

Determinación de la subespecie de **mono araña**

a través de análisis genético
en El Salvador



GOBIERNO DE
EL SALVADOR

MINISTERIO DE
MEDIO AMBIENTE

Determinación de la subespecie de

mono araña

a través de análisis genético
en El Salvador

Determinación de la subespecie de mono araña (*Ateles geoffroyi*) a través de análisis genético en El Salvador. Año 2022

Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales
El Salvador, Centroamérica

Fernando Andrés López Larreynaga
Ministro

Isabel Guadalupe Contreras Mata
Directora General de Ecosistemas y Biodiversidad

Coordinación
Marcela María Angulo Velasco
Gerente de Vida Silvestre

Elena Isabel Castillo Mendoza
Técnico en Monitoreo y Seguimiento a los Programas Nacionales de Conservación,
Fondo de Inversión Ambiental de El Salvador/ Ministerio de Medio Ambiente

Elaboración
Gloria Lucía Sánchez Trejo, M.Sc. en Biología
Diego López Flores, Licenciado en Biología
Karla Patricia Zaldaña, M.Sc. en Biología

Revisión técnica
Celina Dueñas
Técnico de Vida Silvestre

Elena Isabel Castillo Mendoza
Técnico en Monitoreo y Seguimiento a los Programas Nacionales de Conservación,
Fondo de Inversión Ambiental de El Salvador/ Ministerio de Medio Ambiente

Primera edición
Diciembre, 2022

Con fondos de:



Administrados por:



MINISTERIO DE
MEDIO AMBIENTE
Y RECURSOS
NATURALES

La investigación fue financiada y elaborada en el marco de la Consultoría Ministerio de Medio Ambiente - Fondo de Inversión Ambiental (FIAES) denominado: *“CPI 07-2021 Elaboración de estudios para determinar subespecies, uso de hábitat y propuesta de conectividad para el mono araña (Ateles geoffroyi) en El Salvador”*.

Este documento puede ser reproducido todo o en parte, reconociendo los derechos del Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales.

Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales
Kilómetro 5 ½ carretera a Santa Tecla, calle y colonia Las Mercedes, Edificio Ministerio de Medio Ambiente, instalaciones ISTA, San Salvador, El Salvador, Centroamérica.
Teléfono: (503) 2132-6276
Sitio web: www.ambiente.gob.sv
Correo electrónico: medioambiente@ambiente.gob.sv
Facebook: @Ministerio de Medio Ambiente
Twitter: @MedioAmbienteSV
Youtube: @MedioAmbienteSV
Instagram: @medioambientesv

Acrónimos y siglas

ADN	Ácido desoxirribonucleico
ADNmt	Ácido desoxirribonucleico mitocondrial
AN	Área Natural
ANP	Área Natural Protegida
BP	Pares de bases (por sus siglas en inglés, Base Pairs)
CH	Chaguantique
COI	Citocromo C Oxidasa Subunidad 1
CITES	Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres
FIAES	Fondo de Inversión Ambiental de El Salvador
GPS	Sistema de posicionamiento global
JU	Jucuarán, refiriéndose al Área Natural Protegida Caballito
MIZ	Museo e Instituto de Zoología de la Academia Polaca de Ciencias
ML	Máxima verosimilitud (por sus siglas en inglés, maximum likelihood)
NCR	Región no codificante (por sus siglas en inglés, non coding region)
NO	Normandía
OL	Laguna de Olomega
PCR	Reacción en cadena de la polimerasa (por su traducción al inglés, polymerase chain reaction)
UICN	Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza

Simbología de nucleótidos

A	Adenina
T	Timina
C	Citosina
R	Guanina/Adenina
D	Guanina/Adenina/Timina
<i>F</i>	Forward o secuencia codificante
<i>R</i>	Reverse o secuencia molde

Unidades

bp	pares de bases
°C	grados Celsius
ha	hectáreas
km ²	kilómetros cuadrados
ml	mililitros
nM	nanomolar
μl	microlitros

Glosario

Alelos: Formas alternativas de un gen. Las alternativas o alelos comunes son secuencias frecuentes o normales de ADN para un determinado gen; mientras que los alelos raros son variaciones (mutaciones) poco frecuentes.

Barcode: Secuencia corta de ADN, de una localización uniforme del genoma usada para identificar especies, referido como el código de barras genético.

Bioseguridad: Medidas tomadas para minimizar el riesgo de introducir un patógeno infeccioso a los humanos, animales de agricultura y poblaciones animales que son objeto de investigación.

Clado: Grupo de especies relacionadas entre sí mediante una historia de ascendencia ancestral común, es decir, una especie ancestral y todos sus descendientes.

Cladograma: Diagrama que permite representar el parentesco evolutivo entre las especies. Si está construido con información filogenética, se le puede llamar árbol filogenético.

D-loop: El bucle D-loop mitocondrial es una región triple que se encuentra en la principal región no codificante (NCR) de muchos genomas mitocondriales, y se forma mediante la incorporación estable de una tercera cadena de ADN corta conocida como ADN 7S.

Filogenética: Estudio de la historia evolutiva y relaciones entre individuos, grupos de organismos u otras entidades biológicas con historia evolutiva.

Filogenia: Rama de la biología que se encarga de estudiar el origen y evolución de los seres vivos.

Filopatría: Es la tendencia de una especie a mantenerse en el mismo territorio donde nacieron, o que regresan al mismo sitio para reproducirse.

Gen: Unidad fundamental básica a nivel genético. Secuencia que codifica para un producto génico (ARN o proteína).

Genotipo: Constitución genética completa de un individuo.

Fenotipo: Rasgos observables o expresados en un individuo.

Grupo monofilético: Véase clado.

Grupo parafilético: En taxonomía filogenética o cladística, son aquellos que incluyen un ancestro común pero no todos sus descendientes.

Grupo polifilético: Grupo que no incluye al antepasado común más reciente de todos sus miembros; está constituido por la unión artificial de ramas dispersas del árbol evolutivo.

Haplotipo: Conjunto de variaciones del ADN o polimorfismos que tienden a ser heredados juntos.

Introgresión: Adquisición e incorporación a largo plazo de material genético de una especie en el genoma de otra especie, especialmente cuando los individuos de una especie rara se hibridan con los de una especie estrechamente relacionada, pero más numerosa.

Intrones: Fragmentos de ADN no codificante.

Marcadores microsatélites: Fragmentos de ADN que contienen repeticiones cortas de una secuencia específica que permiten identificar individuos de una especie.

Morfotipo: Grupo de organismos que no puede diferenciarse a simple vista o con herramientas sencillas.

Muestra no invasiva: Muestra obtenida mediante un método que no requiere la captura o perturbación del animal.

Mutación: Cualquier cambio en la secuencia de nucleótidos del ADN, sea perjudicial, favorable o no represente ningún efecto.

Nodo: Representan los ancestros comunes que comparten dos o más taxones en un árbol filogenético.

Nucleótido: Estructura fundamental básica de los ácidos nucleicos (ARN y ADN).

Pares de bases: Dos nucleótidos opuestos y complementarios en las cadenas de ADN y ARN que están conectadas por puentes de hidrógeno.

Poligamia: Comportamiento de las especies donde el macho tiene más de una pareja sexual.

Contenido

Acrónimos y siglas.....	5
Simbología de nucleótidos	6
Unidades.....	6
Glosario.....	7
Índice de Figuras	13
Índice de Tablas.....	15
1. Antecedentes.....	19
2. Objetivos	21
2.1. Objetivo general.....	21
2.2. Objetivo específico.....	21
3. Marco teórico	22
3.1 Estudios genéticos para la conservación de especies amenazadas y en peligro de extinción.....	22
3.2 Marcadores moleculares mitocondriales	23
3.2.1 COI.....	24
3.2.2 D-loop.....	25
3.3 Especie y subespecie	25
3.3.1 Aporte evolutivo, genético y bioquímico a los conceptos de especie y subespecie	26
3.3.2 Enfoque multidisciplinario.....	27
3.4 Hibridación e introgresión.....	28
3.4.1 Escenarios negativos de la hibridación e introgresión.....	28
3.4.2 Escenarios positivos de la hibridación e introgresión.....	29
3.5 Árboles filogenéticos	29
3.6. Modelos de sustitución para árboles filogenéticos	30
3.6.1 Máxima verosimilitud (ML)	31
3.6.2 Inferencia Bayesiana	31
3.7 Redes de haplotipos.....	31
4. Metodología.....	33
4.1. Fase de campo.....	33
4.1.1. Área de estudio	33
4.1.2. Recolección, almacenamiento y envío de muestras fecales	34

4.2.	Fase de laboratorio y análisis de resultados.....	38
4.2.1.	<i>Extracción de ADN mitocondrial, amplificación y secuenciación</i> .	38
4.3.	Análisis filogenético.....	39
4.3.1.	<i>Descarga de muestras de GenBank</i>	39
4.3.2.	<i>Selección del modelo de sustitución y generación de árboles filogenéticos</i>	42
4.3.3.	<i>Haplotipos y generación de redes de haplotipos</i>	43
5.	Resultados	44
5.1.	Extracción de ADN mitocondrial, amplificación y secuenciación	44
5.2.	Análisis filogenético - Árboles filogenéticos.....	47
5.3.	Análisis filogenético - Redes de haplotipos.....	50
6.	Discusión	54
7.	Conclusiones y recomendaciones	58
8.	Referencias bibliográficas	60
	Anexo 1: Certificado zoosanitario de exportación n.º E -2022-001710-ST-001.	69
	Anexo 2: Permiso CITES n.º 929.	71
	Anexo 3: Secuencias de marcador molecular COI de 36 muestras de <i>Ateles geoffroyi</i>	72
	Anexo 4: Secuencias de marcador molecular D-loop de 28 muestras de <i>Ateles geoffroyi</i>	85

Índice de Figuras

- Figura 1. (A) Recolecta de muestras no invasivas de mono araña (*Ateles geoffroyi*); (B) Excreta fresca, (C) Refrigeración de las muestras después de la recolecta.....36
- Figura 2. (A) Preparación de muestras para envío a laboratorio. (B) Colocación en tubos estériles con rosca. (C) Rotulación de cada tubo con el código correspondiente.37
- Figura 3. Filogenia por máxima verosimilitud (ML) de las subespecies *Ateles geoffroyi* de la región Mesoamericana. Los números en los nodos corresponden a los valores de soporte. Se incluyen muestras de *A. fusciceps* y *A. paniscus* (grupo externo). 48
- Figura 4. Filogenia por inferencia bayesiana de las subespecies *Ateles geoffroyi* de la región Mesoamericana. Los números en los nodos son los valores de soporte para las ramas del árbol filogenético en probabilidades bayesianas. La barra de escala representa la longitud de las ramas proporcional al número esperado de sustituciones por sitio. Se incluyen muestras de *A. fusciceps* y *A. paniscus* (grupo externo).....49
- Figura 5. Red de haplotipos de secuencias D-loop obtenidas de ANP El Caballito y Chaguantique, y AN Olomega, Normandía y Nacascolo. Los círculos representan cada haplotipo encontrado, y su diámetro es proporcional al número de individuos que comparten un mismo haplotipo. Las líneas transversales a las uniones de haplotipos representan la cantidad de mutaciones entre ellos. La coloración tiene significado geográfico: ANP Chaguantique celeste, ANP El Caballito amarillo, AN Olomega naranja, AN Normandía morado y AN Nacascolo verde. Los puntos rojos son vectores medios.....50
- Figura 6. Haplotipos encontrados de secuencias D-loop obtenidas de ANP El Caballito y Chaguantique, y AN Olomega, Normandía y Nacascolo. Los círculos representan cada haplotipo encontrado, y su diámetro es proporcional al número de individuos que comparten un mismo haplotipo. Cada haplotipo está representado por un color distinto: HA1 (naranja), encontrado en AN Olomega y ANP El Caballito; HA2 (amarillo) en AN Olomega; HA3 (celeste) en ANP Chaguantique; HA4 (morado) y HA5 (lila) en AN Normandía; HA6 (verde) y HA7 (verde claro) en AN Nacascolo..... 51
- Figura 7. Red de haplotipos con secuencias D-loop de las subespecies *Ateles geoffroyi* de la región Mesoamericana. Los círculos representan cada haplotipo encontrado, y su diámetro es proporcional al número de individuos que comparten un mismo haplotipo. Las líneas transversales a las uniones de haplotipos representan la cantidad de mutaciones entre ellos. La coloración tiene significado geográfico: ANP Chaguantique (celeste), ANP El Caballito (amarillo), AN Olomega (naranja), AN Normandía (morado), AN Nacascolo (verde claro), muestras indeterminadas de El Salvador (azul), México (rosa claro),

Guatemala (lila) y Belice (fucsia). Los puntos rojos son vectores medios. Los haplotipos de color verde musgo son de *A. g. frontatus*, *A. g. azurensis*, *A. fusciceps* o *A. paniscus*.....52

Índice de Tablas

Tabla 1. Detalle de muestras no invasivas de mono araña (<i>Ateles geoffroyi</i>) recolectadas, más dos muestras de Nacascolo recolectadas en 2015 (Zaldaña y Sánchez, 2017).	37
Tabla 2. Muestras de <i>Ateles geoffroyi</i> , <i>A. fusciceps</i> y <i>A. paniscus</i> (grupo externo) descargadas de GenBank y utilizados en este estudio, descritas por ID, asignación taxonómica basada en pelaje y análisis filogenético, país de origen, coordenadas (modificado de Morales-Jiménez <i>et al.</i> , 2015).	41
Tabla 3. Resultados de JmodelTest con el mejor modelo utilizando Criterio de Información Bayesiana las secuencias de <i>Ateles</i> alineadas.	42
Tabla 4. Muestras de ADN de <i>Ateles geoffroyi</i> procedentes de El Salvador que amplificaron para el marcador mitocondrial D-loop.	45

Introducción

El mono araña (*Ateles geoffroyi*) es la única especie de primate no humano presente en El Salvador. Actualmente, en el rango de distribución de la especie a nivel mundial, se reconocen cuatro subespecies de *Ateles geoffroyi*: *A. g. vellerosus*, *A. g. frontatus*, *A. g. ornatus* y *A. g. azuerensis*. Mientras que, para El Salvador, se cuestionó la verdadera subespecie al documentarse mayor similitud filogenética con los monos *A. g. frontatus* (de Nicaragua y Costa Rica), que con monos de la subespecie *A. g. vellerosus*, que era su clasificación previa al estudio de Morales-Jiménez *et al.* (2015). El presente estudio tuvo como objetivo determinar la subespecie y la variabilidad genética entre las poblaciones de mono araña (*Ateles geoffroyi*) presente en las Áreas Naturales Protegidas El Caballito y Chaguantique y las Áreas Naturales Olomega y Normandía, por medio de análisis genéticos e identificación de haplotipos del ADN mitocondrial.

Se recolectaron 66 muestras no invasivas, 14 de El Caballito, 24 de Chaguantique, 24 de Olomega y 5 de Normandía. Además, se incluyeron dos muestras del Área Natural Nacascolo, donde se encuentran individuos con coloración de pelaje diferente. Se obtuvo ADN de alta calidad para 36 muestras confirmadas como *A. geoffroyi* por medio del marcador mitocondrial COI. De estas, se obtuvieron amplificaciones de la región mitocondrial D-loop para 28 muestras, que se utilizaron para realizar árboles filogenéticos por máxima verosimilitud (ML), inferencia bayesiana y redes de haplotipos; junto con secuencias D-loop de monos araña de la región Mesoamericana disponibles en el GenBank.

Con base en los resultados filogenéticos, se concluye que las poblaciones silvestres de mono araña en El Salvador pertenecen a la sub-especie *A. g. vellerosus*. Esto debido a poseer más similitud con *A. g. vellerosus* de México, Guatemala y Belice. A excepción de una muestra proveniente de Nacascolo la cual tiene mayor similitud con muestras de *A. g. frontatus*, indicando que algunos individuos pertenecientes a la población de Nacascolo no sean nativos de El Salvador y que esté ocurriendo hibridación en el sitio.

A pesar de esto, es evidente que dentro de las poblaciones estudiadas de El Salvador existen diferencia haplotípicas, que puede ser indicio de diferenciación genética, pérdida de flujo genético por la pérdida de hábitat y fragmentación. Estos resultados, junto con un mayor entendimiento de la estructura genética de las subpoblaciones y sus patrones de desplazamiento, deben considerarse al momento de plantear estrategias de conectividad del paisaje donde habitan los monos araña para lograr su conservación en El Salvador.



El mono araña (*Ateles geoffroyi*) es la única especie de primate no humano presente en El Salvador y, a nivel regional se distribuye en México, Guatemala, Nicaragua, Honduras, Costa Rica y Panamá (Rylands *et al.*, 2006). En El Salvador, actualmente se tiene confirmación que la especie está presente en seis localidades, todas ellas ubicadas en el oriente, cuatro en la Reserva de Biósfera Xiriualtique -Jiquilisco: Área Natural Protegida Chaguantique, Áreas Naturales (AN) Normandía, El Tercio y Nacascolo (Girón *et al.*, 2014; Morales-Hernández, 2003) y dos en la zona montañosa de la cordillera de Jucuarán específicamente en el ANP El Caballito (Pineda *et al.*, 2020) y los cerros adyacentes: El Mono, cerro La Piragua, cerro El Chino, El Hijuelo Seco; y en AN laguna de Olomega en Loma Nariz del Diablo, cerro El Roble, cerro El Botijón, cerro El Jubilete, Cooperativa La Marañonera, La Estrechura (Pineda-Peraza *et al.*, 2017).

