

2019

Estado actual del conocimiento de la diversidad genética en poblaciones silvestres de tres especies del genero Panthera

Laura Ximena Tobar Baracaldo
Universidad de La Salle, Bogotá

Follow this and additional works at: <https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia>



Part of the [Biology Commons](#)

Citación recomendada

Tobar Baracaldo, L. X. (2019). Estado actual del conocimiento de la diversidad genética en poblaciones silvestres de tres especies del genero Panthera. Retrieved from <https://ciencia.lasalle.edu.co/biologia/55>

This Trabajo de grado - Pregrado is brought to you for free and open access by the Departamento de Ciencias Básicas at Ciencia Unisalle. It has been accepted for inclusion in Biología by an authorized administrator of Ciencia Unisalle. For more information, please contact ciencia@lasalle.edu.co.



ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LA DIVERSIDAD
GENÉTICA EN POBLACIONES SILVESTRES DE TRES ESPECIES
DEL GENERO *Panthera*

LAURA XIMENA TOBAR BARACALDO

DIRECTOR: ASTRID GEOVANA MUÑOZ ORTÍZ

M.Sc. Biología

PhD. Biología

UNIVERSIDAD DE LA SALLE
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ D.C. COLOMBIA

2019

ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LA DIVERSIDAD
GENÉTICA EN POBLACIONES SILVESTRES DE TRES ESPECIES
DEL GENERO *Panthera*

LAURA XIMENA TOBAR BARACALDO

Trabajo de grado para optar por el título de Biólogo

DIRECTOR

ASTRID GEOVANA MUÑOZ ORTÍZ

M.Sc. Biología

PhD. Biología

UNIVERSIDAD DE LA SALLE
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ D.C. COLOMBIA

2019

Nota de aceptación:

DEDICATORIA

A mis padres, por ser el motor de mi vida,
por creer en mí y ser mi apoyo.

Por animarme a creer que lo imposible siempre es posible.

A mi hermana, la persona más creativa y centrada,
por su peculiar manera de motivarme e inspirarme.

A Dios, por enseñarme a amar lo que hago,
porque sin él nada de esto sería posible.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Universidad de la Salle y a su cuerpo de docentes por su constante apoyo en mi proceso de formación. A Astrid Muñoz por su apoyo, paciencia y constancia durante el desarrollo de este proyecto. A Nataly y Paula por ser una motivación constante durante toda mi carrera.

Agradezco a mi familia por su apoyo incondicional, por enseñarme a creer en mí, por su paciencia y amor. Finalmente, agradezco a Dios por hacer todo esto posible, por enseñarme a ser constante y a esperar pacientemente.

Gracias.

TABLA DE CONTENIDO

Resumen	6
Abstract	8
1. Introducción	10
1.1. Impactos de algunas actividades antrópicas sobre el declive poblacional de las especies en estado silvestre	10
1.1.1. Caza furtiva y tráfico ilegal	10
1.1.2. Perdida y fragmentación de hábitat.....	13
1.1.3. Impactos a nivel genético sobre el género <i>Panthera</i>	14
2. Objetivos	17
2.1. Objetivo general	17
2.2. Objetivos específicos	17
3. Metodología	18
3.1. Búsqueda y organización de la información.....	18
3.2. Especies de estudio	19
3.2.1. <i>Panthera onca</i>	20
3.2.2. <i>Panthera tigris</i>	20
3.2.3. <i>Panthera leo</i>	21
4. Resultados	22
4.1. Tipos de estudios	22
4.2. Marcadores	23
4.3. Estimadores de variación	23
4.4. Comparaciones interespecíficas	26
5. Relación de la variación genética con el estado de conservación de las especies.....	30
6. Discusión	31
7. Conclusiones	35
8. Referencias.....	37
9. Anexos.....	48

Lista de tablas

Tabla 1. Número de registros bibliográficos encontrados.....	Pág. 22
Tabla 2. Datos encontrados en la revisión bibliográfica.....	Pág. 25
Tabla 3. Valores de diversidad nucleotídica por especie.....	Pág. 27
Tabla 4. Variación en los valores de F_{ST} por especie.....	Pág. 28
Tabla 5. Variación de los valores de F_{IS} por especie.....	Pág. 29

Lista de figuras

Figura 1. Proporción de la clase taxonómica de las incautaciones de vida silvestre en todo el mundo entre 1999 y 2015.....Pág. 12

Figura 2. Escala de clasificación del estado de conservación de las especies.....Pág. 13

Figura 3. Variación en la heterocigosidad observada por especie.....Pág. 26

Figura 4. Número de haplotipos por especie.....Pág. 27

Lista de anexos

Anexo 1. Tabla de microsatélites y genes mitocondriales analizados en los documentos.....	Pág. 48
Anexo 2. Valores mínimos y máximos de los estimadores de variación.....	Pág. 51
Anexo 3. Revistas de las que se tomaron los documentos analizados y número de publicaciones obtenidas de cada revista.....	Pág. 53

RESUMEN

Los organismos pertenecientes al género *Panthera* se caracterizan por ser especies sombrilla, que se encuentran en la cima de la cadena trófica en sus respectivos ecosistemas, ejerciendo control ecosistémico sobre sus presas. En las últimas décadas, las poblaciones silvestres de estas especies han sufrido una reducción significativa a causa del incremento exponencial de las actividades antrópicas. Adicionalmente, estos grupos de organismos poseen características morfológicas muy distintivas (color del pelaje, tamaño, etc.) que los han convertido en uno de los blancos principales de traficantes de pieles y cazadores furtivos, diezmando y aislando sus poblaciones aun más. La pérdida de conectividad entre poblaciones lleva directamente a la disminución de flujo genético dentro de las especies de estos felinos, contribuyendo a la pérdida en la diversidad alélica a nivel local o poblacional, condiciones que a mediano y largo plazo pueden hacer más vulnerables a las poblaciones a los efectos de las fuerzas evolutivas como selección natural. Es importante conocer y evaluar el estado genético de las poblaciones silvestres, con el fin de proponer e implementar estrategias y planes de conservación que permitan mantener a las poblaciones genéticamente viables. Este estudio describió el estado del conocimiento de la diversidad genética de las poblaciones silvestres de las especies *Panthera tigris*, *Panthera leo* y *Panthera onca*, a partir de una búsqueda de documentos en diferentes fuentes de información (Bases de datos, revistas, entre otros). Se encontraron 43 documentos, que se organizaron en cuatro tipos de estudios: genética del paisaje, biogeografía, filogenia y actividad hormonal, todos ellos con algún componente genético, de los cuales el 41% permiten medir la variación genética en las poblaciones. El análisis detallado de la información evidenció una preferencia por el uso de microsatélites como marcadores moleculares y los estudios de la genética del paisaje como los tipos de estudio predominantes. Cinco estimadores de variación genética, permitieron hacer una comparación entre las tres especies incluidas en este estudio, comparación que estableció a la especie *P. onca* como la que presenta mayor variación genética en sus poblaciones silvestres a partir de la literatura revisada. Se encontró una relación entre los datos obtenidos en esta

investigación y el estado de conservación en el que se encuentran las tres especies de estudio. Los resultados permiten concluir que es fundamental emplear los mismos marcadores y estimadores genéticos para homogeneizar la información futura de las poblaciones silvestres de estas tres especies, con el fin de permitir comparaciones entre especies y una visión clara del estado genético de cada especie.

Palabras clave: Especies sombrilla, *Panthera leo*, *Panthera onca*, *Panthera tigris*, poblaciones silvestres, variación genética.

ABSTRACT

The organisms belonging to the genus *Panthera* are characterized by being parasitic species, which are at the top of the trophic chain in their respective ecosystems, exercising ecosystemic control over their prey. In recent decades, the wild populations of these species have suffered a significant reduction due to the exponential increase in anthropogenic activities. Additionally, these groups of organisms have very distinctive morphological characteristics (fur color, size, etc.) that have made them one of the main targets of fur traders and poachers, decimating and isolating their populations even more. The loss of connectivity between populations leads directly to the decrease of genetic flow within the species of these felines, contributing to the loss in allelic diversity at the local or population level, conditions that in the medium and long term can make populations more vulnerable to the effects of evolutionary forces as natural selection. It is important to know and evaluate the genetic status of wild populations, in order to propose and implement conservation strategies and plans that allow the maintenance of genetically viable populations. This study describes the state of knowledge of the genetic diversity of the wild populations of the *Panthera tigris*, *Panthera leo* and *Panthera onca* species, from a search of documents in different sources of information (databases, journals, among others). We found 43 documents, which were organized into four types of studies: landscape genetics, biogeography, phylogeny and hormonal activity, all of them with some genetic component, of which 41% allow to measure the genetic variation in populations. The detailed analysis of the information evidenced a preference for the use of microsatellites as molecular markers and the studies of landscape genetics as the predominant study types. Five estimators of genetic variation allowed us to make a comparison between the three species included in this study, a comparison that established the *P. onca* species as having the greatest genetic variation in its wild populations from the literature reviewed. A relationship was found between the data obtained in this research and the state of conservation in which the three study species are found. The results allow to conclude that it is fundamental to use the same genetic markers and estimators to homogenize the

future information of the wild populations of these three species, in order to allow comparisons between species and a clear vision of the genetic status of each species.

Key words: Umbrella species, *Panthera leo*, *Panthera onca*, *Panthera tigris*, wild populations, genetic variation.

1. INTRODUCCION

En las últimas décadas ha incrementado la explotación de los recursos naturales a nivel mundial, dicha actividad ha reducido en muchos lugares la capacidad de los ecosistemas de mitigar y soportar los cambios en su funcionamiento, a causa de las fluctuaciones de factores abióticos asociadas no solo a la actividad antropogénica sino también al cambio climático [1]. Estas fluctuaciones han tenido como consecuencias, que fuentes hídricas que abastecen a las poblaciones estén escaseando, los suelos hayan sido degradados y la disponibilidad de recursos en algunos lugares haya sido reducida. Consecuencias que han conducido a que la fauna y flora de muchos ecosistemas se encuentren afectadas y de manera particular aquellas especies que encabezan las cadenas tróficas [1, 2]. Estas especies han mostrado un declive significativo en el número de individuos en estado silvestre, causado principalmente por acciones de origen antrópico como: caza furtiva, tráfico ilegal de fauna silvestre, deforestación, expansión demográfica, entre otras [3, 4]. A continuación, se describirán algunos aspectos relevantes e impactos de algunas de estas acciones, asociadas al declive poblacional de las especies. Adicionalmente, se dará un breve contexto del impacto de estas actividades sobre el aspecto genético de un grupo particular de mamíferos, el género *Panthera*.

