1797.
- Eguarte, L. E., E. Aguirre-Planter, X. Aguirre, R. Colín, A. González, M. Rocha, E. Scheinvar, L. Trejo and V. Souza. 2013.** From Isozymes to Genomics: Population Genetics and Conservation of *Agave* in Mexico. *Bot. Rev.* 79: 483-506.
- Eisenberg, J. F. 1987.** The evolutionary history of the Cervidae with reference to the South America Radiation. 61-64 pp en Wemmer, C. M. eds. *Biology and management of Cervidae*. Smithsonian Institution Press. Washington D. C. 577 pp.
- Ellsworth, D. L., R. L. Honeycut, N. J. Silvy, J. W. Bickham, and W. D. Klimstra. 1994.** Historical Biogeography and Contemporary Patterns of Mitochondrial DNA Variation in White-Tailed Deer from Southeastern United States. *Evolution*. 48(1): 122-136.
- Epps, C. W. P. J. Palsbøll, J. D. Wehausen, G. K. Roderick, R. R. Ramey, and D. R. McCullough. 2005.** Highways block gene flow and cause a rapid decline in genetic diversity of desert bighorn sheep. *Ecology Letters*. 8: 1029-1938.
- Escobedo-Morales, L. A., S. Mandujano, L. E. Eguarte, M. A. Rodríguez-Rodríguez, and J. E. Maldonado. 2016.** First phylogenetic analysis of Mesoamerican brocket deer *Mazama pandora* and *Mazama temama* (Cetartiodactyla: Cervidae) based on mitochondrial sequences: implications on Neotropical deer evolution. *Mammalian Biology*. 81: 303-313.
- Excoffier, L. and H. L. Lischer. 2010.** Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. 10(3): 564-567.
- Fergusson, R. 1990.** A preliminary investigation of the population dynamics of sable antelope in the Matetsi Safari Area, Zimbabwe. MSc thesis, University of Zimbabwe, Harare.
- Festa-Bianchet, M. 1999.** Bighorn sheep. D. E. Wilson, S. Ruff, Eds. *The Smithsonian Book of North American Mammals*. Washington, D. C. The Smithsonian Institution Press. 348-350 pp.
- Feulner, P. G. D., W. Bielfeldt, F. E. Zachos, J. Bradvarovic, I. Eckert and G. B. Hartl. 2004.** Mitochondrial DNA and microsatellite analysis of the genetic status of the presumed subspecies *Cervus elaphus montanus* (Carpathian red deer). *Heredity*. 93: 299-306.
- Fitzsimmons, N. N., S. W. Buskirk, and M. H. Smith. 1995.** Population history, genetic variability, and horn growth in bighorn sheep. *Conservation Biology*. 9: 314-323.

- Fitzsimmons, N. N., S. W. Buskirk, and M. H. Smith. 1997.** Genetic changes in reintroduced Rocky Mountain bighorn sheep populations. *Journal of Wildlife Management*. 61: 863-872.
- Flores, M. A. 2005.** Geografía de México. México: Harla Oxford.
- Forgacs, D., R. L. Wallen, L. K. Dobson, and J. N. Derr. 2016.** Mitochondrial Genome Analysis Reveals Historical Lineages in Yellowstone Bison. doi:10.1371/journal.pone.0166081
- Frankel, O. H. 1970.** Variation, the essence of life. *Proc. Linn. Soc. NSW*. 95: 158-169.
- Frankel, O. H. 1974.** Genetic conservation: our evolutionary responsibility. *Genetics*. 78: 53-65.
- Frankel, O. y M. Soulé. 1981.** Conservation and Evolution. Cambridge University Press. Cambridge USA.
- Frankham, R. 1995.** Conservation Genetics. *Annu. Rev. Genetics*. 29: 305-327.
- Frankham, R. 1995a.** Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research*. 66: 95-107.
- Frankham, R. 1998.** Inbreeding and Extinction: Island Population. *Conservation Biology*. 12(3): 665-675.
- Frankham, R. 2005.** Genetics and extinction. *Biological Conservation*. 126: 131-140.
- Frankham, R. 2008.** Genetic adaptation to captivity in species conservation programs. *Molecular Ecology*. 17: 325-333.
- Frankham, R., J. D. Ballou y D. A. Briscoe. 2010.** Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press. Cambridge USA.
- Franklin, I. 1980.** Evolutionary Change in Small Populations. En: Soulé, M. E. and B. A. Wilcox (Eds.). *Conservation Biology. An Evolutionary-Ecological perspective*. Sinauer Associates. Sunderland Massachusetts.
- Freidel, D. A. 1978.** Maritime adaptattion and the rise Maya civilization: The view from Cerros, Belize. Pp. 239-265 in *Prehistoric coastal adaptations: The economy and ecology of maritime middle America*. B. L. Stark and B. Voorhies (eds.). Academic Press, New York.
- Galindo-Leal, C. y M. Weber. 1998.** El Venado de la Sierra Madre Occidental: ecología, manejo y conservación. CONABIO-EDICUSA-Ediciones Culturales SA de CV. México, DF. 272 pp.
- Galindo-Leal, C. and M. Weber. 2005.** Venado cola blanca, *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1708). In: *Los Mamíferos Silvestres de México*, Ceballos, G. y Oliva, G. (Eds.), pp. 517-521, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Gallina, S. 2005.** Temazate, *Mazama americana* (Erxleben, 1777). In: *Los Mamíferos Silvestres de México*, Ceballos, G. y Oliva, G. (Eds.), pp. 512-513, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Gallina, S., S. Mandujano. and C. A. Delfín-Alfonso. 2007.** Importancia de las áreas naturales protegidas para conservar y generar conocimiento biológico de las especies de venados en México. In: *Hacia una Cultura de Conservación de la Biodiversidad Biológica*, Halfter, G., Guevara, S. and Melic, A. (Eds.), pp. 187-196, m3m: Monografías Tercer Milenio vol 6. S.E.A., Zaragoza, España.
- Gallina-Tessaró, S. A., A. Hernández-Huerta, C. A. Delfín-Alfonso, y A. González-Gallina. 2008.** Unidades para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de la vida silvestre en México (UMA). Retos para su correcto funcionamiento. *Revista INE*. 143-153.
- Gallina, S. and S. Mandujano. 2009.** Research on ecology, conservation and management of wild ungulates in Mexico. *Tropical Conservation Science*. 2(2): 116-127.
- García-Marmolejo, G. G. Escalona Segura y H. Van der Wal. 2008.** Multicriteria Evaluation of Wildlife Management Units in Campeche, Mexico. *Journal of Wildlife Management*. 72(5): 1194-1202.
- García-Martínez, R. M., O. Mejía, F. J. García-De León, and I. De Los A. Barriga-Sosa. 2015.** Extreme genetic divergence in the endemic fish *Chirostoma humboldtianum*: implications for its conservation. *Hidrobiológica*. 25(1): 95-106.
- Gasca-Pineda, J., I. Cassaigne, R. A. Alonso, and L. E. Eguiarte. 2013.** Effective Population Size, Genetic Variation, and Their Relevance for Conservation: The Bighorn Sheep in Tiburon Island and Comparisons with Managed Artiodactyls. *PLoS One*. 8(10).
- GBIF. 2017.** Global Biodiversity Information Facility <www.gbif.org>
- Geist, V. 1986.** Super antlers and pre-World War II European Research. *Wildlife Society Bulletin*. 14: 91-94.
- Gilbert, C., A. Ropiquet, and A. Hassain. 2006.** Mitochondrial and nuclear phylogenetics of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): Systematics, morphology, and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 40: 101-117.

