

Variabilidad y estructura genética en dos poblaciones de *Vicugna vicugna* (Camelidae) del norte de Chile

Genetic variability and structure in two populations of *Vicugna vicugna* (Camelidae) from northern Chile

M. CECILIA NORAMBUENA & MARCO PAREDES

Instituto de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile; e-mail: cnorambuena@hotmail.com

RESUMEN

Se estudiaron dos poblaciones de *Vicugna vicugna* pertenecientes a la Primera y Segunda regiones del país, en base a la determinación electroforética de 28 loci presuntivos. Las diferencias fenotípicas existentes entre las vicuñas de estas poblaciones hace necesario este trabajo con el fin de re-estudiar su posición taxonómica y obtener antecedentes de variabilidad genética y estructura poblacional que podrían resultar útiles en su manejo de conservación. En la población de vicuñas de la Primera Región se detectó un polimorfismo de 17,8 % y un nivel de heterocigosidad de 0,078. En aquellas de la Segunda Región, el polimorfismo y la heterocigosidad se estimaron en 14,3 % y 0,045, respectivamente. Ambos parámetros revelan un alto grado de variabilidad genética poblacional. Se encontró un nivel de subestructuración démica alto ($F_{ST} = 0,344$) y un grado de diferenciación génico y genotípico significativo entre las poblaciones. Se infiere que la deriva genética y el sistema social poligámico tendrían un rol importante como promotores de las diferencias genéticas observadas. El valor de distancia génica ($D = 0,097$) no confirmó el estatus subespecífico atribuido en base a sus diferencias morfológicas.

Palabras clave: *Vicugna vicugna*, variabilidad genética, estructura poblacional, diferenciación poblacional.

ABSTRACT

Two populations of *Vicugna vicugna* from regions First and Second of Chile were studied on the basis of the electrophoretic determination of 28 presumptive loci. Due to the phenotypic differences between the populations mentioned above, this kind of study is required to determine some parameters like taxonomic status, genetic variability and population structure in order to help in conservation management of the specie. The percentage of polymorphism and the level of heterozygosity of vicuñas from the First region were 17.8 % and 0.078, respectively. The corresponding figures of vicuñas from the Second were 14.3 % and 0.045, respectively. These two parameters show that the two populations have a high degree of genetic variability. High level of demic substructuring ($F_{ST} = 0,324$) and significant degree of genic and genotypic differentiation between populations was found. Genetic drift and polygamy mating system are suggested like promoters of the observed genetic differences. The sub specific status suggested by morphological differences was not confirmed by the genetic distance value (0.097).

Key words: *Vicugna vicugna*, genetic variability, population structure, population differentiation.

INTRODUCCIÓN

La vicuña, *Vicugna vicugna* (Molina 1782), es el más pequeño de los integrantes de la familia Camelidae (Artiodactyla) (Wheeler 1995). Su hábitat característico es la Puna Andina, que se encuentra entre los 3.500 a 4.800 m sobre el nivel del mar, en Perú central, oeste de Bolivia, noroeste de Argentina y noreste de Chile (Bonavia 1996). Específicamente en Chile la vicuña se distribuye en el sector andino entre la Primera y Tercera regiones (18°45' S, 27°30' S; Galaz 1998). Sobre la base de diferencias en algunos caracteres morfológicos (alzada, expresión del pelaje del

tórax y coloración del pelaje) se reconoce la existencia de dos subespecies de vicuña: *Vicugna vicugna mensalis* y *Vicugna vicugna vicugna* (Franklin 1982, Wheeler 1991). En Chile la población total de *V. v. mensalis* representa el 98 % (19.237 ejemplares, según censo de 1995) del total de vicuñas y se encuentra en la Primera región del país (Galaz 1998), contrastando ampliamente con el 2 % (611 ejemplares) de individuos censados en la Segunda y Tercera regiones correspondientes a la subespecie *V. v. vicugna* (Galaz 1998). Entre la distribución que logran ambas sub especies existe una zona geográfica, al sur del paralelo 19, dónde ocurre una drástica

reducción en la densidad poblacional, con extensas áreas deshabitadas de vicuñas (Galaz 1998).