1.1. Impactos de algunas actividades antrópicas sobre el declive poblacional de las especies en estado silvestre

1.1.1. Caza furtiva y tráfico ilegal

La caza furtiva, se define como la apropiación ilegal de animales o partes de animales silvestres y el tráfico ilícito es una infracción a la legislación ambiental de muchos países donde se comercializan ejemplares vivos, productos y subproductos derivados de la fauna y flora silvestre [5, 6]. La caza de fauna es una actividad que ha sido practicada desde el principio de la humanidad, con el fin de proporcionar alimento a las comunidades humanas y con el tiempo pasó de ser

una necesidad a una actividad recreativa [7]. Esta actividad ha generado una oportunidad de negocio que le abre las puertas al tráfico ilegal, el cual representa el tercer negocio ilegal más lucrativo a nivel mundial, lo que manifiesta que las medidas implementadas para erradicar esta actividad ilícita no han sido exitosas [8, 9].

Las cifras arrojadas por diversas investigaciones realizadas alrededor de la caza furtiva y tráfico ilegal son alarmantes, en el año 2010 se estimó que más de 15.000.000 de pieles de mamíferos, eran comercializadas cada año, siendo China el mayor consumidor [8, 9]. En el año 2011 se estimó que más de 25.000 elefantes africanos y aproximadamente 1.300 rinocerontes en el año 2015 fueron cazados [8,12]. En 2016, un informe de la Organización de las Naciones Unidas contra la droga y el delito, mostró una estimación de 164.000 incautaciones de vida silvestre provenientes de 120 países, de las cuales la mayor parte eran mamíferos y reptiles [Figura 1, 12].

Se ha establecido que existe una relación directa entre la condición de vulnerabilidad de las especies y su costo en el mercado, ya que al incrementar el estado de amenaza de la especie también incrementa su valor comercial, conduciendo a un incremento de la caza y tráfico de ésta [12, 13]. El crecimiento exponencial de esta actividad ilegal se atribuye a los beneficios monetarios que se obtienen (entre 7.800 y 10.000 millones de dólares), cifras que solo son superadas por el comercio ilegal de armas y drogas. Esto explica porque este negocio representa ingresos monetarios (sobornos y comisiones) para muchos de los funcionarios de los gobiernos de cada país, permitiendo que esta actividad se desarrolle de forma libre, sin miedo a ser judicializada [6]. Sumado a esto, el tráfico ilegal está asociado a la delincuencia organizada de muchos países, por lo que es casi imposible estimar la magnitud del problema [6, 11].

Estas actividades ilícitas traen consigo diversas problemáticas a nivel social como por ejemplo la violencia a nivel regional, debido a que las ganancias monetarias son destinadas a la subsistencia de redes criminales y armas. Además, amenaza la seguridad económica de aquellas zonas que dependen de actividades como el

ecoturismo, ya que reduce la posibilidad de avistamientos de fauna silvestre [11]. La salud pública no es un ítem ajeno a esta problemática, debido al constante contacto con especímenes silvestres, se transmiten agentes infecciosos que afectan la salud de la comunidad humana [10]. A nivel ecosistémico, la caza furtiva propicia procesos de extinción y debilita los ecosistemas al diezmar las poblaciones de presas disponibles para los grandes carnívoros, afectando directamente su supervivencia [10,8, 11].

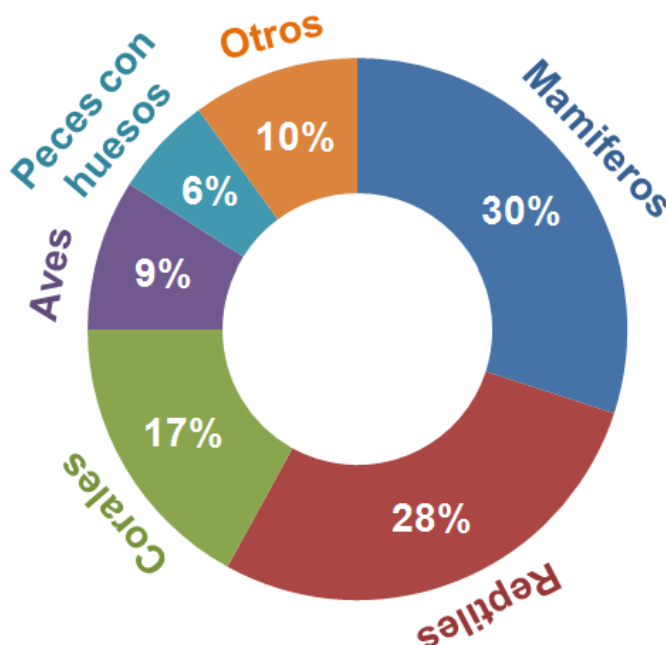


Figura 1. Proporción de la clase taxonómica de las incautaciones de vida silvestre en todo el mundo entre 1999 y 2015. Tomado de “Reporte mundial del tráfico de especies protegidas”, En Naciones Unidas, 2016.

En los últimos 60 años se han implementado varios convenios con el fin de proteger la fauna y flora del tráfico ilícito [6, 16]. A finales de la década de los 60’s se creó el Convenio sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres (CITES), como un instrumento para controlar y regular el comercio internacional de las especies silvestres protegidas, su objetivo es asegurar que esto no amenace la supervivencia de las especies en estado silvestre [17]. Este organismo de control clasifica las especies en grupos

denominados apéndices, los cuales son establecidos bajo criterios o estándares asociados con el estado de conservación [6, Figura 2]. A partir de esta clasificación, el CITES limita las actividades de caza, importación y exportación de dichas especies [6].

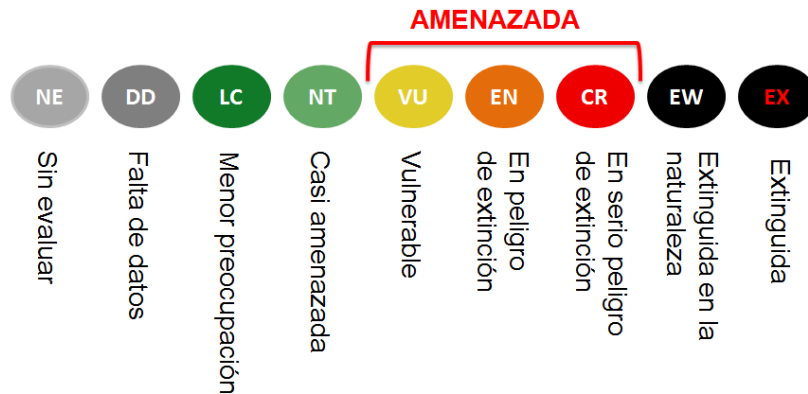


Figura 2. Escala de clasificación del estado de conservación de las especies. Editada de “Categorías y criterios de la lista roja de la UICN”, UICN 2012

1.1.2. Pérdida y fragmentación de hábitat

Aunque la caza furtiva y el tráfico ilegal de fauna silvestre reducen el número de individuos en las poblaciones, se cree que la causa principal de la reducción poblacional de fauna silvestre es la pérdida y fragmentación de los hábitats naturales [18]. Esta pérdida y fragmentación se debe en gran medida a que la expansión territorial de la población humana se encuentra directamente asociada asu acelerado incremento poblacional, el cual pasó de 2.500 millones en 1950 a 6.500 millones en el 2006, proyectándose en 9.100 millones de personas para el año 2050 [19]. El incremento de la población humana trae consigo un incremento de la demanda alimenticia, lo cual propicia la expansión de actividades como la ganadería y la agricultura [1, 20]. Las tasas de deforestación han aumentado de forma proporcional al desarrollo de estas actividades, mostrando cambios desde el año 1900 al 2015 [1]. En el caso de la región asiática, el paisaje forestal se ha reducido a un 10% con respecto al área total del continente, por otro lado, en el continente africano a inicios del siglo XXI se contaba solo con un 20% de

superficie total de bosques nativos, y finalmente en la región neotropical se incrementó la tasa de deforestación hasta llegar a representar el 50% de la superficie total del continente [1]. Es un hecho que los hábitats naturales han sido invadidos para propiciar la expansión de las actividades humanas, reduciendo geográficamente la disponibilidad de territorio para la fauna y flora, aislando las poblaciones en parches geográficos específicos [21]. Actualmente, muchas de las poblaciones silvestres de mamíferos se encuentran aisladas en estos parches específicos, lo cual restringe el flujo genético entre ellas, disminuyendo drásticamente la diversidad genética de las especies, limitando la capacidad adaptativa de los individuos y promoviendo el aumento de la carga genética dentro de las poblaciones, escenarios que propician procesos de extinción [22].

1.1.3. Impactos a nivel genético sobre el género *Panthera*

Antes de la mitad del siglo XX, se pensaba que la biodiversidad se asociaba casi exclusivamente a las diferencias observables de los organismos, de esta manera se asignaban los individuos a grupos de especies, ordenes y familias. Esta forma de diferenciación de especies permitía que poblaciones morfológicamente similares fueran incluidas en una misma especie sin serlo [24]. Con el desarrollo de nuevas técnicas así como nuestra ampliación de conocimiento a nivel genético y molecular, se reconoce actualmente que la diversidad de especies es consecuencia en gran medida de la diversidad genética, la cual se refiere a la variación en las secuencias de ADN [25]. Dicha variación, es consecuencia de la acción de fuerzas evolutivas y es en gran parte mantenida dentro de las especies por el intercambio genético entre los individuos de diferentes poblaciones en condiciones naturales [26, 27]. El estudio y descripción de la variación genética de las poblaciones permite dar una aproximación al estado de conservación a nivel genético en el que encuentran las poblaciones, información fundamental para plantear proyectos de conservación exitosos para especies en estado silvestre [23].

