



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

FILOGEOGRAFÍA DE LA GUACAMAYA VERDE (*Ara militaris mexicanus*) EN
MÉXICO Y SUS IMPLICACIONES PARA CONSERVACIÓN

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G A

PRESENTA:
ELIZABETH ORTEGA CRUZ

DIRECTOR DE TESIS:
DR. FRANCISCO ALBERTO RIVERA ORTÍZ

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO

2024



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.

Investigación realizada gracias al Programa UNAM-DGAPA-PAPIIT
(IA207821).

Dedicatoria

A mis papás Olivia Cruz Pérez y José Antonio Ortega Sandoval, por dedicar su vida entera a
nosotras.

Infinitas gracias.

Agradecimientos

Antes que nada, quiero agradecer al Dr. Francisco Alberto Rivera Ortíz por asesorarme en la realización de esta tesis, por darme esta oportunidad, gracias por los consejos, las experiencias, por el tiempo que dedicó a este trabajo, y sobre todo por su paciencia.

También quiero agradecer al comité tutorial: Dr. Óscar Salomón Sanabria Urbán, Dra. Fabiola Soto Trejo, Dra. Ana María Contreras González y Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, por sus consejos y observaciones que ayudaron a mejorar este trabajo.

A mis papás, por su amor y apoyo incondicional, por los regaños y la motivación, por darnos todo, nuestros logros también son sus logros. A Nancy y Natalia por los buenos momentos y por su apoyo.

A mi mamá Pily, mi mamá Quena, mi abuelo, mis primos, Gerardo, Sofía, Zyanya, tías, tíos y demás familia por siempre demostrarnos que podemos contar con ustedes y por ser parte de este camino.

A mis amigos de la carrera, Alan, Marce, Omar, Gabo, por acompañarnos en todos los proyectos, tareas y clases, por las aventuras en campo, las risas, su compañía, todo el tiempo en la cafetería, por disfrutar la carrera conmigo. Y por compartir el mismo amor y pasión por lo que estudiamos.

A Alan, por siempre confiar en mí, por ver en mí lo que yo no puedo ver y hacerme saber que lo puedo lograr, por los momentos, las risas, las aventuras y por acompañarnos mutuamente a cumplir nuestras metas.

A todos los profesores que a lo largo de mi vida han aportado un poco de sí para mi formación, en especial a los profesores de la carrera de Biología, por transmitirme su amor y pasión por la vida, por hacerme ver todo desde una perspectiva diferente y bonita, gracias por su dedicación.

Índice

Resumen	4
1. Introducción.	5
1.1. Estudios filogeográficos en aves neotropicales.	6
1.2. Estudios filogeográficos en psitácidos neotropicales.	7
1.3. Estudios de genética poblacional y filogeográficos para guacamaya verde (<i>Ara militaris</i>).	11
1.4. Importancia de la filogeografía en la conservación.	13
1.5. Consideraciones generales del orden Psitaciforme, familia Psittacidae.	14
1.6. Consideraciones generales de la guacamaya verde (<i>Ara militaris</i>).	15
2. Justificación.	19
3. Hipótesis.	19
4. Objetivo General.	20
4.1 Objetivos Particulares.	20
5. Metodología.	21
5.1 Muestreo	21
5.2 Extracción de ADN, PCR (Polymerase Chain Reaction) y secuenciación.	22
5.3 Análisis de datos.	23
5.3.1 Alineación de las secuencias.	23
5.3.2 Diversidad y estructura poblacional genética.	23
6. Resultados	25
6.1 Variación genética y distribución de haplotipos	25
6.2 Estructura genética (AMOVA-SAMOVA)	27
6.3 Diferenciación genética pareada (<i>F_{ST}</i>).	29
6.4 Red de haplotipos	30
7. Discusión	32
7. 1 Implicaciones para la conservación.	34
8. Conclusiones	37
9. Literatura citada	38

Resumen

Los estudios filogeográficos en aves neotropicales son esenciales para explicar los patrones de flujo de genes, hibridación, fragmentación y especiación. Las Unidades Evolutivas Significativas (ESUs) y Unidades de Manejo (MUs) permiten desarrollar estrategias de protección y conservación de poblaciones de especies amenazadas. Sin embargo, los estudios filogeográficos de psitácidos mexicanos son muy escasos y este conocimiento aún no se ha aprovechado para generar estrategias de conservación. En esta tesis se describe la diversidad genética y los patrones filogeográficos de la guacamaya verde en México, para proponer estrategias de conservación. De las muestras de plumas y tejidos obtenidas se extrajo el ADN genómico total, se amplificaron y secuenciaron los fragmentos del gen mitocondrial Cytocromo-b, las secuencias se analizaron, alinearon y tradujeron para obtener la diversidad haplotípica, nucleotídica, realizar pruebas de neutralidad Tajima's D y Fu's, así como realizar el AMOVA, SAMOVA y elaborar una red de haplotipos. Se identificaron niveles altos de diversidad haplotípica y niveles bajos de la diversidad nucleotídica, así como valores negativos y significativos en las pruebas de neutralidad en las localidades de Cósala, Sinaloa y Mirador del Águila, Nayarit, sugiriendo que en estas localidades hay una expansión poblacional. Se detectó estructura filogeográfica entre las poblaciones de guacamaya verde en México. Se reconoce la existencia de tres grupos genéticos, uno en la Sierra Madre Oriental, el otro en la porción del norte de la Sierra Madre Occidental/Sierra Madre del Sur y por la porción central y sur de la Sierra Madre Occidental y la /Sierra Madre del Sur. Se identificaron dos Unidades Evolutivamente Significativas (ESU). La primera en la Sierra Madre Oriental, la segunda en la Sierra Madre Occidental/Sierra Madre del Sur. Dentro de esta segunda ESU, se pueden identificar dos Unidades de Manejo (UM) distintas: la primera en el norte de la Sierra Madre Occidental/Sierra Madre del Sur, y la segunda en el centro y sur de la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur. Se propone la implementación de medidas de protección y restauración del hábitat en las áreas identificadas como Unidades de Conservación, así como establecer colaboraciones con las comunidades locales.

1. Introducción.

México es ampliamente reconocido a nivel mundial por su riqueza biológica, y se encuentra entre los 12 países designados como "megadiversos", los cuales albergan aproximadamente el 70% de todas las especies conocidas en la actualidad (Mittermeier y Goettsch 1992). México ocupa el cuarto lugar en esta lista y se estima que alberga entre el 10% y el 12% de la diversidad biológica a nivel global (Rodríguez-Pérez *et al.* 2019; Sarukhán *et al.* 2009). La megadiversidad de México se debe a varias razones, siendo una de ellas su ubicación geográfica. En el territorio mexicano, confluyen dos regiones biogeográficas: la región Neártica que engloba las zonas templadas y frías en el centro y norte de México, así como las áreas montañosas de la Sierra Madre Oriental, Occidental y el Eje Volcánico (Halffter 1987; Halffter y Morrone 2017). Por otro lado, la región Neotropical comprende las zonas tropicales presentes en el centro y sur del país (Halffter y Morrone 2017). Esta combinación de diferentes regiones biogeográficas ha dado lugar a una gran diversidad de flora y fauna, cada una con historias biogeográficas únicas que se entrelazan en México (Flores y Gerez 1999; Rodríguez-Pérez *et al.* 2019; Sarukhán *et al.* 2009).

Los procesos geológicos, como la meteorización o la erosión, desempeñan un papel fundamental en la modificación de la fisiografía, el clima y, por ende, la vegetación en México. Estos cambios fueron de importancia crítica para el desarrollo de la biodiversidad que conocemos en la actualidad. Algunos estudios relacionados con el periodo Cuaternario (hace 2 millones de años) han revelado cambios significativos en las comunidades biológicas del pasado que influenciaron la biodiversidad actual en respuesta a los cambios climáticos asociados a los ciclos glaciales e interglaciares (Cevallos-Ferriz *et al.* 2012).

Los periodos glaciales más fríos llevaron a la expansión de climas templados y fríos en territorio mexicano, lo que tuvo como resultado la extinción de muchas especies que originalmente habitaban climas tropicales y relegando a las especies sobrevivientes a áreas conocidas como "refugios pleistocénicos". De esta forma, se abrió la puerta para la colonización de especies adaptadas a climas fríos (Bonatelli *et al.* 2014; Toledo 1976).

La filogeografía estudia los procesos y factores que influyen en la distribución geográfica de los linajes genéticos dentro y entre especies estrechamente relacionadas, examinando también las variaciones genéticas presentes en estas poblaciones (Avice y Walker 1998; Zinck 1996). Esta disciplina busca arrojar luz sobre eventos históricos que pudieron afectar la distribución de la variación genética en las poblaciones de las especies, tales como la fragmentación de hábitats, la expansión de áreas de distribución, migraciones y la desaparición de linajes genéticos (Avice 2000). De esta manera, esta disciplina pretende identificar las posibles causas detrás de estos eventos, ya sean de origen geológico, ecológico o etológico (Hardy *et al.* 2002). Además, la filogeografía es una herramienta valiosa para inferir procesos demográficos pasados, delimitar fronteras entre especies y señalar áreas de importancia para la conservación de la biodiversidad (Avice 2000; Vázquez-Domínguez 2002). Los estudios filogeográficos han proporcionado información importante para comprender los efectos de las glaciaciones del Pleistoceno en los taxones (Knowles 2000; Joseph *et al.* 1995; Hewitt 1996; Roy *et al.* 1996)

En los estudios de filogeografía, se emplean secuencias de ADN tanto nuclear como mitocondrial (Avice 2000). El ADN mitocondrial (ADNmt) se destaca como el marcador molecular más comúnmente utilizado en filogeografía (Lanteri y Confalonieri 2003). Esto se debe a varias razones, como su baja tasa de recombinación, tasas de mutación más elevadas en comparación con el ADN nuclear y su herencia materna, lo que facilita el rastreo de las líneas de herencia y el flujo de genes entre varios individuos de diferentes poblaciones de la misma especie. Esto permite reconstruir las relaciones históricas entre estas poblaciones y comprender su distribución geográfica (Avice 2000; Harrison 1989; Wayne *et al.* 1992).

1.1. Estudios filogeográficos en aves neotropicales.

Los estudios filogeográficos en aves neotropicales tienen una importancia significativa en la explicación de patrones relacionados con el flujo de genes, la hibridación, la fragmentación y la especiación en numerosas especies de este grupo. (e.g., Avice 2000; Gascon *et al.* 2000; Moritz *et al.* 2000; Newton 2003; Caparroz *et al.* 2009a). Estos estudios ayudan a comprender la diversidad presente en la región neotropical. Desde una perspectiva

filogeográfica, las aves han sido un grupo de vertebrados que ha sido objeto de un aumento significativo en investigaciones a nivel global (Beheregaray 2008, Cadena 2007).

La filogeografía ofrece la posibilidad de identificar patrones y proponer procesos relacionados con la aparición de la diversidad en regiones con una gran cantidad de especies de aves, como es el caso del Neotrópico (Solomón *et al.* 2008; Carnaval *et al.* 2009). Esto es especialmente relevante en el estudio de aves, ya que se ha observado que presentan linajes con historias naturales muy variadas (Burney y Brumfield 2009; Weir 2009). Aunque los estudios filogeográficos en aves son limitados, han revelado patrones que ilustran la ocurrencia de diversos procesos evolutivos en su historia reciente, lo que ayuda a comprender la diversidad de aves en el Neotrópico (Cadena 2007; Milá *et al.* 2009).

Los estudios filogeográficos de aves neotropicales que hacen uso del ADN mitocondrial indican que gran parte de los linajes dentro de una misma especie divergieron en los últimos dos millones de años (Eberhard y Bermingham 2004; Tavares *et al.* 2006; Caparroz *et al.* 2009b; Ribas *et al.* 2009). En investigaciones filogeográficas que incorporan datos de otros marcadores moleculares, así como información fenotípica y ambiental, se han identificado diversos procesos que han contribuido a la historia evolutiva de estas aves. Entre estos procesos se incluyen la selección natural y diferencias en el flujo génico entre machos y hembras (Tavares *et al.* 2006; Caparroz *et al.* 2009a; 2009b; Ribas *et al.* 2009). Además, se ha encontrado evidencia de un crecimiento demográfico reciente como respuesta a condiciones ambientales favorables (Caparroz *et al.* 2009b; Ribas *et al.* 2009).

1.2. Estudios filogeográficos en psitácidos neotropicales.

Los psitácidos neotropicales han sido objeto de varios análisis filogeográficos recientes (Ribas y Miyaki 2004; Russello y Amato 2004; Eberhard y Bermingham 2004; Tavares *et al.* 2006; Caparroz *et al.* 2009a; 2009b; Ribas *et al.* 2007; 2009). Estos estudios han encontrado relaciones fuertemente sustentadas a nivel de género dentro de los psitácidos neotropicales (tribu Arini) y han proporcionado información para comprender la influencia

de los eventos históricos, como los cambios climáticos del Pleistoceno, en la variación genética y fenotípica de las especies.

La mayoría de estos estudios sugieren que los psitácidos neotropicales experimentaron su proceso de diversificación en el Plioceno o Pleistoceno temprano resultado de los ciclos glaciales, seguidos de una rápida expansión poblacional a lo largo de Mesoamérica debido a la preferencia de hábitats de estas aves (Ribas y Miyaki 2004; Russello y Amato 2004). Además, factores geográficos como el río Amazonas y la cordillera de los Andes, han servido como barreras que han afectado a la distribución y diversificación de la biota neotropical (Tavares *et al.* 2006; Ribas *et al.* 2007). La información obtenida de estos estudios es de gran utilidad para la conservación de las especies de psitácidos neotropicales, ya que arroja luz sobre su historia evolutiva y los factores que han influido en su diversidad y distribución. Los resultados de estas investigaciones pueden ser aplicados en estrategias de conservación y manejo de estas aves (Eberhard y Bermingham 2004; Caparroz *et al.* 2009a; 2009b; Ribas *et al.* 2009; Rivera-Ortíz *et al.* 2023).

