
ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD GENÉTICA EN POBLACIONES MANEJADAS DE CHIGÜIRE EN LOS LLANOS VENEZOLANOS

Pedro A. Borges-Landáez, Giselle Perdomo y Emilio A. Herrera

RESUMEN

Los llanos venezolanos están compuestos mayoritariamente por terrenos dedicados a la agricultura y la ganadería. La protección de su fauna silvestre depende considerablemente del interés y las posibilidades de los propietarios de las tierras. Como consecuencia, la presión de cacería varía grandemente, resultando en poblaciones animales dispersas con barreras potenciales al flujo génico entre ellas. En 1968 el gobierno nacional implementó un programa para el uso sustentable del chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*) que ha sido generalmente exitoso en el mantenimiento de los tamaños poblacionales. Sin embargo los efectos genéticos del programa se desconocen. El objetivo de este estudio fue caracterizar la estructura y variabilidad genética de poblaciones de chigüire en el área bajo manejo, a fin de evaluar el éxito del mismo en cuanto a preservación de

la diversidad genética y por consiguiente la viabilidad a largo plazo. Se encontró un 29% de variación genética atribuible a la distribución en fincas (hatos), estando correlacionadas las distancias geográficas y genéticas entre los mismos. Los resultados sugieren riesgos para la conservación de la especie debido al aislamiento genético. Sin embargo, estos resultados podrían ser explicados por una combinación de razones naturales y antropogénicas, factores no excluyentes y difíciles de separar en el presente. La forma en la que estos patrones cambian en el tiempo depende predeciblemente de la naturaleza y grado de contribución de ambos factores. Se propone un esquema para evaluar los efectos genéticos del programa de manejo mediante el establecimiento de hipótesis específicas a probar en el futuro.

Introducción

Uno de los problemas más apremiantes en la conservación de las especies es la pérdida de diversidad genética en sus poblaciones (Frankham, 1996). La diversidad genética confiere 'vigor híbrido' a los individuos, al tiempo que aumenta la adecuación promedio y el potencial evolutivo de las poblaciones, acrecentando su capacidad para 'enfrentar' cambios ambientales (Cnrorkrak y Roff, 1999; Reed y Frankham, 2003). Sin embargo, la diversidad genética se puede reducir o perder cuando las poblaciones se hacen muy pequeñas o se fragmentan, produciéndose entonces subpoblaciones en las que queda sólo una muestra de la diversidad genética original (Frankham, 1996). La variabi-

lidad genética se pierde en estos casos por deriva génica y endogamia.

Una población puede recibir nuevos alelos a través de varios mecanismos: mutaciones, recombinación genética e inmigración; y los pierde por deriva génica y emigración. En ausencia de selección y de restricciones al flujo génico, cualquier cambio originado en una población se extiende hacia otras, generando una distribución geográfica al azar de alelos en el espacio ocupado por dichas poblaciones. El flujo génico se puede ver restringido por factores naturales (ríos, montañas o distancia geográfica, entre otros) o antropogénicos (carreteras, zonas pobladas, destrucción de hábitat o presión de cacería, entre otros). Dichas restricciones pueden generar un patrón espacial de la distribución de

los alelos, que es lo que se conoce como estructura genética o distribución no aleatoria de alelos en el espacio. La manera cómo estos patrones cambian en el tiempo depende de forma predecible de la importancia relativa de estos dos tipos de factores, naturales y antropogénicos. Es por esto que es importante hacer seguimiento a los cambios en la distribución espacial de los alelos a través del tiempo para evaluar el papel de factores antropogénicos que podrían amenazar la viabilidad de las poblaciones. Esto permitirá tomar las medidas de conservación oportunas, especialmente si se trata de poblaciones bajo programas de aprovechamiento sustentable.

Un caso de fragmentación de poblaciones animales puede darse cuando sólo porciones de éstas son manejadas,

mientras otras no lo son. Si el manejo mantiene las poblaciones en niveles aceptables mientras su ausencia lleva a extinciones locales, podrían generarse una serie de subpoblaciones (en efecto, islas) entre las cuales el flujo génico se ve fuertemente restringido, con la consecuente pérdida de diversidad genética.

En Venezuela, el chigüire o capibara, *Hydrochoerus hydrochaeris*, roedor grande (50kg en promedio) común en las sabanas inundables de los Llanos, ha estado sujeto a explotación comercial desde tiempos coloniales (Ojasti, 1991). Su carne es muy apreciada en la época de Semana Santa en los estados del Sur y Centro del país. El programa de manejo del chigüire en Venezuela se ha venido aplicando desde finales de la década de 1960, según el plan diseñado por Ojasti, quien

PALABRAS CLAVE / Conservación / Chigüire / Estructura Genética / *Hydrochoerus hydrochaeris* / Llanos Venezolanos /

Recibido: 16/03/2011. Modificado: 23/02/2012. Aceptado: 01/03/2012.

Pedro A. Borges Landáez. Licenciado en Biología, Universidad Simón Bolívar (USB), Venezuela. Doctor en Ciencias Biológicas, The University of Sydney, Aus-

tralia. Asesor, Ministerio del Poder Popular para la Ciencia, la Tecnología y la Innovación (MPPCTI), Venezuela. Dirección: MPPCIT. Esquina del Chorro, Caracas,

Venezuela. e-mail: pedroabl@yahoo.com

Giselle Perdomo. Licenciada en Biología, USB, Venezuela. Estudiante de Doctorado, Monash University, Australia.

Emilio A. Herrera. Licenciado en Biología, USB, Venezuela. Ph.D. en Zoología, Oxford University, RU. Profesor, USB, Venezuela.