En el caso de los grandes felinos del género *Panthera*, las poblaciones silvestres muestran una reducción acelerada en el número de individuos, ocasionado

principalmente por la pérdida y fragmentación del hábitat [18]. Estas condiciones llevan directamente a la disminución de flujo genético entre poblaciones, contribuyendo a la pérdida en la diversidad alélica a nivel local o poblacional [22], condiciones que a mediano y largo plazo pueden hacer más vulnerables a las poblaciones a la acción de fuerzas como selección natural y deriva genética [28]. Bajo el escenario de selección natural, la pérdida de diversidad genética a nivel poblacional, limita las oportunidades de los individuos para enfrentarse, adaptarse y sobrevivir a cambios ambientales [29]. Por otra parte, la disminución de flujo genético entre las poblaciones acompañado con la reducción acelerada del tamaño poblacional, puede promover los apareamientos entre individuos emparentados (endogámicos), aumentando no solo la carga genética de las poblaciones sino también la pérdida de alelos, escenario propio de deriva genética [22].

El incremento de la vulnerabilidad de las poblaciones de felinos frente a los efectos de las fuerzas evolutivas limita su capacidad de adaptación a las fluctuaciones de los factores abióticos asociados al medio ambiente y su respuesta inmunológica a nuevas enfermedades de origen bacteriano, viral, fúngico, y en algunas ocasiones llevándolas a la extinción [29, 30]. Un modelo que ejemplariza este suceso, es la especie *Acinonyx jubatus*, conocida como cheetas o guepardos, la cual sufrió una reducción poblacional drástica a finales del Pleistoceno (hace 10.000-12.000 años), que acompañada con la fuerte presión de la caza deportiva durante el siglo XIX, dieron como resultado que las poblaciones actuales en estado silvestre muestren un alto porcentaje de endogamia además de una alta histocompatibilidad, por lo que su capacidad de respuesta inmunológica frente a nuevas enfermedades se encuentra limitada [30, 31].

Aunque el riesgo y vulnerabilidad de estas especies de felinos es ampliamente reconocido, las estrategias de conservación conocidas (*ex-situ* o *in-situ*), en la mayoría de los casos, no incorporan o tienen en cuenta la información genética al momento de asignar las áreas protegidas para la conservación de estas especies [65]. Normalmente, los resultados de estudios genéticos son incorporados luego

de la asignación de las áreas protegidas, con el fin de observar la efectividad de las medidas, sin un previo análisis que permita asegurar el éxito de los planes de conservación [54]. Además, a pesar de que muchos investigadores han concentrado sus esfuerzos en la cuantificación de la diversidad genética de algunas poblaciones silvestres, los estudios son aislados, independientes, con diferentes marcadores moleculares y distintos estimadores genéticos poblacionales, haciendo difícil la incorporación de información genética a los planes de conservación [32–34]. El objetivo de este proyecto es ser una fuente de información homogénea y así describir el estado del conocimiento de la diversidad genética de las poblaciones silvestres de las especies *Panthera leo*, *Panthera tigris* y *Panthera onca*.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Describir el estado del conocimiento de la diversidad genética de las poblaciones silvestres de las especies *Panthera onca*, *Panthera tigris* y *Panthera leo*, en diferentes estados de conservación

2.2. Objetivos específicos:

- 2.2.1** Determinar los tipos de estudios y marcadores moleculares que aportan al conocimiento de la variación genética actual de poblaciones silvestres de *P. onca*, *P. tigris* y *P. leo*.
- 2.2.2.** Comparar la variación poblacional a nivel genético entre las especies *P. onca*, *P. tigris* y *P. leo* a partir de datos en la literatura.
- 2.2.3.** Relacionar la variación genética de las tres especies con su estado de conservación

3. METODOLOGIA

3.1. Búsqueda y organización de la información

Se realizó una búsqueda bibliográfica del año 2001 al año 2018, en dos bases de datos (ScienceDirect y NCBI), 18 títulos de revistas científicas y otros documentos asociados a temas generales como conservación, biodiversidad y genética. En la búsqueda se usaron como palabras clave: *panthera* y *genetic panthera*, dado que estas palabras abarcaban la mayor información disponible de las especies de estudio. Se filtraron los resultados teniendo en cuenta que las referencias documentaran investigaciones enfocadas en poblaciones silvestres de *P. leo*, *P. tigris* y *P. onca*. Para la selección de la información genética obtenida, la literatura fue elegida teniendo en cuenta los estimadores genéticos que empleaban, escogiendo documentos que analizaran los estimadores de variación que se encontraban presentes en la mayoría de los documentos.

Para determinar el tipo de estudio y marcadores moleculares asociados a las tres especies de *Panthera*, los documentos fueron clasificados dentro de las siguientes temáticas: genética del paisaje, filogenia, biogeografía y actividad hormonal. La clasificación también tuvo en cuenta el origen del marcador molecular: microsatélites, fragmentos de genes de ADN mitocondrial o nuclear. Adicionalmente, de cada documento se observaron y seleccionaron los estimadores estadísticos asociados a medir variación genética. Se seleccionaron 11 estimadores entre toda la literatura consultada, los cuales estuvieron presentes en la mayoría de los documentos y evidenciaban las diferencias entre los datos obtenidos de las especies analizadas. Dichas medidas se agruparon en dos, aquellas que permiten describir la variación genética: heterocigosidad observada (H_o), número de sitios polimórficos (S), número de haplotipos (h), número de mutaciones (ET_h), diversidad nucleotídica (π) y haplotípica (H_d). Y las medidas de variación que evidencian de manera directa o indirecta la influencia de alguna fuerza evolutiva en las poblaciones: diferenciación genética entre poblaciones

(F_{ST}), Flujo genético modelo de isla (Nm mod isla), flujo genético dimensional (Nm n-dimensional), Índice de fijación (F_{IS}) y tasa de mutación (μ).

Para el desarrollo del segundo objetivo, el cual involucro la comparación entre las especies de *Panthera*, los estimadores compartidos por todas las tres especies (H_o , h , S , P_i , F_{ST} y F_{IS}) fueron revisados con el fin de evaluar el origen de los estimadores y la formula con la que se calcularon para verificar que los datos fueran comparables. Posteriormente se compararon con el fin identificar las diferencias entre las especies.

Con el fin de detectar alguna asociación entre el estado de conservación y la variabilidad genética de las tres especies del genero *Panthera*, se tomaron los datos de las comparaciones interespecíficas previamente obtenidas y se contrastaron con el nivel de riesgo asignado para estas especies por la UICN y el CITES a partir de la escala de clasificación previamente mencionada.

3.2. Especies de estudio

Las especies en las que se enfoca este estudio, fueron escogidas debido a su importancia como especies sombrilla, denominadas de esa manera debido a que requieren de grandes espacios en los que cohabitan con otras especies para mantener a sus poblaciones viables, a demás de su reconocimiento como carnívoros ubicados en la cima de la cadena trófica, y su clasificación como especies bandera, siendo entonces muy reconocidas por la mayoría de las poblaciones humanas alrededor del mundo [13]. Estos organismos se clasifican taxonómicamente en la familia Felidae, la cual agrupa especies que poseen el porcentaje dietario de carnivoría más alto del reino animal [35], y el género *Panthera*, el cual se caracteriza por incluir especies con una estructura cartilaginosa denominada musculus thyroglossus ubicada en la faringe, la cual les permite rugir [35, 36]. En este género se agrupan actualmente cinco especies: *Panthera tigris*, *Panthera pardus*, *Panthera uncia*, *Panthera onca* y *Panthera leo* [36], de las cuales, para este estudio se tendrán en cuenta tres (*P. leo*, *P. tigris* y *P. onca*) debido a que estas son las especies de mayor tamaño incluidas en este

género. Adicionalmente, como especies sombrilla, los aportes al conocimiento del estado de sus poblaciones silvestres contribuyen a programas de conservación de su hábitat y a su vez a la conservación de pequeñas especies que cohabitan con ellas. A continuación se expondrán algunas características de las especies que se incluirán en este estudio:

3.2.1. *Panthera onca* (Linnaeus 1758)

El jaguar (*Panthera onca*) es el único representante del género *Panthera* en América y el felino más grande de este continente [37]. Se caracteriza por su pelaje amarillo con rosetas y puntos negros, además de poseer la mordida más potente de todos los felinos [26]. Esta especie tiene hábitos solitarios, por lo que solo se reúne con otros individuos de su especie con el fin de aparearse y habita en bosques asociados a fuentes hídricas por debajo de los 2000 msnm [38]. Su distribución histórica se extendía desde el suroeste de Estados Unidos hasta el río negro en Argentina, distribución que se redujo un 46%, ubicando a las poblaciones de esta especie en parches aislados, de los cuales muy pocos hacen parte de áreas protegidas [7, 21]. Las condiciones de vulnerabilidad de esta especie llevo a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) a clasificarla como casi amenazada [35].

3.2.2. *Panthera tigris* (Linnaeus 1758)

El tigre (*Panthera tigris*) es la especie más grande de la familia Felidae, esta especie cuenta con seis subespecies existentes en la actualidad (*P. t. altaica*, *P. t. cobertti*, *P. t. jacksoni*, *P. t. sumatrae*, *P. t. tigris* y *P. t. amoyensis*) y tres extintas (*P. t. balica*, *P. t. sondaica*, *P. t. virgata*) [39]. Esta especie presenta hábitos solitarios, por lo cual los individuos solo se reúnen cuando las hembras están en periodo fértil. Se caracteriza por su pelaje de color naranja con franjas negras y habita en zonas selváticas del continente asiático [40]. Se estima que la disminución en el rango de distribución de los tigres en el continente asiático llevo al 90%a inicios del siglo XX, obligándolos a distribuirse en pequeños parches de

bosque aislados [41]. Actualmente, la especie se encuentra clasificada como especie en peligro por la UICN [39].