Ribas y Miyaki (2004), usaron ADN mitocondrial y nuclear de individuos de diferentes poblaciones de las especies *Aratinga solstitialis* y *Nandayus nenday* con el objetivo de evaluar las relaciones evolutivas entre estas especies. Los resultados de la filogenia molecular sugieren que *A. solstitialis* debería dividirse en varias especies. Mientras que *N. nenday* que se consideraba una especie monoespecífica de su propio género, está estrechamente relacionada con el clado de *A. solstitialis*, con lo que proponen incluirlas en el mismo género. Realizaron un análisis de biogeografía histórica para evaluar las rutas posibles de colonización y diversificación, encontrando que el grupo *A. solstitialis* se originó en América del Sur y que la colonización de Centroamérica y Norteamérica probablemente ocurrió varias veces en diferentes momentos de la historia evolutiva de las especies estudiadas.

Russello y Amato (2004), construyeron una filogenia molecular detallada de las especies del género *Amazona* la cual sugiere que el género *Amazona* se divide en dos clados principales, uno que incluye las especies del Caribe y Centroamérica y el otro que incluye las especies

de América del Sur. Los autores proponen la separación de las especies de *Amazona* del Caribe y Centroamérica en un género separado *Leucocephalon*. Se sugiere que la separación de los clados pudo haberse producido como resultado de eventos de vicarianza asociados con la formación del Istmo de Panamá. Los autores señalan que los patrones de distribución de las especies de *Amazona* están relacionados con las áreas de diversidad de aves neotropicales.

Eberhard y Bermingham (2004), examinaron la diversidad genética y la evolución de *Amazona ochrocephala*, usando información de tres subespecies principalmente: *A. o. ochrocephala*, *A. o. auropalliata* y *A. o. panamensis*. Concluyendo que estas tres subespecies deben ser tratadas como especies separadas, los análisis moleculares sugieren que la separación ocurrió hace 1.2 y 2.5 millones de años, durante el Pleistoceno, probablemente resultado de la dominación de barreras geográficas que surgieron durante el Pleistoceno, principalmente a la formación del Istmo de Panamá.

Tavares *et al.* (2006), analizaron 101 especies de loros neotropicales y construyeron un árbol filogenético de las especies de la tribu Arini. Los resultados indican que la tribu Arini es un grupo monofilético, por lo que comparten un ancestro común. Sugieren que el origen de Arini ocurrió hace unos 27 millones de años, cuando Sudamérica se separó del continente africano. Los autores señalan que los cambios climáticos y geológicos durante los últimos diez millones de años han afectado la distribución y diversificación de las especies de Arini. La formación del Istmo de Panamá hace tres millones de años favoreció a la separación de las especies de América del Sur, América Central y del Norte.

Ribas *et al.* (2007), utilizaron datos de secuenciación de ADN mitocondrial y nuclear para reconstruir la filogenia de las especies *Amazona ochrocephala* y *Amazona aestiva*, encontrando que las poblaciones sudamericanas de estas dos especies son genéticamente distintas a las poblaciones de Centroamérica y del Norte. Las especies sudamericanas de *A. ochrocephala* se dividen en tres grupos filogenéticos que corresponden con las regiones geográficas en las que se encuentran: la Amazonia, el Cerrado y la región costera de Brasil. Mientras que las poblaciones sudamericanas de *A. aestiva* se dividen en dos grupos

filogenéticos que corresponden con las regiones de Brasil y Argentina/Uruguay/Paraguay. Estas diferencias filogenéticas reflejan la historia evolutiva y biogeográfica de estas especies de loros y tienen implicaciones importantes para su conservación.

Caparroz *et al.* (2009a), usando marcadores de ADN mitocondrial y microsatélites examinaron la estructura poblacional y los patrones de dispersión de loros de *Ara ararauna*, los resultados mostraron una separación entre las poblaciones de las regiones del norte y sur de Brasil, alta diversidad genética en todas las poblaciones y una estructura geográfica significativa, además se encontró una fuerte filopatría femenina, lo que sugiere que las hembras tienden a permanecer en su área de origen durante varias temporadas de reproducción. Además, obtuvieron una estructura poblacional poco marcada, una mayor conectividad genética entre las poblaciones y una mayor dispersión de machos, lo que sugiere que los machos se mueven más entre las poblaciones que las hembras. La filopatría femenina y la dispersión de machos tienen implicaciones importantes para la gestión y conservación de la diversidad genética de esta especie.

Caparroz *et al.* (2009b), con datos de secuenciación de ADN mitocondrial y microsatélites examinaron la estructura genética de las poblaciones de *Amazona aestiva* y el papel de la demografía y los eventos climáticos en la filogeografía de esta especie. Los resultados indican que la diversidad genética está estructurada en tres grupos principales: uno en el norte de Sudamérica, otro en el este de Brasil y otro en el sur de Brasil y Argentina. Los análisis demográficos sugieren que la expansión de la población de *A. aestiva* se produjo durante la última glaciación, hace unos 20,000 años, y que la contracción de la población ocurrió durante el periodo más cálido del Holoceno hace unos 6.000 años.

Ribas *et al.* (2009), utilizaron datos de múltiples marcadores moleculares para construir una filogenia del género *Brotogeris*. Los resultados indican la presencia de dos clados principales dentro de este género, además de alta diversidad genética dentro de varias especies lo que sugiere la presencia de diversificación críptica. Al analizar las tasas de diversificación encontraron que el género *Brotogeris* experimentó una tasa de diversificación constante a lo largo del tiempo sin evidencia de cambios drásticos en la tasa de diversificación. La

formación de la cordillera de los Andes y la apertura del Istmo de Panamá influyeron en los eventos de dispersión de dicho género de pericos.

1.3. Estudios de genética poblacional y filogeográficos para guacamaya verde (*Ara militaris*).

Existen pocos estudios que se centren en la genética poblacional o los aspectos filogeográficos de la guacamaya verde (*Ara militaris*). La falta de investigaciones en este campo puede deberse a diversas razones, como la limitada disponibilidad de muestras de ADN, la dificultad para llevar a cabo estudios genéticos en especies que pueden ser difíciles de capturar o que se encuentran en peligro de extinción (Rivera-Ortíz *et al.* 2017; Rivera-Ortíz *et al.* 2023). Dentro de los estudios que se han realizado para la guacamaya verde se ha encontrado principalmente una importante estructura filogeográfica, definiendo la existencia de dos poblaciones de *A. militaris* en México, una ubicada en la Sierra Madre Occidental / Sierra Madre del Sur y otra en la Sierra Madre Oriental, así como una alta diversidad y estructura genética concluyendo que las poblaciones de guacamaya verde en México han experimentado un cuello de botella y una expansión poblacional reciente (Soberanes-González 2008; Eberhard *et al.* 2015; Dehasque 2016; Rivera-Ortíz *et al.* 2017; Castrejón-Gaona 2021; Rivera-Ortíz *et al.* 2023)

En un estudio realizado por Soberanes-González (2008), se determinó la paternidad de individuos de *A. militaris* nacidos en cautiverio provenientes de la Unidad de Manejo para la Conservación de la Vida Silvestre (UMA) de Africam Safari. En este estudio se confirmó la paternidad del 70% de los individuos al comparar su información genética de uno de sus supuestos padres.

Eberhard *et al.* (2015), examinaron las relaciones filogenéticas entre *A. militaris* y *A. ambiguus* empleando secuencias mitocondriales. Los resultados de este trabajo muestran que los clados de *A. militaris* y *A. ambiguus* son linajes evolutivamente independientes. Los autores encontraron importante estructura filogeográfica dentro de *A. militaris* entre las muestras recolectadas en las regiones occidentales (Chihuahua y Sinaloa) y orientales

(Querétaro) de México. Sin embargo, no se obtuvo evidencia de divergencia de linajes entre *A. ambiguus* de Costa Rica y Ecuador.

Dehasque (2016), llevó a cabo la reconstrucción filogenética de *A. militaris* y *A. ambiguus* utilizando 40 genomas mitocondriales de muestras de museos. En este estudio, se observó una estructura genética y filogeográfica similar a la reportada por Eberhard *et al.* (2015), así como una alta diversidad genética en las poblaciones de México y Sudamérica, lo que indica que esta especie ha experimentado un patrón histórico de aislamiento y expansión de poblaciones.

Rivera-Ortíz *et al.* (2017), investigaron la diversidad y estructura genética de la guacamaya verde en México, utilizando nueve microsatélites y analizando 86 muestras de siete localidades en la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y Sierra Madre Oriental. Los resultados de estos autores revelaron una diversidad genética moderada y una alta estructura genética. En este estudio también se observó una clara separación genética entre las localidades divididas por la meseta central y el Eje Neovolcánico Transversal. Los autores proponen la existencia de dos grupos genéticos en *A. militaris*, uno que se distribuye en la Sierra Madre Occidental/Sierra Madre del Sur y otro en la Sierra Madre Oriental. Estos grupos se sugieren como unidades de conservación independientes.

Castrejón-Gaona (2021), analizó la diversidad genética de *A. militaris* usando tres marcadores de ADN mitocondrial (Cytb, ND2 y RC), con individuos de Sinaloa y Michoacán, junto con las secuencias obtenidas de la base de datos GeneBank-NCBI. Para los tres marcadores se observó una alta diversidad haplotípica. Con Cytb obtuvo diversidad nucleotídica baja lo que indicaría que la población pasó por un cuello de botella. Con ND2 y RC, se observó diversidad nucleotídica moderada con lo que se infiere una población grande y estable con historia evolutiva antigua. Los individuos de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur presentaron diversidad haplotípica alta y diversidad nucleotídica baja con los tres marcadores, sugiriendo que la población pasó por un cuello de botella seguido de una expansión rápida.

Rivera-Ortíz *et al.* (2023), exploraron la variabilidad del ADN mitocondrial para determinar el patrón filogeográfico del complejo de *A. militaris* a través de análisis de modelado filogenético y ecológico. La estructura filogeográfica que observaron sugiere la existencia de dos clados: Uno compuesto de *A. m. militaris* y *A. m. bolivianuus*, y otro que consiste únicamente en *A. m. mexicanus*. Reconocen que el clado de *A. m. mexicanus* se divide en dos subclados: Sierra Madre Oriental y la parte noreste de la Sierra Madre Occidental. Los análisis ecológicos revelaron que no existe similitud de nicho entre estos linajes. Además, reportan que los dos linajes han habitado diferentes espacios ambientales desde el Pleistoceno tardío. Esta divergencia puede estar asociada con un gradiente ecológico pronunciado y una barrera geográfica contemporánea. Los autores también sugieren que *A. m. mexicanus* puede ser reconocido como una especie distinta (*Ara mexicanus*) separado de la guacamaya verde en América del Sur, ayudando a mejorar las prioridades de conservación para ambos taxones.

1.4. Importancia de la filogeografía en la conservación.

Comprender la estructura de las poblaciones y su relación con factores geográficos y ecológicos resulta de gran utilidad para obtener un conocimiento más profundo sobre la ecología y evolución de las especies, para su conservación (Avice 2000; Avice y Hamrick 1996). Una mayor comprensión de los procesos evolutivos permite tomar decisiones más acertadas en las estrategias de conservación de un linaje (Delgado y Piñero 2002). La conservación a nivel intraespecífico se centra en la identificación de unidades de manejo, resaltando la importancia evolutiva de los linajes dentro de las especies, para crear programas de conservación efectivos para las especies en riesgo (Avice y Hamrick 1996). De esta manera, la información genética permite analizar el contexto evolutivo a partir del cual se pueden desarrollar estrategias y definir prioridades de conservación (Pertoldi *et al.* 2007). Se consideran tres aspectos principales en este proceso de conservación: la viabilidad a largo plazo de las poblaciones, la identificación de unidades biológicas y la comprensión de las relaciones históricas entre poblaciones (Loeschcke *et al.* 1994; Moritz 1994; Amato *et al.* 1995; Avice y Hamrick 1996; Vázquez-Domínguez 2002).

La diferenciación genética entre poblaciones puede ser utilizada para proponer Unidades Evolutivas Significativas (ESUs) o Unidades de Manejo (MUs) (Moritz 1994; Pestano *et al.* 2003). Las ESUs se definen como poblaciones de una misma especie que muestran diferenciación genética significativa, pueden ocupar nichos ecológicos distintos y presentar adaptaciones locales que no se comparten con otras poblaciones de la misma especie, esto se debe al tiempo de aislamiento que ha conducido a la diferenciación genética local (Moritz 1994; Fraser y Bernatchez 2001). Por su parte, las Unidades de Manejo (MUs) representan poblaciones que tienen un intercambio muy limitado de individuos con otras poblaciones, lo que las hace genéticamente distintas en comparación con las demás poblaciones (Avice, 2004). La identificación de haplotipos únicos que no se comparten con otras poblaciones se basa en el análisis de las frecuencias haplotípicas y de alelos nucleares, y a menudo se requiere un número significativo de muestras para poder identificarlos (Frankham *et al.* 2010). Ambos tipos de unidades han sido fundamentales para el desarrollo de estrategias de protección y conservación en diversas poblaciones de especies amenazadas (Frankham *et al.* 2010; Nardelli y Túnez 2017).