- Ginsburg, J. & E. J. Milner-Gulland. 1994.** Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates: implications for conservation and sustainable use. *Conservation Biology*. 8: 157-166.
- Gordon, L. and W. Allendorf. 1996.** Mitochondrial DNA variation and genetic population structure in Rocky Mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis*). *Journal of Mammalogy*. 77(1): 109-123.
- Gordon, D., C. Abajian, and P. Green. 1998.** Consed: a graphical tool for sequence finished. *Genome Research*. 8: 195-202.
- Gordon, D. and P. Green. 2013.** Consed: a graphical editor for next-generation sequencing. *Bioinformatics*. 29(22): 2936-2937.
- Greenberg, L. S. Z. 1992.** Garden hunting among the yucatecan maya: a coevolutionary history of wildlife and culture. *Etnoecología*. 1: 23-33.
- Groombridge, B. y M. D. Jenkins. World Atlas of Biodiversity 2002.** UNEP-WCMC. University of California Press. USA.
- Guajardo, R. G. y A. Martínez. 2004.** Cuantificación del impacto económico de la caza deportiva en el norte de México y perspectivas de desarrollo. *Entorno Económico*. 1-18.
- Guindon, S., J. F. Dufayard, V. Lefort, M. Anisimova, W. Hordijk, and O. Gascuel. 2010.** New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: Assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*. 59(3): 307-321.
- Gutiérrez-Espeleta, G. A., S. T. Kalinowski, W. M. Boyce and P. W. Hedrick. 2000.** Genetic variation and population structure in desert bighorn sheep: implications for conservation. *Conservation Genetics*. 1: 3-15.
- Gutiérrez-Espeleta, G. A., P. W. Hedrick, S. T. Kalinowski, D. Garrigan, and W. M. Óbice. 2001.** Is the decline of desert bighorn sheep from infectious disease the result of low MHC variation?. *Heredity*. 86: 439-450.
- Gutiérrez-Ortega, J. S., T. Kajita and F. E. Molina-Freaner. 2014.** Conservation Genetics of an Endangered Cycad, *Dioon sonorense* (Zamiaceae): Implications from variation of chloroplast DNA. *Botanical Sciences*. 92(3): 441-451.
- Gwilym, D. H., and E. K. Latch. 2012.** Identification of Novel Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) in Deer (*Odocoileus* spp.) Using the BovineSNP50 BeadChip. *PLoS ONE*. 7(5): doi: 10.1371/journal.pone.0036536.
- Hall, E. R. 1981.** The mammals of North America, vol 2. Wiley, New York. 1175 pp.
- Hall, T. A. 1999.** BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acid Symp.* 41: 95-98.
- Haanes, H., K. H. Røed, S. Perez-Espona y O. Rosef. 2011.** Low genetic variation support bottlenecks in Scandinavian red deer. *Eur J Wildl Res.* 57: 1137-1150.
- Harding, L. E., J. Heffelfinger, D. Paetkau, E. Rubin, J. Dolphin, A. Aoude. 2016.** Genetic management and setting recovery goals for Mexican wolves (*Canis lupus baileyi*) in the wild. *Biological Conservation*. 203: 151-159.
- Hart, D. and A. Clarck. 2007.** Principles of Population Genetics, 4th ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates. A recent summary of the principles of population genetics.
- Hedrick, P. W., G. A. Gutiérrez-Espeleta, and R. N. Lee. 2001.** Founder effect an island population sheep. *Molecular Ecology*. 10: 851-857.
- Hedrick, P. W. 2011.** Genetics of Population. Fourth ed. Massachusetts: Jones and Bartlett Learnig.
- Hedrick, P. W. 2009.** Population genetics and ecology. In: Levin, S. A., S. R. Carpenter, H. C. J. Godfray, A. P. Kinzig, M. Loreau, J. B. Losos, B. Walker, D. S. Wilcove, y C. G. Morris (eds). The princeton guide to ecology. Princeton University Press, Princeton, pp 109-116.
- Hedrick, P. W. and E. S. Miller. 1992.** Conservation genetics: techniques and fundamentals. *Ecol. Appl.* 2: 30-46.
- Heffelfinger, J. R. 2006.** Deer of the Southwest. A Complete Guide to the Natural History, Biology, and Management of Southwestern Mule Deer and White-Tailed Deer. Texas A&M University Press. College Station. 282 pp.
- Hudson, R. R., D. D. Boos, and N. L. Kaplan. 1992.** A statistical test for detecting population subdivision. *Molecular Biology and Evolution*. 9: 138-151.
- Huerta-García, A., M. N. Ramírez-Milanés, L. M. Valenzuela-Núñez y J. Abad-Zavaleta. 2015.** Aprovechamiento del Borrego Cimarrón (*Ovis canadensis*) en Unidades de Manejo del Noreste de México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*. 2(6): 339-347.