3.2.3. *Panthera leo* (Linnaeus 1758)

El león (*Panthera leo*), cuenta con dos subespecies, *P. l. persica*, que se distribuye en el continente asiático y *P. l. leo*, que se ubica en el continente africano [42]. Se caracteriza por su pelaje color castaño/dorado oscuro, los machos cuentan con una melena que varía desde colores rojizos hasta castaños oscuros y se oscurece en la medida en que envejecen [43]. El nombre común de esta especie se enfoca específicamente en la subespecie *P. l. leo*, la cual se encuentra distribuida a lo largo del continente Africano exceptuando el desierto del Sahara y los bosques lluviosos [3]. Esta especie ha sido icono de este continente junto con especies como: el elefante africano (*Loxodonta africana*), el rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*) y la jirafa africana (*Giraffa camelopardalis*) [12]. Según registros fósiles y estudios realizados con el ADN de individuos conservados en museos, los leones poseían una de las mayores distribuciones geográficas de los mamíferos terrestres en el periodo del Pleistoceno, hace aproximadamente 124.000 años [44, 45]. Actualmente cuentan con 3.000.000 km² disponibles, por lo tanto han sufrido una pérdida de aproximadamente el 75% de su área de distribución según registros históricos [3, 46]. Las consecuencias de los cambios a nivel demográfico de esta especie la ubican dentro de la categoría de vulnerable por la UICN [43].

4. RESULTADOS

Se encontraron 43 documentos en total, tomados de dos bases de datos (NCBI y ScienceDirect). Estos documentos estuvieron asociados a 18 revistas científicas (Anexo 3) y a 5 documentos revisados de otras fuentes (Tesis de grado).

4.1. TIPOS DE ESTUDIOS

El detalle de los tipos de estudios en que fueron clasificados los 43 documentos con algún componente genético y enfocados de manera particular en las especies: *P. leo*, *P. tigris* y *P. onca* son mostrados en la Tabla 1. El 30% de los documentos se enfocaron en la especie *P. tigris*, el 70% restante fue repartido equitativamente entre *P. leo* y *P. onca*. El 54% de los estudios revisados estuvieron enmarcados en la genética del paisaje, en los cuales se describe, analiza y explica la forma en la que las poblaciones interactúan con el medio desde una perspectiva genética y la influencia de esto en los procesos evolutivos [7, 13, 21, 32–34, 47–63]. El 30% de la literatura consultada presentó análisis biogeográficos, dando respuesta a preguntas asociadas a la distribución histórica, actual o futura de las especies [3, 15, 18, 46, 61, 64–71]. Los estudios con carácter filogenético ocuparon el 11% de la consulta y en ellos el objetivo central fue recrear la historia de las especies a partir de datos genéticos y evidenciar cambios a nivel de genes [4, 36, 44, 72, 73]. Finalmente, el resto de los documentos (5%) analizaban la influencia de aspectos genéticos y ambientales en la actividad hormonal de individuos de las especies de interés [71, 72].

Tabla 1. Clasificación por tipo de estudio de los registros bibliográficos encontrados. Los números en la tabla representan el número de documentos encontrados por cada especie y tipo de estudio.

		Tipo de estudio			
		Genética del paisaje	Biogeografía	Filogenia	Actividad hormonal
Especie	<i>Panthera leo</i>	7	4	4	0
	<i>Panthera tigris</i>	11	2	0	0

	<i>Panthera onca</i>	6	7	0	2
--	-----------------------------	----------	----------	----------	----------

4.2. MARCADORES

De las 43 referencias totales, solo 17 mostraban datos de los estimadores genéticos requeridos para este estudio. En el 72% de estos documentos se reporta a microsatélites como marcador molecular empleado, con cuatro documentos enfocados en *P. leo*, cinco en *P. tigris* y cinco en *P. onca* [13, 21, 33, 48, 50–53, 55–57, 59, 77]. Por otra parte, en el 28% de estos documentos se utiliza como marcador algún gen de origen mitocondrial, con dos documentos para *P. leo*, uno para *P. onca* y uno para *P. tigris* [7, 34, 49, 56, 79]. Finalmente, no se encontró evidencia en los documentos consultados del uso de marcadores nucleares y análisis del genoma.

De manera particular, dentro de estas referencias se registraron 82 microsatélites diferentes, el más usado fue FCA126 reportado en el 42% de los documentos asociados a este marcador, seguido por FCA304 y FCA391, reportados en una frecuencia del 29% cada uno (Anexo 1). Ninguno de los microsatélites registrados fue compartido en todos los documentos, por lo cual es posible que las comparaciones inter o interespecíficas se vean influenciadas por la diferencia entre los microsatélites usados (Anexo 1). Dentro de la consulta se registraron cuatro marcadores de origen mitocondrial (fragmentos parciales de los genes): 12Sribosomal, 16Sribosomal, Citocromo oxidasa subunidad I (COI) y Deshidrogenasa subunidad 5 (NADH5). Estos marcadores no fueron compartidos por las tres especies de *Panthera* analizadas, por lo que no se realizaron comparaciones interespecíficas para este tipo de marcadores.

4.3. ESTIMADORES DE VARIACIÓN

Teniendo en cuenta los 11 estimadores descriptivos de variación mencionados en la metodología, se encontró que cinco de ellos (H_o , h , P_i , F_{ST} y F_{IS}), son reportados para las tres especies de *Panthera*, permitiendo hacer comparaciones entre ellas.

El número de sitios polimórficos (S), permitió hacer la comparación solo entre *P. leo* y *P. tigris*. En los documentos revisados, los cinco estimadores restantes (H_d , N_m mod isla, N_m n-dimensional, μ y E_{Th}), fueron encontrados para una sola especie, por lo cual no se realizaron comparaciones entre especies con estos estimadores (Tabla 2).

Los estimadores de variación asociados a la acción de las fuerzas evolutivas no son usados de manera uniforme en todos los documentos, limitando las comparaciones inter e interespecíficas y ocasionando dificultad para generar una visión global del estado genético de las poblaciones silvestres (Tabla 2). Los índices de Wright: F_{ST} y F_{IS} se destacaron como los estimadores más usados para medir la acción de algunas fuerzas evolutivas, lo cual muestra un sesgo hacia los análisis de la estructura poblacional [28]. Es importante tener en cuenta otros estimadores que midan la acción de las diferentes fuerzas evolutivas que afectan a las poblaciones como fitness (w) o tamaño efectivo poblacional (N_e), proporcionando de manera más directa una aproximación de la acción de fuerzas como selección natural o deriva genética, la cuales no fueron evidenciadas en esta revisión [29, 80].

Tabla 2. Marcadores moleculares y estadísticos de variación genética encontrados en la revisión bibliográfica. El valor frente a cada tipo de marcador (n), representa el número de documentos que hicieron uso del respectivo marcador molecular. Las celdas de color azul corresponden a la presencia de datos de dicha medida de variación en los documentos de cada especie y los números dentro de estas celdas indican el número de la referencia en la bibliografía

		Tipo de marcador molecular						
		Microsatélites n= 13			Mitocondriales n= 5			
		<i>P. leo</i>	<i>P. tigris</i>	<i>P. onca</i>	<i>P. leo</i>	<i>P. tigris</i>	<i>P. onca</i>	
Estimador de variabilidad genética	Descriptivas	Heterocigosidad observada (Ho)	[53, 63]	[50, 52, 55, 59]	[33, 51, 77]		[49]	
		# sitios polimórficos (S)	[48]	[57]		[34]		[7]
		# haplotipos (h)	[4]	[57]	[21]	[34, 56]		[7]
		# mutaciones (ETha)						[7]
		Diversidad nucleotídica (π)	[48]	[57]	[21]	[56]		[7]
		Diversidad haplotípica (Hd)	[63]			[34]		[7]
	Medición indirecta de algunas fuerzas evolutivas	Valor promedio de F_{ST}	[48, 53, 56, 63]	[52, 55]	[13, 33, 51, 77]	[34, 56]		
		Flujo genético mod isla (Nm mod isla)			[13]			
		Flujo genético mod n-dimensionar			[13]			
		Índice de fijación F_{IS}	[53, 63]	[52, 55]	[77]			
		Tasa de mutación (Mu)			[13]			

4.4. COMPARACIONES INTERESPECÍFICAS

Se realizaron comparaciones entre las tres especies a partir de la información de los cinco estimadores de variación compartidos por las especies de *Panthera* con marcadores tipo microsatélites (H_o , h , P_i , F_{ST} , F_{IS}). A partir de los valores de heterocigosidad observada (H_o) es posible concluir que la especie con mayor rango de variación en este estimador es *P. leo*: 0.38 – 0.74 (Figura 3). En cuanto a las otras dos especies su rango de variación se encuentra dentro del especificado para *P. leo*, con *P. onca*, mostrando el rango de variación intermedio pero con el valor de la mediana más alta (0.67). Estos resultados muestran que las tres especies tienen valores similares de heterocigosidad, sin embargo se puede inferir que las poblaciones de *P. onca* poseen mayor variación genética promedio, medida a partir de este estimador [7, 54,59, 5].

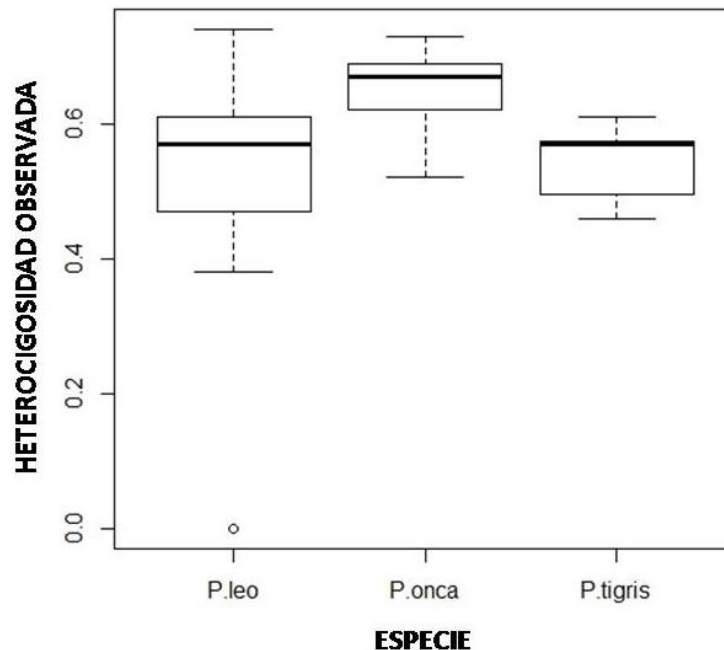


Figura 3. Box plot de la variación de la heterocigosidad observada por especie de *Panthera*.