1.5. Consideraciones generales del orden Psitaciforme, familia Psittacidae.

El orden de los Psitaciformes está conformado por cotorros, pericos, loros, cacatúas, periquitos y guacamayas (Ceballos *et al.* 2002), se caracterizan por tener pico curvado, grueso y ganchudo, cuello corto, patas zigodáctilas, colores brillantes en su plumaje, lengua muy carnosa y piel desnuda alrededor de los ojos (Forshaw 2006). Se han identificado 353 especies pertenecientes a tres familias: Strigopidae (Bonaparte 1849), Cacatuidae (Gray 1840) y Psittacidae (Illiger 1811) (Joseph *et al.* 2011). La familia Cacatuidae cuenta con seis géneros y 21 especies comúnmente llamadas cacatúas, la familia Strigopidae incluye dos géneros y tres especies conocidos como loros de Nueva Zelanda y la familia Psittacidae con 78 géneros y 330 especies, engloba loros y guacamayas (Forshaw 1989; Joseph *et al.* 2011). La familia Psittacidae (loros y guacamayas) incluye cinco subfamilias, una de ellas es la subfamilia Arinae (Gray 1840), la cual está constituida por 30 géneros y 148 especies, siendo el género *Ara* (Lacépède 1799) uno de los más representativos conformado por ocho

especies exclusivas de América, en México se cuenta con dos especies del género *Ara*, las cuales son *Ara macao* (Linnaeus 1758) y *Ara militaris* (Linnaeus 1766) (Forshaw 2006).

Actualmente en México, la familia Psittacidae incluye a 10 géneros y 22 especies, todas estas con alguna categoría dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010). Específicamente, 11 especies están en peligro de extinción (P), seis amenazadas (A) y cinco en protección especial (Pr) (Monterrubio-Rico *et al.* 2016). Los psitácidos son uno de los grupos más amenazados debido a varios factores como la fragmentación de su hábitat por la deforestación para la agricultura, ganadería, e infraestructura y la captura para el comercio ilegal (Arizmendi 2008; Monterrubio-Rico *et al.* 2016).

1.6. Consideraciones generales de la guacamaya verde (*Ara militaris*).

La guacamaya verde, *Ara militaris*, se caracteriza por ser de gran tamaño y tener una cola larga, pico grande, piel desnuda en el rostro y plumaje vistoso verde con toques rojos, amarillos y azules. *A. militaris* no presenta dimorfismo sexual, puede llegar a medir hasta 79 cm de envergadura. Es un ave diurna, social y ruidosa (Forshaw 2006). La distribución de la guacamaya verde es discontinua desde el Norte de México hasta Sudamérica, con poblaciones en el norte de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y el Norte de Argentina (Juniper y Parr 1998). La especie *A. militaris* se divide en tres subespecies, *A. m. militaris* (Linnaeus 1766) distribuida en Venezuela y sudeste de Perú; *A. m. bolivianus* (Reichenow 1908) se encuentra en Bolivia y norte de Argentina y *A. m. mexicanus* (Ridgway 1915) localizada en México (Navarro *et al.* 2008; Desenne y Strahl 1994; Howell y Webb 1995). En México, se han identificado dos poblaciones de guacamaya verde (*A. m. mexicanus*) (Rivera-Ortíz 2014). Una población en la vertiente del Pacífico, desde Sonora, Chihuahua, Chiapas. La segunda población localizada en la vertiente del Golfo de México, en Tamaulipas, San Luis Potosí y Querétaro (Figura 1) (Arizmendi y Márquez 2000; Iñigo-Elías 2000). Actualmente se tiene registro de la presencia de *A. m. mexicanus* en los estados de Guanajuato, Veracruz, Estado de México, Oaxaca, Puebla, Guerrero y Morelos (Hernández *et al.* 2012; Jiménez-Arcos *et al.* 2012; Urbina-Torres *et al.* 2012; Villaseñor y Botello 2012).

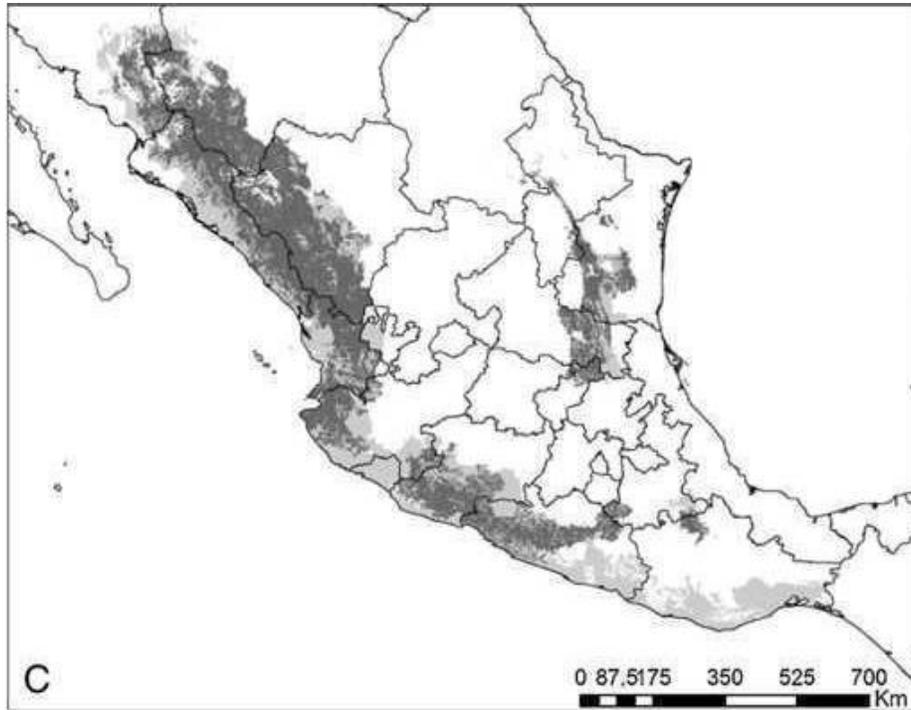


Figura 1. Distribución histórica (gris claro) y contemporánea (gris oscuro) de *A. m. mexicanus* (Tomado de Monterrubio-Rico *et al.* 2016)

La guacamaya verde habita avientes de selva baja caducifolia, de selva mediana subperennifolia y temporalmente en bosques de pino-encino (Salazar 2001; Iñigo-Elias 2000; Gaucín 2000). Esta guacamaya realiza migraciones locales encontrándose en latitudes desde 60 msnm a 2300 msnm, dependiendo de las necesidades alimenticias y reproductivas (Contreras-González 2007; Contreras-González *et al.* 2009). De acuerdo a diversos estudios, su alimentación se basa principalmente en semillas y frutos de diferentes especies arbóreas (Loza-Salas 1997; Gaucín-Ríos 2000; Bonilla-Ruz *et al.* 2005; Martínez-Domínguez y Bonilla-Ruz 2008; Contreras-González *et al.* 2009).

La guacamaya verde anida en colonias dentro de cavidades de árboles grandes, ya sea vivos o muertos, con diámetro a la altura de pecho de 67 cm a 205 cm y en paredes verticales cársticas (Carreón 1997; Iñigo-Elías 1999; Rivera-Ortíz *et al.* 2008). En el ciclo reproductivo de la guacamaya verde se identifican seis etapas: Cortejo, selección de cavidades, copulación, incubación, crianza de pollos y vuelo de los juveniles (Rivera-Ortíz *et al.* 2008).

La temporada reproductiva de *A. militaris* varía de acuerdo con la zona de distribución (Lindenmayer *et al.* 1991). Carreón (1997) y Gómez (2004) reportan que, en la Vertiente del Pacífico mexicano, la reproducción inicia en octubre y termina en marzo; mientras que en el centro del país y la vertiente del Golfo de México el ciclo reproductivo inicia en diciembre–enero y termina en julio–septiembre (Gaucín 2000 y Rivera-Ortíz *et al.* 2008). Al año se produce una sola puesta, la nidada por lo general es de dos huevos, aunque se pueden presentar casos en los que se incuban hasta tres huevos, dependiendo del alimento disponible en las zonas cercanas de reproducción (Carreón 1997; Rivera-Ortíz *et al.* 2008). Se estima que la guacamaya verde alcanza la madurez sexual hasta los cuatro o cinco años de edad (Iñigo-Elías 1999). El éxito reproductivo de la guacamaya verde es bajo, entre el 8.5% y el 23.3% de los pollos llegan a la etapa juvenil (Gómez 2004; Rivera-Ortíz *et al.* 2008).

A. militaris se encuentra en el listado del apéndice I de la Convención Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres, es considerada vulnerable de acuerdo a la IUCN (IUCN, 2023) y en peligro de extinción según la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), debido a que el tamaño poblacional mundial, así como su distribución geográfica están en declive (CITES 1998, Collar y Juniper 1997); lo cual puede ocasionar afectaciones en los patrones de flujo génico entre las poblaciones de esta especie (Rivera-Ortíz 2014).

Las especies carismáticas y de mayor tamaño son más vulnerables a los saqueos de nidos, tal es el caso de *A. militaris* extirpada en la década de 1980 en la costa del Pacífico de México, lo que conllevó al declive y desaparición de sus poblaciones en estas zonas (Monterrubio-Rico *et al.* 2016 y Monterrubio-Rico *et al.* 2011).

Hace más de 30 años, la captura y el comercio de psitácidos mexicanos eran permitidos y eran regulados por la Ley Federal de Caza (DOF 1952) y los Calendarios de Aprovechamiento de Aves Canoras y de Ornato (DOF 1997; DOF 1998; DOF 1999), donde solo se mencionaban las especies de aves autorizadas y cantidades totales por Estado (Cantú *et al.* 2007). En 2007 se estimó que el tráfico ilegal de psitácidos era de 65,000 a 78,500 ejemplares al año, en comparación con el promedio anual de captura legal de psitácidos (3711 ejemplares), es

decir, el 94.3% al 95.3% de la captura total de psitácidos en México era tráfico ilegal (Cantú *et al.* 2007). El comercio legal era utilizado para encubrir el tráfico ilegal, por lo que en octubre de 2008 se establece que ningún psitácido mexicano puede ser aprovechado con fines de subsistencia o comerciales, así como importar, exportar y reexportar cualquier ejemplar de la familia Psittacidae cuya distribución natural sea dentro del territorio nacional (DOF 2008).

La fragmentación del hábitat causado por la agricultura, la ganadería y la urbanización, es otro de los factores que amenazan las poblaciones de las especies de psitácidos (Macías *et al.* 2000). Ríos-Muñoz y Navarro-Singüenza (2009) realizaron un análisis para evaluar la pérdida de hábitat de psitácidos en México, encontrando que, en el caso de *A. militaris*, la pérdida de hábitat era del 29% del total del área potencial obtenida al momento de realizar el estudio. Monterrubio-Rico *et al.* (2016) estimaron la distribución histórica y contemporánea de la familia Psittacidae en México, encontrando que todas las especies estudiadas han perdido hábitat, específicamente para *A. militaris* se estima que ha perdido 43.2% de su distribución.

Se estima que las poblaciones de *A. militaris* presentes en la Sierra Madre Oriental-Sierra Madre del Sur, y en la Sierra Madre Oriental cuentan con alrededor de 20 a 78 individuos (Gaucín 2000). Sin embargo, para que una población de guacamayas sea viable, debe contar con un mínimo de 50 parejas con capacidad reproductiva (Chassot y Monge 2002).

Estos factores de amenazas aumentan la competencia intra e inter específica, afectando las tasas de natalidad y mortalidad de la guacamaya verde, ocasionando que las poblaciones se encuentren fragmentadas, disminuyendo el flujo génico entre las poblaciones y por ende hay un incremento en la endogamia, generando una reducción notable en la diversidad genética (Rivera-Ortíz 2017).

2. Justificación.

Los estudios filogeográficos son una herramienta valiosa para investigar los eventos históricos que han influido en la evolución y la diversidad genética de las especies. Estos estudios son fundamentales para establecer unidades de conservación efectivas. Sin embargo, en el caso de los psitácidos mexicanos, la investigación es escasa. Hay una carencia de estudios de genética poblacional para la guacamaya verde, aunque algunos trabajos se han centrado en el análisis filogeográfico de *Ara militaris*, no se ha empleado esta información para desarrollar estrategias de conservación específicas y concretas.

3. Hipótesis.

La distribución actual, la estructura y diversidad genética de *A. m. mexicanus* ha sido influenciada por diversos factores a lo largo del tiempo, incluyendo principalmente las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno. Se espera que la estructura filogeográfica muestre una diferenciación pronunciada entre las poblaciones de la vertiente del Golfo y del Pacífico mexicano debido a las barreras geográficas que restringen el flujo genético entre ellas.

4. Objetivo General.

- Analizar la diversidad genética y patrones filogeográficos de la guacamaya verde (*Ara militaris mexicanus*) en México, para proponer medidas de manejo y conservación.

4.1 Objetivos Particulares.

- Estimar los niveles de diversidad y diferenciación genética entre las poblaciones de guacamaya verde en México mediante el uso de secuencias mitocondriales, para describir los niveles de polimorfismo, cambios en los tamaños poblacionales y la estructura genética poblacional.
- Identificar los factores que determinan la distribución actual de los linajes genéticos de la guacamaya verde en México, para inferir su historia evolutiva.
- Generar información que permita contribuir al desarrollo de estrategias de conservación de la guacamaya verde en México, para establecer unidades de conservación.