STRUCTURE AND GENETIC DIVERSITY IN MANAGED POPULATIONS OF CAPYBARAS IN THE VENEZUELA FLOODPLAINS

Pedro A. Borges-Landáez, Giselle Perdomo and Emilio A. Herrera

SUMMARY

*In the Venezuelan floodplains, a primarily cattle production area, the protection of wildlife depends considerably on the interest and possibilities of the landowners. Consequently, hunting pressure varies widely, resulting in dispersed populations with potential gene flow barriers between them. In 1968 the national government implemented a program for the sustainable use of capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), which has been generally successful in terms of maintaining population sizes. However, the genetic effects of the program are unknown. The aim of this study was to characterize genetic vari-*

ability and structure within the management program area, in order to evaluate its suitability for the preservation of genetic diversity. Overall results suggest a potential conservation risk due to genetic isolation; however, the observed pattern could be generated by natural and anthropogenic factors that are difficult to tell apart with the present data. The way in which this pattern changes in time depends on the nature and degree of contribution of both factors. A key to further evaluate the genetic effects of the management program is proposed, establishing specific hypotheses to test in the future.

ESTRUTURA E DIVERSIDADE GENÉTICA EM POPULAÇÕES MANEJADAS DE CAPIVARAS NAS PLANÍCIES VENEZUELANOS

Pedro A. Borges-Landáez, Giselle Perdomo e Emilio A. Herrera

RESUMO

*As planícies venezuelanas estão compostas predominantemente por terrenos dedicados à agricultura e à criação de gado. A proteção da sua fauna silvestre depende consideravelmente do interesse e das possibilidades dos proprietários das terras. Como consequência, a pressão pela caça varia grandemente, resultando em populações de animais dispersas com barreiras potenciais ao fluxo gênico entre elas. Em 1968 o governo nacional implementou um programa para o uso sustentável da capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) que tem sido geralmente exitoso na manutenção dos tamanhos populacionais. No entanto os efeitos genéticos do programa se desconhecem. O objetivo deste estudo foi caracterizar a estrutura e variabilidade genética na área sob manejo, com o fim de avaliar o êxito do mesmo quanto a preservação da diversidade genética e*

consequentemente a viabilidade no longo prazo. Encontrou-se 29% de variação genética atribuível à distribuição em fazendas (ou sítios), estando correlacionadas às distâncias geográficas e genéticas entre os mesmos. Os resultados sugerem riscos para a conservação da espécie devido ao isolamento genético. No entanto, estes resultados poderiam ser explicados por uma combinação de razões naturais e antropogênicas, fatores não excludentes e difíceis de separar no presente. A forma em que estes padrões mudam no tempo depende previsivelmente da natureza e do grau de contribuição de ambos os fatores. Propõe-se um esquema para avaliar os efeitos genéticos do programa de manejo mediante o estabelecimento de hipóteses específicas a serem testadas no futuro.

lo basó en su ya clásico estudio de la biología y dinámica poblacional de este roedor (Ojasti, 1973). El programa lo conduce actualmente la Oficina Nacional de Diversidad Biológica (ONDB) del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente (MPPA) y se restringe a los estados llaneros de Apure, Barinas, Cojedes y Portuguesa.

Para participar en el programa, el ható interesado introduce una solicitud en la ONDB, oficina que envía un grupo de funcionarios a hacer un censo por conteo directo de la población de chigüires, lo cual es posible debido al tamaño del animal, a su docilidad, al hecho de que es parcialmente diurno, y al hábitat de sabana en el que es abundante (Herrera, 1999). Si la población excede un míni-

mo previamente establecido, llamado pie de cría, se permite sacrificar el 20% de la población. La ley sólo permite la explotación del chigüire bajo este programa, es decir, no se otorgan licencias de cacería deportiva para este roedor. Sin embargo, es sabido que en muchas fincas ubicadas dentro del rango de distribución del chigüire, la actividad productiva se limita al ganado vacuno sin aprovechamiento de la fauna silvestre, ocurriendo en algunas de ellas una aparente tolerancia de la cacería furtiva. Esta situación, en la que el manejo se da en forma parcial, donde algunas fincas (hatos) protegen y explotan las poblaciones de chigüire mientras en otras existe una cacería indiscriminada, ha llevado a reducciones importantes

en algunas de esas poblaciones. Esto abre la posibilidad de que se hayan producido islas poblacionales, con poco flujo genético entre ellas, típicas de poblaciones fragmentadas. Por este motivo se planteó el presente estudio, en el que se evaluó la variabilidad genética en cinco poblaciones de chigüire sujetas a manejo y se estimó la distancia genética entre ellas, con el fin de generar datos de base que permitan hacer seguimiento a la eficacia del programa de manejo en cuanto a la preservación de la diversidad genética de la especie. Para esto usamos secuencias de la primera región hipervariable del ADN mitocondrial (ADNmt, HV1 del *D-loop*) como marcador genético en una muestra de chigüires de cada población.

Materiales y Métodos

Para obtener el material necesario para el presente estudio, se aprovechó la cosecha anual de chigüires autorizada por la ONDB. Fueron escogidos cinco hatos que abarcan una buena proporción del área comprendida por el programa de manejo del chigüire, en los cuales se recolectaron muestras de 153 individuos (Figura 1, Tabla I). Las fincas escogidas fueron los hatos El Cedral y El Frío, ambos en 2006, y el ható Santa Luisa (en 2007), donde se obtuvieron muestras frescas (~1cm³) tomadas de músculo esquelético y preservadas en etanol absoluto a temperatura ambiente por 2-3 días, para luego ser almacenadas a -20°C