De acuerdo a los criterios del Libro Rojo de los vertebrados de Chile (Glade 1986) las vicuñas de la Primera Región son clasificadas como "vulnerables", a diferencia de las poblaciones de la Segunda y Tercera regiones que están catalogadas como en "peligro de extinción". De esta forma se hace evidente la necesidad de un adecuado manejo de las poblaciones de *V. v. vicugna* tendiente a cambiar su estatus de conservación. Actualmente se considera como uno de los principales objetivos de los programas de conservación el mantenimiento de la diversidad genética de la especie, protegiendo de esta forma sus procesos ecológicos y evolutivos (Eriksson et al. 1993, Moritz 1999). Estos deben incluir tanto los recursos genéticos representativos como los únicos o singulares, por lo que es necesario conocer como la variabilidad genética se encuentra distribuida en las distintas poblaciones (Jiménez & Collada 2000). En este sentido los datos moleculares permiten una aproximación adecuada al entendimiento de los procesos que configuran la estructura genética de una población al proporcionar información sobre la distribución de la diversidad genética actual y sobre la historia genético-evolutiva. Eventualmente estos datos pueden ser utilizados como referencia empírica en la elaboración de programas de conservación de especies catalogadas como vulnerables o en peligro de extinción (Moritz 1999).

La tendencia actual en los estudios de variabilidad genética es el uso de marcadores de ADN. Sin embargo la electroforesis de proteínas aún se utiliza ampliamente debido a la pequeña inversión en tiempo y dinero que esta requiere y por el razonable nivel de discriminación en la estimación de parámetros genético-poblacionales (Jiménez & Collada 2000). En este sentido, la presente investigación tiene por objetivo determinar el nivel de variación alozímica y la estructura genética de dos poblaciones de vicuñas del norte de Chile mediante la técnica de electroforesis de proteínas en gel.

MATERIALES Y MÉTODOS

Treinta y cuatro muestras de sangre de *Vicugna vicugna* (Molina 1782), provenientes de la Primera y Segunda regiones de Chile, se procesaron para análisis isoenzimático. Veinte muestras corresponden a individuos tipificados como la subespecie *Vicugna vicugna mensalis*, localizados en el sector de "Las cuevas" (18°10' S, 69°27' O), Parque Nacional Lauca, en la Primera región. Un segundo grupo de 14 muestras se ob-

tuvo de individuos que presentaron el patrón exofenotípico atribuido a la subespecie *Vicugna vicugna vicugna*. Nueve de ellos pertenecen al sector de "Río Frío" (25°0,5' S, 69°0,6' O), uno al Salar de Tara (22°59' S, 67°16' O) y cuatro a Laguna de Miscanti (23°43' S, 67°46' O). Todos ellos de la Segunda región del país (Fig. 1). Ambos grupos de estudio distan entre sí en 620 km en línea recta y serán denominados como poblaciones para una mejor comprensión del estudio.

Se obtuvo 5 mL de sangre de cada ejemplar a través de punción de la vena safena. Esta fue centrifugada manualmente luego de su extracción y las fracciones obtenidas (suero y elementos figurados) se almacenaron independientemente en nitrógeno líquido a -196 °C hasta su traslado al centro de investigación y permanecieron a -70 °C hasta su análisis.

Se analizaron 11 enzimas, dos proteínas generales y hemoglobina por medio de electroforesis en gel horizontal de almidón de acuerdo a Selander et al. (1971) y Harris & Hopkinson (1976) (Tabla 1). Los métodos de tinción propuestos por Selander et al. (1971) fueron utilizados para la identificación de LDH, MDH, PG, HEM, PGM, PGI, 6-PGD, ALFA GPD, EST y SOD. Aquellos señalados por Harris & Hopkinson (1976), Ayala et al.