5. Metodología.

5.1 Muestreo

Este estudio se realizó tratando de cubrir toda el área de distribución de la guacamaya verde en México (13 localidades: 11 de la vertiente del Pacífico y 2 de la vertiente del Golfo de México). Se colectaron plumas de *A. m. mexicanus* de seis localidades de su distribución geográfica en México, recolectándolas de la base de árboles de los sitios de anidación, alimentación y descanso durante la temporada de reproducción. En localidades donde fue posible, se obtuvieron plumas directamente de los nidos. Colectando únicamente una pluma por árbol o por nido como único individuo por localidad. Las plumas se limpiaron con etanol al 90% y se guardaron en bolsas de papel para su transporte al laboratorio. Adicionalmente, se obtuvieron muestras de siete localidades diferentes que se encuentran en el Museo Americano de Historia Natural (Manhattan, USA), diseccionando de 20 a 30 mm de tejido de la almohadilla del dedo. Cada muestra se conservó en etanol al 70% para transportar al laboratorio (Tabla 1).

Tabla 1. Sitios de muestreo de *A. m. mexicanus*. La letra **A** hace referencia a las muestras obtenidas de colección de museo. La letra **P** hace referencia a muestra obtenida directamente en campo.

	Estado	Localidad	Individuos secuenciados	Coordenadas	Altitud (msnm)
A	Sonora	La Sierrita	1	26 ° 52' 48" N 108 ° 34' 12" O	800-1200
P	Sinaloa	Cosalá	16	24° 24' 44" N 106° 41' 22" O	500-1800
A	Colima	Volcán de Colima	6	19° 28' 15" N 103° 56' 19" O	700-2200
A	Jalisco	Bahía Balderas	3	20° 33' 17" N 105° 10' 44" O	10-600
P	Jalisco	El Tuito	4	20° 17' 35" N 105° 23' 6.4" O	0-400
A	Jalisco	Los Mazos	2	19° 33' 57" N 103° 30' 25" O	1400-1800

A	Jalisco	Las Peñas	3	19° 41' 58" N 103° 26' 41" O	1500-1800
A	Jalisco	Barranca del Oro	3	21° 50' 53" N 105° 07' 44" O	600-800
A	Nayarit	Quimichis	2	22° 15' 49" N 105° 34' 55" O	100-300
P	Nayarit	Mirador del Águila	4	21° 30' 28" N 104° 55' 47" O	600-1200
P	Oaxaca	Santa María Tecomavaca	4	17° 51' 43" N 97° 02' 40" O	660-820
P	Querétaro	Sótano del Barro	2	21° 18' 37" N 99° 40' 4" O	700-1800
P	Tamaulipas	El Cielo	3	23° 04' 22" N 99° 09' 24" O	700-1400

5.2 Extracción de ADN, PCR (Polymerase Chain Reaction) y secuenciación.

El ADN genómico total se extrajo de las plumas colectadas usando la digestión estandarizada de proteinasa K/SDS, y siguiendo el protocolo de purificación con cloroformo: etanol descrito por Leeton *et al.* (1993). Para las muestras de tejido, se utilizó el kit de extracción Dneasy® (Qiagen) de acuerdo al protocolo del fabricante. Sin embargo, las muestras de tejido antiguas de museos suelen producir pequeñas cantidades de ADN degradado y son más vulnerables a la contaminación por ADN extraño (Murphy *et al.* 2007). Por lo tanto, seguimos las recomendaciones de Murphy *et al.* (2007) para incrementar la calidad, el rendimiento del ADN y reducir el riesgo de contaminación.

Se amplificaron y secuenciaron los fragmentos del gen mitocondrial Citocromo-b (Cyt-b). Usando los primers estándar Cyt-b L14996 (5'-ATCTCHGCHTGTGAAAYTTYGG-3') y H15646 (5'-GGGGTGAAGTTTTCTGGGTC-3') diseñados por Sorenson *et al.* (1999) para amplificar fragmentos de 600 pb de longitud. Para muestras de piel, pudimos amplificar solo fragmentos de Cyt-b más cortos (300 pb de largo) utilizando un primer interno L15413 (5'-GAATGAGCATGAGGCGGATTCTCA-3') en combinación con el primer H15646 (Murphy *et al.* 2007). Los primers se prepararon en reacciones de PCR usando el kit QIAGEN Multiplex PCR

(QIAGEN), con un volumen final de 5 μ L incluyendo el master Mix (contiene HotStarTaq DNA Polymerase, Multiplex PCR buffer, 3 mM MgCl₂, y dNTPs), primers (5 pmol / μ L), UV-agua destilada esterilizada, y plantilla (ADN genómico total, 20-50 ng/ μ L). El PCR se ejecutó con las siguientes condiciones: 94°C por 10 minutos, seguido por 35 ciclos de 30 segundos a 94°C, 30 segundos a 53 °C y 1 minuto a 72°C, y un final de 10 minutos a 72°C. El producto del PCR se purificó siguiendo el protocolo de limpieza mediante columnas Sephadex (Invitrogen). Las secuencias ADNmt se liofilizaron y resuspendieron en 10 μ l de formamida (Hi-Di formamide AB Applied Biosystems). Las secuencias de ADNmt del producto de PCR purificado se obtuvieron usando el secuenciador automatizado 3100-Avant Genetic Analyzer.

5.3 Análisis de datos.

5.3.1 Alineación de las secuencias.

Las secuencias de cada producto de PCR se analizaron usando el programa Sequencher 4.2 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI) y alineándolos con el programa Muscle (Edgar 2004). Las secuencias alineadas fueron traducidas usando el programa Mega 6.0.6 (Tamura *et al.* 2013) para descartar la presencia de codones de termino.

5.3.2 Diversidad y estructura poblacional genética.

Se construyó una matriz de datos genéticos que comprendió todas las secuencias obtenidas ajustando su longitud a 300 pb. En esta matriz se contabilizó el número total de haplotipos, así como su frecuencia relativa y el número de sustituciones entre haplotipos (transición y transversión). También se estimó la diversidad de haplotipos (h) y diversidad nucleotídica (π), para las poblaciones (localidades muestreadas dentro de diferentes regiones geográficas) usando el programa DNASP 5.10.01 (Rozas *et al.* 2003).

Con el programa ARLEQUIN 3.11 (Excoffier *et al.* 2005) se realizó la prueba de neutralidad Tajima's D (Tajima 1989) y Fu's F_s (Fu 1997) para identificar las firmas genéticas características de un cambio demográfico reciente o barridos selectivos basado en el

modelo de sitios infinitos, asumiendo que no hay recombinación (Kimura 1969). Con este mismo programa se analizó la estructura geográfica poblacional mediante un análisis de la varianza molecular (AMOVA) de manera jerárquica, primero en general para la subespecie y segundo entre las vertientes poblacionales (vertiente del Pacífico y vertiente del Golfo de México), la significación estadística de F_{ST} se probó con 10,000 permutaciones (Excoffier *et al.* 2005).

Por otra parte, para determinar la estructura filogeográfica se realizó un análisis espacial de varianza molecular (SAMOVA). Este análisis usa simulaciones para definir grupos de poblaciones (k) que son geográficamente homogéneos y que maximizan las diferencias entre los grupos, permitiendo la variación entre grupos (F_{CT}), entre localidades dentro de cada grupo (F_{SC}), y entre localidades con respecto a la muestra (F_{ST}) (Raymond y Rousset 1995). El SAMOVA se realizó con 10,000 interacciones para $k = \{2, \dots, 10\}$ grupos en el programa SPADS 1.0 (Dellicour y Mardulyn 2004). También se estimó la diferenciación genética por pares (F_{ST}) entre las vertientes y las poblaciones a través de comparaciones pareadas (Raymond y Rousset 1995) basadas en frecuencias de haplotipos realizadas con 10.000 pasos de la cadena de Markov. La significancia de los valores de F_{ST} se evaluó después de una corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples (Klicka *et al.* 2011).

Además, se analizaron las relaciones evolutivas entre los haplotipos identificados, utilizando el criterio de parsimonia implementado en POPART 1.7 (Leigh y Bryant 2015) para construir una red de haplotipos.

6. Resultados

6.1 Variación genética y distribución de haplotipos

Se identificó un total de 29 haplotipos de CytB en los 53 individuos de guacamaya verde analizados provenientes de 13 localidades a lo largo de la distribución en México. Además, dentro de cada vertiente, la mayoría de los haplotipos identificados fueron locales (presentes en una sola localidad) y aunque también se detectaron haplotipos compartidos entre localidades, estos solo ocurrieron entre sitios de colecta geográficamente próximos entre sí. En particular se identificaron cuatro haplotipos ampliamente distribuidos (Hap 3, Hap 17, Hap 18 y Hap 23), dentro de la vertiente del Pacífico los Hap 17, Hap 18 y Hap 23 están geográficamente restringidos. El Hap 17 se comparte con las localidades del Volcán de Colima, Bahía Balderas, y Las Peñas; el Hap 18 se restringe a las localidades del Volcán de Colima y Los Mazos, mientras que el Hap 23 se comparte con las localidades de El Tuito, Quimichis, Santa María Tecomavaca y Cosalá. El Hap 3 se restringió geográficamente a la vertiente del Golfo de México, a las localidades de El Sótano del Barro y El Cielo (Tabla 2, Figura 2).

De acuerdo con las estimaciones de diversidad genética, en *A. m. mexicanus* la diversidad de haplotipos (h) fue de 0.8517 y la diversidad nucleotídica (π) de 0.0069. Los valores de h y π para las localidades de la vertiente del Pacífico fue de 0.8256 y 0.075 respectivamente, y para las localidades de la vertiente del Golfo de México la h fue de 0.9822 y π de 0.0042 (Tabla 2). Cabe resaltar que de las 13 localidades, cinco de ellas no se pudo determinar los valores de diversidad genética, debido a que solo se obtuvo un haplotipo en cada localidad.

En la mayoría de las localidades no se detectaron desviaciones significativas de la neutralidad con las pruebas de neutralidad de F_S de Fu y D de Tajima (Tabla 2). Las excepciones fueron las localidades de Cósala y la de Mirador del Águila, donde se observan valores negativos y significativos en ambas pruebas de neutralidad, lo que indica una expansión poblacional reciente para estas localidades (Tabla 2).

Tabla 2. Índices de diversidad genética de ADN mitocondrial para poblaciones de *A. m. mexicanus*, incluidas la diversidad nucleotídica (π) y diversidad haplotípica (h), pruebas de neutralidad de Tajima's D y Fu's FS (los valores en negritas son significativos $p \leq 0.05$ y $p \leq 0.02$ respectivamente). Se expresa en negritas los haplotipos compartidos.

Vertientes	Estado	Localidad	Haplotipos	π	h	D	Fs
	Sonora	La Sierrita	Hap 5 (1)	-	-	0	0
	Sinaloa	Cosalá	Hap 15 (1), Hap 23 (1) , Hap 24 (1), Hap 25 (1), Hap 26 (1), Hap 27 (1), Hap 28 (1), Hap 29 (9)	0.0022	0.6438	-1.62384	-4.50298
	Colima	Volcán de Colima	Hap 17(2) , Hap 18 (2) , Hap 20 (1), Hap 22 (1)	0.0224	0.8667	0	1.20393
	Jalisco	Bahía Balderas	Hap 17(2)	-	-	0	0
	Jalisco	El Tuito	Hap 23 (4)	-	-	0	0
Pacífico	Jalisco	Los Mazos	Hap 6 (1), Hap 18 (1)	0.0183	0.9731	0	1.38629
	Jalisco	Las Peñas	Hap 7 (1), Hap 9 (1), Hap 17 (1) , Hap 19 (1), Hap 21 (1)	0.0212	0.9324	1.22474	-1.41093
	Nayarit	Barranca del Oro	Hap 17 (1)	-	-	0	0
	Nayarit	Mirador del Águila	Hap 12 (1), Hap 13 (1), Hap 16 (2), Hap 23 (1)	0.0024	0.9333	-0.17475	-1.64826
	Nayarit	Quimichis	Hap 8 (2)	-	-	0	0
	Oaxaca	Santa María Tecomavaca	Hap 10 (1), Hap 11 (1), Hap 14 (1), Hap 23 (1)	0.0040	0.9736	0.6501	-1.62218
Total	-	-	25 haplotipos	0.0117	0.8871	-	-
Golfo de México	Querétaro	Sótano del Barro	Hap 1 (1), Hap 3 (1)	0.0051	0.9843	0	1.09861
	Tamaulipas	El Cielo	Hap 2 (1), Hap 3 (1) , Hap 4 (1)	0.0034	0.9801	0	-0.69315
Total	-	-	4 haplotipos	0.0042	0.9822	-	-

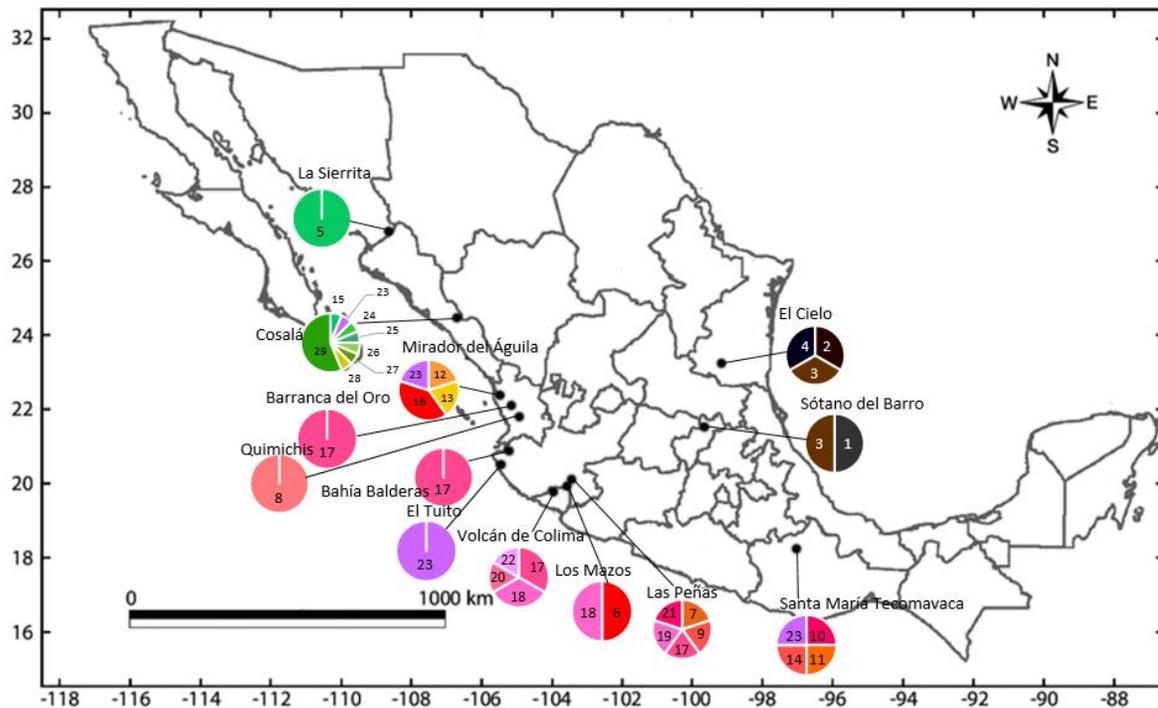


Figura 2. Distribución geográfica de los 29 haplotipos en 13 localidades muestreadas de guacamaya verde. Los números representan el número de cada haplotipo.