- Hundertmark, K. J., R. T. Bowyer, G. F. Shields, and C. C. Schwartz. 2003.** Mitochondrial Phylogeography of Moose (*Alces alces*) in North America. *Journal of Mammalogy*. 84(2): 718-728.
- INE, 2000.** Estrategía Nacional Para la Vida Silvestre. Instituto Nacional de Ecología y Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 212 p.
- IUCN SSC. 2012.** IUCN SSC Guiding principles on trophy hunting as a tool for creating conservation incentives. Ver. 1.0. IUCN, Gland. 11 pp.
- IUCN. 2016.** Informing decisions on trophy hunting. A Brief Paper for European Union Decision-makers regarding potential plans for restriction of imports of hunting trophies. Briefing Paper, 19 pp.
- IUCN. 2017.** 2017 The IUCN Red List of Threatened Species. Available from: www.iucnredlist.com.
- IUCN. 2017a.** *Odocoileus virginianus*, The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 12 March 2017.
- IUCN. 2017b.** La crisis de la extinción de especies continúa a ritmo acelerado. Disponible en: www.iucn.org/es/content/la-crisis-de-extinción-de-especies-continúa-ritmo-acelerado---uicn.
- Janis, C. M., K. M. Scott, and L. L. Jacobs. 1998.** Evolution of Tertiary Mammals of North America: Volume 1, Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate Like Mammals. Cambridge University Press. 703 pp.
- Karlin, A. A., G. A. Heidt, and D. W. Sugg. 1989.** Genetic Variation and Heterozygosity in White-tailed Deer in Southern Arkansas. *American Midland Naturalist*. 121(2): 273-284.
- Kellogg, R. 1956.** What and where are the whitetails?. Pp. 31-51, in: Taylor, W. P. (ed.), The deer of North America. The Stackpole Company, Harrisburg, Pennsylvania.
- Kennedy, P. K., M. L. Kennedy, and M. L. Beck. 1987.** Genetic variability in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) and its relationship to environmental parameters and herd origin (Cervidae). *Genetica*. 74: 189-201.
- Kholodova, M. V., and V. I. Prikhodko. 2006.** Molecular Genetic Diversity of Musk Deer *Moschus moschiferus* L., 1758 (Rumianta, Artiodactyla) from the Northern Subspecies Group. *Russian Journal of Genetics*. 42(7): 783-789.
- Kobekowsky-Sosa, R., J. Palacio-Núñez, F. Clemente-Sánchez, G. D. Mendoza-Martínez, J. G. Herrera-Haro y J. Gallegos-Sánchez. 2000.** Calidad del hábitat y estado poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*, Hays) en ranchos cinegéticos de la sierra fría, Agascalientes. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 6(2): 125-130.
- Kohlmann, B. 2003.** Fronteras biogeográficas: Coincidencia entre factores climáticos, topográficos, geológicos e históricos. En: Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía. 1ª Edición: Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias UNAM. Eds: Morrone, J. & J. Llorente-Bousquets, pp 221-226.
- Kollars, P. G., M. L. Beck, S. G. Mech, P. K. Kennedy & M. L. Kennedy. 2004.** Temporal and spatial genetic variability in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Genetica*. 121: 269-276.
- Kuznetsova, M. V., M. V. Kholodova, and A. A. Danilkin. 2005.** Molecular Phylogeny of Deer (Cervidae: Artiodactyla). *Russian Journal of Genetics*. 41(7): 742-749.
- Kuzyk, G., S. Marshall, M. Klaczek and M. Gillingham. 2015.** Determining Factors Affecting Moose Population Change in British Columbia: Testing the Landscape Change Hypothesis. *Wildlife Working Report No. WR-122*. Disponible en: <http://www.env.gov.bc.ca/eirs/bdp/>.
- Landa, Fray D. de. 1982.** Relación de las cosas de Yucatán. 12ª ed., Porrúa, México.
- Lande, R. 1995.** Mutation and conservation. *Conservation Biology*. 9: 782-791.
- Lande, R. and S. Shannon. 1996.** The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution*. 50: 434-437.
- Lara-Ávila, J. P. y A. G. Alpuche-Solís. 2016.** Analysis of genetic diversity of mezcalero agaves from central Mexico. *Rev. Fitotec. Mex.* 39(3): 323-330.
- Latch, E., J. Heffelfinger, J. Fike, and O. Rohodes. 2009.** Species-wide phylogeography of North American mule deer (*Odocoileus hemionus*): cryptic glacial refugia and postglacial recolonization. *Molecular Ecology*. 18: 1730-1745.
- Leberg, P. L., P. W. Stangel, H. O. Hillestad, R. L. Marchinton, and M. H. Smith. 1994.** Genetic structure of reintroduced wild turkey and white-tailed deer populations. *Journal of Wildlife Management*. 58: 698-711.