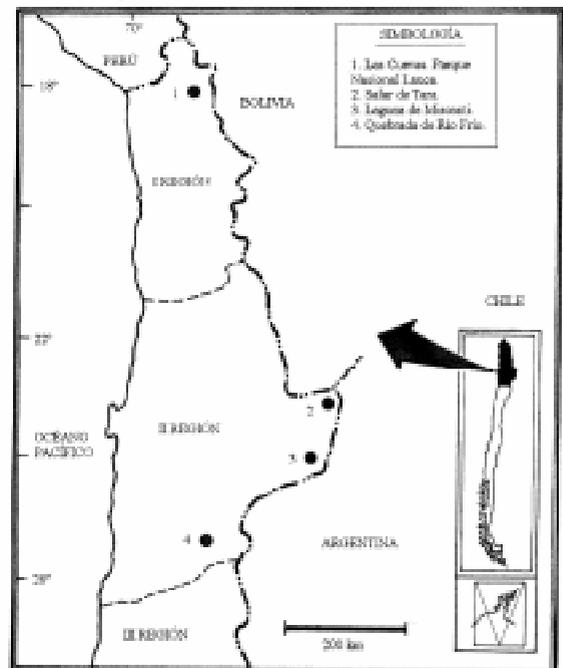


Fig. 1: Sitios de muestreo de *Vicugna vicugna* en la Primera y Segunda regiones de Chile.

Sampling sites of *Vicugna vicugna* in First and Second regions of Chile.

(1972) y Shaw & Prasad (1970) se usaron en la detección de EM, ADH, y XDH respectivamente.

Las alozimas fueron designadas alfabéticamente de acuerdo a la migración del alelo más común en los loci polimórficos. Un locus fue considerado polimórfico, si la frecuencia del alelo más común no excedió el 0,95. Se determinó heterocigosidad de los individuos por locus por medio de contabilización directa y según lo esperado bajo equilibrio de Hardy-Weinberg de acuerdo a la fórmula de Nei (1978), incorporando la corrección de Levene (1949) para pequeñas muestras. La deficiencia o exceso de heterocigotos por locus y por población se determinó con la prueba exacta de Hardy-Weinberg según Rousset & Raymond (1995). La significación estadística de estos análisis se obtuvo de acuerdo al método de cadena de Markov (Guo & Thomson 1992). Se calculó la diferenciación inter-poblacional existente a través de las diferencias observadas en las frecuencias alélicas

y genotípicas. Para esto se utilizó la prueba exacta de Raymond & Rousset (1995) que incorpora el procedimiento de cadena de Markov. Adicionalmente se estimó la distancia genética de Cavalli-Sforza & Edwards (1967), considerada como apropiada para el análisis de muestras pequeñas. La estructura poblacional fue estimada a través de la estadística *F* de Wright (1965) mediante la metodología de Weir & Cockerham (1984). Los análisis genético poblacionales descritos anteriormente se realizaron utilizando el conjunto de programas GENEPOP versión 3.1 (Raymond & Rousset 1995) y Phyllip, versión 3.5 (Felsenstein 1993).

RESULTADOS

Cinco de los 28 loci determinados fueron polimórficos (PG-2, PGI-1, PGM-1, PGM-2, y 6-

TABLA 1

Sistemas enzimáticos (abreviación) y sistema buffer utilizados en dos poblaciones de *Vicugna vicugna* del norte de Chile

Enzymes (locus abbreviation) and buffer system resolved in two populations of *Vicugna vicugna* of northern Chile