6.2 Estructura genética (AMOVA-SAMOVA)

En el análisis de varianza molecular (AMOVA) la mayor parte de la variación genética (73%) se observó entre poblaciones con valores significativos de $F_{ST} = 0.2190$ ($P < 0.05$). Este análisis también reveló diferencias significativas entre las localidades de las dos vertientes ($F_{ST} = 0.0803$, $P < 0.05$) indicando que la mayor parte de la variación genética (96%) fue entre poblaciones dentro de los grupos.

El SAMOVA indicó que la máxima diferenciación genética entre grupos de poblaciones se alcanzó con $K=3$ ($FCT=0.6818$), con una variación del 45.11% entre los grupos (Figura 3); indicando la existencia de tres grupos geográficos genéticamente diferenciados. El primer grupo estuvo conformado por las localidades de la vertiente del Golfo de México (Sótano del Barro Querétaro y El Cielo Tamaulipas), mientras que en la vertiente del Pacífico se reconocieron dos grupos, uno al nor-occidente con las localidades de Sonora (La Sierrita) y Sinaloa (Cosalá), otro grupo en la planicie costera conformado por las localidades de Nayarit

(Mirador del Águila y Quimichis), Colima (Volcán de Colima), Jalisco (Barranca del Oro, Los Mazos, Las Peñas, Bahía Balderas y El Tuito) y Oaxaca (Santa María Tecomavaca) (Figura 4).

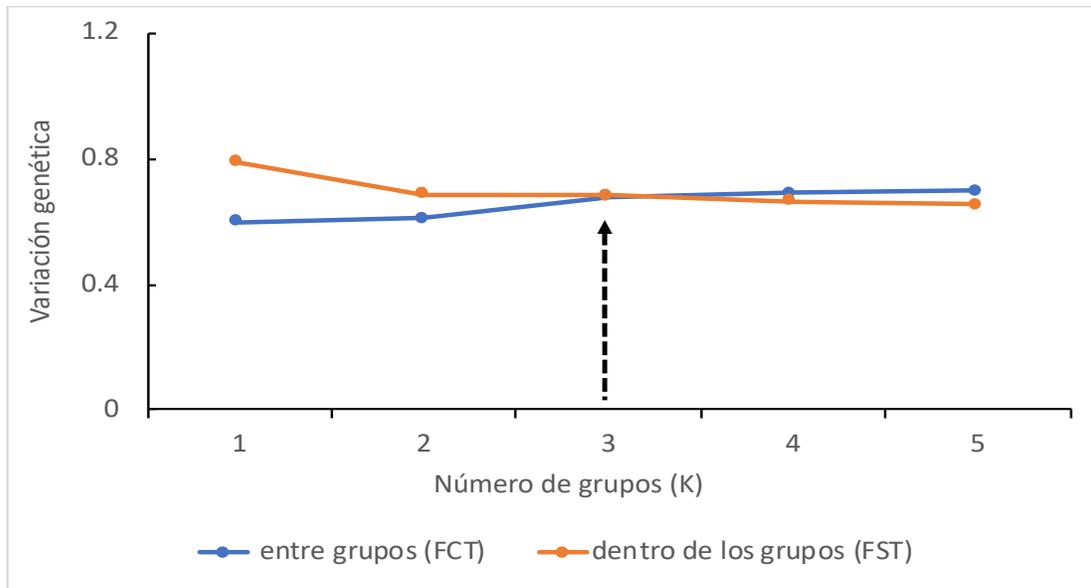


Figura 3. Gráfico de los índices de fijación (FCT y FST) obtenidos del SAMOVA, la línea negra señala la intersección de estos índices, indicando el número de grupos genéticos (K=3).

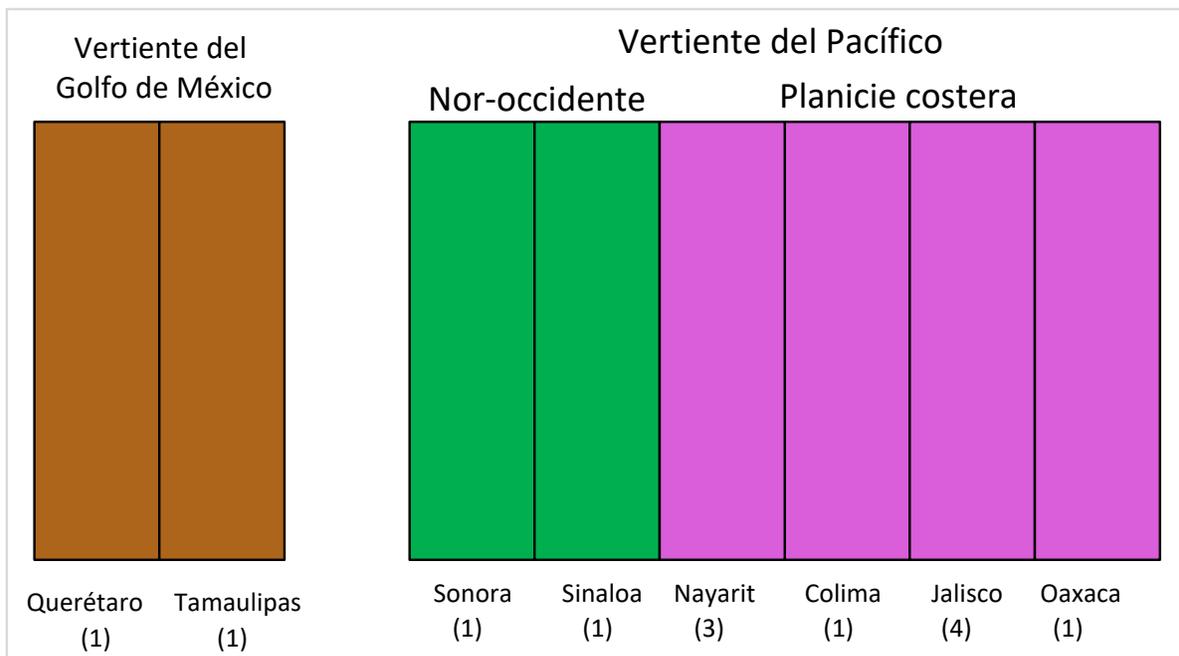


Figura 4. Distribución de los grupos genéticos de guacamaya verde con haplotipos del Cyt-b, SAMOVA grupos para K = 3. Los números entre paréntesis indican el número de localidades en los estados.

6.3 Diferenciación genética pareada (*F_{ST}*).

Los valores de diferenciación genética obtenidos mediante el método Kimura dos pasos oscilaron entre cero y 0.99099. Los valores resaltados en negrita representan nivel de significancia $P < 0.05$ (Tabla 3). La localidad de Sinaloa, Cósala presenta valores de cero con las localidades de Nayarit, Jalisco, Colima, Oaxaca, Tamaulipas. Entre Oaxaca y Tamaulipas se obtuvo cero. Se encontraron niveles altos de diferenciación en la población de Nayarit, Barranca del Oro con el resto de las poblaciones (Tabla 3).

Tabla 3. Valores de diferenciación genética pareada (*F_{st}*) entre poblaciones de *A. m. mexicanus*. * Valores con diferenciación significativa están en negrita ($P < 0.05$)

	Sonora, La Sierrita	Sinaloa, Cosalá	Nayarit, Quimichis	Nayarit, Barranca del Oro	Nayarit, Mirador del Águila	Jalisco, Bahía Balderas	Jalisco, Tuito	Colima, Volcán de Colima	Jalisco, Los Mazos	Jalisco, Las Peñas	Santa María Tecomavaca, Oaxaca	El Cielo, Tamaulipas	El Sotano del Barro, Querétaro
Sonora, La Sierrita	—												
Sinaloa, Cosalá	0.09009	—											
Nayarit, Quimichis	0.15315	0	—										
Nayarit, Barranca del Oro	0.99099	0.99099	0.99099	—									
Nayarit, Mirador del Águila	0.25225	0.27027	0.45946	0.99099	—								
Jalisco, Bahía Balderas	0.2973	0.04505	0.99099	0.99099	0.35135	—							
Jalisco, Tuito	0.17117	0	0.3964	0.99099	0.01802	0.99099	—						
Colima, Volcán de Colima	0.18018	0	0.99099	0.99099	0.04505	0.99099	0.99099	—					
Jalisco, Los Mazos	0.69369	0.07207	0.99099	0.99099	0.3964	0.99099	0.99099	0.17117	—				
Jalisco, Las Peñas	0.13514	0.00901	0.99099	0.99099	0.28829	0.3964	0.99099	0.10811	0.56757	—			
Santa María Tecomavaca, Oaxaca	0.20721	0	0.51351	0.99099	0.62162	0.99099	0.11712	0.99099	0.99099	0.99099	—		
El Cielo, Tamaulipas	0.24324	0	0.02703	0.99099	0.20721	0.79279	0.06306	0.0991	0.90991	0.94595	0	—	

6.4 Red de haplotipos

En la red de haplotipos hay consistencia en los resultados obtenidos con el análisis del SAMOVA y AMOVA, se observa una correspondencia geográfica para *A. militaris*. Se encontró un total de 29 haplotipos de los cuales el 86% fueron exclusivos de una localidad. En esta red, reconocemos dos linajes principales de haplotipos separados por múltiples pasos mutacionales (Figura 5). El análisis de parsimonia estadística dio como resultado una red no resuelta entre los haplotipos de CytB incluidos. Sin embargo, en esta red se reconoce cierto grado de estructura filogeográfica que es consistente con los resultados del SAMOVA. En general, se observa que haplotipos de localidades geográficamente cercanas están más estrechamente relacionados entre sí que con haplotipos de regiones más distantes. La red de haplotipos posee forma de estrella, pueden reconocerse dos agrupaciones principales de haplotipos, la primera integrada por los haplotipos 1, 2, 3 y 4 de la vertiente del Pacífico y la segunda por los haplotipos 5, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 23, 24, 25, 26, 27, 28 y 29 de la vertiente del Golfo y estos dos grupos están separados por el mayor número de mutaciones entre haplotipos. Dentro del segundo grupo (vertiente del Pacífico) también se reconocen al menos dos agrupaciones, la primera incluye los haplotipos del norte y la segunda los del sur. Además, dentro de cada una de estas dos agrupaciones se observa que los haplotipos más raros, están escasamente diferenciados de los más frecuentes y ampliamente distribuidos (haplotipos 23 y 29) (Figura 5).