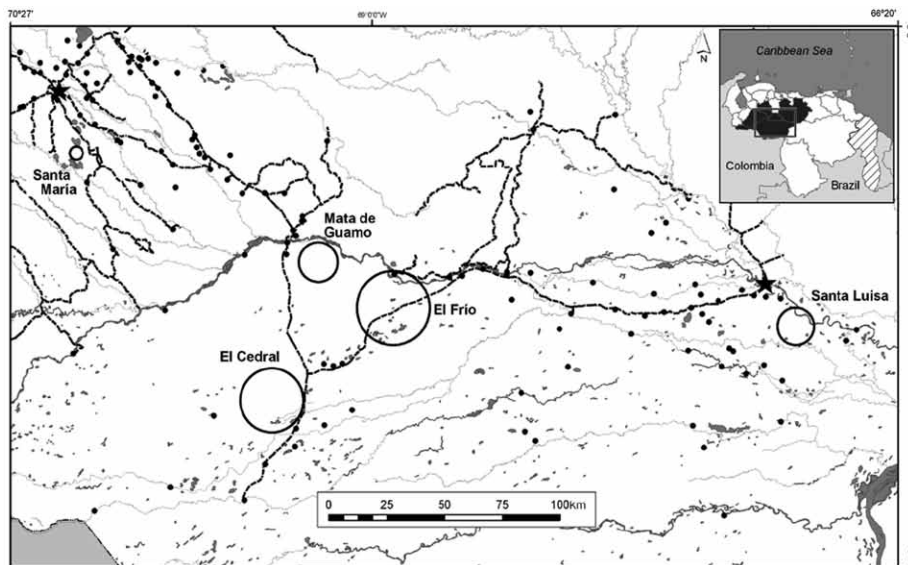


Figura 1. Hatos en los cuales se tomaron las muestras para este estudio. Los círculos representan aproximadamente la ubicación de los hatos mientras que el área de los mismos corresponde al área del hato en la escala del mapa. Las carreteras pavimentadas se muestran como líneas negras intermitentes mientras que los ríos y otros cuerpos de agua aparecen en gris. Los puntos y las estrellas señalan pueblos de menos o más de 150000 habitantes, respectivamente. El mapa de Venezuela en la esquina muestra la ubicación relativa del área mapeada (rectángulo) y los estados en los cuales se lleva a cabo el programa de manejo (en negro).

TABLA I
ÍNDICES DE DIVERSIDAD Y DESCRIPTORES DE LAS CINCO POBLACIONES DE CHIGÜIRES ESTUDIADAS EN ESTE TRABAJO

Localidad	Área (×10 ³ ha)	Coordenadas	Población de chigüires (censo 2006)	n	n _h	n _{ph}	PS	GD	π (%)	Haplotipos presentes
El Cedral	53	7°25'N-69°20'O	8149	29	4	-	7	0,63	0,32	2,3,6,8
El Frio	69	7°47'N-68°53'O	9911	34	7	2	20	0,77	0,89	2,3,5,6,8,9,10
Mata de Guamo	22	7°58'N-69°13'O	3883	19	4	1	20	0,72	1,27	3,5,6,7
Santa Luisa	20	7°41'N-67°31'O	7424	29	4	2	7	0,50	0,31	1,2,3,4
Santa María	3	8°19'N-70°16'O	2991	42	2	-	1	0,44	0,08	2,6
Total	168	-	32358	153	10	5	23	0,76	0,65	-

n: tamaño de la muestra, n_h: número de haplotipos, n_{ph}: número de haplotipos privados, PS: número de sitios polimórficos, GD: diversidad genética (heterocigosidad), π: diversidad de nucleótidos. Los haplotipos privados se muestran en negritas.

en el laboratorio de genética de poblaciones de la Universidad Simón Bolívar en Caracas. En 2006 y 2007 se tomaron también muestras en el hato Santa María y en 2006 en Mata de Guamo, esta vez piezas de ~4cm³ de tejido muscular ya seco y salado, tal como se preserva tradicionalmente para el consumo humano. Los trozos de tejido salado se mantuvieron en bolsas de papel individuales por varios días hasta ser almacenadas en un desecador a temperatura ambiente.

Protocolo de laboratorio

El ADN se extrajo con el kit *Promega Wizard SV DNA*

Purification System. Las muestras saladas fueron desaladas previamente incubándolas en 1ml de TBE por 4h y luego lavándolas varias veces en el mismo buffer.

Para la PCR, se usaron los siguientes cebadores (*primers*) de la región HV1 del D-loop del ADNmt del chigüire:

HV1-F1: CCCACCATCAG-TACCCAAAA

HV1-R2: CGAGATGTCTT-ATTTAAGGGGAAC

Estos cebadores fueron diseñados en base a secuencias de la misma región en una especie filogenéticamente cercana (*Cavia porcellus*, GenBank NC_000884). La reacción de

PCR consistió de lo siguiente: 11,5μl de Promega PCR Mastermix mezclados con 1μl del ADN de la muestra, 0,5μl de cada cebador y 4μl de agua libre de nucleasas. Se utilizó un programa tipo *touchdown* que consiste en iniciar los ciclos a una temperatura alta para asegurar especificidad en la reacción, para luego bajarla en cada ciclo hasta alcanzar la temperatura adecuada para la amplificación. Se utilizó un termociclador PTC-100 (MJ Research) con el siguiente programa: 5min a 95°C; 11 ciclos con 15s a 94°C, 15s comenzando a 61°C y bajando 0,5°C luego de cada ciclo, y 1min a 72°C; luego 29 ciclos con 15s

a 94°C, 15s a la temperatura de enlace (*annealing*) de 56°C y 1min a 72°C; con un ciclo de elongación final 10min a 72°C. Los productos de PCR fueron purificados y secuenciados en ambas direcciones (sentido y antisentido) en el servicio Macrogen (Seúl, Corea), obteniéndose dos secuencias para cada animal.

Análisis de datos

Las ambigüedades en la secuenciación fueron corregidas comparando las secuencias sentido y antisentido utilizando el programa Bioedit (Hall, 1999), hasta generar una secuencia consenso para cada animal. Luego, las secuencias fueron alineadas utilizando Clustal_X (Thompson *et al.*, 1997). Con las secuencias 'limpias', calculamos los índices de diversidad e hicimos un análisis de varianza molecular (AMOVA; Excoffier *et al.*, 1992) utilizando Arlequin 2.0 (Schneider *et al.*, 2002).