La especie está clasificada como en peligro de acuerdo a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Cortés-Ortiz *et al.*, 2020) y como en peligro de extinción por el Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales de El Salvador (2015). En el país, una de las principales amenazas para la especie es la degradación de sus hábitats derivada principalmente de perturbaciones antropogénicas (Rodríguez-Menjívar, 2007).

En la actualidad la UICN reconoce a las subespecies para evaluar o establecer el estado de conservación de las especies (Phillimore y Owens, 2006). A pesar de estos esfuerzos, la información no está disponible para todos los grupos taxonómicos lo cual puede llevar a sesgos al momento de evaluar la categoría de conservación de las especies y subespecies (Gippoliti y Amori, 2007).

En el caso específico de mamíferos, los primates son el grupo con mayor representación de subespecies clasificadas en la UICN en comparación con otros grupos como roedores y murciélagos (Gippoliti y Amori, 2007). En este aspecto, para El Salvador, la subespecie de mono araña presente de acuerdo a Kellogg y Goldman (1944) es *A. geoffroyi vellerosus*; sin embargo, en la revisión más reciente de Morales-Jiménez *et al.* (2015) con ADN mitocondrial, las muestras pertenecientes a individuos de El Salvador no se agrupan con las demás muestras de *A. geoffroyi vellerosus* y este clado se delimitó sólo para los monos arañas de México y Guatemala. Por tanto, a la fecha, se desconoce qué subespecie de mono araña habita en El Salvador, Honduras y sur de Guatemala (Cortés-Ortiz *et al.*, 2020).

Para estudios de evaluación de filogenias, el ADN mitocondrial representa información útil para hacer predicciones sobre los árboles genealógicos de las especies (D'Souza y Minczuk, 2018). Debido a que muestra una considerable variabilidad entre individuos dentro de la misma población y entre distintas poblaciones, por evolucionar más rápido que el ADN nuclear (Suomalainen, 2019).

1. Antecedentes

El primer registro científico del mono araña en El Salvador lo realizó Reuben Stirton en el año 1925, el individuo capturado provenía de la laguna de Olomega, departamento de San Miguel. Posterior a esto, la especie fue registrada en 1936 de Montaña El Zamorán (Nancuchiname) y en El Tercio. Los registros de los años 1940 y 1950 fueron publicados en Felten (1958) y Burt y Stirton (1961).

Luego de estos registros, los estudios con la especie se vieron mermados y no fue hasta inicios de los años 2000 que se llevaron a cabo investigaciones específicas con la especie. En este aspecto, Morales-Hernández (2003) y Argueta y Rivera (2004) estudiaron los usos de hábitat de las poblaciones de mono araña en tres áreas ubicadas en Usulután, registraron el comportamiento a lo largo del día y sus hábitos alimentarios. Morales-Hernández (2003) reportó 29 individuos en Chaguantique y 45 individuos en El Tercio, con una relación macho-hembra de 1:7 aproximadamente. Mientras que Argueta y Rivera (2004) reportaron una pequeña población de 28 individuos distribuidos en dos grupos con proporciones sexuales de 1:0.43; estos grupos utilizaban cuatro tipos de hábitat a lo largo de la estación seca y húmeda. Las autoras concluyeron que la diferencia en la proporción de sexos en esta zona es una amenaza para las poblaciones, sumado a las presiones ambientales producto de la deforestación.

A la fecha, se tiene registro de poblaciones de mono araña en AN Normandía, ANP Chaguantique, AN El Tercio, AN El Nacascolo, AN cerro El Mono y ANP El Caballito en el departamento de Usulután, y AN laguna de Olomega en el departamento de San Miguel (Morales-Hernández, 2003; Rodríguez-Menjívar, 2007; Owen y Girón, 2012; Girón *et al.*, 2014; Pineda-Peraza *et al.*, 2017; Zaldaña y Sánchez, 2017; Pineda *et al.* 2020). Recientemente se han reportado avistamientos de nuevo en la zona de Nancuchiname (fotografías), en isla Montecristo en el departamento de Usulután (por confirmar), en el volcán Chaparrastique en el departamento de San Miguel (por confirmar) y en el volcán de Conchagua en el departamento de La Unión (S. Otterstrom, com. pers., 2020).

De acuerdo a diversos autores, la especie de mono araña (*Ateles geoffroyi*) estaba conformada por más de nueve diferentes formas geográficas o subespecies (Rylands *et al.*, 2006). Sin embargo, Morales-Jiménez *et al.* (2015) desarrollaron un mapa de distribución de las especies de monos araña basado en tres regiones codificantes del ADN mitocondrial, para reconstruir la historia filogenética del género *Ateles*. En este aspecto, reconocen 5 sub especies, *A. g. vellerosus*, *A. g. frontatus*, *A.g. sp. Indeterminado*, *A. g. ornatus*, *A. g. azuerensis*. El resultado del estudio sugirió que el clado de las muestras de El Salvador no pertenece a la subespecie de *A. g. vellerosus* como se pensaba anteriormente.

El único estudio genético con la especie lo llevaron a cabo Zaldaña y Sánchez (2017), Quienes estudiaron la diversidad genética de cuatro áreas forestales en las tierras bajas del sureste de El Salvador El Tercio, Nacascolo, AN Normandía, ANP Chaguantique. El análisis de diversidad genética entre sitios reveló una baja diversidad genética, esto se concluyó a través de la comparación con otros estudios de diversidad genética con la especie en Ecuador (DiFiore, 2009) y Nicaragua (Hagell *et al.*, 2013).

Las poblaciones estudiadas mostraron una estructura genética, con la cual se identificaron dos grupos: uno conformado por los monos de Normandía, El Tercio, Chaguantique y dos individuos de Nacascolo; y el segundo conformado por el resto de individuos de Nacascolo. En este estudio se sugirió que, para recuperar el equilibrio entre la deriva y la migración entre los sitios con monos nativos, se necesitaban medidas para restablecer la conectividad a través de pequeños parches de bosque entre los bosques centrales, funcionando como una sola matriz.

Además, con estas 54 muestras obtenidas en la investigación de diversidad genética, Chaves *et al.* (2019) analizaron la presencia de *Bocaparvovirus*, *Erythroparvovirus* y *Tetraparvovirus* en especies de primates del nuevo mundo centroamericanos, y confirmaron la presencia de *Tetraparvovirus* en primates centroamericanos, en tres de estas 54 de las muestras de mono provenientes de El Salvador. No obstante, hasta la fecha aún no se ha descrito que la presencia del virus de pie a una enfermedad en primates o en cualquiera de sus hospederos. Esto abre una nueva línea de investigación, y a pesar que aún no se conoce o no se ha descrito qué efectos pueden ocasionar al largo o mediano plazo, es importante brindar seguimiento ya que, en sitios donde estas especies interactúan con seres humanos, puede existir riesgo de zoonosis.

Estos estudios dejan entrever la necesidad de seguir trabajando con la especie, y la necesidad de seguir aplicando herramientas moleculares con la finalidad de tener un mejor entendimiento de cómo el deterioro de sus hábitats puede impactar la supervivencia de la especie en diferentes aspectos.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

- Determinar la subespecie y la variabilidad genética entre las poblaciones de mono araña (*Ateles geoffroyi*) presente en las Áreas Naturales Protegidas El Caballito y Chaguantique y las Áreas Naturales Olomega y Normandía por medio de análisis genéticos e identificación de haplotipos del ADN mitocondrial.

2.2. Objetivo específico

- Determinar si existe variabilidad genética mitocondrial en los monos araña presentes en las Áreas Naturales Protegidas El Caballito y Chaguantique y las Áreas Naturales Olomega y Normandía a través de la identificación de haplotipos por medio de la extracción de ADN, amplificación, secuenciación y análisis molecular.

3. Marco teórico

3.1 Estudios genéticos para la conservación de especies amenazadas y en peligro de extinción

La biología de la conservación, dentro del nivel de biodiversidad de genes, asume que, a mayor variación genética, hay un aumento de la probabilidad de supervivencia de una población a lo largo del tiempo ecológico o evolutivo; siendo la variación genética la capacidad y la frecuencia con la que los genes de las poblaciones tienden a diferenciarse de otras poblaciones (Awise, 1989). El aumento de la actividad humana como el cambio de uso de suelo, ha repercutido en la biodiversidad, acelerando la fragmentación y pérdida de hábitat de muchas especies, particularmente en los trópicos, incrementando las tasas de extinción de manera alarmante y poniendo en peligro el balance y la capacidad de autoregeneración de los ecosistemas (Cuarón *et al.*, 2008).

Hedrick y Miller (1992) denominan a este fenómeno como factores extrínsecos, ya que generan una influencia en otros organismos como eventos climáticos o interacciones entre organismos de distintas especies. Pero también considera que hay factores intrínsecos que pueden llevar a las especies a la extinción, como la degeneración genética o fenómenos demográficos como el desbalance en la proporción de sexos.

Debido a que los factores que influyen en la extinción pueden interactuar, se ha propuesto el enfoque de “análisis de viabilidad de la población” (PVA, por sus siglas en inglés) para considerar la compleja interdependencia de estos factores. Aquí es donde los estudios genéticos juegan un papel fundamental como herramienta para identificar el estatus de las poblaciones, ya que generan información para tomar decisiones para la implementación de programas destinados a conservar la diversidad genética como unidades evolutivas, tanto en poblaciones cautivas como naturales (Rojas 1995); evitando así la degeneración genética de dichas poblaciones; aumentando su aptitud, viabilidad, resiliencia y posibilidades de supervivencia.

Hay diferentes metodologías propuestas para estudiar el genoma de las poblaciones, pero una de las más populares es a través del ADN mitocondrial (ADNmt). El ADNmt es genoma independiente del genoma nuclear (ADN que se encuentra dentro del núcleo en eucariotas, y como nucleóide en procariotas) que forma parte de las mitocondrias (Castro *et*

al., 1998). Este se hereda principalmente por vía materna (Luo *et al.*, 2018) y su tasa de sustitución de nucleótidos es, generalmente, de cinco a diez veces mayor que en el ADN nuclear (Vawter y Brown, 1986). Es de considerar que sólo codifica una pequeña proporción del ADN total de un organismo (el ADNmt de los mamíferos tiene solo 16 000 bases) y, como resultado, su linaje puede diferir mucho de los genes nucleares (Hedrick y Miller, 1992). Debido a su alta tasa de evolución, y a su alto polimorfismo dentro de las especies, el ADNmt se utiliza para examinar la estructura geográfica de las poblaciones de una especie dada o para investigar la diferenciación de especies estrechamente relacionadas (Gupta *et al.*, 2015).

En el proceso de delimitación taxonómica de subespecies o unidades objetivo de conservación, los recursos genéticos se vuelven cada vez más importantes cuando la distinción morfológica por sí sola es insuficiente. Al final, los estudios genéticos refuerzan el conocimiento sobre las subespecies, estimaciones de ascendencia, endogamia y parentesco, los cuales son fundamentales para preservar la diversidad genética en la naturaleza y en cautiverio de las poblaciones (Frandsen *et. al*, 2019).

3.2 Marcadores moleculares mitocondriales

Los marcadores moleculares son moléculas específicas que se utilizan para identificar y seguir a una determinada célula, tejido u organismo. Existen varios tipos de marcadores moleculares, uno de ellos son los marcadores genéticos, que corresponden a segmentos de ADN o ARN que se utilizan para identificar una especie, su evolución, la comprensión de procesos biológicos, la función celular, entre otros (Patwardhan *et al.*, 2014). En la conservación biológica, los marcadores genéticos se utilizan para estudiar la diversidad genética de las especies y para monitorear su estado de conservación; esencial para el manejo y la conservación de especies en peligro de extinción (Catanesi *et. al*, 2021).

Se han desarrollado distintas metodologías que permiten identificar molecularmente individuos y sus relaciones evolutivas y taxonómicas. Los marcadores mitocondriales son fragmentos de ADN que se encuentran dentro de las mitocondrias y son utilizados para identificar similitudes y diferencias en su codificación (Longchamps *et al.*, 2020). Así, permiten determinar la estructura de la población, la relación genética entre individuos, la diversidad genética de la población e, incluso, detectar la presencia de híbridos o individuos

no nativos en una población, lo cual es de gran utilidad para la conservación de especies endémicas (Catanesi *et al.*, 2021).

De acuerdo a Paiz y Huete (2008), el genoma mitocondrial es el candidato ideal para esta metodología debido a una serie de características las cuales se describen a continuación: a) en una célula existen más copias de ADN mitocondrial que de ADN nuclear, lo que hace más fácil recuperarlo en muestras más pequeñas o que se han degradado en el proceso de colecta; b) presenta mayor variabilidad entre diferentes individuos, dando paso a un historial genético que permite a los investigadores levantar la huella genética de los individuos y permitiendo encontrar diferencias sustanciales entre ejemplares de la misma especie; c) las diferencias del genoma mitocondrial entre individuos de la misma especie es mínima, contribuyendo a su uso para teorizar conexiones genéticas entre poblaciones, ya que la variación intraespecífica en el ADN mitocondrial es baja en la mayoría de las especies animales; d) los genes mitocondriales raramente contienen secuencias de ADN no codificante o intrones, las cuales son regiones largas del ADN que sirven a la célula para reconocer cortes entre regiones de genes que codifican para elementos puntuales, permitiendo así al ADN mitocondrial ser transcrito directamente (Stoeckle *et al.*, 2005).

A continuación, se mencionan los dos marcadores mitocondriales utilizados en la presente investigación para la identificación y clasificación de individuos de mono araña, al nivel de subespecie:

3.2.1 COI

Dentro del genoma mitocondrial de la gran mayoría de los animales, hay una región con longitud aproximada de 648 a 894 pares de bases que codifica para la enzima citocromo c oxidasa subunidad 1 o COI (Patwardhan *et al.*, 2014). Este marcador es muy utilizado para la identificación de especies, bajo la técnica de código de barras genético o DNA Barcode (Ratnasingham y Hebert, 2007), por su alto grado de estandarización (Derycke *et al.*, 2010). Dicha propiedad permite utilizar los protocolos diseñados para la identificación y comparación de la gran mayoría de grupos animales. Con la gran cantidad de información recopilada sobre COI, se han generado grandes bases de datos o bibliotecas de secuencias de ADN, que son accesibles y consistentes, permitiendo el intercambio, la cooperación y el fortalecimiento de información genética (Paíz y Huete, 2008; Ratnasingham y Hebert, 2007).

3.2.2 D-loop

La secuenciación del ADN mitocondrial también contiene dentro de su estructura una región no codificante de aproximadamente 1126 pares de bases de longitud conocida como el bucle de desplazamiento, bucle-D o D-loop. Esta es la región no codificante más importante del genoma mitocondrial y es la parte más hipervariable, ya que tiene la capacidad de acumular mutaciones rápida y constantemente (Brown, 1985).

Se han publicado varios estudios detallados que comparan las regiones D-loop de diferentes mamíferos (Brown *et al.*, 1986; Hoelzel *et al.*, 1991), encontrándose una variabilidad sustancial en las longitudes de pares de bases (Rand, 1993). Además, se ha evidenciado variabilidad sustancial tanto dentro como entre especies (Shaffer y McKnight, 1996). Es por ello que se considera como una de las secciones más interesantes de los vertebrados para determinar árboles filogenéticos (Clayton, 1992; Sumida *et al.*, 2000; Wolstenholme, 1992).

3.3 Especie y subespecie

Las definiciones de especie y subespecie han sido continuamente modificadas por la comunidad científica. Se han manejado más de 24 conceptos a lo largo de la historia y aún hay un debate constante (Mayden *et al.*, 1997; Van Dyke y Lamb, 2020). De acuerdo con el concepto biológico (uno de los más utilizados por su funcionalidad), una especie es un grupo de individuos que tienen el potencial de reproducirse o aparearse entre sí y generar descendencia viable y fértil (Mayden *et al.*, 1997; Purves *et al.*, 2003). Sin embargo, eso no significa que pertenezcan al mismo grupo de reproducción, sino que se trata únicamente de una estimación. Por ejemplo, una población de mono araña de Guatemala y una de El Salvador tienen pocas probabilidades de encontrarse físicamente, pero en caso se cruzaran probablemente pueden producir descendencia fértil (De Queiroz, 2007).

Así, el término especiación corresponde al proceso por el cual surgen nuevas especies (Darwin, 1859). Ello implica que, organismos ancestrales, al verse expuestos a factores temporales o geográficos, acumulan diferencias genéticas que favorecen o perjudican el desarrollo de características de su descendencia. Quienes tienen cambios favorables

respecto a su medio, aumentan su supervivencia, reproducción y viabilidad de su progenie (evolución). Esto puede representar un aislamiento reproductivo de la población descendiente con la población anterior y entre sí que, con el tiempo y generaciones, van acumulando más diferencias y resulta en dos poblaciones distintas (Frankham *et al.*, 2002).