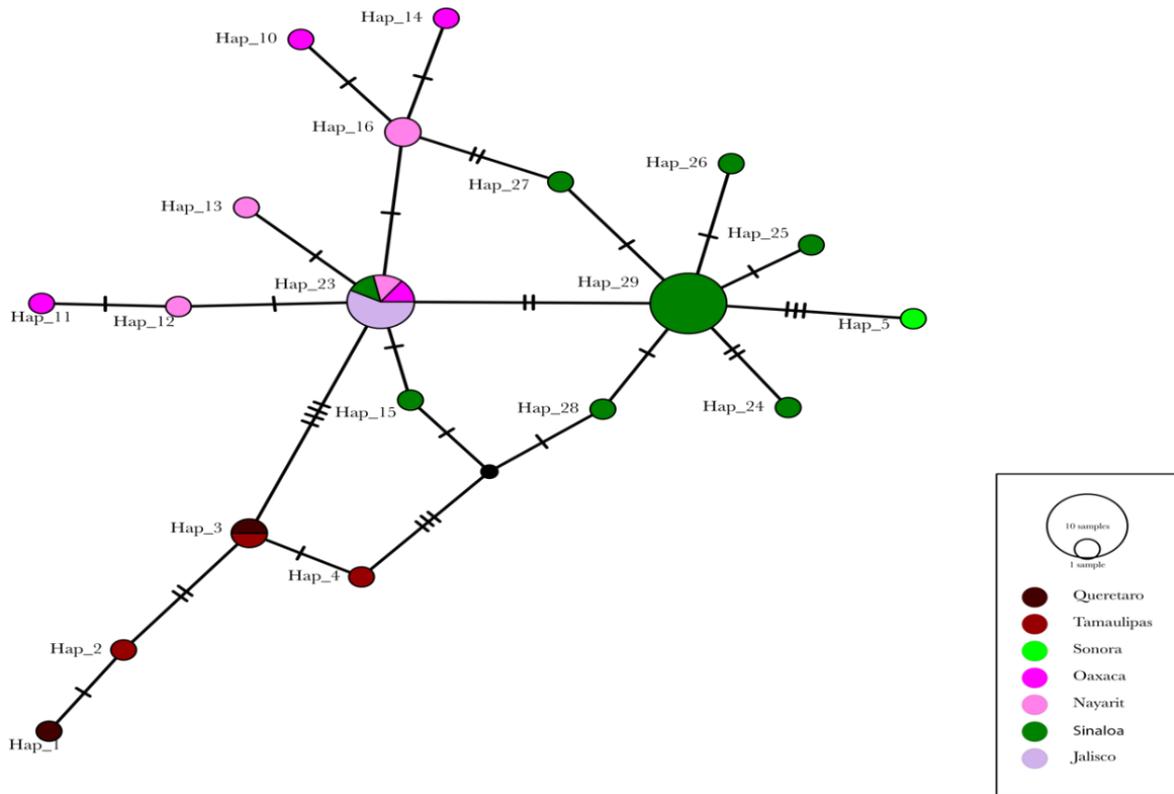


Figura 5. Red de haplotipos generada con POPART derivadas de las secuencias del gen mitocondrial Cytocromo-b en la guacamaya verde (*A. m. mexicanus*). Se observan las poblaciones de la vertiente del Golfo (abajo) y la vertiente del Pacífico (arriba) esta última a su vez se subdivide en dos grupos.

7. Discusión

Se encontró que la guacamaya verde en México exhibe niveles relativamente altos de diversidad haplotípica, lo que sugiere que hay una variedad de haplotipos privados en sus poblaciones en México (Murcacci *et al.* 2017). Sin embargo, también se encontró una baja diversidad nucleotídica, sugiriendo una diferenciación genética limitada (Rodríguez-Robles *et al.* 2008; Castrejón-Gaona 2021). Este patrón de variabilidad genética se asemeja a los resultados de la investigación realizada por Rivera-Ortíz *et al.* (2023), y guarda similitudes con lo observado en otras especies de guacamayas. Por ejemplo, el guacamayo jacinto (*Anodorhynchus hyacinthinus*), que se encuentra en peligro de extinción de acuerdo a Faria *et al.* (2008), presenta una diversidad genética semejante. Además, se asimila a la diversidad genética hallada en especies de psitácidos clasificadas con un nivel de preocupación menor, como la guacamaya roja (*Ara macao*) y el periquito excavador (*Cyanoliseus patagonus*) (García 2009; Masello *et al.* 2011).

La alta diversidad haplotípica acompañada de una baja diversidad nucleotídica indica que los haplotipos difieren muy poco entre sí (Hamilton 2009). Este patrón es característico de poblaciones que experimentaron una reducción poblacional seguida de un rápido y relativamente reciente aumento en su tamaño poblacional (Hartl 1999; Hamilton 2009). Estos resultados son consistentes con las pruebas de neutralidad, ya que al menos dos localidades mostraron valores negativos y significativos en ambas pruebas de neutralidad (Cosalá, Sinaloa y Mirador del Águila, Nayarit). Un estudio previo realizado por Rivera-Ortíz *et al.* (2017) con marcadores nucleares, también encontraron evidencia de un cuello de botella en las poblaciones de Sonora, Sinaloa y Nayarit, respaldando esta interpretación.

Se encontró diferenciación genética entre las poblaciones de guacamaya verde que habitan en la vertiente del Golfo de México (Sierra Madre Oriental) y la vertiente del Pacífico (Sierra Madre Occidental) /centro de México (Sierra Madre del Sur), la diferenciación genética está relacionada con el grado de aislamiento o flujo de genes, de esta manera un reducido flujo de genes favorecería la diferenciación entre poblaciones, aumentando su homogeneidad (Bessega *et al.* 2018). Investigaciones anteriores realizadas en las mismas áreas de México utilizando marcadores nucleares y mitocondriales (Rivera-Ortíz *et al.* 2017; Eberhard *et al.*

2015; Rivera-Ortíz *et al.* 2023) encontraron un flujo genético limitado entre estas regiones. Estos estudios han sugerido que las localidades a lo largo de la Sierra Madre Oriental están estrechamente relacionadas, al igual que las poblaciones a lo largo de la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur, probablemente atribuido a barreras geográficas como las cadenas montañosas (Cinturón Volcánico Transmexicano, Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental, así como la Meseta Central de México (Eberhard *et al.* 2015; Rivera-Ortíz *et al.* 2017; Rivera-Ortíz *et al.* 2023).

En este estudio también se observó una mayor sub-estructuración entre las poblaciones en la región noroeste de la Sierra Madre Occidental/Sierra Madre del Sur. Este patrón no fue identificado con datos previos de microsatélites (Rivera-Ortíz *et al.* 2017), pero puede explicarse por la dispersión sesgada por el sexo (Irwin 2002; Ribas *et al.* 2007), por ejemplo, si la dispersión es predominantemente sesgada por los machos mientras que las hembras tienden a exhibir filopatría, los marcadores nucleares son más probables para detectar niveles más altos de flujo de genes entre poblaciones en comparación con los marcadores mitocondriales (Caparroz *et al.* 2003; Rivera-Ortíz *et al.* 2023). Además, en tal escenario, se puede esperar una proporción significativa de haplotipos mitocondriales localizados (Perrin *et al.* 2000), reflejando lo observado en este presente estudio.

El análisis SAMOVA sugiere la existencia de tres grupos genéticos de *A. militaris* en México. Uno de los grupos se encuentra en el noroeste de México, específicamente en la Sierra Madre Oriental, mientras que el otro grupo genético este confinado a la porción noroeste de la Sierra Madre Occidental / Sierra Madre del Sur. Estos resultados son coherentes con estudios anteriores sobre la especie que utilizaron marcadores mitocondriales y nucleares (Eberhard *et al.* 2015; Rivera-Ortíz *et al.* 2017; Rivera-Ortíz *et al.* 2023). Estos resultados también sugieren que existe una estructura genética adicional entre las poblaciones en el oeste de México. Esta estructura filogeográfica y genética sugiere que ha habido un aislamiento histórico entre las poblaciones en esta porción de México. Este aislamiento podría atribuirse tanto a barreras geográficas como a las respuestas de la guacamaya verde a las fluctuaciones climáticas que ocurrieron durante el Cuaternario (Rivera-Ortíz *et al.* 2023).

Durante los períodos glaciales, es posible que el bioma del selva baja caducifolia se haya reducido en tamaño debido a condiciones más húmedas (Cordova 2022), lo que limitaría su distribución geográfica. Por otro lado, durante los períodos interglaciares, cuando las condiciones eran más secas, es probable que el bioma del bosque seco haya experimentado una expansión, lo que le habría permitido extenderse a áreas geográficas más amplias (Sirkin 1985; Cordova 2022). Las poblaciones de guacamaya verde en México podrían haber experimentado una contracción durante los períodos glaciales y una posterior expansión desde refugios durante los períodos interglaciares. Esto se refleja en las pruebas de neutralidad que indican una expansión demográfica reciente en al menos dos poblaciones mexicanas (Rivera-Ortíz *et al.* 2023). Además, las relaciones en forma de estrella observadas en el análisis de la red de haplotipos son consistentes con patrones observados en otros taxones que han experimentado expansiones demográficas recientes (Perini *et al.* 2022; Luo y Li 2023). Estos hallazgos sugieren que la especie pudo haber enfrentado cambios en su distribución geográfica a lo largo del tiempo en respuesta a fluctuaciones climáticas pasadas (Rivera-Ortíz *et al.* 2023).

La respuesta de la guacamaya verde a las condiciones climáticas del Cuaternario, se asemeja a los patrones observados en otras especies del bosque seco. Por ejemplo, se han identificado patrones similares en el ermitaño de pico largo (*Phaethornis longirostris*) (Arbeláez-Cortés *et al.* 2013) y el cuco ardilla (*Piaya cayana*) (Sánchez-González *et al.* 2023). Estos patrones sugieren que muchas especies del bosque seco han respondido de manera similar a las fluctuaciones climáticas pasadas, experimentando contracciones y expansiones en su distribución geográfica en respuesta a las condiciones climáticas cambiantes durante el Cuaternario.

7. 1 Implicaciones para la conservación.

La guacamaya verde ha experimentado una disminución significativa en sus poblaciones debido a la destrucción y fragmentación de los bosques naturales, principalmente debido a la actividad humana (Arizmendi 2008; Monterrubio-Rico *et al.* 2016). Además, la captura y el comercio ilegal de guacamayas silvestres también han contribuido a la reducción de sus

poblaciones (Collar y Juniper 1992). En este contexto, la genética de la conservación desempeña un papel fundamental en el desarrollo de estrategias efectivas para la conservación y gestión de las especies (Moritz, 1994).

Una de las aproximaciones en genética de la conservación es la identificación de Unidades de Conservación, como las Unidades Evolutivamente Significativas (ESU) y las Unidades de Gestión (MU) (Moritz, 1994, Frankham *et al.* 2010; Avise y Ball 1990). Estas unidades ayudan a comprender patrones en la variación genética que resultan de la historia evolutiva de la especie. Esto permite tomar decisiones informadas para la conservación de la diversidad genética dentro de la especie (Frankham *et al.* 2010). Los patrones filogeográficos que se han identificado en la guacamaya verde en este estudio podrían contribuir a la definición de estas Unidades de Conservación, especialmente considerando que la mayoría de los individuos muestreados provienen de poblaciones reproductoras.

Se han identificado dos Unidades Evolutivamente Significativas (ESU) para la guacamaya verde en este estudio; la primera ESU corresponde a las poblaciones que habitan en la Sierra Madre Oriental, ya que han mostrado una consistente diferenciación genética en investigaciones previas, utilizando tanto marcadores mitocondriales como nucleares (Eberhard *et al.* 2004; Dehasque 2016; Rivera-Ortíz *et al.* 2017; Rivera-Ortíz *et al.* 2023). Y la segunda ESU comprende las poblaciones de la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur. Dentro de esta última ESU, se pueden identificar dos Unidades de Manejo (MU) distintas: la primera abarca la porción norte de la Sierra Madre Occidental, mientras que la segunda engloba la porción central y sur de la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur, al igual que lo encontrado en Rivera-Ortíz *et al.* (2023). Es relevante destacar que un estudio anterior realizado por Rivera-Ortíz *et al.* (2017) consideró a las poblaciones del noroeste de México como una sola Unidad de Manejo.

Nuestro estudio enfatiza la necesidad de adoptar un enfoque centrado en unidades de conservación para asegurar la protección y manejo eficiente de la guacamaya verde. Es esencial llevar a cabo acciones de conservación específicas en cada región con el fin de preservar la diversidad genética en estas poblaciones de gran relevancia evolutiva.

Proponemos la implementación de medidas de protección y restauración del hábitat en las áreas identificadas como Unidades de Manejo, con el objetivo de mejorar la conectividad genética a nivel local y proporcionar entornos adecuados para la guacamaya verde. Es fundamental establecer colaboraciones con las comunidades locales, involucrándolas en iniciativas de conservación que promuevan la conciencia acerca de la importancia de proteger los hábitats naturales y reducir las actividades de caza ilegal.

8. Conclusiones

La diversidad genética limitada de la guacamaya verde coincide con su clasificación en la que se encuentra dentro de las leyes mexicanas, como en peligro de extinción. Se encontró evidencia de que las poblaciones han experimentado un cuello de botella, seguidos de una expansión poblacional durante los periodos interglaciares.

Los niveles de diferenciación genética indican que existe limitado flujo genético entre las poblaciones de la vertiente del Golfo de México y la vertiente del Pacífico debido a la existencia de barreras geográficas, de igual forma, con el SAMOVA se identificaron tres grupos genéticos, uno en el noroeste de México en la Sierra Madre Oriental, el otro en el noroeste de la Sierra Madre Occidental / Sierra Madre del Sur. Y una estructura genética adicional entre las poblaciones en el oeste de México.

Se identificaron dos Unidades Evolutivamente Significativas (ESU). La primera en la Sierra Madre Oriental, la segunda comprende en la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur. Dentro de esta segunda ESU, se pueden identificar dos Unidades de Manejo (UM) distintas: la primera abarca la porción norte de la Sierra Madre Occidental, mientras que la segunda engloba la porción central y sur de la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur.

Se propone la implementación de medidas de protección y restauración del hábitat en las áreas identificadas como Unidades de Manejo, así como establecer colaboraciones con las comunidades locales, involucrándolas en iniciativas de conservación que promuevan la conciencia acerca de la importancia de proteger los hábitats naturales y reducir las actividades de caza ilegal.