Para evaluar la relación entre distancia geográfica y distancia genética, se aplicó un test de Mantel sobre los F_{st} linearizados (Slatkin y Hudson, 1991) y el logaritmo natural de las distancias geográficas utilizado XLStata (Versión 2007.4, Addinsoft, Nueva York, EEUU).

Finalmente, a fin de evaluar las posibles relaciones evolutivas entre los haplotipos, se construyó una red de mutaciones mínimas con los haplotipos encontrados en la población utilizando el programa TCS 1.21, (Clement *et al.*, 2000) y un árbol de máxima parsimonia, con *Cavia porcellus* (secuencia obtenida de GenBank, AJ222767, D'Erchia *et al.*, 1996) como grupo externo, mediante el programa MEGA5 (Tamura *et al.*, 2011).

Resultados

Se secuenciaron 545 pares de bases (pb) de 153 animales, encontrándose diez haplotipos diferentes (GenBank *Accession Numbers* EU149767 a EU149776, Tabla II). Al hacer un *B last* en el Gen-

TABLA II
SECUENCIA Y SITIOS POLIMÓRFICOS DE LOS HAPLOTIPOS DEL MARCADOR
GENÉTICO UTILIZADO EN ESTE ESTUDIO (REGIÓN HIPERVARIABLE DEL ADN
MITOCONDRIAL (ADNmt, HV1 del D-loop)

Haplotipo	Posiciones polimórficas																n (%)							
	29	41	42	47	121	204	223	226	246	267	269	285	287	290	293	359		361	364	388	402	458	532	533
1	T	A	C	C	A	T	C	A	C	T	C	C	A	T	C	A	C	C	T	A	C	T	G	20 (13)
2	.	.	.	T	G	.	.	T	C	55 (36)
3	C	G	.	C	.	13 (8)
4	G	1 (1)
5	C	G	T	.	.	C	.	.	C	A	T	G	A	T	.	T	.	C	.	.	.	C	A	4 (3)
6	.	.	.	T	G	.	.	T	T	C	47 (31)
7	T	.	.	4 (3)
8	G	C	.	.	C	.	5 (3)
9	C	G	T	.	.	C	.	.	C	A	T	G	A	T	.	.	.	C	.	.	C	A	2 (1)	
10	T	C	.	.	C	A	2 (1)	

n(%): número de individuos con el haplotipo (% del total de la muestra).

Secuencia completa del Haplotipo 1 (las diferencias entre esta secuencia y la de los otros haplotipos se muestran arriba).
GenBank Accession Number EU149767.

1	CTGAAATTCCT	CATTAAACTA	TTCCTTGGTT	ACAAAATACA	ACATCACCAT	ATTCATATATA
61	TGTCCTTACG	CACATCTATA	TATTTATGTA	CTTCGTGCAT	TAATGCATGT	CCCCATGAAC
121	AAATGTACTA	GTACATAATA	TGTAAGGAGT	ACATAAACCA	TCATATGTAT	AATCAACATT
181	AACCTATTTT	CCCCATGAAT	ATTTAGCATG	TACACTAATC	TACATAAGTG	CATAAACCAT
241	TATAACCTTA	AGCCACTAAA	CAAGAATACC	AATACGACTA	TTCACCACCT	AACACAATTA
301	TTCTATTTGA	CATAAGACAT	ACATTCCATC	GTTAGACATG	CACCATTAAG	TCAAATCAAT
361	CCTCGTCCAT	ATGCCTATCC	CCTACCATTA	ATCAACCTCA	TAATCTACCA	TCCTCCGTGA
421	AACCAGCAAC	CCGCTAGACA	GGGATCCCTC	TGCTCGCCCC	GGGCCATAA	CTCGTGGGGG
481	TTTCTAAACT	TGATCTTTAA	GAGACATCTG	GTTCTTACTT	CAGGGCCATA	ATGTTATACC
541	CGCTC					

TABLA III
VALORES DE F_{ST} (BAJO LA DIAGONAL) Y DISTANCIAS GEOGRÁFICAS
(km, SOBRE LA DIAGONAL) ENTRE LAS POBLACIONES

	El Cedral	El Frío	Mata de Guamo	Santa Luisa	Santa María
El Cedral	-	55	63	202	144
El Frío	0,022	-	57	149	174
Mata de Guamo	0,162**	0,053*	-	190	122
Santa Luisa	0,382**	0,331**	0,386**	-	311
Santa María	0,028	0,156**	0,348**	0,484**	-

Valores significativos de F_{st} se muestran en negritas (* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$).

Bank para encontrar secuencias similares, la secuencia de mayor similitud (>80%), fue la región hipervariable de

la región de control de *Cavia porcellus*, la especie usada para diseñar los cebadores, evidencia ésta de que efecti-

vamente se amplificó la secuencia seleccionada como marcador. La composición nucleotídica de la muestra fue 26, 30, 32 y 12% para C, T, A y G respectivamente. Se identificaron 23 sitios polimórficos, que corresponden al 4% de todos los sitios, con 21 transiciones (cambios de A a T y *viceversa*) y 2 transversiones (cambios de G a C y *viceversa*), todas con dos estados. Las diferencias entre los haplotipos van de 1 a 16 nucleótidos (Tabla II).

De los 10 haplotipos encontrados, dos constituyeron el 67% del total de las muestras (haplotipo 1, 36% y haplotipo 5, 31%; Tabla II). Todas las medidas concordaron en que Santa María es la lo-

calidad con la menor diversidad genética, mientras la población de El Frío tiene el mayor número de haplotipos (Tabla I). La diversidad genética (heterocigosidad) para el total de la muestra fue 0,76 y la diversidad nucleotídica alcanzó 0,65%. Cinco haplotipos resultaron 'privados', es decir, estuvieron presentes en una sola de las poblaciones, y fueron encontrados en tres de los cinco hatos. Todos los haplotipos privados menos uno fueron detectados en más de un animal, lo que hace difícil atribuir su presencia a errores de procedimiento (Tabla II).