A partir del estimador número de haplotipos, se encontró un número escaso de referencias: se registró un dato para *P. leo* ($h=15$), al igual para *P. onca* ($h=22$), a

diferencia de estas dos especies se encontraron seis datos reportados para el valor de número de haplotipos en *P. tigris* la cual varía de $h=0$ a $h=8$ (Figura 4). A pesar de tener más datos disponibles, *P. tigris* muestra los valores más bajos de número de haplotipos, permitiendo inferir que la especie con mayor diversidad medida como número de haplotipos en esta consulta es *P. onca*.

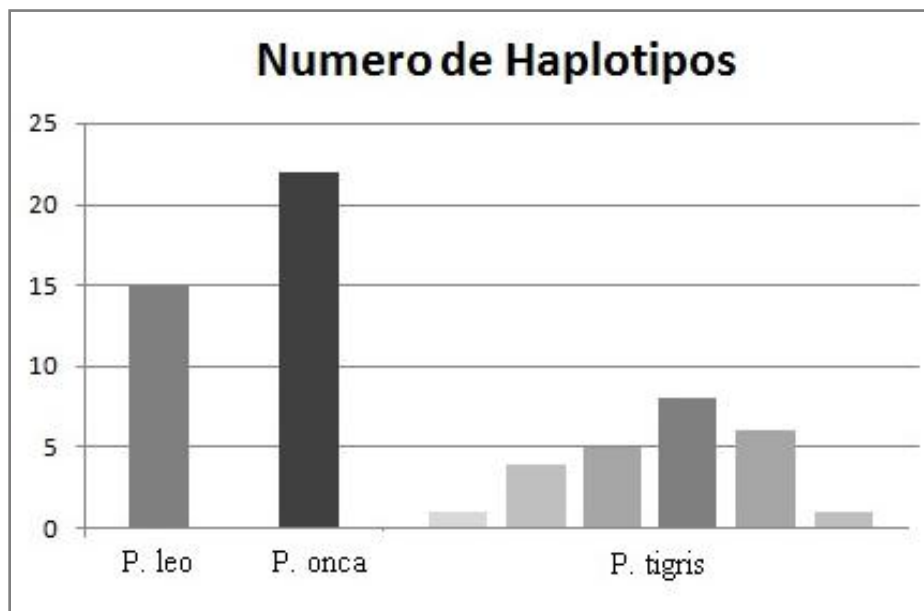


Figura 4. Número de haplotipos por especie

Al igual que para número de haplotipos, la especie con mayor número de datos reportados del estimador diversidad nucleotídica (π) fue *P. tigris*, con solo un registro para las otras dos especies de *Panthera*. Sin embargo, para este estimador, *P. leo* presenta el valor más alto, evidenciándose de nuevo menor variabilidad genética en *P. tigris* (Tabla 3).

Tabla 3. Valores de diversidad nucleotídica por especie

Especie	Diversidad nucleotídica (π)
<i>P. leo</i>	0.102
<i>P. onca</i>	0.00717
<i>P. tigris</i>	0

0.000132
0.0018
0.00717
0.000355
0

Al comparar los valores de F_{ST} , se observa que las especies con mayor número de datos fueron: *P. leo* y *P. onca* (Tabla 4). El valor de F_{ST} es un estimador que oscila entre valores de 0 a 1, y da una señal del nivel de aislamiento de las poblaciones, con 0 asignado a ningún aislamiento y dando un valor de 1 cuando existe entre las poblaciones un nivel alto de estructura y ausencia de flujo genético [83]. Los resultados de esta revisión muestran que la especie con el mayor valor de F_{ST} es *P. leo* (0.736), mientras que el menor valor se reporta en *P. onca* (0.017) (Tabla 4).

Tabla 4. Variación en los valores de F_{ST} por especie.

Especie	F_{ST}
<i>P. leo</i>	0.064
	0.736
	0.18
	0.063
	0.22
<i>P. onca</i>	0.03
	0.053
	0.017
	0.09
	0.061
<i>P. tigris</i>	0.060
	0.14

En cuanto al índice de fijación F_{IS} , el número de datos para este estimador fue más alto en comparación con los demás estimadores (*P. leo* $n=12$, *P. onca* $n=5$ y *P. tigris* $n=4$). Los valores para este índice rangearon en el género desde -0.208 mostrado en *P. leo* hasta 0.23 en *P. tigris* (Tabla 5). Los valores posibles de este índice varían entre -1 y 1, donde los valores negativos indican exceso de

heterocigotos y los valores positivos indican deficiencia de heterocigotos [84]. Entonces, a partir de los resultados obtenidos se puede decir que la especie *P. tigris* presenta mayor deficiencia de heterocigotos en sus poblaciones, y la especie *P. leo* evidencia mayor presencia de heterocigotos.

Tabla 5. Variación de los valores de F_{IS} por especie.

Especie	F_{IS}
<i>P. leo</i>	-0.013
	0.171
	0.208
	-0.085
	-0.204
	-0.129
	0.060
	0.085
	-0.066
	-0.025
	0.182
	0.082
<i>P. onca</i>	0.13
	-0.08
	0.12
	-0.01
	0.05
<i>P. tigris</i>	0.23
	-0.03
	0.03
	0.16

5. RELACIÓN DE LA VARIACIÓN GENÉTICA CON EL ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LAS ESPECIES

A pesar de todas las falencias en los estudios, del sesgo en los tipos de estudios en los que se enfocan los investigadores, el uso preferencial de microsatélites como marcadores, de la limitada lista de estimadores de variación que permiten hacer una comparación interespecífica, del bajo número de documentos encontrados y los pocos datos obtenidos de los estudios, fue posible evidenciar una relación aparente entre los resultados de este estudio y el estado de conservación asignado por la UICN para las tres especies incluidas en este estudio. Los resultados obtenidos mostraron que la especie con menor variación genética fue *P. tigris*, la cual se encuentra catalogada como especie en peligro, seguida por *P. leo*, catalogada como vulnerable, y por último *P. onca* asignada a la categoría de especie casi amenazada, siendo esta última la que mostró aparentemente mayor variación genética comparada con las otras dos especies [39, 43, 35].

Teniendo en cuenta la clasificación dada por el CITES, se encontró que las especies *P. onca* y *P. tigris* se ubican en el apéndice I, donde se prohíbe su comercialización debido a su vulnerabilidad en estado silvestre, y *P. leo* se encuentra clasificada en el apéndice II, en el que se permite su comercialización bajo controles establecidos por los gobiernos pertinentes y la autorización del CITES [88]. Sin embargo, teniendo en cuenta los resultados obtenidos de las tres especies analizadas, es posible decir que la clasificación asignada para *P. leo* es riesgosa debido a la posible diferenciación genética evidenciada en los resultados, lo cual, al disponer de sus individuos para la comercialización, limitaría aun más la variación genética, reduciéndola heterocigosidad y a su vez la capacidad adaptativa de las poblaciones [87].

6. DISCUSION

Se encontró que los intereses de los investigadores tienen una tendencia hacia los estudios de la genética del paisaje, lo cual se puede atribuir a que este tipo de estudios evalúa genéticamente a la especie, su ubicación, barreras geográficas, y la interacción de estas con las características del paisaje en el que habita [85]. Por lo tanto, es necesario equilibrar los esfuerzos enfocándose en los otros tipos de estudios, con el fin de incrementar la información disponible de los diferentes aspectos de la conservación que pueden ser abarcados desde el estudio genético [54].

Por otra parte, los resultados evidencian preferencia en el uso de microsatélites como marcadores moleculares, lo cual se puede atribuir a su capacidad de abarcar mayor parte del genoma al ser marcadores neutrales [77]. Es importante tener en cuenta que los análisis de marcadores mitocondriales evidencian de forma más clara procesos adaptativos, ya que están ligados al genoma materno, tienen tasa de mutación más rápida que el genoma nuclear y están exentos de recombinación [29, 81], sin embargo no es suficiente con la historia materna de las población, por lo que la información genética paterna que proporcionan los marcadores nucleares, también son una parte indispensable por evaluar. La consulta mostró un bajo número de referencias asociadas a los marcadores mitocondriales, es clara la necesidad de realizar más estudios en los que se empleen estos marcadores para obtener una aproximación más completa de las poblaciones en estado silvestre desde la perspectiva genética.

Al revisar los resultados obtenidos en los estimadores se encontró que solo cinco de los 11 estimadores escogidos permitieron realizar comparaciones entre las tres especies, teniendo en cuenta que los datos y aproximaciones que se pueden obtener a partir de los estimadores comparados, no abarca la totalidad de los aspectos genéticos que influyen en las poblaciones, se puede decir que los datos obtenidos no permiten hacer aproximaciones claras del estado genético de las

especies. Además, se esperaba obtener mayor número de datos para cada estimador y debido a este limitante no es posible afirmar o evidenciar de manera contundente algún patrón en la variación genética de las poblaciones silvestres de estas especies.