9. Literatura citada

- Arbeláez-Cortés, E. 2012. Filogeografía Comparada: Conceptos, Métodos y Patrones Generales en Aves Neotropicales. *Acta biol. Colomb.* 17(1):19-38.
- Arbeláez-Cortés, E. y Navarro-Singüenza, A. G. 2013. Molecular evidence of the taxonomic status of western Mexican populations of *Phaethornis longirostris* (Aves: Trochillidae). *Zootaxa.* 3716:81-97.
- Amato, G., Wharton, D., Zainuddin, Z. Z. y Powel, J. R. 1995. Assessment of conservation units for the Sumatran rhinoceros (*Dicerorhinus sumatrensis*). *Zoo Biology.* 14:395-402.
- Arizmendi, M. C. 2008. Conservación de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, México: un estudio de abundancia y reproducción en la zona de la Cañada. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Informe final CONABIO DT006, México.
- Arizmendi, A. y Márquez, V. L. 2000. Áreas de importancia para la conservación de las aves en México. México. 216-223.
- Avise, J. C. 2000. Phylogeography, the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, EUA.
- Avise, J. C. 2004. Molecular markers, natural history, and evolution. Sinauer Associates Inc., Sunderland. Massachusetts, Estados Unidos.
- Avise, J. C. y Ball, Jr, R. M. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7:45-67.
- Avise, J. C. y Hamrick, J. L. 1996. Conservation genetics: Case Histories from nature. Chapman & Hall, New York. 512 pp.
- Avise, J. C. y Walker, D. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceedings of the Royal Society of London Series B.* 265:457-463.
- Beheregaray, L. B. 2008. Twenty years of phylogeography. The estate of the field and the challenges for the southern hemisphere. *Mol Ecol*, 17(17): 3754-3774.
- Besega, C., Pometti, C., López, R. P., Larrea-Alcázar, D., Fortunato, R. H., Saidman, B. O. y Vilardi, J. C. 2018. Genetic diversity and differentiation among *Prosopis alba* (Leguminosae) populations from dry valleys of Bolivia with different levels of human disturbance and altitude. *Ecology and Evolution.* 2018: 1-13.

- Bonaparte, C. L. 1849. *Conspectus systematics ornithologiae*. Editio altera reformata additis synonymis Grayanis. M. Westerman et Fil, Amsterdam, Dec 1849.
- Bonatelli, I. A., Pérez, M. F., Peterson, A. T., Taylor, N. P., Zappi, D. C., Machado, M. C., Koch, I., Pires, A. H., Moraes, E. M. 2014. Interglacial microrefugia and diversification of a cactus species complex: phylogeography and paleodistributional reconstructions for *Pliosocereus aurisetus* and allies. *Mol Ecol*, 23(12): 3044-3063.
- Bonilla-Ruz, C., Aguilar, R., García, R., Reyes, G. y Salinas, V. 2005. Monitoreo de la población de la guacamaya verde en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Informe técnico final 2005 (Capítulos 1 y 2). Contrato No CT7047CONANP-08. Oaxaca, México.
- Boyás-Delgado, J. C. 1999. Situación Actual de la Biodiversidad de México en Aguirre-Bravo, C. y Rodríguez-Franco, C., North American Science Symposium: Toward a Unified Framework for inventorying and Monitoring Forest Ecosystem Resources. (pp 261-271)
- Burney, C. W. y Brumfield, R. T. 2009. Ecology predicts levels of genetic differentiation in Neotropical birds. *Am Nat*; 174(3):358–368.
- Cadena, C. D. 2007. Testing the role of interspecific competition in the evolutionary origin of elevational zonation: An example with Buarremon brush-finches (Aves, Emberizidae) in the Neotropical mountains. *Evolution*, 61(5): 1120-1136.
- Cantú, J. C., Sánchez, M. E., Grosselet, M. y Silva, J. 2007. Tráfico ilegal de Pericos en México. Una Evaluación Detallada. Defenders of Wildlife. Washington, D. C. 75 pp.
- Caparroz, R. C., Miyaki, C. Y. y Baker, A. J. 2003. Characterization of microsatellite loci in the Blue-and-gold Macaw, *Ara ararauna* (Psittaciformes: Aves). *Molecular Ecology Notes* 10:441-443.
- Caparroz, R., Miyaki, C. Y. y Baker, A. J. 2009a. Contrasting phylogeographic patterns in mitochondrial DNA and Microsatellites: Evidence of female philopatry and male-biased gene flow among regional populations of the blue-and-yellow macaw (Psittaciformes: *Ara ararauna*) in Brazil. *The Auk* 126(2): 359-370.
- Caparroz, R., Seixas, G. H. F., Berkunsky, I. y Ceollevatti, R. G. 2009b. The role of demography and climatic events in shaping the phylogeography of *Amazona aestiva* (Psittaciformes,

- Aves) and definition of management units for conservation. *Divers Distrib.* 15(3): 459-468
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. L. F. B., Rodrigues, M. T. y Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*; 323(5915):785–789.
- Carreón, G. G. 1997. Estimación poblacional, biología reproductiva y ecología de la nidificación de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en una selva estacional del oeste del estado de Jalisco. Tesis licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 67 p.
- Ceballos, G., Gómez, S. H., Arizmendi, A. M. C. 2002. Áreas prioritarias para la conservación de las aves de México. *CONABIO. Biodiversitas*, 41:1-7
- Castrejón-Gaona, J. C. 2021. Evaluación de la diversidad genética de *Ara militaris* (Psittacidae) en México. Tesis maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S., González-Torres, E. A., Calvillo-Canadell, L. C. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la Biodiversidad en México. *Acta Bot. Mex.* 100: 317-350.
- Chassot, O. y Monge, G. 2002. La biodiversidad amenazada del corredor biológico San Juan - La Selva. *Ambien-Tico.* 107, 22-27.
- CITES. 1998. Apéndices I, II and III to the Convention on international trade in endangered species of wild fauna and flore. U. S. Fish y Wildlife Service. Departament of the Interior. U.S.A. pp 22.
- Collar, N. J. y Juniper, A. T. 1992. Dimensions and Causes of the Parrot Conservation Crisis. In: Beissinger, S. R. and Snyder, N. F. R., Eds., *New World Parrots in Crisis: Solutions from Conservation Biology*, Smithsonian Institution Press, Washington DC, 1-24.
- Collar, N. J. y Juniper, A. T. 1997. Family Psittacidae (parrots). In: Del Hoyo, J., Elliot, A. E. y Sargatal, J. Eds., *Handbook of the Birds of the World*, Lynx Edicions, Barcelona. Pp 280-477.
- Contreras-González, A. M., 2007. Dieta y disponibilidad de alimento de *Ara militaris* en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. 63 p.

- Contreras-González, A. M., Rivera-Ortíz, F. A. Soberanes-González, C. A., Valiente-Banuet, A. y Arizmendi, C. 2009. Feeding ecology of Military Macaws (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*. 121: 384-391.
- Cordova, C. E. 2022. From the Upper Pleistocene to the Agricultural Beginnings. En *The Lakes of the Basin of Mexico* Pp 251-269.
- Dehasque, M. 2016. Applied conservation genomics of Military macaws (*Ara militaris*). Tesis de maestría, Universiteit Antwerpen, 58 p.
- Delgado, P. y Piñero, D. 2002. Sistemática filogeográfica y sus aplicaciones a la evolución y conservación de los bosques de Coníferas en México: El caso de *Pinus montezumae* y *P. pseudostrobus*. *Acta Universitaria*: 12(2) pp 3-19.
- Dellicour, S. y Mardulyn, P. 2004. SPADS 1.0: a toolbox to perform spatial analyses on DNA sequence data sets. *Mol. Ecol. Res.* 14(3):647-651.
- Desenne, P. y Strahl, S. 1994. Situación poblacional y jerarquización de especies para la conservación de la familia Psittacidae en Venezuela. In: Morales, G., Novo, I., Bigio, D., Luy, A. and Rojas-Suárez, F. (eds) *Biología y conservación de los psitácidos de Venezuela*, Caracas, Venezuela. 231-272 p
- Diario Oficial de la Federación. 5 enero 1952. Ley Federal de Caza
- Diario Oficial de la Federación 18-07-97 ACUERDO por el que se establece el calendario para la captura, transporte y aprovechamiento racional de aves canoras y de ornato, para la temporada 1997-1998.
- Diario Oficial de la Federación 10 -08 -98 ACUERDO por el que se establece el Calendario de aprovechamiento cinegético y de aves canoras y de ornato correspondiente a la temporada 1998-1999.
- Diario Oficial de la Federación 26 -07 -99 ACUERDO por el que se establece el Calendario de Aprovechamiento Cinegético y de Aves Canoras y de Ornato a la temporada 1999-2000
- Diario Oficial de la Federación 2008 DECRETO por el que se adiciona un artículo 60 Bis 2 a la Ley General de Vida Silvestre 14 de octubre 2008.
- Eberhard, J. R. y Bermingham, E. 2004. Phylogeny and biogeography of the *Amazona ochrocephala* (Aves: Psittacidae) complex. *The Auk* 121(2): 318-332.

- Eberhard, J. R.; Iñigo-Elias, E. E.; Enkerlin-Hoeflich, E. y Cun, E. Paul. 2015. Phylogeography of the military macaw (*Ara militaris*) and the great green macaw (*A. ambiguus*) based on MTDNA sequence data. *The Whilson Journal of Ornithology* 127(4). pp 661-669.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 19;32(5):1792-7.
- Excoffier, L., Laval, G. y Schneider, S. 2005 Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1, 47–50.
- Faria, P. J., Guedes, N. M. R., Yamashita, C., Martuscelli, P. y Miyaki, C. Y. 2008. Genetic variation and population structure of the endangered Hyacinth Macaw (*Anodorhynchus hyacinthinus*): implications for conservation. *Biodivers Coserv.* 17:765-779.
- Flores, V. O. y Gerez, P. 1999. Diversidad y conservación en México: Vertebrados, vegetación y uso del suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)/Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 2ª edición. México.
- Forshaw, J. M. 1989. Parrots of the world. Third Edition. Lansdowne Press. Melbourne, Australia. 180p.
- Forshaw, J. M. 2006. Parrots of the world an identification guide. Princeton University Press. New Jersey.
- Frankham, R., Ballou, J. D. y Briscoe, D. A. 2010. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos.
- Fraser, D. J. y Bernatchez, L. 2001. Adaptative evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Mol Ecol* 10:2741-52.
- Fu, Y.-X. (1997). Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection. *Genetics*, 147(2), 915–925
- García, F. L. 2009. Un enfoque filogeográfico para la conservación de poblaciones de *Ara macao cyanoptera*. Tesis Maestría. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Veracruz, México. 84 p.
- Gaucín-Ríos, N. 2000. Biología de la conservación de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en el Sótano del Barro, Querétaro. Universidad Autónoma de Querétaro. Facultad de Ciencias Naturales. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L204. México, D.F.

- Gascon, C., Malcolm, J. R., Patton, J. M., da Silva, M. N. F., Bogart, J. P., Lougheed, S. C., Peres, C. A., Neckel, S. y Boag, P. T. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*. 97: 13672-13677.
- Gómez, J. O. 2004. Ecología reproductiva y abundancia relativa de la Guacamaya verde en Jocotlán, Jalisco México. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Gray, G. R. 1840. A list of the Genera of Birds, with an indication of the typical species of each genus. Londres: R. & J.E. Taylor. P. 53.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*. 32:95-114.
- Halffter, G. y Morrone, J. J. 2017. An analytical review of Halffter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa*. 4226:1-46.
- Hamilton, M. B. 2009. *Populations genetics*. Wiley-Blackwell, Oxford, 424 pp.
- Hardy, M. E., Grady, J. M. y Routman, E. J. 2002. Intraspecific phylogeography of the slender madtom: the complex evolutionary history of the Central Highlands of United States. *Molecular Ecology*, 11: 2393-2403.
- Harrison, R. G. 1989. Animal mitochondrial DNA as a genetic marker in population and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 4:6-11.
- Hartl, D. L. 1999. *A primer of population genetics (Third Edition)*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, USA. 221 pp.
- Hewitt, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 247-276.
- Hernández, C. J., Villordo, J. A., Cano, B. I. Gaspariano, E. y Rodríguez, P. 2012. Registro de Guacamaya verde (*Ara militaris*) en la UMA Santa Cruz Achichipilco, municipio de Teotlalco, Puebla, México. *Huitzil*, 13: 130-136.
- Howell, S. N. G. y Webb, S. 1995. *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford, Inglaterra. 851 pp.
- Illiger, J. K. W. 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione germanica*. Berolini, Berlín. 302 pp.