Se detectaron restricciones al flujo génico; es decir, la distribución espacial de los haplotipos no fue al azar (AMOVA, Φ_{st} global = 0,285, $P < 0,0001$, $df = 152$). La variabilidad entre poblaciones constituyó el 29% de la variabilidad total en la muestra. Siete de los diez valores de F_{st} (una medida de distancia genética) fueron significativamente diferentes de 0 (Tabla III). Las distancias genéticas y geográficas entre las poblaciones presentaron una correlación positiva significativa (test de Mantel, $N = 153$, $r = 0,778$, $P = 0,0070$, Figura 2).

Tanto la red de mutaciones mínimas como el árbol de máxima parsimonia (Figuras 3 y 4) muestran dos grupos de haplotipos bien diferenciados: H5 y H9 por un lado y todos los otros haplotipos por el otro. El análisis de máxima parsimonia mostró alta consistencia en cuanto a estos resultados. No existe relación aparente entre esta división, u otros aspectos de la topología general del árbol, y la distribución espacial de los haplotipos.

Discusión

Se reportan por primera vez secuencias para la región HV1 del D-loop del chigüi-

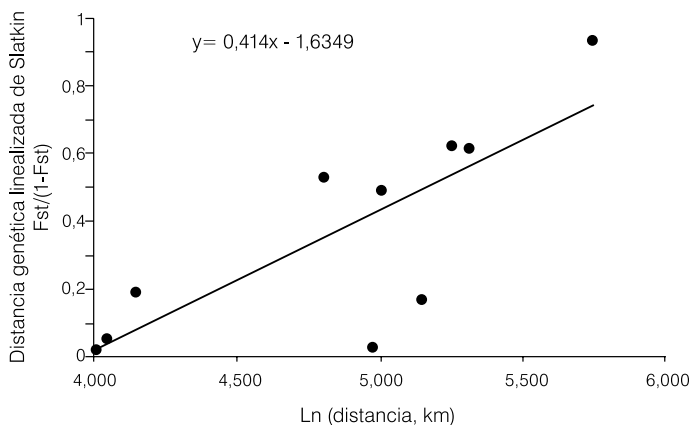


Figura 2. Relación entre las distancias genéticas y geográficas entre pares de poblaciones (hatos).

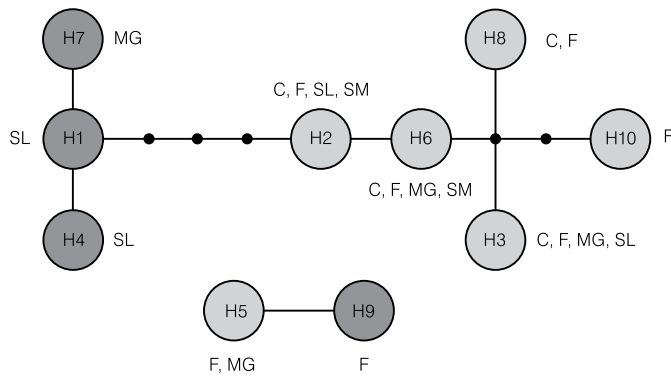


Figura 3. Red de mutaciones mínimas. La red (*minimum spanning network*) se construyó minimizando el número de cambios (mutaciones) necesarias para conectar a los haplotipos en una red evolutiva (red de ascendencia-descendencia). Los círculos representan los haplotipos, los círculos oscuros representan haplotipos privados. Los puntos indican haplotipos hipotéticos que no se encontraron en la muestra. H5 y H9 se representan fuera de la red principal debido a que dada la magnitud de las diferencias con cualquiera de los otros haplotipos (entre 11 y 16 posiciones diferentes, promedio= 13) no se puede establecer una conexión concluyente con ninguno de ellos en específico. Los hats en los cuales se encontraron los haplotipos son identificados por sus iniciales, F: El Frío, SL: Santa Luisa, MG: Mata de Guamo, C: El Cedral, SM: Santa María.

re, una especie de importancia ecológica, económica y cultural en muchos países de Sur América. Dichas secuencias resultaron tener una diversidad nucleotídica relativamente baja (0,65%) en los cinco hatos estudiados, comparado con la diversidad de esa misma región del ADN mitocondrial en otras especies de roedores (1,94%; Tabla IV) o en herbívoros de nicho similar como hipopótamos (*Hippopotamus amphibius*, 1,52-1,92%; Okello

et al., 2005) o antílopes (*Hippotragus equinus*: 1,92%; Alpers *et al.*, 2004). La relación de haplotipos encontrados a individuos muestreados y la de sitios polimórficos a número total de sitios fueron bajas (Tabla IV). Al comparar los valores de relación de haplotipos a individuos aquí reportados con otros 13 estudios similares en especies de roedores (Tabla IV), la encontrada en el presente trabajo para chigüires en los Llanos de Ve-