A pesar de las dificultades descritas previamente, al agrupar los resultados por especie, se puede evidenciar que la que posee menor variación genética medida por los estimadores evaluados es *P. tigris*, esta especie mostro el valor más bajo en el estimador del número de haplotipos (h), además de el valor más bajo de diversidad nucleotídica y el menor en F_{IS} , lo que indicaría que es posible que sea la especie con menor variación de origen heredable, mayor estructura poblacional y mayor deficiencia de heterocigotos en sus poblaciones [57, 52, 55]. Dentro de la literatura consultada, algunos autores proponen que los valores bajos en el estimador del número de haplotipos, están asociados a mayor perturbación en el intercambio genético entre poblaciones a lo largo del tiempo [80]. Es *P. tigris* la especie que presentó los valores positivos más altos de F_{IS} , indicando deficiencia de heterocigotos en las poblaciones silvestres [80, 83, 84]. Estos resultados concuerdan con el impacto de las actividades antrópicas principalmente con pérdida y fragmentación de hábitat, ya que *P. tigris* es la especie con mayor porcentaje de pérdida de hábitat (90%) [41]. Además, el continente asiático registra el mayor porcentaje de población mundial humana (60%), lo que a su vez incrementa las actividades antrópicas en este continente y la expansión poblacional hacia zonas de hábitat natural de muchas especies incluida *P. tigris*, por lo que es muy probable que la conexión geográfica entre las poblaciones de esta especie este siendo impedida a causa de asentamientos humanos [86].

Por otra parte, la especie *P. leo* reportó la mayor variación en el estimador de heterocigosidad, además de reportar los valores más altos en los estimadores de diversidad nucleotídica y F_{ST} , a demás de el valor más cercano a -1 del estimador de F_I [53, 63, 48, 56]. Algunos autores proponen que existe una correlación entre los valores de heterocigosidad y el fitness de una población, por lo que se podría pensar que los valores altos de heterocigosidad en las poblaciones silvestres de *P.*

leo estarían asociados a sus capacidades adaptativas [87]. Los valores de diversidad nucleotídica obtenidos para esta especie fueron los más altos en comparación con las otras dos especies analizadas, sugiriendo de acuerdo a varios autores, que estos valores de diversidad están asociados a la ausencia de cuellos de botella recientes y apareamientos endogámicos [82]. Estos datos, sumados con los valores registrados en el estimador de F_{IS} , los cuales indican que es posible que las poblaciones silvestres no presenten deficiencia de heterocigotos, permiten inferir que el estado genético poblacional de esta especie no es tan alarmante como el de *P. tigris*. Sin embargo algunos de los valores encontrados del estimador de F_{ST} sugieren procesos de diferenciación genética atribuida posiblemente a la diferenciación genética entre las poblaciones africanas y asiáticas de esta especie, variable que no se tuvo en cuenta en este estudio [84, 83, 42]. Teniendo en cuenta el conflicto en el que se encuentra esta especie con la especie humana causado por su valor en el comercio ilegal de fauna a causa de su posición como especie bandera del continente Africano, se esperaba encontrar un panorama genético más deteriorado. Sin embargo es importante continuar los esfuerzos por conservar a esta especie en su estado natural y protegerla de la constante amenaza por parte de los cazadores y traficantes ilegales de fauna silvestre [3, 46, 12].

Finalmente, la especie *P. onca* reportó la mediana más alta de las tres especies en el estimador de heterocigosidad, indicando según la literatura consultada, que es posible que las poblaciones silvestres de esta especie cuenten con mayor capacidad adaptativa que las otras dos especies de felinos descritas en este estudio. Este resultado es soportado por los valores obtenidos en el estimador de F_{ST} , los cuales, comparados con las otras dos especies, son los más cercanos a 0, indicando bajas posibilidades de aislamiento genético presente en las poblaciones [83,87]. Los valores obtenidos en los demás estimadores oscilaban entre los máximos y mínimos obtenidos de las otras dos especies, por lo que se podría pensar que *P. onca* podría ser la especie con variación genética intermedia de las tres especies abarcadas en este estudio.

El resultado obtenido para *P. onca* se acerca a lo que se esperaba, ya que esta especie es la que presenta menor pérdida de hábitat (46%) en comparación con *P. leo* y *P. tigris*. Además, teniendo en cuenta los esfuerzos como: “la iniciativa del Corredor Jaguar” y los esfuerzos por mitigar el conflicto humano-jaguar, con el fin de mantener la conexión geográfica entre las poblaciones silvestres ubicadas a lo largo de sur América, se esperaba que esta especie presentara valores que evidenciaran mayor variación genética que las otras dos especies [7, 21, 14, 64, 2].

7. CONCLUSIONES

- La información genética referente a las poblaciones silvestres de las especies de felinos *P. tigris*, *P. leo* y *P. onca* es incompleta acorde a los resultados de esta revisión. Los marcadores genéticos empleados tienen una tendencia hacia el uso de microsatélites, con ausencia de estudios con marcadores nucleares y a nivel genómico. Esta falta de información limita el conocimiento del estado genético de las poblaciones, haciendo difícil realizar afirmaciones contundentes acerca de estas especies de felinos.
- Se puede concluir que las poblaciones silvestres de las especies *P. onca* y *P. leo* presentan mayor variación a nivel genético comparadas con *P. tigris*. Estos resultados sugieren que potencialmente serían menos vulnerables a escenarios de extinción en estado silvestre, en comparación a *P. tigris*. Sin embargo, se evidenció una limitante en la información genética disponible de las poblaciones silvestres de *P. tigris*, por lo que se recomienda realizar más estudios genéticos enfocados en las poblaciones silvestres de esta especie.
- Los estimadores consultados para medir la variación genética fueron en su mayoría descriptivos, con pocos estimadores que permitan explorar la acción de fuerzas evolutivas. El tener mediciones que permitan llegar a conclusiones más claras acerca de la intensidad con la que selección natural está cambiando las poblaciones y como eventos demográficos (expansiones y cuellos de botella) han moldeado la variación actual, serían fundamentales para identificar el efecto de selección, mutación y deriva genética sobre estas especies sombrilla.
- Es necesario que los estudios futuros empleen los datos obtenidos no solo para describir la variación genética o contestar preguntas puntuales sino también propongan claramente como estos resultados deben ser implementados para alcanzar tangiblemente los objetivos conservacionistas de las especies en su hábitat natural, objetivos que busquen preservar la

variación genética para que estas poblaciones sobrevivan y perduren a largo plazo.

- A pesar de los vacíos encontrados en este estudio, es posible decir que las clasificaciones del estado de conservación en las que se ubican las tres especies abarcadas en este estudio, son coherentes con el estado de conservación genético que se observó en los resultados.

8. REFERENCIAS

1. FAO (2016) El estado de los bosques del mundo 2016. Los bosques y la agricultura: desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra. Roma.
2. Manterola C., Conde D. A., Colchero F., et al. (2011) El jaguar como elemento estratégico para la conservación. Corredor biológico mesoamericano. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Mexico.
3. Riggio J.S., Pimm S.L. (2011) A continent-wide species distribution study and population analysis. Master project of Environmental Management. Duke University. United States.
4. Bertola L.D., Van Hooft W.F., Vrieling K., et al. (2011) Genetic diversity, evolutionary history and implications for conservation of the lion (*Panthera leo*) in West and Central Africa. *Journal of Biogeography*. 38:1356–1367. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02500.x>
5. Urias L., Carmona A., Trouyet M. (2013) Tráfico ilegal de vida silvestre. Cuadernos de divulgación ambiental. SEMARNAT. PROFEPA. Primera edición. Mexico
6. Organización de las Naciones Unidas contra la Droga y el Delito (2012) Herramientas para el análisis de los delitos contra la vida silvestre y los bosques. Consorcio internacional para combatir los delitos contra la vida silvestre. Nueva York.
7. Vásquez CC (2006) Estructura poblacional y filogeografía del jaguar (*Panthera onca*) a partir del gen mitocondrial NADH5. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de ciencias. Colombia.
8. Camis I., Casanova C., Brizi L., (2010) Comercio internacional de especies exóticas mercado negro. Universidad Autónoma de Barcelona. Barcelona.
9. Zarrate D., Laverde L.M., Balaguera S.A., et al. (2009) Rescate y manejo de

- fauna silvestre ex situ en Colombia: estudio de caso de un jaguar (*Panthera onca*) en la Orinoquía colombiana. Revista CES. Vol 4:81–89
10. Corwin J. (2012) Traficando con la tragedia. eJournal USA. Vol 17: 6–7. Estados Unidos.
 11. UNODC (2016) World Wildlife Crime Report: Trafficking in protected species. New York.
 12. Fondo Internacional Para el Bienestar Animal (2016) León africano (*Panthera leo*). Propuesta: Apoyo CoP17.
 13. Ruiz M., Murillo A., Corrales C., et al. (2007) Genética de poblaciones amazónicas: La historia evolutiva del jaguar, ocelote, delfín rosado, mono lanudo y piurí, reconstruida a partir de sus genes. Rev. Animal Biodiversity and Conservation. Vol 30:115–130.
 14. Zapata G. (2014) Plan de Acción para la Conservación del Jaguar en el Ecuador. Ministerio del Ambiente y Wildlife conservation society. Pag. 1–37. Ecuador.
 15. Paviolo A., De Angelo C., Ferraz K., et al. (2016) A biodiversity hotspot losing its top predator: The challenge of jaguar conservation in the Atlantic Forest of South America. Scientific Reports. Vol. 6:37147. <https://doi.org/10.1038/srep37147>
 16. Naciones Unidas contra la Droga y el Delito (2004) Convención de las naciones unidas contra la delincuencia organizada transnacional y sus protocolos. Nueva York.
 17. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. What is CITES?. <https://cites.org>.
 18. Dolrenry S (2013) African lion (*Panthera leo*) behavior, monitoring, and survival in human-dominated landscapes. Proyect for the degree of Doctor of Phylosophy. University of Wisconsin-Madison. United States.