- Leberg, P. L., and D. L. Ellsworth. 1999.** Further evaluation of the genetic consequences of traslocations on southeastern white-tailed deer populations. *Journal of Wildlife Management*. 63: 327-334.
- Lee, R. 1989.** The Desert Bighorn Sheep in Arizona. The University of Arizona Press. Tucson.
- Lee, R. M. and E. E. López-Saavedra. 1993.** Helicopter survey of desert bighorn sheep in Sonora, México. *Desert Bighorn Council Transaction*. 37: 29-32.
- Lee, R. M. and E. E. López-Saavedra. 1994.** A second helicopter survey of desert bighorn sheep in Sonora, México. *Desert Bighorn Council Transaction*. 38: 12-13.
- Leopold, A. S. 1959.** Fauna Silvestre de México. Ed. Pax-México-IMERNAR. México. 600 pp.
- Li, W., A. Cowley, M. Uludag, T. Gur, H. McWilliam, S. Squizzato, Y. Mi Park, N. Buso, and R. Lopez. 2015.** The EMBL-EBI bioinformatics web and programmatic tools framework. *Nucleic Acids Research*. 43: 580-584.
- Librado, P. and J. Rozas. 2009.** DnaSP V5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatic*. 25: 1451-1452.
- Lindsay, A. R., and J. L. Belant. 2008.** A simple improved PCR-based technique for white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) sex identification. *Conservation Genetics*. 9: 443-447.
- Lockwood, M. A., D. B. Frels Jr, W. E. Armstrong, E. Fuchs, and D. E. Harmel. 2007.** Genetic and Enviromental Interaction in White-Tailed Deer. *The Journal fo Wildlife Management*. 71(8): 2732-2735.
- Logan-López, K., E. Cienfuegos-Rivas, A. Sifuentes-Rincón, M. González-Paz, F. Clemente-Sánchez, G. Mendoza-Martínez, y L. Tarango-Arámbula. 2007.** Patrones de variación genética en cuatro subespecies de venado cola blanca del Noroeste de México. *Agrociencia*. 41: 13-21.
- Lorenzen, E. D., D. Nogués-Bravo, L. Orlando, J. Weinstock, J. Binladen, K. A. Marske, A. Ugan, M. K. Borregaard, M. Thomas, P. Gilbert, R. Nielsen, S. Y. Ho, T. Goebel, K. E. Graf, D. Byers, J. T. Stenderup, M. Rasmussen, P. F. Campos, J. A. Leonard, K. P. Koepfli, D. Froese, G. Zazula, T. W. Stafford, K. Aaris-Sørensen, P. Batra, and A. M. Haywood. 2011.** Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans. *Nature*. 479: 359-364.
- Loveridge, A. J., J. C. Reynolds, and E. J. Milner-Gulland. 2006.** Does sport hunting benefit conservatopn?. *Topics in Conservation Biology*. 224-240.
- Luikart, G., and F. W. Allendorf. 1996.** Mitochondrial DNA variation and genetic populations structure in Rocky Mountain bighorn sheep. *Journal of Mammalogy*. 77: 123-131.
- Luna, I. 2008.** Aplicaciones de la biogeografía histórica a la distribución de las plantas mexicanas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 79(1): 217-242.
- Lynch, M. and T. J. Crease. 1990.** The analysis of population survey data on DNA sequence variation. *Molecular Biology and Evolution*. 7: 377-394.
- Lynch, M., J. Conery, and R. Bürger. 1995.** Mutational meltdowns in sexual populations. *Evolution*. 49: 1067-1080.
- Mandujano, S. 1999.** Variation in herds size of collared peccaries in a mexican tropical forest. *The Southwestern Naturalist*. 44:199-204.
- Mandujano, S. 2004.** Bibliografía Estudios de Venados en México. Colección Manejo de Fauna Silvestre, Vol. 2. Instituto Literario de Veracruz, S. C. Veracruz, México. 123 pp.
- Mandujano, S. 2004b.** Análisis bibliográfico de los estudios de venados en México. *Acta Zoologica Mexicana*. 20:211-251.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1993.** Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana*. 56: 1-37.
- Mandujano, S., C. A. Delfin-Alfonso, and S. Gallina. 2009.** Ecoregional classification of white-tailed deer subspecies in Mexico. *DSG Newsletter*. 23: 21-27.
- Mandujano, S., C. A. Delfin-Alfonso, and S. Gallina. 2010.** Comparison of geographic distribution models of white-tailed deer *Odocoileus virginianus* (Zimmerman, 1780) subspecies in Mexico: biological and management implications. *Therya*. 1(1): 41-68.
- Mandujano, S., y V. Rico-Gray. 1991.** Hunting, use, and knowledge of the biology of the white-tailed deer, *Odocoileus virginianus* (Hays), by the maya of central Yucatan, Mexico. *Journal of Ethnobiology*. 11: 175-183.