El fenómeno contrario a la especiación es la extinción, un fenómeno que es factible para cualquier especie y forma parte del proceso de diversificación biológica (De Queiroz, 2007). Se considera que se han extinto el 99% de todas las especies que alguna vez existieron en el planeta (Purvis *et al.*, 2000).

El término subespecie fue acuñado por primera vez para referirse a variaciones o discontinuidades geográficas entre organismos o subpoblaciones de una especie (Mayr 1982). Sin embargo, surgen muchas discrepancias al comparar esas diferencias morfológicas utilizadas para afirmar subespecies con la filogenia de las mismas y por eso sigue siendo un concepto altamente discutido (Phillimore y Owens, 2006). En la actualidad, y debido a que existe mayor acceso a estudios utilizando marcadores moleculares, el término filogenético de subespecie ha sido ampliamente utilizado. Este concepto define a las subespecies como poblaciones distinguibles filogenéticamente y reproductivamente compatibles sin enfatizar en la diferenciación morfológica (Zachos, 2016).

3.3.1 Aporte evolutivo, genético y bioquímico a los conceptos de especie y subespecie

El concepto evolutivo de especie nace con los aportes revolucionarios de Charles Darwin (1859) y Alfred Russel Wallace. La famosa obra “El origen de las especies” explica cómo las características que son beneficiosas para un organismo le permiten sobrevivir a su entorno y que dichas características son heredadas gracias a la selección natural, lo que permite que las especies cambien continuamente. Esta obra resalta la teoría de que todas las especies descienden de un antepasado común, por lo que todos los organismos están emparentados.

Gregor Mendel, considerado el padre de la genética, demostró unos años después que los organismos heredan ciertos caracteres genéticos transmitidos de una generación a otra sin importar las mezclas que se den en el tiempo (Weiling, 1991). Ernst Mayr (1988), uno de

los biólogos evolutivos más reconocidos del siglo XX, reconoció que el proceso de especiación puede darse ya sea por evolución filética o por cladogénesis. En el primer caso, una especie acumula pequeños cambios genéticos de manera gradual, lo que conlleva a una diferenciación de la especie con su ancestro a lo largo de muchas generaciones. En el segundo caso, se refiere a cuando una especie da lugar a una o varias especies por fenómenos que obligan a las poblaciones a vivir y adaptarse a distintas condiciones, lo que conlleva que se dé un proceso evolutivo independiente entre una especie y otra.

Al descubrirse la estructura de doble hélice del ADN (Watson y Crick, 1953), se abrió el campo para más teorías a nivel molecular, donde las variaciones no suceden como consecuencia de la adaptación, sino una consecuencia de las mutaciones en las secuencias de ADN y, que, por efecto de la deriva genética, son heredadas a las nuevas generaciones (Kimura, 1969). Estos y más estudios son complementarios considerando la variabilidad como consecuencia de múltiples factores a nivel evolutivo y molecular (Palazzo y Kejiou, 2022).

3.3.2 Enfoque multidisciplinario

Clasificar a los organismos bajo las categorías taxonómicas de especies y subespecies debe de hacerse bajo un enfoque que incluya diferentes características de los organismos (morfología, comportamiento, genética, por ejemplo), (Van Dyke y Lamb, 2020). Prácticamente todas las poblaciones difieren en algún grado de todas las demás poblaciones de una especie, pero eso no las convierte en una subespecie (Phillimore y Owens, 2006). Para considerar las diferencias entre dos poblaciones, y cuando se vuelven tan significativas que no pueden considerarse similares, es necesario hacer uso de análisis genéticos y modelos matemáticos que permitan reforzar estos paradigmas (Palazzo y Kejiou, 2022).

Actualmente, se emplea un enfoque multidisciplinario como generador de consenso para la comunidad científica. Al analizar la identidad de un organismo como una unidad evolutiva junto con sus características morfológicas, fisiológicas y conductuales, permite esclarecer las decisiones de conservación y aumentar la aptitud de dicha especie (Rojas, 1995).

Con el enfoque filogenético, los conceptos de especie y subespecie se interpretan como grupos de organismos con un conjunto de similitudes genéticas, definidas y medibles (Van

Dyke y Lamb, 2020). No son sinónimos, sino que uno engloba al otro: “todas las subespecies son especies, pero no todas las especies son subespecies” (De Queiroz, 2020). Subespecies y especies son entidades fundamentalmente del mismo tipo: linajes a nivel de población. Por consiguiente, al incluir el genoma de los organismos en las clasificaciones taxonómicas y sistemáticas, estos linajes a nivel de población se pueden observar con el estudio de haplotipos, diferentes variaciones de un mismo gen que generan distintas combinaciones en el ADN y suelen heredarse como una unidad (Catanesi *et al.*, 2021).

3.4 Hibridación e introgresión

A nivel de organismo o especie, se considera un híbrido como el resultado de la reproducción entre dos o más organismos de diferentes especies, subespecies o poblaciones (Mayr 1963). El entrecruzamiento es posible porque el aislamiento reproductivo no es completo, resultando en poblaciones que son muy cercanas genéticamente. Este fenómeno puede ocurrir tanto por causas naturales, como ser de origen antropogénico (Allendorf *et al.*, 2001).

3.4.1 Escenarios negativos de la hibridación e introgresión

Durante el proceso de hibridación, los genes más raros (de la especie más rara) tienen menos posibilidad de heredarse al genoma de los híbridos, en contraste a los genes de la especie más común o más abundantes. Este proceso se explica con el término introgresión (Anderson y Hubricht, 1938), donde se adquieren nuevos genes de especies, subespecies o poblaciones en el genoma de otras. Los eventos de hibridación e introgresión pueden darse entre especies que han evolucionado separadas una de la otra por barreras geográficas, pero que entran en contacto por medio de introducciones o cambios en su distribución. O se da entre especies con diferentes barreras genéticas, pero que no son suficientes para evitar el surgimiento de híbridos (Blair, 1951).

En animales, los híbridos generalmente tienen desventajas aptitudinales, a diferencia de los individuos no híbridos. Posiblemente sean infértiles y, si no lo son, pueden tener menor éxito reproductivo (Burke y Arnold, 2001). En poblaciones pequeñas y especies raras es particularmente negativo, al desperdiciar eventos de procreación, pérdida de genotipos únicos (Van Dyke y Lamb, 2020). También, individuos de especies o subespecies

introducidas, pueden suponer una extinción genética por hibridación e introgresión con la especie o subespecie nativa (Rhymer y Simberloff, 1996).

3.4.2 Escenarios positivos de la hibridación e introgresión

La hibridación natural puede contribuir a la adaptación y/o especiación al ser un mecanismo de transferencia de adaptaciones de un taxón a otro, quizás permitiendo la introgresión de caracteres que permitan la expansión del rango de distribución (Arnold, 1997). También puede conducir al surgimiento de nuevos linajes evolutivos (Lewontin y Birch, 1966). Todo depende de la probabilidad del establecimiento y la proliferación de genotipos híbridos favorables. En ese escenario, por selección natural, al tener una ventaja los individuos híbridos raros y relativamente aptos, contribuirían a la adaptación sólo si sus descendientes también lo son (Burke y Arnold, 2001).

Al final, no se puede predecir si el proceso de hibridación e introgresión será beneficioso o perjudicial para la población de interés, independientemente de si es natural o a causa de acciones humanas. Hay estudios de caso documentados para diferentes organismos vertebrados tanto con resultados positivos y negativos a la variabilidad genética y aptitud de cada uno (Rhymer y Simberloff, 1996).

3.5 Árboles filogenéticos

Los árboles filogenéticos son diagramas (cladogramas) que representan conexiones evolutivas entre los organismos y los ancestros de los cuales provienen (Thanukos y Collins, 2016). Representan una hipótesis, una posible resolución del parentesco de los organismos estudiados. Por eso pueden cambiar y robustecer a medida se fortalece la información utilizada para calcular las relaciones evolutivas por medio de análisis genéticos. La construcción de estas hipótesis se da por diferentes metodologías y modelos matemáticos propuestos, cada uno con sus ventajas y limitaciones, dependiendo de los marcadores moleculares, organismos, entre otros (Patwardhan *et al.*, 2014).

El principio básico en todos estos modelos es comparar secuencias de ADN (o proteínas) de las muestras a investigar (Thanukos y Collins, 2016). Cada unidad que conforma un gen

(nucleótido) se encuentra estructurado por combinaciones de bases nitrogenadas representadas por las letras A (adenina), T (timina), C (citosina) y G (guanina); y cuya capacidad de presentar distintas combinaciones de dichos pares de bases se da a través de mutaciones, producto de distintos fenómenos físico-químicos (Watson y Crick, 1953).

La variabilidad que puede presentar un gen es el resultado de su historia natural. Al comparar las secuencias de un gen o proteína entre individuos de igual o diferentes categorías taxonómicas, se agrupan los organismos dependiendo de la similitud entre las secuencias estudiadas. Por ejemplo, un gen de un individuo A con la secuencia 5' TCAAT 3', individuo B con la secuencia 5' TCAAA 3' y un individuo C con la secuencia 5' TACCT 3'; los individuos A y B están más emparentados por mostrar menos diferencias (sustitución de base nitrogenada, o mutación: T por A), mientras que el individuo C es el más diferente (con tres pasos mutacionales respecto a A y B). Es por esto que, los árboles filogenéticos, permiten teorizar la historia evolutiva de las especies con mayor precisión que solamente con rasgos físicos (Kimura, 1969; Shapiro *et al.*, 2006; Tajima y Nei, 1984).

Para analizar los datos de secuencia e identificar el árbol filogenético, se utilizan programas informáticos y algoritmos estadísticos. Los utilizados en la presente investigación se describen brevemente a continuación:

3.6. Modelos de sustitución para árboles filogenéticos

Los modelos de sustitución describen cambios a lo largo del tiempo evolutivo en las macromoléculas (por ejemplo, secuencias de ADN) al alinear las secuencias y estimar distancias evolutivas (Shapiro *et al.*, 2006). Estas distancias evolutivas son la cantidad de sustituciones que se han producido desde que un par de secuencias se separaron de un ancestro común (Tajima y Nei, 1984). Los modelos probabilísticos evolutivos más utilizados en la inferencia filogenética son máxima verosimilitud (ML) (Felsenstein, 1981) y la estimación bayesiana (Yang y Rannala, 1997).

3.6.1 Máxima verosimilitud (ML)

A la hora de establecer hipótesis evolutivas por medio de árboles filogenéticos, se recurre a modelos matemáticos basados en las leyes de la probabilidad; uno de estos es el de máxima verosimilitud (Felsenstein, 1981). La construcción del árbol por ML y la asignación de las longitudes de las ramas se realizan utilizando probabilidades evolutivas de conexiones de los nodos o puntos de unión entre ramas, de las que se infiere la significación estadística, y bajo supuestos evolutivos de las secuencias (estos son tasas de mutación iguales, evolución independiente de los sitios de alineación y similares) Duchon (2020). Al final, se confrontan las máximas probabilidades de que sea correcto (Peña, 2011) para maximizar la probabilidad de que las secuencias encajen bien en un árbol bajo un modelo evolutivo dado.

3.6.2 Inferencia Bayesiana

Los métodos filogenéticos bayesianos surgieron y se popularizaron en los años 1990, por revolucionar la forma en que se analizan datos de secuencia genómica (Nascimento *et. al.*, 2017). Esto fue factible por el desarrollo de poderosos modelos de análisis y la disponibilidad de programas informáticos que facilitan aplicar este modelo. El método bayesiano es una metodología de inferencia estadística; estas inferencias de la filogenia se basan en las probabilidades posteriores de los árboles filogenéticos (Ronquist y Huelsenbeck, 2003).

La estructura del árbol genético y modelo de sustitución unificados permiten elegir el modelo estadístico específico que mejor se ajuste a ese conjunto de datos específicos de interés. Los parámetros a utilizar serán las longitudes de las ramas o los tiempos de divergencia, las tasas de transición o conversión, la cantidad de ramificaciones, entre otros (Ronquist y Huelsenbeck, 2003).

3.7 Redes de haplotipos

Como se describió anteriormente, los haplotipos son grupos de alelos de genes estrechamente ligados que porta un individuo y que normalmente se heredan como una unidad (Leitwein *et al.*, 2020). Los individuos que comparten un haplotipo tienen

exactamente la misma secuencia para toda esta región o gen y, por lo tanto, se infiere que están estrechamente relacionados entre sí (Stram, 2017).

Al comparar las separaciones mutacionales entre haplotipos similares, se puede comparar individuos entre poblaciones, inferir qué poblaciones están más estrechamente relacionadas con otras y, por lo tanto, también para inferir la historia evolutiva reciente de poblaciones diversas y dispersas (Bandelt *et al.*, 1999). La representación gráfica de esto es una red de haplotipos, una serie de círculos de diversos tamaños conectados por medio de líneas. Estas se utilizan en el análisis de datos genéticos de poblaciones para visualizar relaciones genealógicas a nivel intraespecífico, así como para hacer inferencias sobre la biogeografía y la historia de las poblaciones.

En una red de haplotipos, cada círculo representa un haplotipo; su diámetro es proporcional al número de individuos que poseen ese haplotipo; el color puede representar biogeografía u otro detalle que se desee resaltar. Las líneas conectan entre haplotipos más similares, y las líneas perpendiculares a estas líneas de unión entre haplotipos representan la cantidad de pasos mutacionales (sustituciones de nucleótidos) entre haplotipos (Bandelt *et al.*, 2019). Los programas de redes de haplotipos también calculan vectores medios, que se interpretan biológicamente como secuencias no muestreadas posiblemente existentes o secuencias ancestrales extintas (Bandelt *et al.*, 1999; Kong *et al.*, 2016), que sirven para explicar posibles relaciones entre los haplotipos sí muestreados.

4. Metodología

4.1. Fase de campo

4.1.1. Área de estudio

Para determinar la variabilidad haplotípica y subespecies de los monos araña en El Salvador, la consultoría abarcó, como sitios de recolecta de muestras, cuatro áreas donde se ha confirmado la presencia de estos primates: Áreas Naturales Protegidas El Caballito y Chaguantique y las Áreas Naturales Olomega y Normandía, todas ubicadas al oriente del país (Ministerio de Medio Ambiente, 2016).

El **Área Natural Protegida (ANP) El Caballito** y los cerros adyacentes El Mono, El Chino y La Piragua, así como en la zona conocida como El Hijuelo Seco, se encuentran en el cantón El Júcaro, Jucuarán, departamento de Usulután, con coordenadas geográficas 13°11'56.87" N, 88°13'25.75" O. Posee una extensión de 205.53 hectáreas (ha) y tiene declaratoria como ANP desde 2010 (Ministerio de Medio Ambiente, 2016). Se ha documentado un grupo de entre 15 a 20 monos araña (Pineda *et al.*, 2020).

El **Área Natural Protegida (ANP) Chaguantique**, se encuentra en el cantón Chaguantique, Puerto El Triunfo, departamento de Usulután, con coordenadas 13°17'04.14" N, 88°33'50.25" O. Declarado como ANP en 2008 (Ministerio de Medio Ambiente, 2016), tiene una extensión total de 56 hectáreas en dos parches de bosque latifoliado siempre verde, conectados por un pasillo arbolado (Ministerio de Medio Ambiente, 2004). Se estima una densidad poblacional de 27 monos araña por km² (Morales-Hernández, 2003).

El **Área Natural (AN) Normandía** se ubica en el cantón Cruzadilla de San Juan, Jiquilisco, departamento de Usulután, con coordenadas 13°19'25.11" N y 88°38'03.23" O. Posee una extensión de 495.3 ha compuesta por bosque latifoliado siempre verde, estacionalmente saturado y manglar. Está dividida en dos sectores: La Cedrera, en el sector norte (66 ha) y el bosque aluvial que se encuentra en el sector sur (434 ha) (Ministerio de

Medio Ambiente, 2004). El grupo de monos araña se ha estimado entre 21 a 28 individuos, divididos en dos subgrupos (Argueta y Rivera 2004; Girón *et al*, 2014; Rodríguez-Menjívar 2007).

El **Área Natural (AN) Olomega**, la cual incluye los cerros El Roble, Loma Nariz del Diablo, cerro El Botijón, cerro El Jubilete, Cooperativa La Marañonera, La Estrechura, se encuentra entre los distritos de San Miguel y Chirilagua, departamento de San Miguel, y en el distrito de El Carmen, departamento de La Unión. Sus coordenadas geográficas son 13°12' N y 88°00' O (Ministerio de Medio Ambiente, 2004). Durante 2017, se confirmó la presencia de al menos ocho monos adultos, dos juveniles y un infante (Pineda-Peraza *et al.*, 2017).

4.1.2. Recolecta, almacenamiento y envío de muestras fecales

La recolecta de muestras se llevó a cabo con base en el permiso de recolecta para muestras no invasivas de *Ateles geoffroyi* emitido por el Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales de El Salvador. Las cuatro áreas seleccionadas para el estudio fueron Área Natural Protegida (ANP) Caballito, ANP Chaguantique, Área Natural (AN) laguna de Olomega y AN Normandía. La fase de campo para la recolecta de muestras tuvo una duración de cuatro meses aproximadamente, de marzo a junio del 2022. A fin de ampliar geográficamente las muestras y tener representación de un sitio con mayor riqueza de alelos raros (Zaldaña y Sánchez, 2017), se incluyeron muestras recolectadas en el AN Nacascolo durante una investigación previa. Estas corresponden al proyecto “Diversidad genética del mono araña *Ateles geoffroyi* en el paisaje fragmentado de la Bahía de Jiquilisco en El Salvador” (Zaldaña y Sánchez, 2017).