Sistema enzimático	Código internacional*	Sistema de tampón	
LDH-1	1.1.1.27	Tris citrato pH 6,3 – 6,7	**
LDH-2	1.1.1.27	Tris citrato pH 6,3 – 6,7	**
MDH-1	1.1.1.37	Tris citrato pH 6,3 – 6,7	**
MDH-2	1.1.1.37	Tris citrato pH 6,3 – 6,7	**
EM	1.1.1.40	Tris citrato pH 6,3 – 6,7	***
PGM-1	2.5.7.1	Tris citrato pH 7,0	**
PGM-2	2.5.7.1	Tris citrato pH 7,0	**
PGI-1	5.3.1.9	Tris citrato pH 7,0	**
PGI-2	5.3.1.9	Tris citrato pH 7,0	**
PGI-3	5.3.1.9	Tris citrato pH 7,0	**
6-PGD-1	1.1.1.44	Tris versene EDTA pH 9,1	**
6-PGD-2	1.1.1.44	Tris versene EDTA pH 9,1	**
6-PGD-3	1.1.1.44	Tris versene EDTA pH 9,1	**
α-GPD-1	1.1.1.8	Tris versene EDTA pH 9,1	**
α-GPD-2	1.1.1.8	Tris versene EDTA pH 9,1	**
α-GPD-3	1.1.1.8	Tris versene EDTA pH 9,1	**
XDH-1	2.7.1.1	Tris versene EDTA pH 9,1	***
XDH-2	2.7.1.1	Tris versene EDTA pH 9,1	***
XDH-3	2.7.1.1	Tris versene EDTA pH 9,1	***
ADH-1	1.1.1.1	Tris HCL pH 8,6	***
ADH-2	1.1.1.1	Tris HCL pH 8,6	***
ADH-3	1.1.1.1	Tris HCL pH 8,6	***
SOD	1.15.1.1	Tris versene EDTA pH 9,1	**
EST	3.1.1.1	Tris versene EDTA pH 9,1	**
PG-1		Tris citrato pH 6,3 – 6,7	**
PG-2		Tris citrato pH 6,3 – 6,7	**
PG-3		Tris citrato pH 6,3 – 6,7	**
HEM		Tris citrato pH 6,3 – 6,7	**

(*) Las abreviaciones para los sistemas enzimáticos corresponden a las propuestas por la comisión bioquímica IUPAC-IUB (Bairoch 2000); (**) según Selander et al. (1971); (***) según Harris & Hopkinson (1976)

TABLA 2

Frecuencias alélicas, estadísticos F, heterocigosidad promedio por locus y porcentaje de loci polimórficos obtenidos en cada población. El número de muestras se presenta en paréntesis

Allele frequencies, F statistics, mean number of alleles per locus and percentage of polymorphism obtained in each population. Sample sizes are given in parenthesis

Locus	Alelo	Primera región (n = 20)	Segunda región (n = 14)	F_{ST}	F_{IS}	F_{IT}
PG-2	A	0,150	0,900	0,696	0,130	0,736
	B	0,850	0,100			
PGI-1	A	0,425	0,000	0,368	-0,095	0,308
	B	0,575	1,000			
PGM-1	A	0,500	0,357	0,005	0,0177	0,181
	B	0,500	0,642			
PGM-2	A	0,625	0,571	0,064	-0,646	-0,539
	B	0,374	0,428			
6-PGD-3	A	0,400	0,071	0,194	1,000	1,000
	B	0,600	0,928			
Promedio				0,324	0,073	0,374
H_L	0,078	0,045				
% P	17,8	14,3				

(F_{ST}) Índice de fijación; (F_{IS}) coeficiente de endogamia; (F_{IT}) coeficiente de endogamia general; (H_L) heterocigosidad promedio; (% P) porcentaje de polimorfismo