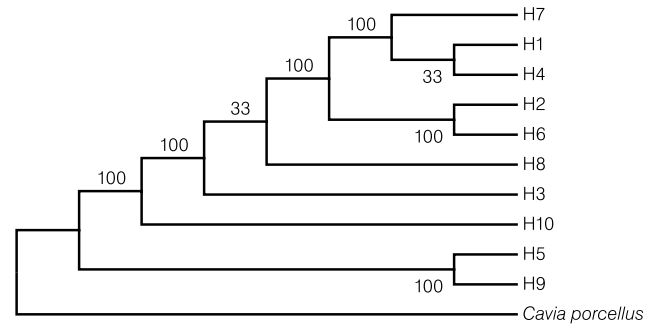


Figura 4. Árbol de máxima parsimonia. El árbol fue generado por métodos de máxima parsimonia utilizando a *Cavia porcellus* como grupo externo. Se presenta el árbol consenso de los 9 árboles más parsimoniosos encontrados. El índice de consistencia fue de 0,995 y el de retención fue de 0,920. El porcentaje de árboles consistentes con cada bifurcación se muestra en el lugar correspondiente. El árbol fue generado mediante el algoritmo de intercambio de vecinos próximos (*close-neighbour-interchange*; Nei y Kumar, 2000) con un nivel de búsqueda de 0 en el cual los árboles iniciales fueron obtenidos con la adición aleatoria de secuencias (1000 réplicas).

nezuela resultó la segunda más baja. Sin embargo, la proporción de haplotipos depende de la escala de muestreo en relación a la capacidad de dispersión de la especie, así como del largo de la secuencia utilizada, de modo que las comparaciones entre estudios no pueden hacerse de forma directa y deben ser evaluadas con gran cuidado.

Aunque no existen datos sólidos en este respecto, información anecdótica hace presumir la ocurrencia de cuellos de botella poblaciona-

les de diferente intensidad, duración y fecha en los hatos incluidos en el estudio. Esto podría generar patrones genéticos confusos, conduciendo a una interpretación engañosa de los resultados. Sin embargo, si los cuellos de botella hubieran sido determinantes en los patrones actuales de diversidad genética en las poblaciones de chigüires evaluadas, no se esperaría hallar la correlación entre distancias geográficas y genéticas encontrada. Los presentes resultados indican que los cuellos de botella, si en efecto ocu-

TABLA IV
DIVERSIDAD GENÉTICA EN ESTUDIOS DE LA REGIÓN DE CONTROL DEL ADNmt EN ROEDORES

Especie	Peso promedio (kg)	Sitios totales (A)	Sitios polimórficos (B)	B/A (%)	Individuos (C)	Haplotipos (D)	Proporción de haplotipos (D/C*100)	H global	π global (%)	Φ_{st}	Referencia
<i>Zapus hudsonius</i>	0,02	374	28	7	332	25	8			0,890	King <i>et al.</i> , 2006
<i>Sciurus vulgaris</i>	0,30	378	34	9	70	23	33	0,86	6,10	0,041	Trizio <i>et al.</i> , 2005
<i>Hypogeomys antimena</i>	1,20	465	10	2	97	4	4			0,290	Sommer <i>et al.</i> , 2003
<i>Cricetus cricetus</i>	0,60	337	17	5	145	19	13	0,36	0,24		Neumann <i>et al.</i> , 2005
<i>Castor fiber</i>	22,50	490	42	9	152	16	11		2,90		Durka <i>et al.</i> , 2005
<i>Pseudomys oralis</i>	0,10	260	25	10	72	11	15			0,571	Jerry <i>et al.</i> , 1998
<i>Neotoma micropus</i>	0,25	967	60	6	114	42	37	0,97	0,80		Méndez-Harclerode <i>et al.</i> , 2005
<i>Apodemus speciosus</i>	0,04	350	41	12	221	35	16			0,430	Hirota <i>et al.</i> , 2004
<i>Cricetulus triton</i>	0,16	505	60	12	110	39	35	0,94	1,70		Xie y Zhang, 2005
<i>Lemus sibiricus</i>	0,08	380	39	10	346	49	14	0,82	2,30		Ehrich y Stenseth, 2001
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0,03	500	8	2	120	26	22				Aars <i>et al.</i> , 1998
<i>Sciurus vulgaris</i>	0,30	536	37	7	207	26	13			0,681	Barratt <i>et al.</i> , 1999
<i>Dipodomys stephensi</i>	0,06	645	53	8	61	33	54		0,83		Metcalfe <i>et al.</i> , 2001
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	59,00	545	23	4	153	10	6	0,76	0,65	0,285	Este estudio
Mediana	0,20	478	36	8	133	26	15	0,84	1,27	0,430	
Nuestro percentil	100%	85%	23%	15%	69%	8%	8%	20%	14%	17%	

TABLA V
CLAVE PARA EVALUAR LOS EFECTOS GENÉTICOS DEL PROGRAMA
DE MANEJO DE CHIGÜIRES EN VENEZUELA

	Estructura genética (AMOVA)	Correlación entre distancia genética y geográfica (Test de Mantel)	Pendiente de la regresión genética-geográfica	
A- <i>Aislamiento por distancia</i> : El flujo génico no está interrumpido pero hay restricciones proporcionales a la distancia debido al tiempo que le toma a un haplotipo para moverse entre hatos.	No varía	No varía	No varía	No hay riesgo: las restricciones al flujo génico son naturales.
B- <i>Flujo génico interrumpido por cacería furtiva</i> : Ningún haplotipo puede moverse de un hato a otro porque todos los animales en dispersión mueren por cacería. Los hatos son islas genéticas sin flujo génico entre ellos.	Aumenta	Decrece gradualmente hasta cero (0)	Decrece gradualmente hasta hacerse cero (0)	Riesgo alto: El tamaño efectivo de la población decrece rápidamente y genera un aumento en la depresión por endogamia con la consecuente reducción del potencial adaptativo.
C- <i>Aislamiento por distancia y presión por cacería furtiva proporcional a la distancia</i> : La probabilidad de los haplotipos de moverse de un hato a otro se ve reducida por cacería furtiva pero la reducción es proporcional a la distancia entre hatos.	Aumenta	No varía	Aumenta	Riesgo moderado: Hay restricciones antropogénicas al flujo génico pero éste no está interrumpido del todo. El tamaño efectivo de la población disminuye.
D- <i>Aislamiento por distancia y presión por cacería furtiva no proporcional a la distancia</i> : La probabilidad de los haplotipos de moverse de un hato a otro se ve reducida por cacería furtiva y la reducción es independiente de la distancia entre hatos.	Aumenta	No varía	No varía	Riesgo moderado: Hay restricciones antropogénicas al flujo génico pero éste no está interrumpido del todo. El tamaño efectivo de la población disminuye.

rrieron, no fueron determinantes en los patrones genéticos observados.