Previo a las salidas de campo programadas, se llevó a cabo una capacitación titulada “Técnicas de recolecta y almacenamiento de muestras no invasivas de mono araña (*Ateles geoffroyi*)”, con el objetivo de brindar las herramientas necesarias a los guardarrecursores del Ministerio de Medio Ambiente para llevar a cabo una correcta recolecta de muestras no invasivas. El taller se llevó a cabo el 30 de marzo de 2022 y contó con la participación de 21 personas de las diferentes Áreas Naturales Protegidas y Áreas Naturales, Normandía, Chaguantique, laguna El Jocotal, Nancuchiname, Jaltepeque, El Caballito y Tasajera.

Durante las salidas de campo, tomando en cuenta el comportamiento diurno de la especie, se llevaron a cabo patrullajes en conjunto con los guardarrecursores del Ministerio de Medio Ambiente o comunitarios, en los cuales se realizó una búsqueda intensiva de los grupos de monos araña. Los monos se buscaron y siguieron en horas de la mañana (7:00 a.m.) hasta la

tarde (2:00 - 3:00 p.m.), para obtener la mayor cantidad de muestras fecales posible por viaje. En caso de encontrarse muestras fecales, estas se recolectaron siguiendo el protocolo de recolecta de muestras no invasivas de mono araña respetando el protocolo de bioseguridad propuesto para trabajar con la especie al momento de manipularlas.

Se recolectó un total de 66 muestras no invasivas (Tabla 1), utilizando bolsas *ziploc* herméticas (Figura 1), las cuales fueron rotuladas con su respectiva ficha de recolecta que contenía la siguiente información: localidad, recolector, coordenadas GPS, fecha de recolección y, cuando era posible, identificación de taxones utilizando morfotipos taxonómicos de Kellogg y Goldman (1944) y Groves (2001) con base al pelaje y morfología. La codificación de las muestras se hizo de la siguiente manera: Normandía - NO, Chaguantique - CH, Caballito - JU (por Jucuarán) y laguna de Olomega - OL.

Las muestras recién recolectadas fueron colocadas en una hielera con geles refrigerantes para garantizar su preservación y evitar que el material genético de la muestra se desnaturalizara. A partir de ese momento, se inició la cadena de frío, la cual se mantuvo hasta su extracción y disposición final en un congelador a -80 °C. Las muestras obtenidas en AN Nacascolo durante el 2015 se recolectaron utilizando el mismo protocolo para excretas descrito anteriormente, y bajo las mismas normas de bioseguridad y cadena de frío (Zaldaña y Sánchez, 2017). Para estas muestras se utilizó el código NA.

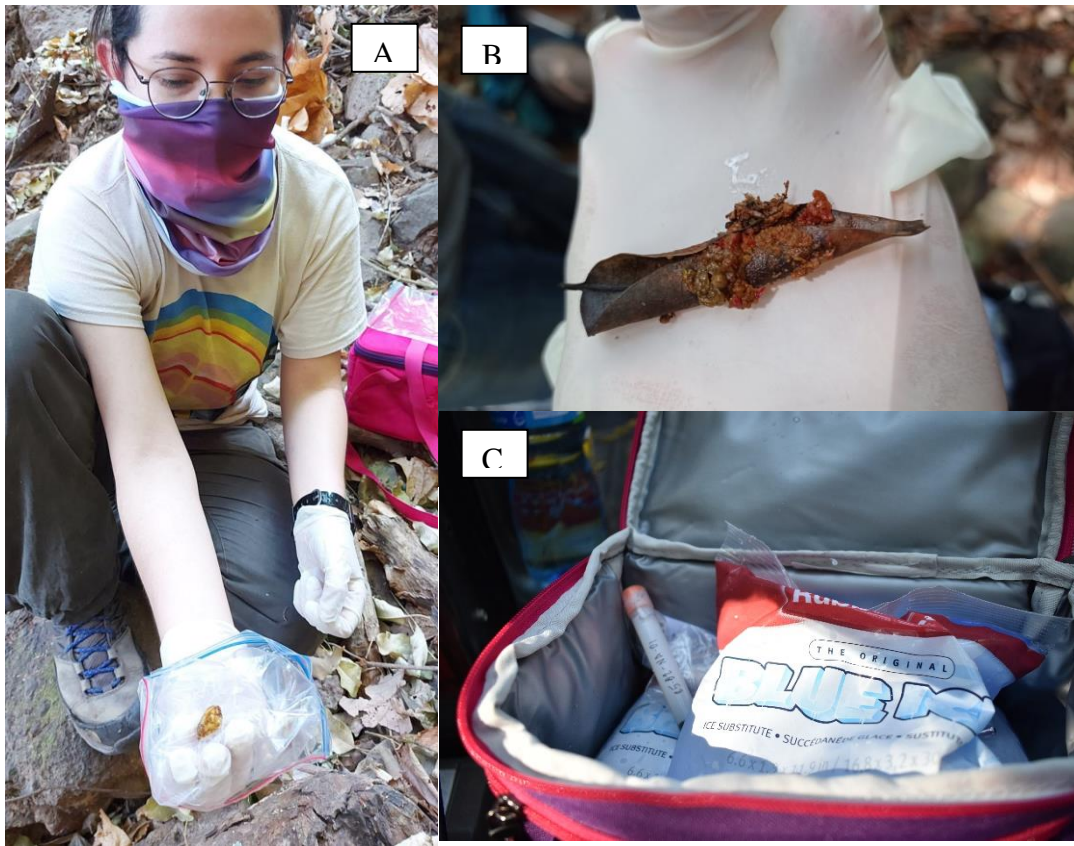


Figura 1. (A) Recolección de muestras no invasivas de mono araña (*Ateles geoffroyi*); (B) Excreta fresca, (C) Refrigeración de las muestras después de la recolección.

Para el envío de las muestras de El Salvador al sitio de análisis genético, se tomó una porción de cada una de las muestras con un bisturí estéril y se introdujeron individualmente a tubos estériles con tapón de rosca Sarstedt de 8 ml precargados con etanol al 99% y debidamente rotulados (Figura 2). Asimismo, se tramitaron los certificados zoosanitarios de exportación y CITES ante el Ministerio de Agricultura y Ganadería de El Salvador (MAG) (Anexos 1 y 2). Todas las muestras fueron recibidas por el Museo e Instituto de Zoología de la Academia de Ciencias Polaca, en Polonia, bajo la supervisión de Prof. dr hab. Wieslaw Bogdanowicz, quienes tramitaron los debidos permisos de importación y ética.



Figura 2. (A) Preparación de muestras para envío a laboratorio. (B) Colocación en tubos estériles con rosca. (C) Rotulación de cada tubo con el código correspondiente.

Tabla 1. Detalle de muestras no invasivas de mono araña (*Ateles geoffroyi*) recolectadas, más dos muestras de Nacascolo recolectadas en 2015 (Zaldaña y Sánchez, 2017).

Localidad	Sitio de recolecta	Coordenadas geográficas	Cantidad de muestras
Chaguantique	Porción 1 y Porción 2	N 13° 17.294' W 88° 34.302'	24
		N 13° 17.270' W 88° 33.808'	
El Caballito (Jucuarán)	La Piragua	N 13° 12.257' W 88° 14.011'	1
	El Hijuelo Seco	N 13° 11.426' W 88° 13.642'	13
N 13° 11.347' W 88° 13.587'			

Localidad	Sitio de recolecta	Coordenadas geográficas	Cantidad de muestras
	El Hijuelo Seco – Sector El Chino	N 13° 11.584' W 88° 13.777'	1
Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"	24
Normandía	El Canalón – La Jobera	N 13°19'24.3" W 88° 38'12.0"	5
Nacascolo	Casa de don Miguel (recolectadas en 2015)		2
<i>TOTAL DE MUESTRAS</i>			68

4.2. Fase de laboratorio y análisis de resultados

4.2.1. Extracción de ADN mitocondrial, amplificación y secuenciación

Las extracciones de ADN se realizaron usando kits comerciales de extracción QIAamp DNA Investigator Kit (Qiagen) y NucleoSpin Stool Kit (Machery-Nagel) según indicaciones de los fabricantes. El ADN extraído de cada muestra se diluyó a un volumen final de 50 µl y se mantuvo a una temperatura de 4 °C. Se corroboró la calidad del ADN a través de electroforesis en geles de agarosa y con un espectrofotómetro NanoDrop (Thermo Fisher Scientific).

Las dos regiones mitocondriales amplificadas fueron Citocromo C Oxidasa Subunidad 1 (COI) y D-loop, o región no codificadora. De la región COI, se amplificaron fragmentos de 750 pares de bases (bp) aproximadamente, utilizando los marcadores COI15L (*F* 5'-TCAGCCATTTTACCTATGTTC-3') y COI812M (*R* 5'-ATRTADCCRAADGGTTCTTTT-3') (Bogdanowicz, 2023 sin publicar). Los parámetros de amplificación en el termociclador para realizar la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) fueron: desnaturalización inicial a 94 °C por 5 minutos, seguido de 45 ciclos de 15 segundos a 94 °C, 20 segundos a 50 °C, 60 segundos a 72 °C y elongación final por 2 minutos a 72 °C. Los 20 µl de volumen de amplificación contenían: 2 µl de ADN extraído, 2 µl GoTaq Green Master Mix (Promega) solución al 2x, 2 µl de ambos marcadores (0.2 nM) y agua libre de ARNasas. La región COI, por ser menos variante que D-loop, se utiliza como código de barras genético para discernir entre especies a través del Sistema BOLD

(Ratnasingham y Hebert, 2007). Uno de los requisitos indispensables para hacer estudios moleculares, incluidos estudios filogenéticos, es la extracción de ADN de buena calidad o alta pureza (Betancurt-Olvera *et al.*, 2020). Así, al ser ADN extraído de muestras no invasivas, solo las secuencias identificadas como *Ateles geoffroyi* fueron las amplificadas para la región D-loop.

Para las amplificaciones de D-loop, se utilizaron los marcadores 15098F (*F* 5'-GACCCATCACCCAAATCCTAT-3') 16120R (*R* 5'-CTGGCAAAGCACAGACATGCG-3'), DLOOP5F (*F* 5'-TCGACCCATCACCCAAATCCTATC-3') y 16019R (*R* 5'-GCTCCAGTGACGCGGTTAAGAG-3') (Morales-Jiménez *et al.*, 2015), que permitieron obtener secuencias de aproximadamente 900 bp de largo. Las especificaciones del termociclador para PCR fueron: desnaturalización inicial a 94 °C por 5 minutos, seguido de 35 ciclos de 30s a 94 °C, 30 segundos a 55 °C, 60 segundos a 68 °C, y elongación final de 5 minutos a 68 °C. El volumen total de amplificación fue de 20 µl (2 µl de ADN extraído, 2 µl GoTaq Green Master Mix (Promega) solución al 2x, 2 µl de ambos marcadores *F* y *R* (0.2 nM) y agua libre de ARNasas.

Todas las amplificaciones de PCR se purificaron con ExoSAP-IT (Applied Biosystems) y se les añadió tinción BigDye Terminator v1.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems) para ser secuenciadas en un ABI PRISM 3500xL Genetic Analyzer (Applied Biosystems). Todos los amplicones obtenidos se secuenciaron en dirección codificante (*F*) y molde (*R*). Los cromatogramas obtenidos se analizaron con el software FinchTV ver. 1.4.0 y alineados con el software BioEdit bajo la opción de alineamiento ClustalW.

4.3. Análisis filogenético

4.3.1. Descarga de muestras de GenBank

Para llevar a cabo los análisis filogenéticos se utilizaron como referencia secuencias D-loop de subespecies de *A. geoffroyi* de la región Centroamericana y Sudamericanas publicadas por Morales-Jiménez *et al.* (2015). Estas secuencias se obtuvieron del GenBank según su código de acceso (descargadas el 4 de enero de 2023). Todas las secuencias se compararon bajo un análisis BLAST (Altschul *et al.*, 1990) para confirmar que las secuencias a descargar eran las correctas de acuerdo a especie y subespecie publicadas. En total, se descargaron 12 secuencias, incluidos el grupo externo que fue *Ateles paniscus* (Tabla 2).

Tanto los amplicones obtenidos de laboratorios como las secuencias descargadas del GenBank se alinearon con la herramienta MAFFT (Disponible en <https://www.ebi.ac.uk/Tools/msa/mafft/>).

Tabla 2. Muestras de *Ateles geoffroyi*, *A. fusciceps* y *A. paniscus* (grupo externo) descargadas de GenBank y utilizados en este estudio, descritas por ID, asignación taxonómica basada en pelaje y análisis filogenético, país de origen, coordenadas (modificado de Morales-Jiménez *et al.*, 2015).

ID de la muestra	Especie	País	Nombre de la localidad	Coordenadas	Número de acceso
ALM126	<i>A. g. azuerensis</i>	Panamá	La Miel, Las Tablas, Azuero	7.76 N, 80.28 W	KJ186889
S063	<i>A. g. ornatus</i>	Panamá	Zoológico Summit	9.51 N, 82.81 W	KJ186887
AGNIC-1	<i>A. g. frontatus</i>	Nicaragua	El Espabel, Granja St. Isabel	12.01 N, 84.67 W	KJ186895
OCR1	<i>A. g. frontatus</i>	Costa Rica	Parque Nacional Santa Rosa	10.84 N, 85.71 W	KJ186896
AG76	<i>A. g. indet</i>	El Salvador	Desconocido	13.49 N, 88.49 W	KJ186891
115P	<i>A. g. vellerosus/yucatanensis</i>	Belice	Runaway Creek Nature Reserve	17.37 N, 88.58 W	KJ186863
AA13	<i>A. g. vellerosus/yucatanensis</i>	Guatemala	Parque Nacional Tikal	17.22 N, 89.62 W	KJ186877
S081	<i>A. g. vellerosus/yucatanensis</i>	México	Cancún	21.14 N, 86.83 W	KJ186878
S084	<i>A. g. vellerosus/yucatanensis</i>	México	Cancún	21.14 N, 86.83 W	KJ186886
S025	<i>A. g. vellerosus</i>	México	Desconocido, confiscado por las autoridades mexicanas	17.94 N, 94.17 W	KJ186865
S017	<i>A. g. vellerosus</i>	México	Desconocido, confiscado por las autoridades mexicanas	17.94 N, 94.17 W	KJ186885
ALM703	<i>A.f.fusciceps</i>	Ecuador	Centro de Rescate Jambeli, Guayas	2.61 S, 79.73 W	KM347893
ALM51	<i>A. f. rufiventris</i>	Panamá	Cerro Chucantí, Darién	8.82 N, 78.45 W	KJ186860

4.3.2. Selección del modelo de sustitución y generación de árboles filogenéticos

Previo a elaborar árboles filogenéticos, es necesario llevar a cabo un análisis estadístico para seleccionar el mejor modelo de sustitución de nucleótidos para los dos métodos de filogenia estimados: método de máxima verosimilitud (Maximum-likelihood o ML) e inferencia Bayesiana. Para el análisis ML, se utilizó el software PhyML ver. 3.0 (Guindon *et al.*, 2010), el cual seleccionó como mejor modelo HKY85+I+G. Este corresponde al modelo Hasegawa-Kishino-Yano o $nst = 2$ y representa las frecuencias de base variables, un rango de transición y un rango de transversión (Hasegawa *et al.*, 1985). El árbol filogenético ML generado se editó en el visualizador en línea PRESTO (disponible en <http://www.atgc-montpellier.fr/presto/>).

Para determinar el modelo de sustitución de inferencia Bayesiana se utilizó el software jModelTest (Darriba *et al.*, 2012; Gindon y Gascuel, 2003). Así, HKY85+I+G fue el mejor modelo resultante a utilizar, calculado bajo valores de verosimilitud (parámetros: número de esquemas de sustitución: 11, frecuencias base: +F, rango de variación: ML optimized, búsqueda de árbol basal: NNI) y bajo el criterio de información Bayesiana (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de JmodelTest con el mejor modelo utilizando Criterio de Información Bayesiana las secuencias de *Ateles* alineadas.

Modelo seleccionado	HKY+I+G
Partición	10010
InL	2873.6622
K	86
freqA	0.3327
freqC	0.2689
freqG	0.1301
freqT	0.2683

kappa	33.952
p-inv	0.595
gamma shape	0.453
ti/tv	15.7627

El árbol filogenético por inferencia Bayesiana se generó con el software MrBayes v.3.2.5 (Ronquist *et al.*, 2012). Para ello, se utilizaron los siguientes parámetros: principio Bayesiano, nset=2, rates=invgamma, ngen=1,000,000, nruns=4, samplefreq=100 y se quemó un total de 50% de las generaciones (Ronquist y Hueslsenbeck, 2003). A través de este análisis y utilizando la información del modelo se obtuvo el árbol filogenético para *A. geoffroyi*. Para visualizar el árbol, se utilizó el software FigTree ver. 1.4.4 (Rambaut, 2018), que ocupa los datos generados en MrBayes para obtener los porcentajes de sustento de las ramas con un porcentaje de confiabilidad alto, mayor a 80%.