PGD-3). Cuatro de éstos fueron polimórficos en las dos poblaciones consideradas en este estudio (Primera y Segunda regiones), mientras que PGM-1 fue polimórfico sólo en los ejemplares de la Primera región. El porcentaje de polimorfismo se estimó en 17,9 y 14,3 % en los ejemplares de la Primera y Segunda regiones, respectivamente. El promedio del número de alelos por locus y la heterocigosidad promedio por locus fue 2,0 y 0,078, respectivamente, en los ejemplares de la Primera región, y 1,8 y 0,045 en aquellos de la Segunda región. Se detectó deficiencia de heterocigotos altamente significativa ($P < 0,05$) en los loci PGM-1 y 6-PGD-3 en las vicuñas de la Primera región y en 6-PGD-3 en aquellas de la Segunda región. El grado de diferenciación génica por locus entre las poblaciones fue altamente significativo ($P < 0,001$) para los loci PG-2, PGI-1 y 6-PGD-3. De igual forma la diferenciación genotípica por locus fue altamente significativa en los loci PG-2, PGI-1 y PGM-2. Ambas pruebas de diferenciación aplicadas sobre la totalidad de los loci examinados en las dos poblaciones indican un grado de diferenciación génica y genotípica altamente significativo ($P < 0,001$). El estadístico F_{ST} (0,324) indica un grado importante de subdivisión poblacional, de acuerdo a este valor, aproxi-

madamente el 70 % de la varianza en las frecuencias alélicas se expresa dentro de cada población y el 30 % de ellas, se atribuye a variación interpoblacional. El valor F_{IS} (0,073) indica un leve grado de deficiencia de genotipos heterocigotos dentro de cada población en relación a lo esperado en condiciones de cruzamientos al azar. Al considerar el pool génico de ambas poblaciones, se observa un déficit mayor de genotipos heterocigotos (F_{IT} : 0,374) atribuido a los efectos que genera la subdivisión poblacional (efecto Wahlund). Se obtuvo un valor de distancia genética de 0,097.

DISCUSIÓN

Se determinaron valores de porcentaje de polimorfismo y de heterocigosidad promedio bastante similares en las vicuñas representantes de *V. v. mensalis* (P: 17,8 % y H_L : 0,078) y *V. v. vicugna* (P: 14,3 y H_L 0,045), no obstante las diferencias en tamaño que presentan las poblaciones fuentes de las que provienen las muestras. Adicionalmente, estos valores están por sobre el promedio de lo estimado en especies del Orden Artiodáctyla (Baccus et al. 1983, Wooten & Smith

1988) en contraste con lo esperado en poblaciones que han pasado por cuellos de botellas poblacionales como lo acontecido con *Vicugna vicugna* producto de su caza indiscriminada (Rottman 1985, Leberg 1992). Estos niveles de variabilidad genética son bastante similares a los detectados en poblaciones de ciervos silvestres, de tamaño, movilidad y sistema reproductivo similar a *Vicugna vicugna* (Gyllensten et al. 1983, Sheffiel et al. 1985, Breshears et al. 1987).

El grado de diferenciación génica y genotípica existente entre las vicuñas de la Primera región y aquellas de la Segunda región es altamente significativo ($P < 0,001$). Adicionalmente, los valores de F_{ST} (0,324) indican un grado importante de sub división poblacional. Estos resultados concuerdan con lo determinadas por Wheeler et al. (2000) entre poblaciones peruanas de *Vicugna vicugna* utilizando marcadores microsatelitales. La fijación de un alelo en el locus PGI-1, así como los valores de la frecuencia génica cercanas a 1 en los loci PG-2 y 6-PGD-3 en las vicuñas de la Segunda región permiten inferir, al igual que Wheeler et al. (2000), que la deriva genética tendría un rol importante en el patrón de diferenciación de las frecuencias génicas observadas.

La heterogeneidad espacial de las frecuencias génicas y el valor F_{ST} obtenido evidencian restricción en el flujo génico entre las poblaciones estudiadas, en concordancia con el grado de aislamiento geográfico señalado por Galaz (1998). Por otro lado, diversos autores (Chesser et al. 1982, Chesser 1991a, 1991b, Mathews & Porter 1993, Scribner et al. 1997) enfatizan en que mecanismos distintos de aislamiento por distancia (Wright 1943) configuran heterogeneidad espacial de las frecuencias génicas en poblaciones de ciervos. En este contexto, otorgan un rol importante al sistema social poligámico, fidelidad de sitio y filopatría de crías hembras, factores que condicionarían la reducción del tamaño efectivo poblacional y la mantención dentro de los grupos sociales de las diferencias génicas generadas. Si bien *Vicugna vicugna* comparte las características conductuales anteriormente mencionadas (Franklyn 1982), el bajo número de poblaciones consideradas en este estudio no permite obtener conclusiones respecto a la injerencia que tendrían las características conductuales en los patrones de diferenciación genética determinados.