- Mantel, N. 1967.** The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*. 27(2): 209-220.
- March, I. J. 2005.** Pecarí de labios blancos, *Tayassu pecari* (Link, 1795). In: Los Mamíferos Silvestres de México, Ceballos, G. and Oliva, G. (Eds.), pp. 522-524, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- March, I.J. and E. J. Naranjo. 2005.** Tapir, *Tapirus bairdii* (Gill, 1865). In: Los Mamíferos Silvestres de México, Ceballos, G. y Oliva, G. (Eds.), pp. 496-497, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- March, I. J. and S. Mandujano. 2005.** Pecarí de collar, *Tayassu tajacu* (Linnaeus, 1758). In: Los Mamíferos Silvestres de México, Ceballos, G. and Oliva, G. (Eds.), pp. 524-527, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Martínez, A. N. E. 2013.** Genética de poblaciones de *Agave stricta* Slam-Dyck, especie endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mateos, M. 2005.** Comparative phylogeography of livebearing fishes in the genera *Poeciliopsis* and *Poecilia* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes) in central México. *Journal of Biogeography*. 32(5): 775-780.
- Medellín, R.A. 2005.** Venado temazate café, *Mazama pandora* (Merriam, 1901). In: Los Mamíferos Silvestres de México, Ceballos, G. and Oliva, G. (Eds.), pp. 514-515, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Medellín, R.A., C. Manterola, M. Valdéz, D. G. Hewitt, D. Doan-Crider, and T. E. Fulbright. 2005.** History, ecology and conservation of the pronghorn antelope, bighorn sheep, and black bear in Mexico. Pp. 387-404, in: Cartron, J.E., Ceballos, G., and Felger, R.E. (Eds.), Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico. Oxford University Press,
- Meffe, G. K. and C. R. Carroll. 1994.** Principles of Conservation Biology. Sunderland, MA: Sinauer, 600 pp.
- Milner-Gulland, E. J., O. M. Bukreeva, T. N. Coulson, A. A. Lushchekina, M. V. Kholodova, A. B. Bekenov, & I. A. Grachev. 2003.** Reproductive collapse in saiga antelope herds. *Nature*. 422: 135.
- Miller, D. A. 2010.** Hunting as a Wildlife Management Tool. *The Wildlife Society*. 8.
- Mittermeier, R. A. y C. Mittermeier. 1992.** La importancia de la diversidad biológica de México. En: Sarukhán, J. y R. Dirzo (comps.), México ante los retos de la biodiversidad. CONABIO, México, pp. 63-73.
- Mittermeier, R. A., C. Goetsch-Mittermeier y P. Robles-Gil. 1997.** Megadiversidad: los países biológicamente más ricos del mundo. Cemex-Agrupación Sierra Madre, México, D. F.
- Monson, G. and S. Lowell. 1990.** The Desert Bighorn, Its Life History, Ecology & Management. The University of Arizona Press. Tucson Arizona.
- Montoya, B. and G. Gates. 1975.** Bighorn capture and transplant in Mexico. *Desert Bighorn Council Transactions*. 19: 28-32.
- Moodley, Y., and M. W. Bruford. 2007.** Molecular Biogeography: towards an integrated framework for conservation Pan-African biodiversity. *PLoS ONE*. 5: e454.
- Moritz, C. 1994.** Defining “Evolutionary Significant Units” for conservation. *TREE*. 9(10): 373-375.
- Morley, S. G. 1965.** La vida diaria entre los mayas del Quintana Roo prehispánico. Ediciones del Fondo de Cultura Económica, México.
- Moscarella, R. A., M. Agulera, and A. Escalante. 2003.** Phylogeography, Population Structure, and Implications for Conservation of White-tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) in Venezuela. *Journal of Mammalogy*. 84(13): 1300-1315.
- Mulcahy, D. G., and J. R. Mendelson III. 2000.** Phylogeography and Speciation of the Morphologically Variable, Widespread Species *Bufo valliceps*, Based on Molecular Evidence from mtDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 17(2): 173-189.
- Myers, J., M. Vellend, S. Gardescu, and P. L. Marks. 2004.** Seed dispersal by white-tailed deer: implications for long-distance dispersal, invasion and migration of plants in eastern North America. *Oecologia*. 139: 35-44.
- Naranjo, E. J. 2009.** Ecology and conservation of Baird’s tapir in Mexico. *Tropical Conservation Science*. 2:140-158.
- Navarro, M. del C. y D. A. Ambríz. 2008.** El borrego cimarrón: Una especie amenazada por la ignorancia del hombre. *ContactoS*. 69: 16-22.
- Nei, M. 1972.** Genetic distance between populations. *American Naturalist*. 106: 283-292.
- Nei, M. 1973.** Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceeding Natural Academic Science*. 70: 3321-3323.

- Nei, M. 1987.** Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press. New York
- Nei, M. and J. C. Miller. 1990.** A simple method for estimating average number of nucleotide substitution within and between populations from restriction data. *Genetics*. 125: 873-879.
- NOM-059-SEMARNAT-2010.** Diario Oficial de la Federación (DOF). Jueves 30 de diciembre de 2010.
- Ockenfels, R. A., D. E. Brooks, and C. H. Lewis. 1991.** General ecology of Coues white-tailed deer in the Santa Rita Mountains. Arizona Game & Fish Dep. Tech. Rep. No. 6 Phoenix. 73 pp.
- Ortiz-Martínez, T., S. Gallina, M. Briones-Salas & G. González. 2005.** Densidad poblacional y características del hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus oaxacensis*, Goldman y Kellog, 1940) en un bosque templado de la sierra norte de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 21(3): 65-78.
- Ozoga, J. J., L. J. Verme, and C. S. Bienz. 1982.** Parturition behavior and territoriality in white-tailed deer: impact on neonatal mortality. *Journal of Wildlife Management*. 46: 1-11.
- Pacheco, J. 2005.** Bisonte americano, Bison bison (Linnaeus, 1758). In: Los Mamíferos Silvestres de México, Ceballos, G. y Oliva, G. (Eds.), pp. 505-506, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Parra-Olea, G., J. C. Windfield, G. Velo-Antón, and K. R. Zamudio. 2012.** Isolation in habitat refugia promotes rapid diversification in a montane tropical salamander. *Journal of Biogeography*. 39(2): 353-370.
- Paulson, N. 2012.** The Place of Hunters in Global Conservation Advocacy. *Conservation and Society*. 10(1): 53-62.
- Peña, J. A. y G. L. Neyra. 1998.** La diversidad biológica de México. Estudio de País. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. (CONABIO). México. pp 158-181.
- Pérez-Espona, S., F. J. Pérez-Barbería, W. P. Goodall-Copestake, C. D. Jiggins, I. J. Gordon, and J. M. Pemberton. 2009.** Genetic diversity and population structure of Scottish Highland red deer (*Cervus elaphus*) populations: a mitochondrial survey. *Heredity*. 102: 199-210.
- Pertoldi, C., J. M. Wójcik, M. Tokarska, A. Kawalko, T. N. Kristensen, V. Loeschcke, C. Bendixen. 2010.** Genome variability in European and American bison detected using the BovineSNP50 BeadChip. *Conservation Genetics*. 11:2 627-634.
- Piña, E. & I. Trejo. 2014.** Densidad Poblacional y Caracterización de Hábitat del Venado Cola Blanca en un Bosque Templado de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 30(1): 114-134.
- Piñero, D., A. Barahona, L. Eguiarte, A. Rocha, R. Salas. 2008.** La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México. En CONABIO, 2008. *Capital natural de México* vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Pitra, C. J., F. E. Meijaard, and P. C. Groves. 2004.** Evolution and Phylogeny of old world deer. *Molecular Phylogenetics*. 33: 880-895.
- Polzin, T. and S. V. Daneschmand. 2003.** On steiner trees and minimum spanning trees in hypergraphs. *Operation Research Letters*. 31: 12-20.
- Pons, O. y R. Petit. 1996.** Measuring and Testing Genetic Differentiation with Ordered Versus Unordered Alleles. *Genetics*. 144: 1237-1245.
- Posada, D. and K. Crandall. 2001.** Evaluation of methods for detecting recombination from DNA sequences: computer simulations. *Proceeding of the National Academy of Science*. 98: 13575-13762.
- Price, P. K., M. Cartwright, and M. J. Rogers. 1979.** Genetic Variation in White-tailed Deer From Arkansas. *Arkansas Academy of Science Proceedings*. 33: 64-66.
- Primarck, R. B. 1993.** Essentials of Conservation Biology, Sunderland, MA: Sinauer, 564 pp.
- Prothero, D. R. and R. M. Schoch. 1994.** Major Features of Vertebrate Evolution. Paleontological Society Short Courses in Paleontology. No 7, 270 pp.
- Prothero, D. R. and S. E. Foss. 2007.** The Evolution of Artiodactyls. Baltimore, U. S. A., Johns Hopkins University Press. 367 pp.
- Purdue, J. R., M. H. Smith, and J. C. Patton. 2000.** Female philopatry and extreme spatila genetic heterogeneity in white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*. 81(1): 179-185.
- Rambaut, A. 2009.** FigTree v1.3.1. 2009. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>