Los datos obtenidos se basan en ADN mitocondrial, de modo que sólo reflejan directamente los procesos que afectan a las hembras. Extrapolar estos datos a toda la población implica suponer que no hay diferencias significativas en los patrones de dispersión entre sexos en los hatos estudiados. Aunque a la escala de este trabajo (cientos de km) no hay estudios que apoyen esta suposición, existen datos que sugieren que ambos sexos se dispersan por igual a una escala de 3-6km (Herrera, 1992). Estudios posteriores en ambiente similar, pero con diferencias en densidad, encon-

traron mayor filopatría por parte de las hembras (Salas, 1999; Congdon, 2007), un patrón más de acuerdo con lo esperado para mamíferos (Greenwood, 1980). Sin embargo, tanto Salas (1999) como Congdon (2007) reportaron desapariciones (presumiblemente por dispersión) de una proporción importante de animales jóvenes de ambos sexos del área de estudio (hasta 87% en el caso de Salas, 1999) lo que sería en principio suficiente para extrapolar los resultados del marcador a ambos sexos. Adicionalmente, no hay razones para suponer que la cacería tenga un efecto diferencial entre los sexos. Estudios del cromosoma Y podrían dilucidar la estructura genéti-

ca de machos y hembras, en caso de que las hubiera, en estas poblaciones.

Los resultados muestran la existencia de restricciones al flujo génico entre las poblaciones de chigüires estudiadas. Estas restricciones pueden deberse a varios factores, tales como distancia (restricción natural), cacería furtiva (restricción antropogénica) o una combinación de ambas. La fuerte correlación entre distancia genética y distancia geográfica puede interpretarse como evidencia de la existencia de factores naturales únicamente. Sin embargo, las restricciones antropogénicas pudieran ser demasiado recientes como para que se puedan notar sus efectos, o estar actuando de

forma proporcional a la distancia, quedando de esta forma enmascarados. El hecho de que no se encontró relación evidente entre los posibles patrones evolutivos entre haplotipos y los patrones geográficos apunta a efectos recientes en los cuales la deriva y endocruza tendrían más importancia que la aparición de nuevos haplotipos por mutación. Así por ejemplo, la probabilidad de un animal de ser cazado podría ser proporcional a la distancia que debe cubrir entre lugares relativamente seguros. Aunque los actuales patrones espaciales pudieran no permitir conclusiones firmes a este respecto, la manera cómo éstos cambian en el tiempo sería evidencia más segura. Es posible evaluar dos aspectos de este patrón: la estructura genética (AMOVA) y la relación entre distancias geográfica y genética (test de Mantel). Así, al observar un patrón natural de aislamiento por distancia, sin efecto de cacería furtiva, ambos aspectos deberían permanecer estables en el tiempo. Por el contrario, si la cacería tiene un efecto significativo limitando el flujo génico, uno u otro de los aspectos del patrón observado cambiarían de un modo característico. Mientras que una interrupción total al flujo génico generaría una mayor estructuración genética (aumento en los valores de F_{st}) y una pérdida o disminución de la correlación entre las distancias geográfica y genética, situaciones intermedias producirían cambios reconocibles específicos dependiendo de la naturaleza del efecto de la cacería. De esta manera, nuestros resultados, aunados a estudios futuros, permitirían distinguir entre posibles causas del aislamiento, así como evaluar sus consecuencias y diseñar acciones correctivas. En la Tabla V se propone un esquema que relaciona 1) combinaciones de factores (causas) que modifican la estructura genética, 2) es-

estructura genética y características de la relación entre distancia geográfica y genética (efectos), y 3) sus implicaciones en cuanto a la conservación del chigüire. Sugerimos la elaboración de este tipo de claves como herramienta estándar de los protocolos de seguimiento de programas de manejo de fauna silvestre. El procedimiento propuesto puede llegar a constituir una herramienta poderosa para apoyar en la planificación, implementación, seguimiento y evaluación de dichos programas, planteando hipótesis susceptibles de ser puestas a prueba en el futuro. Creemos que estudios con la misma estrategia para otras especies de fauna silvestre ampliarían el espectro de aplicación de esta metodología y contribuirían a mejorar el proceso de toma de decisiones en el manejo de fauna silvestre.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Carlos Chávez por la toma de las muestras en los hatos Mata de Guamo y Santa María; a Ariana Gols, Yamil Madi, Virginia Sanz, Victor Pineda, Miguel Villegas, Jackson Mendoza y Fanny Carreño por su apoyo en el trabajo de campo; a COVEGAN, INVEGA, Agropecuaria La Bota, Agropecuaria La Garza y Hato Santa Luisa por permitir el acceso a las localidades de muestreo; y a los trabajadores y trabajadoras de los hatos por su hospitalidad y colaboración; a Paul Sunnucks, Ryan Garrick y Per Sjögren-Gulve por su ayuda con el análisis de los datos y a Patricia Luigi por su ayuda en la elaboración del mapa; a Kate Rodríguez-Clark y Guillermo Barreto por comentarios que mejoraron el manuscrito. El Ministerio del Poder Popular para el Ambiente de Venezuela suministró valiosa información relativa al programa de manejo. Este estudio

fue financiado por el proyecto FONACIT 98003413 'Genética de la conservación de mamíferos y reptiles de Venezuela'.

REFERENCIAS

Aars J, Ims RA, Liu HP, Mulvey M, Smith MH (1998) Bank voles in linear habitats show restricted gene flow as revealed by mitochondrial DNA (mtDNA). *Mol. Ecol.* 7: 1383-1389.