En base al valores F_{IS} (0,073) determinado se subestima el accionar de un proceso endogámico dentro de cada población. Esto sugiere que tanto la dispersión de crías machos y/o la tasa de recambio de machos familiares serían las adecuadas para regular la tasa de incidencia de cruzamiento entre individuos emparentados (Chesser

1991a, 1991b, Mathews & Porter 1993, Wheeler 2000).

La distancia genética determinada entre ambas poblaciones se encuentra en el rango de lo observado entre poblaciones geográficas pertenecientes a un mismo taxón y no verifica el estatus subespecífico atribuido en base a sus diferencias morfológicas (Avise et al 1975, Ferguson 1980). Es probable que la divergencia entre ambas sub especies nominales tenga un origen relativamente reciente no perceptible a través de la técnica empleada. A este argumento recurren Gyllensten et al. (1983) y Ryman et al. (1980) al no verificar con estudios alozímicos el estatus subespecífico atribuido en base a caracteres morfológicos en especies de Cervidae.

AGRADECIMIENTOS

Nuestros agradecimientos a Minera Escondida Ltda. quien aportó los recursos económicos requeridos y a CONAF por su colaboración en la obtención de las muestras e información. En específico a Mario Parada M., Juan Pablo Reyes y a Eduardo Rodríguez.

LITERATURA CITADA

- AVISE JC, JJ SMITH & FJ AYALA (1975) Adaptive differentiation with little genic change between two native California minnows. *Evolution* 29: 411- 426.
- BACCUS R, N RYMAN, MH SMITH, C REUTERWALL & D CAMERON (1983) Genetic variation and differentiation in large grazing mammals. *Journal of Mammalogy* 64: 109-120.
- BAIROCH A (2000) The ENZYME database in 2000. *Nucleic Acids Research* 28: 304-305.
- BONAVIA D (1996) Los camélidos sudamericanos: una introducción a su estudio. Universidad Peruana Cayetano Heredia & Instituto Francés de Estudios Andinos, Lima, Peru. 843 pp.
- BRESHEARS D (1987) Genetic variability in white-tailed deer. *Heredity* 60: 139-146.
- CAVALLI-SFORZA L & EDWARDS W (1967) Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution* 21: 550-570.
- CHESSER RK, C REUTERWALL & N RYMAN (1982) Genetic differentiation of Scandinavian moose *Alces alces* populations over short geographical distances. *Oikos* 39: 125-130.
- CHESSER RK (1991a) Influence of gene flow and breeding tactics on gene diversity within populations. *Genetics* 127: 372-388.
- CHESSER RK (1991b) Gene diversity and female philopatry. *Genetics* 127: 437-447.
- ERIKSSON G, G NAMKOONG & JH ROBERDS (1993) Dynamic gene conservation for uncertain future. *Forest Ecology and Management* 62: 15-37.