4.3.3. Haplotipos y generación de redes de haplotipos.

La cantidad de haplotipos presentes en las secuencias D-loop obtenidas se calcularon con el software DNAsp ver. 6.12.03 (Rozas *et al.*, 2017). Para generar las redes de haplotipos, tanto para las secuencias D-loop del presente estudio como la comparativa de muestras D-loop de *Ateles* de la región Mesoamericana, se utilizó el software Network ver. 10.2.0.0 de Fluxus-engineering (Bandelt *et al.*, 2019) bajo el modelo de red de unión media, por lidiar con bases de datos de ADN mitocondrial alineadas con más de un nucleótido diferente en una o más posiciones de nucleótidos, además de datos faltantes.

5. Resultados

5.1. Extracción de ADN mitocondrial, amplificación y secuenciación

Del total de 68 muestras analizadas, se extrajo ADN de alta calidad de 36 muestras y se obtuvieron amplificaciones con marcadores COI con una longitud de 719 bp para cada una (Anexo 3). De estas, todas obtuvieron un 100% de coincidencia para *A. geoffroyi*; todas compartiendo un único haplotipo con la muestra del GenBank “*Ateles geoffroyi* isolate KSTR5A mitochondrion, complete genome” proveniente de Costa Rica (Código de acceso NC_064194).

Para la región D-loop, se obtuvieron amplificaciones de alta calidad para 28 de las 36 confirmadas como mono araña, todas con 854 bp de longitud (Anexo 4). A pesar de haber descartado muestras, ya sea por no haber extraído ADN de alta pureza o calidad necesaria para realizar los análisis, ADN perteneciente a monos araña (es decir, secuencias de ADN reconocidas como mono araña por el análisis de código de barras genético BOLD), o no haber obtenido amplificaciones adecuadas de D-loop; se obtuvo amplificaciones exitosas de al menos un representante de todos los sitios muestreados: Jucuarán 1; laguna de Olomega 14; Chaguantique 9; Normandía 2, y sumando las dos muestras adicionales de Nacascolo (Tabla 4).

Tabla 4. Muestras de ADN de *Ateles geoffroyi* procedentes de El Salvador que amplificaron para el marcador mitocondrial D-loop.

Código de laboratorio MIZ	Código de la muestra	Fecha de recolecta	Sitio de recolecta*	Sitio específico de recolecta**	Coordenadas geográficas
M5-22	JU01-28-04-22	28/04/2022	Jucuarán	La Piragua	N 13° 12.257' W 88° 14.011'
M18-22	OL01-22-03-22	22/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	
M19-22	OL02-27-03-22	27/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	
M20-22	OL03-27-03-22	27/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	
M26-22	OL09-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"
M29-22	OL12-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"
M30-22	OL13-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"
M31-22	OL14-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"
M32-22	OL15-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"
M33-22	OL16-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"
M35-22	OL18-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"
M36-22	OL19-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"
M37-22	OL20-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"
M38-22	OL21-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"
M40-22	OL23-28-03-22	28/03/2022	Laguna de Olomega	El Roble	N 13° 27' 65.6" W 88° 10' 77.0"

Código de laboratorio MIZ	Código de la muestra	Fecha de recolecta	Sitio de recolecta*	Sitio específico de recolecta**	Coordenadas geográficas
M46-22	CH05-28-03-22	28/03/2022	Chaguantique	Porción 1	N 13° 17.294' W 88° 34.302'
M47-22	CH06-28-03-22	28/03/2022	Chaguantique	Porción 1	N 13° 17.294' W 88° 34.302'
M48-22	CH07-04-04-22	04/04/2022	Chaguantique	Porción 2	
M50-22	CH09-04-04-22	04/04/2022	Chaguantique	Porción 2	
M52-22	CH11-04-04-22	04/04/2022	Chaguantique	Porción 2	
M53-22	CH12-04-04-22	04/04/2022	Chaguantique	Porción 2	
M60-22	CH19-04-04-22	04/04/2022	Chaguantique	Porción 1	
M62-22	CH21-04-04-22	04/04/2022	Chaguantique	Porción 1	
M64-22	CH23-28-03-22	28/03/2022	Chaguantique	Porción 1	
M69-22	NO04-14-08-21	14/08/2021	Normandía	El Canalón – La Jobera	N 13°19'24.3" W 88° 38'12.0"
M70-22	NO05-14-08-21	14/08/2021	Normandía	El Canalón – La Jobera	N 13°19'24.3" W 88° 38'12.0"
M71-22	NA01	06/07/2015	Nacascolo	Patio don Miguel	
M72-22	NA02	06/07/2015	Nacascolo	Patio don Miguel	

* Sitio de recolecta se refiere a la ubicación general del ANP o AN adonde se llevó a cabo la recolecta de la muestra.

** Sitio específico de recolecta se refiere al cerro o sector específico del ANP o AN adonde se recolectó la muestra.

5.2. Análisis filogenético - Árboles filogenéticos

En el árbol filogenético por ML (Figura 3) se forman tres grupos de importancia para inferir la subespecie de mono araña en El Salvador. El primero es un grupo monofilético o clado (nodo con 0.79 de soporte), donde se agrupan todas las secuencias obtenidas de AN Olomega, la única secuencia de ANP El Caballito (JU), una de AN Normandía, todas las secuencias de ANP Chaguantique, una de AN Nacascolo y todas las secuencias de *A. g. vellerosus* provenientes de México Guatemala y Belice (muestras de *A.g. yucatanensis* bajo nomenclatura previa a la propuesta por Morales-Jiménez *et al.* (2015), donde estas pasan a ser subespecie *vellerosus*). Este clado abarca 26 de las 28 secuencias D-loop obtenidas en el presente estudio. La segunda secuencia proveniente de AN Normandía diverge del grupo descrito anteriormente (nodo con 0.66 de soporte), y forma un grupo polifilético con la otra muestra proveniente del AN Normandía por no incluir al antepasado común más cercano. La tercera agrupación también es un clado. Este último grupo, que tiene un alto nivel de soporte (0.82), contiene la segunda secuencia obtenida de AN Nacascolo y la junta con las muestras de subespecie indeterminadas de El Salvador publicadas por Morales-Jiménez *et al.* (2015) y las muestras provenientes de Costa Rica y Nicaragua, de subespecie *A. g. frontatus*.

El análisis por inferencia bayesiana generó una filogenia donde todas las secuencias (tomadas en ANP El Caballito y Chaguantique, así como en AN Olomega, Normandía y Nacascolo), exceptuando una de las secuencias, proveniente de Nacascolo, se agrupan en el clado donde se encuentran los *A. g. vellerosus* de México, Guatemala y Belice. La secuencia faltante de AN Nacascolo (M72-NA02) se agrupa en el clado de los *A. geoffroyi frontatus* junto con las dos muestras indeterminadas de El Salvador de Morales-Jiménez *et al.* (2015). Todas estas agrupaciones tienen valores de soporte más de 80.

A pesar de que la mayoría de las secuencias se juntan en el clado de *A. g. vellerosus*, es posible identificar dos grupos parafiléticos, uno compuesto por las secuencias provenientes de AN Olomega y ANP El Caballito más una muestra de AN Normandía, y otro con las secuencias obtenidas de las muestras recolectadas en ANP Chaguantique (Figura 4).

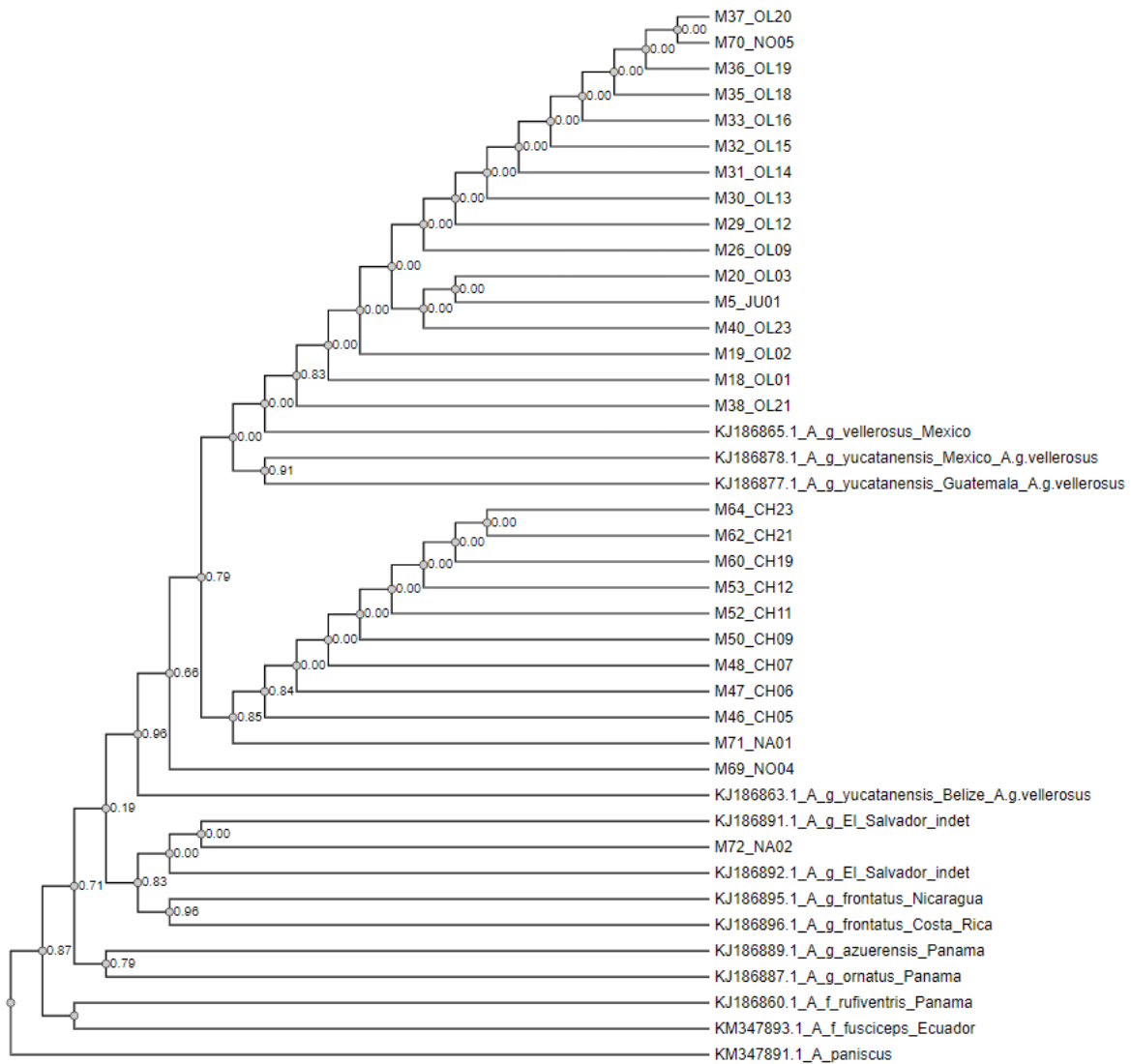


Figura 3. Filogenia por máxima verosimilitud (ML) de las subespecies *Ateles geoffroyi* de la región Mesoamericana. Los números en los nodos corresponden a los valores de soporte. Se incluyen muestras de *A. fusciceps* y *A. paniscus* (grupo externo).

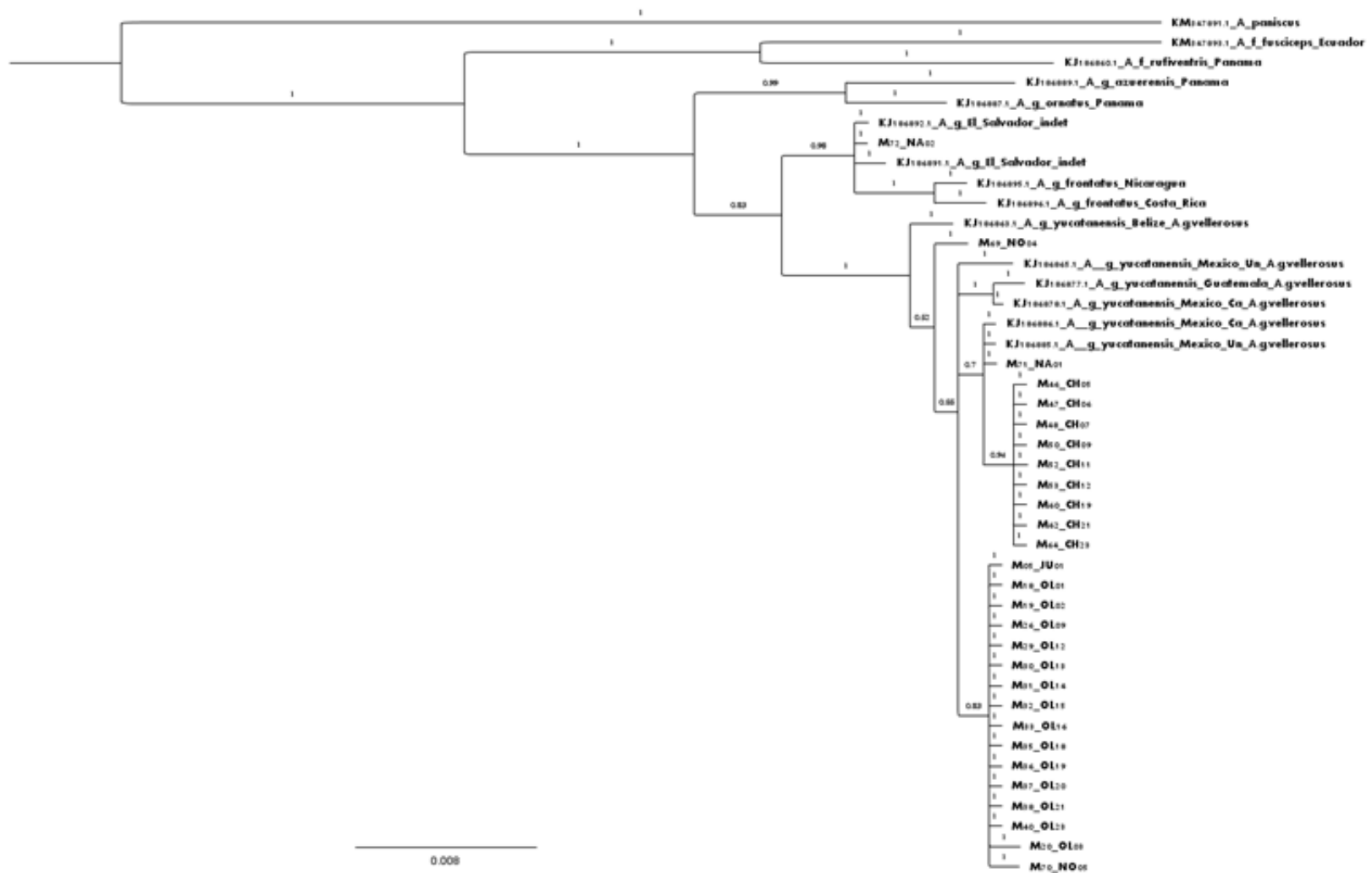


Figura 4. Filogenia por inferencia bayesiana de las subespecies *Ateles geoffroyi* de la región Mesoamericana. Los números en los nodos son los valores de soporte para las ramas del árbol filogenético en probabilidades bayesianas. La barra de escala representa la longitud de las ramas proporcional al número esperado de sustituciones por sitio. Se incluyen muestras de *A. fusciceps* y *A. paniscus* (grupo externo).

5.3. Análisis filogenético - Redes de haplotipos

Se encontraron siete haplotipos distintos entre las secuencias analizadas de ANP El Caballito y Chaguantique, y AN Olomega, Normandía y Nacascolo. En la red de haplotipos de las secuencias obtenidas (Figura 5), se observa que todas las secuencias de ANP Chaguantique tiene un mismo haplotipo, siendo el único sitio donde solamente se cuenta con un único haplotipo. Tanto AN Olomega, Normandía como Nacascolo presentan dos haplotipos distintos. Sin embargo, uno de los haplotipos de AN Olomega, el que poseen la mayoría de las secuencias, es compartido con la única secuencia de ANP El Caballito (Figura 6).