- Iñigo-Elías, E. 1999. La guacamaya verde y escarlata en México. *Biodiversitas*. 5, 25 pp.
- Iñigo-Elías, E. 2000. Guacamaya verde (*Ara militaris*). Pp 213-125. En: Las aves de México en peligro de extinción. Ceballos, G. y Márquez, V. L. Fondo de Cultura Económica. 430 p.
- Irwin, D. E. 2002. Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow. *Evolution* 56:2383-2394.
- IUCN. 2023. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. En: <https://www.iucnredlist.org>
- Jiménez-Arcos, V. H., Santa, S. A., Escalona, A., Arizmendi, M. C. y Vázquez, L. 2012. Ampliación de la distribución y presencia de una colonia reproductiva de la Guacamaya verde (*Ara militaris*) en el Alto Balsas de Guerrero, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 83: 864-867.
- Joseph, L., Moritz, C., Hugall, A. 1995. Molecular support for vicariance as a source of diversity in rainforest. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 260, 177-182.
- Joseph, L., Toon, A., Schirtzinger, E. E. y Wright, T. F. 2011. Molecular systematics of two enigmatic genera *Psittacella* and *Pezoporus* illuminate the ecological radiation of Australo-Papuan parrots (Aves: Psittaciformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 59, pp 675-684.
- Juniper, T. y Parr, M. 1998. *Parrots. A guide to parrots of the world*. Yale University Press. Londres, Inglaterra.
- Kimura, M. 1969. The number of heterozygous nucleotide sites maintained in a finite population due to steady flux of mutations. *Genetics* 61(4):839.
- Klicka, J., Spellman, G. M., Winker, K., Chua, V. y Smith, B. T. 2011. A phylogeographic and population genetic analysis of a widespread, sedentary North American bird: The Hairy Woodpecker (*Picoides villosus*). *The Auk*. 128(2):346-362.
- Knowles, L. L. 2000. Did the Pleistocene glaciations promote divergence? Tests of explicit refugial models in montane grasshoppers. *Mol Ecol*, 10, 691-701.
- Lacépède, B. G. É. 1799. Tableau des sous-classes, divisions, sous-divisions, ordres et genres des oiseaux. In: Discours d'ouverture et de clôture du cours d'histoire naturelle des

- animaux vertébrés et a sang rouge donné dans le Muséum national d'Histoire naturelle. Plassan, Paris.: 1-20.
- Lanteri, A. y Confalonieri, V. 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos. In: Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía: 185-194 (J.J. Morrone y Llorente J., Eds). CONABIO, México.
- Leeton, P., Christidis, L., y Westerman, M. 1993. Feathers from Museum Bird Skins: A Good Source of DNA for Phylogenetic Studies. *The Condor*, 95(2), 465.
- Leigh, J. W. y Bryant, D. 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9):1110-1116.
- Lindenmayer, D. B., Nix, H. A., McMahon, J. P., Hutchinson, M. F. y Tanton M. T. 1991. The conservation of Leadbeater's possum, *Gymnobelideus leadbeateri* (Mc Coy): a case study of the use of bioclimatic modeling. *Jornal of Biogeography* 89: 371-383.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae: per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* (en latín) Tomo 1. Editio Decima Reformata. 1-824. Holmiae (Estocolmo). Impensis Direct Laurentii Salvii.
- Linnaeus, C. 1766. *Systema naturae: per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* (en latín) Tomo 1 Parte 1. Ed 12, reformata. Holmiae (Estocolmo). Impensis Direct Laurentii Salvii.
- Loeschcke, V., Krebs, R. A. y Barker, J. S. F. 1994 Genetic variation for resistance and acclimation to high temperature stress in *Drosophila buzzatii*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 52(1):83–92.
- Loza-Salas, C. A. 1997. Patrones de abundancia, uso de hábitat y alimentación de la guacamaya verde (*Ara militaris*), en la Presa Cajón de Peña, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 63 p.
- Luo, Y. Li, S. 2023. Global expansión of a solitary-social tropical spitting spider shaped by mltiple long-distance dispersals. *Ecography*. 3, e06632.
- Macías, C. M., Iñigo-Elías, E. y Enkerlin-Hoeflich, E. 2000. Proyecto para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de los Psitácidos en México. Serie PREP10 Instituto Nacional de Ecología, Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca, México, D. F.

- Marcucci, V. C., Gesto, E. S., Rogel, B., Sazatornil, M., Braccalenti, J. C., Prata, S. M. y De Carli, P. 2017. Diversidad y estructura genética poblacional del langostino argentino (*Pleoticus muelleri*) mediante el análisis de secuencias de ADN. Universidad Nacional de la Patagonia Austral. Argentina.
- Martínez, D. R. y Bonilla-Ruz, C. 2008. Hábitos alimenticios de *Ara militaris* en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, México. *Mesoamericana* 11(4): 44-50
- Masello, J. F., Quillfeldt, P., Munimanda, G. K., Klauke, N., Segelbacher, G., Schaefer, H. M., Failla, M., Cortes, M. y Moodley, Y. 2011. The high Andes, gene flow and a stable hybrid zone shape the genetic structure of a wide-ranging South American parrot. *Frontiers in Zoology* 8:art16
- Milá, B., Wayne, R. K., Fitze, P. y Smith, T. B. 2009. Divergence with gene flow and finescale phylogeographical structure in the wedge-billed woodcreeper, *Glyphorynchus spirurus*, a Neotropical rainforest bird. *Mol Ecol.*; 18(14):2979–2995.
- Mittermeier, R. A. y Goettsch, C. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. En Sarukhan, J. y Dirzo, R. (comps) México ante los retos de la biodiversidad (México: CONABIO)
- Monterrubio-Rico, T. C., Charre-Medellín, J. F., Pacheco-Figueroa, G., Arriaga-Weiss, S., Valdez-Leal, J. D., Cancino-Murillo, R., Escalona-Segura, G., Bonilla-Ruz, C. y Rubio-Rocha, Y. 2016. Distribución potencial histórica de la familia Psittacidae en México. *Rev. Méx. Biodiv.*, 87, pp 1103-1117.
- Monterrubio-Rico, T. C., De Labra-Hernández, M. A., Ortega-Rodríguez, J. M., Cancino-Murillo, R. y Villaseñor-Gómez, J. F. 2011. Distribución actual y potencial de la guacamaya verde en Michoacán, México. *Rev. Mex. Biodiv.*, 82, 1311-1319.
- Moritz, C. 1994. Defining 'evolutionarily significant units' for conservation. *Trends Ecol Evol* 9:373-5.
- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J. y Smith, T. B. 2000. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 533-563.
- Murphy, M. A., Kendall, K. C., Robinson, A. y Waits, L. P. 2007. The impact of time and field conditions on Brown bear (*Ursus arctos*) faecal DNA amplification. *Conserv Genet* 8:1219-1224.
- Nardelli, M. y Túnez, J. I. 2017. Aportes de la genética de la conservación al estudio de los mamíferos neotropicales: revisión y análisis crítico. *Ecol. Austral.* 27(3): 421-436.

- Navarro, M. E., Gallegos, M. O., Garay, D. B., Ortiz, B. F. Cuevas, M. y Rodríguez, L. 2008. Registro de una población de Guacamaya Verde *Ara militaris* (Linnaeus, 1766) en el departamento General San Martín, provincial de Salta, Argentina, y consideraciones para su conservación. *Nótulas Faunísticas, Segunda Serie*. 22: 1-11.
- Newton, I. 2003. *The speciation and Biogeography of Birds*. 668 pp. Academic Press, London, UK.
- Perini, C. R., Sosa, V. I., Koda, V. E., Silva, H., Risso, A. A., Vasconcelos, W. N. Goncalves, C. F., Ugalde, G. A., Machado, D. N., Bevilacqua, C. B. 2021. Genetic structure of two Plusiinae species suggests recent expansion of *Chrysodeixis includes* in the American continent. *Agric. For. Entomol.* 23:250-260.
- Perrin, N. y Mazalov, V. 2000. Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *American Naturalist* 155:116-127.
- Pertoldi, C., Bijlsma, R. y Loeschcke, V. 2007. Conservation genetics in a globally changing environment: present problems, paradoxes and future challenges. *Biodiversity and Conservation*, 16:4147-4163.
- Pestano, J., Brown, R. P., Suarez, N. M., Benzal, J. y Fajardo, S. 2003. Intraspecific evolution of Canary Island Plecotine bats, based on mtDNA sequences. *Hereditary (Edinb)* 90(4):302-307.
- Raymond, M. y Rousset, F. 1995. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49(6): 1280-1283.
- Reichenow, A. 1908. *Vögel des Weltmeeres*. Ed. Inktank-Publishing. Berlín. 144 pp.
- Ribas, C. C. y Miyaki, C. M. 2004. Molecular systematics in Aratinga parakeets: Species limits and historical biogeography in the 'solstitialis' group, and the systematic position of *Nandayus nenday*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 30(3): 663-675.
- Ribas, C. C., Miyaki, C. Y. y Cracraft, J. 2009. Phylogenetic relationships, diversification and biogeography in Neotropical Brotogeris Parakeets. *Journal of Biogeography*. 36(9): 1712-1729.
- Ribas, C. C., Tavares, E. S., Yoshihara, C. y Miyaki, C. Y. 2007. Phylogeny and biogeography of Yellow-headed and Blue-fronted Parrots (*Amazona ochrocephala* and *Amazona aestiva*) with special reference to the South American taxa. *Ibis* 149: 564-574.

- Ridgway, R. 1915. Descriptions of some new forms of American cuckoos, parrots, and pigeons. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 28: 105-108.
- Ríos-Muñoz, C. A. y Navarro-Singüenza, A. G. 2009. Efectos del cambio de uso de suelo en la disponibilidad hipotética de hábitat para los psitácidos de México. *Ornitol. Neotrop.*, 20, 491-509.
- Rivera-Ortíz, F. A., Contreras-González, A. M., Soberanes-Gonzalez, C. A., Valiente-Banuet, A. y Arizmendi, M. C. 2008. Seasonal abundance and breeding chronology of the Military Macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central Mexico. *Neotropical Ornithological*, 19: 255-263.
- Rivera-Ortíz, F. A., Solorzano, S., Arizmendi, M. C., Dávila-Aranda, P. y Oyama, K. 2017. Genetic diversity and Structure of the Military Macaw (*Ara militaris*) in Mexico: Implications for Conservation. *Tropical Conservation Science*, 10, 1-12.
- Rivera-Ortíz, F. A., Sanabria-Urbán, S., Prieto-Torres, D. A., Navarro-Singüenza, A. G., Arizmendi, M. C. y Oyama, K. 2023. Phylogeography of *Ara militaris* (Military Macaw): Implications for Conservation. *Diversity*, 15:1035.
- Rodríguez-Pérez, C. A., García-Durán, A. y Morales-Cortés, H. C. 2019. Propuesta de Estrategia Didáctica: "México País Megadiverso". *Lat. Am. J. Sci. Educ.* 6, 12039
- Rodríguez-Robles, J. A., Jezkova, T. y Leal, M. 2008. Genetic structuring in the threatened Lagartijo del Bosque Seco (*Anolis cooki*) from Puerto Rico. *Mol Phylogenet Evol.*, 46(2):503-514.
- Roy, K., Valentine, J. W., Jablonski, D., Kidwell, S. M. 1996. Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 458-463.
- Rozas, J., Sánchez-DelBarrio, J. C., Messeguer, X. y Rozas, R. 2003. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* 19(18):2496-7.
- Russello, M. A. y Amato, G. 2004. A molecular phylogeny of Amazona: implications for Neotropical parrot biogeography, taxonomy, and conservation. *Mol Phylogenet Evol.*, 30(2):421-437.
- Salazar, T. J. M. 2001. Registro de Guacamaya verde (*Ara militaris*) en los cañones del Río Sabino y Río Seco, Santa María Tecomavaca, Oaxaca, México. *Huitzil. Revista Ornitológica Mexicana*, 2:18-20.

- Sánchez-González, L. A., Cayetano, H., Prieto-Torres, D. A., Rojas-Soto, O. R., Navarro-Singüenza, A. G. 2023. The role of ecological and geographical drivers of lineage diversification in the Squirrel cuckoo *Piaya cayana* in Mexico: a mitochondrial DNA perspective. *J Ornithol* 164, 37-53.
- Sarukhán, J., Koleff, P., Carabias, J., Soberón, J., Dirzo, R., Llorente Bousquets, J., Halffter, G., Gonzalez, R., March, I., Mohar, A., Anta, S., De La Maza, J. 2009. Capital Natural de México: Conocimiento actual, evaluación y perspectivas de Sustentabilidad. Síntesis. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 100 pp.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT-2010. Diario de la Federación. México D.F., México.
- Sirkin, L. 1985. Late Quaternary stratigraphy and environments of the west coastal plain. *Palynology* 9, 3-25.
- Soberanes-González, C. A. 2008. Conservación de la guacamaya verde (*Ara militaris*): Análisis genéticos. Tesis maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Solomón, S. E., Bacci, M., Martinis, J., Vinha, G. G. y Mueller, U. G. 2008. Paleodistributions and comparative molecular phylogeography of leafcutter ants (*Atta* spp.) provide new insight into the origins of Amazonian diversity. *Plos One.*; 3(7):e2738.
- Sorenson, M. D., Ast, J. C., Dimcheff, D. E., Yuri, T. y Mindell, D. P. 1999. Primers for a PCR-Based Approach to Mitochondrial Genome Sequencing in Birds and Other Vertebrates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12(2):105-114.
- Tajima, F. (1989) Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123, 585–595
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A., y Kumar, S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30(12), 2725–2729.
- Tavares, E. S., Baker, A. J., Pereira, S. L. y Miyaki, C. Y. 2006. Phylogenetic relationships and historical biogeography of Neotropical parrots (Psittaciformes: Psittacidae: Arini) Inferred from Mitochondrial and Nuclear DNA Sequences. *Systematics Biology*. 55(3): 454-470.

- Toledo, V. 1976. Los cambios climáticos del Pleistoceno y sus efectos sobre la vegetación tropical cálida y húmeda de México. Tesis maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 73 p.
- Urbina-Torres, F., Monroy, O., González, A., Amador, C. L. R. y Celis, A. 2012. Nuevos registros de aves para el estado de México. *Rev. Mex. Biodiv.* 83: 1241-1243.
- Vázquez-Dominguez, E. 2002. Phylogeography, historical patterns and conservation of natural areas. In: Protected areas and the regional planning imperative in North America: 369-378.
- Villaseñor, E. y Botello, F. 2012. Registros notables de la Guacamaya verde (*Ara militaris*) en el norte del estado de Guerrero, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 28: 465-470.
- Wayne, R. K., Lehman, N., Allard, M. W. y Honeycutt, R. L. 1992. Mitochondrial DNA variability of the gray wolf: genetic consequences of population decline and habitat fragmentation. *Conservation Biology* 6:559-569.
- Weir, J. T. 2009. Implications of genetic differentiation in Neotropical montane forest birds. *Ann Mo Bot Gard.*;96(3):410–433.
- Zinck, R. M. 1996. Comparative phylogeography in North American birds. *Evolution.* 50(1): 308-317.