19. Bloom D.E., Canning D. (2006) Subidas, caídas y ecos: La explosión demográfica más grande de la historia afecta al desarrollo mundial. Rev. Finanzas y Desarrollo. Vol.43:8–13.
20. Moreno R, Olmos M (2008) Estudio preliminar sobre el problema de la depredación de ganado por jaguares (*Panthera onca*) y pumas (*Puma concolor*) en el parque nacional Portobelo, Rev. Tecnociencia Vol.10:14. Provincia de Colón, Panamá.
21. Eizirik E, Kim J.H., Menotti M., et al. (2001) Phylogeography, population history and conservation genetics of jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). Rev. Molecular Ecology. Vol.10:65–79. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01144.x>
22. Martínez J.G. (1998) Capitulo 23: La evolución y la conservación de la biodiversidad., Pag. 407–416. Granada.
23. Kattan G., Naranjo L.G., et al. (2008) Regiones biodiversas: herramientas para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas. WWF Colombia. Cali, Colombia.
24. Ríos E., Mejía H., Álvarez S., (2009) Marcadores moleculares: una revolución en la zoología. Rev. Ciencia. Mexico.
25. Piñero D., Caballero J., Cabrera D., et al. (2008) La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas. Rev. Capital Natural de México. Vol.1:437–494. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4778.4485>
26. Roma (2010) Marcadores moleculares : una herramienta para explorar la diversidad genética. Comisión de recursos genéticos para la agricultura y la alimentación. Pag.393–416.
27. Rimieri P. (2017) La diversidad genética y la variabilidad genética: dos conceptos diferentes asociados al germoplasma y al mejoramiento genético vegetal. Journal of Basic and Applied Geneties. Vol.28:7–13.

28. Cabrero J., Camacho J. (1998) Capítulo 6: Fundamentos de genética de poblaciones. Pag.83–126. Granada.
29. Soler J. (1998) Capítulo 7: Selección natural y adaptación. Pag.129–157. Granada.
30. Castro A., Wachter B., Sommer S. (2011) Cheetah paradigm revisited: MHC diversity in the world's largest free-ranging population. *Rev. Molecular Biology and Evolution*. Vol.28:1455–1468. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq330>
31. Charruau P., Fernandes C., Orozco P., et al. (2011) Phylogeography, genetic structure and population divergence time of cheetahs in Africa and Asia: evidence for long-term geographic isolates. *Rev. Molecular Ecology*. Vol.20:706–724. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04986.x>
32. Tende T., Hansson B., Ottosson U., et al. (2014) Individual identification and genetic variation of lions (*Panthera leo*) from two protected areas in Nigeria. *Rev. PLoS One*. Vol.9:1. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084288>
33. Valdez F., Haag T., Azevedo F., et al. (2015) Population Genetics of Jaguars (*Panthera onca*) in the Brazilian Pantanal: Molecular Evidence for Demographic Connectivity on a Regional Scale. *Journal of Heredity*. Vol:106:503–511. <https://doi.org/10.1093/jhered/esv046>
34. Curry C., White P., Derr J. (2015) Mitochondrial haplotype diversity in zambian lions: bridging a gap in the biogeography of an iconic species. *Rev. PLoS One*. Vol.10:12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143827>
35. Payan E., Soto C. (2012) Los felinos de Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Instituto de investigaciones de recursos biológicos Alexander Von Humboldt y *Panthera Colombia*. Pag. 48.
36. Roca Couso R (2016) Análisis filogenético de las especies del género *Panthera*. Universidad de Coruña
37. Jae K., Eizirik E., O'Brien S., Johnson W. (2001) Structure and patterns of

sequence variation in the mitochondrial DNA control region of the great cats. Rev. Mitochondrion. Vol:1. Pag:279–292. [https://doi.org/10.1016/S1567-7249\(01\)00027-7](https://doi.org/10.1016/S1567-7249(01)00027-7)

38. Caso A, Lopez C., Payan E., et al. (2008) *Panthera onca*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T15953A5327466.en>.
39. Goodrich J., Lyam A., Miquelle D., et al. (2015) *Panthera tigris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015. <https://doi.org/e.T15955A50659951>. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T15955A50659951.en>.
40. Valvert R. (2008) “El Tigre” Señor de la Selva. Compendio de información sobre el más maravilloso de los grandes felinos. Guatemala.
41. CITES (2011) Examen periódico de especies animales incluidas en los Apéndices de la CITES. Vigésimo quinta reunión del Comité de Fauna. Ginebra. Suiza.
42. Bauer H., Packer C., Funsto P., et al. (2016) *Panthera leo*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016.. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T15951A107265605.en>.
43. Plan de supervivencia de especies de leones de la AZA (2012) Manual para cuidado de leones. Asociación de zoológicos y acuarios. Pag. 143. Silver Spring.
44. Barnett R., Yamaguchi N., Shapiro B., et al. (2014) Revealing the maternal demographic history of *Panthera leo* using ancient DNA and a spatially explicit genealogical analysis. Rev. BMC Evolutionary Biology. Vol.14:70. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-70>.
45. Walker M. (2014) La verdadera historia de los leones escrita en sus genes .BBC Mundo. <http://www.bbc.com>
46. Midlane N., O ’riain M., Balme G., et al. (2014) On tracks: A spoor-based occupancy survey of lion *Panthera leo* distribution in Kafue National Park,

Zambia. Rev. Biological Conservation. Vol:12:101-108
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.02.006>.

47. Singh S., Mishra S., Aspi J., et al. (2015) Tigers of Sundarbans in India: Is the population a separate conservation unit?. Rev. PLoS One. Vol.10:1–25. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118846>
48. Bertola L., Tensen L., Van Hooft P., et al. (2015) Autosomal and mtDNA Markers Affirm the Distinctiveness of Lions in West and Central Africa. Rev. PlosOne. Vol. 10:10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137975>
49. Wang D., Hu Y., Ma T., et al. (2016) Noninvasive genetics provides insights into the population size and genetic diversity of an Amur tiger population in China. Rev. Integrative Zoology. Vol.11:16–24. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12176>
50. Sorokin P., Rozhnov V., Krasnenko A., et al. (2016) Genetic structure of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) population: Are tigers in Sikhote-Alin and southwest Primorye truly isolated?. Rev. Integrative Zoology. Vol. 11:25–32. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12175>
51. Wultsch C., Waits L., Kelly M. (2016) A Comparative Analysis of Genetic Diversity and Structure in Jaguars (*Panthera onca*), Pumas (*Puma concolor*), and Ocelots (*Leopardus pardalis*) in Fragmented Landscapes of a Critical Mesoamerican Linkage Zone. Rev. PLoSOne. Vol.11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151043>
52. Singh S., Aspi J., Kvist L., et al. (2017) Fine-scale population genetic structure of the Bengal tiger (*Panthera tigris tigris*) in a humandominated western Terai Arc Landscape, India. Rev. PLoSOne. Vol.12:1–23. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174371>.
53. Tensen L., Groom R., Khuzwayo J., Van Vuuren B. (2018) The genetic tale of a recovering lion population (*Panthera leo*) in the Savé Valley region (Zimbabwe): A better understanding of the history and managing the future. Rev. PLoSOne. Vol.13:1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190369>.

54. Bruche S., Gusset M., Lippold S., et al. (2013) A genetically distinct lion (*Panthera leo*) population from Ethiopia. *European Journal of Wildlife Reserch*. Vol. 59:215–225. <https://doi.org/10.1007/s10344-012-0668-5>.
55. Thapa K., Manandhar S., Bista M., et al. (2018) Assessment of genetic diversity, population structure, and gene flow of tigers (*Panthera tigris tigris*) across Nepal's Terai Arc Landscape. *Rev. PlosOne*. Vol.13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193495>.
56. Antunes A., Troyer J., Roelke M., et al. (2008) The Evolutionary Dynamics of the Lion *Panthera leo* Revealed by Host and Viral Population Genomics. *Rev. PLoS Genetics*. Vol.4. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000251>.
57. Luo S., Kim J., Johnson W., et al. (2004) Phylogeography and genetic ancestry of tigers (*Panthera tigris*). *Rev. PLoSBiology*. Vol.2.. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020442>.
58. Henry P., Miquelle D., Sugimoto T., et al. (2009) In situ population structure and ex situ representation of the endangered Amur tiger. *Rev. Molecular Ecology*. Vol.18:3173–3184. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04266.x>.
59. Dou H., Yang H., Feng L., et al. (2016) Estimating the population size and genetic diversity of Amur tigers in Northeast China. *Rev. PLoSOne*. Vol. 11:1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154254>.
60. Joshi A., Vaidyanathan S., Mondo S., et al. (2013) Connectivity of tiger (*Panthera tigris*) populations in the human-influenced forest mosaic of central India. *Rev. PLoSOne*. Vol. 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077980>.
61. Miller S., Harper C., Bloomer P. et al. (2014) Evaluation of microsatellite markers for populations studies and forensic identification of african lions (*Panthera leo*). *Journal of Heredity*. Vol. 105:1–11. <https://doi.org/10.5061/dryad.f61vq>.
62. Mishra S., Singh S., Munjal A., et al. (2014) Panel of polymorphic

heterologous microsatellite loci to genotype critically endangered Bengal tiger: a pilot study. Rev. Springerplus. Vol. 3:1–10. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-3-4>.