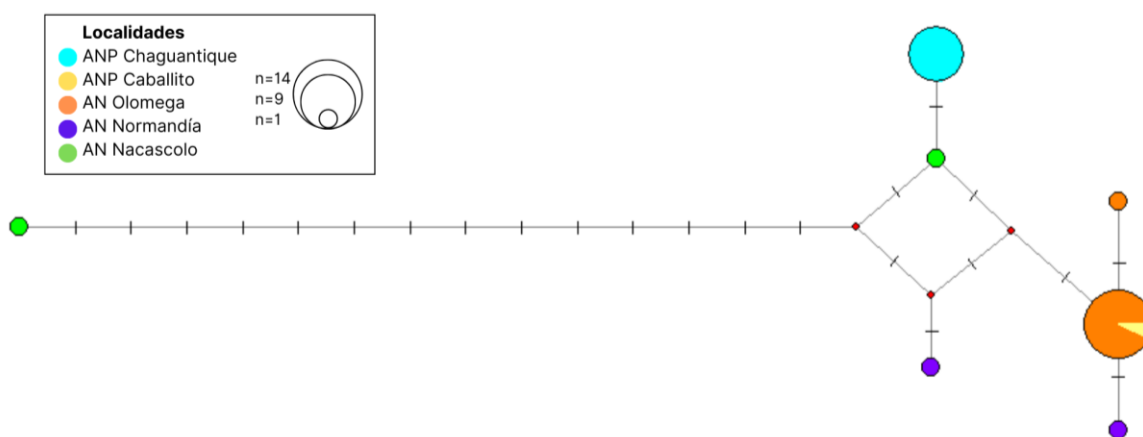


Figura 5. Red de haplotipos de secuencias D-loop obtenidas de ANP El Caballito y Chaguantique, y AN Olomega, Normandía y Nacascolo. Los círculos representan cada haplotipo encontrado, y su diámetro es proporcional al número de individuos que comparten un mismo haplotipo. Las líneas transversales a las uniones de haplotipos representan la cantidad de mutaciones entre ellos. La coloración tiene significado geográfico: ANP Chaguantique celeste, ANP El Caballito amarillo, AN Olomega naranja, AN Normandía morado y AN Nacascolo verde. Los puntos rojos son vectores medios.

La red de haplotipos generada para todas las muestras incluidas de Mesoamérica (Figura 7) muestra agrupaciones similares a las obtenidas en los árboles filogenéticos. Seis de los siete haplotipos identificados en este estudio, que agrupan 27 de las 28 secuencias obtenidas, se ubican cerca de los haplotipos clasificados como *A. g. vellerosus* por Morales-Jiménez *et al.* (2015). El haplotipo de la muestra de AN Nacascolo, que se ubica a la par del haplotipo del ANP Chaguantique, solo varía por una sustitución (mutación) del haplotipo obtenido de dos muestras de México por Morales-Jiménez *et al.* (2015). Una de estas muestras se

recolectó de un mono decomisado por autoridades mexicanas y sin lugar de origen identificado, y la segunda es proveniente de Cancún. Ambas secuencias de procedencia mexicana se clasificaron como *A. g. vellerosus*. El haplotipo más distinto encontrado, el de la otra secuencia de AN Nacascolo, comparte un mismo haplotipo con una de las muestras indeterminadas de El Salvador por Morales-Jiménez *et al.* (2015).

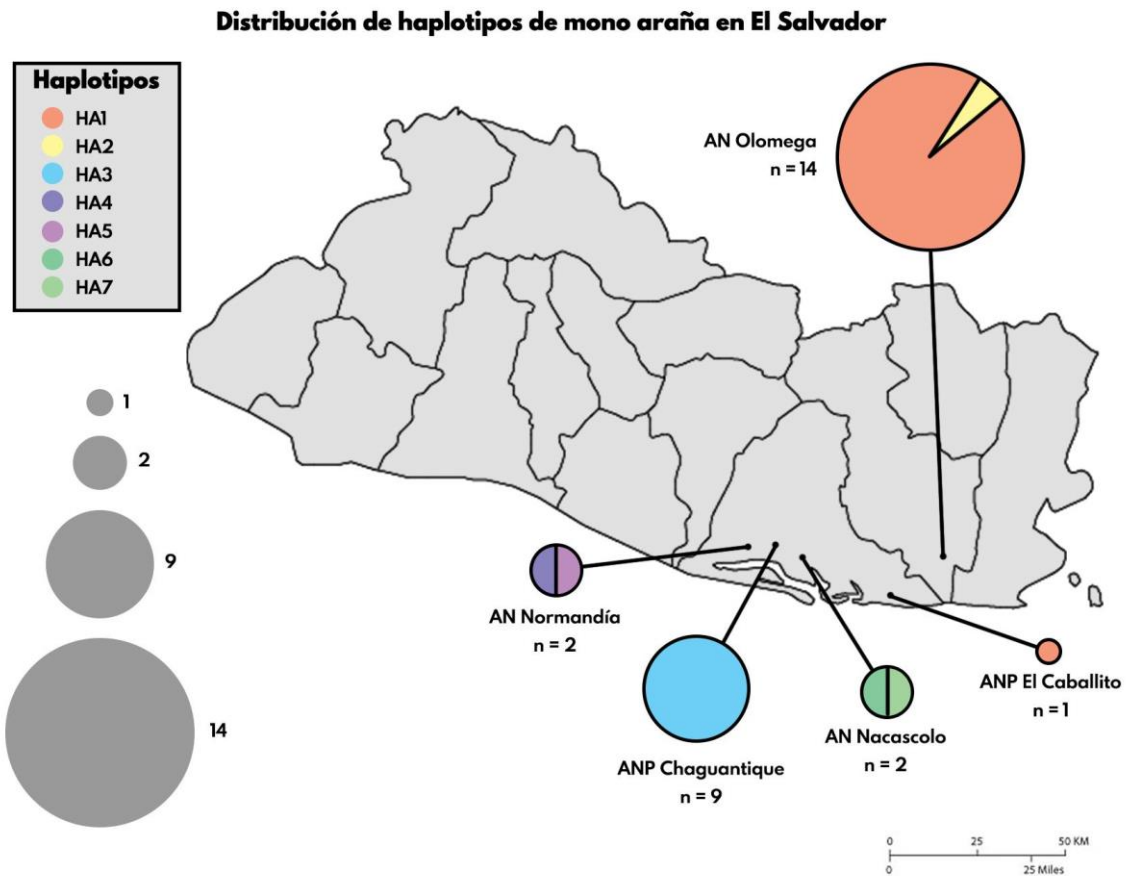


Figura 6. Haplotipos encontrados de secuencias D-loop obtenidas de ANP El Caballito y Chaguantique, y AN Olomega, Normandía y Nacascolo. Los círculos representan cada haplotipo encontrado, y su diámetro es proporcional al número de individuos que comparten un mismo haplotipo. Cada haplotipo está representado por un color distinto: HA1 (naranja), encontrado en AN Olomega y ANP El Caballito; HA2 (amarillo) en AN Olomega; HA3 (celeste) en ANP Chaguantique; HA4 (morado) y HA5 (lila) en AN Normandía; HA6 (verde) y HA7 (verde claro) en AN Nacascolo.

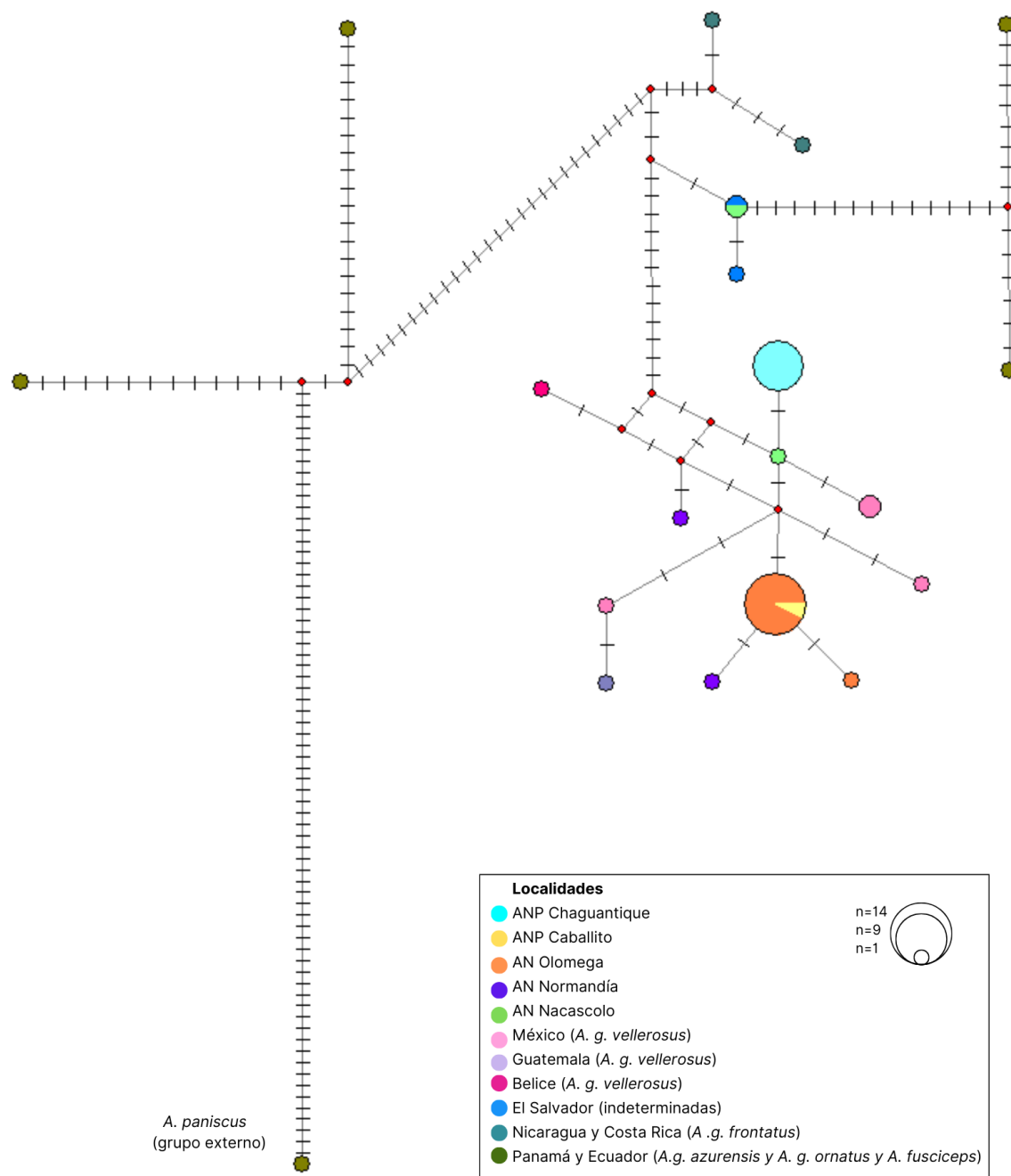


Figura 7. Red de haplotipos con secuencias D-loop de las subespecies *Ateles geoffroyi* de la región Mesoamericana. Los círculos representan cada haplotipo encontrado, y su diámetro es proporcional al número de individuos que comparten un mismo haplotipo. Las líneas transversales a las uniones de haplotipos representan la cantidad de mutaciones entre ellos. La coloración tiene significado geográfico: ANP Chaguantique (celeste), ANP El Caballito (amarillo), AN Olomega (naranja), AN Normandía (morado), AN Nacascolo (verde claro), muestras indeterminadas de El Salvador (azul), México (rosa claro), Guatemala (lila) y Belice (fucsia). Los puntos rojos son vectores medios. Los haplotipos de color verde musgo son de *A. g. frontatus*, *A. g. azurensis*, *A. fusciceps* o *A. paniscus*.

Ateles geoffroyi vellerosus



Ateles geoffroyi frontatus



6. Discusión

La presente investigación muestra, por primera vez, una filogenia de la subespecie de monos araña en El Salvador, al incluir muestras de la mayoría de los sitios confirmados en donde actualmente habitan. A nivel regional, la clasificación taxonómica de especie y subespecie de los monos araña ha sido ampliamente discutida a lo largo de los años. Previo al uso y aplicación de métodos moleculares para estudiar la filogenia de las especies, el mono araña mesoamericano (*Ateles geoffroyi*) estaba compuesto por nueve subespecies (Kellog y Goldman, 1944). Esta clasificación taxonómica se hizo basada en las variaciones de coloración de pelaje.

Debido a que las clasificaciones basadas en caracteres morfológicos poseen una alta probabilidad de error, Collins y Dubach (2000), a través de un estudio con ADN mitocondrial, proponen las subespecies propuestas por Kellog y Goldman (1944) y suman a *A. g. fusciceps* y *A. g. robustus*. Posterior a estos estudios, Rylands *et al.* (2006), a través de un estudio filogenético, propone siete subespecies: *A. g. geoffroyi*, *A. g. vellerosus*, *A. g. yucatanensis*, *A. g. frontatus*, *A. g. ornatus*, *A. g. azurensis*, *A. g. grisescens*. De acuerdo a ambas clasificaciones, tanto filogenética como por pelaje, la especie presente en El Salvador se cataloga como *A. g. vellerosus*.

Debido al alto número de subespecies, y confusión en cuanto a los métodos para su clasificación taxonómica, Morales-Jiménez *et al.* (2015) llevaron a cabo un estudio filogenético a nivel de Mesoamérica. Ellos utilizaron muestras provenientes de los diferentes países en donde se distribuye la especie. De acuerdo a sus resultados, la especie está conformada solamente por cinco subespecies: *A. g. vellerosus*, *A. g. frontatus*, *A. g. ornatus*, *A. g. azuerensis* y *A. g. sp. indet.* Esta última compuesta por muestras provenientes de El Salvador que no se agrupan con su subespecie teorizada (*A. g. vellerosus*), sino que se agrupan en un clado con las muestras de Nicaragua y Costa Rica, clasificadas como *A. g. frontatus*.

Al analizar los resultados obtenidos en la presente investigación y observar el árbol filogenético y red de haplotipos generados que incluyen algunas de las muestras de Morales-Jiménez *et al.* (2015), así como las muestras recolectadas en los sitios de AN Normandía, ANP Chaguantique, ANP El Caballito, AN Olomega, se evidencia que, la gran mayoría de muestras de El Salvador, poseen más similitud con las muestras identificadas como *A. g. vellerosus* provenientes de México, Guatemala y Belice. Esta similitud ha sido

determinada por la distancia de las ramas donde se encuentran las muestras del presente estudio con las muestras de referencia de *A. g. vellerosus* de Guatemala y México. El árbol filogenético (Figura 4) posee un porcentaje de soporte mayor al 80% para cada una de las ramas, lo que representa un alto grado de confiabilidad (Baldauf, 2003).

Las dos muestras de Morales-Jiménez *et al.* (2015) provenientes de El Salvador no se agrupan con las obtenidas en este estudio; a excepción de una, proveniente de Nacascolo. Esta corresponde a una de las dos muestras obtenidas en un estudio previo de Zaldaña y Sánchez (2017). Tal y como estas autoras mencionan en su estudio, existe la posibilidad que parte de los individuos de Nacascolo provienen del tráfico ilegal en la región. De estos individuos, se conoce que algunos fueron liberados después de permanecer en cautiverio (C. Dueñas. com. pers. 2023). Al ver la gran similaridad y agrupamiento de esta muestra de Nacascolo, con dos indeterminadas de Morales-Jiménez *et al.* (2015) y las de subespecies *A. g. frontatus* de Costa Rica o Nicaragua, se fortalece la propuesta de que esas dos muestras indeterminadas se obtuvieron de centros de rescate de El Salvador.

De acuerdo a estos resultados, se puede aseverar que la subespecie nativa y mayoritariamente presente en El Salvador es *A. g. vellerosus*. Pero es importante resaltar que, de acuerdo con el análisis de haplotipos, existen diferencias a nivel mitocondrial entre las poblaciones estudiadas. La estructura genética entre subpoblaciones puede ser causada por factores a nivel individual y, en el caso de mamíferos sociales como perritos de la pradera y monos aulladores, se ha observado que las estructuras sociales pueden promover subdivisión genética y endogamia; en particular, por la filopatría de las hembras y poligamia de los machos (Storz, 1999).

Asimismo, las características del paisaje influyen en la estructura genética de poblaciones y subpoblaciones. En sitios con falta de conectividad y con una alta composición de matrices de paisaje resistentes, hay bajos niveles de flujo genético entre las poblaciones aisladas (Ricketts, 2001), lo que ocasiona aislamiento genético (Gueta *et al.*, 2014).

A pesar que no existe suficiente sustento para concluir que, el mejorar la conectividad del paisaje asegura la supervivencia de las especies, es una de las estrategias propuestas para la conservación de las especies (Ricketts, 2001). Al considerar las reducidas áreas de parches boscosos en donde habitan los monos en el país, y que están rodeados de cultivos agrícolas, los resultados obtenidos sugieren que los grupos de mono araña del país podrían verse

favorecidos por un intercambio génico que se origine a causa de conectar las ANP y AN estudiadas, especialmente el ANP Chaguantique, ya que se identificó que las 9 muestras tienen un mismo haplotipo. Esto se puede interpretar como una baja o nula variabilidad haplotípica mitocondrial en el sitio, y podría reflejar el riesgo de endogamia y reducción de diversidad genética (Frankham *et al.*, 2002).

En el caso del fenómeno de hibridación en el AN Nacascolo, no existe información para saber si tiene o tendrá consecuencias positivas o negativas. Hay ejemplos de diferentes especies y subespecies donde se documentan desventajas, como pérdida de diversidad, genes raros, extirpación o incluso extinción por introgresión (Allendorf *et al.*, 2001; Rhymer y Simberloff, 1996). Pero también existen casos en donde la hibridación fue beneficiosa para la población en cuestión (hibridación natural), especialmente en cruces entre individuos de la misma especie, pero de subespecies distintas (Allendorf *et al.*, 2001). En generaciones posteriores de la hibridación, los híbridos relativamente aptos pueden ser el resultado de las combinaciones de genes novedosos que interactúan favorablemente, o mediante la combinación de alelos ventajosos a través de genes que no interactúan al momento de la expresión génica (Burke y Arnold, 2001).