- Rambaut, A., M. A. Suchard, D. Xie, and A. J. Drummond. 2014.** Tracer v1.6. Available <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Ramey II, R. R. 1995.** Mitochondrial DNA variation, population structure, and evolution of mountain sheep in the south-western United States and Mexico. *Molecular Ecology*. 4: 429-439.
- Reyna-Hurtado, R. 2009.** Conservation status of the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) outside the Calakmul Biosphere Reserve in Campeche, Mexico: a synthesis. *Tropical Conservation Science*. 2:159-172.
- Rhodes, O. E. Jr., and M. H. Smith. 1992.** Genetic perspectives in wildlife management: the case of large herbivores. Pages 985-996 in McCullough, D. R., and R. H. Barrett. Eds. *Wildlife 2001: Populations*. Elsevier Science, London, United Kingdom.
- Rivera-Ortíz, F. A., S. Solórzano, M. del C. Arizmendi, P. Dávila-Aranda, and K. Oyama. 2017.** Genetic Diversity and Structure of the Military Macaw (*Ara militaris*) in Mexico: Implications for Conservation. *Tropical Conservation Science*. 10: 1-12.
- Rodríguez-Rodríguez, M. A., J. Gasca-Pineda, R. A. Medellín, and L. E. Eguiarte. 2015.** Analysis of genetic diversity of bighorn sheep (*Ovis canadensis*) from Mexican populations. *Journal of Mammalogy*. 96(3): 473-480.
- Rojas-Cortés, A. P., S. Sánchez-Suárez y O. Chassin-Noria. 2014.** Evaluación de la diversidad genética de *Lepidochelys olivacea* en la colonia de anidación Ixtapilla, Michoacán. 2014. *Biológicas*. 16(2): 31-35.
- Rolley, R. E. 2015.** White-tailed Deer Population Status.
- Romer, A. S. 1966.** Vertebrate paleontology. University of Chicago Press. Chicago Illinois. 409 pp.
- Romer, A. S. 1968.** Notes and comments on vertebrate paleontology. University of Chicago Press. Chicago Illinois. 304 pp.
- Rose, K. D. 1996.** On the origin of the order Artiodactyla. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93: 1705-1709.
- Roth, J. A., and J. Laerm. 1980.** A late Pleistocene vertebrate assemblage from Edisto Island, South Carolina. *Brimleyana*. 3: 1-29.
- Ruíz-García, M., E. Randi, M. Martínez-Agüero y D. Alvarez. 2007.** Relaciones Filogenéticas entre Géneros de Ciervos Neotropicales (Artiodactyla: Cervidae) Mediante Secuenciación de ADN Mitocondrial y Marcadores Microsatélites. *Revista de Biología Tropical*. 55(2): 723-741.
- Ruíz-Sanchez, E., F. Rodríguez-Gómez, and V. Sosa. 2012.** Refugia and geographic barriers of populations of the desert poppy, *Hunnemannia fumariifolia* (Papaveraceae). *Organism Diversity & Evolution*. 12(2): 133-143.
- Ruíz-Sanchez, E. and C. D. Specht. 2013.** Influence of the geological history of the Trans-Mexican Volcanic Belt on the diversification of *Nolina parviflora* (Asparagaceae: Nolinoideae). *Journal of Biogeography*. 40(7): 1336-1347.
- Sánchez, O. 2005.** Borrego cimarrón, *Ovis canadensis* (Erxleben, 1777). In: Los Mamíferos Silvestres de México, Ceballos, G. and Oliva, G. (Eds.), pp. 507-509, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Sánchez, O., M. A. Pineda, H. Benítez, B. González, y H. Berlanga. 1998.** Guía de identificación para las aves y mamíferos silvestres de mayor comercio en México protegidos por la CITES. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca / Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (SEMARNAP / CONABIO), México.
- Sánchez-Rojas, G., C. Aguilar-Miguel and E. Hernández-Cid. 2009.** Estudio poblacional y uso de hábitat por el Venado Cola Blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque templado de la Sierra de Pachuca, Hidalgo, México. *Tropical Conservation Science*. 2: 204-214
- Scott, M. D. and C. M. Janis. 1987.** Phylogenetic relationship of the Cervidae, and the case for a superfamily "Cervoidea". 3-20 pp. En C. M. Wemmer. Eds. *Biology and management of Cervidae* Smithsonian Institution Press. Washington D. C. 577 pp.
- Scribner, K. T., M. H. Smith, and R. K. Chesser. 1997.** Spatial and temporal variability of microgeographic genetic structure in white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*. 78(3): 744-755.
- SEMARNAP, 1997.** Programa de Conservación de la Vida Silvestre y Diversificación Productiva del Sector Rural: 1997-2000- Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México, D. F.
- SEMARNAP. 1999.** Biodiversidad. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México DF. 1ª Edición.
- SEMARNAP. 2000.** Programa de Conservación de la Vida Silvestre y Diversificación Productiva del Sector Rural. México DF. 190 pp.
- SEMARNAP/INE. 2000.** Proyecto para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable del borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) en México, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca / Instituto Nacional de Ecología. México DF. 1ª Edición. 92 pp.