- FELSENSTEIN J (1993) Phylip (Phylogeny Inference Package) Version 3.5c: general information manual. University of Washington, Seattle, Washington. 132 pp.
- FERGUSON A (1980) Biochemical systematics and evolution. Blackie, Glasgow, Scotland. 194 pp.
- FRANKLIN WL (1982) Biology, ecology, and relationship to man of the South American camelids. En: Mares MA & H Genoways (eds) Mammalian biology in South America: 457-489. Special Publication, Volume 6, Pymatuning Laboratory of Ecology and University of Pittsburg, Linesville, Pennsylvania.
- GALAZ JL (1998) El manejo de la vicuña (*Vicugna vicugna* Lesson, 1842) en Chile. En: Valverde V (ed) La conservación de la fauna nativa en Chile: logros y perspectivas: 5-15. Corporación Nacional Forestal, Ministerio de Agricultura de Chile, Santiago, Chile.
- GLADE A (1986) Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile. Corporación Nacional Forestal, Impresiones comerciales S.A., Santiago, Chile. 65 pp.
- GYLLENSTEN U, N RYMAN, C REUTERWALL & P DRATCH (1983) Genetic differentiation in four European sub-species of red deer (*Cervus elaphus*). Heredity 31: 561-580.
- GUO SW & EA THOMPSON (1992) Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportions for multiple allele. Biometrics 48: 361-372
- HARRIS H & DA HOPKINSON (1976) Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. American Elsevier, New York, New York. 284 pp.
- JIMÉNEZ P & C COLLADA (2000) Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y su uso en los programas de conservación. Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales, Fuera de Serie (Chile) 2: 237-248.
- LEBERG P (1992) Effects of population bottlenecks on genetic diversity as measured by enzyme electrophoresis. Evolution 46: 477-494.
- LEVENE H (1949) On a matching problem arising in genetics. Annual Mathematics and Statística 20: 91-94.
- MATHEWS NE & PORTER F (1993) Effect of social structure on genetic structure of free-ranging white-tailed deer in the Adirondack mountains. Journal of Mammalogy 74: 33-43.
- MORITZ C (1999) Conservations units and translocations: strategies for evolutionary processes. Hereditas 130: 217-228.
- NEI M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89: 583-590.
- RAYMAN N, C REUTERWALL, K VYGREN & T NIGREN (1980) Genetic variation and differentiation in Scandinavian moose (*Alces alces*): are large mammals monomorphics?. Evolution 34: 1037-1049.
- RAYMOND M & F ROUSSET (1995) An exact test for population differentiation. Evolution 49: 1280-1283.
- ROUSSET F & M RAYMON (1995) Testing heterozygotes excess and deficiency. Genetic 140: 1413-1419.
- SCRIBNER KT, H SMITH & RK CHESSER (1997) Spatial and temporal variability of microgeographic genetic structure in white-tailed deer. Journal of Mammalogy 78: 744-755.
- SELANDER RK, S SMITH, Y YANG, WE JOHNSON & JB GENTRY (1971) Biochemical polymorphism and systematic in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the oldfield mouse (*Peromyscus polionotus*). Studies in Genetics 7103: 49-90.
- SHAW CR & R PRASAD (1970) Starch gel electrophoresis of enzymes: a compilation of recipes. Biochemical Genetics 4: 297-320.
- SHEFFIELD SR, RP MORGAN, GA FELDHAMER & DM HARMAN (1985) Genetic variation in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) population in western Maryland. Journal of Mammalogy 66: 243-255.
- SLATKIN M (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. Science 236: 787-791.
- WEIR BS & CC COCKERHAM (1984) Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. Evolution 38: 1358-1370.
- WHEELER JC (1991) Origen, evolución y status actual. En: Fernández-Baca S (ed) Avances y perspectivas del conocimiento de los camélidos sudamericanos: 11-48. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile.
- WHEELER JC (1995) Evolution and present situation of the South American Camelidae. Biological Journal of the Linnean Society 54: 271-295.
- WHEELER JC, M FERNÁNDEZ, R ROSADIO, D HOCES, M KADWELL & MW BRUFORD (2000) Diversidad genética y manejo de poblaciones de vicuñas en el Perú: resultados del proyecto No. 21. Informe final realizado para Iniciativa Darwin para la Sobrevivencia de Especies, Departamento del Medio Ambiente, Reino Unido. 46 pp.
- WOOTEN MC & MH SMITH (1985) Large mammals are genetically less variables? Evolution 39: 210-212.
- WRIGHT S (1943) Isolation by distance. Genetics 28: 114-138.
- WRIGHT S (1965) The interpretation of population structure by *F*-statistics with special regard to system of mating. Evolution 19: 395-420.

Editor Asociado: Patricio Ojeda

Recibido el 8 de julio de 2002; aceptado el 2 de enero de 2003