Por lo anterior, es importante considerar que, llevar a cabo estas acciones de conectividad del paisaje requiere un compromiso de seguimiento para identificar los efectos y resultados del intercambio genético entre subpoblaciones, ya que se cuenta con poca información sobre el tema (Zecherle *et al.*, 2021). Además, Gueta *et al.* (2004) mencionan que, mejorar la conectividad entre parches no es suficiente para asegurar el flujo génico de las especies, sino también asegurar la buena calidad de los parches. A su vez, prioriza obtener datos de desplazamiento de la especie (o subespecies) para identificar mejores estrategias para su conservación. Sin embargo, la conectividad del paisaje podría aumentar la variación genética aditiva (alelos positivos), a pesar de una disminución de la variación a nivel molecular, pero mejorando así su potencial evolutivo adaptativo (Gueta *et al.*, 2004).

También es necesario un estudio que correlacione las características del paisaje con análisis moleculares de ADN mitocondrial, como Análisis de Varianza Molecular (AMOVA, por sus siglas en inglés), Análisis de varianza molecular espacial (SAMOVA, por sus siglas en inglés), diversidad y estructura genética (Velo-Antón *et al.*, 2021). Al conocer estos factores, se puede establecer una mejor estrategia de conservación para los monos araña de El Salvador, sobre todo si se está considerando la conectividad del paisaje. Esto es debido a

que existe poca evidencia de los efectos que la conectividad del paisaje tiene sobre las especies, por lo que un monitoreo constante es aconsejable (Zecherle *et al.*, 2021).

De esta manera, el escenario más cauto es dar prioridad a la conectividad entre los sitios donde no se tiene evidencia de hibridación entre subespecies, y donde hay más amenaza de pérdida de diversidad genética y salud de los monos en general, sitios donde hay individuos restringidos por el área de los parches y altas probabilidades que ocurra endogamia (Zaldaña y Sánchez, 2017).

Es de aclarar que, asegurar la buena calidad de todos los parches en donde habitan los monos araña silvestres en el país puede tener un impacto positivo para la conservación nacional de la especie y subespecie. Ya que, mantener una alta variabilidad genética en las poblaciones aisladas es más prioritario que conservar a la subespecie por sí sola (Rojas, 1995), sin tomar en cuenta la variabilidad haplotípica. Es decir, *A. g. vellerosus* es vista como un tipo y no como lo que son: unidades evolutivas.

7. Conclusiones y recomendaciones

Con base en los resultados filogenéticos, las muestras de monos arañas obtenidas para el presente estudio poseen más similitud con las muestras de la subespecie *Ateles geoffroyi vellerosus*, a excepción de una muestra proveniente de Nacascolo la cual tiene mayor similitud con muestras de *Ateles geoffroyi frontatus*. Por lo tanto, las poblaciones silvestres de mono araña en El Salvador pertenecen a las subespecies *A. g. vellerosus*. Esto, utilizando la definición filogenética de subespecie.

De acuerdo al árbol filogenético, se evidencia que algunos individuos pertenecientes a la población de Nacascolo no sean nativos de El Salvador, relacionado a la liberación de monos previamente en cautiverio en el sitio. Algunos de integrantes de este grupo de monos poseen más similitud con la subespecie *A. g. frontatus*, la cual se distribuye en Costa Rica y Nicaragua. En este sentido, y en concordancia a lo conocido sobre liberaciones de individuos en cautiverio en el sitio (C. Dueñas. com. pers. 2023), algunos de los individuos pertenecientes a la subpoblación de Nacascolo provienen del tráfico ilegal y se liberaron en el sitio.

A pesar que las poblaciones silvestres poseen mayor similitud con la subespecie *A. g. vellerosus*, es evidente que dentro de las poblaciones estudiadas de El Salvador existen diferencia haplotípicas. La formación de un subgrupo con los individuos de Olomega y Jucuarán, y su separación con los individuos de Chaguantique puede ser un indicio de diferenciación genética entre ambos grupos. Posiblemente, sea producto de la pérdida de flujo genético causado por factores antrópicos, como la pérdida de hábitat y fragmentación.

Aunque todas las subpoblaciones de mono araña en El Salvador se verían favorecidas con la conectividad de los parches donde habitan, con base en lo observado en este estudio, los individuos del ANP Chaguantique se verían particularmente favorecidos con esta acción. Ya que genéticamente son los más distantes con respecto a los otros subgrupos en el país, aunado a la poca diversidad haplotípica de la subpoblación. Sin embargo, se debe tomar en cuenta que para el AN El Caballito, solamente se obtuvo la amplificación de una muestra, por lo que no se conoce aún con claridad cuál es la diversidad haplotípica de esa subpoblación.

Actualmente, existe la interacción e hibridación entre individuos de las subespecies *A. g. vellerosus* con *A. g. frontatus* del AN Nacasclo, y debe de considerarse como un caso particular que amerita ser analizado y monitoreado de manera particular. Se recomienda enfocar estudios sobre identificación de individuos híbridos, su estado de salud, reproductividad, interacción con individuos de la subespecie nativa, parentesco por genealogías con datos genéticos, entre otros. Así se podrá entender si tiene o tendrá implicaciones positivas, negativas o neutras para este grupo de monos araña, y definir así la conveniencia de promover o no la conectividad del grupo de AN Nacasclo con las demás poblaciones.

Se recomienda llevar a cabo análisis de diversidad y estructura genética, así como análisis de varianza molecular y varianza molecular espacial, con la finalidad de identificar la estructura genética de las subpoblaciones de mono araña de El Salvador y establecer una estrategia de conservación basada en la conectividad del paisaje. Es necesario identificar la movilidad y desplazamiento de los individuos de mono araña (*A. geoffroyi*) en El Salvador para poder tener un panorama más claro de las implicaciones genéticas que tendría la conectividad entre parches. De igual manera, un estudio genético con ADN nuclear es recomendable para tener datos sobre la estructura y diversidad genética actual de la especie.

Se recomienda, además, tomar en cuenta un enfoque de taxonomía integrativa, que incluya además de estudios filogenéticos, aspectos morfológicos, ecológicos y de comportamiento, lo cual podría fortalecer los resultados obtenidos para la clasificación taxonómica de la especie. Una de las mayores críticas en estudios taxonómicos es que, en la mayoría, solo se toma en consideración un aspecto de separación (morfología, haplotipos, ecología o distribución), por lo que hoy en día se recomienda la integración de más de uno de estos aspectos para brindar una conclusión más robusta y sólida.

Para lograr la conservación de la especie en el país, se recomienda llevar a cabo reuniones con directores y/o ministros de instituciones relacionadas con la finalidad de socializar los resultados y lograr el fortalecimiento y/o creación de leyes o estrategias que aseguren la supervivencia del mono araña en El Salvador.

8. Referencias bibliográficas

- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P., y Wenburg, J. K. (2001). The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 613–622.
- Altschul, S., Gish, W., Miller, W., Myers, E., y Lipman D. (1990). Basic local alignment search tool. *J. Mol. Biol.* 215, 403-410.
- Anderson, E. y Hubricht, L. (1938). Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization. *American Journal of Botany*, 396-402.
- Argueta Rivas, N. y Rivera, G. (2004). Uso de hábitat de mono araña (*Ateles geoffroyi*) en el Área Natural Protegida Normandía, Usulután, El Salvador. Trabajo de graduación, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Matemática, Universidad de El Salvador. 46 p.
- Arnold, M.L. (1997). *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford: Oxford Univ.
- Avise, J. (1989). A role for molecular genetics in the recognition and conservation of endangered species, *Trends in Ecology & Evolution*, 4(9), 279-281, ISSN 0169-5347. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90203-6](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90203-6).
- Baldauf, S. (2003). Phylogeny for the faint of heart: a tutorial. *Trends in Genetics*, 19(6), 345-351.
- Bandelt, H., Forsterk, P. y Rohlk, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16, 37–48. 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036
- Bandelt, H., Forster, P., y Rohl. A. (2019). Network 5.0.1.1. Disponible en <http://www.fluxus-engineering.com>.
- Betancurt-Olvera, M., Pérez-Linares, M.L., Nieto-Ángel, R., Barrientos-Priego, A.J., García-Mateos, M.R y Corona-Torres, T. (2020). Comparación de seis métodos de extracción de ADN en Tejocote (*Crataegus mexicana* Moc. & Sessé). *Revista fitotecnia mexicana*, 41(1).
- Blair, W. F. (1951). Interbreeding of natural populations of vertebrates. *The American Naturalist*, 85(820), 9-30.

- Brown, W. (1985). The mitochondrial genome of animals. In: *Molecular Evolutionary Genetics*. Plenum Press, New York. 95-130.
- Brown, G., Gadaleta, G., Pepe, G., Saccone, C. y Sbisà, E. (1986). Structural conservation and variation in the D-loop-containing region of vertebrate mitochondrial DNA. *J. Mol. Biol.* 192, 503-511.
- Burke, J. M. y Arnold, M. L. (2001). Genetics and the Fitness of Hybrids. *Annual Review of Genetics*, 35(1), 31–52.
- Burt, W. H., y Stirton, R. A. (1961). The mammals of El Salvador.
- Castro, J., Picornell, A. y Ramón, M. (1998) Mitochondrial DNA: a tool for populational genetics studies. *Int Microbiol*, 1(4), 327-32. PMID: 10943382.
- Catanesi, C., Villegas, C. y Palacio, A. (2021). Elementos de genética: para estudiantes de Ciencias Biológicas 1a ed. La Plata: Universidad Nacional de La Plata.
- Chaves, A., Ibarra-Cerdeña, C., López-Pérez, A., Monge, O., Avendaño, R., Ureña-Saborio, H., Chavarría M., Zaldaña, K., Sánchez. L., Ortíz-Malavassi, E., Suzan, G., Foley, J. y Gutiérrez-Espeleta, G. (2019). Bocaparvovirus, Erythroparvovirus and Tetraparvovirus in New World Primates from Central America. *Transbound Emerg Dis.* 67(1), 377-387.
- Clayton, D. (1992). Transcription and replication of animal mitochondrial DNAs. In: *Mitochondrial Genomes*. 217-232. Academic Press, New York.
- Collins, A.C., Dubach, J.M. Biogeographic and Ecological Forces Responsible for Speciation in *Ateles*. *International Journal of Primatology* 21, 421–444 (2000).
- Cortés-Ortiz, L., Canales Espinosa, D., Marsh, L., Mittermeier, R., Méndez-Carvajal, P., Rosales-Meda, M., Solano, D., y Williams-Guillén, K. (2020). *Ateles geoffroyi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020.
- Cuarón, A., Morales, A., Shedden, A., Rodríguez-Luna, E., de Grammont P. y Cortés-Ortiz L. (2008). *Ateles geoffroyi*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3.
- Darriba, D., Taboada, G., Doallo, R. y Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8), 772.
- Darwin, C. (1859). On the origin of species by means of natural selection, or preservation of favored races in the struggle for life. Londres, Inglaterra.

- De Queiroz, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation, *Systematic Biology*, 56(6), 879–886.
- De Queiroz, K. (2020). An Updated Concept of Subspecies Resolves a Dispute about the Taxonomy of Incompletely Separated Lineages. *Herpetological Review*, 51(3), 459–461.
- Derycke, S., Vanaverbeke, J., Rigaux, A., Backeljau, T. y Moens, T. (2010). Exploring the Use of Cytochrome Oxidase c Subunit 1 (COI) for DNA Barcoding of Free-Living Marine Nematodes. *PLOS ONE*, 5(10), e13716.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013716>.
- DiFiore, A. (2009). Genetic Approaches to the Study of Dispersal and Kinship in New World Primates. In: South American Primates (Developments in Primatology: Progress and Prospects), P. A., Garber, A., Estrada, A., Bicca-Marques, J. C., Heymann, E. W. and K. B., Strier (eds.), pp 211–250. Springer, New York.
- D'Souza, A. y Minczuk, M. (2018). Mitochondrial transcription and translation: Overview. *Essays in Biochemistry*. 62(3), 309–320. <https://doi.org/10.1042/EBC20170102>.
- Duchen, P. (2020). Métodos de reconstrucción filogenética I: máxima verosimilitud. Departamento de Biología Computacional, Universidad de Lausana, Suiza.
- Felsenstein, J. (1981). Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, 17, 368-376.
- Felten, H. (1958). Nagetiere (Mammalia, Rodentia) aus El Salvador. *Senckenb. Biol*, 39, 133-144.
- Frankham, R., Ballou, S., Briscoe, D. y Ballou, J. (2002). Introduction to conservation genetics. Cambridge university press.
- Frandsen, P., Fontseré, C. y Nielsen, S. (2020). Targeted conservation genetics of the endangered chimpanzee. *Heritage*, 125, 15–27.
- Gippoliti, S. y Amori, G. (2007). The problem of subspecies and biased taxonomy in conservation lists: the case of mammals. *Folia Zool*. 56(2), 113-117.
- Girón, L., Rodríguez, M. y Reyne, M. (2014). Conservación de Mono araña (*Ateles geoffroyi*) en el paisaje fragmentado de Bahía de Jiquilisco, El Salvador. Territorios Vivos, San Salvador, El Salvador.
- Groves, C. (2001). Primate Taxonomy. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 8: 350.

- Gueta, T., Templeton, A. y Bar-David, S. (2014). Development of genetic structure in a heterogeneous landscape over a short time frame: the reintroduced Asiatic wild ass. *Conser. Genet.* 15, 1231-1242
- Guindon, S. y Gascuel, O. (2003) A Simple, Fast, and Accurate Algorithm to Estimate Large Phylogenies by Maximum Likelihood. *Systematic Biology*, 52, 696-704.
- Guindon, S., Dufayard J., Lefort, V., Anisimova, M., Hordijk, W. y Gascuel, O. (2010). New Algorithms and Methods to Estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology*, 59(3), 307-321.
- Gupta, A., Bhardwaj, A., Supriya, Sharma, P., Pal, Y., *et al.* (2015) Mitochondrial DNA- a Tool for Phylogenetic and Biodiversity Search in Equines. *J Biodivers Endanger Species S1: S1.006.*
- Hagell, S., Whipple, A. V. and Chambers, C. L. 2013. Population genetic patterns among social groups of the endangered Central American spider monkey (*Ateles geoffroyi*) in a human-dominated landscape. *Ecol. Evol.* 3: 1388–1399.
- Hasegawa, M., Kishino, H. y Yano, T. (1985). Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *J Mol Evol.* 22(2), 160-74. doi: 10.1007/BF02101694. PMID: 3934395.
- Hedrick, P. y Miller, P. (1992). Conservation Genetics: Techniques and Fundamentals. *Ecological Applications*, 2, 30-46.
- Hoelzel A., Hancock, J. y Dover, G. (1991). Evolution of the cetacean mitochondrial D-loop region. *Mol. Biol. Evol.* 8, 475-493.
- Kellogg, R. y Goldman, E. (1944). Review of the spider monkeys. *Proceedings of the United States National Museum*, 96:1–45.
- Kimura, M. (1969). The rate of molecular evolution considered from the standpoint of population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 63(4), 1181-1188.
- Kong, S., Sánchez-Pacheco, S. J. y Murphy, R. W. (2016). On the use of median-joining networks in evolutionary biology. *Cladistics*, 32(6), 691–699.
- Leitwein, M., Duranton, M., Rougemont, Q., Gagnaire, P. A. y Bernatchez, L. (2020). Using Haplotype Information for Conservation Genomics. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(3), 245–258.

- Lewontin, R.C. y Birch, L.C. (1966). Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. *Evolution* 20, 315–36.
- Longchamps, R., Castellani, C., Yang, S., Newcomb, C., Sumpter, J., Lane, J., Grove, M., Guallar, E., Pankratz, N., Taylor, K., Rotter, J., Boerwinkle, E. y Arking, D. (2020). Evaluation of mitochondrial DNA copy number estimation techniques. *PLoS One*. 15(1), e0228166. doi: 10.1371/journal.pone.0228166.
- Luo, S., Valencia, C. A., Zhang, J., Lee, N. C., Slone, J., Gui, B., Wang, X., Li, Z., Dell, S., Brown, J., Chen, S. M., Chien, Y. H., Hwu, W. L., Fan, P. C., Wong, L. J., Atwal, P. S. y Huang, T. (2018). Biparental inheritance of mitochondrial DNA in humans. *PNAS*. 115(51), 13039–13044.
- Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2004). Plan de manejo del área natural y humedal bahía de Jiquilisco. San Salvador, El Salvador. 258 pág.
- Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2015). Acuerdo 74. Listado de especies amenazadas y en peligro de extinción. San Salvador, El Salvador. 21 pág.
- Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2016). Listado actualizado de inmuebles declarados como área natural protegida por departamento. San Salvador, El Salvador. 6 pág.
- Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA.
- Mayr, E. (1982). Of What Use Are Subspecies?. *The Auk*, 99(3), 593-595
- Mayr, E. (1988). The why and how of species. *Biology and Philosophy*, 3, 431-441.
- Mayden, R., Claridge, M., Dawah, H. y Wilson, M. (1997). A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. *Species: The units of biodiversity*, London Chapman and Hall. 381-424.
- Morales-Hernández, K. (2003). Estudio Preliminar de la Población de *Ateles geoffroyi*, "Mono Araña" en Chaguantique y El Tercio, Departamento de Usulután, El Salvador. Trabajo de Graduación, Universidad de El Salvador, Escuela de Biología, Ciudad Universitaria, San Salvador.
- Morales-Jiménez, A., Cortés-Ortiz, L. y Di Fiore, A. (2015). Phylogenetic relationships of Mesoamerican spider monkeys (*Ateles geoffroyi*): Molecular evidence suggests the need for a revised taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82, 484–494.
- Nascimento, F., Reis, M. y Yang, Z. (2017). Una guía para biólogos sobre el análisis filogenético bayesiano. *Nat Ecol*. 1, 1446–1454.