- SEMARNAP/INE. 2000a.** Proyecto para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable del berrendo (*Antilocapra americana*) en México. Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca / Instituto Nacional de Ecología. México DF. 1ª Edición. 84 pp.
- SEMARNAT. 2004.** Impacto Económico del Aprovechamiento Sustentable de Vida Silvestre en el Norte de México. Cacería Deportiva: Una Alternativa para Impulsar el Desarrollo Regional y Promover la Conservación de los Ecosistemas. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México DF. 27 pp.
- SEMARNAT. 2007.** Plan de manejo tipo de venado cola blanca en zonas templadas y tropicales de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México DF. 30 pp.
- SEMARNAT, 2008.** Sistema de Unidades de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (SUMA). Subsecretaría de Gestión y Protección Ambiental de la Dirección General de Vida Silvestre. (<http://www.semarnat.gob.mx/gestionambiental/vidasilvestre/>).
- SEMARNAT. 2011.** Manual de genética de la conservación. Principios Aplicados de Genética para la Conservación de la Diversidad Biológica. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 196 pp.
- Serra, M. y R. Valdéz. 1989.** Importancia de los venados en Teremote-Tlaltenco. *Ciencia y Desarrollo*. 15: 63-72.
- Shackleton, D. M. 1985.** *Ovis canadensis*. *Mammalian Species*. 230: 1-9.
- Shaffer, M. L. 1981.** Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience*. 31: 131-134.
- Simberloff, D. 1988.** The contribution of population and community biology to conservation science. *Annu. Rev Ecol. Syst.* 19: 473-511.
- Sisk, T. D., A. E. Castellanos y G. W. Koch. 2007.** Ecological Impacts of Wildlife Conservation Units Policy in Mexico. *Frontiers in Ecology and Environment*. 5(4): 209-212.
- Skog, A., F. E. Zachos, E. K. Ruenes, P. G. D. Feulner, A. Mysterud, R. Langvatn, R. Lorenzini, S. S. Hmwe, I. Lechoczky, G. B. Hartl, N. C. Stenseth, and K. S. Jakobsen. 2009.** Phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) in Europe. *Journal of Biogeography*. 36: 66-77.
- Slatkin, M. and R. Hudson. 1991.** Pairwise comparisons of Mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetic Society of America*. 129: 555-562.
- Smith, N. and P. Krausman. 1988.** Desert Bighorn Sheep: A guide to select management practices. *Fish & Wildlife Service. Biological Report*. 88(35). U. S. Department of the Interior.
- Smith, W. P. 1991.** *Odocoileus virginianus*. *Mammalian Species*. 388: 1-13.
- Solórzano, S., M. García-Juárez and K. Oyama. 2009.** Genetic diversity and conservation of the Resplendent Quetzal *Pharomachrus mocinno* in Mesoamerica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 80: 241-248.
- Sorin, A. B. 2002.** Reproduction, Behavior, and Social Interactions of White-tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) on the Edwin S. George Reserve. PhD Thesis. The University of Michigan. Ann Arbor, MI.
- Soulé, M. E. 1985.** What is Conservation Biology?. *BioScience*. 35(11): 727-733.
- Soulé, M. E. and R. Frankham. 2000.** Sir Otto Frankel: Memories and Tributes. *Conservation Biology*. 14: 582-583.
- Tajima, F. 1989.** Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. 123: 585-595.
- Tamura, K. And M. Nei. 1993.** Estimation of the number of nucleotide substitution in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*. 10: 512-526.
- Tello-Leyva, Y. M., S. E. Vázquez-Herrera, A. Juárez-Reina, y M. González-Pérez. 2015.** Turismo Cinagético: ¿Una Alternativa de Desarrollo Sustentable?. *European Scientific Journal*. 11: 1-18.
- Toledo, V. M. 1998.** La Diversidad Biológica de México. *Ciencia y Desarrollo*. 81: 17-30.
- Treves, A. 2009.** Hunting for large carnivore conservation. *Journal of Applied Ecology*. 46: 1350-1356.
- Valdez, P. and P. Krausman. 1999.** Mountain Sheep of North America. The University of Arizona Press. Tucson.
- Valdez, R., J. G. Guzmán-Aranda, F. J. Abarca, L. A. Tarango-Arámula y F. Clemente-Sánchez. 2006.** Wildlife Conservation and Management in Mexico. *Wildlife Society Bulletin*. 34(2): 270-282.
- Valverde, J. 1976.** The bighorn sheep of state of Sonora. *Desert Bighorn Council Transaction*. 20: 20-26.