63. Van Hooft P., Keet D., Brebner D., et al. (2018) Genetic insights into dispersal distance and disperser fitness of African lions (*Panthera leo*) from the latitudinal extremes of the Kruger National Park, South Africa. Rev. BMC Genetics. Vol.19. <https://doi.org/10.1186/s12863-018-0607-x>.
64. Rabinowitz A., Zeller K. (2010) Un modelo de conectividad de paisaje y conservación para el jaguar, *Panthera onca*, a lo largo de su distribución. Rev. Biological Conservation. Vol. 143:939–945.
65. Valera D. (2010) Conectividad de las poblaciones de jaguar (*Panthera onca*) en el noroeste de México. Tesis de Maestría en Ciencias-Recursos Bióticos. Universidad Autónoma de Querétaro. Mexico.
66. Cuervo A., Monroy O. (2012) Distribución potencial del jaguar *Panthera onca* (Carnivora: *Felidae*) en Guerrero, México: Persistencia de zonas para su conservación. Rev Biología Tropical. Vol. 60:1357–1367.
67. Bauer H., Chapronb G., Nowellc K., et al. (2015) Lion (*Panthera leo*) populations are declining rapidly across Africa, except in intensively managed areas. Rev. PNAS. Vol. 112:6.
68. Chestin I., Paltsyn M., Pereladova O., et al. (2017) Tiger re-establishment potential to former Caspian tiger (*Panthera tigris virgata*) range in Central Asia. Rev. Biological Conservation. Vol. 205. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.014>.
69. Zanin M., Palomares F., Brito D. (2015) The jaguar's patches: Viability of jaguar populations in fragmented landscapes. Journal for Nature Conservation. Vol. 23:90–97. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2014.06.003>.
70. Sollmann R., Tôrres N., Furtado M., et al. (2013) Combining camera-trapping and noninvasive genetic data in a spatial capture–recapture framework

improves density estimates for the jaguar. *Journal Biological Conservation*. Vol. 167:242–247. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.08.003>

71. Thornton D., Zeller K., Rondinini C., et al. (2016) Assessing the umbrella value of a range-wide conservartion network for jaguar (*Panthera onca*). *Journal Ecological Society of America*.
72. Barnett R., Yamaguchi N., Barnes I., et al. (2006) Lost populations and preserving genetic diversity in the lion *Panthera leo*: Implications for its ex situ conservation. *Journal Conservaton Genetic*. Vol: 7:507–514. <https://doi.org/10.1007/s10592-005-9062-0>
73. Bagatharia S., Joshi M., Pandya R., et al. (2013) Complete mitogenome of Asiatic lion resolves phylogenetic status within *Panthera*. *Journal BMC Genomics*. Vol. 14:572. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-572>
74. Morato R., Verreschi I., Guimarães M., et al. (2004) Seasonal variation in the endocrine–testicular function of captive jaguars (*Panthera onca*). *Journal Theriogenology*. Vol. 61:1273–1281. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2003.07.011>
75. Jimenez S., Howard J., Brown J., et al. (2017) Reproductive analysis of male and female captive jaguars (*Panthera onca*) in a Colombian zoological park. *Journal Theriogenology*. Vol. 89:192–200. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2016.09.049>
76. Miller C., Hebblewhite M., Petrunenko Y., et al. (2014) Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) energetic requirements: Implications for conserving wild tigers. *Journal Biological Conservation*. Vol. 170:120–129. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.012>
77. Wultsch C., Caragiulo A., Dias I., et al. (2016) Genetic Diversity and Population Structure of Mesoamerican Jaguars (*Panthera onca*): Implications for Conservation and Management. *Rev. PlosOne*. Vol. 1–25. <https://doi.org/10.5061/dryad.65610>

78. Paviolo A., Angelo C., Ferraz K., et al. (2016) A biodiversity hotspot losing its top predator: The challenge of jaguar conservation in the Atlantic Forest of South America. *Journal Scientific Reports*. Vol.6: 1–16. <https://doi.org/10.1038/srep37147>
79. Elorrieta M. (1993) Caracterización y análisis de la variabilidad genética en poblaciones españolas de tenca. Doctorado de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. España
80. García D., Cañon J., Ferreras C. (2008) Diversidad genética y establecimiento de prioridades en esquema de conservación, ejemplo de aplicación en la raza de lidia. Doctorado. Universidad Complutense de Madrid. España.
81. Charruau P., Fernandes C., Orozco P., et al. (2011) Phylogeography, genetic structure and population divergence time of cheetahs in Africa and Asia: evidence for long-term geographic isolates. *Journal Molecular Ecology*. Vol 20:706-724.
82. Arboleda C. (2008) Polimorfismo y divergencia en genes implicados en la resistencia al frío en *Drosophila*. Doctorado Genética. Universidad de Barcelona. España.
83. Piñero D., Barahona A., Eguiarte L., et al. (2008) La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México. *Capital natural de México*, Vol. 1: 415-435.
84. Medarde N. (2013) La zona de polimorfismo cromosómico 'Barcelona' de *Mus musculus domesticus* Schwarz y Schwarz, 1943: dinámica espacio-temporal de su estructura y efecto de las fusiones robertsonianas sobre la espermatogénesis. Doctorado en Biología. Universidad autónoma de Barcelona. España.
85. Garrido T., Vasquez E. (2013) Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje. *Rev. Mexicana de biodiversidad*. Vol. 84:1031-1054.

86. United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division (2017). World Population Prospects: The 2017 Revision, Volume 2: Demographic Profiles.
87. Oliva F. (2006) Biología y conservación de *Alphanius iberus* (Valenciennes, 1846) en la Regio de Murcia. Universidad de Murcia.
88. UNEP-WCMC (2014) Checklist of CITES species. CITES Secretariat. Geneva. Switzerland.

9. ANEXOS

Anexo 1

Datos de microsatélites y genes mitocondriales analizados en los documentos. Las celdas resaltadas corresponden a los marcadores analizados en el mayor número de referencias.

	NOMBRE	NÚMERO DE REFERENCIA
MICROSATÉLITES	FCA005	46, 54
	FCA006	52
	FCA008	52, 54, 18
	FCA014	52
	FCA024	18
	FCA031	49
	FCA032	61, 54, 56, 76
	FCA043	46, 54, 51, 18
	FCA044	54
	FCA045	18
	FCA069	49, 52, 54
	FCA075	49, 61, 76
	FCA077	61, 52, 54, 56
	FCA085	49, 52
	FCA090	54, 48
	FCA091	52, 46, 54
	FCA094	61, 54, 56
	FCA096	49, 54, 18, 76
	FCA097	61
	FCA098	52
	FCA100	76
	FCA105	52, 54, 56
	FCA113	49
	FCA123	54
	FCA124	76
	FCA126	49, 61, 52, 54, 48, 18, 76
	FCA129	52, 54
	FCA132	76
	FCA136	18
	FCA139	52, 54
FCA161	46, 54, 56	
FCA176	54, 18	
FCA201	54	

FCA205	61, 52
FCA208	61, 52, 76
FCA211	52, 46, 54
FCA212	54, 76
FCA220	54
FCA224	52, 61
FCA225	18, 76
FCA229	52, 54, 76
FCA230	52
FCA232	48, 51
FCA242	54
FCA247	61, 52
FCA272	48
FCA275	49, 61, 76
FCA281	52
FCA290	54
FCA293	54
FCA294	18
FCA304	46, 54, 56, 48, 51
FCA310	49, 54
FCA391	52, 54, 56, 51, 18
FCA441	52, 54, 56, 51
FCA453	49
FCA506	49, 18
FCA672	48
FCA723	56
E6	46
E7	46
E21	46
HDZ57	46
HDZ64	46
HDZ463	46
HDZ481	46
HDZ700	46
HDZ859	46
HDZ993	46
F41	48
F42	54, 56
F53	51
F85	51
F124	56

	D06	56
	6HDZ089	56
	PttA2	48
	PttE5	48
	PttEF4	48
	PttD5	48, 51
	PUN100	48
	PUN327	48
MITOCONDRIALES	12S	52, 53
	16S	52, 53
	PanCOI-F	45
	PanCOI-R	45
	NADH5	7

Anexo 2

Valores mínimos y máximos de los estimadores de variación. El valor de n es el número de documentos de los que se tomaron los datos. Los valores de los estimadores se ubican en la parte superior de las casillas destacados con negrilla. Las ubicaciones geográficas se encuentran en la parte inferior de las casillas asignadas al menor y mayor valores respectivamente. Los valores y las ubicaciones geográficas están divididos por un /. El primer valor de izquierda a derecha representa el valor mínimo y el segundo representa el valor máximo del estimador.

	Microsatélites n=12			Mitocondriales n= 5		
	<i>P. leo</i>	<i>P. tigris</i>	<i>P. onca</i>	<i>P. leo</i>	<i>P. tigris</i>	<i>P. onca</i>
Heterocigosidad observada (Ho)	0,38 / 0,74 Namibia y Save valley / Garamba, Rep. Congo	0,46 / 0,61 Suklaphanta / Oeste Primorye	0,52 / 0,73 México / Brasil		0,455 China	
# sitios segregantes (S)	43 oeste y centro áfrica	0 / 11		16 Zambia		57 / 151 Bolivia / Amazonas Perú y Colombia
# haplotipos (h)	15 Oeste y centro áfrica	0 / 8	22 Colombia/Perú/Bolivia	8 / 12 Zambia /África		3 / 12 América central / Amazonas Perú/Colombia
# mutaciones (ETha)						65 / 189 Bolivia / Amazonas Perú y Colombia
Diversidad nucleotídica (π)	0,102 Oeste y centro áfrica	0 / 0, 0044	0.00771 / 0.00010 Colombia/Perú/Bolivia	0,0066 África		0,044 / 0,148 Bolivia - América central
Diversidad haplotípica (H)	0,966 Sur áfrica			0.7319 / 0.0174 Zambia		0,904 / 1 Llanos Colombia / Bolivia-Amazonas-América central

Valor promedio de F_{ST}	0,063 / 0,736 Sur Krugen / Oeste áfrica	0,14 / 0,60 Nephal / India	0,007 / 0,09 Colombia/Perú/B olivia - Mesoamérica	0,047499 / 0,92 África / Zambia		
Flujo genético mod isla			14,45 Colombia/Perú/B olivia			
Flujo genético mod n- dimensionar			6,42 Colombia/Perú/B olivia			
Índice de fijación F_{IS}	-0,204 / 0,182 Benin / Luangwa, Zambia	-0,03 / 0,23 Chitwan / India	-0,08 / 0,13 Guatemala - México			
Tasa de mutación (Mu)			0,0056 Colombia/Perú/B olivia			

Anexo 3.

Revistas de las que se tomaron los documentos analizados y número de publicaciones obtenidas de cada revista.

Revista	Numero de publicaciones
<i>PLosone</i>	10
<i>Biological conservation</i>	7
<i>BMC genetics</i>	3
<i>Integrative zoology</i>	2
<i>Theriogenology</i>	2
<i>Molecular ecology</i>	2
<i>Ecological society of America</i>	1
<i>European journal of wildlife reserch</i>	1
<i>Animal biodiversity and conservation</i>	1
<i>Scientific reports</i>	1
<i>Journal of biogeography</i>	1
<i>Conservation genetics</i>	1
<i>Springerplus</i>	1
<i>Journal of heredity</i>	1
<i>PLosgenetic</i>	1
<i>PNAS</i>	1
<i>Journal for nature conservation</i>	1
<i>Revista de biología tropical</i>	1