- Owen, J. G., y Girón, L. (2012). Revised checklist and distributions of land mammals of El Salvador. Museum of Texas Tech University.
- Paiz-Medina, L. y Huete-Pérez, J. (2008). Código de Barras de ADN, una alternativa para identificar especies del Complejo Midas Cichlidae en Nicaragua. *Encuentro*, 81, 99–111.
- Palazzo, A. y Kejiou, N. (2022). Biología molecular no darwiniana. *Fronteras en genética*.
- Patwardhan, A, Ray, S. y Roy, A. (2014) Molecular Markers in Phylogenetic Studies – A Review. *J Phylogen Evolution Biol*, 2, 131.
- Peña, C. (2011). Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología*, 18(2), 265-267.
- Phillimore, A. B. y Owens, I. P. F. (2006). Are subspecies useful in evolutionary and conservation biology? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1590), 1049–1053.
- Pineda-Peraza, L., Segura, J., Medina, K., Flores-Márquez, J. y López, M. (2017). Redescubrimiento de una población de mono araña (*Ateles geoffroyi*) en la laguna de Olomega, El Salvador. *Acta Zoológica Mexicana* 33(3), 532-537.
- Pineda, L., Guerra, E., y Rivera, E. (2020). Confirmación de presencia de Mono Araña (*Ateles geoffroyi*) en las Montañas de Jucuarán, El Salvador. *BIOMA* 55.
- Purves, William, K., Sadava, D., Gordon, H. y Craig, H. (2003). Species and Their Formation. In *Life: The Science of Biology*, 481-495. 7th ed. Sunderland: Sinauer Associates.
- Purvis, A., Jones, K. E. y Mace, G. M. (2000). Extinction. *BioEssays*, 22(12), 1123–1133.
- Rambaut, A. (2018). FigTree, version 1.4.4. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rand, D. (1993). Endotherms, ectotherms, and mitochondrial genome-size variation. *J. Mol. Evol.* 37, 281-295.
- Ratnasingham, S. y Hebert P. (2007). BOLD: The Barcode of Life Data System. *Molecular Ecology Notes*, 7, 355-364. doi: 10.1111/j.1471-8286.2006.01678.x
- Ricketts, T. (2001). The Matrix Matters: Effective Isolation in Fragmented Landscape. *The American Naturalist*, 158(1), 89-99.
- Rhymer, J. M. y Simberloff, D. (1996). Extinction by Hybridization and Introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 83–109.

- Rodríguez-Menjívar, M. (2007). Monitoreo poblacional de mono araña (*Ateles geoffroyi*) en el Área Natural Protegida Normandía, Usulután, El Salvador. *Centro de Cooperación Integral sobre Tecnologías Alternativas, El Salvador*.
- Rojas, M. (1995). The species problem and conservation: What are we protecting? *Cons Bio*. 6(2), 170-178.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572-1574.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. y Huelsenbeck, J. (2012). MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Syst. Biol.* 61,539-542.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S. E., y Sánchez-Gracia, A. (2017). DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets. *Molecular biology and evolution*, 34(12), 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Rylands, A., Groves, C., Mittermeier, R., Cortés-Ortiz, L. y Hines, J. (2006). Taxonomy and distributions of Mesoamerican primates. In *New perspectives in the study of Mesoamerican primates*. pp. 29-79. Springer, Boston, MA.
- Shaffer, H. y McKnight, M. (1996). The polytypic species revisited: Genetic differentiation and molecular phylogenetic of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum* (Amphibia: Caudata) complex. *Evolution*, 50, 417-433.
- Shapiro, B., Rambaut, A. y Drummond, A. (2006). Choosing Appropriate Substitution Models for the Phylogenetic Analysis of Protein-Coding Sequences, *Molecular Biology and Evolution*, 23(1), 7–9.
- Stoeckle, M. Waggoner, P. y Ausubel, J. (2005). *Barcoding Life, Illustrated. Goals, Rationale, Results*. Available on the Rockefeller University website.
- Stram, D.O. (2017). Multi-SNP Haplotype Analysis Methods for Association Analysis. *Methods. Mol Biol.* 1666, 485-504. doi: 10.1007/978-1-4939-7274-6_24.
- Storz, J. (1999). Genetic consequences of mammalian social structure. *J Mammal* 80, 553–569.
- Sumida, M., Kaneda, H., Kato, Y., Kanamori, Y., Yonekawa, H. y Nishioka, M. (2000). Sequence variation and structural conservation in the D-loop region and flanking

- genes of mitochondrial DNA from Japanese pond frogs. *Genes Gene Syst.* 75(2), 79-92.
- Suomalainen, A. (2019). Mitochondrial DNA Inheritance in Humans: Mix, Match, and Survival of the Fittest. *Cell Metabolism*, 30(2), 231-232.
- Tajima, F. y Nei, M. (1984). Estimation of evolutionary distance between nucleotide sequences. *Molecular biology and evolution*, 1(3), 269-285.
- Thanukos, A. y Collins, A. (2016). Phylogenetic Systematics a.k.a. Evolutionary Trees. Understanding Evolution. Berkeley.
- Van Dyke, F. y Lamb, R.L. (2020). Biodiversity: Concept, Measurement, and Management. In: Conservation Biology. Springer, Cham.
- Vawter, L. y Brown, W. M. (1986). Nuclear and Mitochondrial DNA Comparisons Reveal Extreme Rate Variation in the Molecular Clock. *Science*, 234(4773).
- Velo-Antón, G., Lourenço, A., Galán, P., Nicieza, A. y Tarroso, P. (2021). Landscape resistance constrains hybridization across contact zones in a reproductively and morphologically polymorphic salamander. *Scientific Reports*, 11(1), 9259.
- Watson, J. D. y Crick, F. H. (1953). The structure of DNA. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, 18, 123-131.
- Weiling, F. (1991). Historical study: Johann Gregor Mendel 1822–1884. *American Journal of Medical Genetics*, 40(1), 1–25.
- Wolstenholme, D. (1992). Animal mitochondrial DNA: structure and evolution. In: Mitochondrial Genomes. pp. 173-216. Academic Press, New York.
- Yang, Z., y Rannala, B. (1997). Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov Chain Monte Carlo Method. *Molecular biology and evolution*, 14(7), 717–724. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025811>
- Zachos, F.E. (2016). Species concepts in biology (Vol. 801). Cham: Springer.
- Zaldaña, K. y Sánchez, L. (2017). Diversidad genética de *Ateles geoffroyi* en el paisaje fragmentado de la Bahía de Jiquilisco. Universidad de El Salvador.
- Zecherle, LJ, Nichols, HL, Bar-David, S, Brown, PB, Hipperson, H, Hipperson, H, Horsburgh, GJ, Templeton, AR. (2021) Subspecies hybridization as a potential conservation tool in species reintroductions. *Evol Appl.* 2021; 14: 1216– 1224. <https://doi.org/10.1111/eva.13191>.

ANEXOS

Anexo 1: Certificado zoosanitario de exportación n.º E -2022-001710-ST-001.



MINISTERIO DE AGRICULTURA Y GANADERIA
 DIRECCION GENERAL DE SANIDAD VEGETAL Y ANIMAL
 DIVISION DE CERTIFICACION FITOZOOSANITARIA PARA EL COMERCIO

CERTIFICADO ZOOSANITARIO DE EXPORTACION

No. E - 2022 - 001710 - ST - 001

Fecha de emisión: 30/06/2022
 Fecha de vencimiento: 29/07/2022

Con fundamento en la Ley de Sanidad Vegetal y Animal, Decreto No. 524, Título IV, Capítulo I, Artículo 13, Incisos desde el a) hasta el g), la Dirección General de Sanidad Vegetal y Animal, autoriza a:

EXPORTADOR		CONSIGNATARIO	
Nombre:	UDP CIENCIAS NEOTROPICALES	Nombre :	WIESLAW BOGDANOWICZ
Dirección :	P.JE. FRANCISCO CAMPOS 166, COL. ESCALON, SAN SALVADOR	Dirección :	WILCZA 64, OO-679 WARSZAWA
Pasaporte:	06140310121027	-	-
País de Destino :	POLONIA	Punto de salida :	AEROPUERTO INTERNACIONAL EL SALVADOR
Punto de Destino :	AEROP.INTERNACIONAL OKECIE	Propósito, finalidad o tipo de consumo :	OTROS
Marcar distintivas:	-		
Declaración Adicional :	EL MEDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA ,JOSUE ANTONIO COTO PANAMA CON JVPMV N° 588, HACE CONSTAR QUE LAS MUESTRAS DE HECES, PELOS Y SEMILLAS CON SECRECIONES SALIVALES DE MONO ARAÑA (ATELES GEOFFROYI) SON PROVENIENTES DE AREAS NATURALES Y PROTEGIDAS DE EL SALVADOR, Y SON RECOLECTADAS BAJO PROTOCOLOS DE BIOSEGURIDAD, EN TOTAL SON 68 MUESTRAS, NO REPRESENTAN NINGUN RIESGO A LA SALUD HUMANA Y ANIMAL.		

Autorizado por :




F.
 Ing. Elmer Eduardo López Bonilla
 Jefe de Cuarentena Animal y Vegetal

NOTA. Este certificado autoriza la exportación de **4** producto(s) detallado(s) a continuación:

Naturaleza: PRODUCTOS Y SUBPRODUCTOS DE ORIGEN ANIMAL

DETALLE DE EXPORTACION					
Producto	País de origen	Empaque	Embalaje	Cantidad en Kgs.	Unidad descriptiva
SEMILLAS CON SECRECIONES SALVALES DE MONO ARAÑA	EL SALVADOR	TUBOS	CAJA	.69	9.00 - UNIDADES
EXCREMENTO EN SEMILLAS DIVERSAS DE MONO ARAÑA	EL SALVADOR	TUBOS	CAJA	.40	5.00 - UNIDADES
PELOS DE MONO ARAÑA	EL SALVADOR	TUBOS	CAJA	.20	3.00 - UNIDADES
EXCREMENTO DE MONO ARAÑA	EL SALVADOR	TUBOS	CAJA	.40	51.00 - UNIDADES



Anexo 3: Secuencias de marcador molecular COI de 36 muestras de *Ateles geoffroyi*.

>M05-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M09-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M18-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC

TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M19-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M20-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M26-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC

GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M28-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACCTGACTTGTTCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M29-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACCTGACTTGTTCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M30-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA

TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAACCTGACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M31-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAACCTGACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M32-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAACCTGACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M33-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACTTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M34-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACTTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M35-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACTTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA

GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M36-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACTTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAACTGACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M37-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACTTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAACTGACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M38-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACTTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC

TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M40-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M41-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAAYTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M46-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC

AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M47-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M48-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M49-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCTTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC

GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>*M50-22 CON.ab1*

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>*M52-22 CON.ab1*

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M53-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCCTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M59-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCCTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M60-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCCTAATCTTAATACTACCTTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M67-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACTTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGCTGACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M69-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACTTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACCTTTATTACAACAATTATTAATATAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGCTGACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M70-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACTTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACTGACTTGTTCCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC

GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M71-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACCTGACTTGTTCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

>M72-22 CON.ab1

ACCAACCATAAAGACATCGGAACACTATATCTACTATTTGGCGCATGAGCAGGGGCAGTAGGAA
CAGCCCTAAGCCTCCTAATTCGAGCGGAACCTGGTCAACCAGGGAGTCTAATAGAAGACGATCA
TGTTTATAATGTAATCGTTACCTCTCATGCATTTATTATAATTTTCTTTATAGTCATGCCAATTAT
AATCGGAGGCTTTGGGAACCTGACTTGTTCCTAATAATTGGTGCCCCGACATAGCATTTCCTCC
GAATGAATAATATAAGCTTCTGGCTTCTACCCCATCCCTCCTACTTCTACTCGCATCATCAACCT
TAGAAGCCGGCGCCGGTACTGGCTGAACAGTTTACCCACCCCTAGCAGGAAATATATCACACCC
AGGAGCCTCTGTAGATCTGACTATCTTTTCACTCCACCTAGCAGGTGTTTCTCTATTTTAGGCGC
CATTAACTTTATTACAACAATTATTAATATAAAAACCTCCAGCTATAACCCAATATCAAACACCTC
TCTTTGTCTGATCAGTCCTTATTACAGCAGTTCTCCTACTTCTATCCCTTCCAGTTCTAGCCGCTG
GAATTACAATATTATTAAGTACCGTAATCTTAATACTACCTTTTTTGGACCCTGCTGGTGGAGGA
GACCCAATCTTATACCAACATTTATTCTGATTCTTTGGACACCCTGAAGTATATATTCTCATCCTT
CC

Anexo 4: Secuencias de marcador molecular D-loop de 28 muestras de *Ateles geoffroyi*.

>M5-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M18-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M19-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M20-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCACCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M26-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG

AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>*M29-CON*

ACTCACAATAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>*M30-CON*

ACTCACAATAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA

ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M31-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M32-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG

CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M33-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAAGTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTTAA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M35-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAAGTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTTAA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M36-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAAGTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M37-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAAGTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M38-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAAGTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG

CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTAAA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M40-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTAAA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M46-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTAAA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC

TAACGTGACATAACAATGCCGCTAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAATAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M47-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACGTGACATAACAATGCCGCTAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAATAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M48-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACGTGACATAACAATGCCGCTAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAATAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTTACCTGG

CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M50-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCTAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAATAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M52-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCTAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAATAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M53-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAAGTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCTAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAATAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M60-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAAGTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCTAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAATAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M62-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAAGTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG

CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCTAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAATAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M64-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCTAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAATAGTA
CATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M69-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG

CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTAAA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAACGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAGTAGTA
CATAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAC
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M70-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA--
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTAAA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC
TAACTGTACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCCCATAGTAGTA
CATAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGA
ATATCCCGCAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT
AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG
CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT
CA

>M71-CON

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACCCAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT
GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA
ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG
AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG
CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAA—
TCACACTACAAAATAC

CCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATTGCTTGTCCCCATG
AATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAAAACGTGCATTAAA
ACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCGTAACGGACCAGAACACATAAGAACC

TAACGTGACATAACAATGCCGCCAAAACATGACTATCCATCCAACACGAGATCTCATAATAGTACATTAGTACATTGATCTATTTATAGCGCATAGCACATTCCATTCTATCAATCCTCCTCAACATGATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACCAACAACCCGCTCAT AATTACTAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACTGGAACCTTACCTGG CATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCTTAAATAAGACAT CA

>*M72-CON*

ACTCACACTAACATGAATTGGAGGCCAACAGTCGAATACCCTTTTATAACTATTGGCCAAACT GCATCAATCATATACTTTCTTACTATCATTACACTCATCCCCCTATCCACTCTAATTGAAAACAA ACTACTTAAGTGGTAAGTGTCTTGTAGTATAATTTAATACCTTGGTCTTGTAATCAGAGATGG AGAATTCTTACTCCCCGGGACGATTTTCAGGGAAAGAACTTCTTATTCTACCATCAACACCCAAAG CTGAAATTCTAATCTTAAACTATCCCCTGAACATCAATTAACCCTTATTATCGAAAAAATCA CACTACAAAATACCCCACAAGTATGTACGACAAAATATCCCACCCTATGTAATTAGTGCATTATT GCTTGTCCCCATGAATAATACATAGTACTACGGATGCTTAATTATACATAGCACATAAACCCAA AACGTGCATTAACATCATCAACATGCTTACAGGCAAGGATTATAATCCCACAACGGACCAGA ACACATAAGAACCTAACCGTACATAACAACGCCACCAAAACATGACTATCCACCCAACACGAG ATCCCATAATAGTACATTAGTACATTAATCTATTTACAGCGCATAGCACATCCCATTCAGTCAAT CCTCTTCAACATGAATATCCCACAGGTATTAATCAACCTCTTGATCTACCATCCTCCGTGAAACC AACAAACCCGCTCATAATTAAGTATCCTCGCTCCGGGCCATATAGACAGGGCTTGATTATACT GGAACCTTACCTGGCATCTGGTTCCTACCTCAGGGCCATAACATCAAGATCGCCCATACGTTCTCT TAAATAAGACATCA



MINISTERIO DE
MEDIO AMBIENTE

Determinación de la subespecie de
mono araña

a través de análisis genético
en El Salvador