- Van Den Bussche, R. A., S. R. Hooper, and R. L. Lochmiller. 1999.** Characterization of *Mhc-DRB* allelic diversity in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) provides insight into *Mhc-DRB* allelic evolution within Cervidae. *Immunogenetics*. 49: 429-437.
- Van Den Bussche, R. A., T. G. Ross, and S. R. Hooper. 2002.** Genetic variation at a Major Histocompatibility locus within and among populations of White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Journal of Mammalogy*. 83(1): 31-39.
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Batis-Muñoz, M. I. Alcocer-Silva, M. Gual-Díaz, y C. Sánchez-Dirzo. 1999.** Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM.
- Villarreal, G. J. 2000.** Venado cola blanca, Manejo y aprovechamiento cinegético. Unión Ganadera Regional de Nuevo León. México. Primera reimpresión. 401 pp.
- Villarreal, O. A. 2002.** El grand-slam de venado cola blanca mexicano, una alternativa sostenible. *Archivos de Zootecnia*. 51(194): 187 - 193.
- Villarreal, J. 2009.** Propone el CEFFSNL regionalización cinegética de venados de cola blanca mexicanos para libro récords internacionales del SCI. Boletín Cuenca Palo Blanco. *CEFFNL*. 4: 3-7.
- Walsh, P. S. D. A. Metzger, R. Higuchi. 1991.** Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. *Biotechniques*. 10(4): 506-513.
- WCMC-World Conservation Monitoring Centre. 1992.** Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources. London: Chapman & Hall.
- Weber, M., G. García-Marmolejo y R. Reyna-Hurtado. 2006.** The Tragedy of the Commons: Wildlife Management Units in Southeastern Mexico. *Wildlife Society Bulletin*. 34(5):1480-1488.
- Weber, M. and C. Galindo-Leal. 2005.** Wapiti, *Cervus canadensis* (Erxleben, 1777). In: Los Mamíferos Silvestres de México, Ceballos, G. and Oliva, G. (Eds.), pp. 510-511, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Weber, M. and C. Galindo-Leal. 2005b.** Venado bura, *Odocoileus hemionus* (Rafinesque, 1817). In: Los Mamíferos Silvestres de México, Ceballos, G. and Oliva, G. (Eds.), pp. 515-517, CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Weber, M. and S. González, S. 2003.** Latin America deer diversity and conservation: A review of status and distribution. *Ecoscience*. 10:443-454.
- Webb, S. D. 2000.** Evolutionary history of new world Cervidae. 38-64 pp. En E. S. Vrba, and G. B. Schaller. Eds. Antelopes, deer and relatives: Fossil record, behavioral ecology, systematic and conservation. Yale University Press. New Haven, Connecticut. 341 pp.
- Whittaker, D. G., S. D. Osterman, and W. M. Boyce. 2004.** Genetic Variability of Reintroduced California Bighorn Sheep in Oregon. *Journal of Wildlife Management*. 68 (4): 850-859.
- Whitlock, M. C. and D. E. McCauley. 1999.** Indirect measures of gene flow and migration: $F_{ST} \neq 1/(4Nm+1)$. *Heredity*. 82(2): 117-125.
- Wilson, D. & R. DeeAnn, eds. 2005.** Genus *Ovis*. Mammal Species of the World. 3ª Edición. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2 vol. (2142 pp). ISBN 978-0-8018-8221-0.
- Wilson, D. E. & D. M. Reeder., ed. 2005.** Mammals Species of the World (3ª Edition) Johns Hopkins University Press. Pp, 2142. ISBN 0-8018-8221-4
- Wishart, W. 1978.** Bighorn Sheep. Big Game of North America, Ecology and Management. Stackpole Books. USA. 161-171 pp.
- Worley, K., C. Strobeck, S. Arthur, J. Carey, H. Schwantje, A. Veitch, and D. W. Coltman. 2004.** Population genetic structure of North American thornhorn sheep (*Ovis dalli*). *Molecular Ecology*. 13: 2545-2556.
- Zarza, E., V. H. Reynoso, and B. C. Emerson. 2016.** Genetic Tools for Assisting Sustainable Management and Conservation of the Spiny-Tailed Iguana, *Ctenosaura pectinata*. *Herpetological Conservation and Biology*. 11(6): 255-264.
- Zeng, Y., Z. Jiang, and C. Li. 2007.** Genetic variability in relocated Père David's deer (*Elaphurus davidianus*) populations-Implications to reintroduction program. *Conservation Genetic*. 8: 1051-1059.

DEDICATORIAS PERSONALES

"A *Luisito*: POR LLEGAR A MI VIDA Y COINCIDIR CONMIGO EN ESTE TIEMPO Y ESPACIO, POR INUNDARME DE ALEGRÍA, POR TU RISA, TU LUZ, TU PAZ, TUS TRAVESURAS, TU COMPAÑIA, TUS ENSEÑANZAS, TU CONFIANZA, TUS JUEGOS, TUS DUDAS, TU CURIOSIDAD, TU FÉ, TUS SUEÑOS, TU TIEMPO, TUS DETALLES, TU BRILLO, TU TERNURA; POR LAS LARGAS E INCREIBLES CAMINATAS SIN RUMBO, Y SOBRE TODO POR ESE INFINITO E INCONDICIONAL AMOR QUE ME TIENES Y QUE HA HECHO MI VIDA ÚNICA Y BRILLANTE. TE AMO MI NIÑO."

"A **FERNANDITA**: POR ESE MAR DE DULZURA QUE TRAJISTE A MI VIDA,
POR LA BELLA EXPRESIÓN DE TUS GRANDES OJOS BRILLANTES,
TU INOCENTE CARIÑO, TUS TRAVESURAS, TUS JUEGOS,
TU ANSIEDAD, TUS GESTOS, TU ENERGÍA, TUS CAPRICHOS,
TU VOZ, Y TODO ESE LINDO UNIVERSO QUE ERES, TE AMO PEQUEÑA"

A MIS PADRES Y HERMANAS; POR SU FUERZA, APOYO, CORAJE, ENTEREZA, NOBLEZA, GRANDEZA,
CARIÑO, A ESTA FAMILIA NUESTRA Y SU AMOR, SOBRE TODO LOS ÚLTIMOS AÑOS, MIS PADRES:

NEDELIA DEL ROSARIO RODRÍGUEZ LÓPEZ

ANTONIO RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ

MIS HERMANAS:

MARÍA DEL ROSARIO RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ

GABRIELA RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ

A QUIENES SIEMPRE ME TIENEN EN SUS ORACIONES Y DESEAN MI BIEN:

MARÍA RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ

ELEUTERIO RODRÍGUEZ ACOSTA

Y

A AQUELLOS ÁNGELES QUE ME CUIDAN DESDE EL CIELO:

ROSARIO LÓPEZ SANTOS

ALEJANDRO RODRÍGUEZ CABALLERO

A QUIENES VELAN E ILUMINAN MI CAMINO TODO EL TIEMPO:

ORULA, ZARABANDA, YAYA MURANZASI, TATA ZARABANDA

A MIS PADRINOS:

OMO IGBA ODDUN WILBERTO GUSMÁN LEÓN

BABALOSHA OLOMICUYE BLAS ALFREDO JIMÉNEZ GARCÍA

A AQUELLOS AMIGOS Y HERMANOS QUE LA VIDA PUSO EN MI CAMINO:

ANTONIO CRUZ AGUILAR -YORK-

RICARDO LUNA JIMÉNEZ -FULL-

ALEJANDRO ROMÁN LUGO -WAXER-

ERNESTO MARTÍNEZ REYES -AKUER-

JOSÉ PADILLA FLORES -BATE-

AMILCAR GADIEL CARPIO HERNÁNDEZ -AMILKAR-