Alpers DL, Van Vuuren BJ, Arcander P, Robinson TJ (2004) Population genetics of the roan antelope (*Hippotragus equinus*) with suggestions for conservation. *Mol. Ecol.* 13: 1771-1784.

Barratt E, Gurnell J, Malarky G, Deaville R, Bruford M (1999) Genetic structure of fragmented populations of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the UK. *Mol. Ecol.* 8: S55-S63.

Clement M, Posada D, Crandall K (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol. Ecol.* 9: 1657-1659.

Congdon E (2007) *Natal Dispersal and New Group Formation in Capybaras* (*Hydrochoerus Hydrochaeris*) in a Seasonally Flooded Savanna of Venezuela. Tesis. University of Missouri. Saint Louis, MI, EEUU. 126 pp.

Crnokrak P, Roff D (1999) Inbreeding depression in the wild. *Heredity* 83: 260-270.

D'Erchia AM, Gissi C, Pesole G, Saccone C, Arnason U (1996) The guinea-pig is not a rodent. *Nature* 381: 597-600.

Durka W, Babik W, Ducroz JF, Heidecke D, Rosell F, Samjaa R, Saveljev AP, Stubbe A, Ulevicius A, Stubbe M (2005) Mitochondrial phylogeography of the Eurasian beaver *Castor fiber* L. *Mol. Ecol.* 14: 3843-3856.

Ehrich D, Stenseth N (2001) Genetic structure of Siberian lemmings (*Lemmus sibiricus*) in a continuous habitat large patches rather than isolation by distance. *Heredity* 86: 716-730.

Excoffier L, Smouse P, Quattro J (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.

Frankham R (1996) Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Cons. Biol.* 10: 1500-1508.

Greenwood P (1980) Mating systems, philopatry and dispersal

in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28: 1140-1162.

Hall T (1999) BioEdit a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Ac. Symp. Ser.* 41: 95-98.

Herrera EA (1992) Growth and dispersal in capybaras, *Hydrochaeris hydrochaeris*. *J. Zool.* 228: 307-316.

Herrera EA (1999) Comportamiento, conservación y manejo de fauna silvestre: el caso del capibara en Venezuela. *Etologia* 7: 41-46.

Hirota T, Hirohata T, Mashima H, Satoh T, Obara Y (2004) Population structure of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia: Muridae), in suburban landscape, based on mitochondrial D-loop sequences. *Mol. Ecol.* 13: 3275-3282.

Jerry DR, Dow TA, Elphinstone MS, Baverstock PR (1998) Historical and contemporary maternal population structuring in the endangered Hastings River mouse (*Pseudomys oralis*). *Cons. Biol.* 12: 1017-1022.

King TL, Switzer JF, Morrison CL, Eackles MS, Young CC, Lubinski BA, Cryan P (2006) Comprehensive genetic analyses reveal evolutionary distinction of a mouse (*Zapus hudsonius preblei*) proposed for delisting from the US Endangered Species Act. *Mol. Ecol.* 15: 4331-4359.

Méndez-Harclerode FM, Hanson JD, Fulhórst CF, Milazzo ML, Ruthven DC, Bradley RD (2005) Genetic diversity within the southern plains woodrat (*Neotoma micropus*) in southern Texas. *J. Mammal.* 86: 180-190.

Metcalf AE, Nunney L, Hyman BC (2001) Geographic patterns of genetic differentiation within the restricted range of the endangered Stephens' kangaroo rat *Dipodomys stephensi*. *Evolution* 55: 1233-1244.

Nei M, Kumar S (2000) *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. 339 pp.

Neumann K, Michaux JR, Maak S, Jansman HAH, Kayser A, Mundt G, Gattermann R (2005) Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*) - a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks. *Mol. Ecol.* 14: 1473-1483.

Ojasti J (1973) *Estudio Biológico del Chigüire o Capibara*. FONAIAP, Caracas. 2ª ed. 2011, Equinoccio/USB. Caracas, Venezuela. 354 pp.

Ojasti J (1991) Human exploitation of capybara. En Robinson JG, Redford KH (Eds.) *Neotropical Wildlife Use and Conservation*. Chicago University Press. Chicago, IL, EEUU. pp. 236-253.

Okello JBA, Nyakaana S, Masembe C, Siegismund HR, Arcander P (2005) Mitochondrial DNA variation of the common hippopotamus: evidence for a recent population expansion. *Heredity* 95: 206-215.

Reed D, Frankham R (2003) Correlation between fitness and genetic diversity. *Cons. Biol.* 17: 230-237.

Salas V (1999) *Social Organization of Capybaras in the Llanos of Venezuela*. Tesis. Cambridge University. Cambridge, RU. 112 pp.

Schneider S, Roessli D, Excoffier L (2002) *ARLEQUIN, Version 2.000: A Software for Population Genetics Data Analysis*. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva. Ginebra, Suiza.

Slatkin M, Hudson R (1991) Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129: 555-562.

Sommer S (2003) Effects of habitat fragmentation and changes of dispersal behaviour after a recent population decline on the genetic variability of noncoding and coding DNA of a monogamous Malagasy rodent. *Mol. Ecol.* 12: 2845-2851.

Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Mol. Biol. Evol.* 10: 2731-2739.

Thompson J, Gibson T, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins D (1997) The Clustal_X Windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucl. Ac. Res.* 25: 4876-4882.

Trizio I, Crestanello B, Galbusera P, Wauters L, Tosi G, Matthysen E, Haufler H (2005) Geographical distance and physical barriers shape the genetic structure of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. *Mol. Ecol.* 14: 469-481.

Xie JY, Zhang ZB (2005) Mitochondrial DNA phylogeography of populations of *Cricetulus triton* in the North China Plain. *J. Mammal.* 86: 833-840.